Cuốn sách này được Internet Archive sản xuất ở định dạng EPUB.

Các trang sách được quét và tự động chuyển đổi sang định dạng EPUB. Quá trình này dựa vào nhận dạng ký tự quang học và có phần dễ mắc lỗi. Cuốn sách có thể không đưa ra trình tự đọc chính xác và có thể có những ký tự lạ, không phải từ và đoán sai về cấu trúc. Một số số trang và đầu trang hoặc chân trang có thể vẫn còn trên trang được quét. Quá trình xác định hình ảnh có thể đã tìm thấy các dấu vết lạc trên trang không thực sự là hình ảnh từ cuốn sách. Việc đánh số trang ẩn có thể có sẵn cho máy đọc sách điện tử của bạn tương ứng với các trang được đánh số trong ấn bản in nhưng không khớp chính xác; số trang sẽ tăng theo cùng tốc độ với ấn bản in tương ứng, nhưng chúng tôi có thể đã bắt đầu đánh số trước số trang hiển thị của sách in. Internet Archive đang nỗ lực cải thiện quá trình quét và tạo ra sách nhưng trong thời gian chờ đợi, chúng tôi hy vọng rằng cuốn sách này sẽ hữu ích cho bạn.

Internet Archive được thành lập vào năm 1996 để xây dựng một thư viện Internet và thúc đẩy khả năng tiếp cận phổ cập tới mọi kiến thức. Mục đích của Kho lưu trữ bao gồm cung cấp quyền truy cập vĩnh viễn cho các nhà nghiên cứu, nhà sử học, học giả, người khuyết tật và công chúng nói chung đối với các bộ sưu tập lịch sử tồn tại ở định dạng kỹ thuật số. Internet Archive bao gồm văn bản, âm thanh, hình ảnh chuyển động và phần mềm cũng như các trang web được lưu trữ và cung cấp các dịch vụ chuyên biệt để truy cập thông tin cho người mù và những người khuyết tật khác.

Được tạo bằng hocr-to-epub (v.1.0.0)

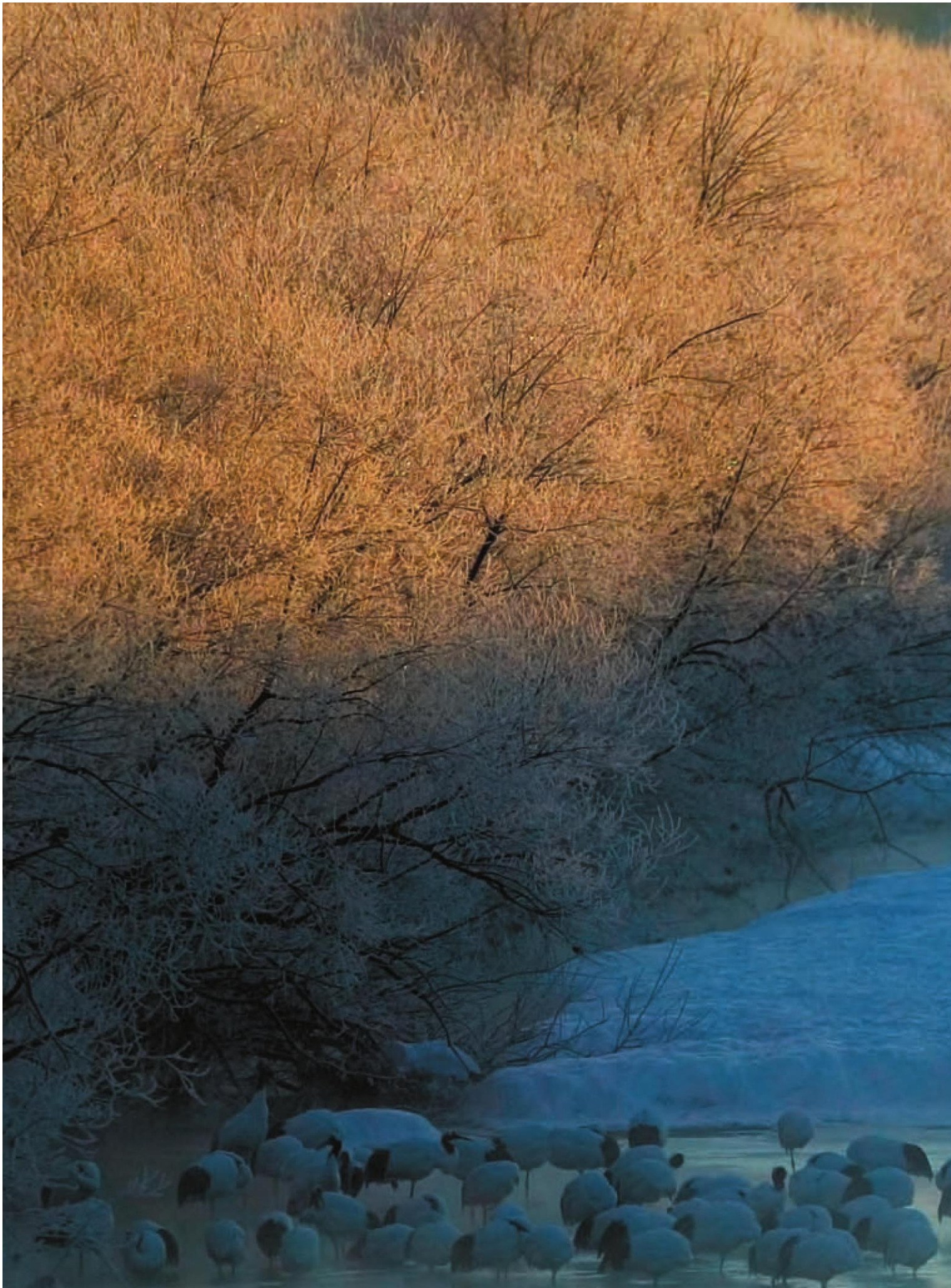


INVESTIGATINGLIFE INVESTIGATINGLIFE FIG. 1.11 Controlled Experiments Manipulate a Variable 12 I. 12 Comparative Experiments Look for Differences among Groups 13 3.10 Primary Structure Specifies Tertiary Structure 48 4.6 Disproving the Spontaneous Generation of Life 68 4.8 Miller and Urey Synthesized Prebiotic Molecules in an Experimenttal Atmosphere 70 5.20 The Role of Microfilaments in Cell Movement â€" Showing Cause and Effect in Biology 98 6.5 Rapid Diffusion of Membrane Proteins 109 6.11 Aquaporins Increase Membrane Permeability to Water 116 7.11 The Discovery of a Second Messenger 133 9.9 An Experiment Demonstrates the Chemiosmotic Mechanism 174 10.2 The Source of the Oxygen Produced by Photosynthesis 186 10.11 Tracing the Pathway of CO2 194 II. 4 Regulation of the Cell Cycle 209 12.2 Mendel's Monohybrid Experiments 234 12.5 Homozygous or Heterozygous? 238 12.17 Some Alleles Do Not Assort Independently 247 13.1 Genetic Transformation 260 13.2 Genetic Transformation by DNA 261 13.4 The Hershey-Chase Experiment 262 13.5 Transfection in Eukaryotic Cells 263 13.10 The Meselson-Stahl Experiment 269 14.1 One Gene, One Enzyme 283 14.5 Deciphering the Genetic Code 288 14.19 Testing the Signal 300 15.20 Gene Therapy 323 16.10 Expression of Specific Transcription Factors Turns Fibroblasts into Neurons 337 17.6 Using Transposon Mutagenesis to Determine the Minimal Genome 359 18.1 Recombinant DNA 374 19.16 Cloning a Plant 405 21.9 Sexual Selection in Action 435 21.17 A Heterozygote Mating Advantage 442 22.7 Testing the Accuracy of Phylogenetic Analysis 456 23.14 Flower Color Reinforces a Reproductive Barrier in Phlox 478 24.4 Evolution in a Heterogeneous Environment 490 25.10 Atmospheric Oxygen Concentrations and Body Size in Insects 513 26.14 What Is the Highest Temperature Compatible with Life? 535 FIG. 27.7 27.21 28.17 29.14 35.12 36.2 37.6 37.16 38.12 38.13 39.6 39.15 40.19 41.5 41.6 42.6 44.10 44.12 45.16 46.17 47.10 48.8 49.17 50.9 51.18 52.12 52.16 53.9 53.11 53.17 55.12 56.10 57.12 58.18 59.14 The Role of Vacuoles in Ciliate Digestion 555 Can Corals Reacquire Dinoflagellate Endosymbionts Lost to Bleaching? 565 Atmospheric C02 Concentrations and the Evolution of Megawphylls 584 The Effect of Stigma Retraction in Monkeyflowers 599 Manipulating Sucrose Transport from the Phloem 737 Is Nickel an Essential Element for Plant Growth? 742 The Darwins' Phototropism Experiment 763 Sensitivity of Seeds to Red and Far-Red Light 772 Interrupting the Night 788 The Flowering Signal Moves from Leaf to Bud 789 Nicotine Is a Defense against Herbivores 803 A Molecular Response to Drought Stress 809 The Hypothalamus Regulates Body Temperature Muscle Cells Can Produce a Hormone 839 A Diffusible Substance Triggers Molting 840 The Discovery of Adaptive Immunity 863 The Dorsal Lip Induces Embryonic Organization Differentiation Can Be Due to Inhibition of Growth Factors 913 Reducing Neuronal Inhibition May Enhance Learning 939 A Rod Cell Responds to Light 960 What Does the Eye Tell the Brain? 976 Neurotransmitters Alter the Membrane Potential of Smooth Muscle Cells 992 The Respiratory Control System Is Sensitive to 829 912 rco0 1020 1036 Hot Fish, Cold Heart A Single-Gene Mutation Leads to Obesity in Mice 1067 An Ammonium Transporter in the Renal Tubules? 1086 ADH Induces Insertion of Aquaporins into Plasma Membranes 1089 The Costs of Defending a Territory 1104 Bluegill Sunfish Are Energy Maximizers 1106 A Time-Compensated Solar Compass 1111 Corridors Can Rescue Some Populations 1162 Are Ants and Acacias Mutualists? 1179 The Theory of Island Biogeography Can Be Tested 1199 Effects of Atmospheric C02 Concentration on Nitrogen Fixation 1222 Species Richness Can Enhance Wetland Restoration 1240

WORKING WITHDATA WORKING WITHDATA: CH. 3 Primary Structure Specifies Tertiary Structure 49 4 Could Biological Molecules Have Been Formed from Chemicals Present in Earth's Early Atmosphere? 71 5 The Role of Microfilaments in Cell Movement 99 6 Rapid Diffusion of Membrane Proteins 110 7 The Discovery of a Second Messenger 134 8 How Does an Herbicide Work? 160 9 Experimental Demonstration of the Chemiosmotic Mechanism 175 10 Water Is the Source of the Oxygen Produced by Photosynthesis 187 10 Tracing the Pathway of C02 195 11 Regulation of the Cell Cycle 209 12 Mendel's Monohybrid Experiments 235 12 Some Alleles Do Not Assort Independently 248 13 The Meselson-Stahl Experiment 270 14 One Gene, One Enzyme 284 15 Gene Therapy for Parkinson's Disease 324 16 Expression of Transcription Factors Turns Fibroblasts into Neurons 338 17 Using Transposon Mutagenesis to Determine the Minimal Genome 360 18 Recombinant DNA 375 19 Cloning a Mammal 407 21 Do Heterozygous Males Have a Mating Advantage? 443 22 Does Phylogenetic Analysis Correctly Reconstruct Evolutionary History? 457 23

Does Flower Color Act as a Prezygotic Isolating Mechanism? 479 24 Detecting Convergence in Lysozyme Sequences 494 25 The Effects of Oxygen Concentration on Insect Body Size 514 26 A Relationship between Temperature and Growth in an Archaean 535 27 Uptake of Endosymbionts After Coral Bleaching 566 28 The Phylogeny of Land Plants 571 CH. 30 Using Fungi to Study Environmental Contamination 625 31 Reconstructing Animal Phylogeny 631 32 How Many Species of Insects Exist on Earth? 673 35 Manipulating Sucrose Transport from the Phloem 737 36 Is Nickel an Essential Element for Plant Growth? 743 37 The Darwins' Phototropism Experiment 764 38 The Flowering Signal Moves from Leaf to Bud 789 39 Nicotine Is a Defense against Herbivores 803 40 A Mammal's BMR Is Proportional to Its Body Size 827 41 Identifying a Hormone Secreted by Exercised Muscles 839 42 The Discovery of Adaptive Immunity 864 43 Circadian Timing, Hormone Release, and Labor 895 44 Nodal Flow and Inverted Organs 915 45 Equilibrium Membrane Potential: The Goldman Equation 931 46 Membrane Currents and Light Intensity in Rod Cells 961 47 Sleep and Learning 980 48 Does Heat Cause Muscle Fatigue? 998 49 The Respiratory Control System Is Not Always Regulated by PCo2 1021 50 Warm Fish with Cold Hearts 1037 51 Is Leptin a Satiety Signal? 1068 52 What Kidney Characteristics Determine Urine Concentrating Ability? 1081 53 Why Tolerate a Parasite? 1102 54 Walter Climate Diagrams 1138 55 Monitoring Tick Populations 1152 56 A Complex Species Interaction 1179 57 Latitudinal Gradients in Pitcher Plant Communities 1197 58 How Does Molybdenum Concentration Affect Nitrogen Fixation? 1222

CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU HÌNH. 5.3 Quan sát tế bào 80 5.6 Phân tách tế bào 85 6.4 Protein màng được phát hiện bằng kỹ thuật đông lạnh 108 13.21 Phản ứng chuỗi Polymerase 278 15.13 Tách các đoạn DNA bằng điện di trên gel 316 15.18 Xét nghiệm DNA bằng phương pháp lai Oligonucleotide đặc hiệu với alen 321 18.3 Lựa chọn DNA tái tổ hợp 378 18.5 Xây dựng thư viện 379 18.6 Tạo chuột loại 381 19.17 Nhân bản động vật có vú 407 21.10 Tính tần số alen và kiểu gen 436 FIG. 24.1 Sắp xếp trình tự axit amin 487 35.8 Đo áp suất của nhựa Xylem bằng buồng áp suất 732 37.2 Sàng lọc di truyền 760 41.19 Xét nghiệm miễn dịch cho phép đo nồng độ nhỏ 852 45.5 Đo điện thế màng 928 45.7 Sử dụng phương trình Nernst 930 45.8 Kẹp miếng 931 49. 9 Đo lường Thông khí phổi 1012 55.2 Phương pháp đánh dấu lại 1151 B6 Thống kê mô tả cho dữ liệu định lượng 1258 B11 Thử nghiệm Thet 1262 B12 Thử nghiệm mức độ phù hợp Chi-Square 1263



Khoa học Sinh học PHIÊN BẢN THỨ 10 DAVID SADAVA Trường Cao đẳng Claremont DAVID M. HILLIS Đại học Texas H. CRAIG HELLER Đại học Stanford MAYR. Đại học BERENBAUM Illinois & SINAUER MACMILLAN

The Science of Biology

TENTH EDITION

DAVID
SADAVA
The Claremont Colleges

DAVID M.
HILLIS
University of Texas

H. CRAIG
HELLER
Stanford University

MAY R.
BERENBAUM
University of Illinois

BÌA Sên biển Elysia Crisata. Loài động vật này có thể thực hiện quá trình quang hợp bằng cách sử dụng lục lạp được kết hợp từ tảo mà nó ăn (xem bìa sau). Ảnh © Alex Mustard /Naturepl.com. Sếu đầu đỏ, Grus japonensis, tụ tập trên một con sông ở Hokkaido, Nhật Bản. Â © Steve Bloom Hình ảnh / Alamy. CUỘC SỐNG: Khoa học Sinh học, Ấn bản thứ mười Bản quyền © 2014 của Sinauer Associates, Inc. Mọi quyền được bảo lưu. Cuốn sách này không được phép sao chép toàn bộ hoặc một phần mà không được phép. ĐỊA CHỈ BỘ PHẬN BIÊN TẬP ĐẾN: Sinauer Associates, Inc., 23 Plumtree Road, Sunderland, MA 01375 U.S.A. www. sinauer. com Publish@sinauer.com ĐỊA CHỈ ĐƠN HÀNG ĐẾN: MPS / W. H. Freeman & Co., Order Dept., 16365 James Madison Highway, U.S. Route 15, Gordonsville, VA 22942 U.S.A. KIỂM TRA BẢN SAO THÔNG TIN: 1-800-446-8923 SÁNG KIẾN LÂM NGHIỆP BỀN VỮNG Chuỗi hành trình sản phẩm được chứng nhận Thúc đẩy Lâm nghiệp Bền vững www.sfiprogram.org SFI-00712 GREEN EDITION Nhà xuất bản thân thiện với hành tinh y/ Sản xuất tại Hoa Kỳ y/ In trên giấy tái chế Văn bản: 10% Bìa: 10% Tìm hiểu thêm: www.greenedition.org Courier Corporation, nhà sản xuất cuốn sách này, sở hữu Thư viện nhãn hiệu Phiên bản Xanh của Cuộc sống dữ liệu biên mục xuất bản của Quốc hội: khoa học sinh học / David Sadava ... [et al.]. -- tái bản lần thứ 10. P. cm. Bao gồm tài liệu tham khảo và chỉ mục. ISBN 978-1-4292-9864-3 (đóng thùng) — 978-1-4641-4122-5 (pbk. : v. 1) — ISBN 978-1-4641-4123-2 (pbk. : v. 2) — ISBN 978-1-4641-4124-9 (pbk. : v. 3) 1. Sách giáo khoa-Sinh học. I. Sadava, David E. QH308.2.L565 2013 570–dc23 2012039164 In tại Hoa Kỳ. In lần đầu vào tháng 12 năm 2012 The Courier Companies, Inc.

Gửi tới tất cả các nhà giáo dục đã làm việc không mệt mỏi vì nền giáo dục sinh học có chất lượng

Tác giả DAVID HILLIS MAY BERENBAUM CRAIG HELLER DAVID SADAVA DAVID SADAVA là Giáo sư Sinh học của Tổ chức Gia đình Pritzker, danh dự tại Trung tâm Khoa học Keck của Claremont McKenna, Pitzer và Scripps, ba trường Cao đẳng Claremont. Ngoài ra, ông còn là Giáo sư phụ trợ về Sinh học Tế bào Ung thư tại Trung tâm Y tế Thành phố Hope ở Duarte, California. Hai lần đoạt giải Huntoon về chất lượng giảng dạy xuất sắc. Tiến sĩ Sadava đã giảng dạy các khóa học về sinh học cơ bản, công nghệ sinh học, hóa sinh, sinh học tế bào, sinh học phân tử, sinh học thực vật và sinh học ung thư. Ngoài Cuộc sống: Khoa học về Sinh học và Nguyên tắc của Sự sống, ông còn là tác giả hoặc đồng tác giả của các cuốn sách về sinh học tế bào và về thực vật, gen và công nghệ sinh học cây trồng. Nghiên cứu của ông đã dẫn đến nhiều bài báo đồng tác giả với các sinh viên của mình, về các chủ đề từ hóa sinh thực vật đến dược lý học của thuốc giảm đau gây nghiện cho đến các bệnh di truyền ở người. Trong 15 năm qua, ông đã nghiên cứu tình trạng kháng đa thuốc ở tế bào ung thư biểu mô tế bào phổi nhỏ ở người nhằm tìm hiểu và khắc phục thách thức lâm sàng này. Tại Thành phố Hy vọng, công việc hiện tại của anh tập trung vào các tác nhân chống ung thư mới từ thực vật. Ông là giảng viên nổi bật trong môn "Tìm hiểu về di truyền: DNA, Gen và các ứng dụng trong thế giới thực của chúng" một khóa học video về chuỗi The Great Courses. DAVID M. HILLIS là Giáo sư Trăm năm Alfred W. Roark về Sinh học Tích hợp và Giám đốc Chương trình Học giả của Trưởng khoa tại Đại học Texas ở Austin, nơi ông cũng đã chỉ đạo Trường Khoa học Sinh học và Trung tâm Tính toán. Sinh học và Tin sinh học. Tiến sĩ Hillis đã giảng dạy các khóa học về sinh học cơ bản, di truyền học, tiến hóa, hệ thống học và đa dạng sinh học. Ông đã được bầu vào Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia và Viện Hàn lâm Khoa học và Nghệ thuật Hoa Kỳ, được trao học bổng John D. và Catherine T. MacArthur, đồng thời giữ chức Chủ tịch Hiệp hội Nghiên cứu Tiến hóa và Hiệp hội Hệ thống. Các nhà sinh vật học. Ông phục vụ trong ủy ban của Hội đồng Nghiên cứu Quốc gia, nơi viết báo cáo BIO 2010: Chuyển đổi giáo dục sinh học đại học cho các nhà nghiên cứu sinh học. Mối quan tâm nghiên cứu của ông trải rộng phần lớn về sinh học tiến hóa, bao gồm các nghiên cứu thực nghiệm về tiến hóa của virus, nghiên cứu thực nghiệm về tiến hóa phân tử tự nhiên, ứng dụng phát sinh chủng loại, phân tích đa dạng sinh học và mô hình tiến hóa. Ông đặc biệt quan tâm đến việc giảng dạy và nghiên cứu về những ứng dụng thực tế của sinh học tiến hóa. H. CRAIG HELLER là Giáo sư Lorry I. Lokey/ Business Wire về Khoa học sinh học và Sinh học con người tại Đại học Stanford. Ông đã giảng dạy các khóa học sinh học cốt lõi tại Stanford từ năm 1972 và giữ chức vụ Giám đốc Chương trình Sinh học Con người, Chủ tịch Khoa Khoa học Sinh học và Phó Trưởng khoa Nghiên cứu. Tiến sĩ Heller là thành viên của Hiệp hội Vì sự tiến bộ của Khoa học Hoa Kỳ và là người nhận Giải thưởng Walter J.Gores cho sự xuất sắc trong giảng dạy và Giải thưởng Kenneth Cuthberson cho Dịch vụ Xuất sắc của Đại học Stanford. Nghiên cứu của ông tập

trung vào sinh học thần kinh của giấc ngủ và nhịp sinh học, ngủ đông của động vật có vú, điều hòa nhiệt độ cơ thể, sinh lý học về hoạt động của con người và sinh học thần kinh trong học tập. Ông đã thực hiện nghiên cứu về rất nhiều loài động vật và các vấn đề sinh lý, bao gồm chuột kangaroo đang ngủ, hải cẩu lặn, gấu ngủ đông, chuột đồng chu kỳ quang và các vận động viên tập thể dục. Tiến sĩ Heller đã mở rộng sự nhiệt tình của mình trong việc thúc đẩy học tập tích cực thông qua việc phát triển chương trình giảng dạy hai năm về sinh học con người cho các lớp trung học cơ sở, thông qua việc sản xuất Phòng thí nghiệm ảo - các mô-đun tương tác dựa trên máy tính để dạy sinh lý học. MAY BERENBAUM là Giáo sư Swanlund và Trưởng khoa Côn trùng học tại Đại học Illinois tại Urbana-Champaign. Cô đã giảng dạy các khóa học về sinh học động vật cơ bản, côn trùng học, sinh thái côn trùng và sinh thái hóa học và đã nhận được giải thưởng giảng dạy ở cấp khu vực và quốc gia từ Hiệp hội Côn trùng học Hoa Kỳ. Là thành viên của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia, Viện Hàn lâm Khoa học và Nghệ thuật Hoa Kỳ và Hiệp hội Triết học Hoa Kỳ, bà từng là Chủ tịch Viện Khoa học Sinh học Hoa Kỳ năm 2009 và hiện đang phục vụ trong Hội đồng Quản trị của AAAS. Nghiên cứu của cô đề cập đến sự hợp tác giữa côn trùng và thực vật và bao gồm từ cơ chế giải độc phân tử đến tác động của động vật ăn cỏ lên cấu trúc cộng đồng. Quan tâm đến việc ứng dụng thực tế các nguyên tắc sinh thái và tiến hóa, cô đã xem xét tác động của kỹ thuật di truyền, biến đổi khí hậu toàn cầu và các loài xâm lấn đối với hệ sinh thái tự nhiên và nông nghiệp. Để ghi nhận công việc của mình, cô đã nhận được Giải thưởng Tyler năm 2011 về Thành tựu Môi trường. Tận tâm nâng cao kiến thức khoa học, cô đã xuất bản nhiều bài báo và năm cuốn sách về côn trùng cho công chúng.và sinh thái hóa học, đồng thời đã nhận được giải thưởng giảng dạy ở cấp khu vực và quốc gia từ Hiệp hội Côn trùng học Hoa Kỳ. Là thành viên của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia, Viện Hàn lâm Khoa học và Nghệ thuật Hoa Kỳ và Hiệp hội Triết học Hoa Kỳ, bà từng là Chủ tịch Viện Khoa học Sinh học Hoa Kỳ năm 2009 và hiện đang phục vụ trong Hội đồng Quản trị của AAAS. Nghiên cứu của cô đề cập đến sự hợp tác giữa côn trùng và thực vật và bao gồm từ cơ chế giải độc phân tử đến tác động của động vật ăn cỏ lên cấu trúc cộng đồng. Quan tâm đến việc ứng dụng thực tế các nguyên tắc sinh thái và tiến hóa, cô đã xem xét tác động của kỹ thuật di truyền, biến đổi khí hậu toàn cầu và các loài xâm lấn đối với hệ sinh thái tự nhiên và nông nghiệp. Để ghi nhận công việc của mình, cô đã nhận được Giải thưởng Tyler năm 2011 về Thành tựu Môi trường. Tận tâm nâng cao kiến thức khoa học, cô đã xuất bản nhiều bài báo và năm cuốn sách về côn trùng cho công chúng.và sinh thái hóa học, đồng thời đã nhận được giải thưởng giảng dạy ở cấp khu vực và quốc gia từ Hiệp hội Côn trùng học Hoa Kỳ. Là thành viên của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia, Viện Hàn lâm Khoa học và Nghệ thuật Hoa Kỳ và Hiệp hội Triết học Hoa Kỳ, bà từng là Chủ tịch Viện Khoa học Sinh học Hoa Kỳ năm 2009 và hiện đang phục vụ trong Hội đồng Quản trị của AAAS. Nghiên cứu của cô đề cập đến sự hợp tác giữa côn trùng và thực vật và bao gồm từ cơ chế giải độc phân tử đến tác động của động vật ăn cỏ lên cấu trúc cộng đồng. Quan tâm đến việc ứng dụng thực tế các nguyên tắc sinh thái và tiến hóa, cô đã xem xét tác động của kỹ thuật di truyền, biến đổi khí hậu toàn cầu và các loài xâm lấn đối với hệ sinh thái tự nhiên và nông nghiệp. Để ghi nhận công việc của mình, cô đã nhận được Giải thưởng Tyler năm 2011 về Thành tựu Môi trường. Tận tâm nâng cao kiến thức khoa học, cô đã xuất bản nhiều bài báo và năm cuốn sách về côn trùng cho công chúng.





Nội dung tóm tắt PHẦN MỘT KHOA HỌC VỀ SỰ SỐNG VÀ CƠ SỞ HÓA HỌC CỦA NÓ 1 Nghiên cứu về sự sống 1 2 Các phân tử nhỏ và hóa học của sự sống 21 3 Protein, carbohydrate và Lipid 39 4 Axit nucleic và nguồn gốc sự sống 62 PHẦN HAI TẾ BÀO 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống 77 6 Màng tế bào 105 Giao tiếp tế bào và tính đa bào 125 PHẦN BA TẾ BÀO VÀ NĂNG LƯỢNG Năng lượng, Enzyme và chuyển hóa 1 44 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học 165 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời 185 PHẦN BỐN GEN VÀ DI TRUYỀN 11 Chu kỳ tế bào và Phân chia tế bào 205 1 d Di truyền, gen và nhiễm sắc thể 232 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền 259 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen 281 1 J Đột biến gen và Y học phân tử 304 16 Điều hòa biểu hiện gen 328 PHẦN NĂM GENOME 17 Genome 352 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học 373 Sự biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển 392 20 Gen, sự phát triển và tiến hóa 412 PHẦN SÁU CÁC MÔ HÌNH VÀ QUÁ TRÌNH TIẾN HÓA 21 Cơ chế tiến hóa 427 22 Tái tạo và sử dụng các loài 449 23 Đặc tả 467 Sự tiến hóa của gen và bộ gen 485 25 Lịch sử của Sự sống trên Trái đất 505 PHẦN BẢY SỰ TIẾN HÓA CỦA SỰ ĐA DẠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và virus 525 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn 549 28 Thực vật không có hạt: Từ nước đến đất 569 29 Sự tiến hóa của thực vật có hạt 588 30 Sự tiến hóa và tính đa dạng của nấm 608 3' Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các sơ đồ cơ thể 629 32 Động vật nguyên sinh 651 33 Động vật miệng thứ sinh 678 PHẦN EIG HT CÂY HOA: HÌNH THỨC VÀ CHỨC NĂNG 34 Cơ thể thực vật 708 3E Vận chuyển ở thực vật 726 36 Dinh dưỡng thực vật 740 3â€˜ Điều hòa sinh trưởng thực vật 756 3Â£ Sinh sản ở thực vật có hoa 778 35 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường 797 PHẦN CHÍN ĐỘNG VẬT: HÌNH THỨC VÀ CHỨC NĂNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ 815 41 Nội tiết tố động vật 834 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ động vật 856 43 Sinh sản động vật 880 Sự phát triển của động vật 902 Tế bào thần kinh, Glia, và Hệ thần kinh 924 46 Hệ thống cảm giác 946 Hệ thần kinh của động vật có vú 967 48 Hệ thống cơ xương 986 49 Trao đổi khí 1005 50 Hệ thống tuần hoàn 1025 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu 1 048 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ 1071 53 Hành vi của động vật 1093 PHẦN MƯỜI SINH THÁI 54 Sinh thái học và Sự phân bố sự sống 1 1 21 Sinh thái quần thể 1149 Tương tác loài và đồng tiến hóa 1 1 69 Sinh thái cộng đồng 1188 Hệ sinh thái và Sinh thái toàn cầu 1207 Đa dạng sinh học và Bảo tồn sinh học 1 228

Lời nói đầu Sinh học là một lĩnh vực khoa học luôn thay đổi. Những khám phá mới về thế giới sống đang được thực hiện mỗi ngày và hơn 1 triệu bài báo nghiên cứu mới về sinh học được xuất bản mỗi năm. Ngoài nhu cầu liên tục cập nhật các khái niệm và sự kiện được trình bày trong bất kỳ sách giáo khoa khoa học nào, trong những năm gần đây, ý tưởng về cách tốt nhất để giáo dục thế hệ các nhà sinh học sắp tới đã trải qua những thay đổi năng động và thú vị. Mặc dù chúng tôi và nhiều đồng nghiệp đã nghĩ về bản chất của giáo dục sinh học với tư cách cá nhân, nhưng chỉ gần đây các nhà sinh học mới cùng nhau thảo luận về những vấn đề này. Các báo cáo từ Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia, Viện Y khoa Howard Hughes và Chương trình Sinh học AP của College Board không chỉ bày tỏ mối quan ngại về cách tốt nhất để hướng dẫn sinh viên đại học về sinh học mà còn đưa ra những gợi ý cụ thể về cách thiết kế khóa học nhập môn sinh học - và mở rộng ra. , cuốn sách của chúng tôi. Chúng tôi đã theo dõi chặt chẽ các cuộc thảo luận này và đặc biệt ấn tượng với báo cáo "Tầm nhìn và sự thay đổi trong giáo dục sinh học đại học" (visionandchange.org). Với tư cách là những người tham gia vào doanh nghiệp giáo dục, chúng tôi đã đáp lại lời kêu gọi hành động của báo cáo bằng cuốn sách giáo khoa này và các tài liệu phụ trợ liên quan. "Tầm nhìn và Thay đổi" báo cáo đề xuất năm khái niệm cốt lõi về kiến thức sinh học: 1. Tiến hóa 2. Cấu trúc và chức năng 3. Luồng, trao đổi và lưu trữ thông tin 4. Con đường và sự biến đổi năng lượng và vật chất 5. Hệ thống Năm khái niệm này luôn là chủ đề được lặp đi lặp lại trong Cuộc sống, nhưng trong Phiên bản thứ mười này, chúng tôi đã mang đến cho chúng nhiều "phía trước và trung tâm hơn." "Tầm nhìn và Thay đổi" cũng ủng hộ việc học sinh học và thể hiện những năng lực cốt lõi, bao gồm khả năng áp dụng quy trình khoa học bằng cách sử dụng lý luận định lượng. Cuộc sống luôn nhấn mạnh bản chất thực nghiệm của sinh học. Phiên bản này đáp ứng sâu hơn các vấn đề về năng lực cốt lõi này bằng tính năng làm việc mới với dữ liệu và bổ sung tài liệu thống kê cơ bản (Phụ lục B). Các tác giả' nhiều quan điểm giáo dục và lĩnh vực chuyên môn cũng như ý kiến đóng góp từ nhiều đồng nghiệp và sinh viên đã sử dụng các phiên bản trước đã cung cấp thông tin về cách tiếp cận cho phiên bản mới này. Các tính năng lâu dài Chúng tôi vẫn cam kết kết hợp việc trình bày các ý tưởng cốt lõi với trọng tâm là giới thiệu cho sinh viên về quy trình tìm hiểu khoa học. Đi tiên phong trong ý tưởng mô tả các thí nghiệm quan trọng bằng

những hình vẽ độc đáo nhằm giúp học sinh hiểu và đánh giá cao cách thức hoạt động của các nghiên cứu khoa học, chúng tôi tiếp tục phát triển phương pháp này trong 70 nhân vật Điều tra Cuộc sống của cuốn sách. Mỗi hình vẽ này đặt ra thí nghiệm theo phối cảnh và liên hệ nó với văn bản đi kèm. Như trong các phiên bản trước, những số liệu này sử dụng cấu trúc Giả thuyết, Phương pháp, Kết quả và Kết luận.Chúng tôi đã thêm thông tin mới tập trung vào những cá nhân thực hiện các thí nghiệm này để học sinh có thể đánh giá đầy đủ hơn rằng khoa học là một hoạt động mang tính nhân bản và rất cá nhân. Mỗi nhân vật Điều tra Cuộc sống đều có tham chiếu đến BioPortal (; yourBioPortal.com), nơi có thể tìm thấy thảo luận và tài liệu tham khảo cho nghiên cứu tiếp theo. Một tính năng liên quan là các số liệu của Công cụ Nghiên cứu, mô tả các phương pháp trong phòng thí nghiệm và thực địa được sử dụng trong sinh học. Những điều này cũng đã được mở rộng để cung cấp bối cảnh hữu ích hơn cho tầm quan trọng của chúng. Cách đây khoảng 15 năm. Các tác giả và nhà xuất bản của Life đã đi tiên phong trong việc sử dụng chú thích bong bóng trong các hình của chúng tôi. Khi đó, chúng tôi nhận ra rằng nhiều học sinh là những người học bằng hình ảnh, và thực tế này ngày nay thậm chí còn đúng hơn. Chú thích bong bóng của Life đưa những lời giải thích quan trọng về các quy trình phức tạp, phức tạp trực tiếp vào hình minh họa, cho phép học sinh tích hợp thông tin mà không cần phải chuyển đổi qua lại nhiều lần giữa hình vẽ, chú thích và văn bản. Chúng tôi tiếp tục tinh chỉnh cách tổ chức chi hội của mình. Những câu chuyện mở đầu của chúng tôi luôn cung cấp bối cảnh lịch sử, y tế hoặc xã hội để gây tò mò cho học sinh và cho thấy chủ đề của mỗi chương liên quan đến thế giới xung quanh như thế nào. Trong Phiên bản thứ mười, các câu chuyện mở đầu đều kết thúc bằng một câu hỏi được xem lại trong suốt chương. Ở cuối mỗi chương, câu trả lời sẽ được trình bày dựa trên những tài liệu mà học sinh gặp trong nội dung chương. Đề cương chương đặt ra các câu hỏi nhằm nhấn mạnh việc nghiên cứu khoa học, mỗi câu hỏi đều được trả lời trong một phần chính của chương. Phần Tóm tắt tóm tắt các khái niệm chính của mỗi phần và đặt ra các câu hỏi giúp học sinh xem xét và kiểm tra mức độ nắm vững các khái niệm này. Các câu hỏi tóm tắt có hình thức tương tự như mục tiêu học tập được sử dụng trong nhiều khóa học nhập môn sinh học. Phần Tóm tắt Chương nêu bật các số liệu chính và các thuật ngữ được xác định của mỗi chương, đồng thời trình bày lại các khái niệm chínhhoặc bối cảnh xã hội để gây tò mò cho học sinh và cho thấy chủ đề của mỗi chương liên quan đến thế giới xung quanh các em như thế nào. Trong Phiên bản thứ mười, các câu chuyện mở đầu đều kết thúc bằng một câu hỏi được xem lại trong suốt chương. Ở cuối mỗi chương, câu trả lời sẽ được trình bày dựa trên những tài liệu mà học sinh gặp trong nội dung chương. Đề cương chương đặt ra các câu hỏi nhằm nhấn mạnh việc nghiên cứu khoa học, mỗi câu hỏi đều được trả lời trong một phần chính của chương. Phần Tóm tắt tóm tắt các khái niệm chính của mỗi phần và đặt ra các câu hỏi giúp học sinh xem xét và kiểm tra mức độ nắm vững các khái niệm này. Các câu hỏi tóm tắt có hình thức tương tự như mục tiêu học tập được sử dụng trong nhiều khóa học nhập môn sinh học. Phần Tóm tắt Chương nêu bật các số liệu chính và các thuật ngữ được xác định của mỗi chương, đồng thời trình bày lại các khái niệm chínhhoặc bối cảnh xã hội để gây tò mò cho học sinh và cho thấy chủ đề của mỗi chương liên quan đến thế giới xung quanh các em như thế nào. Trong Phiên bản thứ mười, các câu chuyện mở đầu đều kết thúc bằng một câu hỏi được xem lại trong suốt chương. Ở cuối mỗi chương, câu trả lời sẽ được trình bày dựa trên những tài liệu mà học sinh gặp trong nội dung chương. Đề cương chương đặt ra các câu hỏi nhằm nhấn mạnh việc nghiên cứu khoa học, mỗi câu hỏi đều được trả lời trong một phần chính của chương. Phần Tóm tắt tóm tắt các khái niệm chính của mỗi phần và đặt ra các câu hỏi giúp học sinh xem xét và kiểm tra mức độ nắm vững các khái niệm này. Các câu hỏi tóm tắt có hình thức tương tự như mục tiêu học tập được sử dụng trong nhiều khóa học nhập môn sinh học. Phần Tóm tắt Chương nêu bật các số liệu chính và các thuật ngữ được xác định của mỗi chương, đồng thời trình bày lại các khái niệm chính

Lời nói đầu XI được trình bày trong chương một cách ngắn gọn và thân thiện với học sinh, có tham chiếu đến các số liệu cụ thể cũng như các hoạt động và hướng dẫn sinh động có sẵn trong BioPortal. Ở cuối cuốn sách, học sinh sẽ tìm thấy một bảng thuật ngữ được mở rộng hơn nhiều để tiếp tục thực hành của Life là cung cấp các dẫn xuất tiếng Latin hoặc tiếng Hy Lạp cho nhiều thuật ngữ đã được xác định. Khi học sinh trở nên quen thuộc dần dần (và không hề đau đớn) với những từ gốc như vậy, việc nắm vững từ vựng khi tiếp tục nghiên cứu sinh học hoặc y học sẽ dễ dàng hơn. Ngoài ra, phụ lục phổ biến của Cây sự sống (Phụ lục A) trình bày cây phát sinh chủng loại sự sống như một công cụ tham khảo cho phép học sinh đặt bất kỳ nhóm sinh vật nào

được đề cập trong văn bản vào bối cảnh của phần còn lại của cuộc sống. Phiên bản trên web của Phụ lục A cung cấp các liên kết đến ảnh, chìa khóa, danh sách loài, bản đồ phân bố và các thông tin khác (thông qua cơ sở dữ liệu trực tuyến tại DiscoverLife.org) để giúp học sinh khám phá đa dạng sinh học một cách chi tiết hơn. Các tính năng mới Phiên bản thứ mười của Cuộc sống có giao diện khác so với các phiên bản trước. Chúng tôi hy vọng bảng màu mới và thiết kế mở hơn sẽ dễ tiếp cận hơn với sinh viên. Và, để phù hợp với sự nhấn mạnh cao độ của chúng tôi vào nghiên cứu khoa học và phân tích định lượng, chúng tôi đã thêm các bài tập Làm việc với Dữ liệu vào hầu hết các chương. Trong các bài tập đổi mới này, chúng tôi mô tả bối cảnh và cách tiếp cận của một bài nghiên cứu làm cơ sở cho việc phân tích. Sau đó chúng tôi đặt những câu hỏi yêu cầu học sinh phân tích dữ liệu, tính toán và rút ra kết luận. Các câu trả lời (hoặc các câu trả lời có thể được đề xuất) cho những câu hỏi này được bao gồm trong BioPortal và có thể được cung cấp cho sinh viên theo quyết định của người hướng dẫn. Do nhiều câu hỏi trong bài tập Làm việc với Dữ liệu yêu cầu sử dụng các phương pháp thống kê cơ bản nên chúng tôi đã đưa Sách cơ bản về Thống kê vào Phụ lục B của cuốn sách, mô tả các khái niệm và một số phương pháp phân tích thống kê. Chúng tôi hy vọng rằng bài tập về Làm việc với Dữ liệu và thống kê sẽ củng cố cho học sinh; kỹ năng và khả năng áp dụng phân tích định lượng vào sinh học. Chúng tôi đã thêm các liên kết tới Đoạn video phương tiện trong nội dung văn bản, với ít nhất một liên kết cho mỗi chương. Những clip ngắn gọn này nhằm mục đích khai sáng và giải trí. Nhận thấy việc sử dụng rộng rãi "điện thoại thông minh" dành cho sinh viên, sách giáo khoa bao gồm các mã truy cập tức thời (QR) đưa Đoạn phương tiện, Hướng dẫn hoạt hình và Tóm tắt tương tác trực tiếp đến màn hình trong tay bạn. Nếu bạn không có điện thoại thông minh, đừng lo lắng, chúng tôi cũng cung cấp địa chỉ web trực tiếp cho các tính năng này. Với tư cách là nhà giáo dục, chúng tôi theo dõi các cuộc thảo luận hiện nay về phương pháp sư phạm trong giáo dục sinh học. Phần Ôn lại Chương ở cuối chương hiện có nhiều cấp độ câu hỏi dựa trên cách phân loại của Bloom: Ghi nhớ, Hiểu và Áp dụng, Phân tích và Đánh giá. Câu trả lời cho những câu hỏi này xuất hiện ở cuối cuốn sách.Để có mô tả chi tiết về phương tiện truyền thông và phần bổ sung có sẵn cho Phiên bản thứ mười, vui lòng chuyển sang "Truyền thông và Phần bổ sung của Cuộc sống" ở trang xvii. Mười phần PHẦN MỘT, KHOA HỌC CUỘC SỐNG VÀ CƠ SỞ HÓA HỌC CỦA NÓ Chương 1 giới thiệu các khái niệm cốt lõi được nêu trong phần "Tầm nhìn và Sự thay đổi" báo cáo và tiếp tục phương pháp được đánh giá cao là tập trung vào một loạt thí nghiệm cụ thể nhằm giới thiệu cho sinh viên về sinh học như một môn khoa học dựa trên thực nghiệm và không ngừng mở rộng. Chương 1 nhấn mạnh các nguyên tắc sinh học làm nền tảng cho phần còn lại của cuốn sách, bao gồm sự thống nhất của sự sống ở cấp độ tế bào và cách thức tiến hóa hợp nhất thế giới sống. Chương 2-4 đề cập đến các nguyên tắc hóa học và các khối xây dựng nền tảng cho sự sống. Chương 4 cũng bao gồm phần thảo luận về việc sự sống có thể tiến hóa như thế nào từ các chất hóa học vô tri. PHẦN HAI, TẾ BÀO Bản chất của tế bào và vai trò của chúng như là cơ sở cấu trúc và chức năng của sự sống là nền tảng của sinh học. Những chương sửa đổi này bao gồm những giải thích mở rộng về cách sử dụng các thao tác thí nghiệm đối với hệ thống sống để khám phá nguyên nhân và kết quả trong sinh học. Học sinh tò mò với câu hỏi "Những tế bào đầu tiên đến từ đâu?" sẽ đánh giá cao cuộc thảo luận cập nhật về các ý tưởng về nguồn gốc của tế bào và bào quan, cũng như thảo luận mở rộng về sự tiến hóa của đa bào và tương tác tế bào. Để đáp lại ý kiến của người đánh giá, cuộc thảo luận về điện thế màng đã được chuyển sang Chương 45, nơi học sinh có thể thấy nó phù hợp hơn. PHẦN BA, TẾ BÀO VÀ NĂNG LƯỢNG Hóa sinh của sự sống và biến đổi năng lượng là một trong những chủ đề thách thức nhất đối với nhiều học sinh. Chúng tôi đã làm việc để làm rõ các khái niệm như ức chế enzyme, enzyme dị lập thể và sự tích hợp của các hệ thống sinh hóa. Các bài trình bày sửa đổi về quá trình đường phân và chu trình axit xitric giờ đây tập trung, bằng cả văn bản và hình ảnh, vào các khái niệm chính và cố gắng hạn chế quá nhiều chi tiết. Ngoài ra còn có các cuộc thảo luận sửa đổi về vai trò sinh thái của các con đường cố định carbon quang hợp thay thế, cũng như vai trò của các sắc tố phụ và trung tâm phản ứng trong quá trình quang hợp. PHẦN BỐN, GEN VÀ DI TRUYỀN Phần quan trọng này của cuốn sách được sửa đổi để cải thiện sự rõ ràng, liên kết các khái niệm liên quan và cung cấp thông tin cập nhật từ các kết quả nghiên cứu gần đây. Thay vì được tách biệt thành các chương riêng biệt, tài liệu về di truyền nhân sơ và y học phân tử hiện được đan xen thành các chương liên quan. Chương 11 về chu kỳ tế bào bao gồm một cuộc thảo luận mới về cơ chế phân chia tế bào được thay đổi như thế nào trong tế bào ung thư. Chương 12 về di truyền lây truyền hiện nay đề cập đến hiện tượng này ở sinh vật nhân sơ. Chương 13 và 14 đề cập đến biểu hiện gen và điều hòa gen, bao gồm những khám phá mới về vai trò của RNA và thảo

luận mở rộng về biểu sinh. Chương 15 đề cập đến chủ đề đột biến gen và mô tả các ứng dụng cập nhật của di truyền y học.PHẦN NĂM, GENOME Thông tin bao quát và cập nhật về bộ gen sẽ mở rộng và củng cố các khái niệm được đề cập trong Phần 4. Chương đầu tiên của Phần thứ năm mô tả cách thức bộ gen

XII Lời nói đầu được phân tích và cho chúng ta biết những gì về sinh học của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, trong đó có con người. Các phương pháp giải trình tự DNA và phân tích bộ gen, nói chung quen thuộc với nhiều sinh viên, đang được cải tiến nhanh chóng và chúng tôi thảo luận về những tiến bộ này cũng như cách sử dụng tin sinh học. Điều này dẫn đến một chương mô tả kiến thức của chúng ta về sinh học phân tử và di truyền làm nền tảng cho công nghệ sinh học như thế nào - việc áp dụng kiến thức này vào các vấn đề và vấn đề thực tế như nghiên cứu tế bào gốc. Phần Năm kết thúc bằng một chuỗi hai chương độc đáo khám phá sự giao thoa giữa các quá trình phát triển với sinh học phân tử (Chương 19) và với sự tiến hóa (Chương 20), cung cấp cho sinh viên mối liên hệ giữa hai chủ đề quan trọng này và là cầu nối với Phần Sáu. PHẦN SÁU MÔ HÌNH VÀ QUÁ TRÌNH TIẾN HÓA Nhiều sinh viên đến với khóa học nhập môn sinh học với những ý tưởng đã có sẵn về tiến hóa. Một quan điểm chung cho rằng sự tiến hóa chỉ nói về Darwin, đã được xác nhận chắc chắn ở đầu Chương 21, chương này không chỉ minh họa giá trị thực tiễn của việc hiểu đầy đủ về sinh học tiến hóa hiện đại mà còn theo dõi lịch sử của "Darwin" một cách ngắn gọn và cô đọng. ;là ý tưởng nguy hiểm" trong suốt thế kỷ XX và cho đến những tổng hợp hiện nay về di truyền tiến hóa phân tử và sinh học phát triển tiến hóa - các lĩnh vực nghiên cứu ủng hộ và hỗ trợ các nguyên tắc sinh học tiến hóa làm cơ sở để so sánh và hiểu tất cả các khía cạnh khác của sinh học. Các phần còn lại của Chương 21 mô tả các cơ chế tiến hóa một cách rõ ràng và thực tế. Chương 22 mô tả cây phát sinh chủng loại như một công cụ không chỉ để phân loại mà còn để nghiên cứu tiến hóa. Các chương còn lại đề cập đến sự hình thành loài và tiến hóa phân tử, kết thúc bằng cái nhìn tổng quan về lịch sử tiến hóa của sự sống trên Trái đất. PHẦN THỨ BẢY, SỰ TIẾN HÓA CỦA SỰ ĐA DẠNG Tiếp tục chủ đề về sự tiến hóa đã định hình thế giới của chúng ta như thế nào. Phần thứ bảy giới thiệu những quan điểm mới nhất về đa dạng sinh học và mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật. Các chương đã được sửa đổi với mục đích giúp học sinh dễ dàng đánh giá cao những thay đổi tiến hóa quan trọng đã diễn ra trong các nhóm sinh vật khác nhau. Các chương này nhấn mạnh đến việc hiểu được bức tranh toàn cảnh về sự đa dạng của sinh vật - cây sự sống - trái ngược với việc ghi nhớ hệ thống phân cấp và tên phân loại. Xuyên suốt cuốn sách, cây sự sống được nhấn mạnh như một cách để hiểu và tổ chức thông tin sinh học. PHẦN TÁM, THỰC VẬT CÓ HOA: HÌNH THỨC VÀ CHỨC NĂNG Điểm nhấn của cách tiếp cận hiện đại này đối với hình dạng và chức năng của thực vật không chỉ dựa trên những phát hiện cơ bản dẫn đến việc làm sáng tỏ các cơ chế sinh trưởng và sinh sản của thực vật mà còn về việc sử dụng di truyền của các sinh vật mẫu . Để đáp lại người sử dụng các phiên bản trước đó,Tài liệu bao gồm những khám phá gần đây về sinh học phân tử thực vật và tín hiệu đã được sắp xếp lại và sắp xếp hợp lý để giúp sinh viên dễ tiếp cận hơn. Ngoài ra còn có những giải thích mở rộng và rõ ràng hơn về các chủ đề như quan hệ nước, sơ đồ cơ thể thực vật, sự hình thành giao tử và thụ tinh kép. PHẦN CHÍN, ĐỘNG VẬT: HÌNH THỨC VÀ CHỨC NĂNG Phần tổng quan về sinh lý động vật này bắt đầu bằng một chuỗi các chương bao gồm các hệ thống thông tin - nội tiết, miễn dịch và thần kinh. Việc tìm hiểu về các hệ thống thông tin này cung cấp nền tảng quan trọng và giải thích các quá trình kiểm soát và điều chỉnh có ảnh hưởng và tích hợp các hệ thống sinh lý cá nhân được đề cập trong các chương còn lại của Phần này. Chương 45, "Tế bào thần kinh và hệ thần kinh" đã được sắp xếp lại và chứa các mô tả về những khám phá mới thú vị về tế bào thần kinh đệm và vai trò của chúng trong hệ thần kinh của động vật có xương sống. Việc tổ chức một số chương khác đã được sửa đổi để phản ánh những phát hiện gần đây và cho phép sinh viên dễ dàng xác định các khái niệm quan trọng nhất cần nắm vững. PHẦN MƯỜI, SINH THÁI HỌC Phần Mười tiếp tục cam kết của Life trong việc trình bày các khía cạnh thực nghiệm và định lượng của sinh học, tập trung nhiều hơn vào cách các nhà sinh thái thiết kế và tiến hành thí nghiệm. Các bài tập mới tạo cơ hội cho học sinh xem dữ liệu sinh thái được thu thập như thế nào trong phòng thí nghiệm và trên thực địa, cách phân tích những dữ liệu này và cách áp dụng kết quả để trả lời các câu hỏi. Ngoài ra còn có một cuộc thảo luận mở rộng về quần xã sinh vật dưới nước và một lời giải thích tổng hợp hơn về cách các thành phần dưới nước, trên cạn và khí quyển tích hợp để ảnh hưởng đến sự phân bố và sự phong phú của sự sống trên Trái đất. Ngoài ra, còn có sự nhấn mạnh mở rộng vào các ví dụ về các chiến lược thành công do các nhà sinh thái học đề xuất nhằm giảm thiểu tác động của con người đến môi trường; thay vì liệt kê

những cách mà hoạt động của con người tác động tiêu cực đến các hệ thống tự nhiên, Phiên bản thứ mười sửa đổi này cung cấp thêm ví dụ về những cách mà các nguyên tắc sinh thái có thể được áp dụng để tăng tính bền vững của các hệ thống này. Các định dạng có giá trị đặc biệt Chúng tôi một lần nữa cung cấp Cuộc sống dưới dạng sách đầy đủ và dưới dạng bộ sách bìa mềm. Vì vậy, những người hướng dẫn muốn sử dụng ít hơn toàn bộ cuốn sách có thể chọn từ các tập chia nhỏ này, mỗi tập đều có nội dung đầu, phụ lục, bảng thuật ngữ và mục lục của cuốn sách. • Tập I, Tế bào và Di truyền, bao gồm: Phần Một, Khoa học về Sự sống và Cơ sở Hóa học của Nó (Chương 1-4); Phần thứ hai, Tế bào (Chương 5-7); Phần thứ ba, Tế bào và Năng lượng (Chương 8-10); Phần thứ tư, Gen và di truyền (Chương 11-16); và Phần thứ năm, Bộ gen (Chương 17-20). ™ Tập II, Tiến hóa, Đa dạng và Sinh thái học, bao gồm: Chương 1, Nghiên cứu về cuộc sống; Phần thứ sáu, Các mô hình và quá trình tiến hóa (Chương 21-25); Phần thứ bảy, Sự tiến hóa của sự đa dạng (Chương 26-33); và Phần thứ mười, Sinh thái học (Chương 54-59). ™ Tập III, Thực vật và Động vật, gồm: Chương 1,Nghiên cứu cuộc sống; Phần thứ tám, Thực vật có hoa: Hình thức và Chức năng (Chương 34-39); và Phần thứ chín, Động vật: Hình thức và Chức năng (Chương 40-53). Giải đáp thắc mắc của sinh viên, cũng có hai cách để có được toàn bộ cuốn sách với chi phí giảm đáng kể. Ấn bản lá rời của Life là một phiên bản được đóng gói co lại, không đóng bìa, có ba lỗ, vừa khít với một bìa sách ba vòng. Học sinh lấy

Lời nói đầu XIII chỉ những gì họ cần cho lớp học và có thể dễ dàng tích hợp các tài liệu của người hướng dẫn và các tài nguyên khác. Cuộc sống là văn bản sinh học toàn diện đầu tiên cung cấp toàn bộ cuốn sách dưới dạng Sách điện tử thực sự mạnh mẽ và chúng tôi cung cấp Phiên bản thứ mười ở định dạng tương tác, linh hoạt này mang đến cho sinh viên một cách khác để đọc văn bản và tìm hiểu tài liệu. Sách điện tử tích hợp các tài nguyên truyền thông dành cho sinh viên (hoạt hình, hoạt động, tóm tắt tương tác và câu đố) và cung cấp cho người hướng dẫn một cách mạnh mẽ để tùy chỉnh sách giáo khoa bằng văn bản, hình ảnh, liên kết web của riêng họ và trong BioPortal, câu đố và các tài liệu khác. Chúng tôi tự hào rằng ấn bản in của chúng tôi là một Cuộc sống xanh hơn giúp giảm thiểu tác động đến môi trường. Sự sống là văn bản sinh học giới thiệu đầu tiên được in trên giấy được Hội đồng Quản lý Rừng gắn nhãn "tiêu chuẩn vàng về giấy xanh". và nó tiếp tục được sản xuất từ gỗ khai thác từ các khu rừng bền vững. Nhiều người cần cảm ơn Một trong những lời khuyên khôn ngoan nhất từng được đưa ra cho một tác giả sách giáo khoa là "hãy đam mê môn học của bạn, nhưng đừng đặt cái tôi của bạn lên trang giấy"." Xem xét tất cả những người đã giám sát chúng tôi trong suốt quá trình tạo ra cuốn sách này, lời khuyên này không thể nào phù hợp hơn. Chúng tôi mang ơn rất nhiều người đã giúp tạo nên cuốn sách này. Đầu tiên và quan trọng nhất trong số này là các đồng nghiệp của chúng tôi, các nhà sinh vật học từ hơn 100 tổ chức. Trước khi đặt bút viết, chúng tôi đã xin lời khuyên từ những người sử dụng Life's Ninth Edition, cũng như những người sử dụng các cuốn sách khác. Những người đánh giá này đã đưa ra những gợi ý chi tiết để cải thiện. Các đồng nghiệp khác đóng vai trò là người đánh giá khi cuốn sách gần như đã hoàn thành, chỉ ra những điểm không chính xác hoặc thiếu rõ ràng. Tất cả những nhà sinh vật học này đều được liệt kê trong phần ghi nhận của người đánh giá, cùng với hàng chục người đã đánh giá tất cả các nguồn đánh giá đã được sửa đổi. Khi bắt đầu viết, chúng tôi đã nhận được lời khuyên tuyệt vời của một nhóm các nhà sinh học giàu kinh nghiệm, hiểu biết và kiên nhẫn làm việc với tư cách là người biên tập dòng và phát triển. Laura Green của Sinauer Associates đứng đầu nhóm và phối hợp công việc tốt của riêng mình với Jane Murfett, Norma Roche và Liz Pierson để tạo ra một văn bản bóng bẩy và chuyên nghiệp. Chúng tôi đặc biệt mang ơn Laura vì công việc của cô ấy về Điều tra cuộc sống quan trọng và Làm việc với các yếu tố Dữ liệu mới. Lần thứ mười trong mười lần xuất bản, Carol Wigg giám sát quá trình biên tập. Ảnh hưởng tích cực của cô ấy lan tỏa khắp cuốn sách. Nghệ sĩ Elizabeth Morales một lần nữa chuyển những bản phác thảo thô sơ của chúng tôi thành những hình minh họa mới tuyệt đẹp. Chúng tôi hy vọng bạn đồng ý rằng chương trình nghệ thuật của chúng tôi vẫn cực kỳ rõ ràng và trang nhã. Johannah Walkowicz đã điều phối hiệu quả hàng trăm đánh giá được mô tả ở trên. David McIntyre, biên tập viên ảnh xuất sắc, đã nghiên cứu và cung cấp cho chúng tôi những bức ảnh mới, trong đó có nhiều bức ảnh của chính anh ấy, để làm phong phú thêm nội dung và hình ảnh của cuốn sách.Joanne Delphia chịu trách nhiệm về thiết kế và bố cục mới sắc nét khiến cho ấn bản Life này không chỉ rõ ràng, dễ đọc mà còn đẹp mắt. Christopher Small đứng đầu nhóm sản xuất của Sinauer và đóng góp bằng vô số cách để đưa Life đến hình thức cuối cùng. Jason Dirks đã điều phối việc tạo ra các nguồn tài nguyên truyền thông và giảng viên của chúng tôi, với Mary Tyler, Mitch Walkowicz

và Carolyn Wetzel làm biên tập viên cho các phần bổ sung đánh giá mở rộng của chúng tôi. W. H. Freeman tiếp tục đưa Life đến với đông đảo khán giả hơn. Phó Giám đốc Tiếp thị Debbie Clare, các chuyên gia khu vực, quản lý khu vực và lực lượng bán hàng giàu kinh nghiệm là những đại sứ hiệu quả và là người truyền tải khéo léo các tính năng cũng như thế mạnh độc đáo trong cuốn sách của chúng tôi. Chúng tôi phụ thuộc vào chuyên môn và năng lượng của họ để giữ liên lạc với cách người dùng nhìn nhận Cuộc sống. Cũng xin cảm ơn nhóm truyền thông Freeman đã sản xuất Sách điện tử và BioPortal. Cuối cùng, chúng tôi cảm ơn người bạn Andy Sinauer của chúng tôi. Giống như của chúng tôi, tên của anh ấy nằm trên bìa cuốn sách và anh ấy thực sự quan tâm sâu sắc đến nội dung trong đó. DAVID SADAVA DAVID HILLIS CRAIG HELLER CÓ THỂ BERENBAUM

Người đánh giá cho Ấn bản thứ mười Giữa những người đánh giá phiên bản Shivanthi Anandan, Đại học Drexel Brian Bagatto, Đại học Akron Mary Bisson, Đại học Buffalo, Đại học Bang New York Meredith Blackwell, Đại học Bang Louisiana Randy Brooks, Đại học Florida Atlantic Heather Caldwell, Bang Kent Đại học Jeffrey Carrier, Cao đẳng Albion David Champlin, Đại học Nam Maine Wesley Colgan, Cao đẳng cộng đồng Pikes Peak Emma Creaser, Cao đẳng Unity Karen Cur to. Đại học Pittsburgh John Dennehy, Đại học Queens, Đại học Thành phố New York Rajinder Dhindsa, Đại học McGill James A. Doyle, Đại học California, Davis Scott Edwards, Đại học Harvard David Eldridge, Đại học Baylor Joanne Ellzey, Đại học Texas ở El Paso Douglas Gayou, Đại học Missouri Stephen Gehnrich, Đại học Salisbury Arundhati Ghosh, Đại học Pittsburgh Nathalia Glickman Holtzman, Đại học Queens, Đại học Thành phố New York Elizabeth Good, Đại học Illinois tại Urbana-Champaign Harry Greene, Đại học Cornell Alice Heicklen, Đại học Columbia Albert Herrera, Đại học Nam California David Hibbett, Đại học Clark Mark Holbrook, Đại học Iowa Craig Jordan, Đại học Texas tại San Antonio Walter Judd, Đại học Florida John M. Labavitch, Đại học California, Davis Nathan H. Lents, John Trường Cao đẳng Tư pháp Hình sự Jay, Đại học Thành phố New York Barry Logan, Cao đẳng Bowdoin Barbara Lorn, Cao đẳng Davidson David Low, Đại học California, Davis Janet Loxterman, Đại học Bang Idaho Sharon Lynn, Đại học Wooster Julin Maloof, Đại học California, Davis Richard McCarty, Đại học Johns Hopkins Sheila McCormick, Đại học California, Berkeley Marcie Moehnke, Đại học Baylor Roberta Moldow, Đại học Seton Hall Tsafrir Mor, Đại học bang Arizona Alexander Motten, Đại học Duke Barbara Musolf, Đại học bang Clayton Stuart Newfeld, Đại học bang Arizona Bruce Ostrow, Đại học bang Grand Valley Laura K. Palmer, Đại học bang Pennsylvania, Altoona Robert Pennock, Đại học bang Michigan Kamini Persaud, Đại học Toronto, Scarborough Roger Persell, Cao đẳng Hunter, Đại học thành phố New York Matthew Rand, Cao đẳng Carleton Susan Richardson , Đại học Florida Atlantic Brian C. Ring, Đại học bang Valdosta Jay Rosenheim, Đại học California, Davis Ben Rowley, Đại học Central Arkansas Ann Rushing, Đại học Baylor Mikal Saltveit, Đại học California, Davis Joel Schildbach, Đại học Johns Hopkins Christopher J. Schneider , Đại học Boston Paul Schulte, Đại học Nevada, Las Vegas Leah Sheridan, Đại học Bắc Colorado Gary Shin, Đại học California, Los Angeles Mitchell Singer, Đại học California, Davis William Taylor, Đại học Toledo Sharon Thoma, Đại học Wisconsin, Madison James F. A. Traniello, Đại học Boston Terry Trier, Đại học bang Grand Valley Sara Via,Đại học Maryland Curt Walker, Cao đẳng Dixie State Fred Wasserman, Đại học Boston Alexander J. Werth, Cao đẳng Hampden-Sydney Elizabeth Willott, Người đánh giá độ chính xác của Đại học Arizona Rebecca Rashid Achterman, Đại học Western Washington Maria Ambrosetti, Đại học Emory Miriam Ashley-Ross, Wake Forest Đại học Felicitas Avendano, Đại học Grand View David Bailey, Cao đẳng St. Norbert Chhandak Basu, Đại học bang California, Northridge Jim Bednarz, Đại học bang Arkansas Charlie Garnett Benson, Đại học bang Georgia Katherine Boss-Williams, Đại học Emory Ben Brammell, Đại học Asbury

Người đánh giá Ấn bản thứ mười XV Christopher I. Brandon, Jr., Georgia Gwinnett College Carolyn J. W. Bunde, Idaho State University Darlene Campbell, Đại học Cornell Jeffrey Carmichael, Đại học Bắc Dakota David J. Carroll, Viện Công nghệ Florida Ethan Carver, Đại học của Tennessee tại Chattanooga Peter Chabora, Cao đẳng Queens, Đại học Thành phố New York Heather Cook, Cao đẳng Wagner Hsini Lin Cox, Đại học Texas tại El Paso Douglas Darnowski, Đại học Indiana Đông Nam Stephen Devoto, Đại học Wesleyan Rajinder Dhindsa, Đại học McGill Jesse Dillon , Đại học Bang California, Long Beach James A.

Doyle, Đại học California, Davis Devin Drown, Đại học Indiana Richard E. Duhrkopf, Đại học Baylor Weston Dulaney, Cao đẳng Cộng đồng Bang Nashville David Eldridge, Đại học Baylor Kenneth Filchak, Đại học Notre Dame Kerry Finlay , Đại học Regina Kevin Folta, Đại học Florida Douglas Gayou, Đại học Missouri David T. Glover, Cục Quản lý Thực phẩm và Dược phẩm Russ Goddard, Đại học Bang Valdosta Elizabeth Godrick, Đại học Boston Leslie Goertzen, Đại học Auburn Elizabeth Good, Đại học Illinois tại Urbana- Champaign Ethan Graf, Cao đẳng Amherst Eileen Gregory, Cao đẳng Rollins Julie C. Hagelin, Đại học Alaska, Fairbanks Nathalia Glickman Holtzman, Cao đẳng Queens, Đại học Thành phố New York Dianne Jennings, Đại học Virginia Commonwealth Jamie Jensen, Đại học Bringham Young Glennis E. Julian Erin Keen-Rhinehart, Đại học Susquehanna Henrik Kibak, Đại học bang California, Monterey Bay Brandi Brandon Knight, Đại học Emory Daniel Kueh, Đại học Emory John G. Latto, Đại học California, Santa Barbara Kristen Lennon, Đại học bang Frostburg David Low, Đại học California , Santa Barbara Jose-Luis Machado, Cao đẳng Swarthmore Jay Mager, Đại học Ohio Northern Stevan Marcus, Đại học Alabama Nilo Marin, Cao đẳng Broward Marlee Marsh, Cao đẳng Columbia Nam Carolina Erin Martin, Đại học Nam Florida, Sarasota-Manatee Brad Mehrtens, Đại học Illinois tại Urbana-Champaign Michael Meighan, Đại học California, Berkeley Tsafrir Mor, Đại học bang Arizona Roderick Morgan, Đại học bang Grand Valley Jacalyn Newman, Đại học Pittsburgh Alexey Nikitin, Đại học bang Grand Valley Zia Nisani, Cao đẳng Antelope Valley Laura K. Palmer, Đại học Bang Pennsylvania, Altoona Nancy Pencoe, Đại học Bang Tây Georgia David P. Puthoff, Đại học Bang Frostburg Brett Riddle, Đại học Nevada, Las Vegas Leslie Riley, Đại học Bắc Ohio Brian C. Ring, Đại học Bang Valdosta Heather Roffey, Đại học McGill Lori Rose, Đại học Hill Naomi Rowland, Đại học Western Kentucky Beth Rueschhoff, Đại học Indiana Southeast Ann Rushing, Đại học Baylor Iliya Ruvinsky, Đại học Chicago Paul Schulte, Đại học Nevada, Las Vegas Susan Sharbaugh, Đại học Alaska, Fairbanks Jonathan Shenker,Viện Công nghệ Florida Gary Shin, Đại học bang California, Long Beach Ken Spitze, Đại học West Georgia Bruce Stallsmith, Đại học Alabama ở Huntsville Robert M. Steven, Đại học Toledo Zuzana Swigonova, Đại học Pittsburgh Rebecca Symula, Đại học Mississippi Mark Taylor, Đại học Baylor Mark Thogerson, Đại học bang Grand Valley Eethia Tillman, Cao đẳng Spelman Terry Trier, Đại học bang Grand Valley Michael Troyan, Đại học bang Pennsylvania, Đại học Park Sebastian Velez, Đại học bang Worcester Sheela Vemu, Đại học Bắc Illinois Andrea Ward, Đại học Adelphi Katherine Warpeha, Đại học Illinois tại Chicago Fred Wasserman, Đại học Boston Michelle Wien, Đại học Bryn Mawr Robert Wisotzkey, Đại học California State, East Bay Greg Wray, Đại học Duke Joanna Wysocka-Diller, Đại học Auburn Catherine Young, Đại học Ohio Northern Heping Zhou , Người đánh giá Đại học Seton Hall Maria Ambrosetti, Đại học Bang Georgia Cecile Andraos-Selim, Đại học Hampton Felicitas Avendano, Đại học Grand View David Bailey, Đại học St. Norbert Jim Bednarz, Đại học Bang Arkansas Charlie Garnett Benson, Đại học Bang Georgia Katherine Boss-Williams, Đại học Emory Ben Brammell, Đại học Asbury Christopher I. Brandon, Jr., Đại học Georgia Gwinnett Brandi Brandon Knight, Đại học Emory

XVI Người đánh giá ấn bản thứ mười Ethan Carver, Đại học Tennessee, Chattanooga Heather Cook, Đại học Wagner Hsini Lin Cox, Đại học Texas tại El Paso Douglas Darnowski, Đại học Indiana Đông Nam Jesse Dillon, Đại học Bang California, Long Beach Devin Drown, Indiana Đại học Richard E. Duhrkopf, Đại học Baylor Weston Dulaney, Cao đẳng Cộng đồng Tiểu bang Nashville Kenneth Filchak, Đại học Notre Dame Elizabeth Godrick, Đại học Boston Elizabeth Good, Đại học Illinois tại Urbana-Champaign Susan Hengeveld, Đại học Indiana Bloomington Nathalia Glickman Holtzman, Đại học Queens, Cao đẳng Thành phố New York Glennis E. Julian Erin Keen-Rhinehart, Đại học Susquehanna Stephen Kilpatrick, Đại học Pittsburgh Daniel Kueh, Đại học Emory Stevan Marcus, Đại học Alabama Nilo Marin, Đại học Broward Marlee Marsh, Cao đẳng Columbia Erin Martin, Đại học South Florida, Sarasota-Manatee Brad Mehrtens, Đại học Illinois tại Urbana-Champaign Darlene Mitrano, Đại học Christopher Newport Anthony Moss, Đại học Auburn Jacalyn Newman, Đại học Pittsburgh Alexey Nikitin, Đại học Bang Grand Valley Zia Nisani, Cao đẳng Antelope Valley Sabiha Rahman, Đại học Ottawa Nancy Rice, Đại học Western Kentucky Brian C. Ring, Đại học bang Valdosta Naomi Rowland, Đại học Western Kentucky Jonathan Shenker, Viện Công nghệ Florida Gary Shin, Đại học bang California, Long Beach Jacob Shreckengost, Đại học Emory Michael Smith, Đại học Western Kentucky Ken Spitze , Đại học West Georgia Bruce Stallsmith, Đại học Alabama ở Huntsville Zuzana

Swigonova, Đại học Pittsburgh William Taylor, Đại học Toledo Mark Thogerson, Đại học bang Grand Valley Eethia Tillman, Cao đẳng Spelman Michael Troyan, Đại học bang Pennsylvania Ximena Valderrama, Ramapo Đại học New Jersey Sheela Vemu, Đại học Bắc Illinois Suzanne Wakim, Đại học Butte Katherine Warpeha, Đại học Illinois tại Chicago Fred Wasserman, Đại học Boston Michelle Wien, Đại học Bryn Mawr Robert Wisotzkey, Đại học bang California, East Bay Heping Zhou, Đại học Seton Hall

Phương tiện và Phần bổ sung của LIFE'S BIOP(&RTAL yourBioPortal.com BioPortal là cổng trực tuyến tới tất cả các tài nguyên kỹ thuật số của Life, bao gồm Sách điện tử tương tác đầy đủ, một loạt các tài nguyên truyền thông dành cho sinh viên và người hướng dẫn, và các tài nguyên truyền thông mạnh mẽ. BioPortal bao gồm các tính năng và tài nguyên sau: Life, Sách điện tử ấn bản thứ mười (Sách điện tử cũng có sẵn độc lập) Phiên bản trực tuyến hoàn chỉnh của sách giáo khoa Tích hợp tất cả các Clip phương tiện, Hoạt động, Hướng dẫn hoạt hình và các phương tiện khác tài nguyên â€¢ Liên kết trong văn bản tới tất cả các mục chú giải thuật ngữ, với cách phát âm âm thanh â€¢ Tính năng ghi chú linh hoạt và đánh dấu văn bản dễ dàng â€¢ Bảng thuật ngữ và chỉ mục có thể tìm kiếm â€¢ Tìm kiếm toàn văn Các tính năng sách điện tử bổ sung dành cho người hướng dẫn: â€¢ Tùy chỉnh nội dung : Người hướng dẫn có thể dễ dàng ẩn các chương hoặc phần mà họ không đề cập trong khóa học, sắp xếp lại thứ tự các chương và phần và thêm nội dung của riêng họ trực tiếp vào Sách điện tử. chú thích Sách điện tử bằng ghi chú và nội dung của riêng họ trên bất kỳ trang nào. Ghi chú của người hướng dẫn có thể bao gồm văn bản, liên kết Web, hình ảnh, liên kết đến tài nguyên BioPortal, tài liệu đã tải lên, v.v. LearningCurve Mới cho Phiên bản thứ mười, LearningCurve là một hệ thống câu hỏi thích ứng mạnh mẽ với định dạng giống như trò chơi thu hút học sinh. Thay vì chỉ trả lời một bộ câu hỏi cố định, học sinh trả lời các câu hỏi được chọn lọc linh hoạt để tiến tới mức độ hiểu mục tiêu. Tại bất kỳ thời điểm nào, sinh viên có thể xem báo cáo về mức độ hoạt động của họ trong từng lĩnh vực chủ đề (có liên kết đến các phần Sách điện tử và tài nguyên truyền thông), để giúp họ tập trung vào các lĩnh vực có vấn đề. Tài nguyên BioPortal dành cho sinh viên Các câu hỏi chẩn đoán được xây dựng sẵn sẽ đánh giá mức độ hiểu biết của học sinh về từng phần của mỗi chương. và lập Kế hoạch học tập cá nhân hóa để tập trung hiệu quả thời gian học tập của sinh viên. Kế hoạch bao gồm các liên kết đến các phần sách giáo khoa cụ thể, hướng dẫn sinh động và các hoạt động. TÓM TẮT TƯƠNG TÁC. Đối với mỗi chương, những tóm tắt sinh động này kết hợp việc xem xét các khái niệm quan trọng với các liên kết đến tất cả các số liệu chính. Hoạt động và Hướng dẫn hoạt hình. HƯỚNG DẪN Animated. Hướng dẫn chuyên sâu trình bày các chủ đề phức tạp theo định dạng rõ ràng, dễ làm theo, kết hợp hoạt ảnh hoặc mô phỏng chi tiết với phần giới thiệu, kết luận và bài kiểm tra ngắn gọn. CLIP TRUYỀN THÔNG. Mới có trong Phiên bản thứ mười, những đoạn video ngắn, hấp dẫn này mô tả các ví dụ hấp dẫn về một số sinh vật, quá trình và hiện tượng được thảo luận trong sách giáo khoa. CÁC HOẠT ĐỘNG. Một loạt các hoạt động tương tác giúp học sinh tìm hiểu và xem lại các sự kiện và khái niệm chính thông qua sơ đồ ghi nhãn, xác định các bước trong quy trình và kết hợp các khái niệm. BÀI GIẢNG SÁCH. Tính năng mới cho Phiên bản thứ mười, Sổ tay Bài giảng được đưa trực tuyến vào BioPortal. Notebook bao gồm tất cả các hình và bảng của sách giáo khoa, có không gian để ghi chú và có sẵn dưới dạng tệp PDF có thể tải xuống. TIN SINH HỌC TỪ KHOA HỌC MỸ.BioNews giúp người hướng dẫn dễ dàng đưa bản chất năng động của khoa học sinh học và tiền tệ cập nhật từng phút vào khóa học của họ thông qua nguồn cấp tin tức được cập nhật tự động. BIONAVIGATOR. Một cách trực quan độc đáo để khám phá tất cả các Hướng dẫn và Hoạt động hoạt hình ở các cấp độ nghiên cứu sinh học khác nhau - từ quy mô toàn cầu xuống quy mô phân tử. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU. Phiên bản trực tuyến của bài tập Làm việc với dữ liệu có trong sách giáo khoa. THẺ FLASHCARD VÀ CÁC ĐIỀU KHOẢN CHÍNH. Thẻ Flashcard và Thuật ngữ chính cung cấp một cách lý tưởng để học sinh học và ôn lại thuật ngữ mở rộng về sinh học nhập môn, bao gồm chế độ ôn tập và chế độ câu hỏi. ĐIỀU TRA LIÊN KẾT CUỘC SỐNG. Đối với mỗi hình Cuộc sống điều tra trong sách giáo khoa, BioPortal bao gồm phần tổng quan về thí nghiệm được mô tả trong hình cùng với các liên kết đến (các) bài viết gốc, có liên quan

Nghiên cứu hoặc ứng dụng về Truyền thông và Thực phẩm bổ sung của XVIII LIFE sau đó cũng như thông tin bổ sung liên quan đến thử nghiệm. BẢNG CHÚ GIẢI. Bảng thuật ngữ đầy đủ, có cách phát âm cho tất cả các thuật ngữ. CÂY ĐỜI. Một phiên bản tương tác của Cây Sự sống từ Phụ lục A. Cây trực tuyến liên kết đến

vô số thông tin về mỗi nhóm được liệt kê. TOÁN CHO CUỘC SỐNG. Bộ sưu tập các phím tắt và tài liệu tham khảo toán học nhằm giúp học sinh có các kỹ năng định lượng cần thiết trong phòng thí nghiệm sinh học. KỸ NĂNG SINH TỒN. Hướng dẫn về thói quen học tập hiệu quả hơn, bao gồm quản lý thời gian, ghi chú, đánh dấu hiệu quả và luyện thi. Báo cáo Đánh giá tài nguyên BioPortal của người hướng dẫn – Báo cáo LearningCurve và Diagnostic Quizzing cung cấp cho người hướng dẫn nhiều thông tin về mức độ hiểu của học sinh, theo từng phần trong sách giáo khoa, cùng với các tài nguyên bài giảng có mục tiêu cho những lĩnh vực cần được chú ý nhiều nhất. ™ Ngân hàng câu hỏi toàn diện bao gồm các câu hỏi từ Ngân hàng bài kiểm tra, Đường cong học tập, Câu hỏi chẩn đoán, Hướng dẫn học tập và Ôn lại chương trong sách giáo khoa. • Tính năng lọc câu hỏi cho phép người hướng dẫn chọn câu hỏi dựa trên danh mục và/hoặc phần sách giáo khoa của Bloom, để dễ dàng chọn kết hợp các loại câu hỏi mong muốn. ™ Các công cụ đánh giá dễ sử dụng cho phép người hướng dẫn tạo các câu hỏi và nhiều loại bài tập khác bằng cách sử dụng bất kỳ sự kết hợp nào giữa các câu hỏi do nhà xuất bản cung cấp và các câu hỏi do người hướng dẫn tạo. Tài nguyên Phương tiện (xem Thư viện Phương tiện của Người hướng dẫn bên dưới để biết chi tiết) â€¢ Video â€¢ Bản trình bày PowerPoint (Hình & Bảng, Bài giảng, Nhãn có thể chỉnh sửa, Nghệ thuật xếp lớp) â€¢ Ảnh bổ sung â€¢ Bài tập học tập tích cực â €¢ Sách hướng dẫn dành cho người hướng dẫn â€¢ Ghi chú bài giảng â€¢ Câu trả lời cho bài tập làm việc với dữ liệu â€¢ Tính năng quản lý khóa học â€¢ Khả năng tùy chỉnh khóa học hoàn chỉnh â€¢ Đăng tài liệu/tài nguyên tùy chỉnh â€¢ Sổ điểm mạnh mẽ â€ ¢ Công cụ giao tiếp: Thông báo, Lịch, Email khóa học, Ban thảo luận Phụ lục cuộc sống dành cho sinh viên, Hướng dẫn nghiên cứu ấn bản thứ mười (Giấy, ISBN 978-1-4641-2365-8) Hướng dẫn nghiên cứu cuộc sống cung cấp nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập đi kèm với mỗi công cụ chương của sách giáo khoa. Phần mở đầu Bức tranh lớn cung cấp cho sinh viên cái nhìn tổng quan ngắn gọn về các khái niệm chính được đề cập trong chương. Phần Chiến lược học tập chỉ ra các lĩnh vực vấn đề phổ biến mà học sinh có thể thấy khó khăn hơn và đề xuất các chiến lược để học tài liệu hiệu quả nhất. Phần Ôn tập khái niệm chính kết hợp ôn tập chi tiết từng phần với các câu hỏi giúp học sinh tổng hợp và áp dụng những gì đã học, bao gồm các câu hỏi về sơ đồ, câu hỏi trả lời ngắn và nhiều câu hỏi mở hơn. Mỗi chương kết thúc bằng phần Kiểm tra bản thân cho phép học sinh kiểm tra khả năng hiểu của mình. Tất cả các câu hỏi đều có đáp án, giải thích và tham khảo các phần trong sách giáo khoa. Ứng dụng Life Flashcards có sẵn cho iPhone/iPad và Android,Ứng dụng Life Flashcards là một cách tuyệt vời để sinh viên học và xem lại tất cả các thuật ngữ chính trong sách giáo khoa, bất cứ khi nào và bất cứ nơi nào họ muốn học, trong giao diện flashcard trực quan. Có sẵn trong iTunes App Store và Google Play. CatchUp Toán & Thống kê Michael Harris , Gordon Taylor và Jacquelyn Taylor (ISBN 978-1-4292-0557-3) Được trình bày ngắn gọn, dễ tiếp cận, cuốn sách cơ bản này sẽ giúp học sinh nhanh chóng rèn luyện các kỹ năng định lượng cần thiết để thành công trong môn sinh học. Sổ tay Học sinh Viết Sinh học, Tái bản lần thứ ba Karen Knisely (ISBN 978-1-4292-3491-7) Cuốn sách này cung cấp lời khuyên thiết thực cho những học sinh đang học viết theo các quy ước trong sinh học, sử dụng các tiêu chuẩn xuất bản tạp chí như một công cụ người mẫu. Đạo đức sinh học và Phôi học mới: Bàn đạp cho cuộc tranh luận Scott F. Gilbert, Anna Tyler và Emily Zackin (ISBN 978-0-7167-7345-0) Khả năng thay đổi quá trình phát triển của con người của chúng ta được xếp vào hàng những thay đổi quan trọng nhất trong khoa học hiện đại và đã đưa phôi học vào phạm vi công cộng. Câu hỏi cần phải đặt ra là: Ngay cả khi chúng ta có thể làm được những điều như vậy thì chúng ta có nên làm không? Khái niệm cơ bản về BioStats: Sổ tay sinh viên James L. Gould và Grant F. Gould (ISBN 978-0-7167-3416-1) Hấp dẫn và thân mật, BioStats Basics cung cấp cho sinh viên sinh học trình độ cơ bản một phần giới thiệu thực tế, dễ tiếp cận về nghiên cứu thống kê.

Phương tiện và phần bổ sung của LIFE'S Sinh học điều tra XIX: Cẩm nang phòng thí nghiệm, Tập 1 và 2 Mary Tyler, Ryan W. Cowan và Jennifer L. Lockhart (Tập 1 ISBN 978-1-4292-9288-7; Tập 2 ISBN 978-1-4292-9289-4) Sổ tay hướng dẫn phòng thí nghiệm sinh học giới thiệu này dựa trên yêu cầu - hướng dẫn quá trình khoa học bằng cách cho phép học sinh đặt câu hỏi của riêng mình, thu thập thông tin cơ bản, hình thành các giả thuyết, thiết kế và thực hiện các thí nghiệm, thu thập và phân tích dữ liệu và đưa ra kết luận. Sổ tay Phòng thí nghiệm Khoa học Đời sống Hayden-McNeil (ISBN 978-1-4292-3055-1) Sổ tay phòng thí nghiệm không chứa carbon này có chất lượng và độ bền cao nhất, cho phép sinh viên nộp bản gốc hoặc bản sao chứ không phải toàn bộ sách luận. Chứa các bản sao không dùng giấy carbon độc đáo của Hayden-McNeil và các

tài liệu tham khảo dành riêng cho sinh học. Giảng viên Truyền thông & Phần bổ sung Thư viện Phương tiện của Người hướng dẫn (Có sẵn cả trực tuyến qua BioPortal và trên đĩa; phiên bản đĩa ISBN 978-1-4641-2364-1) Thư viện Phương tiện của Người hướng dẫn Cuộc sống, Phiên bản thứ mười bao gồm nhiều nguồn tài nguyên điện tử để giúp người hướng dẫn lập kế hoạch cho khóa học, trình bày các bài giảng hấp dẫn và đánh giá học sinh một cách hiệu quả. Thư viện phương tiện bao gồm các tài nguyên sau: HÌNH VÀ BẢNG SÁCH GIẢNG GIÁ. Mỗi hình và bảng trong sách giáo khoa (bao gồm tất cả ảnh và tất cả các hình không đánh số) đều được cung cấp ở cả định dạng JPEG (độ phân giải cao và thấp) và PDF, ở nhiều phiên bản. HÌNH KHÔNG CÓ NHÃN. Mỗi hình được cung cấp ở định dạng không có nhãn, hữu ích cho việc kiểm tra của học sinh và các bài thuyết trình tùy chỉnh. HÌNH ẢNH BỔ SUNG. Bộ sưu tập ảnh bổ sung bao gồm hơn 1.500 bức ảnh, cung cấp cho người hướng dẫn nhiều hình ảnh bổ sung để vẽ. HÌNH ẢNH. Một bộ sưu tập phong phú các hoạt ảnh chi tiết, tất cả đều được xây dựng riêng cho Cuộc sống và có thể xem được ở chế độ tường thuật hoặc từng bước. VIDEO. Với nhiều phân đoạn mới cho Phiên bản thứ mười, bộ sưu tập đa dạng các phân đoạn video giúp thể hiện sự phức tạp và vẻ đẹp của cuộc sống. TÀI NGUYÊN POWERPOINT. Đối với mỗi chương của sách giáo khoa, có nhiều bài thuyết trình PowerPoint khác nhau, giúp giảng viên linh hoạt xây dựng bài thuyết trình theo cách phù hợp nhất với nhu cầu của mình, bao gồm: â€¢ Hình và bảng trong sách giáo khoa â€¢ Trình bày bài giảng â€¢ Hình vẽ với các nhãn có thể chỉnh sửa â€¢ Hình nghệ thuật xếp lớp â€¢ Ảnh bổ sung â€¢ Video â€¢ Hoạt ảnh â€¢ Bài tập học tập tích cực SỔ TAY GIẢNG DẠY, GHI CHÚ BÀI GIẢNG và NGÂN HÀNG KIỂM TRA có sẵn ở định dạng Microsoft Word để dễ sử dụng trong bài giảng và chuẩn bị bài thi. HƯỚNG DẪN CỦA PHƯƠNG TIỆN TRUYỀN THÔNG. Phiên bản PDF của Hướng dẫn phương tiện từ Bộ tài nguyên dành cho người hướng dẫn, thuận tiện cho việc tìm kiếm. BÀI TẬP HỌC TẬP CHỦ ĐỘNG. Được thiết lập để dễ dàng tích hợp vào bài giảng, mỗi bài tập đặt ra một câu hỏi hoặc vấn đề để cả lớp thảo luận hoặc giải quyết trong khi giảng. Mỗi phần tử cũng bao gồm một phần tử trắc nghiệm để dễ dàng sử dụng với các hệ thống clicker.CÂU TRẢ LỜI LÀM VIỆC VỚI BÀI TẬP DỮ LIỆU. Hoàn thành câu trả lời cho tất cả các bài tập Làm việc với Dữ liệu. Bộ tài nguyên dành cho người hướng dẫn (Binder, ISBN 978-1-4641-4131-7) Bộ tài nguyên dành cho người hướng dẫn Life, ấn bản thứ mười bao gồm rất nhiều thông tin để trợ giúp người hướng dẫn trong việc lập kế hoạch và giảng dạy khóa học của họ. Bộ công cụ này bao gồm: SỔ HƯỚNG DẪN GIẢNG DẠY – Tổng quan về chương: Bản tóm tắt ngắn gọn, cấp cao về chương. ™ Có gì mới : Hướng dẫn về các sửa đổi, cập nhật và nội dung mới được thêm vào Phiên bản thứ mười. ™ Các khái niệm chính & Mục tiêu Học tập: Mới cho Phiên bản thứ mười, phần này bao gồm các mục tiêu học tập chính của chương, một bộ chi tiết các khái niệm chính và mục tiêu học tập cụ thể cho từng khái niệm chính. – Tóm tắt chương: Tất cả các tiêu đề phần và tiêu đề phụ của chương. ™ Các thuật ngữ chính: Tất cả các thuật ngữ quan trọng được giới thiệu trong chương. GHI CHÚ BÀI GIẢNG. Đề cương bài giảng chi tiết cho từng chương, bao gồm các tài liệu tham khảo đến các số liệu và nguồn phương tiện truyền thông có liên quan. HƯỚNG DẪN CỦA PHƯƠNG TIỆN TRUYỀN THÔNG. Hướng dẫn trực quan về các tài nguyên truyền thông phong phú có sẵn trong Life, bao gồm tất cả hoạt ảnh, hoạt động, video và ảnh bổ sung. Giấy trong suốt phía trên (ISBN 978-1-4641-4127-0) Bộ giấy trong suốt bao gồm hơn 1.000 tờ giấy trong suốt — bao gồm tất cả các đường nét bốn màu và tất cả các bảng từ văn bản — trong hai bìa đóng bìa tiện lợi. Tất cả các số liệu đã được định dạng và tăng cường màu sắc để trình chiếu rõ ràng trong nhiều điều kiện. Nhãn và hình ảnh đã được thay đổi kích thước để cải thiện khả năng đọc.Tất cả các số liệu đã được định dạng và tăng cường màu sắc để trình chiếu rõ ràng trong nhiều điều kiện. Nhãn và hình ảnh đã được thay đổi kích thước để cải thiện khả năng đọc.Tất cả các số liệu đã được định dạng và tăng cường màu sắc để trình chiếu rõ ràng trong nhiều điều kiện. Nhãn và hình ảnh đã được thay đổi kích thước để cải thiện khả năng đọc.

Tệp kiểm tra phương tiện và chất bổ sung của XX LIFE (Giấy, ISBN 978-1-4292-5579-0) Tệp kiểm tra Life, ấn bản thứ mười bao gồm hơn 5.000 câu hỏi và đã được sửa đổi và xem xét về cả độ chính xác và hiệu quả. Tất cả các câu hỏi đều được tham chiếu đến các tiêu đề sách giáo khoa cụ thể và được phân loại theo phân loại của Bloom. Điều này cho phép người hướng dẫn dễ dàng xây dựng các câu hỏi và bài kiểm tra với sự kết hợp mong muốn giữa nội dung, mức độ bao phủ và các loại câu hỏi (thực tế, khái niệm, phân tích/áp dụng, v.v.). Mỗi chương bao gồm nhiều câu hỏi trắc nghiệm và điền vào chỗ trống, ngoài các câu hỏi về sơ đồ yêu cầu học sinh làm việc với các minh họa về cấu trúc, đồ thị, các bước trong quy trình, v.v. Ngân hàng kiểm tra trên

máy vi tính (CD, ISBN 978-1-4641-4128-7) Toàn bộ Tệp kiểm tra, cùng với các Câu hỏi chẩn đoán, câu hỏi LearningCurve. Các câu hỏi Hướng dẫn học và các câu hỏi ôn tập cuối chương trong sách giáo khoa đều có trong chương trình Diploma dễ sử dụng của Wimba (có kèm phần mềm). Được thiết kế cho cả người mới sử dụng và người dùng nâng cao. Chứng chỉ cho phép người hướng dẫn tạo hoặc chỉnh sửa câu hỏi, tạo câu đố hoặc bài kiểm tra một cách nhanh chóng và dễ dàng bằng thao tác "kéo và thả" tính năng (sử dụng bất kỳ sự kết hợp nào giữa các câu hỏi do nhà xuất bản cung cấp và do người hướng dẫn thêm vào), xuất bản lên các khóa học trực tuyến và in các bài đánh giá trên giấy. Công cụ Tương quan Hình Một nguồn tài nguyên vô giá dành cho người hướng dẫn chuyển sang Cuộc sống, Phiên bản thứ mười từ một sách giáo khoa khác hoặc từ Cuộc sống, Phiên bản thứ chín, công cụ trực tuyến này cung cấp mối tương quan giữa tất cả các số liệu trong Cuộc sống, Phiên bản thứ mười và các số liệu trong sách giáo khoa sinh học chuyên ngành khác và Cuộc sống, Thứ chín Phiên bản. Hỗ trợ hệ thống quản lý khóa học Là một dịch vụ dành cho những người áp dụng Cuộc sống sử dụng Blackboard, WebCT, ANGEL hoặc các hệ thống quản lý khóa học khác, các gói khóa học điện tử đầy đủ đều có sẵn. Phòng chờ Khoa dành cho Chuyên ngành Sinh học là trang web đầu tiên do nhà xuất bản cung cấp cho cộng đồng chuyên ngành sinh học, cho phép người hướng dẫn tự do giao tiếp và chia sẻ các tài nguyên giảng dạy và bài giảng được bình duyệt. Khoa Lounge cung cấp khả năng truy cập thuận tiện vào các tài nguyên được giới thiệu và hiệu đính ngang hàng, bao gồm các danh mục sau: Hình ảnh, Tin tức, Video, Phòng thí nghiệm, Tài nguyên Bài giảng và Nghiên cứu Giáo dục. Majorsbio.facultylounge.whfreeman.com idicker Được các nhà giáo dục phát triển cho các nhà giáo dục, iclicker là một hệ thống phản hồi lớp học tần số vô tuyến đơn giản giúp người hướng dẫn dễ dàng đặt câu hỏi, ghi lại câu trả lời, điểm danh và hướng dẫn học sinh thông qua các bài giảng với tư cách là những người tham gia tích cực . Để biết thêm thông tin, hãy truy cập www.iclicker.com. LabPartner LabPartner là một trang web được thiết kế để tạo điều kiện thuận lợi cho việc tạo ra các hướng dẫn sử dụng phòng thí nghiệm tùy chỉnh. Cơ sở dữ liệu của nó chứa nhiều lựa chọn thí nghiệm được xuất bản bởi W. H. Freeman và Hayden-McNeil Publishing. Người hướng dẫn có thể xem trước, chọn và sắp xếp lại các phòng thí nghiệm, xen kẽ các thí nghiệm ban đầu của riêng họ, thêm giấy biểu đồ không chứa carbon và một cặp tài liệu bỏ túi, tùy chỉnh bìa cả trong lẫn ngoài, cũng như chọn loại bìa sách. Sách hướng dẫn được in theo yêu cầu.www.whfreeman.com/labpartner Bộ sách giảng dạy khoa học là tập hợp các hướng dẫn thực hành dành cho tất cả các giảng viên khoa học, công nghệ, kỹ thuật và toán học (STEM), những người giảng dạy sinh viên đại học và sau đại học trong các ngành này. Mục đích của những cuốn sách này là giúp giảng viên thành công hơn trong mọi khía cạnh của việc dạy và học khoa học, bao gồm giảng dạy trên lớp, hướng dẫn sinh viên và phát triển chuyên môn. Được biên soạn bởi các nhà giáo dục khoa học nổi tiếng, Bộ sách này cung cấp những mô tả ngắn gọn về các phương pháp thực hành tốt nhất và cách triển khai chúng trong lớp học, phòng thí nghiệm hoặc khoa. Đối với những độc giả quan tâm đến kết quả nghiên cứu làm cơ sở cho những phương pháp thực hành tốt nhất này, cuốn sách cũng cung cấp cánh cổng dẫn đến các tài liệu giáo dục quan trọng. Giảng dạy Khoa học Jo Handelsman, Sarah Miller và Christine Pfund (ISBN 978-14292-0188-9) Các chuyển đổi: Phương pháp tiếp cận giảng dạy khoa học ở trường đại học Deborah Allen và Kimberly Tanner (ISBN 978-1-4292-5335-2) Tham gia nghiên cứu: Người hướng dẫn & #39;s Hội thảo thủ công dành cho sinh viên bắt đầu nghiên cứu về khoa học Janet L. Branchaw, Christine Pfund và Raelyn Rediske (ISBN 978-1-429-25857-9) Nghiên cứu giáo dục khoa học dựa trên kỷ luật: Hướng dẫn của nhà khoa học Stephanie Slater, Tim Slater, và Janelle M. Bailey (ISBN 978-14292-6586-7) Đánh giá trong lớp học đại học Clarissa Dirks, Mary Pat Wenderoth, Michelle Withers (ISBN 978-1-4292-8197-3) chuyên ngành sinh học W.H. GIẢNG DẠY KHOA HỌC FREEMAN

Nội dung PHẦN MỘT Khoa học về sự sống và cơ sở hóa học của nó (\) Nghiên cứu về sự sống 1 1.1 Sinh học là gì? 2 Sự sống phát sinh từ phi sự sống thông qua tiến hóa hóa học 3 Cấu trúc tế bào tiến hóa từ tổ tiên chung của sự sống 3 Quang hợp cho phép một số sinh vật thu năng lượng từ mặt trời 4 Thông tin sinh học được chứa trong ngôn ngữ di truyền chung cho tất cả các sinh vật 5 Quần thể của tất cả các sinh vật sống tiến hóa 6 Các nhà sinh học có thể theo dõi cây tiến hóa của sự sống 6 Sự chuyên biệt hóa và biệt hóa tế bào làm nền tảng cho sự sống đa bào 9 Các sinh vật sống tương tác với nhau 9 Chất dinh dưỡng cung cấp năng lượng và là cơ sở của quá trình sinh tổng hợp 10 Các sinh vật sống phải điều hòa môi trường bên trong của chúng 10

1.2 Các nhà sinh học nghiên cứu sự sống như thế nào ? 11 Quan sát và định lượng là những kỹ năng quan trọng 11 Phương pháp khoa học kết hợp quan sát, thực nghiệm và logic 1 1 Những thí nghiệm tốt có khả năng làm sai lệch các giả thuyết 12 Phương pháp thống kê là công cụ khoa học thiết yếu 13 Những khám phá trong sinh học có thể được khái quát hóa 14 Không phải tất cả các hình thức điều tra đều mang tính khoa học 14 1.3 Tại sao Sinh học lại quan trọng? 15 Nông nghiệp hiện đại phụ thuộc vào sinh học 15 Sinh học là nền tảng của thực hành y tế 15 Sinh học có thể cung cấp thông tin cho chính sách công 16 Sinh học rất quan trọng để hiểu về hệ sinh thái 1 7 Sinh học giúp chúng ta hiểu và đánh giá cao đa dạng sinh học 17 2.1 Cấu trúc nguyên tử giải thích các đặc tính của vật chất như thế nào? 22 Một nguyên tố chỉ bao gồm một loại nguyên tử 22 Mỗi nguyên tố có một số proton duy nhất 22 Số lượng neutron khác nhau giữa các đồng vị 22 Hành vi của các electron xác định liên kết hóa học và hình học 24 2.2 Các nguyên tử liên kết với nhau như thế nào để hình thành các phân tử? 26 Liên kết cộng hóa trị bao gồm các cặp electron dùng chung 26 Lực hút ion hình thành bằng lực hút điện 28 Liên kết hydro có thể hình thành bên trong hoặc giữa các phân tử có liên kết cộng hóa trị có cực 30 Tương tác kỵ nước tập hợp các phân tử không phân cực 30 Lực van der Waals liên quan đến sự tiếp xúc giữa các nguyên tử 30 2.3 Nguyên tử hoạt động như thế nào Thay đổi đối tác trong phản ứng hóa học? 31 2.4 Điều gì khiến nước quan trọng đối với cuộc sống? 32 Nước có cấu trúc độc đáo và những tính chất đặc biệt 32 Các phản ứng của sự sống diễn ra trong dung dịch nước 33 Dung dịch nước có thể có tính axit hoặc bazơ 34 Protein, 3 Carbohydrate và Lipid 39 3.1 Những loại phân tử nào đặc trưng cho sinh vật sống? 40 Các nhóm chức mang lại những đặc tính cụ thể cho các phân tử sinh học 40 Các đồng phân có sự sắp xếp khác nhau của cùng một nguyên tử 41 Cấu trúc của các đại phân tử phản ánh chức năng của chúng 41



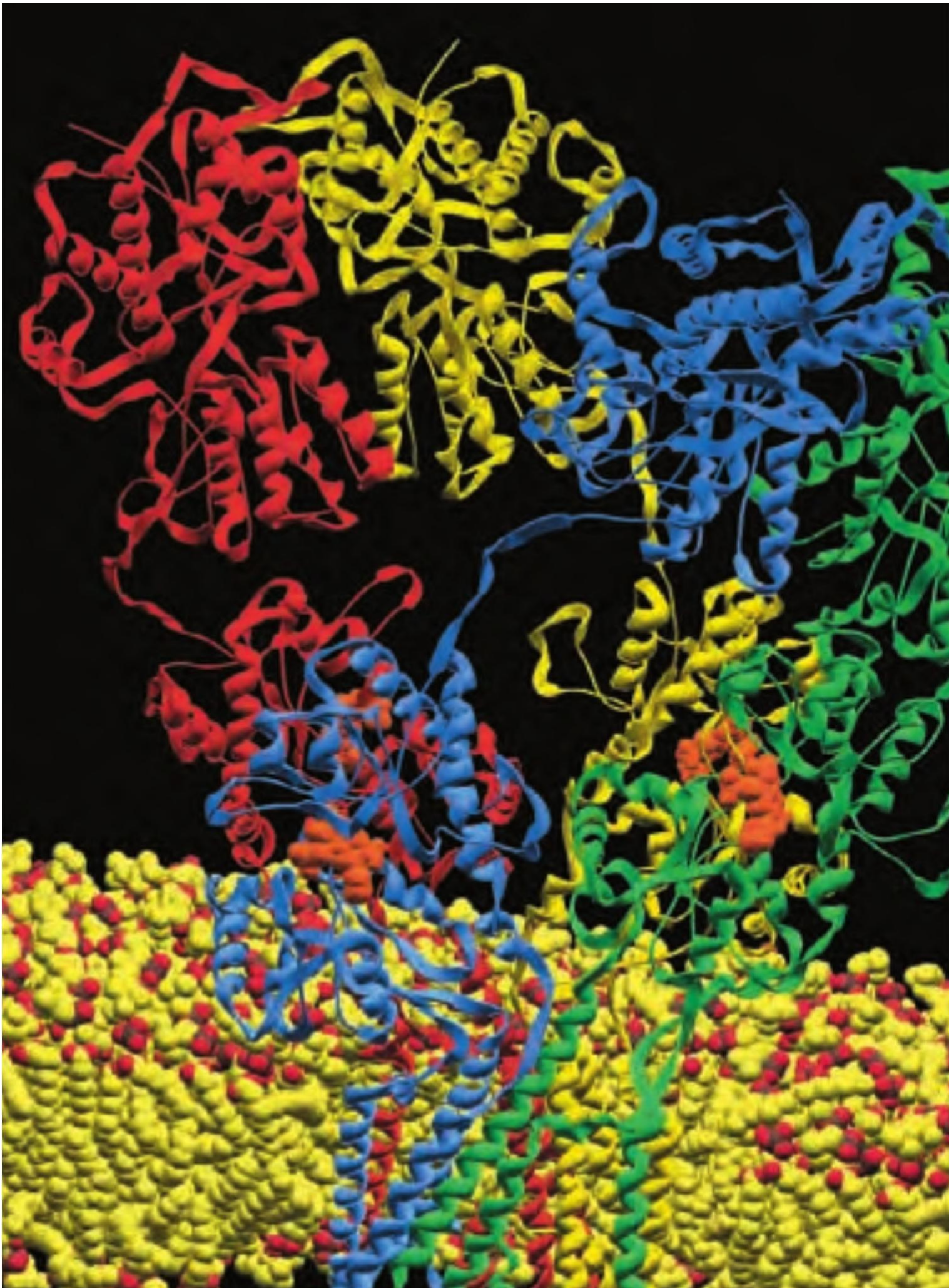


XXII Nội dung Hầu hết các đại phân tử được hình thành bằng cách ngưng tụ và bị phân hủy bằng quá trình thủy phân 42 3.2 Cấu trúc hóa học và chức năng của Protein là gì? 42 Axit amin là đơn vị xây dựng của protein 43 Liên kết peptide tạo thành xương sống của protein 43 Cấu trúc bậc một của protein là trình tự axit amin của nó 45 Cấu trúc bậc hai của protein cần có liên kết hydro 45 Cấu trúc bậc ba của protein được hình thành bởi uốn và gấp 46 Cấu trúc bậc bốn của protein bao gồm các tiểu đơn vị 48 Hình dạng và hóa học bề mặt góp phần vào chức năng của protein 48 Điều kiện môi trường ảnh hưởng đến cấu trúc protein 50 Hình

dạng protein có thể thay đổi 50 Các phân tử đi kèm giúp định hình protein 51 3.3 Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì ? 51 Monosaccharide là các loại đường đơn giản 52 Liên kết Glycosidic liên kết các monosaccharide 53 Polysaccharide dự trữ năng lượng và cung cấp vật liệu cấu trúc 53 Carbohydrate biến đổi hóa học có chứa các nhóm chức năng bổ sung 55 3.4 Cấu trúc và chức năng hóa học của Lipid là gì? 56 Chất béo và dầu là chất béo trung tính 56 Phospholipid tạo thành màng sinh học 57 Một số lipid có vai trò chuyển đổi, điều hòa và bảo vệ năng lượng 57 4.1 Cấu trúc hóa học và chức năng của Axit Nucleic là gì? 63 Nucleotide là các khối xây dựng của axit nucleic 63 Sự ghép cặp bazơ xảy ra ở cả DNA và RNA 63 DNA mang thông tin và được biểu hiện thông qua RNA 65 Trình tự bazơ DNA tiết lộ mối quan hệ tiến hóa 66 Nucleotide có các vai trò quan trọng khác 66 4.2 Các phân tử nhỏ hoạt động như thế nào và ở đâu của Sự sống có nguồn gốc? 67 Thí nghiệm bác bỏ sự hình thành tự phát của sự sống 67 Sự sống bắt đầu từ nước 68 Sự sống có thể đến từ bên ngoài Trái đất 69 Mô hình thí nghiệm tổng hợp tiền sinh học trên Trái đất thời sơ khai 69 4.3 Các phân tử lớn của sự sống bắt nguồn như thế nào? 71 Sự tiến hóa hóa học có thể đã dẫn đến sự trùng hợp 71 RNA có thể là chất xúc tác sinh học đầu tiên 71 4.4 Các tế bào đầu tiên có nguồn gốc như thế nào? 71 Thí nghiệm khám phá nguồn gốc của tế bào 73 Một số tế bào cổ đại để lại dấu vết hóa thạch 74 PHẦN HAI Tế bào Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống 77 5.1 Đặc điểm nào khiến tế bào trở thành đơn vị cơ bản của sự sống? 78 Kích thước tế bào bị giới hạn bởi tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích 78 Kính hiển vi tiết lộ các đặc điểm của tế bào 79 Màng sinh chất tạo thành bề mặt bên ngoài của mỗi tế bào 79 Tế bào được phân loại là tế bào nhân sơ hoặc nhân chuẩn 81 5.2 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân sơ? 82 Tế bào nhân sơ có chung một số đặc điểm nhất định 82 Các đặc điểm chuyên biệt được tìm thấy ở một số sinh vật nhân sơ 83 5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 84 Sự phân chia ngăn là chìa khóa cho chức năng của tế bào nhân chuẩn 84 Các bào quan có thể được nghiên cứu bằng kính hiển vi hoặc được phân lập để phân tích hóa học 84 Ribosome là nhà máy tổng hợp protein 84 Nhân chứa hầu hết thông tin chung 85 Hệ thống nội màng là một nhóm các bào quan có liên quan với nhau 88 Một số bào quan biến đổi năng lượng 91 Có một số bào quan có màng bao bọc khác 93 Bộ xương tế bào rất quan trọng trong cấu trúc và sự vận động của tế bào 94 Các nhà sinh học có thể điều khiển hệ thống sống để thiết lập nguyên nhân và kết quả 98 5.4 Vai trò của các cấu trúc ngoại bào là gì? 99 Thành tế bào thực vật là một cấu trúc ngoại bào 99 Chất nền ngoại bào hỗ trợ các chức năng mô ở động vật 100 5.5 Tế bào nhân chuẩn có nguồn gốc như thế nào? 101 Các màng bên trong và vỏ nhân có thể đến từ màng sinh chất 101 Một số bào quan phát sinh nhờ quá trình nội cộng sinh 102

Nội dung XXIII Màng tế bào 1 05 6.1 Cấu trúc của màng sinh học là gì? 106 Lipid tạo thành lõi kỵ nước của màng 106 Protein màng phân bố không đối xứng 107 Màng thay đổi liên tục 109 Carbohydrate màng huyết tương là vị trí nhận biết 109 6.2 Màng huyết tương tham gia vào sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? 110 Nhận biết và bám dính tế bào liên quan đến protein và carbohydrate ở bề mặt tế bào 1 1 1 Ba loại mối nối tế bào kết nối các tế bào lân cận 1 1 1 Màng tế bào bám vào ma trận ngoại bào 111 6.3 Quá trình thụ động của vận chuyển màng là gì? 113 Khuếch tán là quá trình chuyển động ngẫu nhiên hướng tới trạng thái cân bằng 113 Khuếch tán đơn giản diễn ra thông qua lớp kép phospholipid 114 Thẩm thấu là sự khuếch tán của nước qua màng 114 Khuếch tán có thể được hỗ trợ bởi các protein kênh 115 Protein vận chuyển hỗ trợ khuếch tán bằng các chất liên kết 117 6.4 Điều gì Các quá trình hoạt động của vận chuyển màng là gì? 118 Vận chuyển tích cực có tính định hướng 118 Các nguồn năng lượng khác nhau phân biệt các hệ thống vận chuyển tích cực khác nhau 1 1 8 6.5 Các phân tử lớn đi vào và rời khỏi tế bào như thế nào? 120 Các đại phân tử và các hạt xâm nhập vào tế bào bằng quá trình nhập bào 120 Quá trình nhập bào qua trung gian Receptor có tính đặc hiệu cao 121 Quá trình xuất bào di chuyển các vật chất ra khỏi tế bào 122 7.1 Tín hiệu là gì và tế bào phản ứng với chúng như thế nào? 126 Tế bào nhận tín hiệu từ môi trường vật lý và từ các tế bào khác 126 Con đường truyền tín hiệu bao gồm tín hiệu, cơ quan tiếp nhận và phản hồi 1 26 7.2 Cơ quan tiếp nhận tín hiệu khởi tạo phản ứng của tế bào như thế nào? 127 Các thụ thể nhận biết tín hiệu hóa học có các vị trí liên kết cụ thể 1 27 Các thụ thể có thể được phân loại theo vị trí và chức năng 128 Các thụ thể nội bào nằm trong tế bào chất hoặc nhân 130 7.3 Phản ứng với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? 131 Một tầng protein kinase khuếch đại phản ứng với liên kết phối tử 131 Chất truyền tin thứ hai có thể khuếch đại tín hiệu giữa các thụ thể và phân tử đích 132 Sự truyền tín hiệu được điều chỉnh cao 136 7.4 Tế bào thay đổi như thế nào để phản ứng với tín hiệu? 1 37 Các kênh ion mở để phản ứng với tín hiệu 137 Hoạt động của enzyme thay đổi để

phản ứng với tín hiệu 138 Tín hiệu có thể bắt đầu phiên mã DNA 139 7.5 Các tế bào trong sinh vật đa bào giao tiếp trực tiếp như thế nào? 1 39 Tế bào động vật giao tiếp thông qua các điểm nối 139 Tế bào thực vật giao tiếp thông qua plasmodesmata 140 Các sinh vật hiện đại cung cấp manh mối về sự tiến hóa của tương tác tế bào-tế bào và tính đa bào 140 PHẦN BA Tế bào và năng lượng Năng lượng, Enzyme và Chuyển hóa 144 8.1 Những nguyên tắc vật lý làm cơ sở cho sự biến đổi năng lượng sinh học ? 1 45 Có hai loại năng lượng cơ bản 145 Có hai loại chuyển hóa cơ bản 145 Định luật thứ nhất của nhiệt động lực học: Năng lượng không được tạo ra cũng không bị mất đi 146 Định luật thứ hai của nhiệt động lực học:Rối loạn có xu hướng gia tăng 146 Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng 147 Cân bằng hóa học và năng lượng tự do có liên quan với nhau 148 8.2 Vai trò của ATP trong Năng lượng sinh hóa là gì? 149 ATP thủy phân giải phóng năng lượng 149



XXIV Nội dung ATP cặp phản ứng ngoại sinh và nội sinh 150 8.3 Enzyme là gì? 151 Để tăng tốc độ phản ứng, hàng rào năng lượng phải được vượt qua 151 Enzyme liên kết các chất phản ứng cụ thể tại vị trí hoạt động của chúng 152 Enzyme làm giảm hàng rào năng lượng nhưng không ảnh hưởng đến trạng thái cân bằng 153 8.4 Enzyme hoạt động như thế nào? 154 Enzyme có thể định hướng cơ chất 154 Enzyme có thể tạo ra sức căng trong cơ chất 154 Enzyme có thể tạm thời thêm các nhóm hóa học vào cơ chất 154 Cấu trúc phân tử xác định chức năng của enzyme 155 Một số enzyme cần các phân tử khác để hoạt động 155 Nồng độ cơ chất ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng 1 56 8.5 Làm thế nào Hoạt động của enzyme có được điều hòa không? 156 Enzyme có thể được điều hòa bởi các chất ức chế 157 Enzyme allosteric được kiểm soát thông qua những thay đổi về hình dạng 159 Hiệu ứng allosteric điều chỉnh nhiều con đường trao đổi chất 160 Nhiều enzyme được điều hòa thông qua quá trình phosphoryl hóa thuận nghịch 161 Enzyme bị ảnh hưởng bởi môi trường của chúng 161 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học 1 65 9.1 Glucose hoạt động như thế nào Quá trình oxy hóa giải phóng năng lượng hóa học? 166 Tế bào giữ năng lượng tự do trong khi chuyển hóa glucose 166 Phản ứng oxi hóa khử truyền electron và năng lượng 167 Coenzym NAD+ là chất mang điện tử quan trọng trong các phản ứng oxy hóa khử 167 Tổng quan: Thu hoạch năng lượng từ glucose 168 9.2 Con đường hiếu khí của quá trình dị hóa glucose là gì? 169 Trong quá trình đường phân, glucose bị oxy hóa một phần và một phần năng lượng được giải phóng 169 Quá trình oxy hóa pyruvate liên kết quá trình đường phân và chu trình axit citric 170 Chu trình axit citric hoàn thành quá trình oxy hóa glucose thành C02 170 Quá trình oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric được điều hòa bởi nồng độ ban đầu vật liệu 171 9.3 Quá trình photphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? 171 Chuỗi hô hấp chuyển electron, proton và giải phóng năng lượng 172 Sự khuếch tán proton kết hợp với quá trình tổng hợp ATP 173 Một số vi sinh vật sử dụng chất nhận điện tử không phải 02 176 9.4 Năng lượng được thu hoạch từ Glucose khi không có oxy như thế nào? 1 77 Hô hấp tế bào mang lại nhiều năng lượng hơn quá trình lên men 178 Sản lượng ATP bị giảm do tính không thấm của ty thể đối với NADH 178 9.5 Các con đường trao đổi chất có liên quan với nhau và được điều hòa như thế nào? 179 Quá trình dị hóa và đồng hóa được liên kết với nhau 179 Quá trình dị hóa và đồng hóa được tích hợp 180 Con đường trao đổi chất là hệ thống được điều hòa 181 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời 185 10.1 Quang hợp là gì 186 Các thí nghiệm với đồng vị cho thấy 02 đến từ H20 trong quang hợp oxy 186 Quang hợp bao gồm hai con đường 1 88 10.2 Quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học như thế nào? 188 Năng lượng ánh sáng được hấp thụ bởi diệp lục và các sắc tố khác 188 Hấp thụ ánh sáng dẫn đến thay đổi quang hóa 190 Sự khử dẫn đến hình thành ATP và NADPH 191 Thẩm thấu hóa học là nguồn ATP được tạo ra trong quá trình photpho hóa 192 10.3 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? 193 Thí nghiệm dán nhãn đồng vị phóng xạ tiết lộ các bước của chu trình Calvin 193 Chu trình Calvin được tạo thành từ ba quá trình 194 Ánh sáng kích thích chu trình Calvin 196 10.4 Thực vật thích nghi với quá trình quang hợp với điều kiện môi trường như thế nào? 197 Rubisco xúc tác phản ứng của RuBP với 02 hoặc C02 197 Thực vật C3 trải qua quá trình hô hấp quang nhưng thực vật C4 thì không 198 Thực vật CAM cũng sử dụng PEP carboxylase 200 10.5 Quá trình quang hợp tương tác với các con đường khác như thế nào? 200



Mục lục XXV PHẦN BỐN Gen và sự di truyền Tế bào và sự phân chia tế bào 205 11.1 Tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn phân chia như thế nào? 206 Tế bào nhân sơ phân chia bằng phân hạch nhị phân 206 Tế bào nhân chuẩn phân chia theo nguyên phân hoặc giảm phân, sau đó là phân chia tế bào 207 11.2 Sự phân chia tế bào nhân chuẩn được kiểm soát như thế nào? 208 Các tín hiệu bên trong cụ thể kích hoạt các sự kiện trong chu kỳ tế bào 208 Các yếu tố tăng trưởng có thể kích thích tế bào phân chia 21 1 11.3 Điều gì xảy ra trong quá trình Nguyên phân? 21 1 Trước khi nguyên phân, DNA của sinh vật nhân chuẩn được gói vào các nhiễm sắc thể rất nhỏ gọn 21 1 Tổng quan: Nguyên phân phân tách các bản sao thông tin di truyền 212 Các trung thể xác định mặt phẳng phân chia tế bào 212 Trục chính bắt đầu hình thành trong kỳ đầu 213 Sự phân tách và di chuyển của nhiễm sắc thể có tính tổ chức cao 214 Cytokinesis là sự phân chia của tế bào chất 216 11.4 Sự phân chia tế bào đóng vai trò gì trong vòng đời tình dục? 217 Sinh sản vô tính bằng nguyên phân dẫn đến sự ổn định di truyền 217 Sinh sản hữu tính bằng giảm phân dẫn đến đa dạng di truyền 218 11.5 Điều gì xảy ra trong quá trình giảm phân? 219 Sự phân chia giảm nhiễm làm giảm số lượng nhiễm sắc thể 219 Trao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân Tôi tạo ra sự đa dạng di truyền 219 Trong quá trình giảm phân, các nhiễm sắc thể tương đồng phân tách bằng cách phân loại độc lập 220 Các lỗi giảm phân dẫn đến cấu trúc và số lượng nhiễm sắc thể bất thường 222 Số lượng, hình dạng và kích thước của các nhiễm sắc thể ở kỳ giữa tạo thành kiểu nhân 224 Thể đa bội có nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh 224 11.6 Ở cơ thể sống, tế bào chết như thế nào? 225 11.7 Sự phân chia tế bào không được kiểm soát dẫn đến ung thư như thế nào? 227 Tế bào ung thư khác với tế bào bình thường 227 Tế bào ung thư mất khả năng kiểm soát chu kỳ tế bào và quá trình chết theo chương trình 228 Phương pháp điều trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào 228 Di truyền, gen, 12 và nhiễm sắc thể 232 12.1 Định luật di truyền Mendel là gì? 233 Mendel đã sử dụng phương pháp khoa học để kiểm tra các giả thuyết của mình 233 Các thí nghiệm đầu tiên của Mendel liên quan đến các phép lai đơn bội 234 Định luật đầu tiên của Mendel phát biểu rằng hai bản sao của một gen phân ly 236 Mendel đã xác minh các giả thuyết của mình bằng cách thực hiện các phép lai thử nghiệm 237 Mendel Định luật thứ hai phát biểu rằng các bản sao của các gen khác nhau phân loại độc lập 237 Xác suất có thể được sử dụng để dự đoán sự di truyền 239 Định luật Mendel có thể được quan sát thấy trong phả hệ của con người 240 12.2 Các alen tương tác với nhau như thế nào? 241 Các alen mới phát sinh do đột biến 241 Nhiều gen có nhiều alen 242 Tính trội không phải lúc nào cũng hoàn chỉnh 242 Trong đồng trội, cả hai alen tại một locus đều được biểu hiện 243 Một số alen có nhiều hiệu ứng kiểu hình 243 12.3 Các gen tương tác với nhau như thế nào? 244 Sức sống lai là kết quả của sự kết hợp và tương tác gen mới 244 Môi trường ảnh hưởng đến hoạt động của gen 245 Hầu hết các kiểu hình phức tạp được xác định bởi nhiều gen và môi trường 246 12.4 Mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể là gì? 247 Các gen trên cùng một nhiễm sắc thể được liên kết với nhau 247 Các gen có thể được trao đổi giữa các nhiễm sắc thể và được ánh xạ 247 Liên kết được tiết lộ bởi các nghiên cứu về nhiễm sắc thể giới tính 249 12.5 Tác dụng của các gen bên ngoài nhân là gì? 252 12.6 Prokaryote truyền gen như thế nào? 253 Vi khuẩn trao đổi gen bằng cách liên hợp 253 Sự liên hợp của vi khuẩn được kiểm soát bởi plasmid 254 DNA và vai trò của nó trong di truyền 259 13.1 Bằng chứng nào cho thấy gen là DNA? 260 DNA từ một loại vi khuẩn biến đổi gen của một loại vi khuẩn khác 260

Nội dung XXVI Các thí nghiệm lây nhiễm virus đã xác nhận DNA là vật liệu di truyền 261 Tế bào nhân chuẩn cũng có thể được biến đổi gen nhờ DNA 263 13.2 Cấu trúc của DNA là gì? 264 Watson và Crick đã sử dụng mô hình để suy ra cấu trúc của DNA 264 Bốn đặc điểm chính xác định cấu trúc DNA 265 Cấu trúc xoắn kép của DNA rất cần thiết cho chức năng của nó 266 13.3 DNA được sao chép như thế nào? 267 Đã xuất hiện ba phương thức sao chép DNA 267 Một thí nghiệm hay đã chứng minh rằng sao chép DNA là bán bảo toàn 268 Có hai bước trong sao chép DNA 268 DNA polymerase thêm nucleotide vào chuỗi đang phát triển 269 Nhiều protein khác hỗ trợ quá trình trùng hợp DNA 272 Hai chuỗi DNA phát triển khác nhau tại ngã ba sao chép 272 Telomere không được sao chép hoàn toàn và có xu hướng sửa chữa 275 13.4 Các lỗi trong DNA được sửa chữa như thế nào? 276 13.5 Phản ứng chuỗi polymerase khuếch đại DNA như thế nào? 277 Phản ứng chuỗi polymerase tạo ra nhiều bản sao của trình tự DNA 277 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen 281 14.1 Bằng chứng nào cho thấy gen mã hóa protein? 282 Các quan sát ở người dẫn đến đề xuất rằng gen quyết định enzyme 282 Các thí nghiệm trên khuôn bánh mì đã chứng minh rằng gen quyết định enzyme 282 Một gen quyết định một polypeptide 283 14.2 Thông tin truyền từ gen đến protein như thế nào? 284 Ba loại RNA

có vai trò trong luồng thông tin từ DNA đến protein 285 Trong một số trường hợp, RNA xác định trình tự của DNA 285 14.3 Nội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? 286 RNA polymerase có những đặc điểm chung 286 Phiên mã xảy ra theo ba bước 286 Thông tin để tổng hợp protein nằm trong mã di truyền 288 14.4 DNA của sinh vật nhân chuẩn được phiên mã và RNA được xử lý như thế nào? 290 Nhiều gen của sinh vật nhân chuẩn bị gián đoạn bởi các trình tự không mã hóa 290 Bản phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được xử lý trước khi dịch mã 291 14.5 RNA được chuyển thành protein như thế nào? 293 RNA vận chuyển mang các axit amin cụ thể và liên kết với các codon cụ thể 293 Mỗi tRNA được gắn đặc biệt vào một axit amin 294 Ribosome là bàn làm việc để dịch mã 294 Quá trình dịch mã diễn ra theo ba bước 295 Sự hình thành polysome làm tăng tốc độ tổng hợp protein 297 14.6 Điều gì xảy ra thành Polypeptide sau khi dịch mã? 298 Các chuỗi tín hiệu trong protein hướng chúng đến đích đến của tế bào 298 Nhiều protein được biến đổi sau khi dịch mã 300 Đột biến gen và Y học phân tử 304 15.1 Đột biến là gì? 305 Đột biến có các hiệu ứng kiểu hình khác nhau 305 Đột biến điểm là những thay đổi trong các nucleotide đơn 306 Đột biến nhiễm sắc thể là những thay đổi sâu rộng trong vật liệu di truyền 307 Retrovirus và transposon có thể gây mất đột biến hoặc nhân đôi chức năng 308 Đột biến có thể là tự phát hoặc gây ra 308 Đột biến có thể là tự nhiên hoặc nhân tạo 310 Một số cặp bazơ dễ bị đột biến hơn các cặp bazơ khác 310 Đột biến có cả lợi ích và cái giá phải trả 310 15.2 Những loại đột biến nào dẫn đến bệnh di truyền? 311 Đột biến gen có thể làm cho các protein bị rối loạn chức năng 311 Đột biến gây bệnh có thể liên quan đến bất kỳ số lượng cặp bazơ nào 312 Lặp lại bộ ba mở rộng chứng tỏ tính mỏng manh của một số gen ở người 313 Ung thư thường liên quan đến đột biến soma 314



Nội dung XXVII Hầu hết các bệnh đều do nhiều gen và môi trường gây ra 314 15.3 Các đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? 315 Enzyme giới hạn tách DNA theo trình tự cụ thể 315 Điện di trên gel tách các đoạn DNA 316 Dấu vân tay DNA kết hợp PCR với phân tích giới hạn và điện di 317 Di truyền ngược có thể được sử dụng để xác định các đột biến dẫn đến bệnh tật 318 Các dấu hiệu di truyền có thể được sử dụng để tìm ra gen gây bệnh 318 Dự án mã vạch DNA nhằm mục đích xác định tất cả các sinh vật trên Trái đất 319 15.4 Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh tật? 320 Sàng lọc kiểu hình bệnh bao gồm phân tích protein và các hóa chất khác 320 Xét nghiệm DNA là cách chính xác nhất để phát hiện các gen bất thường 320 Lai oligonucleotide đặc hiệu với alen có thể phát hiện đột biến 321 15.5 Bệnh di truyền được điều trị như thế nào? 322 Các bệnh di truyền có thể được điều trị bằng cách sửa đổi kiểu hình 322 Liệu pháp gen mang lại hy vọng về các phương pháp điều trị cụ thể 323 Sự điều hòa biểu hiện gen 328 16.1 Biểu hiện gen được điều hòa ở sinh vật nhân sơ như thế nào? 329 Điều hòa phiên mã gen bảo tồn năng lượng 329 Toán hạng là đơn vị điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân sơ 330 Tương tác giữa toán tử và chất ức chế kiểm soát quá trình phiên mã trong operon lac và trp 330 Sự tổng hợp protein có thể được kiểm soát bằng cách tăng hiệu quả của trình tự khởi đầu 332 RNA polymerase có thể được hướng đến các lớp trình tự khởi đầu cụ thể 332 16.2 Quá trình phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào? 333 Các yếu tố phiên mã chung hoạt động ở các yếu tố thúc đẩy của sinh vật nhân chuẩn 333 Các protein cụ thể có thể nhận biết và liên kết với trình tự DNA và điều hòa phiên mã 335 Các tương tác protein-DNA cụ thể làm nền tảng cho sự liên kết 335 Sự biểu hiện của các yếu tố phiên mã làm cơ sở cho sự biệt hóa tế bào 336 Sự biểu hiện của các bộ gen có thể được điều hòa phối hợp bởi yếu tố phiên mã 336 16.3 Virus điều chỉnh biểu hiện gen của chúng như thế nào? 339 Nhiều thể thực khuẩn trải qua chu trình ly giải 339 Một số thể thực khuẩn có thể trải qua chu kỳ sinh lý 340 Virus nhân thực có thể có vòng đời phức tạp 341 Sự điều hòa gen HIV xảy ra ở mức độ kéo dài phiên mã 341 16.4 Những thay đổi biểu sinh điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? 343 Quá trình methyl hóa DNA xảy ra ở các chất xúc tiến và làm im lặng quá trình phiên mã 343 Sự biến đổi protein histone ảnh hưởng đến quá trình phiên mã 344 Những thay đổi biểu sinh có thể được gây ra bởi môi trường 344 Quá trình methyl hóa DNA có thể dẫn đến việc in dấu gen 344 Những thay đổi nhiễm sắc thể toàn cầu liên quan đến quá trình methyl hóa DNA 345 16.5 Biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào sau khi phiên mã? 346 Các mRNA khác nhau có thể được tạo ra từ cùng một gen bằng cách ghép nối thay thế 346 Các RNA nhỏ là yếu tố điều hòa quan trọng biểu hiện gen 347 Sự dịch mã của mRNA có thể được điều hòa bởi protein và công tắc ribo 348 PHẦN NĂM Bộ gen Bộ gen 352 17.1 Trình tự bộ gen được giải trình tự như thế nào? 353 Các phương pháp mới đã được phát triển để giải trình tự DNA nhanh chóng 353 Trình tự bộ gen mang lại nhiều loại thông tin 355 17.2 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ? 356 Bộ gen của sinh vật nhân sơ rất nhỏ gọn 356 Việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ và virus có nhiều lợi ích tiềm năng 357 Metagenomics cho phép chúng ta mô tả các sinh vật và hệ sinh thái mới 357 Một số trình tự DNA có thể di chuyển xung quanh bộ gen 358



Nội dung XXVIII Việc xác định các gen cần thiết cho sự sống tế bào có dẫn đến sự sống nhân tạo không? 359 18.4 Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? 380 Phiên mã gen khác biệt là dấu hiệu đặc trưng của sự biệt hóa tế bào 398 17.3 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? 361 Sinh vật mẫu bộc lộ nhiều đặc điểm của bộ gen của sinh vật nhân chuẩn 361 Sinh vật nhân chuẩn có họ gen 363 Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự lặp đi lặp lại 364 17.4 Đặc điểm của bộ gen người là gì? 366 Trình tự bộ gen của con người có một số điều bất ngờ 366 Bộ gen so sánh tiết lộ sự tiến hóa của bộ gen con người 366 Bộ gen của con người có những lợi ích tiềm năng trong y học 367 17.5 Các nguyên tắc mới về Proteomics và Metabolomics tiết lộ điều gì? 369 Proteinome phức tạp hơn bộ gen 369 Metabolomics là nghiên cứu về kiểu hình hóa học 370 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học 373 DNA tái tổ hợp là gì? 374 18.2 Các gen mới được đưa vào tế bào như thế nào? 375 Gen có thể được chèn vào tế bào nhân sơ hoặc nhân chuẩn 376 Nhiều phương pháp được sử dụng để chèn DNA tái tổ hợp vào tế bào chủ 376 Gen báo cáo giúp chọn lọc hoặc xác định tế bào chủ chứa DNA tái tổ hợp 377 18.3 Nguồn DNA nào được sử dụng trong nhân bản? 379 Thư viện cung cấp bộ sưu tập các đoạn DNA 379 cDNA được tạo ra từ bản phiên mã mRNA 379 DNA tổng hợp có thể được tạo ra bằng PCR hoặc bằng hóa học hữu cơ 380 18.1 Gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau 380 đột biến DNA có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm 381 Gen có thể bị bất hoạt bằng cách tái tổ hợp tương đồng 381 RNA bổ sung có thể ngăn chặn sự biểu hiện của các gen cụ thể 382 DNA microarray tiết lộ các mẫu biểu hiện RNA 382 18.5 Công nghệ sinh học là gì? 383 Vector biểu hiện có thể biến tế bào thành nhà máy sản xuất protein 384 18.6 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? 384 Các protein hữu ích về mặt y tế có thể được tạo ra bằng công nghệ sinh học 384 Thao tác DNA đang làm thay đổi nền nông nghiệp 386 Công chúng lo ngại về công nghệ sinh học 388 Biểu hiện gen khác biệt trong phát triển 392 19.1 Các quá trình phát triển là gì? 393 Sự phát triển bao gồm các quá trình riêng biệt nhưng chồng chéo 393 Số phận tế bào ngày càng bị hạn chế hơn trong quá trình phát triển 394 19.2 Số phận tế bào được xác định như thế nào? 395 Sự phân chia tế bào chất có thể quyết định sự phân cực và số phận của tế bào 395 Các chất cảm ứng truyền từ tế bào này sang tế bào khác có thể quyết định số phận của tế bào 395 19.3 Vai trò của biểu hiện gen trong quá trình phát triển là gì? 397 Việc xác định số phận tế bào bao gồm các con đường truyền tín hiệu dẫn đến sự biểu hiện gen khác biệt 397 19.4 Biểu hiện gen quyết định sự hình thành kiểu mẫu như thế nào? 399 Nhiều protein tương tác để xác định sự chết tế bào theo chương trình phát triển 399 Thực vật có gen nhận dạng cơ quan 400 Độ dốc Morphogen cung cấp thông tin vị trí 401 Một loạt các yếu tố phiên mã thiết lập sự phân chia cơ thể ở ruồi giấm 401 19.5 Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? 405 Tế bào thực vật có thể là toàn năng 405 Chuyển nhân cho phép nhân bản động vật 406 Tế bào gốc đa năng biệt hóa để đáp ứng với tín hiệu môi trường 408 Tế bào gốc đa năng có thể thu được theo hai cách 408 Gen, sự phát triển và tiến hóa 41 2 20.1 Những thay đổi di truyền nhỏ có thể dẫn đến kết quả như thế nào trong những thay đổi lớn về kiểu hình? 413 Các gen phát triển ở các sinh vật có quan hệ họ hàng xa là tương tự nhau 413

Nội dung XXIX 20.2 Làm thế nào các đột biến có tác động lớn chỉ có thể thay đổi một bộ phận của cơ thể? 41 5 Công tắc di truyền chi phối cách sử dụng bộ công cụ di truyền 415 Tính mô đun cho phép tạo ra sự khác biệt trong các kiểu biểu hiện gen 416 20.3 Những thay đổi phát triển có thể dẫn đến sự khác biệt giữa các loài như thế nào? 41 8 Sự khác biệt trong kiểu biểu hiện gen Hox dẫn đến sự khác biệt lớn trong kế hoạch cơ thể 418 Đột biến trong gen phát triển có thể tạo ra những thay đổi lớn về hình thái 418 20.4 Môi trường có thể điều chỉnh sự phát triển như thế nào? 420 Nhiệt độ có thể quyết định giới tính 420 Thông tin về chế độ ăn uống có thể là một yếu tố dự đoán tình trạng bệnh trong tương lai 421 Một loạt các tín hiệu môi trường ảnh hưởng đến sự phát triển 421 20.5 Các gen phát triển hạn chế sự tiến hóa như thế nào? 423 Sự tiến hóa thường diễn ra theo chanqinq những gì đã có sẵn 423 Các gen phát triển được bảo tồn có thể dẫn đến sự tiến hóa song song 423 PHẦN SIX Các mô hình và quá trình tiến hóa Cơ chế tiến hóa 427 21.1 Mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết trong tiến hóa là gì? 428 Darwin và Wallace đưa ra ý tưởng tiến hóa bằng chọn lọc tự nhiên 428 Thuyết tiến hóa tiếp tục phát triển trong thế kỷ qua 430 Biến thể di truyền góp phần tạo ra biến đổi kiểu hình 431 21.2 Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? 432 Đột biến tạo ra biến thể di truyền 432 Những sai lệch so với trạng thái cân bằng HardyWeinberg cho thấy tiến hóa đang diễn ra 438 Chọn lọc tự nhiên tác động trực tiếp lên kiểu hình 438 Chọn lọc tự nhiên có thể thay đổi hoặc ổn định quần thể 439 21.4 Biến dị di truyền

được phân bố và duy trì trong quần thể như thế nào? 441 Đột biến trung tính tích lũy trong quần thể 441 Tái tổ hợp tình dục khuếch đại số lượng kiểu gen có thể có 441 22.1 Phylogeny là gì? 450 Tái tạo và sử dụng Phylogenies 449 Sự chọn lọc tác động lên sự biến đổi di truyền dẫn đến kiểu hình mới 432 Dòng gen có thể thay đổi tần số alen 433 Sự trôi dạt di truyền có thể gây ra những thay đổi lớn trong quần thể nhỏ 434 Giao phối không ngẫu nhiên có thể thay đổi tần số kiểu gen hoặc alen 434 21.3 Các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa như thế nào? 436 Sự thay đổi tiến hóa có thể được đo bằng tần số alen và kiểu gen 436 Sự tiến hóa sẽ xảy ra trừ khi tồn tại một số điều kiện hạn chế nhất định 437 Chọn lọc phụ thuộc tần số duy trì sự biến đổi di truyền trong quần thể 441 Lợi thế dị hợp tử duy trì các locus đa hình 442 Biến thể di truyền trong loài được duy trì ở các quần thể khác biệt về mặt địa lý 443 21.5 Cái gì Là những hạn chế về sự tiến hóa? 444 Các quá trình phát triển hạn chế sự tiến hóa 444 Sự đánh đổi hạn chế sự tiến hóa 445 Kết quả tiến hóa ngắn hạn và dài hạn đôi khi khác nhau 446 Tất cả sự sống được kết nối thông qua lịch sử tiến hóa 451 Sự so sánh giữa các loài đòi hỏi một quan điểm tiến hóa 451 22.2 Cây phát sinh gen được xây dựng như thế nào? 452 Phân tích cú pháp cung cấp lời giải thích đơn giản nhất cho dữ liệu phát sinh chủng loại 454 Các gen phát sinh chủng loại được xây dựng lại từ nhiều nguồn dữ liệu 454 Các mô hình toán học mở rộng sức mạnh của việc tái cấu trúc phát sinh chủng loại 456 Độ chính xác của các phương pháp phát sinh chủng loại có thể được kiểm tra 457

Nội dung XXX 22.3 Các nhà sinh học sử dụng cây phát sinh gen như thế nào? 458 Cây phát sinh gen có thể được sử dụng để tái tạo lại các sự kiện trong quá khứ 458 Phát sinh loài cho phép chúng ta so sánh và đối chiếu các sinh vật sống 459 Phát sinh loài có thể tiết lộ sự tiến hóa hội tụ 459 Các trạng thái tổ tiên có thể được tái tạo lại 460 Đồng hồ phân tử giúp xác định niên đại các sự kiện tiến hóa 461 22.4 Phát sinh loài liên quan như thế nào đến việc phân loại? 462 Lịch sử tiến hóa là cơ sở cho việc phân loại sinh học hiện đại 463 Một số mã danh pháp sinh học chi phối việc sử dụng tên khoa học 463 Đặc điểm 467 23.1 Loài là gì? 468 Chúng ta có thể nhận biết nhiều loài qua vẻ bề ngoài của chúng 468 Cách ly sinh sản là chìa khóa 468 Cách tiếp cận dòng dõi có tầm nhìn dài hạn 469 Các khái niệm loài khác nhau không loại trừ lẫn nhau 469 23.2 Cơ sở di truyền của sự hình thành loài là gì? 470 Sự không tương thích giữa các gen có thể tạo ra sự phân lập sinh sản 470 Sự phân lập sinh sản phát triển cùng với sự phân kỳ di truyền ngày càng tăng 470 23.3 Những rào cản nào đối với dòng gen dẫn đến sự hình thành loài? 472 Các rào cản vật lý làm phát sinh sự hình thành loài khác nơi cư trú 472 Sự hình thành loài đối xứng xảy ra mà không có các rào cản vật lý 473 23.4 Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? 475 Cơ chế cách ly tiền hợp tử ngăn cản sự lai 476 Cơ chế cách ly sau hợp tử dẫn đến chọn lọc chống lại sự lai 478 Các vùng lai có thể hình thành nếu cách ly sinh sản không hoàn toàn 478 23.5 Tại sao tỷ lệ hình thành loài lại khác nhau? 480 Một số yếu tố sinh thái và hành vi ảnh hưởng đến tỷ lệ hình thành loài 480 Sự hình thành loài nhanh chóng có thể dẫn đến bức xạ thích nghi 481 25.1 Sự tiến hóa của gen và bộ gen 485 24.1 Bộ gen được sử dụng để nghiên cứu sự tiến hóa như thế nào? 486 Sự tiến hóa của bộ gen dẫn đến đa dạng sinh học 486 25.2 Các gen và protein được so sánh thông qua việc sắp xếp trình tự 486 Các mô hình tiến hóa trình tự được sử dụng để tính toán sự phân kỳ tiến hóa 487 Các nghiên cứu thực nghiệm kiểm tra trực tiếp sự tiến hóa phân tử 489 24.2 Bộ gen tiết lộ điều gì về các quá trình tiến hóa? 491 Phần lớn quá trình tiến hóa là trung tính 492 Sự lựa chọn tích cực và tinh khiết có thể được phát hiện trong bộ gen 492 Kích thước bộ gen cũng tiến hóa 494 25.3 24.3 Bộ gen đạt được và duy trì chức năng như thế nào? 496 Chuyển gen bên có thể dẫn đến việc đạt được các chức năng mới 496 Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen 496 Một số họ gen tiến hóa thông qua quá trình tiến hóa phối hợp 498 24.4 Một số ứng dụng của tiến hóa phân tử là gì? 499 Dữ liệu trình tự phân tử được sử dụng để xác định lịch sử tiến hóa của gen 499 Tiến hóa gen được sử dụng để nghiên cứu chức năng của protein 500 Tiến hóa trong ống nghiệm được sử dụng để tạo ra các phân tử mới 500 Tiến hóa phân tử được sử dụng để nghiên cứu và chống lại bệnh tật 501 Lịch sử sự sống trên Trái đất 505 Làm thế nào để các nhà khoa học xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa? 506 Đồng vị phóng xạ cung cấp cách xác định niên đại của hóa thạch và đá 507 Phương pháp xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ đã được mở rộng và cải tiến 507 Các nhà khoa học đã sử dụng một số phương pháp để xây dựng thang thời gian địa chất 508 Các lục địa và khí hậu của Trái đất đã thay đổi như thế nào theo thời gian? 508 Các lục địa không phải lúc nào cũng như ngày nay 509 Khí hậu Trái đất đã thay đổi giữa điều kiện nóng và lạnh 510 Núi lửa thỉnh thoảng đã thay đổi lịch sử sự sống 510 Các sự kiện ngoài Trái đất đã gây ra những thay đổi trên Trái đất 511 Nồng độ oxy trên Trái đất' bầu không khí của

thế giới đã thay đổi theo thời gian 511 Các sự kiện chính trong lịch sử cuộc sống là gì? 514 Một số quá trình góp phần tạo nên sự khan hiếm hóa thạch 514 Sự sống tiền Cambri rất nhỏ và sống dưới nước 515 Sự sống mở rộng nhanh chóng trong thời kỳ Cambri 516 Nhiều nhóm sinh vật phát sinh trong thời kỳ Cambri sau đó đã đa dạng hóa 516 Sự khác biệt về địa lý tăng lên trong thời kỳ Trung Sinh 521 Các quần thể sinh vật hiện đại tiến hóa trong thời kỳ Trung Sinh Kỷ Kainozoi 521 Cây sự sống được sử dụng để tái hiện lại các sự kiện tiến hóa 522

Nội dung XXXI PHẦN THỨ BẢY Sự tiến hóa của sự đa dạng của vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút 525 26.1 Prokaryote phù hợp ở đâu trong Cây sự sống? 526 Hai miền của sinh vật nhân sơ khác nhau theo những cách đáng kể 526 Kích thước nhỏ của sinh vật nhân sơ đã cản trở nghiên cứu của chúng ta về mối quan hệ tiến hóa của chúng 527 Trình tự nucleotide của sinh vật nhân sơ tiết lộ mối quan hệ tiến hóa của chúng 528 Chuyển gen bên có thể dẫn đến cây gen bất hòa 529 Phần lớn các loài sinh vật nhân sơ chưa bao giờ được nghiên cứu 530 26.2 Tại sao Prokaryote lại đa dạng và phong phú? 530 Gram dương có GC thấp bao gồm một số sinh vật tế bào nhỏ nhất 530 Một số Gram dương có GC cao là nguồn kháng sinh có giá trị 532 Vi khuẩn ưa nhiệt sống ở nhiệt độ rất cao 532 Hadobacteria sống trong môi trường khắc nghiệt 532 Vi khuẩn lam là sinh vật quang hợp đầu tiên 532 Spirochetes di chuyển bằng các sợi trục 533 Chlamydia là những ký sinh trùng cực kỳ nhỏ 533 Vi khuẩn proteobacteria là một nhóm lớn và đa dạng 534 Trình tự gen cho phép các nhà sinh học phân biệt miền Archaea 534 Prokaryote sống trên và trong các sinh vật khác 539 Hệ vi sinh vật rất quan trọng đối với sức khỏe con người 539 Một thiểu số nhỏ của vi khuẩn là mầm bệnh 541 26.4 Virus có liên quan như thế nào đến sự đa dạng và sinh thái của cuộc sống? 543 Nhiều virus RNA có thể đại diện cho các thành phần gen thoát ra khỏi đời sống tế bào 544 Một số virus DNA có thể đã tiến hóa từ các sinh vật tế bào bị suy giảm 544 Bộ gen của động vật có xương sống chứa retrovirus nội sinh 545 Virus có thể được sử dụng để chống lại nhiễm trùng do vi khuẩn 545 Virus được tìm thấy trên khắp sinh quyển 546 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn 549 Rhizaria thường có chân giả dài và mỏng 557 Các cuộc khai quật bắt đầu đa dạng hóa khoảng 1,5 tỷ năm trước 558 Amoebozoans sử dụng chân giả hình thùy để vận động 559 27.3 Mối quan hệ giữa giới tính và sinh sản ở sinh vật nguyên sinh là gì? 562 Một số sinh vật nguyên sinh sinh sản không có giới tính và quan hệ tình dục mà không sinh sản 562 Một số vòng đời của sinh vật nguyên sinh có sự xen kẽ giữa các thế hệ 562 27.4 Sinh vật nguyên sinh ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? 563 Thực vật phù du là nhà sản xuất chính 563 Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật gây chết người 563 Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là nội cộng sinh 564 Chúng ta dựa vào tàn tích của các sinh vật nguyên sinh biển cổ đại 565 Hầu hết các crenarchaeotes sống ở những nơi nóng hoặc có tính axit 536 Euryarchaeote được tìm thấy ở những nơi đáng ngạc nhiên 536 Korarchaeote và nanoarchaeote hoạt động kém hơn known 537 26.3 Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? 537 Prokaryote có các con đường trao đổi chất đa dạng 537 Prokaryote đóng vai trò quan trọng trong chu trình nguyên tố 538 Nhiều prokaryote hình thành các cộng đồng phức tạp 539 27.1 Tế bào nhân chuẩn phát sinh như thế nào? 550 Tế bào nhân chuẩn hiện đại phát sinh qua nhiều bước 550 Lục lạp đã được chuyển giao giữa các sinh vật nhân chuẩn nhiều lần 551 27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của nguyên sinh vật? 552 Alveolate có các túi dưới màng sinh chất của chúng 553 Stramenopile thường có hai roi có chiều dài không bằng nhau 555 Thực vật không có hạt:Từ nước đến đất 569 28.1 Quá trình quang hợp ở thực vật diễn ra như thế nào? 570 Một số nhánh tảo riêng biệt nằm trong số các sinh vật nhân chuẩn quang hợp đầu tiên 571



XXXII Nội dung Hai nhóm tảo xanh là họ hàng gần nhất của thực vật trên cạn 572 Có mười nhóm thực vật trên cạn chính 573 28.2 Thực vật xâm chiếm đất liền khi nào và như thế nào? 574 Sự thích nghi với cuộc sống trên cạn giúp phân biệt thực vật trên cạn với tảo xanh 574 Vòng đời của thực vật trên cạn có đặc điểm là sự xen kẽ của các thế hệ 574 Thực vật trên cạn không có mạch sống ở nơi có sẵn nước 575 Thể bào tử của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào thể giao tử 575 Cỏ gan là nhánh chị em trong số các loài thực vật

trên cạn còn lại 577 Cơ chế vận chuyển nước và đường xuất hiện trong rêu 577 Hornwort có lục lạp đặc biệt và bào tử không có cuống 578 28.3 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên cạn đa dạng hóa về hình dạng? 579 Các mô mạch máu vận chuyển nước và các chất hòa tan 579 Thực vật có mạch cho phép động vật ăn cỏ xâm chiếm đất 580 Họ hàng gần nhất của thực vật có mạch thiếu rễ 580 Các thực vật có mạch là chị em với các thực vật có mạch khác 581 Đuôi ngựa và dương xỉ tạo thành một nhánh 581 Thực vật có mạch phân nhánh 582 Dị bào tử xuất hiện ở thực vật có mạch 584 Sự tiến hóa của thực vật có hạt 588 29.1 Làm thế nào thực vật có hạt trở thành thảm thực vật chiếm ưu thế ngày nay? 589 Đặc điểm của vòng đời thực vật có hạt bảo vệ giao tử và phôi 589 Hạt giống là một gói phức tạp, được bảo vệ tốt 591 Sự thay đổi về giải phẫu thân cho phép cây có hạt phát triển đến tầm cao lớn 591 29.2 Các nhóm thực vật hạt trần chính là gì? 592 Có bốn nhóm thực vật hạt trần sống chính 592 Cây lá kim có hình nón và không có tinh trùng bơi 593 29.3 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? 596 Thực vật hạt kín có nhiều đặc điểm chung có nguồn gốc 596 Cấu trúc sinh dục của thực vật hạt kín là hoa 596 Cấu trúc hoa đã tiến hóa theo thời gian 597 Thực vật hạt kín đã cùng tiến hóa với động vật 598 Vòng đời của thực vật hạt kín tạo ra hợp tử lưỡng bội được nuôi dưỡng bởi nội nhũ tam bội 600 Quả giúp phát tán hạt thực vật hạt kín 601 Các phân tích gần đây đã chứng minh tiết lộ mối quan hệ phát sinh loài của thực vật hạt kín 601 29.4 Thực vật mang lại lợi ích cho xã hội loài người như thế nào? 604 Cây có hạt là nguồn thuốc từ thời cổ đại 604 Cây có hạt là nguồn thực phẩm chính của chúng ta 605 30.1 Nấm là gì? 609 Nấm men đơn bào hấp thụ trực tiếp chất dinh dưỡng 609 Nấm đa bào sử dụng sợi nấm để hấp thụ chất dinh dưỡng 609 Nấm tiếp xúc mật thiết với môi trường của chúng 610 30.2 Nấm tương tác với các sinh vật khác như thế nào? 611 Nấm saprobic rất quan trọng đối với chu trình carbon của hành tinh 61 1 Một số loại nấm tham gia vào các tương tác ký sinh hoặc săn mồi 61 1 Nấm tương sinh tham gia vào các mối quan hệ có lợi cho cả hai đối tác 612 Nấm nội sinh bảo vệ một số thực vật khỏi mầm bệnh, động vật ăn cỏ và căng thẳng 615 30.3 Các nhóm chính hoạt động như thế nào của nấm Khác nhau về cấu trúc và lịch sử sự sống? 615 Nấm sinh sản cả hữu tính và vô tính 616 Microsporidia bị giảm nhiều,nấm ký sinh 617 Hầu hết các chytrid sống dưới nước 617 Một số vòng đời của nấm có đặc điểm là sự kết hợp riêng biệt giữa tế bào chất và nhân 619 Nấm rễ cộng sinh dạng sợi hình thành cộng sinh với thực vật 619 Tình trạng dikaryotic là sự đồng hình của nấm túi và nấm câu lạc bộ 620 Cấu trúc sinh sản hữu tính của nấm túi là ascus 620 Cấu trúc sinh sản hữu tính của nấm câu lạc bộ là basidium 622 30.4 Một số ứng dụng của sinh học nấm là gì? 623 Nấm rất quan trọng trong sản xuất thực phẩm và đồ uống 623 Nấm ghi nhận và giúp khắc phục ô nhiễm môi trường 624 Sự đa dạng và phong phú của địa y là chỉ số về chất lượng không khí 624 Nấm được sử dụng làm sinh vật mẫu trong các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm 624 Việc trồng lại rừng có thể phụ thuộc vào nấm rễ 626 Sự tiến hóa 30) và Sự đa dạng của nấm 608

Nội dung XXXIII Nấm cung cấp vũ khí quan trọng chống lại bệnh tật và sâu bệnh 626 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các kế hoạch cơ thể 629 31.1 Đặc điểm nào phân biệt động vật? 630 Tính đơn ngành của động vật được hỗ trợ bởi trình tự gen và hình thái học 630 Một số mô hình phát triển cơ bản giúp phân biệt các nhóm động vật chính 633 31.2 Đặc điểm của sơ đồ cơ thể động vật là gì? 634 Hầu hết các loài động vật đều có tính đối xứng 634 Cấu trúc của khoang cơ thể ảnh hưởng đến chuyển động 635 Sự phân chia giúp cải thiện khả năng kiểm soát chuyển động 636 Các phần phụ có nhiều công dụng 636 Hệ thần kinh điều phối chuyển động và cho phép xử lý cảm giác 637 31.3 Động vật lấy thức ăn bằng cách nào? 637 Động vật ăn lọc bắt con mồi nhỏ 637 Động vật ăn cỏ ăn thực vật 637 Động vật ăn thịt và động vật ăn tạp bắt và khuất phục con mồi 638 Ký sinh trùng sống trong hoặc trên các sinh vật khác 638 Động vật ăn mảnh vụn sống trên phần còn lại của các sinh vật khác 639 31.4 Vòng đời của các loài động vật khác nhau như thế nào? 639 Nhiều vòng đời của động vật có các giai đoạn sống chuyên biệt 639 Hầu hết các vòng đời của động vật đều có ít nhất một giai đoạn phát tán 640 Vòng đời của ký sinh trùng tạo điều kiện cho sự phát tán và vượt qua sự phòng vệ của vật chủ 640 Một số động vật hình thành các tập đoàn gồm các cá thể giống hệt nhau về mặt di truyền, tích hợp sinh lý 640 Không có vòng đời nào có thể tối đa hóa tất cả các lợi ích 641 31.5 Các nhóm động vật chính là gì? 643 Bọt biển là động vật có tổ chức lỏng lẻo 643 Ctenophores có tính đối xứng hoàn toàn và lưỡng bội 644 Placozoans rất phong phú nhưng hiếm khi được quan sát 645 Cnidarians là loài săn mồi chuyên biệt 645 Một số nhóm nhỏ động vật ký sinh có thể là họ hàng gần nhất của song bào 648 Động vật nguyên sinh 651 Protostome là gì? 652 Lophophores và trochophores mang lông mao tiến hóa giữa các lophotrochozoan 652

Ecdysozoans phải rụng lớp biểu bì của chúng 654 Giun mũi tên giữ lại một số đặc điểm phát triển của tổ tiên 655 32.2 Đặc điểm nào phân biệt các nhóm chính của Lophotrochozoans? 656 Hầu hết các loài động vật giáp xác và entoprocts sống thành đàn 656 Giun dẹp, luân trùng và dạ dày là những họ hàng đa dạng về cấu trúc 656 Giun ruy băng có cơ quan kiếm ăn dài và nhô ra được 658 Động vật chân tay và động vật phoronid sử dụng lophophores để lấy thức ăn từ nước 658 Giun đốt có cơ thể phân đốt 659 Động vật thân mềm đã trải qua một bức xạ tiến hóa đầy kịch tính 662 32.1 32.3 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm chính của Ecdysozoa? 665 Một số nhóm sinh vật biển có tương đối ít loài 665 Tuyến trùng và họ hàng của chúng rất phong phú và đa dạng 666 32.4 Tại sao động vật chân khớp lại đa dạng? 667 Họ hàng của động vật chân đốt có các phần phụ nhiều thịt, không có khớp 667 Các phần phụ có khớp xuất hiện ở bọ ba thùy 668 Chi chelicerates có phần miệng nhọn, không nhai 668 Hàm dưới và râu đặc trưng cho các nhóm động vật chân đốt còn lại 669 Hơn một nửa số loài được mô tả là côn trùng 671 Động vật miệng thứ sinh 678 33.1 Động vật miệng thứ sinh là gì ? 679 Động vật miệng thứ sinh có chung các mô hình phát triển ban đầu 679 Có ba nhánh động vật miệng thứ sinh chính 679 Hóa thạch làm sáng tỏ tổ tiên của động vật miệng thứ sinh 679 33.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt động vật da gai, động vật hai dây và họ hàng của chúng? 680 Động vật da gai có những đặc điểm cấu trúc độc đáo 680 Động vật hai dây là động vật miệng thứ sinh giống sâu ở biển 682 33.3 Những đặc điểm mới nào đã phát triển ở các động vật có dây sống? 683 Con trưởng thành của hầu hết các loài cá lăng và cá có túi đều ít vận động 684 Cấu trúc nâng đỡ lưng thay thế dây sống ở động vật có xương sống 684 Mối quan hệ phát sinh loài của các loài cá không hàm là không chắc chắn 685 Hàm và răng cải thiện hiệu quả cho ăn 686 Vây và bong bóng bơi cải thiện sự ổn định và kiểm soát vận động 686 33.4 Đã làm như thế nào Động vật có xương sống xâm chiếm đất đai? 689

XXXIV Contents Jointed limbs enhanced support and locomotion on land 689 Amphibians usually require moist environments 690 Amniotes colonized dry environments 692 Reptiles adapted to life in many habitats 693 Crocodilians and birds share their ancestry with the dinosaurs 693 Feathers allowed birds to fly 695 Mammals radiated after the extinction of non-avian dinosaurs 696 33.5 What Traits Characterize the Primates? 701 Two major lineages of primates split late in the Cretaceous 701 Bipedal locomotion evolved in human ancestors 702 Human brains became larger as jaws became smaller 704 Humans developed complex language and culture 705 PART EIGHT Flowering Plants: Form and Function The Plant Body 708 34.1 What Is the Basic Body Plan of Plants? 709 Most angiosperms are either monocots or eudicots 709 Plants develop differently than animals 710 Apical-basal polarity and radial symmetry are characteristics of the plant body 711 34.2 What Are the Major Tissues of Plants? 712 The plant body is constructed from three tissue systems 712 Cells of the xylem transport water and dissolved minerals 714 Cells of the phloem transport the products of photosynthesis 714 34.3 How Do Meristems Build a Continuously Growing Plant? 715 Plants increase in size through primary and secondary growth 715 A hierarchy of meristems generates the plant body 715 Indeterminate primary growth originates in apical meristems 715 The root apical meristem gives rise to the root cap and the root primary meristems 716 The products of the root's primary meristems become root tissues 716 The root system anchors the plant and takes up water and dissolved minerals 718 The products of the stem's primary meristems become stem tissues 719 The stem supports leaves and flowers 720 Leaves are determinate organs produced by shoot apical meristems 720 Many eudicot stems and roots undergo secondary growth 721 34.4 How Has Domestication Altered Plant Form? 723 Transport in Plants 726 35.1 How Do Plants Take Up Water and Solutes? 727 Water potential differences govern the direction of water movement 727 Water and ions move across the root cell plasma membrane 728 Water and ions pass to the xylem by way of the apoplast and symplast 729 35.2 How Are Water and Minerals Transported in the Xylem? 730 The transpirationcohesion-tension mechanism accounts for xylem transport 731 35.3 How Do Stomata Control the Loss of Water and the Uptake of C02? 732 The guard cells control the size of the stomatal opening 733 Plants can control their total numbers of stomata 734 35.4 How Are Substances Translocated in the Phloem? 734 Sucrose and other solutes are carried in the phloem 734 The pressure flow model appears to account for translocation in the phloem 735 Plant Nutrition 740 36.1 What Nutrients Do Plants Require? 741 All plants require specific macronutrients and micronutrients 741 Deficiency symptoms reveal inadequate nutrition 742 Hydroponic experiments identified essential elements 742



Nội dung XXXV 36.2 Cây trồng thu được chất dinh dưỡng bằng cách nào? 743 Thực vật dựa vào sự tăng trưởng để tìm chất dinh dưỡng 743 Sự hấp thu và đồng hóa chất dinh dưỡng được điều hòa 744 36.3 Cấu trúc đất ảnh hưởng đến thực vật như thế nào? 744 Đất có cấu trúc phức tạp 745 Đất hình thành thông qua quá trình phong hóa của đá 745 Đất là nguồn dinh dưỡng thực vật 746 Phân bón có thể được sử dụng để bổ sung chất dinh dưỡng cho đất 746 36.4 Nấm và vi khuẩn làm tăng sự hấp thu chất dinh dưỡng của rễ cây như thế nào? 747 Thực vật gửi tín hiệu xâm chiếm 747 Mycorrhizae mở rộng hệ thống rễ 748 Vi khuẩn đất rất cần thiết trong việc lấy nitơ từ không khí đến tế bào thực vật 749 Nitrogenase xúc tác quá trình cố định đạm 749 Quá trình cố định đạm sinh học không phải lúc nào cũng đáp ứng nhu cầu nông nghiệp 750 Thực vật và vi khuẩn tham gia vào chu trình nitơ toàn cầu 750 36.5 Làm thế nào để thực vật ăn thịt và ký sinh có được chế độ ăn uống cân bằng? 751 Cây ăn thịt bổ sung dinh dưỡng khoáng 751 Cây ký sinh lợi dụng cây khác 752 Mối quan hệ thực vật-ký sinh tương tự như mối liên hệ thực vật-nấm và thực vật-vi khuẩn 753 Điều hòa sinh trưởng thực vật 756 37.1 Quá trình phát triển của thực vật diễn ra như thế nào? 757 Trong giai đoạn phát triển ban đầu, hạt nảy mầm và hình thành cây con đang phát triển 757 Một số hormone và cơ quan cảm quang giúp điều chỉnh sự phát triển của thực vật 758 Màn hình di truyền đã nâng cao hiểu biết của chúng ta về sự truyền tín hiệu ở thực vật 759 37.2 Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? 760 Gibberellin có nhiều tác dụng đối với sự sinh trưởng và phát triển của thực vật 760 Auxin đóng vai trò trong sự sinh trưởng khác biệt của thực vật 762 Auxin ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của thực vật theo nhiều cách 765 Ở cấp độ phân tử, auxin và gibberellin hoạt động tương tự nhau 767 37.3 Tác dụng của Cytokinin, Ethylene và Brassinosteroid? 768 Cytokinin hoạt động từ hạt đến khi già 768 Ethylene là một loại hormone dạng khí làm nhanh quá trình lão hóa của lá và quả chín 769 Brassinosteroids là hormone steroid thực vật 771 37.4 Các tế bào cảm quang tham gia vào quá trình điều hòa sinh trưởng thực vật như thế nào? 771 Phototropins, cryptochromes và zeaxanthin là các thụ thể ánh sáng xanh 771 Phytochromes làm trung gian tác động của ánh sáng đỏ và đỏ xa 772 Phytochrome kích thích phiên mã gen 773 Nhịp sinh học bị cuốn theo sự tiếp nhận ánh sáng 774 38.1 Thực vật hạt kín sinh sản hữu tính như thế nào? 779 Hoa là cấu trúc của thực vật hạt kín để sinh sản hữu tính 779 Thực vật có hoa có giao tử cực nhỏ 779 Sự thụ phấn trong điều kiện không có nước là một sự thích nghi tiến hóa 780 Ống phấn đưa tế bào tinh trùng đến túi phôi 780 Nhiều thực vật có hoa kiểm soát sự thụ phấn hoặc phấn hoa sự phát triển của ống để ngăn ngừa cận huyết 782 Thực vật hạt kín thực hiện thụ tinh kép 783 Phôi phát triển trong hạt chứa trong quả 784 Sự phát triển của hạt được kiểm soát bởi nội tiết tố 785 38.2 Điều gì quyết định quá trình chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái ra hoa? 785 Mô phân sinh ở đỉnh chồi có thể trở thành mô phân sinh phát quang 785 Một dòng biểu hiện gen dẫn đến sự ra hoa 786 Các tín hiệu quang chu kỳ có thể bắt đầu ra hoa 787 Thực vật khác nhau trong phản ứng của chúng với các tín hiệu quang chu kỳ 787 Độ dài ban đêm là một tín hiệu quang chu kỳ quan trọng quyết định sự ra hoa 788 Kích thích ra hoa bắt nguồn từ một lá 788 Florigen là một loại protein nhỏ 790 Sự ra hoa có thể được tạo ra bởi nhiệt độ hoặc gibberellin 790 Một số loài thực vật không cần tín hiệu môi trường để ra hoa 792 38.3 Thực vật hạt kín sinh sản vô tính như thế nào? 792 Có nhiều hình thức sinh sản vô tính 792 Sinh sản sinh dưỡng có nhược điểm 793 Sinh sản sinh dưỡng có vai trò quan trọng trong nông nghiệp 793

Nội dung XXXVI Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường 797 39.1 Thực vật đối phó với mầm bệnh như thế nào? 798 Các rào cản vật lý hình thành các cơ chế phòng vệ cấu thành 798 Thực vật có thể phong ấn các bộ phận bị nhiễm bệnh để hạn chế thiệt hại 798 Miễn dịch chung và miễn dịch cụ thể đều liên quan đến nhiều phản ứng 799 Miễn dịch cụ thể liên quan đến tính kháng gen-gen 800 Miễn dịch cụ thể thường dẫn đến phản ứng quá mẫn cảm 800 Tính kháng bệnh mắc phải toàn thân là một dạng của miễn dịch lâu dài 801 39.2 Thực vật đối phó với động vật ăn cỏ như thế nào? 801 Cơ chế phòng vệ cơ học chống lại động vật ăn cỏ rất phổ biến 801 Thực vật tạo ra các cơ chế phòng vệ hóa học cấu thành chống lại động vật ăn cỏ 802 Một số chất chuyển hóa thứ cấp đóng nhiều vai trò 803 Thực vật phản ứng với động vật ăn cỏ bằng cơ chế phòng vệ cảm ứng 803 Jasmonates kích hoạt một loạt phản ứng đối với vết thương và động vật ăn cỏ 805 Tại sao thực vật không đầu độc chúng tôi? 805 Thực vật không phải lúc nào cũng thắng trong cuộc chạy đua vũ trang 806 39.3 Thực vật đối phó với căng thẳng môi trường như thế nào? 806 Một số thực vật có khả năng thích nghi đặc biệt để sống trong điều kiện rất khô 806 Một số thực vật phát triển trong đất bão hòa 808 Thực vật có thể phản ứng với căng thẳng hạn hán 809 Thực vật có thể đối phó với nhiệt độ khắc nghiệt 810 39.4

Thực vật đối phó với muối và kim loại nặng như thế nào? 810 Hầu hết các loài halophyte tích lũy muối 811 Một số thực vật có thể chịu được kim loại nặng 811 PHẦN CHÍN Động vật: Hình dạng và chức năng Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ 81 5 40.1 Động vật đa bào cung cấp nhu cầu tế bào của chúng như thế nào? 816 Môi trường bên trong tạo nên khả năng tồn tại của động vật đa bào phức tạp 816 Hệ thống sinh lý được điều hòa để duy trì cân bằng nội môi 816 40.2 Mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan là gì? 817 Mô biểu mô là những tấm tế bào dày đặc, liên kết chặt chẽ 817 Mô cơ tạo ra lực và chuyển động 818 Mô liên kết bao gồm xương, máu và mỡ 818 Mô thần kinh bao gồm tế bào thần kinh và tế bào thần kinh đệm 819 Các cơ quan bao gồm nhiều mô 820 40.3 Nhiệt độ ảnh hưởng đến cuộc sống như thế nào Hệ thống? 820 Q10 là thước đo độ nhạy nhiệt độ 821 Động vật thích nghi với nhiệt độ theo mùa 821 40.4 Động vật thay đổi sự trao đổi nhiệt của chúng với môi trường như thế nào? 822 Thu nhiệt tạo ra một lượng nhiệt trao đổi chất đáng kể 822 Thu nhiệt và thu nhiệt phản ứng khác nhau với những thay đổi của nhiệt độ môi trường 822 Ngân sách năng lượng phản ánh sự thích nghi để điều chỉnh nhiệt độ cơ thể 823 Cả thu nhiệt và thu nhiệt đều kiểm soát lưu lượng máu đến da 824 Một số loài cá bảo tồn nhiệt trao đổi chất 825 Một số thu nhiệt điều chỉnh quá trình trao đổi chất sản sinh nhiệt 825 40.5 Thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể như thế nào? 826 Tốc độ trao đổi chất cơ bản tương quan với kích thước cơ thể 826 Nội nhiệt phản ứng với cái lạnh bằng cách tạo ra nhiệt và thích ứng với cái lạnh bằng cách giảm sự mất nhiệt 827 Sự bay hơi của nước có thể làm tản nhiệt, nhưng phải trả giá 829 Bộ điều nhiệt của động vật có vú sử dụng thông tin phản hồi 829 Sốt giúp cơ thể chống lại nhiễm trùng 830 Một số động vật tiết kiệm năng lượng bằng cách giảm nhiệt độ điều chỉnh nhiệt độ 830 Nội tiết tố động vật 834 41.1 Nội tiết tố là gì và chúng hoạt động như thế nào? 835

Nội dung XXXVII Tín hiệu nội tiết có thể hoạt động cục bộ hoặc ở khoảng cách xa 835 Các hormone có thể được chia thành ba nhóm hóa học 836 Hoạt động của hormone được trung gian bởi các thụ thể trên hoặc trong các tế bào đích của chúng 836 Hoạt động của hormone phụ thuộc vào bản chất của tế bào đích và các thụ thể của nó 837 41.2 Cái gì Các thí nghiệm đã tiết lộ về hormone và tác dụng của chúng? 838 Hormon đầu tiên được phát hiện là hormone secretin trong ruột 838 Các thí nghiệm ban đầu trên côn trùng đã làm sáng tỏ hệ thống tín hiệu nội tiết tố 839 Ba loại hormone điều chỉnh sự lột xác và trưởng thành ở động vật chân đốt 840 41.3 Hệ thống thần kinh và nội tiết tương tác với nhau như thế nào? 842 Tuyến yên là một giao diện giữa hệ thống thần kinh và nội tiết 842 Tuyến yên trước được kiểm soát bởi các hormone thần kinh vùng dưới đồi 844 Vòng phản hồi tiêu cực điều chỉnh sự tiết hormone 844 41.4 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? 845 Tuyến giáp tiết ra thyroxine 845 Ba hormone điều hòa nồng độ canxi trong máu 847 PTH làm giảm nồng độ photphat trong máu 848 Insulin và glucagon điều hòa nồng độ glucose trong máu 848 Tuyến thượng thận là hai tuyến trong một 849 Steroid giới tính được sản xuất bởi tuyến sinh dục 850 Melatonin tham gia vào quá trình sinh học nhịp điệu và quang chu kỳ 851 Nhiều hóa chất có thể hoạt động như hormone 851 41.5 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? 852 Các hormone có thể được phát hiện và đo lường bằng các xét nghiệm miễn dịch 852 Một hormone có thể hoạt động thông qua nhiều thụ thể 853 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ của động vật 856 42.1 Hệ thống phòng thủ chính của động vật là gì? 857 Máu và mô bạch huyết đóng vai trò quan trọng trong phòng vệ 857 Tế bào bạch cầu đóng nhiều vai trò phòng thủ 858 Protein của hệ thống miễn dịch liên kết mầm bệnh hoặc truyền tín hiệu cho các tế bào khác 858 42.2 Đặc điểm của hệ thống phòng thủ bẩm sinh là gì? 859 Rào cản và các tác nhân tại chỗ bảo vệ cơ thể chống lại những kẻ xâm lược 859 Con đường truyền tín hiệu của tế bào kích thích khả năng phòng vệ của cơ thể 860 Các protein và tế bào chuyên biệt tham gia vào khả năng miễn dịch bẩm sinh 860 Viêm là phản ứng phối hợp với nhiễm trùng hoặc chấn thương 861 Viêm có thể gây ra các vấn đề y tế 862 42.3 Làm thế nào Miễn dịch thích ứng có phát triển không? 862 Miễn dịch thích ứng có bốn đặc điểm chính 862 Hai loại phản ứng miễn dịch thích ứng tương tác với nhau: tổng quan 863 Miễn dịch thích ứng phát triển do chọn lọc dòng vô tính 865 Xóa dòng vô tính giúp hệ thống miễn dịch phân biệt bản thân với bản thân 865 Trí nhớ miễn dịch dẫn đến phản ứng miễn dịch thứ cấp 865 Vắc xin là một ứng dụng của trí nhớ miễn dịch 866 42.4 Phản ứng miễn dịch dịch thể là gì? 867 Một số tế bào B phát triển thành tế bào plasma 867 Các kháng thể khác nhau có chung cấu trúc 867 Có năm loại globulin miễn dịch 868 Sự đa dạng của globulin miễn dịch là kết quả của sự sắp xếp lại DNA và các đột biến khác 868 Vùng cố định có liên quan đến chuyển đổi lớp globulin miễn dịch 869 42,5 42,6 43 43,1 43.2 Kháng thể đơn dòng có nhiều công dụng 871 Đáp ứng miễn dịch tế bào là gì? 871 thụ thể tế

bào T liên kết với các kháng nguyên trên bề mặt tế bào 871 protein MHC hiện diện kháng nguyên cho tế bào T 872 tế bào T-helper và protein MHC II góp phần vào phản ứng miễn dịch dịch thể 872 Tế bào T gây độc tế bào và protein MHC I góp phần vào phản ứng miễn dịch tế bào 874 T điều hòa tế bào ngăn chặn các phản ứng miễn dịch dịch thể và tế bào 874 Protein MHC rất quan trọng trong cấy ghép mô 874 Điều gì xảy ra khi hệ thống miễn dịch gặp trục trặc? 875 Phản ứng dị ứng do quá mẫn cảm 875 Bệnh tự miễn dịch là do phản ứng chống lại kháng nguyên của bản thân 876 AIDS là một rối loạn suy giảm miễn dịch 876 Sinh sản ở động vật 880 Động vật sinh sản không có giới tính như thế nào? 881 Nảy chồi và tái sinh tạo ra các cá thể mới bằng quá trình nguyên phân 881 Sự sinh sản đơn tính là sự phát triển của trứng không được thụ tinh 881 Động vật sinh sản hữu tính như thế nào? 882 Quá trình tạo giao tử tạo ra trứng và tinh trùng 882 Sự thụ tinh là sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng 884 Kết hợp trứng và tinh trùng với nhau 887 Một số cá thể có thể hoạt động như cả nam và nữ 887 Sự tiến hóa của hệ thống sinh sản của động vật có xương sống song song với việc di chuyển lên cạn 888 Động vật có thụ tinh bên trong được phân biệt nơi phôi phát triển 889

Nội dung XXXVIII 43.3 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? 889 Cơ quan sinh dục nam sản xuất và cung cấp tinh dịch 889 Chức năng sinh dục nam được điều khiển bởi hormone 892 Cơ quan sinh dục nữ sinh ra trứng, nhận tinh trùng và nuôi dưỡng phôi 892 Chu kỳ buồng trứng tạo ra trứng trưởng thành 893 Chu kỳ tử cung chuẩn bị môi trường cho trứng được thụ tinh 893 Nội tiết tố kiểm soát và điều phối chu kỳ buồng trứng và tử cung 894 Các thụ thể FSH xác định nang nào rụng trứng 895 Trong thai kỳ, nội tiết tố từ màng ngoài phôi đảm nhiệm vai trò điều khiển 896 Sinh con được kích hoạt bởi các kích thích nội tiết tố và cơ học 896 44.2 Nguyên phân phân chia phôi sớm như thế nào? 904 Sự phân tách đóng gói lại tế bào chất 904 Sự phân chia tế bào ban đầu ở động vật có vú là duy nhất 905 Các phôi bào cụ thể tạo ra các mô và cơ quan cụ thể 906 Tế bào mầm là một dòng độc nhất ngay cả ở những loài có sự phát triển điều hòa 908 44.3 Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? 908 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển 908 Quá trình tạo dạ dày ở ếch bắt đầu từ lúc lưỡi liềm màu xám 909 Môi lưng của phôi bào tổ chức sự hình thành phôi 910 Các yếu tố phiên mã và các yếu tố tăng trưởng làm nền tảng cho hoạt động của vật tổ chức 91 1 43.4 Như thế nào Khả năng sinh sản có thể được kiểm soát? 897 Con người sử dụng nhiều phương pháp khác nhau để kiểm soát khả năng sinh sản 897 Công nghệ sinh sản giúp giải quyết vấn đề vô sinh 897 Cơ quan tổ chức thay đổi hoạt động khi di chuyển từ môi lưng 912 Quá trình tạo dạ dày của bò sát và gia cầm là sự thích nghi với trứng có lòng đỏ 913 Phôi của động vật có vú có nhau thai thiếu lòng đỏ 914 Sự phát triển của động vật 902 44.1 Sự thụ tinh kích hoạt sự phát triển như thế nào? 903 Tinh trùng và trứng có những đóng góp khác nhau cho hợp tử 903 Sự sắp xếp lại tế bào chất của trứng tạo tiền đề cho việc xác định 903 44.4 44.5 Các cơ quan và hệ cơ quan phát triển như thế nào? 91 5 Giai đoạn được thiết lập bởi môi sau của phôi bào 915 Sự phân chia cơ thể phát triển trong quá trình hình thành thần kinh 916 Gen Hox kiểm soát sự phát triển dọc theo trục trước-sau 916 Phôi đang phát triển được duy trì như thế nào? 918 Màng ngoài phôi hình thành với sự đóng góp của tất cả các lớp mầm 918 Màng ngoài phôi ở động vật có vú hình thành nên nhau thai 919 44.6 Các giai đoạn phát triển của con người là gì? 919 Sự phát triển của các cơ quan bắt đầu trong tam cá nguyệt thứ nhất 920 Các hệ cơ quan phát triển và trưởng thành trong tam cá nguyệt thứ hai và thứ ba 920 Những thay đổi về phát triển tiếp tục trong suốt cuộc đời 920 Tế bào thần kinh, Glia và Hệ thần kinh 924 45.1 Tế bào nào là duy nhất của Hệ thần kinh? 925 Cấu trúc của tế bào thần kinh phản ánh chức năng của chúng 925 Glia là "đối tác thầm lặng" của tế bào thần kinh 926 45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 927 Các khái niệm điện đơn giản làm nền tảng cho chức năng thần kinh 927 Điện thế màng có thể được đo bằng điện cực 928 Các chất vận chuyển ion và các kênh tạo ra điện thế màng 928 Các kênh ion và đặc tính của chúng giờ đây có thể được nghiên cứu trực tiếp 929 Các kênh ion có cổng làm thay đổi điện thế màng 930 Những thay đổi theo cấp độ trong điện thế màng có thể tích hợp thông tin 932 Những thay đổi đột ngột trong kênh Na+ và K+ tạo ra điện thế hoạt động 932 Điện thế hoạt động được dẫn dọc theo các sợi trục mà không làm mất tín hiệu 934 Điện thế hoạt động nhảy dọc theo các sợi trục có myelin 935 45.3 Các tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào khác như thế nào? 936 Mối nối thần kinh cơ là một khớp thần kinh hóa học kiểu mẫu 936 Sự xuất hiện của điện thế hoạt động gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh 936 Chức năng của khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein 936 Màng sau khớp thần kinh phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh 936 Các khớp thần kinh có thể bị kích thích

hoặc ức chế 938 Tế bào sau khớp thần kinh tổng hợp đầu vào kích thích và ức chế 938 Các khớp thần kinh có thể nhanh hoặc chậm 938 Các khớp thần kinh điện nhanh nhưng không tích hợp tốt thông tin 939



Nội dung XXXIX Hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào thụ thể mà nó liên kết với 939 Để tắt phản ứng, các khớp thần kinh phải được làm sạch khỏi chất dẫn truyền thần kinh 940 Sự đa dạng của các thụ thể làm cho tính đặc hiệu của thuốc trở nên khả thi 940 45.4 Tế bào thần kinh và Glia được tổ chức thành Hệ thống xử lý thông tin như thế nào? 940 Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp 940 Phản xạ giật đầu gối được điều khiển bởi một mạng lưới thần kinh đơn giản 941 Bộ não của động vật có xương sống là nơi chứa đựng sự phức tạp về hành vi 943 Hệ thống cảm giác 946 46.1 Các tế bào tiếp nhận cảm giác chuyển đổi kích thích thành tiềm năng hành động như thế nào? 947 Sự truyền cảm giác liên quan đến sự thay đổi điện thế màng 947 Protein thụ thể cảm giác hoạt động trên các kênh ion 947 Cảm giác phụ thuộc vào tế bào thần kinh nào nhận được điện thế hoạt động từ tế bào cảm giác 947 Nhiều thụ thể thích ứng với kích thích lặp đi lặp lại 948 46.2 Hệ thống cảm giác phát hiện các kích thích hóa học như thế nào? 949 Khứu giác là khứu giác 949 Một số thụ thể hóa học phát hiện pheromone 950 Cơ quan vomeonasal chứa các thụ thể hóa học 950 Vị giác là khứu giác 951 46.3 Hệ thống cảm giác phát hiện lực cơ học như thế nào? 952 Nhiều tế bào khác nhau phản ứng với sự va chạm và áp lực 952 Cơ quan thụ cảm cơ học cũng được tìm thấy trong cơ, gân và dây chằng 952 Tế bào tóc là cơ quan thụ cảm cơ học của hệ thống thính giác và tiền đình 953 Hệ thống thính giác sử dụng tế bào lông để cảm nhận sóng âm 954 Cảm nhận được sự uốn cong của màng đáy như âm thanh 955 Nhiều loại tổn thương khác nhau có thể dẫn đến mất thính lực 956 Hệ thống tiền đình sử dụng tế bào lông để phát hiện lực hấp dẫn và động lượng 956 46.4 Hệ thống cảm giác phát hiện ánh sáng như thế nào? 957 Rhodopsin là sắc tố thị giác của động vật có xương sống 957 Động vật không xương sống có hệ thống thị giác đa dạng 958 Mắt tạo hình ảnh tiến hóa độc lập ở động vật có xương sống và động vật chân đầu 958 Võng mạc của động vật có xương sống tiếp nhận và xử lý thông tin thị giác 959 Tế bào hình que và tế bào hình nón là các tế bào cảm quang của võng mạc động vật có xương sống 960 Luồng thông tin qua các lớp tế bào thần kinh ở võng mạc 962 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn 967 47.1 Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? 968 Tổ chức chức năng dựa trên dòng chảy và loại thông tin 968 Tổ chức giải phẫu của CNS xuất hiện trong quá trình phát triển 968 Tủy sống truyền và xử lý thông tin 969 Thân não thực hiện nhiều chức năng tự trị 969 Cốt lõi của não trước kiểm soát các động lực sinh lý, bản năng và cảm xúc 970 Các vùng của telencephalon tương tác để kiểm soát hành vi và tạo ra ý thức 970 Kích thước của bộ não con người không thể đoán trước được 973 47.2 Thông tin được xử lý bởi Mạng lưới thần kinh như thế nào? 973 Con đường của hệ thần kinh tự chủ kiểm soát các chức năng sinh lý không tự nguyện 974 Hệ thống thị giác là một ví dụ về sự tích hợp thông tin của vỏ não 975 Thị giác ba chiều là kết quả của các tế bào vỏ não nhận đầu vào từ cả hai mắt 977 47.3 Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? 978 Giấc ngủ và giấc mơ được phản ánh qua các mẫu điện ở vỏ não 978 Khả năng ngôn ngữ được khu trú ở bán cầu não trái 980 Một số hoạt động học tập và trí nhớ có thể được khu trú ở các vùng não cụ thể 981 Chúng ta vẫn chưa thể trả lời câu hỏi "Ý thức là gì?" 982 Hệ thống cơ xương 986 48.1 Cơ bắp co bóp như thế nào? 987 Các sợi trượt làm cho cơ xương co lại 987 Tương tác Actin-myosin làm cho các sợi trượt 988 Tương tác Actin-myosin được điều khiển bởi các ion canxi 989 Cơ tim giống và khác với cơ xương 991 Cơ trơn gây ra sự co bóp chậm của nhiều cơ quan nội tạng 993 48.2 Điều gì quyết định hiệu suất cơ xương? 994

Nội dung XL Sức mạnh của sự co cơ phụ thuộc vào số lượng sợi đang co lại và ở tốc độ nào 994 Các loại sợi cơ xác định độ bền và sức mạnh 995 Cơ có độ dài tối ưu để tạo ra sức căng tối đa 996 Tập thể dục làm tăng sức mạnh và sức bền của cơ 996 Giới hạn cung cấp ATP của cơ hiệu suất 997 Cơ côn trùng có tốc độ quay vòng cao nhất 997 48.3 Hệ thống xương và cơ bắp phối hợp với nhau như thế nào? 999 Bộ xương thủy tĩnh bao gồm chất lỏng trong khoang cơ 999 Bộ xương ngoài là cấu trúc cứng bên ngoài 999 Bộ xương của động vật có xương sống bao gồm sụn và xương 999 Xương phát triển từ các mô liên kết 1001 Xương có một khớp chung có thể hoạt động như một đòn bẩy 1001 Trao đổi khí 1005 49.1 Vật lý là gì Các yếu tố chi phối trao đổi khí hô hấp? 1 006 Sự khuếch tán của khí được thúc đẩy bởi chênh lệch áp suất riêng phần 1006 Định luật Fick áp dụng cho tất cả các hệ thống trao đổi khí 1006 Không khí là môi trường hô hấp tốt hơn nước 1007 Nhiệt độ cao gây ra các vấn đề về hô hấp cho động vật thủy sinh 1007 02 khả năng sẵn có giảm theo độ cao 1007 C02 bị mất do khuếch tán 1008 49.2 Những biện pháp thích ứng nào giúp tối đa hóa trao đổi khí hô hấp? 1008 Cơ quan hô hấp có diện tích bề mặt lớn 1008 Sự thông gió và tưới máu của bề mặt trao đổi khí tối đa hóa gradient

áp suất riêng phần 1009 Côn trùng có đường dẫn khí khắp cơ thể 1009 Mang cá sử dụng dòng chảy ngược để tối đa hóa trao đổi khí 1009 Chim sử dụng thông gió một chiều để tối đa hóa trao đổi khí 1010 Thông gió thủy triều khiến chết không gian hạn chế hiệu quả trao đổi khí 1012 49.3 Phổi con người hoạt động như thế nào? 1013 Dịch tiết đường hô hấp hỗ trợ thông khí 1013 Phổi được thông khí nhờ thay đổi áp suất trong khoang ngực 1015 49.4 Máu vận chuyển khí hô hấp như thế nào? 1016 Hemoglobin kết hợp thuận nghịch với 02 1016 Myoglobin giữ 02 dự trữ 1017 Ái lực của Hemoglobin với 02 thay đổi 1017 C02 được vận chuyển dưới dạng ion bicarbonate trong máu 1018 49.5 Hơi thở được điều hòa như thế nào? 1019 Hơi thở được kiểm soát ở thân não 1019 Điều hòa hơi thở cần có phản hồi 1020 Hệ tuần hoàn 1025 50.1 Tại sao Động vật cần Hệ tuần hoàn? 1 026 Một số động vật không có hệ tuần hoàn 1026 Hệ tuần hoàn có thể mở hoặc đóng 1026 Hệ tuần hoàn hở vận chuyển dịch ngoại bào 1026 Hệ tuần hoàn kín lưu thông máu qua hệ thống mạch máu 1026 50.2 Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã tiến hóa như thế nào? 1027 Tuần hoàn ở cá là một vòng đơn 1028 Cá phổi tiến hóa thành cơ quan thở khí 1028 Động vật lưỡng cư có sự tách biệt một phần giữa tuần hoàn hệ thống và tuần hoàn phổi 1029 Loài bò sát có khả năng kiểm soát hoàn toàn tuần hoàn phổi và tuần hoàn hệ thống 1029 Chim và động vật có vú có sự phân tách hoàn toàn các vòng tuần hoàn phổi và hệ thống 1030 50.3 Tim động vật có vú hoạt động như thế nào? 1030 Máu chảy từ tim phải đến phổi, tim trái đến cơ thể 1030 Nhịp tim bắt nguồn từ cơ tim 1032 Hệ thống dẫn truyền điều phối sự co bóp của cơ tim 1034 Tính chất điện của cơ tâm thất duy trì sự co bóp của tim 1034 ECG ghi lại hoạt động điện của tim 1035 50.4 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? 1037 Hồng cầu vận chuyển khí hô hấp 1038 Tiểu cầu rất cần thiết cho quá trình đông máu 1039 Động mạch chịu được áp lực cao, tiểu động mạch kiểm soát lưu lượng máu 1039 Vật liệu được trao đổi trong giường mao mạch bằng cách lọc, thẩm thấu và khuếch tán 1039 Máu chảy ngược về tim qua tĩnh mạch 1041 Mạch bạch huyết đưa dịch kẽ trở lại máu 1042 Bệnh mạch máu là một kẻ giết người 1042 50.5 Hệ thống tuần hoàn được kiểm soát và điều hòa như thế nào? 1043 Tự động điều hòa lưu lượng máu cục bộ phù hợp với nhu cầu cục bộ 1044

Nội dung XLI Áp lực động mạch được điều hòa bởi cơ chế nội tiết tố và thần kinh 1044 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu 1 048 51.1 Động vật cần gì từ thức ăn? 1049 Nhu cầu và chi tiêu năng lượng có thể đo lường được 1049 Nguồn năng lượng có thể dự trữ trong cơ thể 1050 Thức ăn cung cấp khung cacbon cho quá trình sinh tổng hợp 1051 Động vật cần các nguyên tố khoáng cho nhiều chức năng khác nhau 1 052 Động vật phải lấy vitamin từ thức ăn 1 053 Thiếu hụt chất dinh dưỡng dẫn đến bệnh tật 1054 51.2 Động vật ăn và tiêu hóa thức ăn như thế nào? 1054 Thức ăn của động vật ăn cỏ thường ít năng lượng và khó tiêu hóa 1054 Động vật ăn thịt phải tìm, bắt và giết con mồi 1055 Các loài động vật có xương sống có hàm răng đặc biệt 1055 Quá trình tiêu hóa thường bắt đầu trong khoang cơ thể 1 056 Ruột hình ống có một lỗ ở mỗi đầu 1056 Tiêu hóa enzyme phá vỡ các phân tử thức ăn phức tạp 1057 51.3 Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? 1058 Ruột của động vật có xương sống bao gồm các lớp mô đồng tâm 1058 Hoạt động cơ học di chuyển thức ăn qua ruột và hỗ trợ tiêu hóa 1059 Quá trình tiêu hóa hóa học bắt đầu ở miệng và dạ dày 1060 Dạ dày dần dần giải phóng nội dung của nó đến ruột non 1061 Hầu hết quá trình tiêu hóa hóa học xảy ra ở ruột non 1061 Chất dinh dưỡng được hấp thụ ở ruột non 1063 Chất dinh dưỡng được hấp thụ sẽ đi đến gan 1063 Nước và ion được hấp thụ ở ruột già 1063 Động vật ăn cỏ dựa vào vi sinh vật để tiêu hóa cellulose 1063 51.4 Dòng chất dinh dưỡng được kiểm soát và điều chỉnh như thế nào? 1064 Nội tiết tố kiểm soát nhiều chức năng tiêu hóa 1065 Gan điều khiển sự lưu thông của các phân tử cung cấp năng lượng cho quá trình trao đổi chất 1065 Não đóng vai trò chính trong việc điều chỉnh lượng thức ăn ăn vào 1067 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ 1071 52.1 Hệ thống bài tiết duy trì cân bằng nội môi như thế nào? 1072 Nước xâm nhập hoặc rời khỏi tế bào bằng thẩm thấu 1072 Hệ thống bài tiết kiểm soát thành phần và độ thẩm thấu của dịch ngoại bào 1072 Động vật không xương sống dưới nước có thể tuân theo hoặc điều chỉnh môi trường thẩm thấu và ion của chúng 1072 Động vật có xương sống là chất điều hòa thẩm thấu và điều hòa ion 1073 52.2 Động vật bài tiết Nitơ như thế nào? 1074 Động vật bài tiết nitơ ở một số dạng 1074 Cá biển phải tiết kiệm nước 1077 Động vật lưỡng cư và bò sát trên cạn phải tránh bị hút ẩm 1077 Động vật có vú có thể tiết ra nước tiểu đậm đặc 1078 Nephron là đơn vị chức năng của thận của động vật có xương sống 1078 Máu được lọc vào Bowman' bao 1078 Ống thận chuyển dịch lọc cầu thận thành nước tiểu 1079 52.5 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? 1079 Thận sản xuất nước tiểu và bàng quang dự trữ nước tiểu 1080 Nephron sắp xếp

đều đặn trong thận 1081 Hầu hết dịch lọc cầu thận được tái hấp thu bởi ống lượn gần 1082 Quai Henle tạo ra gradient nồng độ trong tủy thận 1082 Tính thấm nước của ống thận phụ thuộc vào các kênh dẫn nước 1084 Ống lượn xa điều chỉnh thành phần của nước tiểu 1084 Nước tiểu tập trung trong ống góp 1084 Thận giúp điều chỉnh cân bằng axit-bazơ 1084 Suy thận được điều trị bằng lọc máu 1085 Hầu hết các loài thải ra nhiều hơn một chất thải nitơ 1074 52.3 Làm thế nào Hệ thống bài tiết của động vật không xương sống có hoạt động không? 1075 52.6 Chức năng thận được điều hòa như thế nào? 1087 Mức lọc cầu thận được điều hòa 1087 Protonephridia của giun dẹp bài tiết nước và bảo tồn muối 1075 Metanephridia của giun đốt xử lý chất lỏng khoang bụng 1075 Ống Malpighian của côn trùng sử dụng phương thức vận chuyển tích cực để bài tiết chất thải 1076 52.4 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? 1077

XLII Nội dung Quy định về GFR sử dụng thông tin phản hồi từ ống lượn xa 1087 Độ thẩm thấu của máu và huyết áp được điều chỉnh bởi ADH 1088 Tim sản xuất ra một loại hormone giúp hạ huyết áp 1090 Hành vi của Động vật 1093 53.1 Nguồn gốc của Sinh học Hành vi là gì? 1094 Phản xạ có điều kiện là một cơ chế hành vi đơn giản 1094 Các nhà đạo đức học tập trung vào hành vi của động vật trong môi trường tự nhiên của chúng 1094 Các nhà đạo đức học đã thăm dò nguyên nhân của hành vi 1095 53.2 Gen ảnh hưởng đến hành vi như thế nào? 1096 Thí nghiệm nhân giống có thể tạo ra kiểu hình hành vi 1096 Thí nghiệm loại trực tiếp có thể tiết lộ vai trò của các gen cụ thể 1096 Hành vi được kiểm soát bởi các tầng gen 1097 53.3 Hành vi phát triển như thế nào? 1098 Nội tiết tố có thể xác định tiềm năng hành vi và thời gian 1098 Một số hành vi chỉ có thể đạt được vào những thời điểm nhất định 1099 Việc học tiếng chim hót liên quan đến di truyền, dấu ấn và thời gian nội tiết tố 1099 Thời gian và biểu hiện của tiếng chim hót nằm dưới sự kiểm soát nội tiết tố 1101 53.4 Hành vi tiến hóa như thế nào? 1102 Động vật phải đối mặt với nhiều sự lựa chọn 1103 Hành vi có chi phí và lợi ích 1103 Hành vi lãnh thổ mang lại chi phí đáng kể 1 1 03 Phân tích chi phí-lợi ích có thể được áp dụng cho hành vi tìm kiếm thức ăn 1104 53.5 Cơ chế sinh lý nào làm nền tảng cho hành vi? 1106 Nhịp sinh học phối hợp hành vi với chu kỳ môi trường 1106 Động vật phải tìm đường xung quanh môi trường của chúng 1109 Động vật sử dụng nhiều phương thức để giao tiếp 1110 53.6 Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? 1113 Hệ thống giao phối tối đa hóa thể lực của cả hai đối tác 1113 Thể lực có thể bao gồm nhiều hơn con cái của bạn 1114 Tính đồng tính là kết quả cực đoan của chọn lọc họ hàng 1115 Sống theo nhóm có lợi ích và chi phí 1116 Các khái niệm sinh học xã hội có thể áp dụng cho con người không? 1116 PHẦN MƯỜI Sinh thái Sinh thái và Sự phân bố Sự sống 1121 54.1 Sinh thái là gì? 1 1 22 Sinh thái học không giống như chủ nghĩa môi trường 1122 Các nhà sinh thái học nghiên cứu các thành phần sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái 1122 54.2 Tại sao khí hậu lại thay đổi theo địa lý? 1122 Bức xạ mặt trời thay đổi trên bề mặt Trái đất 1123 Năng lượng mặt trời đầu vào xác định mô hình hoàn lưu khí quyển 1 1 24 Hoàn lưu khí quyển và sự quay của Trái đất dẫn đến gió thịnh hành 1124 Gió thịnh hành thúc đẩy dòng hải lưu 1124 Các sinh vật thích nghi với các thách thức khí hậu 1125 54.3 Làm thế nào Sự sống có được phân bổ trong môi trường trên cạn không? 1126 Lãnh nguyên được tìm thấy ở vĩ độ cao và độ cao lớn 1128 Cây thường xanh thống trị các khu rừng thường xanh và ôn đới 1129 Rừng rụng lá ôn đới thay đổi theo mùa 1130 Đồng cỏ ôn đới lan rộng 1131 Sa mạc nóng hình thành quanh vĩ độ 30° 1132 Sa mạc lạnh cao và khô 1133



Nội dung XLIII Chaparral có mùa hè nóng, khô và mùa đông ẩm ướt, mát mẻ 1134 Rừng gai và thảo nguyên nhiệt đới có khí hậu tương tự 1135 Rừng rụng lá nhiệt đới xuất hiện ở vùng đất thấp nóng 1136 Rừng mưa nhiệt đới rất phong phú về loài 1137 54.4 Sự sống phân bố như thế nào trong môi trường nước? 1139 Quần xã sinh vật biển có thể được chia thành nhiều vùng sống 1139 Quần xã sinh vật nước ngọt có thể rất phong phú về loài 1140 Cửa sông có đặc điểm của cả môi trường nước ngọt và môi trường biển 1141 54.5 Yếu tố nào quyết định ranh giới của các khu vực địa lý sinh học? 1141 Lịch sử địa chất ảnh hưởng đến sự phân bố của sinh vật 1141 Hai tiến bộ khoa học đã thay đổi lĩnh vực địa sinh học 1142 Sự phân bố không liên tục có thể là kết quả của các sự kiện gián tiếp hoặc phân tán 1143 Con người có ảnh hưởng mạnh mẽ đến các mô hình địa sinh học 1145 Sinh thái dân số 1149 55.1 Các nhà sinh thái học đo lường dân số như thế nào? 1150 Các nhà sinh thái học sử dụng nhiều phương pháp khác nhau để đếm và theo dõi các cá thể 1150 Các nhà sinh thái học có thể ước tính mật độ quần thể từ các mẫu 1151 Cấu trúc tuổi của quần thể ảnh hưởng đến khả năng phát triển của nó 1151 Mô hình phân tán của quần thể phản ánh cách phân bố của các cá thể trong không gian 1152 55.2 Các nhà sinh thái học nghiên cứu động thái dân số như thế nào? 1153 Các sự kiện nhân khẩu học xác định quy mô dân số 1153 Bảng sống theo dõi các sự kiện nhân khẩu học 1154 Đường cong sống sót phản ánh các chiến lược lịch sử cuộc sống 1155 55.3 Điều kiện môi trường ảnh hưởng đến lịch sử cuộc sống như thế nào? 1156 Khả năng sống sót và khả năng sinh sản quyết định tốc độ tăng trưởng của quần thể 1156 Các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường 1156 Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng bởi các tương tác giữa các loài 1157 55.4 Yếu tố nào hạn chế Mật độ dân số? 1157 Tất cả các quần thể đều có tiềm năng tăng trưởng theo cấp số nhân 1157 Tăng trưởng logistic xảy ra khi dân số đạt đến khả năng chịu đựng của nó 1 1 58 Tăng trưởng dân số có thể bị hạn chế bởi các yếu tố phụ thuộc vào mật độ hoặc không phụ thuộc vào mật độ 1 1 59 Các yếu tố điều hòa dân số khác nhau dẫn đến các chiến lược lịch sử cuộc sống khác nhau 1159 Một số yếu tố sinh thái giải thích loài' mật độ quần thể đặc trưng 1159 Một số loài mới du nhập đạt mật độ quần thể cao 1160 Lịch sử tiến hóa có thể giải thích sự phong phú của loài 1160 55.5 Sự biến đổi môi trường sống ảnh hưởng đến động lực quần thể như thế nào? 1161 Nhiều quần thể sống trong các môi trường sống riêng biệt 1161 Hành lang có thể cho phép các quần thể con tồn tại 1162 55.6 Chúng ta có thể sử dụng các Nguyên tắc Sinh thái để Quản lý Quần thể như thế nào? 1163 Các kế hoạch quản lý phải tính đến các chiến lược lịch sử sự sống 1163 Các kế hoạch quản lý phải được hướng dẫn bởi các nguyên tắc động lực học dân số 1163 Sự gia tăng dân số của con người theo cấp số nhân 1164 Tương tác giữa các loài 56 và Sự cùng tiến hóa 1169 56.1 Các loại tương tác nào mà các nhà sinh thái học nghiên cứu? 1170 Tương tác giữa các loài có thể được nhóm thành nhiều loại 1170 Các loại tương tác không phải lúc nào cũng rõ ràng 1171 Một số loại tương tác dẫn đến đồng tiến hóa 1171 56.2 Tương tác đối kháng phát triển như thế nào? 1172





Nội dung XLIV Tương tác giữa động vật ăn thịt và con mồi dẫn đến một loạt các thích nghi 1172 Động vật ăn cỏ là sự tương tác phổ biến 1175 Tương tác giữa ký sinh trùng và vật chủ có thể gây bệnh 1176 56.3 Tương tác lẫn nhau tiến hóa như thế nào? 1177 Một số đối tác tương hỗ trao đổi thức ăn để được chăm sóc hoặc vận chuyển 1178 Một số đối tác tương hỗ trao đổi thức ăn hoặc nhà ở để phòng thủ 1178 Thực vật và côn trùng

thụ phấn trao đổi thức ăn để vận chuyển phấn hoa 1180 Thực vật và động vật ăn quả trao đổi thức ăn để vận chuyển hạt giống 1 1 81 56.4 Kết quả của Cạnh tranh là gì? 1182 Cạnh tranh lan rộng vì tất cả các loài chia sẻ tài nguyên 1182 Cạnh tranh can thiệp có thể hạn chế việc sử dụng môi trường sống 1183 Cạnh tranh khai thác có thể dẫn đến sự cùng tồn tại 1183 Các loài có thể cạnh tranh gián tiếp để giành một nguồn tài nguyên 1184 Cạnh tranh có thể quyết định một loài' niche 1184 Sinh thái cộng đồng 1188 57.1 Cộng đồng sinh thái là gì? 1189 Năng lượng đi vào cộng đồng thông qua các nhà sản xuất sơ cấp 1189 Người tiêu dùng sử dụng các nguồn năng lượng đa dạng 1190 Ít cá thể hơn và ít sinh khối hơn có thể được hỗ trợ ở các bậc dinh dưỡng cao hơn 1190 Năng suất và sự đa dạng loài được liên kết với nhau 1192 57.2 Tương tác giữa các loài ảnh hưởng đến cộng đồng như thế nào? 1193 Sự tương tác giữa các loài có thể gây ra các dòng dinh dưỡng 1 1 93 Các loài chủ chốt có tác động không cân xứng đến cộng đồng của chúng 1194 57.3 Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy những mô hình đa dạng loài nào? 1195 Đa dạng bao gồm cả số lượng và độ phong phú tương đối của các loài 1 1 95 Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy độ dốc vĩ độ trong đa dạng 1196 Lý thuyết về địa sinh học đảo cho thấy tỷ lệ nhập cư và tuyệt chủng quyết định sự đa dạng trên các đảo 1196 57.4 Sự xáo trộn ảnh hưởng đến các cộng đồng sinh thái như thế nào? 1199 Diễn thế là mô hình thay đổi có thể dự đoán được trong một quần xã sau một xáo trộn 1199 Cả thuận lợi và ức chế đều ảnh hưởng đến diễn thế 1201 Diễn thế theo chu kỳ đòi hỏi phải thích ứng với những xáo trộn định kỳ 1201 Diễn thế dị dưỡng tạo ra các cộng đồng đặc biệt 1202 57.5 Độ phong phú của loài ảnh hưởng đến sự ổn định của cộng đồng như thế nào? 1202 Sự phong phú của loài gắn liền với năng suất và sự ổn định 1202 Sự đa dạng, năng suất và sự ổn định khác nhau giữa các cộng đồng tự nhiên và được quản lý 1202 58.1 Năng lượng chảy qua Hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 1208 Dòng năng lượng và chu trình hóa học trong các hệ sinh thái 1208 Sự phân bố dòng năng lượng theo địa lý không đồng đều 1208 Hoạt động của con người làm thay đổi dòng năng lượng 1210 58.2 Vật chất di chuyển trong Hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 1210 Các yếu tố di chuyển giữa các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái 1211 Bầu khí quyển chứa các bể khí lớn cần thiết cho các sinh vật sống 1211 Bề mặt trái đất bị ảnh hưởng bởi các quá trình địa chất chậm 1213 Nước vận chuyển các yếu tố giữa các ngăn 1213 Lửa là động lực chính của các nguyên tố 1214 58.3 Làm thế nào Các chất dinh dưỡng cụ thể có chu trình qua hệ sinh thái toàn cầu không? 1214 Nước tuần hoàn nhanh chóng trong hệ sinh thái 1215 Chu trình carbon đã bị thay đổi bởi các hoạt động của con người 1216



Nội dung XLV Chu trình nitơ phụ thuộc vào cả quá trình sinh học và phi sinh học 1218 Việc đốt nhiên liệu hóa thạch ảnh hưởng đến chu trình lưu huỳnh 1219 Chu trình phốt pho toàn cầu thiếu một thành phần khí quyển đáng kể 1220 Các chu trình sinh địa hóa khác cũng rất quan trọng 1221 Các chu trình sinh địa hóa tương tác 1221 58.4 Hàng hóa và dịch vụ làm gì Hệ sinh thái cung cấp? 1223 58.5 Làm thế nào để quản lý bền vững các hệ sinh thái? 1224 Đa dạng sinh học và Sinh học bảo tồn 1 228 59.1 Sinh học bảo tồn là gì? 1229 Sinh học bảo tồn nhằm mục đích bảo vệ và quản lý đa dạng sinh học 1229 Đa dạng sinh học có giá trị to lớn đối với xã hội loài người 1230 59.2 Các nhà sinh học bảo tồn dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học như thế nào? 1230 Kiến thức của chúng ta về đa dạng sinh học chưa đầy đủ 1230 Chúng ta có thể dự đoán tác động của các hoạt động của con người đối với đa dạng sinh học 1231 59.3 Những hoạt động nào của con người đe dọa sự tồn tại của các loài? 1 232 Mất môi trường sống gây nguy hiểm cho các loài 1233 Khai thác quá mức đã khiến nhiều loài bị tuyệt chủng 1234 Các loài săn mồi xâm lấn, đối thủ cạnh tranh và mầm bệnh đe dọa nhiều loài 1235 Biến đổi khí hậu nhanh chóng có thể gây ra sự tuyệt chủng của các loài 1236 59.4 Chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? 1237 Các khu bảo tồn bảo tồn môi trường sống và ngăn chặn việc khai thác quá mức 1237 Các hệ sinh thái bị suy thoái có thể được khôi phục 1 237 Đôi khi cần phải khôi phục các mô hình xáo trộn 1 239 Chấm dứt buôn bán là rất quan trọng để cứu một số loài 1240 Sự xâm lấn của các loài phải được kiểm soát hoặc ngăn chặn 1241 Đa dạng sinh học có giá trị kinh tế 1241 Những thay đổi ở con người -các cảnh quan chiếm ưu thế có thể giúp bảo vệ đa dạng sinh học 1243 Các chương trình nhân giống nuôi nhốt có thể duy trì một số loài 1244 Trái đất không phải là tàu, tàu vũ trụ hay máy bay 1244 PHỤ LỤC A Cây sự sống 1248 PHỤ LỤC B Thống kê Primer 1255 PHỤ LỤC C Một số phép đo được sử dụng trong Sinh học 1264 TRẢ LỜI CÁC CÂU HỎI ÔN LẠI CHƯƠNG A-1 BẢNG THUẬT NGỮ G-1 TÍN CHỈ MINH HỌA C-1 CHỈ SỐ 1-1

Trang này còn cố tình để trống

this page left intentionall

PHẦN MỘT Khoa học về sự sống và cơ sở hóa học của nó 1 Nghiên cứu về sự sống CHƯƠNG NỘI DUNG 1.1 Sinh học là gì? 1.2 Các nhà sinh vật học nghiên cứu sự sống như thế nào? 1.3 Tại sao Sinh học lại quan trọng? Chuyện gì đang xảy ra với những con ếch? Tyrone Hayes lớn lên gần đầm lầy Congaree lớn ở Nam Carolina sưu tầm rùa, rắn, ếch và cóc. Hiện ông là giáo sư sinh học tại Đại học California ở Berkeley. Trong phòng thí nghiệm và ngoài hiện trường, anh đang nghiên cứu cách thức và lý do tại sao quần thể ếch lại bị đe dọa bởi thuốc trừ sâu nông nghiệp. CÁC loài lưỡng cư - ếch, kỳ nhông và giun đũa giống giun - đã tồn tại lâu đến mức chúng nhìn thấy những con khủng long đến và đi. Nhưng trong ba thập kỷ qua, quần thể lưỡng cư trên khắp thế giới đã giảm đáng kể. Ngày nay, hơn một phần ba số loài lưỡng cư trên thế giới đang bị đe dọa tuyệt chủng. Tại sao những loài động vật này lại biến mất? Tyrone Hayes, một nhà sinh vật học tại Đại học California ở Berkeley, đã nghiên cứu tác động của một số loại hóa chất được sử dụng trên đất trồng trọt với số lượng lớn và tích tụ trong nước chảy tràn từ các cánh đồng. Hayes tập trung vào tác động lên động vật lưỡng cư của atrazine, một loại thuốc diệt cỏ (thuốc diệt cỏ) được sử dụng rộng rãi ở Hoa Kỳ và một số quốc gia khác, nơi nó là chất gây ô nhiễm phổ biến trong nước ngọt (việc sử dụng nó đã bị cấm ở Liên minh Châu Âu). Ở Hoa Kỳ, atrazine thường được sử dụng vào mùa xuân, khi nhiều loài lưỡng cư đang sinh sản và hàng nghìn con nòng nọc bơi trong mương, ao, suối tiếp nhận nước chảy từ các trang trại. Trong phòng thí nghiệm của mình, Hayes và các cộng sự đã nuôi nòng nọc ếch trong nước không chứa atrazine và cả trong nước có nồng độ từ 0,01 phần tỷ (ppb) đến 25 ppb. Nồng độ thấp tới 0,1 ppb đã có tác động đáng kể đến sự phát triển của nòng nọc: nó làm con đực trở nên nữ tính hơn. Khi những con đực này trưởng thành, cấu trúc giọng nói của chúng - được sử dụng trong các cuộc gọi giao phối và do đó rất quan trọng để sinh sản thành công - nhỏ hơn bình thường; ở một số người, trứng đang phát triển trong tinh hoàn; một số cơ quan sinh dục nữ phát triển. Trong các nghiên cứu khác, những con ếch đực trưởng thành bình thường tiếp xúc với nồng độ 25 ppb đã giảm nồng độ testosterone gấp 10 lần và không tạo ra tinh trùng. Bạn có thể tưởng tượng những tác động tai hại của những thay đổi về phát triển và nội tiết tố như vậy đối với khả năng sinh sản và sinh sản của ếch. Nhưng những thí nghiệm này được thực hiện trong phòng thí nghiệm, với một loài ếch được lai tạo để sử dụng trong phòng thí nghiệm. Kết quả có giống nhau về bản chất không? Để tìm hiểu, Hayes và các sinh viên của ông đã đi từ Utah đến Iowa, lấy mẫu nước và thu thập ếch. Họ phân tích nước để tìm atrazine và kiểm tra ếch. Nơi duy nhất mà ếch sống bình thường là nơi không thể phát hiện được atrazine. Ở tất cả các địa điểm khác, ếch đực đều có những bất thường về cơ quan sinh dục. Giống như các nhà sinh vật học khác, Hayes đã quan sát. Sau đó, ông đưa ra những dự đoán dựa trên những quan sát đó, đồng thời thiết kế và thực hiện các thí nghiệm để kiểm tra dự đoán của mình.m Atrazine trong môi trường có thể ảnh hưởng đến các loài khác ngoài động vật lưỡng cư không? Xem câu trả lời ở trang 18.





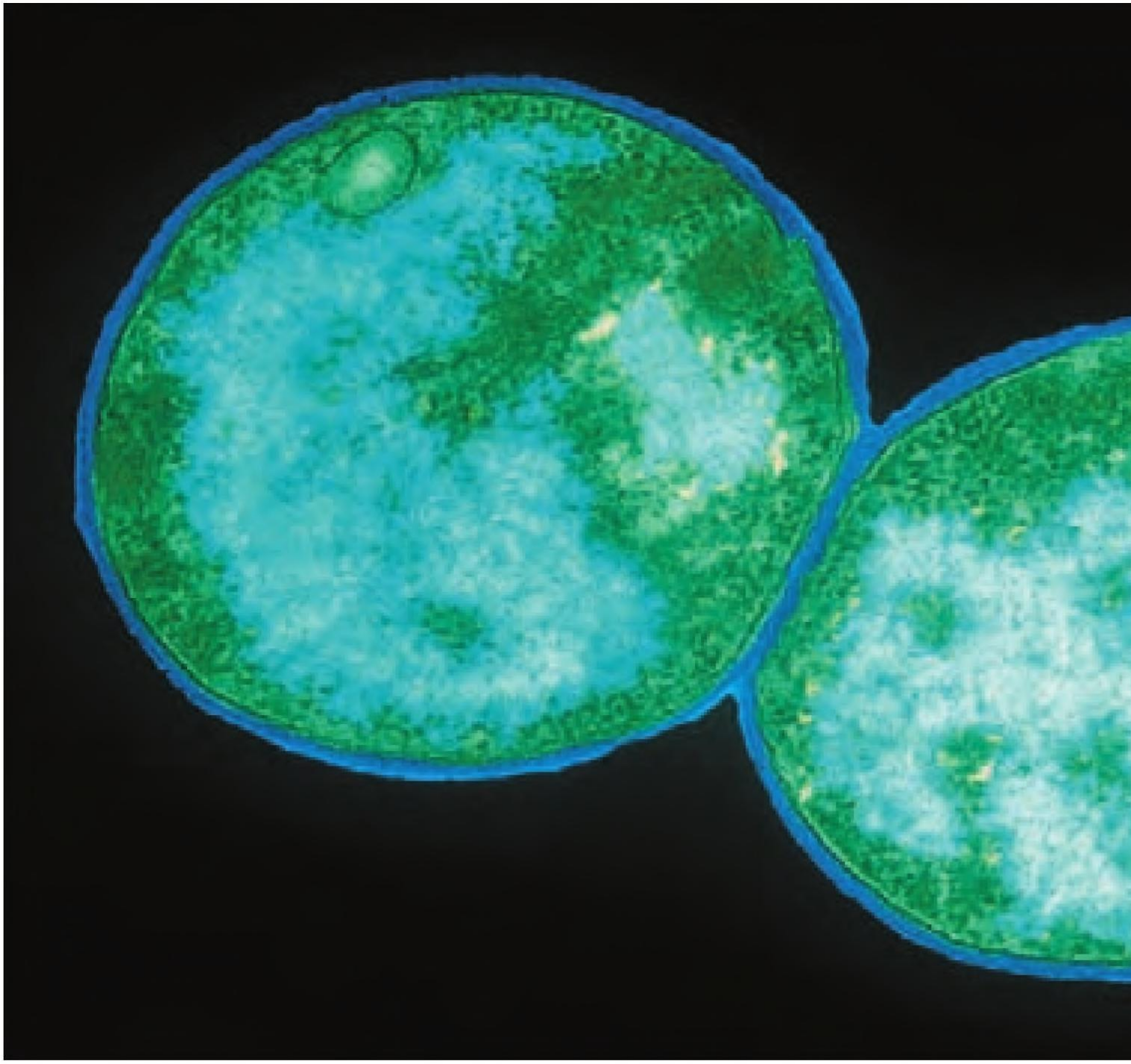
2 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu về sự sống Sulfolobus 0,5 giờ chiều (B) Escherichia coli (C) Coronosphaera mediterranea 4 |jm (D) Passiflora quadrangularis (hoa đam mê) (E) Phallus indusiatus (nấm thối) 1.1 Nhiều mặt của sự sống Các quá trình tiến hóa đều có dẫn đến hàng triệu sinh vật đa dạng sống trên Trái đất ngày nay. Archaea (A) và vi khuẩn (B) đều là các sinh vật nhân sơ, đơn bào, như được mô tả trong Chương 26. (C) Nhiều sinh vật nguyên sinh là đơn bào nhưng, như đã thảo luận trong Chương 27, cấu trúc tế bào của chúng phức tạp hơn cấu trúc tế bào của sinh vật nhân sơ. Người bảo vệ này đã chế tạo ra những tấm "tấm" canxi cacbonat bao quanh và bảo vệ tế bào đơn lẻ của nó. (D-G) Hầu hết sự sống nhìn thấy được trên Trái đất là đa bào. Chương 28 và 29 đề cập đến cây xanh (D). Các nhóm sinh vật đa bào rộng lớn khác là nấm (E), được thảo luận ở Chương 30, và động vật (F, G), được đề cập ở Chương 31-33. (F) Phymateus morbillosus (châu chấu bông sữa) (G) Chelonoidis nigra (rùa khổng lồ) Buteo galapagoensis (Chim ưng Galapagos) Sinh học là gì? Sinh học là môn khoa học nghiên cứu về sinh vật sống mà chúng ta gọi là sinh vật (Hình 1.1). Các sinh vật sống mà chúng ta biết đều có nguồn gốc từ một nguồn gốc chung của sự sống trên Trái đất xảy ra gần 4 tỷ năm trước. Các sinh vật sống có nhiều đặc điểm cho phép chúng ta phân biệt chúng với thế giới không sống: “Các sinh vật được tạo thành từ một tập hợp chung các thành phần hóa học, bao gồm carbohydrate, axit béo, axit nucleic và axit amin cụ thể, cùng nhiều loại khác. â€¢ Các khối xây dựng của hầu hết các sinh vật là các tế bào - các cấu trúc riêng lẻ được bao bọc bởi màng sinh chất. â € ¢ Các tế bào của sinh vật sống chuyển đổi các phân tử thu được từ môi trường của chúng thành các phân tử sinh học mới. “Tế bào lấy năng lượng từ môi trường và sử dụng nó để thực hiện công việc sinh học. “Các sinh vật chứa thông tin di truyền sử dụng một mã gần như phổ biến để xác định sự tập hợp các protein. â€¢ Các sinh vật có những điểm tương đồng giữa một bộ gen cơ bản và tái tạo thông tin di truyền này khi tự sinh sản. • Các sinh vật tồn tại trong các quần thể tiến hóa thông qua những thay đổi về tần số của các biến thể di truyền trong quần thể theo thời gian. â € ¢ Các sinh vật sống tự điều chỉnh môi trường bên trong của chúng, do đó duy trì các điều kiện cho phép chúng tồn tại.

1.1 Sinh học là gì? 3 Kết hợp lại với nhau, những đặc điểm này dẫn đến kết luận một cách hợp lý rằng mọi sự sống đều có một tổ tiên chung và các sinh vật đa dạng còn tồn tại ngày nay đều có nguồn gốc từ một dạng sống. Nếu sự sống có nhiều nguồn gốc, chúng ta sẽ không mong đợi thấy được những điểm tương đồng nổi bật giữa các chuỗi gen, mã di truyền gần như phổ biến hoặc tập hợp axit amin chung đặc trưng cho mọi sinh vật sống đã biết. Các sinh vật có nguồn gốc sự sống riêng biệt - chẳng hạn như trên một hành tinh khác - có thể giống với sự sống trên Trái đất ở một số khía cạnh. Ví dụ, những dạng sống như vậy có thể sở hữu thông tin di truyền có thể di truyền mà chúng có thể truyền lại cho con cái. Nhưng chúng ta sẽ không mong đợi các chi tiết về mã di truyền hoặc trình tự cơ bản của bộ gen của họ giống hoặc thậm chí giống với bộ gen của chúng ta. Danh sách này nhất thiết phải được đơn giản hóa và một số dạng sống có thể không luôn hiển thị tất cả các đặc điểm được liệt kê. Ví dụ, hạt giống của một loài thực vật sa mạc có thể tồn tại trong nhiều năm mà không lấy năng lượng từ môi trường, chuyển đổi các phân tử, điều hòa môi trường bên trong hoặc sinh sản; tuy nhiên hạt giống vẫn sống. Và có những loại virus không cấu tạo từ tế bào và không thể tự mình thực hiện các chức năng sinh lý (chúng ký sinh vào tế bào vật chủ để hoạt động thay chúng). Tuy nhiên, virus chứa thông tin di truyền, chúng biến đổi và tiến hóa. Vì vậy, mặc dù virus không phải là sinh vật tế bào độc lập nhưng sự tồn tại của chúng phụ thuộc vào tế bào. Ngoài ra, rất có thể virus đã tiến hóa từ các dạng sống tế bào. Vì vậy hầu hết các nhà sinh học coi virus là một phần của sự sống. Cuốn sách này sẽ khám phá chi tiết về những đặc điểm chung của sự sống, những đặc điểm này phát sinh như thế nào và chúng phối hợp với nhau như thế nào để giúp các sinh vật tồn tại và sinh sản. Không phải tất cả các sinh vật đều tồn tại và sinh sản với thành công như nhau, và chính nhờ sự tồn tại và sinh sản khác biệt mà các hệ thống sống phát triển và thích nghi với nhiều môi trường trên Trái đất. Các quá trình tiến hóa đã tạo ra sự đa dạng to lớn của sự sống trên Trái đất và tiến hóa là chủ đề trung tâm của sinh học. Sự sống nảy sinh từ phi sự sống thông qua quá trình tiến hóa hóa học Các nhà địa chất ước tính rằng Trái đất hình thành từ 4,6 đến 4,5 tỷ năm trước. Lúc đầu, hành tinh này không phải là một nơi hiếu khách lắm. Phải mất khoảng 600 triệu năm hoặc hơn nữa thì sự sống đầu tiên mới xuất hiện. Nếu chúng ta hình dung lịch sử 4,6 tỷ năm của Trái đất là một tháng có 30 ngày thì sự sống lần đầu tiên xuất hiện vào khoảng cuối tuần đầu tiên (Hình 1.2). Khi xem xét làm thế nào sự sống có thể phát sinh từ vật chất không sống, chúng ta phải tính đến các đặc tính của bầu khí quyển, đại dương và khí hậu của Trái đất non trẻ, tất cả đều rất khác so với ngày nay. Các nhà sinh học cho rằng các phân tử sinh học phức

tạp lần đầu tiên xuất hiện thông qua sự liên kết vật lý ngẫu nhiên của các chất hóa học trong môi trường đó.Các thí nghiệm mô phỏng các điều kiện trên Trái đất sơ khai đã xác nhận rằng việc tạo ra các phân tử phức tạp trong những điều kiện như vậy là có thể, thậm chí có thể xảy ra. Tuy nhiên, bước quan trọng cho quá trình tiến hóa của sự sống là sự xuất hiện của axit nucleic - các phân tử có thể tự sinh sản và đóng vai trò là khuôn mẫu cho Mỗi "ngày" tương đương khoảng 150 triệu năm. Sự sống xuất hiện vào khoảng ngày thứ 5, cách đây chưa đầy 4 tỷ năm một chút. l 6\ 7 1 81 9\ 10 1 1 Cổ nhất \ \ \ 1 1 hóa thạch 1 1 1 11 \ 12. \ 131 141 151 161 171 Nguồn gốc của 1 1 1 ảnh- 11 tổng hợp 111 181 191 20 Nguồn gốc của tế bào nhân chuẩn 21 1 22 1 23 1 24 Sinh vật đa bào 25 26 27 28 29 30 I | 27 Vùng đất đầu tiên 28 Tạo than 29 rừng thực vật Hóa thạch phong phú của Côn trùng Sinh vật thủy sinh phong phú Động vật trên cạn đầu tiên Động vật có vú đầu tiên Khủng long chiếm ưu thế Chim đầu tiên 30 Thực vật có hoa đầu tiên Sự trỗi dậy của động vật có vú 1 Vượn nhân hình đầu tiên 1.2 Dòng thời gian của sự sống Mô tả 4,6 tỷ năm của Trái đất& Lịch sử của nó trên quy mô một tháng 30 ngày mang lại cảm giác về sự bao la của thời gian tiến hóa. tổng hợp protein, phân tử lớn có hình dạng phức tạp nhưng ổn định. Sự biến đổi về hình dạng của các protein này cho phép chúng tham gia vào số lượng và loại phản ứng hóa học ngày càng tăng với các phân tử khác. Những chủ đề này được đề cập trong Phần Một của cuốn sách này. Cấu trúc tế bào tiến hóa từ tổ tiên chung của sự sống Một bước quan trọng khác trong lịch sử sự sống là sự bao bọc các protein phức tạp và các phân tử sinh học khác bằng màng chứa chúng trong một môi trường nhỏ gọn bên trong tách biệt với môi trường (bên ngoài) xung quanh. Các phân tử được gọi là axit béo đóng một vai trò quan trọng vì những phân tử này không hòa tan trong nước; đúng hơn là chúng tạo thành màngNhững chủ đề này được đề cập trong Phần Một của cuốn sách này. Cấu trúc tế bào tiến hóa từ tổ tiên chung của sự sống Một bước quan trọng khác trong lịch sử sự sống là sự bao bọc các protein phức tạp và các phân tử sinh học khác bằng màng chứa chúng trong một môi trường nhỏ gọn bên trong tách biệt với môi trường (bên ngoài) xung quanh. Các phân tử được gọi là axit béo đóng một vai trò quan trọng vì những phân tử này không hòa tan trong nước; đúng hơn là chúng tạo thành màngNhững chủ đề này được đề cập trong Phần Một của cuốn sách này. Cấu trúc tế bào tiến hóa từ tổ tiên chung của sự sống Một bước quan trọng khác trong lịch sử sự sống là sự bao bọc các protein phức tạp và các phân tử sinh học khác bằng màng chứa chúng trong một môi trường nhỏ gọn bên trong tách biệt với môi trường (bên ngoài) xung quanh. Các phân tử được gọi là axit béo đóng một vai trò quan trọng vì những phân tử này không hòa tan trong nước; đúng hơn là chúng tạo thành màng

4 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu sự sống (A) (B) Màng tế bào Ti thể (có màng bọc) Màng tế bào Màng nhân 1.3 Tế bào là những khối xây dựng cho sự sống Những bức ảnh chụp tế bào này được chụp bằng kính hiển vi điện tử truyền qua (xem Hình 5.3) và được tăng cường bằng thêm màu sắc để làm nổi bật các chi tiết. (A) Hai tế bào nhân sơ của vi khuẩn Enterococcus sống trong hệ tiêu hóa của con người. Prokaryote là sinh vật đơn bào có vật liệu di truyền và sinh hóa được bao bọc bên trong một màng duy nhất. (B) Tế bào bạch cầu của con người (tế bào lympho) đại diện cho một trong nhiều loại tế bào chuyên biệt tạo nên sinh vật nhân chuẩn đa bào. Nhiều màng trong màng ngoài bao bọc tế bào phân chia các quá trình sinh hóa khác nhau của tế bào nhân chuẩn. màng mà khi được khuấy trộn có thể tạo thành các cấu trúc hình cầu. Những cấu trúc màng này có thể có tập hợp các phân tử sinh học được bao bọc. Việc tạo ra một môi trường bên trong tập trung các chất phản ứng và sản phẩm của phản ứng hóa học đã mở ra khả năng những phản ứng đó có thể được tích hợp và kiểm soát trong một tế bào nhỏ (Hình 1.3). Các nhà khoa học cho rằng quá trình hình thành màng tự nhiên này đã tạo ra những tế bào đầu tiên có khả năng sinh sản - tức là sự tiến hóa của các sinh vật tế bào đầu tiên. Trong vài tỷ năm đầu tiên của đời sống tế bào, tất cả các sinh vật tồn tại đều là đơn bào và được bao bọc bởi một màng ngoài duy nhất. Những sinh vật như vậy, giống như vi khuẩn vẫn còn phổ biến trên Trái đất ngày nay, được gọi là sinh vật nhân sơ. Hai nhóm sinh vật nhân sơ chính xuất hiện sớm trong lịch sử sự sống: vi khuẩn và vi khuẩn cổ. Một số đại diện của mỗi nhóm này bắt đầu sống trong mối quan hệ chặt chẽ, phụ thuộc lẫn nhau và cuối cùng hợp nhất để tạo thành dòng chính thứ ba của sự sống, sinh vật nhân chuẩn. Ngoài màng ngoài, tế bào của sinh vật nhân chuẩn còn có màng trong bao bọc các bào quan chuyên biệt bên trong tế bào của chúng. Các bào quan của sinh vật nhân chuẩn bao gồm nhân chứa vật liệu di truyền và ty thể cung cấp năng lượng cho tế bào. Cấu trúc của tế bào nhân sơ và nhân chuẩn và màng của chúng là chủ đề của Phần thứ hai. Tại một thời điểm nào đó, các tế bào của một số sinh vật nhân chuẩn không thể tách rời sau khi phân chia

tế bào mà vẫn gắn kết với nhau. Sự tập hợp tế bào thuộc địa vĩnh viễn như vậy giúp một số tế bào liên quan có thể chuyên biệt hóa một số chức năng nhất định, chẳng hạn như sinh sản, trong khi các tế bào khác chuyên biệt hóa các chức năng khác, chẳng hạn như hấp thụ chất dinh dưỡng. Sự chuyên môn hóa tế bào này cho phép sinh vật nhân chuẩn đa bào tăng kích thước và trở nên hiệu quả hơn trong việc thu thập tài nguyên và thích nghi với các môi trường cụ thể. Quang hợp cho phép một số sinh vật thu năng lượng từ mặt trời Các tế bào sống cần năng lượng để hoạt động và tính sinh hóa của các quá trình chuyển đổi năng lượng cơ bản thúc đẩy sự sống được đề cập trong Phần thứ ba.Để thúc đẩy quá trình trao đổi chất tế bào (chuyển hóa năng lượng), các sinh vật nhân sơ sớm nhất lấy các phân tử nhỏ trực tiếp từ môi trường và phân hủy chúng thành các nguyên tử thành phần, từ đó giải phóng và sử dụng năng lượng có trong các liên kết hóa học. Nhiều sinh vật nhân sơ hiện đại vẫn hoạt động theo cách này và chúng hoạt động rất thành công. Nhưng khoảng 2,5 tỷ năm trước, sự xuất hiện của quá trình quang hợp đã làm thay đổi bản chất sự sống trên Trái đất. Các phản ứng hóa học của quá trình quang hợp biến đổi năng lượng của ánh sáng mặt trời thành dạng năng lượng sinh học cung cấp năng lượng cho quá trình tổng hợp các phân tử lớn. Những phân tử lớn này sau đó có thể được chia nhỏ để cung cấp năng lượng trao đổi chất. Quang hợp là nền tảng của phần lớn sự sống trên Trái đất ngày nay vì quá trình thu giữ năng lượng của nó cung cấp thức ăn cho các sinh vật khác. Các tế bào quang hợp ban đầu có lẽ tương tự như các sinh vật nhân sơ ngày nay được gọi là vi khuẩn lam (Hình 1.4). Theo thời gian, các sinh vật nhân sơ quang hợp trở nên dồi dào đến mức một lượng lớn khí oxy (02), sản phẩm phụ của quá trình quang hợp, bắt đầu tích tụ trong khí quyển. Trong những thời kỳ đầu của sự sống, không có 02 trong bầu khí quyển Trái đất. Trên thực tế, 02 là chất độc đối với nhiều sinh vật nhân sơ sống vào thời điểm đó. Tuy nhiên, khi 02 cấp độ tăng lên, những



1.1 Sinh học là gì? 5 (A) 1.4 Các sinh vật quang hợp đã thay đổi bầu khí quyển của EartIV (A) Các tập đoàn vi khuẩn lam quang hợp và các vi sinh vật khác tạo ra các cấu trúc gọi là stromatolite được bảo tồn trong hồ sơ hóa thạch cổ đại. Phần stromatolite hóa thạch này tiết lộ các lớp đại diện cho sự phát triển hàng thế kỷ. (B) Stromatolites sống vẫn có thể được tìm thấy trong môi trường thích hợp. những sinh vật chịu đựng được 02 có thể sinh sôi nảy nở. Sự phong phú của 02 đã mở ra những con đường tiến hóa mới rộng lớn vì quá trình trao đổi chất hiếu khí - một quá trình sinh hóa sử dụng 02 để lấy năng lượng từ các phân tử dinh dưỡng - hiệu quả hơn nhiều so với quá trình trao đổi chất kỵ khí (không sử dụng 02). Quá trình trao đổi chất hiếu khí cho phép sinh vật phát triển lớn hơn và được phần lớn sinh vật sử dụng ngày nay. Oxy trong khí quyển cũng giúp sự

sống có thể di chuyển lên đất liền. Trong phần lớn lịch sử của sự sống, bức xạ tia cực tím chiếu xuống bề mặt Trái đất mạnh đến mức nó tiêu diệt bất kỳ sinh vật nào không được nước che chắn tốt. Nhưng sự tích tụ 02 do quang hợp tạo ra trong khí quyển trong hơn 2 tỷ năm đã dần dần tạo ra một lớp ozon (03) dày ở thượng tầng khí quyển. Khoảng 500 triệu năm trước, tầng ozone đủ dày đặc và hấp thụ đủ bức xạ tia cực tím của mặt trời để giúp các sinh vật có thể rời khỏi sự bảo vệ của nước và sống trên đất liền. Thông tin sinh học được chứa trong ngôn ngữ di truyền chung cho tất cả các sinh vật. Thông tin xác định một sinh vật sẽ trông như thế nào và nó sẽ hoạt động như thế nào - "bản thiết kế" của nó; để tồn tại - được chứa trong bộ gen của sinh vật: tổng cộng tất cả các phân tử DNA có trong mỗi tế bào của nó. Các phân tử DNA (axit deoxyribonucleic) là chuỗi dài gồm bốn tiểu đơn vị khác nhau được gọi là nucleotide. Trình tự của bốn nucleotide này chứa thông tin di truyền. Gen là những đoạn DNA cụ thể mã hóa thông tin mà tế bào sử dụng để tạo ra các axit amin và biến chúng thành protein (Hình 1.5). Các phân tử protein chi phối các phản ứng hóa học trong tế bào và hình thành phần lớn cấu trúc của sinh vật. Một nucleotide r ^ Bốn nucleotide (C, G, T và A) là các khối xây dựng nên DNA. v _ _ _ J r > DNA được tạo thành từ hai chuỗi các chuỗi nucleotide liên kết với nhau. v _ ; Một gen bao gồm một trình tự nucleotide cụ thể. Gen DNA Protein W < Trình tự nucleotide trong gen chứa thông tin để tạo ra một loại protein cụ thể. 1.5 DNA là bản thiết kế của cuộc sống Các hướng dẫn cho sự sống được chứa trong các chuỗi nucleotide trong phân tử DNA. Trình tự nucleotide DNA cụ thể bao gồm các gen. Chiều dài trung bình của một gen người là 16.000 nucleotide. Thông tin trong mỗi gen cung cấp cho tế bào thông tin cần thiết để tạo ra các phân tử của một loại protein cụ thể.

6 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu về sự sống Tương tự như một cuốn sách, các nucleotide của DNA giống như các chữ cái trong bảng chữ cái và các phân tử protein là các câu. Sự kết hợp của các protein hình thành cấu trúc và kiểm soát các quá trình sinh hóa là các đoạn văn. Các cấu trúc và quá trình được tổ chức thành các hệ thống khác nhau với các nhiệm vụ cụ thể (chẳng hạn như tiêu hóa hoặc vận chuyển) là các chương của cuốn sách và cuốn sách hoàn chỉnh là cơ thể. Nếu bạn viết bộ gen của riêng mình bằng bốn chữ cái để biểu thị bốn nucleotide, thì bạn sẽ viết được hơn 3 tỷ chữ cái. Sử dụng loại kích thước bạn đang đọc hiện nay, bộ gen của bạn sẽ lấp đầy khoảng 1.000 cuốn sách có kích thước như cuốn sách này. Cơ chế tiến hóa là tác giả và biên tập viên của tất cả các cuốn sách trong thư viện cuộc sống. Tất cả các tế bào của một sinh vật đa bào về cơ bản đều chứa cùng một bộ gen, tuy nhiên các tế bào khác nhau có chức năng khác nhau và hình thành các cấu trúc khác nhau - các protein co bóp hình thành trong tế bào cơ, huyết sắc tố trong tế bào hồng cầu, enzyme tiêu hóa trong tế bào ruột, v.v. Do đó, các loại tế bào khác nhau trong cơ thể phải biểu hiện các phần khác nhau của bộ gen. Làm thế nào các tế bào kiểm soát sự biểu hiện gen theo cách cho phép một sinh vật phức tạp phát triển và hoạt động là trọng tâm chính của nghiên cứu sinh học hiện nay. Bộ gen của một sinh vật bao gồm hàng ngàn gen. Toàn bộ bộ gen này phải được sao chép khi các tế bào mới được tạo ra. Tuy nhiên, quá trình sao chép không hoàn hảo và một số lỗi, được gọi là đột biến, có thể xảy ra mỗi khi bộ gen được sao chép. Đột biến xảy ra một cách tự phát; chúng cũng có thể được gây ra bởi các yếu tố bên ngoài, bao gồm hóa chất và phóng xạ. Hầu hết các đột biến đều có hại hoặc không có tác dụng gì, nhưng đôi khi một đột biến cải thiện chức năng của sinh vật trong các điều kiện môi trường mà nó gặp phải. Việc phát hiện ra DNA vào nửa sau thế kỷ 20 và việc làm sáng tỏ các cơ chế đáng chú ý mà vật liệu này mã hóa và truyền tải thông tin sau đó đã làm thay đổi khoa học sinh học. Những khám phá quan trọng này được trình bày chi tiết trong Phần Bốn và Phần Năm. Quần thể của tất cả các sinh vật sống đều tiến hóa Quần thể là một nhóm các cá thể thuộc cùng một loại sinh vật - nghĩa là cùng một loài - tương tác với nhau. Sự tiến hóa tác động lên quần thể; đó là sự thay đổi trong cấu trúc di truyền của quần thể sinh học theo thời gian. Sự tiến hóa là nguyên tắc thống nhất chính của sinh học. Charles Darwin đã biên soạn bằng chứng thực tế về sự tiến hóa trong cuốn sách Nguồn gốc các loài xuất bản năm 1859 của ông. Darwin lập luận rằng sự sống sót và sinh sản khác biệt giữa các cá thể trong một quần thể, mà ông gọi là chọn lọc tự nhiên, có thể giải thích phần lớn sự tiến hóa của sự sống. Mặc dù Darwin đề xuất rằng tất cả các sinh vật đều có nguồn gốc từ một tổ tiên chung và do đó có quan hệ họ hàng với nhau, nhưng ông không có lợi thế trong việc hiểu các cơ chế di truyền và đột biến. Ngay cả như vậy,ông quan sát thấy con cái giống bố mẹ chúng; do đó, ông phỏng đoán, những cơ chế như vậy phải tồn tại. Phần Sáu sẽ mô tả lý thuyết về chọn lọc tự nhiên của Darwin vừa được hỗ trợ vừa được giải thích như thế nào bởi khối lượng lớn dữ liệu di truyền phân tử được làm sáng tỏ trong thế kỷ XX, cũng như cách các yếu tố này

trùng hợp và kết hợp với nhau trong lĩnh vực sinh học tiến hóa hiện đại. Nếu tất cả các sinh vật trên Trái đất ngày nay đều là hậu duệ của một loại sinh vật đơn bào sống cách đây gần 4 tỷ năm, thì tại sao chúng lại trở nên khác biệt như vậy? Như đã đề cập trước đó, các sinh vật sinh sản bằng cách sao chép bộ gen của chúng và các đột biến được đưa ra hầu như mỗi khi bộ gen được sao chép. Một số đột biến này làm phát sinh những thay đổi về cấu trúc và chức năng của sinh vật. Khi các cá thể giao phối với nhau, các biến thể di truyền bắt nguồn từ đột biến có thể thay đổi tần số trong quần thể và quần thể được cho là tiến hóa. Bất kỳ quần thể nào của một loài thực vật hoặc động vật đều thể hiện sự biến đổi và nếu bạn chọn các cặp sinh sản dựa trên một số đặc điểm cụ thể thì đặc điểm đó có nhiều khả năng xuất hiện ở con cái của chúng hơn là ở quần thể nói chung. Chính Darwin đã nhân giống chim bồ câu và nhận thức rõ ràng về cách những người nuôi chim bồ câu lựa chọn các cặp sinh sản để tạo ra những con non có kiểu lông, hình dạng mỏ hoặc kích thước cơ thể khác thường (xem Hình 21.5). Ông nhận ra rằng nếu con người có thể lựa chọn những đặc điểm cụ thể ở động vật được thuần hóa thì quá trình tương tự cũng có thể diễn ra trong tự nhiên; do đó có thuật ngữ "chọn lọc tự nhiên" trái ngược với lựa chọn nhân tạo (do con người áp đặt). Chọn lọc tự nhiên hoạt động như thế nào? Darwin cho rằng xác suất sống sót và sinh sản thành công khác nhau sẽ có tác dụng. Ông lý luận rằng khả năng sinh sản của thực vật và động vật, nếu không được kiểm soát, sẽ dẫn đến sự tăng trưởng vô hạn của quần thể, nhưng chúng ta không quan sát thấy sự tăng trưởng như vậy trong tự nhiên; ở hầu hết các loài, chỉ một tỷ lệ nhỏ con cái của một cá thể sẽ sống sót để sinh sản. Do đó, bất kỳ đặc điểm nào mang lại sự gia tăng nhỏ trong khả năng người sở hữu nó sống sót và sinh sản sẽ lan truyền trong quần thể. Bởi vì các sinh vật có những đặc điểm nhất định tồn tại và sinh sản tốt nhất trong các điều kiện cụ thể, nên chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thích nghi: các đặc điểm về cấu trúc, sinh lý hoặc hành vi giúp nâng cao cơ hội sống sót và sinh sản của sinh vật trong môi trường của nó (Hình 1.6) . Ngoài chọn lọc tự nhiên, các quá trình tiến hóa như chọn lọc giới tính (ví dụ, chọn lọc do lựa chọn bạn tình) và sự trôi dạt di truyền (sự biến động ngẫu nhiên của tần số gen trong quần thể do các sự kiện ngẫu nhiên) góp phần vào sự gia tăng đa dạng sinh học. Những quá trình này diễn ra trong lịch sử tiến hóa đã dẫn đến sự đa dạng đáng chú ý của sự sống trên Trái đất. Các nhà sinh học có thể theo dõi cây tiến hóa của sự sống Khi các quần thể trở nên tách biệt về mặt địa lý với nhau, chúng phát triển những khác biệt. Khi các quần thể phân kỳ với nhau,các cá thể trong mỗi quần thể trở nên ít có khả năng sinh sản với các cá thể của quần thể khác. Cuối cùng, những khác biệt giữa các quần thể này trở nên lớn đến mức hai quần thể được coi là những loài khác nhau. Do đó, các loài có lịch sử tiến hóa khá gần đây thường giống nhau hơn so với các loài

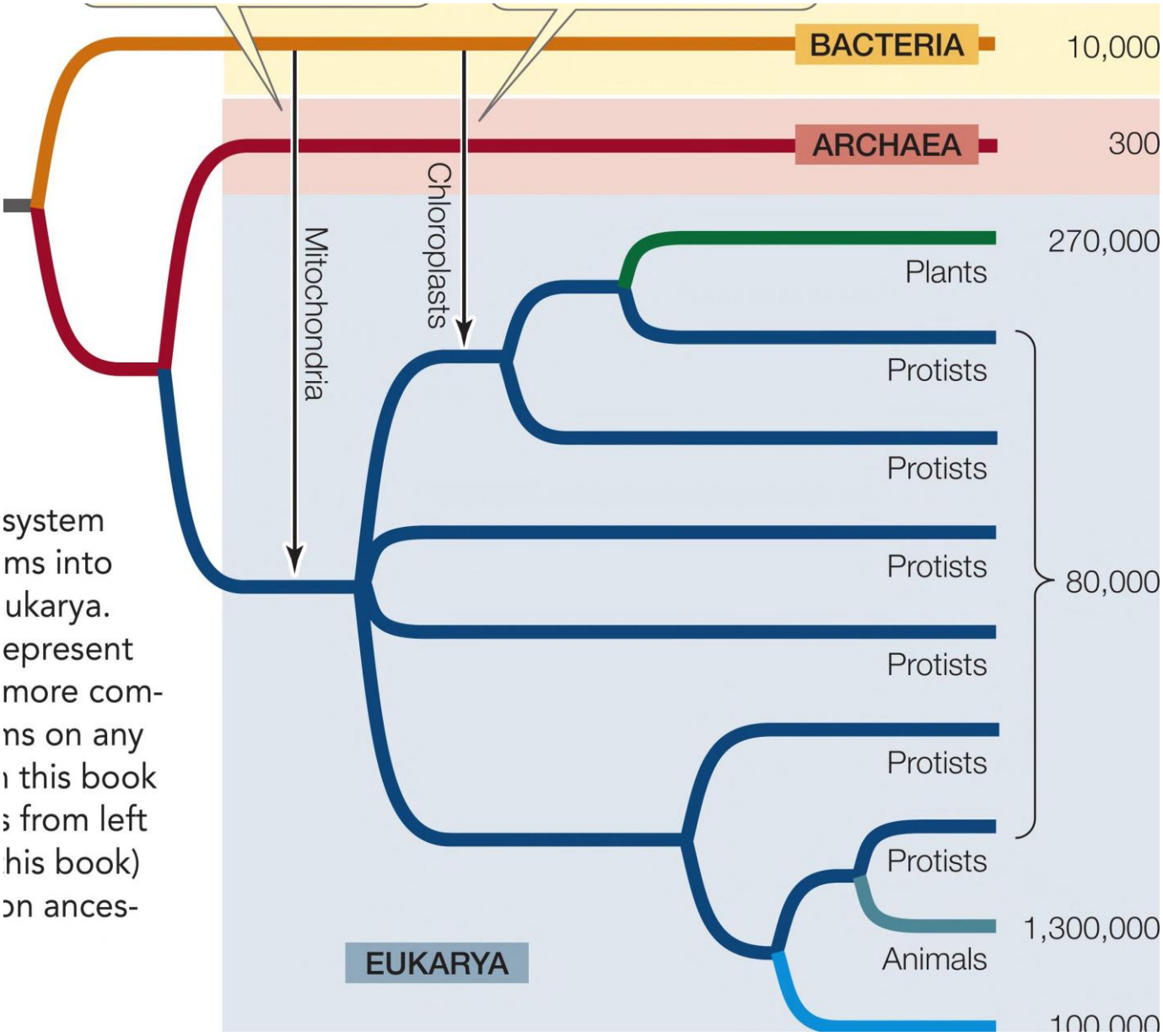
1.1 Sinh học là gì? 7 (A) Dyscophus guineti (B) Xenopus laevis (C) Agalychnis callidryas (D) Rhacophorus nigropalmatus 1.6 Thích nghi với môi trường Các chi của ếch thể hiện sự thích nghi với các môi trường khác nhau của mỗi loài. (A) Con ếch trên cạn này đi trên mặt đất bằng đôi chân ngắn và các ngón chân giống như cái chốt (ngón chân). (B) Bàn chân sau có màng được thấy rõ ở loài ếch sống dưới nước này. (C) Loài sống trên cây này có miếng đệm ngón chân để thích nghi với việc leo trèo. (D) Một loài sống trên cây khác có màng mở rộng giữa các ngón chân, làm tăng diện tích bề mặt và cho phép ếch lướt từ cây này sang cây khác. có chung tổ tiên trong quá khứ xa hơn. Bằng cách xác định, phân tích và định lượng những điểm tương đồng và khác biệt giữa các loài, các nhà sinh học có thể xây dựng các cây phát sinh loài mô tả lịch sử tiến hóa của các nhóm sinh vật khác nhau. Hàng chục triệu loài tồn tại trên Trái đất ngày nay; nhiều lần con số đó sống trong quá khứ nhưng hiện đã tuyệt chủng. Các nhà sinh vật học đặt cho mỗi loài này một tên khoa học riêng biệt được hình thành từ hai tên Latinh hóa - một tên nhị thức. Tên đầu tiên xác định loài' chi (gmera số nhiều) — một nhóm loài có chung tổ tiên gần đây. Thứ hai là tên của loài. Ví dụ, tên khoa học của loài người là Homo sapiens: Homo là giống của chúng ta, sapiens là loài của chúng ta. Homo là tiếng Latin có nghĩa là "con người" và sapiens là từ tiếng Latin có nghĩa là "khôn ngoan" hoặc "hợp lý." Họ hàng gần nhất của chúng ta trong chi Homo là người Neanderthal, Homo neanderthalensis. Người Neanderthal hiện đã tuyệt chủng và chỉ được biết đến từ di tích hóa thạch của họ. Phần lớn sinh học dựa trên sự so sánh giữa các loài và những so sánh này rất hữu ích vì chúng ta có thể đặt các loài vào bối cảnh tiến hóa tương đối với nhau. Khả năng của chúng tôi để làm điều này đã được nâng cao đáng kể trong những thập kỷ gần đây nhờ khả năng sắp xếp và so sánh bộ gen của các loài khác nhau. Trình tự bộ gen và các kỹ thuật phân tử khác đã cho phép các nhà sinh học nâng cao kiến thức tiến hóa dựa trên hồ sơ hóa thạch với vô số bằng chứng phân tử. Kết quả là sự tổng

hợp liên tục các cây phát sinh gen ghi lại và lập sơ đồ các mối quan hệ tiến hóa như một phần của cây sự sống bao quát, các phạm trù rộng nhất được thể hiện trong Hình 1.7 và sẽ được khảo sát chi tiết hơn trong Phần Bảy. (Cây được mở rộng trong Phụ lục A và bạn cũng có thể khám phá cây một cách tương tác.) Mặc dù vẫn còn nhiều chi tiết cần được làm rõ, nhưng những nét phác thảo chung về cây sự sống đã được xác định. Các mô hình phân nhánh của nó dựa trên một loạt bằng chứng phong phú từ hóa thạch, cấu trúc, quá trình trao đổi chất, hành vi và phân tử.





8 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu sự sống Vi khuẩn nội cộng sinh đã trở thành ty thể của sinh vật nhân chuẩn. \v Vi khuẩn nội cộng sinh, quang hợp trở thành lục lạp. Số loài đã biết (được mô tả) Sự sống 1.7 Cây sự sống Hệ thống phân loại được sử dụng trong cuốn sách này chia các sinh vật trên Trái đất thành ba lĩnh vực: Vi khuẩn, Archaea và Eukarya. Các nhánh màu xanh đậm bên trong Eukarya đại diện cho nhiều nhóm vi sinh vật nhân chuẩn khác nhau, thường được gọi là "sinh vật nguyên sinh." Các sinh vật trên bất kỳ nhánh nào đều có chung một tổ tiên. Trong cuốn sách này, chúng tôi áp dụng quy ước rằng thời gian trôi từ trái sang phải, vì vậy cái cây này (và những cây khác trong cuốn sách này) nằm nghiêng, với rễ của nó - tổ tiên chung - ở bên trái. Chuyển sang Hoạt động 1 .1 Các nhóm sinh vật chính LifelOe.com/acl.1 > 80.000 Nấm 1.300.000 100.000 Ước tính tổng số loài còn sống Hàng triệu 1.0001 triệu 400.000500.000 500.0001 triệu 10 triệu100 triệu 1-2 triệu phân tích bộ gen. Hai trong số ba lĩnh vực chính của sự sống - Archaea và Vi khuẩn - là các sinh vật nhân sơ đơn bào, như đã đề cập trước đó trong chương này. Tuy nhiên, các thành viên của hai nhóm này khác nhau về cơ bản trong quá trình trao đổi chất đến mức người ta tin rằng chúng đã tách thành các dòng tiến hóa riêng biệt từ rất sớm. Các loài thuộc miền thứ ba - Eukarya - có các tế bào nhân chuẩn có ty thể và lục lạp có nguồn gốc từ nội cộng sinh của vi khuẩn. Thực vật, nấm và động vật là những ví dụ về sinh vật nhân chuẩn đa bào quen thuộc tiến hóa độc lập, từ các nhóm khác nhau của sinh vật nhân chuẩn đơn bào được gọi một cách không chính thức là sinh vật nguyên sinh. Chúng ta biết rằng thực vật, nấm và động vật có nguồn gốc đa bào độc lập vì mỗi nhóm trong ba nhóm này gần gũi nhất (A) Nguyên tử với sinh vật Nguyên tử O Oxy Carbon Sinh vật hydro Tế bào Sinh vật thuộc địa Sinh vật đơn bào Mô Sinh vật đa bào (ếch báo, Rana pipiens) Phân tử nhỏ Nước 9 Methane Carbon dioxide Phân tử lớn, protein, axit nucleic 1.8 Sinh học được nghiên cứu ở nhiều cấp độ tổ chức (A) Các đặc tính của sự sống xuất hiện khi DNA và các phân tử khác được tổ chức trong tế bào, tạo thành các khối xây dựng cho sinh vật. (B) Các sinh vật tồn tại trong quần thể và tương tác với các quần thể khác để hình thành nên cộng đồng, tương tác với môi trường vật chất để tạo nên nhiều hệ sinh thái của sinh quyển. Đi tới Hoạt động 1.2 Thứ bậc của Cuộc sống Life10e.com/ac1 .2



system
ms into
ukarya.
epresent
more com-
ns on any
ı this book
ɜ from left
his book)
ɔn ances-

1.1 Sinh học là gì? 9 liên quan đến các nhóm sinh vật đơn bào khác nhau, như có thể thấy từ mô hình phân nhánh của Hình 1.7. Sự chuyên biệt hóa và biệt hóa tế bào làm nền tảng cho sự sống đa bào Nhìn lại Hình 1.2, bạn có thể thấy rằng trong hơn một nửa lịch sử Trái đất, mọi sự sống đều là đơn bào. Các loài đơn bào vẫn còn phổ biến và rất thành công trong hiện tại, mặc dù các sinh vật đa bào đa dạng, do kích thước lớn hơn nhiều của chúng, có vẻ như chúng ta đang thống trị hành tinh. Với sự tiến hóa của các tế bào chuyên biệt hóa cho các chức năng khác nhau trong cùng một sinh vật, những tế bào biệt hóa này mất đi nhiều chức năng được thực hiện bởi các sinh vật đơn bào và một hệ thống phân cấp sinh học xuất hiện (Hình 1.8A). Để hoàn thành các nhiệm vụ chuyên biệt, tập hợp các tế bào biệt hóa được tổ chức thành các mô. Ví dụ, một tế bào cơ đơn lẻ không thể tạo ra nhiều lực, nhưng khi nhiều tế bào kết hợp lại để tạo thành mô của cơ hoạt động thì có thể tạo ra lực và chuyển động đáng kể. Các loại mô khác nhau được tổ chức để hình thành các cơ quan thực hiện các chức năng cụ thể. Tim, não và dạ dày đều được cấu tạo từ nhiều loại mô, cũng như rễ, thân và lá của thực vật. Các cơ quan có chức năng liên quan với nhau có thể được nhóm lại thành các hệ cơ quan; ví dụ như thực quản, dạ dày và ruột đều là một phần của hệ thống tiêu hóa. Sinh lý học của hai nhóm sinh vật đa bào chính (thực vật và động vật trên cạn) lần lượt được thảo luận chi tiết trong Phần 8 và Phần 9. Các sinh vật sống tương tác với nhau Các sinh vật không sống cô lập và hệ thống phân cấp bên trong của từng sinh vật phù hợp với hệ thống phân cấp bên ngoài của thế giới sinh học (Hình 1.8B). Như đã đề cập trước đó trong phần này,

một nhóm cá thể cùng loài tương tác với nhau được gọi là một quần thể. Quần thể của tất cả các loài sống và tương tác trong một khu vực xác định (các khu vực được xác định theo những cách khác nhau và có thể nhỏ hoặc lớn) được gọi là một cộng đồng. Các cộng đồng cùng với môi trường phi sinh học (không sống) của chúng tạo thành một hệ sinh thái. Các cá thể trong quần thể tương tác với nhau theo nhiều cách khác nhau. Động vật ăn thực vật và các động vật khác (thường là thành viên của loài khác) và cạnh tranh với các loài khác về thức ăn và các nguồn tài nguyên khác. Một số động vật ngăn cản các cá thể khác cùng loài khai thác tài nguyên, có thể là thức ăn, nơi làm tổ hoặc bạn tình. Động vật cũng có thể hợp tác với các thành viên cùng loài của chúng, hình thành các đơn vị xã hội như một đàn mối hoặc một đàn chim. Những tương tác như vậy đã dẫn đến sự phát triển của các hành vi xã hội như giao tiếp và thể hiện sự tán tỉnh. Thực vật cũng tương tác với môi trường bên ngoài của chúng, bao gồm các thực vật khác, nấm, động vật và vi sinh vật. Tất cả các loài thực vật trên cạn đều phụ thuộc vào sự cộng tác với nấm, vi khuẩn và động vật. Một số mối quan hệ hợp tác này là cần thiết để có được chất dinh dưỡng,một số để tạo ra hạt giống màu mỡ, và một số khác để phát tán hạt. Thực vật cạnh tranh với nhau về ánh sáng và nước và có những tương tác tiến hóa liên tục với các động vật ăn chúng. Theo thời gian, nhiều khả năng thích nghi đã tiến hóa ở thực vật để bảo vệ chúng khỏi bị săn mồi (chẳng hạn như gai) hoặc giúp thu hút các động vật hỗ trợ sinh sản của chúng (chẳng hạn như mật hoa ngọt ngào hoặc hoa đầy màu sắc). Sự tương tác giữa các quần thể các loài thực vật và động vật trong một cộng đồng là những lực lượng tiến hóa chính tạo ra sự thích nghi chuyên biệt. Các cộng đồng tương tác trên một khu vực địa lý rộng lớn với các đặc điểm vật lý khác biệt hình thành nên hệ sinh thái; ví dụ Sinh quyển (B) Sinh vật đến hệ sinh thái Quần thể Cộng đồng Hệ sinh thái



10 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu về sự sống (B) Spermophilus parryii Go to Media Clip 1.1 Leaping Lemurs Lifel 0e.com/mc1 .1 (A) Propithecus verreauxi 1.9 Năng lượng có thể được sử dụng ngay lập tức hoặc dự trữ (A) Tế bào động vật phân hủy các phân tử thức ăn và sử dụng năng lượng chứa trong các liên kết hóa học của các phân tử đó để thực hiện công cơ học, chẳng hạn như chạy và nhảy. Hình ảnh tổng hợp này của một con sifaka (một loài vượn cáo ở Madagascar) cho thấy cùng một cá thể ở năm giai đoạn của một lần nhảy. (B) Các tế bào của loài sóc đất Bắc Cực này đã phân hủy carbohydrate phức tạp trong thực vật mà nó tiêu thụ và chuyển đổi những phân tử đó thành chất béo. Chất béo được lưu trữ trong cơ thể động vật để cung cấp năng lượng cho những tháng lạnh giá. bao gồm lãnh nguyên Bắc Cực, rạn san hô và rừng mưa nhiệt đới. Cách thức các loài tương tác với nhau và với môi trường của chúng trong quần thể, cộng đồng và hệ sinh thái là chủ đề của sinh thái học, được đề cập trong Phần Mười của cuốn sách này. Chất dinh dưỡng cung cấp năng lượng và là cơ sở của quá trình sinh tổng hợp Sinh vật sống lấy chất dinh dưỡng từ môi trường. Chất dinh dưỡng cung cấp cho cơ thể năng lượng và nguyên liệu để thực hiện các phản ứng sinh hóa. Sự sống phụ thuộc vào hàng ngàn phản ứng sinh hóa xảy ra bên trong tế bào. Một số phản ứng này phá vỡ các phân tử dinh dưỡng thành các đơn vị hóa học nhỏ hơn và trong quá trình này, một phần năng lượng có trong liên kết hóa học của các chất dinh

dưỡng được thu giữ bởi các phân tử năng lượng cao có thể được sử dụng để thực hiện các loại công việc khác nhau của tế bào. Một loại công việc hiển nhiên mà tế bào thực hiện là cơ học - di chuyển các phân tử từ vị trí tế bào này sang vị trí tế bào khác, di chuyển toàn bộ tế bào hoặc mô, hoặc thậm chí di chuyển chính cơ thể đó, như cơ bắp vẫn làm (Hình 1.9A). Công việc cơ bản nhất của tế bào là xây dựng hoặc tổng hợp các phân tử và cấu trúc phức tạp mới từ các đơn vị hóa học nhỏ hơn. Ví dụ, tất cả chúng ta đều quen thuộc với thực tế là carbohydrate ăn vào hôm nay có thể tích tụ trong cơ thể dưới dạng chất béo vào ngày mai (Hình 1.9B). Còn một loại công việc khác là công việc điện, là bản chất của quá trình xử lý thông tin trong hệ thần kinh. Vô số phản ứng sinh hóa diễn ra trong tế bào được liên kết chặt chẽ với nhau ở chỗ sản phẩm của phản ứng này là nguyên liệu thô của phản ứng tiếp theo. Những mạng lưới phản ứng phức tạp này phải được tích hợp và kiểm soát chính xác; khi không, kết quả là trục trặc và bệnh tật. Các sinh vật sống phải điều hòa môi trường bên trong của chúng. Các tế bào, mô và hệ cơ quan chuyên biệt của sinh vật đa bào tồn tại và phụ thuộc vào môi trường bên trong được tạo thành từ chất lỏng ngoại bào. Bởi vì môi trường này phục vụ nhu cầu của tế bào nên thành phần vật lý và hóa học của nó phải được duy trì trong phạm vi hẹp các điều kiện sinh lý hỗ trợ sự sống và chức năng. Việc duy trì phạm vi điều kiện hẹp này được gọi là cân bằng nội môi.Môi trường bên trong (nhưng ngoại bào) tương đối ổn định có nghĩa là tế bào có thể hoạt động hiệu quả ngay cả khi các điều kiện bên ngoài cơ thể sinh vật trở nên không thuận lợi cho quá trình tế bào. Hệ thống điều hòa của sinh vật thu thập thông tin từ các tế bào cảm giác cung cấp thông tin về các điều kiện bên trong và bên ngoài mà sinh vật phải chịu tại một thời điểm nhất định. Các tế bào của hệ thống điều hòa xử lý và tích hợp thông tin này, đồng thời gửi tín hiệu đến các thành phần của hệ thống sinh lý. Các thành phần này có thể thay đổi để đáp ứng với các tín hiệu này để môi trường bên trong của sinh vật được duy trì ổn định ở mức hợp lý. Tuy nhiên, khái niệm cân bằng nội môi còn vượt ra ngoài môi trường bên trong của các sinh vật đa bào. Ở cả sinh vật đơn bào và đa bào, các tế bào riêng lẻ phải điều chỉnh các thông số sinh lý (chẳng hạn như độ axit và độ mặn), duy trì chúng trong phạm vi cho phép các tế bào đó tồn tại và hoạt động. Các tế bào riêng lẻ điều chỉnh các đặc tính này thông qua hoạt động của màng sinh chất bao quanh chúng và là giao diện của tế bào với môi trường của nó (bên trong hoặc bên ngoài). Do đó, khả năng tự điều chỉnh để duy trì môi trường bên trong ít nhiều ổn định là thuộc tính chung của mọi sinh vật sống.

(A) *Propithecus verreauxi*

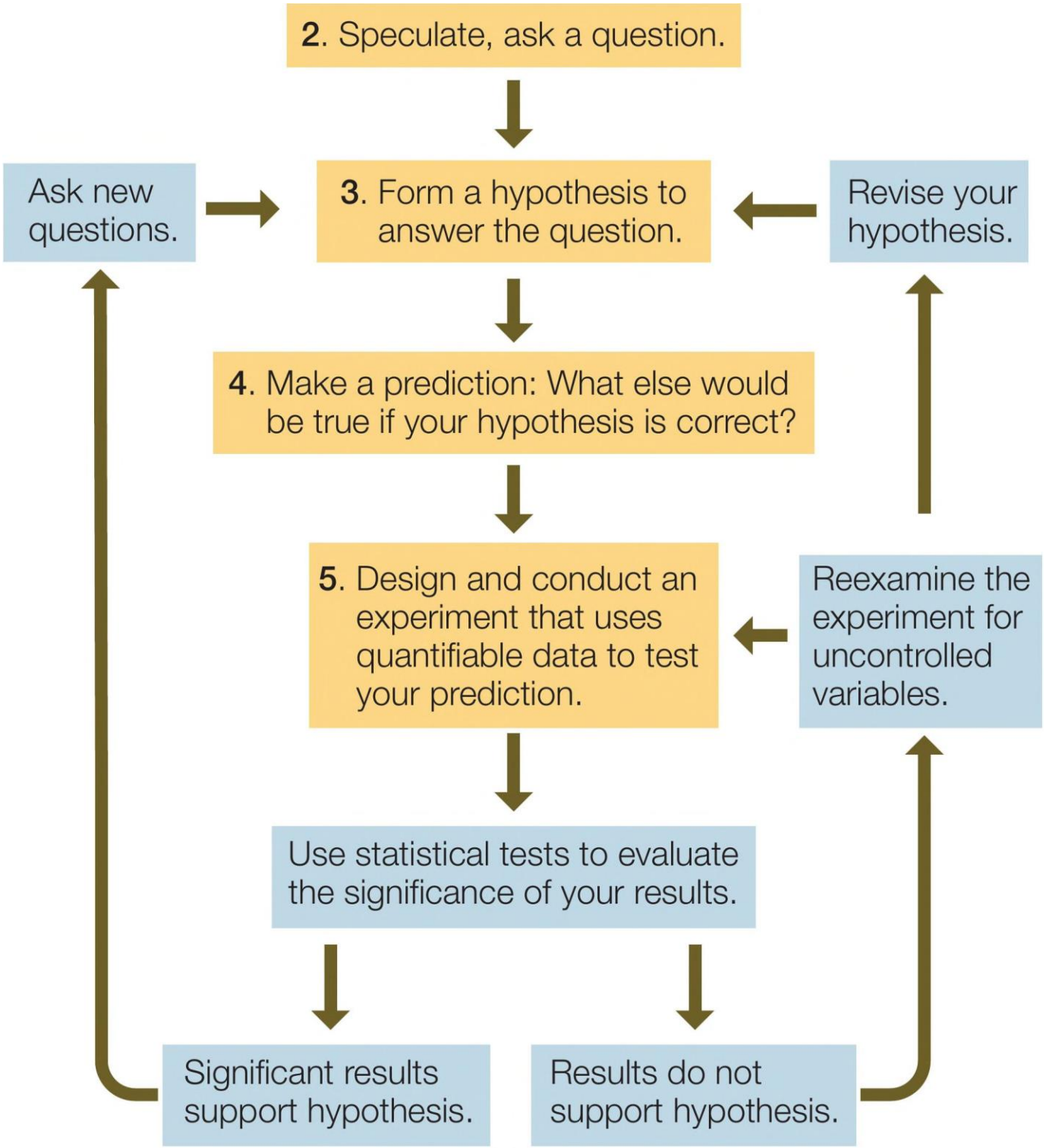




Go to Media Clip 1.1

1.2 Các nhà sinh vật học nghiên cứu sự sống như thế nào? 11 TÓM TẮT Tất cả các sinh vật đều có liên quan đến nhau bởi một nguồn gốc chung từ một dạng tổ tiên duy nhất. Chúng chứa thông tin di truyền mã hóa hình dáng và chức năng của chúng. Chúng cũng sinh sản, lấy năng lượng từ môi trường và sử dụng năng lượng để thực hiện công việc sinh học, tổng hợp các phân tử phức tạp để xây dựng cấu trúc sinh học, điều hòa môi

trường bên trong và tương tác với nhau. â € ¢ Tại sao sự tiến hóa của quá trình quang hợp lại ảnh hưởng sâu sắc đến quá trình sống trên Trái đất? Xem trang 4-5 – Mô tả mối quan hệ giữa tiến hóa do chọn lọc tự nhiên và mã di truyền. Xem trang. 6 â€¢ Các nhà sinh vật học đã sử dụng thông tin gì để xây dựng cây sự sống? Xem trang 6-8 và Hình 1.7 â€¢ "cân bằng nội môi" nghĩa là gì? và tại sao nó lại quan trọng đối với các sinh vật sống? Xem trang. 10 Phần trước đã phác thảo ngắn gọn những đặc điểm chính của cuộc sống – những đặc điểm sẽ được đề cập sâu hơn trong các chương tiếp theo của cuốn sách này. Tuy nhiên, trước khi đi vào chi tiết những gì chúng ta biết về sự sống, điều quan trọng là phải hiểu cách các nhà khoa học thu thập thông tin và cách họ sử dụng thông tin đó để mở rộng hiểu biết của chúng ta về các sinh vật sống đa dạng trên Trái đất và đưa hiểu biết này vào sử dụng thực tế. Các nhà sinh vật học nghiên cứu sự sống như thế nào? Nghiên cứu khoa học dựa trên quan sát, dữ liệu, thử nghiệm và logic. Các nhà khoa học sử dụng nhiều công cụ và phương pháp khác nhau để quan sát, thu thập dữ liệu, thiết kế thí nghiệm và áp dụng logic, nhưng họ luôn được hướng dẫn bởi các nguyên tắc đã được thiết lập cho phép chúng ta khám phá những khía cạnh mới về cấu trúc, chức năng, sự tiến hóa và sự tương tác của các sinh vật. Quan sát và định lượng là những kỹ năng quan trọng Các nhà sinh học luôn quan sát thế giới xung quanh, nhưng ngày nay khả năng quan sát của chúng ta được nâng cao đáng kể nhờ các công nghệ như kính hiển vi điện tử, giải trình tự bộ gen nhanh, chụp cộng hưởng từ và vệ tinh định vị toàn cầu. Những công nghệ này cho phép chúng ta quan sát mọi thứ, từ sự phân bố của các phân tử trong cơ thể đến sự di chuyển của động vật trên khắp các lục địa và đại dương. Quan sát là một công cụ cơ bản của sinh học, nhưng với tư cách là nhà khoa học, chúng ta cũng phải có khả năng định lượng thông tin hoặc dữ liệu mà chúng ta thu thập khi quan sát. Cho dù chúng tôi đang thử nghiệm một loại thuốc mới hay lập bản đồ di cư của cá voi lớn, việc áp dụng các phép tính toán học và thống kê vào dữ liệu chúng tôi thu thập là điều cần thiết. Ví dụ, các nhà sinh học từng phân loại các sinh vật hoàn toàn dựa trên những mô tả định tính về sự khác biệt về thể chất giữa chúng. Không có cách nào xác định một cách khách quan mối quan hệ tiến hóa của các sinh vật và các nhà sinh học phải dựa vào hồ sơ hóa thạch để hiểu rõ hơn. Ngày nay, khả năng của chúng ta trong việc định lượng sự khác biệt về phân tử và vật lý giữa các loài, kết hợp với các mô hình toán học rõ ràng về quá trình tiến hóa, cho phép phân tích định lượng về lịch sử tiến hóa. Những phép tính toán học này lần lượttạo điều kiện thuận lợi cho các nghiên cứu so sánh về tất cả các khía cạnh khác của sinh học của sinh vật. Phương pháp khoa học kết hợp quan sát, thực nghiệm và logic Sách giáo khoa thường mô tả “phương pháp khoa học”; như thể có một biểu đồ đơn giản, duy nhất mà tất cả các nhà khoa học tuân theo. Đây là một sự đơn giản hóa quá mức. Mặc dù các biểu đồ như biểu đồ trong Hình 1.10 kết hợp phần lớn những gì các nhà khoa học làm, bạn không nên kết luận rằng các nhà khoa học nhất thiết phải tiến hành qua các bước của quy trình theo một trật tự tuyến tính quy định. Các quan sát dẫn đến các câu hỏi, và các nhà khoa học thực hiện các quan sát bổ sung và thường làm thí nghiệm để trả lời những câu hỏi đó. Hãy quan sát. Tôi thử nghiệm lặp lại và kết quả được xác nhận bởi các nhà nghiên cứu khác. 1.10 Phương pháp khoa học Quá trình quan sát, suy đoán, đưa ra giả thuyết, dự đoán và thử nghiệm là nền tảng của khoa học hiện đại, mặc dù các nhà khoa học có thể bắt đầu nghiên cứu của họ ở nhiều điểm khác nhau. Các câu trả lời thu thập được thông qua thử nghiệm sẽ dẫn đến những câu hỏi mới, nhiều giả thuyết hơn, những thử nghiệm sâu hơn và mở rộng kiến thức.



12 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu các câu hỏi về cuộc sống. Phương pháp dự đoán giả thuyết này theo truyền thống có năm bước: (1) thực hiện các quan sát; (2) đặt câu hỏi; (3) hình thành các giả thuyết, là những câu trả lời mang tính thăm dò cho các câu hỏi; (4) đưa ra dự đoán dựa trên các giả thuyết; và (5) kiểm tra các dự đoán bằng cách thực hiện các quan sát bổ sung hoặc tiến hành thí nghiệm. Sau khi đặt câu hỏi, nhà khoa học thường sử dụng logic quy nạp để đề xuất một câu trả lời thăm dò. Logic quy nạp bao gồm việc lấy những quan sát hoặc sự kiện và tạo ra một mệnh đề mới tương thích với những quan sát hoặc sự kiện đó. Một mệnh đề mang tính thăm dò như vậy là một giả thuyết (giả thuyết số nhiều). Khi hình thành một giả thuyết, các nhà khoa học tập hợp các sự kiện và dữ liệu theo ý mình để hình thành một hoặc nhiều câu trả lời khả thi cho câu

hỏi. Ví dụ, ở phần mở đầu của chương này bạn đã biết rằng các nhà khoa học đã quan sát thấy sự suy giảm nhanh chóng của quần thể lưỡng cư trên toàn thế giới và đang đặt câu hỏi tại sao. Một số nhà khoa học đã đưa ra giả thuyết rằng nguyên nhân là do bệnh nấm; các nhà khoa học khác đã đưa ra giả thuyết rằng việc tăng cường tiếp xúc với bức xạ cực tím là một nguyên nhân. Tyrone Hayes đưa ra giả thuyết rằng việc tiếp xúc với hóa chất nông nghiệp, đặc biệt là thuốc diệt cỏ atrazine được sử dụng rộng rãi, có thể là nguyên nhân. Bước tiếp theo trong phương pháp khoa học là áp dụng một dạng logic khác - logic suy diễn - bắt đầu bằng một tuyên bố được cho là đúng (giả thuyết) và sau đó tiếp tục dự đoán những sự kiện nào cũng phải đúng. để phù hợp với tuyên bố đó. Hayes biết rằng atrazine thường được sử dụng vào mùa xuân, khi động vật lưỡng cư sinh sản và atrazine là chất gây ô nhiễm phổ biến ở vùng nước mà động vật lưỡng cư sinh sống khi chúng phát triển thành con trưởng thành. Vì vậy, ông dự đoán rằng nòng nọc ếch tiếp xúc với atrazine sẽ có tác dụng phụ của chất hóa học này khi chúng trưởng thành. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 .1 Sử dụng Phương pháp khoa học BbHSi Lifel Oe.com/atl .1 Các thí nghiệm tốt có khả năng làm sai lệch các giả thuyết Khi dự đoán được đưa ra từ một giả thuyết, các thí nghiệm có thể được thiết kế để kiểm tra những dự đoán đó. Những thí nghiệm mang lại nhiều thông tin nhất là những thí nghiệm có khả năng chứng minh rằng dự đoán đó là sai. Nếu dự đoán sai, giả thuyết đó phải được đặt câu hỏi, sửa đổi hoặc bác bỏ. Có hai loại thử nghiệm chung, cả hai đều so sánh dữ liệu từ các nhóm hoặc mẫu khác nhau. Một thử nghiệm được kiểm soát thao túng một hoặc nhiều yếu tố đang được thử nghiệm; các thí nghiệm so sánh so sánh dữ liệu không được xử lý được thu thập từ các nguồn khác nhau. Như đã mô tả ở phần mở đầu chương này, Tyrone Hayes và các đồng nghiệp của ông đã tiến hành cả hai loại thí nghiệm để kiểm tra dự đoán rằng thuốc diệt cỏ atrazine, một chất gây ô nhiễm trong ao và suối nước ngọt trên khắp thế giới, ảnh hưởng đến sự phát triển của ếch. ĐIỀU TRA 1.11 Thí nghiệm được kiểm soát Thao tác với một biến số Phòng thí nghiệm Hayes đã tạo ra các môi trường được kiểm soát chỉ khác nhau về nồng độ atrazine trong nước. Trứng của ếch báo (Rana pipiens) được nuôi đặc biệt để sử dụng trong phòng thí nghiệm được phép nở và nòng nọc được tách vào bể thí nghiệm chứa nước với nồng độ atrazine khác nhau.3 GIẢ THUYẾT Việc tiếp xúc với atrazine trong quá trình phát triển của ấu trùng gây ra những bất thường trong mô sinh sản của ếch đực . Phương pháp 1. Thiết lập 9 bể trong đó tất cả các thuộc tính được giữ không đổi ngoại trừ nồng độ atrazine trong nước. Thiết lập 3 điều kiện atrazine (3 bể lặp lại cho mỗi điều kiện): 0 ppb (điều kiện kiểm soát), 0,1 ppb và 25 ppb. 2. Đặt nòng nọc Rana pipiens từ trứng nuôi trong phòng thí nghiệm vào 9 bể (30 con nòng nọc mỗi lần lặp lại). 3. Khi nòng nọc đã chuyển sang giai đoạn trưởng thành, giết con vật và đánh giá mô sinh sản của chúng. 4. Kiểm tra mối tương quan giữa mức độ tiếp xúc với atrazine với sự hiện diện của những bất thường ở tuyến sinh dục (tinh hoàn) của ếch đực. Kết quả I Tinh hoàn bị teo I Phát triển tế bào trứng ở tinh hoàn Tế bào trứng (trứng) ở tinh hoàn có kích thước bình thường (đảo ngược giới tính) CO si | JD 8) £ . 40 20 : O â– c ' .Q 03 Trong điều kiện đối chứng chỉ có một nam giới có biểu hiện bất thường. Atrazine (ppb) KẾT LUẬN Việc tiếp xúc với atrazine ở nồng độ thấp tới 0,1 ppb gây ra những bất thường ở tuyến sinh dục của ếch đực. Hiệu quả không tỷ lệ thuận với mức độ tiếp xúc. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHayes, T. và cộng sự. 2003. Quan điểm sức khỏe môi trường III: 568-575. Trong một thử nghiệm được kiểm soát, chúng tôi bắt đầu với các nhóm hoặc mẫu giống nhau nhất có thể. Chúng tôi dự đoán dựa trên giả thuyết của mình rằng một số yếu tố hoặc biến số quan trọng có ảnh hưởng đến hiện tượng chúng tôi đang nghiên cứu. Chúng tôi nghĩ ra một số phương pháp để chỉ thao tác biến đó trong một "thử nghiệm" nhóm và so sánh dữ liệu kết quả với dữ liệu từ "điều khiển" nhóm. Nếu sự khác biệt được dự đoán xảy ra thì chúng tôi sẽ áp dụng các thử nghiệm thống kê để xác định xác suất rằng việc thao túng đã tạo ra sự khác biệt (trái ngược với sự khác biệt là kết quả của sự ngẫu nhiên).hiến tế động vật và đánh giá các mô sinh sản của chúng. 4. Kiểm tra mối tương quan giữa mức độ tiếp xúc với atrazine với sự hiện diện của những bất thường ở tuyến sinh dục (tinh hoàn) của ếch đực. Kết quả I Tinh hoàn bị teo I Phát triển tế bào trứng ở tinh hoàn Tế bào trứng (trứng) ở tinh hoàn có kích thước bình thường (đảo ngược giới tính) CO si | JD 8) £ . 40 20 : O â– c ' .Q 03 Trong điều kiện đối chứng chỉ có một nam giới có biểu hiện bất thường. Atrazine (ppb) KẾT LUẬN Việc tiếp xúc với atrazine ở nồng độ thấp tới 0,1 ppb gây ra những bất thường ở tuyến sinh dục của ếch đực. Hiệu quả không tỷ lệ thuận với mức độ tiếp xúc. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHayes, T. và cộng sự. 2003. Quan điểm sức khỏe môi trường III: 568-575. Trong một thử nghiệm được kiểm soát, chúng tôi bắt đầu với các nhóm

hoặc mẫu giống nhau nhất có thể. Chúng tôi dự đoán dựa trên giả thuyết của mình rằng một số yếu tố hoặc biến số quan trọng có ảnh hưởng đến hiện tượng chúng tôi đang nghiên cứu. Chúng tôi nghĩ ra một số phương pháp để chỉ thao tác biến đó trong một "thử nghiệm" nhóm và so sánh dữ liệu kết quả với dữ liệu từ "điều khiển" nhóm. Nếu sự khác biệt được dự đoán xảy ra thì chúng tôi sẽ áp dụng các thử nghiệm thống kê để xác định xác suất rằng việc thao túng đã tạo ra sự khác biệt (trái ngược với sự khác biệt là kết quả của sự ngẫu nhiên).hiến tế động vật và đánh giá các mô sinh sản của chúng. 4. Kiểm tra mối tương quan giữa mức độ tiếp xúc với atrazine với sự hiện diện của những bất thường ở tuyến sinh dục (tinh hoàn) của ếch đực. Kết quả I Tinh hoàn bị teo I Phát triển tế bào trứng ở tinh hoàn Tế bào trứng (trứng) ở tinh hoàn có kích thước bình thường (đảo ngược giới tính) CO si | JD 8) £ . 40 20 : O â– c ' .Q 03 Trong điều kiện đối chứng chỉ có một nam giới có biểu hiện bất thường. Atrazine (ppb) KẾT LUẬN Việc tiếp xúc với atrazine ở nồng độ thấp tới 0,1 ppb gây ra những bất thường ở tuyến sinh dục của ếch đực. Hiệu quả không tỷ lệ thuận với mức độ tiếp xúc. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHayes, T. và cộng sự. 2003. Quan điểm sức khỏe môi trường III: 568-575. Trong một thử nghiệm được kiểm soát, chúng tôi bắt đầu với các nhóm hoặc mẫu giống nhau nhất có thể. Chúng tôi dự đoán dựa trên giả thuyết của mình rằng một số yếu tố hoặc biến số quan trọng có ảnh hưởng đến hiện tượng chúng tôi đang nghiên cứu. Chúng tôi nghĩ ra một số phương pháp để chỉ thao tác biến đó trong một "thử nghiệm" nhóm và so sánh dữ liệu kết quả với dữ liệu từ "điều khiển" nhóm. Nếu sự khác biệt được dự đoán xảy ra thì chúng tôi sẽ áp dụng các thử nghiệm thống kê để xác định xác suất rằng việc thao túng đã tạo ra sự khác biệt (trái ngược với sự khác biệt là kết quả của sự ngẫu nhiên).

1.2 Các nhà sinh vật học nghiên cứu sự sống như thế nào? 13 NVESTIGATINGLIFE 1.12 Các thí nghiệm so sánh Tìm kiếm sự khác biệt giữa các nhóm Để xem liệu sự hiện diện của atrazine có tương quan với các bất thường về tinh hoàn ở ếch đực hay không, phòng thí nghiệm Hayes đã thu thập ếch và mẫu nước từ các địa điểm khác nhau trên khắp Hoa Kỳ. Phân tích sau đó là "mù"; có nghĩa là ếch và mẫu nước đã được mã hóa để những người thí nghiệm làm việc với từng mẫu không biết mẫu vật đến từ địa điểm nào.3 GIẢ THUYẾT Sự hiện diện của thuốc diệt cỏ atrazine trong môi trường nước có tương quan với những bất thường về tuyến sinh dục ở quần thể ếch. Phương pháp 1. Dựa trên doanh số bán atrazine thương mại, chọn 4 địa điểm (địa điểm 1-4) ít có khả năng bị ô nhiễm hơn và 4 địa điểm (địa điểm 5-8) có nhiều khả năng bị ô nhiễm atrazine hơn. 2. Đến thăm tất cả các địa điểm vào mùa xuân (tức là khi ếch đã chuyển từ nòng nọc thành trưởng thành); thu thập ếch và mẫu nước. 3. Trong phòng thí nghiệm, hiến tế ếch và kiểm tra các mô sinh sản của chúng, ghi lại những bất thường. 4. Phân tích nồng độ atrazine trong các mẫu nước (mẫu ở vị trí 7 chưa được kiểm tra). 5. Định lượng và tương quan giữa tỷ lệ bất thường về sinh sản với nồng độ atrazine trong môi trường. Kết quả 100 03 -o <2 Co CD CD Â£ i 1| CD P 80 60 _Q _Q) 03 03 40 20 â– Tinh hoàn bị teo â– Phát sinh trứng tinh hoàn â€¢ Mức Atrazine Không được kiểm tra 0lâ€” â€¢1 4 5 Vị trí 7,0 6,8 6,6 10 1 0,8 jg 0,6 T3 cr 0,4 0,2 0 In Tại bảy vị trí có atrazine, người ta đã quan sát thấy những bất thường, bao gồm tế bào trứng tinh hoàn và tinh hoàn bị teo. KẾT LUẬN Những bất thường về sinh sản tồn tại ở ếch sống trong môi trường có nồng độ atrazine trong nước từ 0,2 ppb trở lên. Tỷ lệ bất thường dường như không tỷ lệ thuận với nồng độ atrazine tại thời điểm chuyển sang tuổi trưởng thành. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHayes, T. và cộng sự. 2003. Thiên nhiên 419: 895-896. cơ hội). Hình 1.11 mô tả một trong nhiều thí nghiệm có kiểm soát do phòng thí nghiệm Hayes thực hiện để định lượng tác động của atrazine đối với ếch đực. Cơ sở của các thí nghiệm được kiểm soát là một biến được điều chỉnh trong khi tất cả các biến khác được giữ không đổi. Biến được điều khiển được gọi là biến độc lập và phản hồi được đo là biến phụ thuộc. Một thí nghiệm được kiểm soát tốt không dễ thiết kế vì các biến số sinh học có mối liên hệ mật thiết với nhau đến mức khó có thể thay đổi chỉ một biến số. Một thử nghiệm so sánh bắt đầu với dự đoán rằng sẽ có sự khác biệt giữa các mẫu hoặc nhóm dựa trên giả thuyết. Tuy nhiên, trong các thí nghiệm so sánh, chúng ta không thể kiểm soát được các biến số; thường thì chúng ta thậm chí không thể xác định được tất cả các biến số hiện có. Chúng tôi chỉ đơn giản là thu thập và so sánh dữ liệu từ các nhóm mẫu khác nhau. Khi các thí nghiệm có kiểm soát của ông chỉ ra rằng atrazine thực sự ảnh hưởng đến sự phát triển sinh sản ở ếch,Hayes và các đồng nghiệp của ông đã thực hiện một thí nghiệm so sánh. Họ đã thu thập ếch và mẫu nước từ tám địa điểm tách biệt rộng rãi trên khắp Hoa Kỳ và so sánh tỷ lệ ếch bất thường từ các

môi trường có hàm lượng atrazine rất khác nhau (Hình 1.1 2). Tất nhiên, các địa điểm lấy mẫu còn khác nhau về nhiều mặt ngoài mức độ hiện diện của atrazine. Kết quả thí nghiệm thường tiết lộ rằng tình huống phức tạp hơn giả thuyết dự đoán, do đó đặt ra những câu hỏi mới. Ví dụ, trong các thí nghiệm của Hayes, không có mối quan hệ trực tiếp rõ ràng giữa lượng atrazine hiện diện và tỷ lệ ếch bất thường: có ít ếch bất thường hơn ở nồng độ atrazine cao nhất so với ở nồng độ thấp hơn. Không có "câu trả lời cuối cùng" trong khoa học. Các cuộc điều tra luôn cho thấy sự phức tạp hơn chúng ta mong đợi, vì vậy các nhà khoa học phải thiết kế các phương pháp tiếp cận có hệ thống để xác định, đánh giá và hiểu sự phức tạp đó. Phương pháp thống kê là công cụ khoa học thiết yếu Cho dù chúng ta thực hiện các thí nghiệm so sánh hay kiểm soát, cuối cùng chúng ta phải quyết định xem có sự khác biệt giữa các mẫu, cá nhân, nhóm hoặc quần thể trong nghiên cứu hay không. Làm thế nào để chúng ta quyết định liệu một sự khác biệt đo được có đủ để hỗ trợ hay bác bỏ một giả thuyết hay không? Nói cách khác, làm thế nào để chúng ta quyết định một cách khách quan, khách quan rằng sự khác biệt đo được là đáng kể? Ý nghĩa có thể được đo lường bằng các phương pháp thống kê. Các nhà khoa học sử dụng số liệu thống kê vì họ nhận ra rằng sự biến thiên luôn xuất hiện trong bất kỳ tập hợp phép đo nào. Kiểm tra thống kê tính toán xác suất mà những khác biệt quan sát được trong một thí nghiệm có thể là do biến đổi ngẫu nhiên. Do đó, kết quả kiểm tra thống kê là xác suất. Kiểm tra thống kê bắt đầu bằng giả thuyết không - tiền đề cho rằng bất kỳ sự khác biệt quan sát được nào chỉ đơn giản là kết quả của sự khác biệt ngẫu nhiên phát sinh từ việc lấy hai mẫu hữu hạn từ cùng một tổng thể. Khi các quan sát định lượng hoặc dữ liệu được thu thập, các phương pháp thống kê sẽ được áp dụng cho những dữ liệu đó để tính toán khả năng giả thuyết không là đúng. Cụ thể hơn, các phương pháp thống kê cho chúng ta biết xác suất ngẫu nhiên đạt được kết quả tương tự ngay cả khi giả thuyết không là đúng. Chúng ta cần loại bỏ, trong chừng mực có thể, khả năng bất kỳ sự khác biệt nào xuất hiện trong dữ liệu chỉ làkhông có mối quan hệ trực tiếp rõ ràng giữa lượng atrazine hiện diện và tỷ lệ ếch bất thường: có ít ếch bất thường hơn ở nồng độ atrazine cao nhất so với ở nồng độ thấp hơn. Không có "câu trả lời cuối cùng" trong khoa học. Các cuộc điều tra luôn cho thấy sự phức tạp hơn chúng ta mong đợi, vì vậy các nhà khoa học phải thiết kế các phương pháp tiếp cận có hệ thống để xác định, đánh giá và hiểu sự phức tạp đó. Phương pháp thống kê là công cụ khoa học thiết yếu Cho dù chúng ta thực hiện các thí nghiệm so sánh hay kiểm soát, cuối cùng chúng ta phải quyết định xem có sự khác biệt giữa các mẫu, cá nhân, nhóm hoặc quần thể trong nghiên cứu hay không. Làm thế nào để chúng ta quyết định liệu một sự khác biệt đo được có đủ để hỗ trợ hay bác bỏ một giả thuyết hay không? Nói cách khác, làm thế nào để chúng ta quyết định một cách khách quan, khách quan rằng sự khác biệt đo được là đáng kể? Ý nghĩa có thể được đo lường bằng các phương pháp thống kê. Các nhà khoa học sử dụng số liệu thống kê vì họ nhận ra rằng sự biến thiên luôn xuất hiện trong bất kỳ tập hợp phép đo nào. Kiểm tra thống kê tính toán xác suất mà những khác biệt quan sát được trong một thí nghiệm có thể là do biến đổi ngẫu nhiên. Do đó, kết quả kiểm tra thống kê là xác suất. Kiểm tra thống kê bắt đầu bằng giả thuyết không - tiền đề cho rằng bất kỳ sự khác biệt quan sát được nào chỉ đơn giản là kết quả của sự khác biệt ngẫu nhiên phát sinh từ việc lấy hai mẫu hữu hạn từ cùng một tổng thể. Khi các quan sát định lượng hoặc dữ liệu được thu thập, các phương pháp thống kê sẽ được áp dụng cho những dữ liệu đó để tính toán khả năng giả thuyết không là đúng. Cụ thể hơn, các phương pháp thống kê cho chúng ta biết xác suất ngẫu nhiên đạt được kết quả tương tự ngay cả khi giả thuyết không là đúng. Chúng ta cần loại bỏ, trong chừng mực có thể, khả năng bất kỳ sự khác biệt nào xuất hiện trong dữ liệu chỉ làkhông có mối quan hệ trực tiếp rõ ràng giữa lượng atrazine hiện diện và tỷ lệ ếch bất thường: có ít ếch bất thường hơn ở nồng độ atrazine cao nhất so với ở nồng độ thấp hơn. Không có "câu trả lời cuối cùng" trong khoa học. Các cuộc điều tra luôn cho thấy sự phức tạp hơn chúng ta mong đợi, vì vậy các nhà khoa học phải thiết kế các phương pháp tiếp cận có hệ thống để xác định, đánh giá và hiểu sự phức tạp đó. Phương pháp thống kê là công cụ khoa học thiết yếu Cho dù chúng ta thực hiện các thí nghiệm so sánh hay kiểm soát, cuối cùng chúng ta phải quyết định xem có sự khác biệt giữa các mẫu, cá nhân, nhóm hoặc quần thể trong nghiên cứu hay không. Làm thế nào để chúng ta quyết định liệu một sự khác biệt đo được có đủ để hỗ trợ hay bác bỏ một giả thuyết hay không? Nói cách khác, làm thế nào để chúng ta quyết định một cách khách quan, khách quan rằng sự khác biệt đo được là đáng kể? Ý nghĩa có thể được đo lường bằng các phương pháp thống kê. Các nhà khoa học sử dụng số liệu thống kê vì họ nhận ra rằng sự biến thiên luôn xuất hiện trong bất kỳ tập hợp phép đo nào. Kiểm tra thống kê tính toán xác suất mà những khác biệt quan sát được trong một thí nghiệm có thể là do biến đổi ngẫu nhiên. Do đó, kết quả kiểm tra thống kê là xác suất. Kiểm tra thống kê bắt

đầu bằng giả thuyết không - tiền đề cho rằng bất kỳ sự khác biệt quan sát được nào chỉ đơn giản là kết quả của sự khác biệt ngẫu nhiên phát sinh từ việc lấy hai mẫu hữu hạn từ cùng một tổng thể. Khi các quan sát định lượng hoặc dữ liệu được thu thập, các phương pháp thống kê sẽ được áp dụng cho những dữ liệu đó để tính toán khả năng giả thuyết không là đúng. Cụ thể hơn, các phương pháp thống kê cho chúng ta biết xác suất ngẫu nhiên đạt được kết quả tương tự ngay cả khi giả thuyết không là đúng. Chúng ta cần loại bỏ, trong chừng mực có thể, khả năng bất kỳ sự khác biệt nào xuất hiện trong dữ liệu chỉ làKiểm tra thống kê bắt đầu bằng giả thuyết không - tiền đề cho rằng bất kỳ sự khác biệt quan sát được nào chỉ đơn giản là kết quả của sự khác biệt ngẫu nhiên phát sinh từ việc lấy hai mẫu hữu hạn từ cùng một tổng thể. Khi các quan sát định lượng hoặc dữ liệu được thu thập, các phương pháp thống kê sẽ được áp dụng cho những dữ liệu đó để tính toán khả năng giả thuyết không là đúng. Cụ thể hơn, các phương pháp thống kê cho chúng ta biết xác suất ngẫu nhiên đạt được kết quả tương tự ngay cả khi giả thuyết không là đúng. Chúng ta cần loại bỏ, trong chừng mực có thể, khả năng bất kỳ sự khác biệt nào xuất hiện trong dữ liệu chỉ làKiểm tra thống kê bắt đầu bằng giả thuyết không - tiền đề cho rằng bất kỳ sự khác biệt quan sát được nào chỉ đơn giản là kết quả của sự khác biệt ngẫu nhiên phát sinh từ việc lấy hai mẫu hữu hạn từ cùng một tổng thể. Khi các quan sát định lượng hoặc dữ liệu được thu thập, các phương pháp thống kê sẽ được áp dụng cho những dữ liệu đó để tính toán khả năng giả thuyết không là đúng. Cụ thể hơn, các phương pháp thống kê cho chúng ta biết xác suất ngẫu nhiên đạt được kết quả tương tự ngay cả khi giả thuyết không là đúng. Chúng ta cần loại bỏ, trong chừng mực có thể, khả năng bất kỳ sự khác biệt nào xuất hiện trong dữ liệu chỉ là

14 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu Cuộc sống Kết quả của sự biến đổi ngẫu nhiên trong các mẫu được thử nghiệm. Các nhà khoa học thường kết luận rằng sự khác biệt mà họ đo được là đáng kể nếu các kiểm tra thống kê cho thấy xác suất xảy ra sai sót (nghĩa là xác suất để có được sự khác biệt lớn như sự khác biệt quan sát được chỉ do tình cờ) là 5% hoặc thấp hơn, mặc dù nghiêm ngặt hơn. mức độ quan trọng có thể được đặt ra cho một số vấn đề. Phụ lục B của cuốn sách này là phần tóm tắt ngắn gọn về các phương pháp thống kê mà bạn có thể tham khảo khi phân tích dữ liệu sẽ được trình bày trong toàn bộ văn bản. Những khám phá trong sinh học có thể được khái quát hóa Bởi vì tất cả sự sống đều có liên quan đến nguồn gốc từ một tổ tiên chung, có chung một mã di truyền và bao gồm các khối xây dựng sinh hóa tương tự nhau, nên kiến thức thu được từ việc nghiên cứu một loại sinh vật có thể được khái quát hóa thành sinh vật khác. Các nhà sinh học sử dụng các hệ thống mô hình để nghiên cứu, biết rằng họ có thể mở rộng những phát hiện của mình từ những hệ thống đó sang các sinh vật khác. Ví dụ, hiểu biết cơ bản của chúng ta về các phản ứng hóa học trong tế bào đến từ nghiên cứu về vi khuẩn nhưng có thể áp dụng cho tất cả các tế bào, bao gồm cả tế bào của con người. Tương tự, quá trình sinh hóa của quá trình quang hợp - quá trình mà tất cả thực vật xanh sử dụng ánh sáng mặt trời để tạo ra các phân tử sinh học - phần lớn được thực hiện từ các thí nghiệm trên Chlorella, một loại tảo xanh đơn bào. Phần lớn những gì chúng ta biết về các gen kiểm soát sự phát triển của thực vật là kết quả nghiên cứu về cây Arabidopsis thaliana, họ hàng của cây mù tạt. Kiến thức về cách động vật, bao gồm cả con người, phát triển như thế nào đến từ nghiên cứu về nhím biển, ếch, gà, giun tròn, chuột và ruồi giấm. Khả năng khái quát hóa từ các hệ thống mô hình là một công cụ mạnh mẽ trong sinh học. Không phải tất cả các hình thức nghiên cứu đều mang tính khoa học Khoa học là nỗ lực độc đáo của con người có những tiêu chuẩn thực hành nhất định. Các lĩnh vực học thuật khác chia sẻ với khoa học cách thực hành quan sát và đặt câu hỏi, nhưng các nhà khoa học khác biệt ở chỗ họ làm gì với những quan sát của mình và cách họ đưa ra các câu trả lời. Dữ liệu có thể định lượng, được phân tích thống kê phù hợp, rất quan trọng trong việc đánh giá các giả thuyết (các bài tập Làm việc với Dữ liệu mà bạn sẽ tìm thấy trong suốt cuốn sách này nhằm mục đích củng cố cách suy nghĩ này). Nói tóm lại, quan sát và đánh giá khoa học là cách tiếp cận mạnh mẽ nhất mà con người nghĩ ra để tìm hiểu về thế giới và cách thức hoạt động của nó. Những giải thích khoa học về các quá trình tự nhiên là khách quan và đáng tin cậy vì một giả thuyết phải có thể kiểm chứng được và một giả thuyết phải có khả năng bị bác bỏ bởi các quan sát và thí nghiệm trực tiếp. Các nhà khoa học phải mô tả rõ ràng các phương pháp họ sử dụng để kiểm tra các giả thuyết để các nhà khoa học khác có thể lặp lại kết quả của họ. Không phải tất cả các thí nghiệm đều được lặp lại, nhưng những kết quả đáng ngạc nhiên hoặc gây tranh cãi luôn được xác minh độc lập. Các nhà khoa học trên toàn thế giới chia sẻ quá trình kiểm tra và bác bỏ các giả thuyết này,góp phần tạo nên một khối kiến thức khoa học chung. Nếu bạn hiểu các phương pháp khoa học, bạn có thể phân biệt khoa

học với phi khoa học. Nghệ thuật, âm nhạc và văn học đều góp phần nâng cao chất lượng cuộc sống con người, nhưng chúng không phải là khoa học. Họ không sử dụng các phương pháp khoa học để xác minh đâu là sự thật. Tôn giáo không phải là khoa học, mặc dù trong lịch sử các tôn giáo đã cố gắng giải thích các hiện tượng tự nhiên, từ các kiểu thời tiết bất thường, mất mùa đến bệnh tật ở con người. Hầu hết những hiện tượng từng có thời là bí ẩn đều có thể giải thích được bằng các nguyên tắc khoa học. Các nguyên lý cơ bản của đức tin tôn giáo, chẳng hạn như sự tồn tại của một hay nhiều vị thần tối cao, không thể được xác nhận hay bác bỏ bằng thực nghiệm và do đó nằm ngoài lĩnh vực khoa học. Sức mạnh của khoa học bắt nguồn từ tính khách quan chặt chẽ và sự phụ thuộc tuyệt đối vào bằng chứng dựa trên những quan sát có thể tái tạo và định lượng. Một lời giải thích tôn giáo hoặc tâm linh về một hiện tượng tự nhiên có thể mạch lạc và thỏa mãn người có quan điểm đó, nhưng nó không thể kiểm chứng được và do đó nó không phải là khoa học. Đưa ra một lời giải thích siêu nhiên (chẳng hạn như một "người sáng tạo" hoặc "nhà thiết kế thông minh" không có giới hạn đã biết) là rời xa thế giới khoa học. Khoa học không nhất thiết nói rằng niềm tin tôn giáo là sai; chúng đơn giản không phải là một phần của thế giới khoa học, và nhiều niềm tin tôn giáo không thể kiểm chứng được bằng các phương pháp khoa học. Khoa học mô tả cách thế giới vận hành. Nó im lặng trước câu hỏi thế giới "phải như thế nào." Nhiều tiến bộ khoa học góp phần mang lại phúc lợi cho con người cũng đặt ra những vấn đề đạo đức lớn. Những phát triển gần đây về di truyền và sinh học phát triển có thể cho phép chúng ta lựa chọn giới tính của con cái, sử dụng tế bào gốc để sửa chữa cơ thể và sửa đổi bộ gen của con người. Mặc dù kiến thức khoa học cho phép chúng ta làm những điều này, nhưng khoa học không thể cho chúng ta biết liệu chúng ta có nên làm như vậy hay không hoặc nếu chúng ta chọn làm thì chúng ta nên điều chỉnh chúng như thế nào. Những vấn đề như vậy cũng quan trọng đối với xã hội loài người như chính khoa học, và một nhà khoa học có trách nhiệm không được bỏ qua những câu hỏi này hoặc bỏ qua sự đóng góp của các ngành khoa học xã hội và nhân văn trong nỗ lực giải quyết chúng. RECAP (1 .2 Các phương pháp điều tra khoa học bắt đầu bằng việc xây dựng các giả thuyết dựa trên các quan sát và dữ liệu. Các thí nghiệm so sánh và kiểm soát được thực hiện để kiểm tra các giả thuyết. â€¢ Giải thích mối quan hệ giữa một giả thuyết và một thí nghiệm. Xem trang 11- 12 và Hình 1.10 â€¢ Điều gì được kiểm soát trong một thí nghiệm được kiểm soát?Xem trang 11-12 và Hình 1.11 â€¢ Những đặc điểm nào đặc trưng cho các câu hỏi mà chỉ có thể được trả lời bằng cách sử dụng phương pháp so sánh? Xem trang 13 và Hình 1.12 â €¢ Giải thích tại sao các lập luận phải được hỗ trợ bởi dữ liệu có thể định lượng và tái tạo để được coi là khoa học. Xem trang 1 3-1 4 â€¢ Tại sao các kết quả nghiên cứu sinh học trên một loài thường có thể được khái quát hóa cho các loài rất khác nhau? Xem P.14 Khối lượng kiến thức khoa học khổng lồ được tích lũy qua nhiều thế kỷ của nền văn minh nhân loại cho phép chúng ta hiểu và vận dụng các khía cạnh của thế giới tự nhiên theo những cách mà không loài nào khác có thể làm được. Những khả năng này mang đến cho chúng ta những thách thức, cơ hội và trên hết là trách nhiệm.

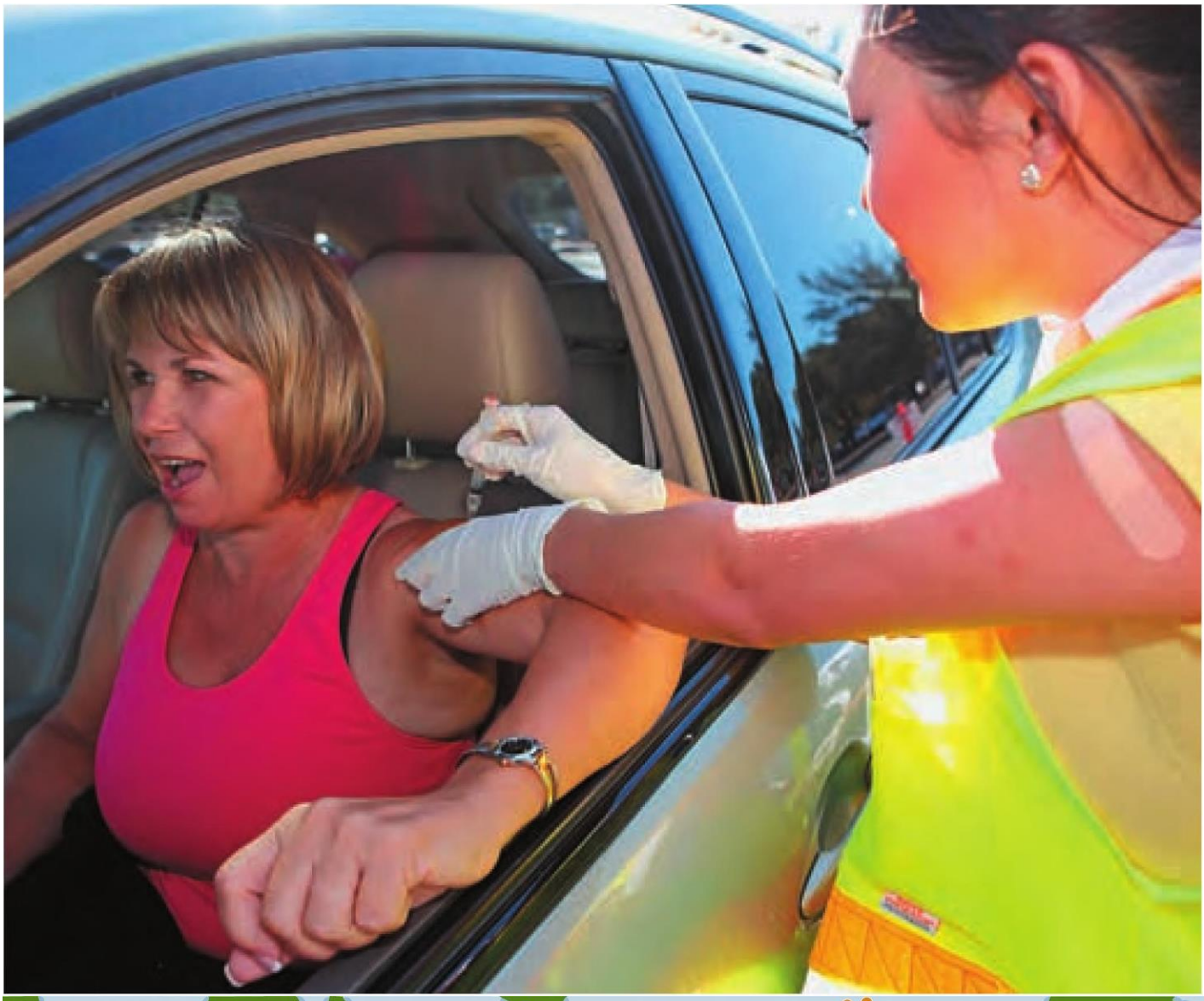
1.3 Tại sao Sinh học lại quan trọng? 15 Tại sao Sinh học lại quan trọng? Con người tồn tại và phụ thuộc vào một thế giới sinh vật sống. Oxy trong không khí chúng ta hít thở được tạo ra bởi quá trình quang hợp được thực hiện bởi vô số tỷ sinh vật riêng lẻ. Thức ăn cung cấp năng lượng cho cơ thể chúng ta đến từ các mô của sinh vật sống khác. Nhiên liệu chạy xe ô tô và cung cấp năng lượng cho các nhà máy điện của chúng ta phần lớn là các dạng phân tử carbon khác nhau được tạo ra bởi các sinh vật sống - chủ yếu là từ hàng triệu năm trước. Từ trong ra ngoài, cơ thể chúng ta được bao phủ bởi các cộng đồng phức tạp gồm các sinh vật đơn bào sống, hầu hết chúng giúp chúng ta duy trì sức khỏe. Ngoài ra còn có những loài gây hại xâm nhập vào cơ thể chúng ta và có thể gây ra các bệnh từ nhẹ đến nặng, thậm chí tử vong. Những tương tác này với các loài khác không chỉ giới hạn ở con người. Chức năng hệ sinh thái phụ thuộc vào hàng ngàn tương tác phức tạp giữa hàng triệu loài sinh sống trên Trái đất. Nói cách khác, hiểu các nguyên tắc sinh học là điều cần thiết cho cuộc sống của chúng ta và để duy trì hoạt động của Trái đất như chúng ta biết và phụ thuộc vào nó. Nông nghiệp hiện đại phụ thuộc vào sinh học Nông nghiệp đại diện cho một số ứng dụng sớm nhất của con người về các nguyên tắc sinh học. Ngay cả trong thời tiền sử, nông dân đã lựa chọn những cây trồng và vật nuôi có năng suất cao nhất hoặc thuận lợi nhất để sử dụng làm hạt giống để nhân giống, và qua nhiều thế hệ, nông dân đã tiếp tục và cải tiến những phương pháp này. Kiến thức của ông về loại chọn lọc nhân tạo này đã giúp Charles Darwin hiểu được tầm quan trọng của chọn lọc tự nhiên trong quá trình tiến hóa của toàn bộ sự sống. Trong thời hiện đại, kiến thức ngày càng tăng về sinh học thực vật đã biến đổi nông nghiệp theo nhiều cách và dẫn

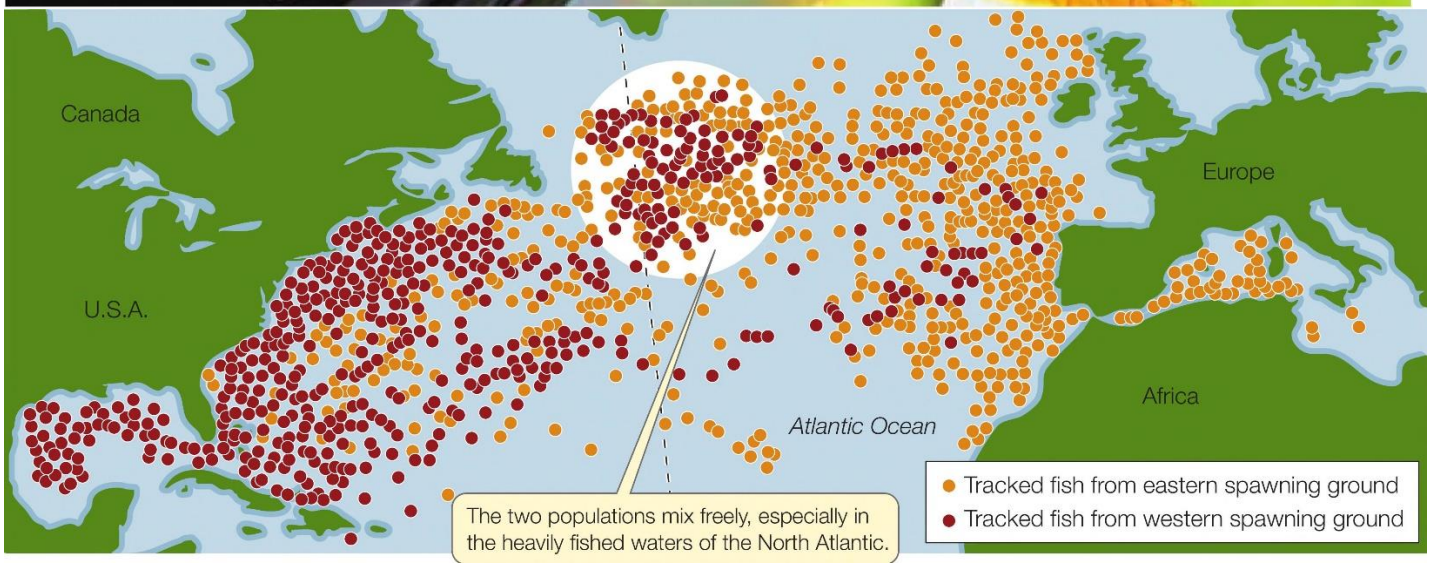
đến sự gia tăng đáng kể về sản xuất lương thực (Hình 1.1 3), từ đó cho phép hành tinh này hỗ trợ một lượng dân số lớn hơn nhiều so với trước đây. có. Trong vài thập kỷ qua, kiến thức chi tiết về bộ gen của nhiều loài vật nuôi và sự phát triển của công nghệ tái tổ hợp trực tiếp gen đã cho phép các nhà sinh học phát triển các giống và chủng động vật, thực vật và nấm mới có lợi cho nông nghiệp. Ví dụ, các giống cây trồng mới có khả năng kháng sâu bệnh hoặc có thể chịu được hạn hán đang được phát triển. Hơn nữa, hiểu biết về lý thuyết tiến hóa cho phép các nhà sinh học đưa ra các chiến lược ứng dụng thuốc trừ sâu nhằm giảm thiểu sự tiến hóa của khả năng kháng sâu bệnh. Và sự hiểu biết tốt hơn về mối quan hệ giữa nấm thực vật sẽ mang lại sức khỏe cây trồng tốt hơn và năng suất cao hơn. Đây chỉ là một vài trong số rất nhiều cách mà sinh học tiếp tục cung cấp thông tin và cải thiện hoạt động nông nghiệp. Sinh học là nền tảng của thực hành y tế Con người đã suy đoán về nguyên nhân gây bệnh và tìm kiếm các phương pháp để chống lại chúng từ thời xa xưa. Rất lâu trước khi nguyên nhân vi khuẩn gây ra nhiều bệnh được biết đến, người ta đã nhận ra rằng bệnh nhiễm trùng có thể lây từ người này sang người khác và việc cách ly người nhiễm bệnh đã được thực hiện miễn là có hồ sơ bằng văn bản.Nghiên cứu sinh học hiện đại cho chúng ta biết về cách hoạt động của các sinh vật sống và lý do tại sao chúng phát triển các vấn đề và 1.13 Một cuộc cách mạng xanh Những tiến bộ trong nông nghiệp trong 100 năm qua đã làm tăng đáng kể năng suất và giá trị dinh dưỡng của các loại cây trồng như ngũ cốc giúp duy trì dân số ngày càng tăng của loài người. Trong 30 năm qua, những tiến bộ này bao gồm cả kỹ thuật tái tổ hợp di truyền. Tại đây, một nhà nghiên cứu của Bộ Nông nghiệp Hoa Kỳ đang làm việc với một giống cây trồng "siêu dinh dưỡng" gạo cung cấp hàm lượng axit amin lysine cao. nhiễm trùng mà chúng ta gọi là bệnh tật. Ngoài các bệnh gây ra do nhiễm trùng các sinh vật khác, giờ đây chúng ta biết rằng nhiều bệnh có tính chất di truyền - nghĩa là các biến thể gen trong bộ gen của chúng ta gây ra những vấn đề cụ thể trong cách chúng ta hoạt động. Việc phát triển các phương pháp điều trị hoặc chữa trị bệnh thích hợp phụ thuộc vào việc hiểu rõ nguồn gốc, cơ sở và tác động của những căn bệnh này, cũng như hiểu rõ hậu quả của bất kỳ thay đổi nào mà chúng ta thực hiện. Ví dụ, sự bùng phát trở lại của bệnh lao gần đây là kết quả của sự tiến hóa của vi khuẩn có khả năng kháng thuốc kháng sinh. Đối phó với dịch bệnh lao trong tương lai đòi hỏi phải hiểu biết các khía cạnh của sinh học phân tử, sinh lý học, sinh thái vi sinh vật và tiến hóa - nói cách khác là nhiều nguyên tắc chung của sinh học hiện đại. Nhiều vi sinh vật gây dịch định kỳ trong quần thể người có thời gian thế hệ ngắn và tỷ lệ đột biến cao. Ví dụ, chúng ta cần vắc-xin cúm hàng năm vì tốc độ tiến hóa cao của vi-rút cúm, tác nhân gây bệnh cúm. Các nguyên tắc tiến hóa giúp chúng ta hiểu được vi-rút cúm đang thay đổi như thế nào và thậm chí có thể giúp chúng ta dự đoán những chủng vi-rút cúm nào có khả năng dẫn đến dịch cúm trong tương lai. Sự hiểu biết y học này - kết hợp ứng dụng sinh học phân tử, tiến hóasự tái phát gần đây của bệnh lao là kết quả của sự tiến hóa của vi khuẩn kháng thuốc kháng sinh. Đối phó với dịch bệnh lao trong tương lai đòi hỏi phải hiểu biết các khía cạnh của sinh học phân tử, sinh lý học, sinh thái vi sinh vật và tiến hóa - nói cách khác là nhiều nguyên tắc chung của sinh học hiện đại. Nhiều vi sinh vật gây dịch định kỳ trong quần thể người có thời gian thế hệ ngắn và tỷ lệ đột biến cao. Ví dụ, chúng ta cần vắc-xin cúm hàng năm vì tốc độ tiến hóa cao của vi-rút cúm, tác nhân gây bệnh cúm. Các nguyên tắc tiến hóa giúp chúng ta hiểu được vi-rút cúm đang thay đổi như thế nào và thậm chí có thể giúp chúng ta dự đoán những chủng vi-rút cúm nào có khả năng dẫn đến dịch cúm trong tương lai. Sự hiểu biết y học này - kết hợp ứng dụng sinh học phân tử, tiến hóasự tái phát gần đây của bệnh lao là kết quả của sự tiến hóa của vi khuẩn kháng thuốc kháng sinh. Đối phó với dịch bệnh lao trong tương lai đòi hỏi phải hiểu biết các khía cạnh của sinh học phân tử, sinh lý học, sinh thái vi sinh vật và tiến hóa - nói cách khác là nhiều nguyên tắc chung của sinh học hiện đại. Nhiều vi sinh vật gây dịch định kỳ trong quần thể người có thời gian thế hệ ngắn và tỷ lệ đột biến cao. Ví dụ, chúng ta cần vắc-xin cúm hàng năm vì tốc độ tiến hóa cao của vi-rút cúm, tác nhân gây bệnh cúm. Các nguyên tắc tiến hóa giúp chúng ta hiểu được vi-rút cúm đang thay đổi như thế nào và thậm chí có thể giúp chúng ta dự đoán những chủng vi-rút cúm nào có khả năng dẫn đến dịch cúm trong tương lai. Sự hiểu biết y học này - kết hợp ứng dụng sinh học phân tử, tiến hóa



16 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu về Cuộc sống (A) 1.14 Ứng dụng Y học của Sinh học Cải thiện Sức khỏe Con người Tiêm chủng để phòng bệnh là một phương pháp y học dựa trên sinh học bắt đầu từ thế kỷ thứ mười tám. Ngày nay sinh học tiến hóa và bộ gen cung cấp cơ sở cho việc cập nhật liên tục các loại vắc-xin bảo vệ

con người khỏi các bệnh do vi-rút gây ra như cúm. Ở các nước phát triển, việc tiêm chủng đã trở nên phổ biến đến mức một số được cung cấp theo hình thức "lái xe qua" nền tảng. lý thuyết và các nguyên tắc cơ bản của sinh thái - cho phép các nhà nghiên cứu y tế phát triển vắc xin hiệu quả và các chiến lược khác để kiểm soát các dịch bệnh lớn (Hình 1.14). Sinh học có thể cung cấp thông tin cho chính sách công Nhờ giải mã bộ gen và khả năng thao tác chúng mới được phát hiện của chúng ta, hiện đã tồn tại những khả năng mới to lớn để kiểm soát bệnh tật ở người và tăng năng suất nông nghiệp - nhưng những khả năng này đặt ra các vấn đề về đạo đức và chính sách. Chúng ta nên sửa đổi gen của con người và các loài khác ở mức độ nào và bằng cách nào? Liệu bộ gen của cây trồng và vật nuôi của chúng ta có bị thay đổi bởi các phương pháp nhân giống và lai tạo có kiểm soát truyền thống hay bởi công nghệ sinh học chuyển gen hay không? Những quy định nào sẽ chi phối việc thả sinh vật biến đổi gen vào môi trường? Chỉ khoa học không thể cung cấp tất cả các câu trả lời, nhưng các quyết định chính sách sáng suốt phải dựa trên thông tin khoa học chính xác. Các nhà sinh học ngày càng được kêu gọi tư vấn cho các cơ quan chính phủ liên quan đến luật pháp, quy tắc và quy định mà xã hội sử dụng để giải quyết số lượng ngày càng tăng các thách thức có cơ sở sinh học. Để làm ví dụ về giá trị của kiến thức khoa học trong việc đánh giá và xây dựng chính sách công, hãy xem xét một vấn đề quản lý. Các nhà khoa học và ngư dân từ lâu đã biết rằng cá ngừ vây xanh Đại Tây Dương (Thunnus thynnus) có bãi sinh sản ở phía tây Vịnh Mexico và bãi sinh sản phía đông ở biển Địa Trung Hải (Hình 1.15). Đánh bắt quá mức dẫn đến số lượng cá ngừ vây xanh giảm. 1.15 Cá ngừ vây xanh không nhận ra ranh giới (A) Nhà sinh vật học biển Barbara Block gắn thẻ theo dõi ghi dữ liệu trên máy vi tính vào cá ngừ vây xanh sống trước khi đưa nó trở lại Đại Tây Dương, nơi hành trình của nó sẽ được theo dõi. (B) Đã có lúc chúng tôi giả định rằng cá ngừ vây xanh từ các quần thể sinh sản ở phương Tây và phương Đông cũng kiếm ăn ở các phía tương ứng của Đại Tây Dương, do đó, hạn ngạch đánh bắt riêng biệt cho mỗi bên (đường đứt nét) nhằm cố gắng tăng tốc độ phục hồi của quần thể phía Tây đang bị đe dọa . Tuy nhiên, hiện nay, dữ liệu theo dõi đã chỉ ra rằng hai quần thể không tách biệt sau khi sinh sản, vì vậy trên thực tế, ranh giới và hạn ngạch tùy tiện không bảo vệ được quần thể có nguy cơ tuyệt chủng. (B)





1.3 Tại sao Sinh học lại quan trọng? 17 (A) 1941 1.16 Một thế giới ấm hơn Khí hậu Trái đất đang nóng lên đều đặn trong 150 năm qua. Tốc độ của xu hướng ấm lên này cũng tăng lên đều đặn, dẫn đến sự tan chảy

nhanh chóng của các chỏm băng ở vùng cực, sông băng và băng tuyết trên núi (trên đỉnh núi). Bức ảnh này cho thấy tác động của 63 năm biến đổi khí hậu đối với hai quần thể cổ xưa, lâu đời, đặc biệt là ở các quần thể sinh sản ở phương Tây, đến mức những quần thể này đang bị đe dọa. Ban đầu, các nhà khoa học, ngư dân và các nhà hoạch định chính sách đều cho rằng các quần thể phía đông và phía tây có nơi kiếm ăn riêng biệt cũng như nơi sinh sản riêng biệt. Dựa trên giả định này, một ủy ban quốc tế đã vẽ một đường dọc giữa Đại Tây Dương và thiết lập hạn ngạch đánh bắt nghiêm ngặt ở phía tây của đường này, với mục đích cho phép dân số phía tây phục hồi. Tuy nhiên, dữ liệu theo dõi hiện đại tiết lộ rằng trên thực tế, quần thể cá ngừ vây xanh phía đông và phía tây trộn lẫn tự do trên bãi kiếm ăn của chúng trên toàn bộ Bắc Đại Tây Dương - một vùng đại dương bao gồm các vùng nước được đánh bắt nhiều nhất trên thế giới. Cá ngừ đánh bắt ở phía đông của dòng có thể có khả năng từ quần thể sinh sản phía tây cũng như phía đông; do đó chính sách đã thiết lập không thể đạt được mục tiêu đã định. Các nhà hoạch định chính sách cân nhắc nhiều thứ hơn là kiến thức và khuyến nghị khoa học. Ví dụ, các nghiên cứu về tác dụng của atrazine đối với động vật lưỡng cư đã khiến một nhóm của Hoa Kỳ, Hội đồng Bảo vệ Tài nguyên Thiên nhiên, thực hiện hành động pháp lý để cấm atrazine trên cơ sở Đạo luật về các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Tuy nhiên, Cơ quan Bảo vệ Môi trường Hoa Kỳ cũng phải xem xét tổn thất tiềm tàng đối với nông nghiệp mà lệnh cấm như vậy sẽ tạo ra và do đó đã tiếp tục phê duyệt việc sử dụng atrazine miễn là nồng độ trong môi trường không vượt quá 30 đến 40 ppb - tức là gấp 300 đến 400 lần mức gây ra bất thường trong nghiên cứu của Hayes. Kết luận khoa học không phải lúc nào cũng chiếm ưu thế trong thế giới chính trị. Tuy nhiên, một số kết luận khoa học có thể có nhiều ảnh hưởng hơn những kết luận khác, đặc biệt khi chúng chỉ ra khả năng gây ra tác động tiêu cực mạnh mẽ đối với con người. (B) Sông băng năm 2004 ở Alaska. Trong thời gian đó, Sông băng Muir đã rút đi khoảng 7 km và không còn có thể nhìn thấy từ vị trí thuận lợi ban đầu nữa. Hiểu cách các quần thể sinh học phản ứng với sự thay đổi như vậy đòi hỏi phải tích hợp các nguyên tắc sinh học từ sinh học phân tử đến hệ sinh thái hệ sinh thái. Sinh học rất quan trọng để hiểu các hệ sinh thái Thế giới đã thay đổi kể từ khi hình thành và tiếp tục thay đổi mỗi ngày. Tuy nhiên, hoạt động của con người đang dẫn đến một tốc độ thay đổi chưa từng có trong hệ sinh thái thế giới. Ví dụ, việc khai thác và tiêu thụ nhiên liệu hóa thạch đang thải ra một lượng lớn carbon dioxide vào bầu khí quyển Trái đất.Sự gia tăng carbon dioxide trong khí quyển do con người (do con người tạo ra) phần lớn là nguyên nhân gây ra tốc độ nóng lên khí hậu nhanh chóng được ghi nhận trong 50 năm qua (Hình 1.16). Việc sử dụng tài nguyên thiên nhiên của chúng ta đang gây áp lực lên khả năng các hệ sinh thái trên Trái đất tiếp tục sản xuất hàng hóa và dịch vụ mà xã hội chúng ta phụ thuộc vào. Các hoạt động của con người đang làm thay đổi khí hậu toàn cầu với tốc độ chưa từng có và đang dẫn đến sự tuyệt chủng của một số lượng lớn các loài (chẳng hạn như các loài lưỡng cư được trình bày trong chương này). Thế giới hiện đại, ấm áp hơn cũng đang chứng kiến sự lây lan của những căn bệnh mới và sự hồi sinh của những căn bệnh cũ. Kiến thức sinh học rất quan trọng để xác định nguyên nhân của những thay đổi này và đưa ra các chính sách để giải quyết chúng. Sinh học giúp chúng ta hiểu và đánh giá cao đa dạng sinh học Ngoài các vấn đề về chính sách và chủ nghĩa thực dụng, con người "cần phải biết". Con người bị mê hoặc bởi sự phong phú và đa dạng của cuộc sống và hầu hết mọi người đều muốn biết nhiều hơn về các sinh vật cũng như cách chúng tương tác. Sự tò mò của con người thậm chí có thể được coi là một đặc điểm thích nghi - có thể đặc điểm đó đã được chọn nếu những cá nhân có động lực tìm hiểu về môi trường xung quanh có khả năng sống sót và sinh sản tốt hơn, tính trung bình, so với những cá nhân kém hơn. người thân tò mò.



18 CHƯƠNG 1 Nghiên cứu Sự sống 1.17 Khám phá Sự sống trên Trái đất Những nhà sinh vật học này đang thu thập côn trùng ở những cành trên cùng của một cây vân sam ở Thung lũng Carmanah ở Vancouver, Canada. Các nhà sinh học ước tính số lượng loài được phát hiện cho đến nay chỉ chiếm một tỷ lệ nhỏ trong số lượng loài sinh sống trên Trái đất. Để lấp đầy khoảng trống kiến thức này của chúng ta, các nhà sinh học trên khắp thế giới đang áp dụng các kỹ thuật lấy mẫu kỹ lưỡng và các công cụ di truyền mới để ghi lại và hiểu rõ về đa dạng sinh học của Trái đất. Còn lâu mới kết thúc quá trình, những khám phá mới và kiến thức sâu rộng hơn thường tạo ra những câu hỏi mà trước đây chưa ai nghĩ sẽ hỏi. Có rất nhiều câu hỏi mà chúng ta chưa có câu trả lời, và động lực quan trọng nhất của hầu hết các nhà khoa học là sự tò mò. Việc quan sát thế giới sống thúc đẩy nhiều nhà sinh vật học tìm hiểu thêm và không ngừng thu thập thông tin mới (Hình 1.17). Sự hiểu biết sâu sắc về lịch sử tự nhiên của một nhóm sinh vật - nghĩa là cách các sinh vật đó lấy thức ăn, sinh sản, hành xử, điều chỉnh môi trường bên trong và tương tác với các sinh vật khác - tạo điều kiện thuận lợi cho việc quan sát và cung cấp cơ sở vững chắc hơn cho đóng khung các giả thuyết về những quan sát đó. Các nhà sinh vật học càng có nhiều thông tin và người quan sát càng biết nhiều về các nguyên tắc chung thì họ càng có nhiều khả năng đạt được những hiểu biết mới từ việc quan sát thiên nhiên. Hầu hết con người tham gia vào các hoạt động phụ thuộc vào đa dạng sinh học. Bạn có thể là một người đam mê quan sát chim, thích làm vườn hoặc tìm kiếm những loài cụ thể nếu bạn đi săn hoặc câu cá. Một số người thích quan sát hoặc sưu tầm bướm, nấm hoặc các nhóm thực vật, động vật và nấm khác. Việc trưng bày các loài hoa dại mùa xuân thu hút đông đảo người xem ở nhiều nơi trên thế giới. Đi bộ đường dài và cắm trại trong các khu vực tự nhiên có nhiều loài đa dạng là những hoạt động được hàng triệu người yêu thích. Tất cả những lợi ích này hỗ trợ ngành du lịch sinh thái đang phát triển, phụ thuộc vào việc quan sát các loài quý hiếm hoặc khác thường. Tìm hiểu về sinh học làm tăng đáng kể sự thích thú của chúng ta đối với các hoạt động này. RECAP Biology cho chúng

ta biết về cấu trúc, quá trình và sự tương tác của các sinh vật sống tạo nên thế giới của chúng ta. Những quyết định sáng suốt về sản xuất lương thực và năng lượng, sức khỏe và môi trường của chúng ta phụ thuộc vào kiến thức sinh học. Sinh học cũng giải quyết nhu cầu hiểu biết về thế giới xung quanh của con người và giúp chúng ta trân trọng hành tinh đa dạng mà chúng ta gọi là nhà. â€¢Mô tả một ví dụ về cách áp dụng sinh học hiện đại vào nông nghiệp. Xem trang. 15 â€¢ Tại sao một số loại thuốc kháng sinh không còn hiệu quả trong việc điều trị các bệnh do vi khuẩn như khi thuốc này được giới thiệu lần đầu? Xem trang. 15 â€¢ Ví dụ về một vấn đề sinh học có liên quan trực tiếp đến biến đổi khí hậu toàn cầu là gì? Xem trang. 17 Chương này cung cấp lộ trình ngắn gọn cho phần còn lại của cuốn sách. Suy nghĩ về các nguyên tắc được nêu ở đây có thể giúp bạn làm rõ và hiểu được các trang mô tả chi tiết sắp tới.Khi kết thúc khóa học, bạn có thể muốn xem lại Chương 1 và xem liệu bạn có quan điểm khác về thế giới sinh học hay không. Atrazine trong môi trường có thể ảnh hưởng đến các loài khác ngoài động vật lưỡng cư? TRẢ LỜI Một khía cạnh quan trọng của quy trình khoa học là việc lặp lại các kết quả thí nghiệm. Trong một số trường hợp, thí nghiệm tương tự được lặp lại trong phòng thí nghiệm khác bởi các nhà nghiên cứu khác và kết quả được so sánh. Trong các trường hợp khác, thí nghiệm được lặp lại trên các loài khác để kiểm tra tính tổng quát của các phát hiện. Sau các công bố của Hayes và các sinh viên của ông, các nhà nghiên cứu khác đã thử nghiệm tác dụng của atrazine đối với các loài lưỡng cư khác cũng như đối với động vật có xương sống không phải lưỡng cư. Tác dụng nữ tính hóa của atrazine hiện đã được chứng minh ở cá, bò sát và động vật có vú. Những kết quả này không có gì đáng ngạc nhiên, vì như bạn sẽ học ở Chương 41 và 43, sự kiểm soát nội tiết tố đối với sự phát triển và chức năng giới tính là như nhau, và do đó tác dụng của atrazine sẽ áp dụng rộng rãi cho các loài động vật có xương sống khác. Các nhà sinh học hiện đã nghiên cứu cơ chế phân tử về tác dụng của atrazine đối với việc kiểm soát nội tiết tố giới tính và phát hiện ra rằng những phản ứng rất giống với atrazine được thấy ở cá và trong nuôi cấy tế bào người. Vì vậy, atrazine trong môi trường ngày càng trở thành mối lo ngại đối với sức khỏe của nhiều loài khác - và trong đó có cả con người.



Tóm tắt chương 19 Sinh học là gì? CHƯƠNG TÓM TẮT 1 1.2 Các nhà sinh học nghiên cứu sự sống như thế nào? - Sinh học là nghiên cứu khoa học về các sinh vật sống, bao gồm các đặc điểm, chức năng và sự tương tác của chúng. “Tất cả các sinh vật sống đều có quan hệ họ hàng với nhau thông qua nguồn gốc chung. Các đặc điểm chung của tất cả các sinh vật sống, chẳng hạn như các khối xây dựng hóa học cụ thể, mã di truyền gần như phổ quát và sự tương đồng về trình tự giữa các gen cơ bản, hỗ trợ tổ tiên chung của sự sống. â€¢ Tế bào tiến hóa sớm trong lịch sử của sự sống. Sự chuyên môn hóa tế bào cho phép các sinh vật đa bào tăng kích thước và tính đa dạng. Ôn lại Hình 1.2 â€¢ Các hướng dẫn dành cho một tế bào được chứa trong bộ gen của nó, bao gồm các phân tử DNA được tạo thành từ các chuỗi nucleotide. Các đoạn DNA cụ thể được gọi là gen chứa thông tin mà tế bào sử dụng để tạo ra protein. Ôn lại Hình 1.5 – Quang hợp cung cấp một phương tiện thu năng lượng trực tiếp từ ánh sáng mặt trời và theo thời gian đã làm thay đổi bầu khí quyển Trái đất. â€¢Tiến hóa – sự thay đổi trong cấu trúc di truyền của các quần thể sinh học theo thời gian – là một nguyên tắc cơ bản của sự sống. Các quần thể tiến hóa thông qua một số quá trình khác nhau, bao gồm cả chọn lọc tự nhiên, chịu trách nhiệm về sự đa dạng của sự thích nghi được tìm thấy ở các sinh vật sống. Các nhà sinh học sử dụng hóa thạch, những điểm tương đồng và khác biệt về mặt giải phẫu cũng như so sánh phân tử của bộ gen để tái tạo lại lịch sử của sự sống. Ba lĩnh vực – Vi khuẩn, Archea và Eukarya – đại diện cho các bộ phận chính, được hình thành từ rất sớm trong lịch sử sự sống. Ôn lại Hình 1.7, HOẠT ĐỘNG 1.1 â€¢ Sự sống có thể được nghiên cứu ở các cấp độ tổ chức khác nhau trong một hệ thống phân cấp sinh học. Các tế bào chuyên biệt của sinh vật đa bào được tổ chức thành các mô, cơ quan và hệ cơ quan. Các sinh vật riêng lẻ hình thành quần thể và tương tác với các sinh vật khác của chính chúng và các loài khác. Các quần thể sống và tương tác trong một khu vực xác định tạo thành một cộng đồng và các cộng đồng cùng với môi trường phi sinh học (không sống) của chúng tạo thành một hệ sinh thái. Ôn lại Hình 1.9, HOẠT ĐỘNG 1.2 â€¢ Các sinh vật sống, dù đơn bào hay đa bào, đều phải điều hòa môi trường bên trong của chúng để duy trì cân bằng nội môi, phạm vi các điều kiện vật lý cần thiết cho sự tồn tại và chức năng của chúng. ™ Phương pháp khoa học kết hợp quan sát, thu thập thông tin (dữ liệu), thử nghiệm và logic để nghiên cứu thế giới tự nhiên. Nhiều nghiên cứu khoa học bao gồm năm bước: quan sát, đặt câu hỏi, hình thành giả thuyết, đưa ra dự đoán và kiểm tra những dự đoán đó. Ôn lại Hình 1.10 â€¢ Giả thuyết là những câu trả lời mang tính thăm dò cho các câu hỏi. Các dự đoán được đưa ra dựa trên giả thuyết được kiểm tra bằng các quan sát bổ sung và hai loại thí nghiệm, thí nghiệm so sánh và thí nghiệm có kiểm soát. Xem lại Hình 1.11, 1.12, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 1.1 â€¢ Dữ liệu có thể định lượng rất quan trọng trong việc đánh giá các giả thuyết.Các phương pháp thống kê được áp dụng cho dữ liệu định lượng để xác định xem những khác biệt quan sát được có thể là kết quả của sự ngẫu nhiên hay không. Những phương pháp này bắt đầu với giả thuyết không rằng không có sự khác biệt. Xem Phụ lục B â€¢ Kiến thức sinh học thu được từ hệ thống mô hình có thể được khái quát hóa cho các loài khác. Tại sao Sinh học có vấn đề? â€¢ Việc áp dụng kiến thức sinh học là nguyên nhân làm tăng đáng kể sản lượng nông nghiệp. • Sự hiểu biết và điều trị bệnh ở người đòi hỏi sự tích hợp của nhiều nguyên tắc sinh học, từ sinh học phân tử đến sinh học tế bào, sinh lý học, tiến hóa và sinh thái. â € ¢ Các nhà sinh học thường được kêu gọi tư vấn cho các cơ quan chính phủ về giải pháp cho các vấn đề quan trọng có yếu tố sinh học. â€¢ Sinh học ngày càng trở nên quan trọng trong việc tìm hiểu cách các sinh vật tương tác với nhau trong một thế giới đang thay đổi nhanh chóng. â€¢ Sinh học giúp chúng ta hiểu và trân trọng thế giới sống đa dạng. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is1 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Đặc điểm nào sau đây không phải là thuộc tính chung cho tất cả các sinh vật sống? Một. Chúng được tạo thành từ một tập hợp chung các thành phần hóa học, bao gồm các axit nucleic và axit amin cụ thể. b. Chúng chứa thông tin di truyền sử dụng một mã gần như phổ quát để xác định sự tập hợp các protein. c. Họ chia sẻ những điểm tương đồng về trình tự giữa các gen của họ. d. Chúng tồn tại trong các quần thể tiến hóa theo thời gian. đ. Chúng lấy năng lượng từ mặt trời trong một quá trình gọi là quang hợp. 2. Khi mô tả thứ bậc của cuộc sống, cách mô tả nào sau đây về các mối quan hệ là không chính xác? Một. Cơ quan là một cấu trúc bao gồm các loại tế bào và mô khác nhau. b. Một quần thể bao gồm tất cả các loài động vật khác nhau trong một loại môi trường cụ thể. c. Một hệ sinh thái bao gồm các cộng đồng khác nhau. d. Một mô bao gồm một loại tế bào cụ thể. đ. Một cộng đồng bao gồm các quần thể của các loài khác nhau. 3. Đặc điểm nào sau đây là đặc điểm của một giả thuyết tốt? Một. Đó là một tuyên bố của sự thật. b. Nó đủ tổng quát để giải thích nhiều kết quả thực nghiệm có thể xảy ra. c. Nó độc lập với bất kỳ quan sát

nào. d. Nó giải thích những điều không thể giải quyết được bằng thử nghiệm. đ. Nó có thể bị làm sai lệch bởi các thí nghiệm.â € ¢ Các nhà sinh học thường được kêu gọi tư vấn cho các cơ quan chính phủ về giải pháp cho các vấn đề quan trọng có yếu tố sinh học. â€¢ Sinh học ngày càng trở nên quan trọng trong việc tìm hiểu cách các sinh vật tương tác với nhau trong một thế giới đang thay đổi nhanh chóng. â€¢ Sinh học giúp chúng ta hiểu và trân trọng thế giới sống đa dạng. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is1 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Đặc điểm nào sau đây không phải là thuộc tính chung cho tất cả các sinh vật sống? Một. Chúng được tạo thành từ một tập hợp chung các thành phần hóa học, bao gồm các axit nucleic và axit amin cụ thể. b. Chúng chứa thông tin di truyền sử dụng một mã gần như phổ quát để xác định sự tập hợp các protein. c. Họ chia sẻ những điểm tương đồng về trình tự giữa các gen của họ. d. Chúng tồn tại trong các quần thể tiến hóa theo thời gian. đ. Chúng lấy năng lượng từ mặt trời trong một quá trình gọi là quang hợp. 2. Khi mô tả thứ bậc của cuộc sống, cách mô tả nào sau đây về các mối quan hệ là không chính xác? Một. Cơ quan là một cấu trúc bao gồm các loại tế bào và mô khác nhau. b. Một quần thể bao gồm tất cả các loài động vật khác nhau trong một loại môi trường cụ thể. c. Một hệ sinh thái bao gồm các cộng đồng khác nhau. d. Một mô bao gồm một loại tế bào cụ thể. đ. Một cộng đồng bao gồm các quần thể của các loài khác nhau. 3. Đặc điểm nào sau đây là đặc điểm của một giả thuyết tốt? Một. Đó là một tuyên bố của sự thật. b. Nó đủ tổng quát để giải thích nhiều kết quả thực nghiệm có thể xảy ra. c. Nó độc lập với bất kỳ quan sát nào. d. Nó giải thích những điều không thể giải quyết được bằng thử nghiệm. đ. Nó có thể bị làm sai lệch bởi các thí nghiệm.â € ¢ Các nhà sinh học thường được kêu gọi tư vấn cho các cơ quan chính phủ về giải pháp cho các vấn đề quan trọng có yếu tố sinh học. â€¢ Sinh học ngày càng trở nên quan trọng trong việc tìm hiểu cách các sinh vật tương tác với nhau trong một thế giới đang thay đổi nhanh chóng. â€¢ Sinh học giúp chúng ta hiểu và trân trọng thế giới sống đa dạng. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is1 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Đặc điểm nào sau đây không phải là thuộc tính chung cho tất cả các sinh vật sống? Một. Chúng được tạo thành từ một tập hợp chung các thành phần hóa học, bao gồm các axit nucleic và axit amin cụ thể. b. Chúng chứa thông tin di truyền sử dụng một mã gần như phổ quát để xác định sự tập hợp các protein. c. Họ chia sẻ những điểm tương đồng về trình tự giữa các gen của họ. d. Chúng tồn tại trong các quần thể tiến hóa theo thời gian. đ. Chúng lấy năng lượng từ mặt trời trong một quá trình gọi là quang hợp. 2. Khi mô tả thứ bậc của cuộc sống, cách mô tả nào sau đây về các mối quan hệ là không chính xác? Một. Cơ quan là một cấu trúc bao gồm các loại tế bào và mô khác nhau. b. Một quần thể bao gồm tất cả các loài động vật khác nhau trong một loại môi trường cụ thể. c. Một hệ sinh thái bao gồm các cộng đồng khác nhau. d. Một mô bao gồm một loại tế bào cụ thể. đ. Một cộng đồng bao gồm các quần thể của các loài khác nhau. 3. Đặc điểm nào sau đây là đặc điểm của một giả thuyết tốt? Một. Đó là một tuyên bố của sự thật. b. Nó đủ tổng quát để giải thích nhiều kết quả thực nghiệm có thể xảy ra. c. Nó độc lập với bất kỳ quan sát nào. d. Nó giải thích những điều không thể giải quyết được bằng thử nghiệm. đ. Nó có thể bị làm sai lệch bởi các thí nghiệm.Điều nào sau đây là đặc tính của một giả thuyết tốt? Một. Đó là một tuyên bố của sự thật. b. Nó đủ tổng quát để giải thích nhiều kết quả thực nghiệm có thể xảy ra. c. Nó độc lập với bất kỳ quan sát nào. d. Nó giải thích những điều không thể giải quyết được bằng thử nghiệm. đ. Nó có thể bị làm sai lệch bởi các thí nghiệm.Điều nào sau đây là đặc tính của một giả thuyết tốt? Một. Đó là một tuyên bố của sự thật. b. Nó đủ tổng quát để giải thích nhiều kết quả thực nghiệm có thể xảy ra. c. Nó độc lập với bất kỳ quan sát nào. d. Nó giải thích những điều không thể giải quyết được bằng thử nghiệm. đ. Nó có thể bị làm sai lệch bởi các thí nghiệm.

 4. Sự kiện nào sau đây là nguyên nhân trực tiếp nhất làm tăng lượng oxy trong bầu khí quyển Trái đất? Một. Sự nguội đi của hành tinh b. Nguồn gốc của sinh vật nhân thực c. Nguồn gốc của tế bào đa bào d. Nguồn gốc của quang hợp e. Nguồn gốc của sinh vật nhân sơ 5. Lý do nào sau đây phải sử dụng số liệu thống kê để đánh giá dữ liệu? Một. Nó cho phép bạn chứng minh rằng giả thuyết của bạn là đúng. b. Nó cho phép bạn loại trừ dữ liệu không phù hợp với giả thuyết của bạn. c. Nó làm cho nó có thể loại trừ giả thuyết không. d. Nó cho phép bạn dự đoán kết quả thử nghiệm. đ. Nó giải thích sự khác biệt trong các phép đo khoa học. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Tại sao trong khoa học việc thiết kế và thực hiện các thí nghiệm có khả năng làm sai lệch một giả thuyết lại quan trọng? 7. Ý nghĩa của việc ty thể và lục lạp chứa DNA quy định hình dạng và chức năng của chúng là gì? 8. Kết quả trong các thí nghiệm so sánh của Tiến sĩ

Hayes có nhiều biến đổi hơn so với kết quả từ các thí nghiệm được kiểm soát của ông. Bạn sẽ giải thích điều này như thế nào? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Các nhà sinh học hiện nay có thể tách gen khỏi sinh vật và giải mã DNA của chúng. Khi so sánh trình tự nucleotide từ cùng một gen ở các loài khác nhau, người ta phát hiện ra sự khác biệt. Làm thế nào bạn có thể sử dụng những dữ liệu đó để suy ra mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật trong so sánh của bạn? 10. Ty thể là các bào quan của tế bào có DNA riêng và sao chép độc lập với chính tế bào. Ở hầu hết các sinh vật, ty thể chỉ được di truyền từ mẹ. Dựa trên quan sát này, khi nào việc sử dụng DNA ty thể thay vì DNA hạt nhân để nghiên cứu mối quan hệ tiến hóa giữa các quần thể có lợi hay bất lợi? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống CHƯƠNG 2.1 Cấu trúc nguyên tử giải thích các tính chất của vật chất như thế nào? 2.2 Các nguyên tử liên kết với nhau như thế nào để tạo thành phân tử? 2.3 Nguyên tử thay đổi đối tác trong phản ứng hóa học như thế nào? 2.4 Điều gì khiến nước quan trọng đối với cuộc sống? // Những chiếc răng to lớn này BẠN LÀ NHỮNG GÌ BẠN ĂNâ€" và điều đó áp dụng cho răng" là sự sửa đổi của một câu nói nổi tiếng về hóa học cơ thể. Như chúng tôi đã chỉ ra ở Chương 1, các sinh vật sống được tạo thành từ cùng loại nguyên tử tạo nên vũ trụ vô tri. Một trong những nguyên tử này là oxy (O), là một phần của nước (H20). Oxy có hai biến thể xuất hiện tự nhiên gọi là đồng vị; chúng có cùng tính chất hóa học nhưng có trọng lượng khác nhau vì hạt nhân của chúng có số neutron khác nhau. Cả hai đồng vị của O đều được đưa vào cơ thể động vật tiêu thụ đồng vị trong nước và thức ăn. Bề mặt cứng của răng, được gọi là men răng, được tạo thành phần lớn từ canxi photphat, có công thức hóa học Ca3(P04)2. Canxi photphat có nhiều oxy và thành phần đồng vị của oxy trong men răng thay đổi tùy thuộc vào nơi động vật sống khi men răng được tạo ra. Khi nước bốc hơi từ đại dương, nó tạo thành những đám mây di chuyển vào đất liền và giải phóng mưa. Nước được tạo thành từ đồng vị nặng hơn của O thì nặng hơn và có xu hướng rơi dễ dàng hơn nước chứa đồng vị nhẹ hơn. Các khu vực trên thế giới gần đại dương hơn nhận được lượng mưa chứa nhiều nước nặng hơn các khu vực ở xa hơn và những khác biệt này được phản ánh trong cơ thể của các loài động vật sống ở những khu vực này. Đặc tính này đã được sử dụng để tiết lộ một sự thật đáng kinh ngạc về loài khủng long sống ở các lưu vực lớn phía tây nam Bắc Mỹ khoảng 150 triệu năm trước. Camarasaurus rất to, rất lớn - dài tới 75 feet và nặng tới 50 tấn. Đồng vị trong răng của Camarasaurus mang lại manh mối về hành vi của khủng long - 150 triệu năm sau khi loài cuối cùng biến mất. Henry Ficke từ Đại học Colorado đã phân tích các đồng vị oxy trong men của hóa thạch Camarasaurus và tìm thấy hai loại răng: Một số có hàm lượng oxy nặng đặc trưng của mưa và đá ở khu vực lưu vực. Nhưng đáng ngạc nhiên là những loài khác có tỷ lệ oxy nặng thấp hơn, cho thấy các loài động vật này đã sống ở độ cao cao hơn 300 km về phía tây. Điều này cho thấy lần đầu tiên khủng long di cư một chặng đường dài từ tây sang đông. Lý do cho sự di cư này là không rõ ràng. Camarasaurus ăn chế độ ăn dựa trên thực vật và có lẽ cuộc di cư nhằm mục đích tìm kiếm thức ăn. Sự sống hàng triệu năm trước cũng như ngày nay đều dựa trên hóa học. Cũng giống như khủng long, chúng ta ăn những gì chúng ta ăn - bao gồm cả răng. Thật vậy, các nhà sinh học chấp nhận rằng sự sống dựa trên hóa học và tuân theo các định luật phổ quát về hóa học và vật lý. Quan điểm vật lý hóa học này về sự sống là nền tảng chủ yếu của cuốn sách này và đã dẫn đến những tiến bộ to lớn trong khoa học sinh học.m Có thể sử dụng phân tích đồng vị của nước để phát hiện biến đổi khí hậu không? Xem câu trả lời ở trang 36.





22 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống Cấu trúc nguyên tử giải thích các tính chất của vật chất như thế nào? Mọi vật chất đều được cấu tạo từ các nguyên tử. Các nguyên tử rất nhỏ - hơn một nghìn tỷ (1012) trong số chúng có thể nằm ở đầu dấu chấm ở cuối câu này. Mỗi nguyên tử bao gồm một hạt nhân dày đặc, tích điện dương, xung quanh đó có một hoặc nhiều electron mang điện tích âm chuyển động (Hình 2.1). Hạt nhân chứa một hoặc nhiều proton tích điện dương và có thể chứa một hoặc nhiều neutron không mang điện. Nguyên tử và các hạt thành phần của chúng có thể tích và khối lượng, đó là đặc điểm của mọi vật chất. Khối lượng là thước đo lượng vật chất có mặt; khối lượng càng lớn thì lượng vật chất càng lớn. Khối lượng của proton đóng vai trò là đơn vị đo tiêu chuẩn gọi là dalton (được đặt theo tên của nhà hóa học người Anh John Dalton). Một proton hoặc neutron đơn lẻ có khối lượng khoảng 1 dalton (Da), bằng 1,7 x 10-24 gam (0,00000000000000000000000017 g), nhưng một electron thậm chí còn nhỏ hơn ở mức 9 x 10-28 g (0,0005 Da). Vì khối lượng của electron không đáng kể so với khối lượng của proton hoặc neutron nên sự đóng góp của electron vào khối lượng của nguyên tử thường có thể bị bỏ qua khi thực hiện các phép đo và tính toán. Tuy nhiên, chính các electron quyết định cách các nguyên tử sẽ kết hợp với các nguyên tử khác để tạo thành các liên kết ổn định. Mỗi proton có điện tích dương, được định nghĩa là +1 đơn vị điện tích. Một electron có điện tích âm bằng và ngược chiều với điện tích của proton (-1). Neutron, như tên gọi của nó, trung hòa về điện nên điện tích của nó bằng 0. Các điện tích khác nhau (+/-) thì hút nhau, trong khi các điện tích giống nhau (+/ +, -/ -) thì đẩy nhau. Nói chung, các nguyên tử trung hòa về điện vì số lượng electron trong nguyên tử bằng số lượng proton. Nguyên tố chỉ gồm một loại nguyên tử. Nguyên tố là chất tinh khiết chỉ chứa một loại nguyên tử. Nguyên tố hydro chỉ bao gồm các nguyên tử hydro; nguyên tố sắt chỉ bao gồm các nguyên tử sắt. Các nguyên tử của mỗi nguyên tố có những đặc điểm hoặc tính chất nhất định để phân biệt chúng với nguyên tử của các nguyên tố khác. Các tính chất vật lý và hóa học (phản ứng) này phụ thuộc vào số lượng hạt hạ nguyên tử mà nguyên tử chứa. Những tính chất như vậy bao gồm khối lượng và cách các nguyên

tử tương tác và liên kết với các nguyên tử khác. Có 94 nguyên tố trong tự nhiên và ít nhất 24 nguyên tố khác đã được tạo ra trong các phòng thí nghiệm vật lý. Khoảng 98 phần trăm khối lượng của mọi sinh vật sống chỉ bao gồm sáu nguyên tố: Carbon (ký hiệu C) Hydro (H) Nitơ (N) Oxy (O) Phốt pho (P) Lưu huỳnh (S) Vai trò sinh học của các nguyên tố này sẽ là mối quan tâm chính của chúng tôi trong cuốn sách này, nhưng các yếu tố khác cũng được tìm thấy trong các sinh vật sống. Ví dụ, natri và kali rất cần thiết cho chức năng thần kinh; canxi có thể hoạt động như một tín hiệu sinh học; iốt là thành phần của một loại hormone quan trọng; và magie liên kết với diệp lục ở thực vật.Mỗi nguyên tố có một số proton duy nhất. Một nguyên tố khác với các nguyên tố khác ở số proton trong hạt nhân của mỗi nguyên tử của nó; số proton Mỗi proton có khối lượng bằng 1 và mang điện tích dương Mỗi neutron có khối lượng bằng 1 và không mang điện. Mỗi electron có khối lượng không đáng kể và mang điện tích âm. Hạt nhân 2.1 Nguyên tử Helium Cách biểu diễn nguyên tử helium này được gọi là mô hình Bohr. Mặc dù hạt nhân chiếm gần như toàn bộ trọng lượng nguyên tử nhưng nó chỉ chiếm 1/10.000 thể tích nguyên tử. được chỉ định là số hiệu nguyên tử. Số nguyên tử này là duy nhất cho mỗi nguyên tố và không thay đổi. Số nguyên tử của helium là 2 và một nguyên tử helium luôn có hai proton; số nguyên tử oxy là 8 và một nguyên tử oxy luôn có 8 proton. Vì số lượng proton (và electron) quyết định cách thức hoạt động của một nguyên tố trong các phản ứng hóa học, nên có thể sắp xếp các nguyên tố trong bảng sao cho những nguyên tố có tính chất hóa học tương tự được nhóm lại với nhau. Đây là bảng tuần hoàn quen thuộc được minh họa trên Hình 2.2. 03^0 Chuyển đến Media Clip 2.1 Bài hát về các nguyên tố 0Yp3h4 Lifel 0e.com/mc2.1 Cùng với số lượng proton xác định, mọi nguyên tố ngoại trừ hydro đều có một hoặc nhiều neutron trong hạt nhân của nó. Số khối của nguyên tử là tổng số proton và neutron có trong hạt nhân của nó. Hạt nhân của nguyên tử cacbon chứa sáu proton và sáu neutron và có số khối là 12. Oxy có tám proton và tám neutron và có số khối là 16. Vì khối lượng của electron không đáng kể nên số khối về cơ bản là khối lượng của nguyên tử (xem bên dưới) tính bằng dalton. Theo quy ước, chúng ta thường in ký hiệu của một nguyên tố có số nguyên tử ở phía dưới bên trái và số khối ở phía trên bên trái, cả hai đều ngay trước ký hiệu. Do đó hydro, cacbon và oxy có thể được viết tương ứng là }H, 12C và g60. Số lượng neutron khác nhau giữa các đồng vị. Ở một số nguyên tố, số lượng neutron trong hạt nhân nguyên tử không phải lúc nào cũng giống nhau. Các đồng vị khác nhau của cùng một nguyên tố có cùng số proton nhưng khác nhau về số neutron, như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này. Nhiều nguyên tố có nhiều đồng vị. Nói chung, các đồng vị được hình thành khi các nguyên tử kết hợp và/hoặc giải phóng các hạt (phân rã). Các đồng vị của hydro dưới đây đều có tên đặc biệt, nhưng đồng vị của hầu hết các nguyên tố không có tên riêng biệt. Hydro Deuterium Tritium 1 proton 1 proton 1 proton 0 neutron 1 neutron 2 neutron000 khối lượng nguyên tử. được chỉ định là số hiệu nguyên tử. Số nguyên tử này là duy nhất cho mỗi nguyên tố và không thay đổi. Số nguyên tử của helium là 2 và một nguyên tử helium luôn có hai proton; số nguyên tử oxy là 8 và một nguyên tử oxy luôn có 8 proton. Vì số lượng proton (và electron) quyết định cách thức hoạt động của một nguyên tố trong các phản ứng hóa học, nên có thể sắp xếp các nguyên tố trong bảng sao cho những nguyên tố có tính chất hóa học tương tự được nhóm lại với nhau. Đây là bảng tuần hoàn quen thuộc được minh họa trên Hình 2.2. 03^0 Chuyển đến Media Clip 2.1 Bài hát về các nguyên tố 0Yp3h4 Lifel 0e.com/mc2.1 Cùng với số lượng proton xác định, mọi nguyên tố ngoại trừ hydro đều có một hoặc nhiều neutron trong hạt nhân của nó. Số khối của nguyên tử là tổng số proton và neutron có trong hạt nhân của nó. Hạt nhân của nguyên tử cacbon chứa sáu proton và sáu neutron và có số khối là 12. Oxy có tám proton và tám neutron và có số khối là 16. Vì khối lượng của electron không đáng kể nên số khối về cơ bản là khối lượng của nguyên tử (xem bên dưới) tính bằng dalton. Theo quy ước, chúng ta thường in ký hiệu của một nguyên tố có số nguyên tử ở phía dưới bên trái và số khối ở phía trên bên trái, cả hai đều ngay trước ký hiệu. Do đó hydro, cacbon và oxy có thể được viết tương ứng là }H, 12C và g60. Số lượng neutron khác nhau giữa các đồng vị. Ở một số nguyên tố, số lượng neutron trong hạt nhân nguyên tử không phải lúc nào cũng giống nhau. Các đồng vị khác nhau của cùng một nguyên tố có cùng số proton nhưng khác nhau về số neutron, như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này. Nhiều nguyên tố có nhiều đồng vị. Nói chung, các đồng vị được hình thành khi các nguyên tử kết hợp và/hoặc giải phóng các hạt (phân rã). Các đồng vị của hydro dưới đây đều có tên đặc biệt, nhưng đồng vị của hầu hết các nguyên tố không có tên riêng biệt. Hydro Deuterium Tritium 1 proton 1 proton 1 proton 0 neutron 1 neutron 2 neutron000 khối lượng nguyên tử. được chỉ định là số hiệu nguyên tử. Số nguyên tử này là duy nhất cho mỗi nguyên tố và không thay đổi. Số nguyên tử của helium là 2 và một nguyên

tử helium luôn có hai proton; số nguyên tử oxy là 8 và một nguyên tử oxy luôn có 8 proton. Vì số lượng proton (và electron) quyết định cách thức hoạt động của một nguyên tố trong các phản ứng hóa học, nên có thể sắp xếp các nguyên tố trong bảng sao cho những nguyên tố có tính chất hóa học tương tự được nhóm lại với nhau. Đây là bảng tuần hoàn quen thuộc được minh họa trên Hình 2.2. 03^0 Chuyển đến Media Clip 2.1 Bài hát về các nguyên tố 0Yp3h4 Lifel 0e.com/mc2.1 Cùng với số lượng proton xác định, mọi nguyên tố ngoại trừ hydro đều có một hoặc nhiều neutron trong hạt nhân của nó. Số khối của nguyên tử là tổng số proton và neutron có trong hạt nhân của nó. Hạt nhân của nguyên tử cacbon chứa sáu proton và sáu neutron và có số khối là 12. Oxy có tám proton và tám neutron và có số khối là 16. Vì khối lượng của electron không đáng kể nên số khối về cơ bản là khối lượng của nguyên tử (xem bên dưới) tính bằng dalton. Theo quy ước, chúng ta thường in ký hiệu của một nguyên tố có số nguyên tử ở phía dưới bên trái và số khối ở phía trên bên trái, cả hai đều ngay trước ký hiệu. Do đó hydro, cacbon và oxy có thể được viết tương ứng là }H, 12C và g60. Số lượng neutron khác nhau giữa các đồng vị. Ở một số nguyên tố, số lượng neutron trong hạt nhân nguyên tử không phải lúc nào cũng giống nhau. Các đồng vị khác nhau của cùng một nguyên tố có cùng số proton nhưng khác nhau về số neutron, như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này. Nhiều nguyên tố có nhiều đồng vị. Nói chung, các đồng vị được hình thành khi các nguyên tử kết hợp và/hoặc giải phóng các hạt (phân rã). Các đồng vị của hydro dưới đây đều có tên đặc biệt, nhưng đồng vị của hầu hết các nguyên tố không có tên riêng biệt. Hydro Deuterium Tritium 1 proton 1 proton 1 proton 0 neutron 1 neutron 2 neutronOxy có 8 proton và 8 neutron và có số khối là 16. Vì khối lượng của electron không đáng kể nên số khối về cơ bản là khối lượng của nguyên tử (xem bên dưới) tính bằng dalton. Theo quy ước, chúng ta thường in ký hiệu của một nguyên tố có số nguyên tử ở phía dưới bên trái và số khối ở phía trên bên trái, cả hai đều ngay trước ký hiệu. Do đó hydro, cacbon và oxy có thể được viết tương ứng là }H, 12C và g60. Số lượng neutron khác nhau giữa các đồng vị. Ở một số nguyên tố, số lượng neutron trong hạt nhân nguyên tử không phải lúc nào cũng giống nhau. Các đồng vị khác nhau của cùng một nguyên tố có cùng số proton nhưng khác nhau về số neutron, như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này. Nhiều nguyên tố có nhiều đồng vị. Nói chung, các đồng vị được hình thành khi các nguyên tử kết hợp và/hoặc giải phóng các hạt (phân rã). Các đồng vị của hydro dưới đây đều có tên đặc biệt, nhưng đồng vị của hầu hết các nguyên tố không có tên riêng biệt. Hydro Deuterium Tritium 1 proton 1 proton 1 proton 0 neutron 1 neutron 2 neutronOxy có 8 proton và 8 neutron và có số khối là 16. Vì khối lượng của electron không đáng kể nên số khối về cơ bản là khối lượng của nguyên tử (xem bên dưới) tính bằng dalton. Theo quy ước, chúng ta thường in ký hiệu của một nguyên tố có số nguyên tử ở phía dưới bên trái và số khối ở phía trên bên trái, cả hai đều ngay trước ký hiệu. Do đó hydro, cacbon và oxy có thể được viết tương ứng là }H, 12C và g60. Số lượng neutron khác nhau giữa các đồng vị. Ở một số nguyên tố, số lượng neutron trong hạt nhân nguyên tử không phải lúc nào cũng giống nhau. Các đồng vị khác nhau của cùng một nguyên tố có cùng số proton nhưng khác nhau về số neutron, như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này. Nhiều nguyên tố có nhiều đồng vị. Nói chung, các đồng vị được hình thành khi các nguyên tử kết hợp và/hoặc giải phóng các hạt (phân rã). Các đồng vị của hydro dưới đây đều có tên đặc biệt, nhưng đồng vị của hầu hết các nguyên tố không có tên riêng biệt. Hydro Deuterium Tritium 1 proton 1 proton 1 proton 0 neutron 1 neutron 2 neutron

2.1 Cấu trúc nguyên tử giải thích các tính chất của vật chất như thế nào? 23 2.2 Bảng tuần hoàn Bảng tuần hoàn nhóm các nguyên tố theo tính chất vật lý và hóa học của chúng. Các yếu tố 1-94 xuất hiện trong tự nhiên; các nguyên tố có số nguyên tử trên 94 được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Số nguyên tử (số proton) Ký hiệu hóa học (đối với helium) Trọng lượng nguyên tử 1 H 1 ,0079 Sáu nguyên tố được tô màu vàng chiếm 98% khối lượng của hầu hết các sinh vật sống. 3 Li 6.941 4 Be 9.012 r N Các nguyên tố trong cùng một cột dọc có tính chất tương tự nhau vì chúng có cùng số lượng. Các nguyên tố được đánh dấu màu cam hiện diện với số lượng nhỏ trong nhiều sinh vật. 5 B 10,81 '6 C 12,011 7 N 14,007 8 0 15,999 9 F 18,998 10 Ne 20,179 11 12 electron ở lớp vỏ ngoài cùng của chúng. L _ _ _ y â€” ir _ > 13 14 15 16 17 18 Na 22,990 Mg 24,305 1 i l Al 26,982 Si 28,086 P 30,974 S 32,06 Cl 35,453 Ar 39,948 19 20 21 22 23 1 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 K Ca Sc Ti \ / Cr Mn Fe Co Ni Cu Zn Ga Ge As Se Br Kr 39,098 40,08 44,956 47,88 50,942 i 51,996 54,938 55,847 58,933 58,69 63,546 65,38 69,72 72,59 74,922 78,96 7 9,909 83,80 37 38 39 40 41 ! 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 Rb Sr Y Zr Nb 1 Mo Tc Ru Rh Pd Ag Cd In Sn Sb Te 1 Xe 85.4778

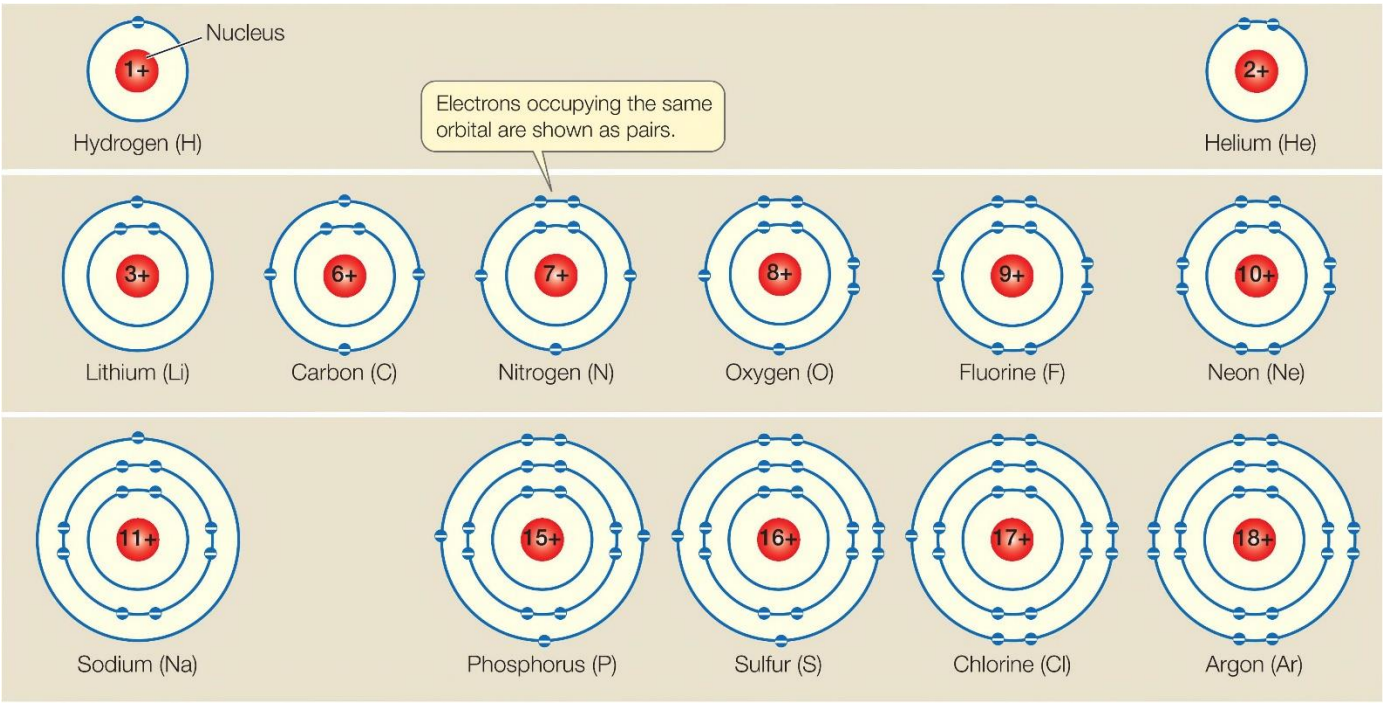
87.62 88.906 91.22 92.906 | 95,94 (99) 101,07 102,906 106,4 107,870 112,41 114,82 118,69 121,75 127,60 126,904 131,30 55 56 71 72 73 1 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 Cs Ba Lu Hf Ta | W Re Os lr Pt Au Hg TI Pb Bi Po Tại Rn 132,905 137,34 174,97 178,49 180,948i 183,85 186,207 190,2 192,2 195,08 196,967 200,59 204,37 207,19 208. 980 (209) (210) (222) 87 Fr (223) 88 Ra 226.025 103 Lr (260) 104 Rf (261) 105 ! Đb 1 (262); 106 Sg (266) 107 Bh (264) 108 Hs (269) 109 Mt (268) 110 Ds (269) trong Rg (272) 112 Cn (277) 113 114 (285) 115 (289) 116 117 118 (293) i i A A tk Khối lượng trong ngoặc đơn biểu thị các nguyên tố không ổn định, phân rã nhanh chóng để tạo thành các nguyên tố khác. Các nguyên tố không có ký hiệu hóa học vẫn chưa được đặt tên. Chuỗi Lanthanide Chuỗi Actinide 57 La 138,906 58 Ce 140,12 59 Pr 140,9077 60 Nd 144,24 61 Pm (145) 62 Sm 150,36 63 Eu 151,96 64 Gd 157,25 65 Tb 158,924 66 Dy 162,5 0 67 Ho 164,930 68 Er 167,26 69 Tm 168,934 70 Yb 173,04 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100 101 102 Ac Th Pa U Np Pu Am Cm Bk Cf Es Fm Md Không 227.028 232.038 231.0359 238.02 237.0482 (244) (243) (247) (247) (25 1) (252) (257) (258) (259) Ví dụ, các đồng vị tự nhiên của cacbon là 12C (sáu neutron trong hạt nhân), 13C (bảy neutron) và 14C (tám neutron). Lưu ý rằng cả ba (được gọi là "carbon-12", "carbon-13" và "carbon-14") đều có sáu proton, vì vậy chúng đều là carbon. Hầu hết các nguyên tử carbon là 12C, khoảng 1,1% là 13C và một phần rất nhỏ là 14C. Tất cả đều có khả năng phản ứng hóa học gần như giống nhau, đây là một đặc tính quan trọng để sử dụng chúng trong sinh học thực nghiệm và y học.Trọng lượng nguyên tử của một nguyên tố (hoặc khối lượng nguyên tử tương đối) tương đương với trung bình số khối của mẫu đại diện gồm các nguyên tử của nguyên tố đó, với tất cả các đồng vị theo tỷ lệ thường xuất hiện của chúng. Chính xác hơn, trọng lượng nguyên tử của một nguyên tố được định nghĩa là tỷ số giữa khối lượng trung bình trên mỗi nguyên tử của nguyên tố đó với 1/12 khối lượng của nguyên tử 12C. Bởi vì nó là một tỷ lệ nên trọng lượng nguyên tử là một đại lượng vật lý không thứ nguyên - nó không được biểu thị bằng đơn vị. Trọng lượng nguyên tử của hydro, có tính đến tất cả các đồng vị của nó và độ phổ biến điển hình của chúng, là 1,00794. Con số này là phân số vì nó là trung bình cộng khối lượng của tất cả các đồng vị. Định nghĩa này ngụ ý rằng trong bất kỳ mẫu nguyên tử hydro nào của một nguyên tố cụ thể được tìm thấy trên Trái đất, thành phần trung bình của các đồng vị sẽ không đổi. Nhưng như bạn đã thấy trong phần mở đầu của chương này, điều đó không nhất thiết phải như vậy. Một số nước có nhiều đồng vị nặng hơn. Vì vậy, các nhà hóa học hiện đang liệt kê trọng lượng nguyên tử theo các phạm vi, ví dụ: H: 1,00784-1,00811. Hầu hết các đồng vị đều ổn định. Nhưng một số, gọi là đồng vị phóng xạ, không ổn định và tự phát ra năng lượng dưới dạng bức xạ a (alpha), (3 (beta) hoặc y (gamma) từ hạt nhân nguyên tử. Nguyên tử ban đầu. Kiểu biến đổi khác nhau tùy thuộc vào đồng vị phóng xạ, nhưng một số dẫn đến số proton khác nhau, do đó nguyên tử ban đầu trở thành một nguyên tố khác.

24 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của cuộc sống Người bị trầm cảm Không bị trầm cảm 2.3 Gắn thẻ cho bộ não Trong những hình ảnh này từ người sống, một loại đường được dán nhãn phóng xạ được sử dụng để phát hiện sự khác biệt giữa hoạt động não của người bị trầm cảm (trái) và của người bị trầm cảm. không bị trầm cảm. Vùng não càng hoạt động tích cực thì càng hấp thụ nhiều đường hơn (được hiển thị bằng vùng màu cam). Não của người trầm cảm (trái) hoạt động ít hơn não của người không bị trầm cảm. Với các thiết bị nhạy cảm, các nhà khoa học có thể sử dụng bức xạ được giải phóng để phát hiện sự hiện diện của đồng vị phóng xạ. Ví dụ, nếu một con giun đất được cho ăn thức ăn có chứa đồng vị phóng xạ, đường đi của nó trong đất có thể được theo dõi bằng cách sử dụng một máy dò đơn giản gọi là máy đếm Geiger. Hầu hết các nguyên tử trong cơ thể sống được tổ chức thành các liên kết ổn định gọi là phân tử. Nếu một đồng vị phóng xạ được kết hợp vào một phân tử, nó hoạt động như một thẻ hoặc nhãn, cho phép nhà nghiên cứu hoặc bác sĩ theo dõi phân tử đó trong thí nghiệm hoặc trong cơ thể (Hình 2.3). Đồng vị phóng xạ cũng được sử dụng để xác định niên đại của hóa thạch, một ứng dụng được mô tả trong Phần 25.1. Mặc dù đồng vị phóng xạ rất hữu ích trong nghiên cứu và y học, nhưng ngay cả một lượng phóng xạ thấp mà chúng phát ra cũng có khả năng gây tổn hại cho các phân tử và tế bào. Tuy nhiên, những tác động tai hại này đôi khi được sử dụng để có lợi cho chúng ta; ví dụ, bức xạ từ 60Co (coban-60) được sử dụng trong y học để tiêu diệt tế bào ung thư. / \ Lớp vỏ thứ nhất: Hai electron gần hạt nhân nhất chuyển động theo quỹ đạo hình cầu s. \ _ y Lớp vỏ thứ hai: Lớp vỏ thứ hai chứa tối đa bốn quỹ đạo, một quỹ đạo s và ba quỹ đạo p. Mỗi quỹ đạo có thể chứa tối đa hai electron, tổng cộng là tám. Quỹ đạo đầu tiên cần điền là quỹ đạo 2s, tiếp theo là quỹ đạo p. v _ , _ _ _ y Hành vi của các electron quyết định liên kết hóa học và hình học Số lượng electron trong một nguyên tử quyết định

cách nó sẽ kết hợp với các nguyên tử khác. Các nhà sinh học quan tâm đến sự thay đổi hóa học diễn ra như thế nào trong tế bào sống. Khi xem xét các nguyên tử, người ta quan tâm chủ yếu đến các electron vì hành vi của các electron giải thích các phản ứng hóa học xảy ra như thế nào. Phản ứng hóa học làm thay đổi thành phần nguyên tử của các chất và do đó làm thay đổi tính chất của chúng. Phản ứng thường liên quan đến những thay đổi trong sự phân bố electron giữa các nguyên tử. Vị trí của một electron nhất định trong nguyên tử tại bất kỳ thời điểm nào là không thể xác định được. Chúng ta chỉ có thể mô tả một thể tích không gian bên trong nguyên tử nơi có khả năng có electron. Vùng không gian nơi electron được tìm thấy ít nhất 90% thời gian là quỹ đạo của electron. Các quỹ đạo có hình dạng và hướng đặc trưng, và một quỹ đạo nhất định có thể chứa tối đa hai electron (Hình 2.4). Do đó, bất kỳ nguyên tử nào lớn hơn helium (nguyên tử số 2) đều phải có các electron ở hai quỹ đạo trở lên. Khi chúng ta chuyển từ nguyên tử nhẹ hơn sang nguyên tử nặng hơn trong bảng tuần hoàn, các quỹ đạo được điền theo một trình tự cụ thể,trong một loạt những gì được gọi là lớp vỏ electron, hay mức năng lượng, xung quanh hạt nhân. • Lớp vỏ thứ nhất: Lớp vỏ electron trong cùng chỉ bao gồm một quỹ đạo, gọi là quỹ đạo s. Một nguyên tử hydro (1H) có một electron ở lớp vỏ thứ nhất; helium (2He) có hai. Nguyên tử của tất cả các nguyên tố khác đều có hai lớp vỏ trở lên để chứa quỹ đạo cho các electron bổ sung. • Lớp vỏ thứ hai: Lớp vỏ thứ hai chứa bốn quỹ đạo (một quỹ đạo s và ba quỹ đạo p) và do đó chứa tới 8 electron. Như mô tả trong hình 2.4, các quỹ đạo của s có dạng hình cầu, trong khi các quỹ đạo của p được định hướng vuông góc với nhau. Sự định hướng của các quỹ đạo này trong không gian góp phần tạo nên hình dạng ba chiều của các phân tử khi nguyên tử liên kết với các nguyên tử khác. • Lớp vỏ bổ sung: Các nguyên tố có nhiều hơn 10 electron thì có từ 3 lớp vỏ electron trở lên. Lớp vỏ càng xa hạt nhân thì mức năng lượng của electron chiếm giữ lớp vỏ đó càng cao. Chuyển đến Hoạt động 2.1 Quỹ đạo điện tử Lifel 0e.com/ac2. 1 y y o Is Orbital 2s Orbital 2.4 Vỏ electron và quỹ đạo Mỗi quỹ đạo chứa tối đa hai electron. Các quỹ đạo s có mức năng lượng thấp hơn và chứa đầy electron trước các quỹ đạo p. px Quỹ đạo / \ Hai electron tạo thành quỹ đạo trục x (px) hình quả tạ... A \ ...hai electron nữa điền vào quỹ đạo pv... v _ _ _ y l l Tất cả p quỹ đạo đầy a ; \ Sáu electron lấp đầy cả ba quỹ đạo p, v _ ' _ y x

2.1 Cấu trúc nguyên tử giải thích các tính chất của vật chất như thế nào? 25 Các nguyên tử trong cùng một cột có cùng số electron ở lớp ngoài cùng (hóa trị) và có tính chất hóa học tương tự nhau. 2.5 Lớp vỏ electron xác định khả năng phản ứng của nguyên tử Mỗi lớp vỏ có thể chứa một số lượng electron tối đa cụ thể. Đi ra khỏi hạt nhân, mỗi lớp vỏ phải được lấp đầy trước khi các electron có thể chiếm giữ lớp vỏ tiếp theo. Mức năng lượng của electron cao hơn ở lớp vỏ xa hạt nhân hơn. Một nguyên tử có các electron chưa ghép cặp ở lớp vỏ ngoài cùng có thể phản ứng (liên kết) với các nguyên tử khác. Lưu ý rằng các nguyên tử trong hình này được sắp xếp tương tự như sự sắp xếp của chúng trong bảng tuần hoàn. Lớp vỏ thứ nhất Lớp vỏ thứ hai Flo (F) Neon (Ne) Các quỹ đạo s được lấp đầy bởi các electron trước và các electron của chúng có mức năng lượng thấp nhất. Các lớp tiếp theo có số quỹ đạo khác nhau, nhưng lớp vỏ ngoài cùng thường chỉ chứa 8 electron. Trong bất kỳ nguyên tử nào, lớp vỏ electron ngoài cùng (vỏ hóa trị) xác định cách nguyên tử kết hợp với các nguyên tử khác - nghĩa là cách nguyên tử hoạt động về mặt hóa học. Khi lớp vỏ hóa trị có bốn quỹ đạo chứa tám electron, không có electron nào chưa ghép cặp và nguyên tử ổn định – nó ít có khả năng phản ứng nhất với các nguyên tử khác (Hình 2.5). Ví dụ về các nguyên tố ổn định về mặt hóa học là helium, neon và argon. Ngược lại, các nguyên tử có một hoặc nhiều electron chưa ghép cặp ở lớp vỏ ngoài có khả năng phản ứng với các nguyên tử khác. Các nguyên tử có các electron chưa ghép cặp (tức là các quỹ đạo được lấp đầy một phần) ở lớp vỏ ngoài cùng của chúng là không ổn định và sẽ trải qua các phản ứng để lấp đầy lớp vỏ ngoài cùng của chúng. Các nguyên tử phản ứng có thể đạt được sự ổn định bằng cách chia sẻ electron với các nguyên tử khác hoặc bằng cách mất hoặc thu thêm một hoặc nhiều electron. Trong cả hai trường hợp, các nguyên tử liên quan được liên kết với nhau thành các liên kết ổn định gọi là phân tử. Xu hướng của các nguyên tử hình thành các phân tử ổn định sao cho chúng có 8 electron ở lớp vỏ ngoài cùng được gọi là quy tắc bát tử. Nhiều nguyên tử trong các phân tử quan trọng về mặt sinh học – ví dụ như carbon (C) và nitơ (N) – tuân theo quy tắc này. Một ngoại lệ quan trọng là hydro (H), chất này đạt được độ ổn định khi có hai electron chiếm giữ lớp vỏ đơn của nó (chỉ gồm một s obitan). RECAP (2.1 Các sinh vật sống được cấu tạo từ cùng một tập hợp các nguyên tố hóa học như phần còn lại của vũ trụ. Một nguyên tử bao gồm một hạt nhân gồm các proton và neutron, và cấu hình đặc trưng của các electron trong quỹ đạo xung quanh hạt nhân. Cấu trúc này quyết định cấu trúc của

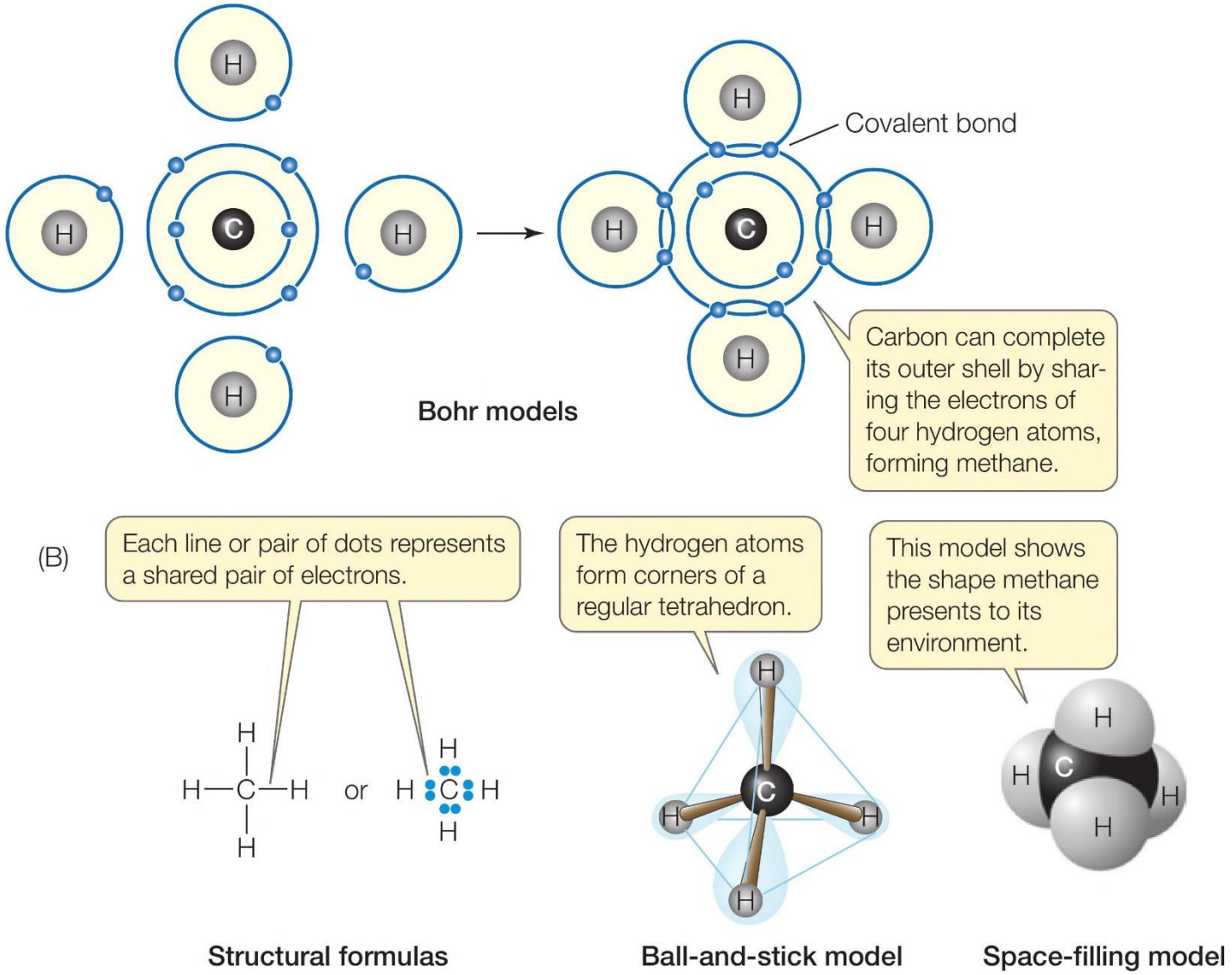
nguyên tử. 39;s tính chất hóa học. â€¢ Mô tả sự sắp xếp của proton, neutron và electron trong nguyên tử. Xem Hình 2.1 â€¢ Sử dụng bảng tuần hoàn để xác định một số điểm giống và khác nhau trong cấu trúc nguyên tử giữa oxy, carbon và helium. Cấu hình của lớp vỏ hóa trị ảnh hưởng như thế nào đến vị trí của một nguyên tố trong bảng tuần hoàn? Xem trang 23 và Hình 2.2, 2.5 â€¢ Liên kết giúp nguyên tử phản ứng đạt được sự ổn định như thế nào? Xem trang 2.25 và Hình 2.5 Chúng tôi đã giới thiệu từng người chơi ở giai đoạn sinh hóa – các nguyên tử. Chúng tôi đã chỉ ra số lượng electron chưa ghép cặp trong lớp vỏ hóa trị của nguyên tử thúc đẩy "cuộc tìm kiếm sự ổn định" của nó như thế nào. Tiếp theo, chúng tôi sẽ mô tả các loại liên kết hóa học khác nhau có thể dẫn đến sự ổn định - liên kết các nguyên tử lại với nhau thành cấu trúc phân tử với nhiều đặc tính khác nhau.



26 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống TAB LE2. 1 Liên kết hóa học và tương tác Tên Cơ sở của tương tác Cấu trúc Liên kết Năng lượng3 Liên kết cộng hóa trị Các cặp electron dùng chung H 0 – N–C– 50-110 Lực hút ion Lực hút của các điện tích trái dấu H 0 I omo II – Nâ€” H 0â€” Câ€” 1 H 3-7 Liên kết hydro Lực hút điện giữa nguyên tử H liên kết cộng hóa trị và nguyên tử có độ âm điện H | 5+ 5- | — N– H. 0=Câ€” 3-7 Tương tác kỵ nước Tương tác của các chất không phân cực khi có mặt các chất phân cực (đặc biệt là nước) OOOOOOOOOOOOOOOOOOOq Â° H H hk H % s I I \ Is sâ€” câ€” Câ€” H Câ€” C % S 1 1 /IIS Â°â€ž H H H H H Â° Â°ooooooooooooooooooooÂ° 1-2 tương tác van der Waals Tương tác giữa các electron của các chất không phân cực IIâ€” l-K XH 1 aNăng lượng liên kết là lượng năng lượng tính bằng kcal/mol cần thiết để tách hai nguyên tử liên kết hoặc tương tác trong điều kiện sinh lý. Làm thế nào để các nguyên tử liên kết với nhau để tạo thành phân tử? Liên kết hóa học là lực hấp dẫn liên kết hai nguyên tử với nhau trong phân tử. Có một số loại liên kết hóa học (Bảng 2.1). Trong phần này chúng ta sẽ bắt đầu với liên kết cộng hóa trị, liên kết mạnh là kết quả của việc dùng chung các electron. Tiếp theo chúng ta sẽ xem xét lực hút ion, hình thành khi một nguyên tử tăng hoặc giảm một hoặc nhiều electron để đạt được sự ổn định. Sau đó chúng ta sẽ xem xét các loại tương tác khác yếu hơn, bao gồm cả liên kết hydro. SfcS Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 2.1 WWW Sự hình thành liên kết hóa học Sa\P-7 Lifel 0e.com/at2. 1 Liên kết cộng hóa trị bao gồm các cặp electron dùng chung Liên kết cộng hóa trị hình thành khi hai nguyên tử đạt được số electron ổn định ở lớp vỏ ngoài cùng của chúng bằng cách dùng chung một hoặc nhiều cặp electron. Hãy xem xét hai nguyên tử hydro tiến đến gần nhau, mỗi nguyên tử có một electron chưa ghép cặp trong lớp vỏ đơn của nó (Hình 2.6). Khi các electron ghép đôi, một liên kết ổn định được hình thành và liên kết này liên kết hai nguyên tử hydro bằng liên kết cộng hóa trị, tạo thành phân tử H2. Hợp chất là chất tinh khiết được tạo thành từ hai hay nhiều

nguyên tố khác nhau liên kết với nhau theo một tỷ lệ cố định. Ký hiệu hóa học xác định các nguyên tố khác nhau trong một hợp chất và số chỉ số dưới cho biết có bao nhiêu nguyên tử của mỗi nguyên tố (ví dụ: H20 có hai nguyên tử hydro liên kết với một nguyên tử oxy). Mỗi hợp chất có trọng lượng phân tử (khối lượng phân tử tương đối) là tổng trọng lượng nguyên tử của tất cả các nguyên tử trong phân tử. Xét các nguyên tử Hydro (2 H) 2.6 Các electron được chia sẻ trong liên kết cộng hóa trị Hai nguyên tử hydro có thể kết hợp để tạo thành một phân tử hydro. Liên kết cộng hóa trị hình thành khi quỹ đạo electron của hai nguyên tử chồng lên nhau một cách ổn định về mặt năng lượng.

2.2 Các nguyên tử liên kết với nhau như thế nào để tạo thành phân tử? 27 2.7 Liên kết cộng hóa trị có thể tạo thành hợp chất (A) Mô hình Bohr thể hiện sự hình thành liên kết cộng hóa trị trong metan, có công thức phân tử là CH4. Các electron được thể hiện trong lớp vỏ xung quanh hạt nhân. (B) Ba cách khác để biểu diễn cấu trúc của metan. Mô hình bóng và mô hình lấp đầy không gian cho thấy sự định hướng không gian của các liên kết. Mô hình lấp đầy không gian cho biết hình dạng và bề mặt tổng thể của phân tử. Trong các chương tiếp theo, các quy ước khác nhau sẽ được sử dụng để mô tả các phân tử. Hãy nhớ rằng đây là những mô hình để minh họa một số tính chất nhất định, không phải là sự mô tả chính xác về cách thức các nguyên tử thực sự xuất hiện. (A) 1 C và 4 H Metan (CH4) trong bảng tuần hoàn trên Hình 2.2, tính được khối lượng phân tử của nước là 18,01. (Nhưng hãy nhớ rằng giá trị này đến từ trọng lượng nguyên tử trung bình của hydro và oxy; trọng lượng phân tử của nước nặng trong câu chuyện mở đầu của chúng ta cao hơn vì nó được hình thành từ các đồng vị nặng hơn.) Các phân tử tạo nên sinh vật sống có thể có trọng lượng phân tử là lên đến nửa tỷ, và có tất cả các liên kết cộng hóa trị. Liên kết cộng hóa trị được hình thành trong phân tử khí metan (CH4) như thế nào? Nguyên tử carbon có sáu electron: hai electron lấp đầy lớp vỏ bên trong của nó và bốn electron chưa ghép cặp di chuyển ở lớp vỏ ngoài. Bởi vì lớp vỏ ngoài của nó có thể chứa tới tám electron, nên carbon có thể chia sẻ electron với tối đa bốn nguyên tử khác - nó có thể tạo thành bốn liên kết cộng hóa trị (Hình 2.7 A). Khi một nguyên tử carbon phản ứng với bốn nguyên tử hydro, khí mêtan được hình thành. Nhờ sự chia sẻ electron, lớp vỏ ngoài của nguyên tử carbon metan hiện chứa đầy 8 electron, một cấu hình ổn định. Lớp vỏ ngoài của mỗi nguyên tử hydro cũng được lấp đầy. Bốn liên kết cộng hóa trị – bốn cặp electron dùng chung – giữ khí metan lại với nhau. Hình 2.7 B cho thấy một số cách khác nhau để biểu diễn cấu trúc phân tử của metan. Bảng 2.2 thể hiện khả năng liên kết cộng hóa trị của một số nguyên tố có ý nghĩa sinh học. SỨC MẠNH VÀ ỔN ĐỊNH Liên kết cộng hóa trị rất mạnh, nghĩa là cần rất nhiều năng lượng để phá vỡ chúng. Ở nhiệt độ nơi sự sống tồn tại, các liên kết cộng hóa trị của sinh học TABLE2.2I Khả năng liên kết cộng hóa trị của một số nguyên tố quan trọng về mặt sinh học Nguyên tố Số lượng liên kết cộng hóa trị thông thường Hydro (H) 1 Oxy (0) 2 Lưu huỳnh (S) 2 Nitơ (N) 3 Carbon (C) 4 Phân tử phốt pho (P) 5 khá ổn định, cũng như cấu trúc ba chiều của chúng. Tuy nhiên, sự ổn định này không loại trừ sự thay đổi, như chúng ta sẽ khám phá. ĐỊNH HƯỚNG Đối với một cặp nguyên tố nhất định - ví dụ, cacbon liên kết với hydro - độ dài của liên kết cộng hóa trị luôn bằng nhau. Và đối với một nguyên tử nhất định trong phân tử, góc của mỗi liên kết cộng hóa trị của nó so với các liên kết khác nhìn chung là như nhau. Điều này đúng bất kể loại phân tử lớn hơn chứa nguyên tử. Ví dụ,bốn quỹ đạo đầy xung quanh nguyên tử carbon trong metan luôn được phân bố trong không gian sao cho các nguyên tử hydro liên kết hướng vào các góc của một tứ diện đều, với carbon ở trung tâm (xem Hình 2.7B). Ngay cả khi carbon liên kết với bốn nguyên tử không phải hydro, sự định hướng ba chiều này ít nhiều vẫn được duy trì. Sự định hướng của các liên kết cộng hóa trị trong không gian mang lại cho các phân tử hình dạng ba chiều và hình dạng của các phân tử góp phần vào các chức năng sinh học của chúng, như chúng ta sẽ thấy trong Phần 3.1. Mặc dù hướng của các liên kết xung quanh mỗi nguyên tử khá ổn định nhưng hình dạng của các phân tử có thể thay đổi. Hãy coi một liên kết cộng hóa trị đơn lẻ như một trục mà hai nguyên tử cùng với các nguyên tử liên kết khác của chúng có thể quay xung quanh. Dicloetan



28 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống Hiện tượng này có ý nghĩa to lớn đối với các phân tử lớn tạo nên các mô sống. Trong các chuỗi nguyên tử dài (đặc biệt là cacbon) có thể quay tự do, có nhiều khả năng sắp xếp các nguyên tử trong chuỗi. Điều này cho phép các phân tử thay đổi cấu trúc của chúng, chẳng hạn như để phù hợp với các phân tử khác. NHIỀU LIÊN KẾT CỘNG HÓA TRỊ Hai nguyên tử có thể dùng chung nhiều cặp electron, tạo thành nhiều liên kết cộng hóa trị. Chúng có thể được biểu diễn bằng các đường kẻ giữa các ký hiệu hóa học của các nguyên tử liên kết: • Một liên kết đơn liên quan đến việc dùng chung một cặp electron (ví dụ: H – H hoặc C – H). • Liên kết đôi liên quan đến việc dùng chung bốn electron (hai cặp) (C=C). – Liên kết ba – sáu electron dùng chung – rất hiếm, nhưng có một liên kết trong khí nitơ (N=N), là thành phần chính của không khí chúng ta hít thở. Sự chia sẻ không bằng nhau của các điện tử Nếu hai nguyên tử của cùng một nguyên tố có liên kết cộng hóa trị thì sẽ có sự chia sẻ các cặp electron ở lớp ngoài cùng của chúng. Tuy nhiên, khi hai nguyên tử thuộc các nguyên tố khác nhau thì sự chia sẻ không nhất thiết phải bằng nhau. Một hạt nhân có thể tác dụng lực hút lên cặp electron lớn hơn hạt nhân kia, do đó cặp electron này có xu hướng ở gần nguyên tử đó hơn. Lực hấp dẫn mà hạt nhân nguyên tử tác dụng lên các electron trong liên kết cộng hóa trị được gọi là độ âm điện của nó. Độ âm điện của một nguyên tử phụ thuộc vào số lượng điện tích dương mà nó có (các nguyên tử có nhiều proton hơn thì dương hơn và do đó hấp dẫn các electron hơn) và vào khoảng cách giữa hạt nhân và các electron ở lớp vỏ ngoài (hóa trị) (các electron càng gần nhau). , lực hút âm điện càng lớn). Bảng 2.3 cho thấy độ âm điện (được tính toán để tạo ra số lượng không thứ nguyên) của một số nguyên tố quan trọng trong hệ thống sinh học. Nếu hai nguyên tử gần nhau về độ âm điện, chúng sẽ chia sẻ các electron bằng nhau trong cái gọi là liên kết cộng hóa trị không phân cực. Ví dụ, hai

nguyên tử oxy, mỗi nguyên tử có độ âm điện là 3,5, sẽ chia sẻ các electron như nhau. Hai nguyên tử hydro cũng vậy (mỗi nguyên tử có độ âm điện là 2,1). Nhưng khi hydro liên kết với oxy để tạo thành nước, các electron liên quan được chia sẻ không đồng đều; chúng có xu hướng ở gần nhân oxy hơn vì nó có độ âm điện lớn hơn. Khi các electron bị hút về hạt nhân này nhiều hơn hạt nhân kia thì kết quả là một liên kết cộng hóa trị có cực (Hình 2.8). Do sự chia sẻ electron không đồng đều này, đầu oxy của liên kết hydro-oxy có điện tích hơi âm (ký hiệu là 5” và được gọi là “delta âm”, nghĩa là một phần đơn vị điện tích), và đầu hydro có điện tích dương nhẹ (8+). Liên kết có tính phân cực vì các điện tích trái dấu này bị phân tách ở hai đầu hoặc hai cực của liên kết. Các điện tích một phần tạo ra từ liên kết cộng hóa trị có cực tạo ra các phân tử có cực hoặc vùng cực của các phân tử lớn.Mô hình Bohr cực Mô hình lấp đầy không gian Liên kết cộng hóa trị có cực Mô hình bóng và que Các cặp electron không chia sẻ Các electron dùng chung trong liên kết nước được chia sẻ không đồng đều vì chúng bị thu hút bởi hạt nhân của nguyên tử oxy hơn là với các nguyên tử hydro. 2.8 Liên kết cộng hóa trị của nước có tính phân cực Ba biểu diễn này đều minh họa liên kết cộng hóa trị có cực trong nước (H20). Khi các nguyên tử có độ âm điện khác nhau, chẳng hạn như oxy và hydro, tạo thành liên kết cộng hóa trị, các electron sẽ bị hút về hạt nhân này nhiều hơn hạt nhân kia. Một phân tử được giữ với nhau bằng liên kết cộng hóa trị có cực như vậy có điện tích một phần (5+ và 5~) ở các bề mặt khác nhau. Trong nước, các electron dùng chung bị dịch chuyển về phía hạt nhân nguyên tử oxy. liên kết trong các phân tử ảnh hưởng lớn đến sự tương tác giữa chúng với các phân tử phân cực khác. Nước (H2O) là một hợp chất phân cực và độ phân cực này có ảnh hưởng đáng kể đến tính chất vật lý và khả năng phản ứng hóa học của nó, như chúng ta sẽ thấy trong các chương sau. Lực hút ion hình thành bằng lực hút điện Khi một nguyên tử tương tác có độ âm điện lớn hơn nhiều so với nguyên tử kia thì có thể xảy ra sự chuyển giao hoàn toàn một hoặc nhiều electron. Hãy xem xét natri (độ âm điện 0,9) và clo (3,1). Nguyên tử natri chỉ có một electron ở lớp vỏ ngoài cùng; tình trạng này không ổn định. Một nguyên tử clo có bảy electron ở lớp vỏ ngoài cùng - một trạng thái không ổn định khác. Vì độ âm điện của clo lớn hơn rất nhiều so với natri nên bất kỳ electron nào liên quan đến liên kết sẽ có xu hướng chuyển hoàn toàn Một số nguyên tố độ âm điện Độ âm điện Oxy (0) 3,5 Clo (Cl) 3,1 Nitơ (N) 3,0 Carbon (C) 2,5 Phốt pho (P) 2,1 Hydro (H) 2,1 Natri (Na) 0,9 Kali (K) 0,8Nguyên tử natri chỉ có một electron ở lớp vỏ ngoài cùng; tình trạng này không ổn định. Một nguyên tử clo có bảy electron ở lớp vỏ ngoài cùng - một trạng thái không ổn định khác. Vì độ âm điện của clo lớn hơn rất nhiều so với natri nên bất kỳ electron nào liên quan đến liên kết sẽ có xu hướng chuyển hoàn toàn Một số nguyên tố độ âm điện Độ âm điện Oxy (0) 3,5 Clo (Cl) 3,1 Nitơ (N) 3,0 Carbon (C) 2,5 Phốt pho (P) 2,1 Hydro (H) 2,1 Natri (Na) 0,9 Kali (K) 0,8Nguyên tử natri chỉ có một electron ở lớp vỏ ngoài cùng; tình trạng này không ổn định. Một nguyên tử clo có bảy electron ở lớp vỏ ngoài cùng - một trạng thái không ổn định khác. Vì độ âm điện của clo lớn hơn rất nhiều so với natri nên bất kỳ electron nào liên quan đến liên kết sẽ có xu hướng chuyển hoàn toàn Một số nguyên tố độ âm điện Độ âm điện Oxy (0) 3,5 Clo (Cl) 3,1 Nitơ (N) 3,0 Carbon (C) 2,5 Phốt pho (P) 2,1 Hydro (H) 2,1 Natri (Na) 0,9 Kali (K) 0,8

2.2 Các nguyên tử liên kết với nhau như thế nào để tạo thành phân tử? 29 Clo “đánh cắp” một electron từ natri. Nguyên tử natri (Na) (1 1 proton, 1 1 electron) I Nguyên tử clo (Cl) (1 7 proton, 1 7 electron) Ion clorua (Cl) (1 7 proton, 1 8 electron) (j 'N Các nguyên tử lúc này là các ion tích điện. Cả hai đều có vỏ electron đầy đủ và do đó ổn định, v _ / 2.9 Sự hình thành các ion Natri và Clorua Khi một nguyên tử natri phản ứng với một nguyên tử clo, clo càng có độ âm điện lớn sẽ lấp đầy lớp vỏ ngoài cùng của nó bằng cách "đánh cắp" ;một electron từ natri.Khi làm như vậy, nguyên tử clo trở thành ion clorua tích điện âm (Cl-).Với một ít electron hơn, nguyên tử natri trở thành ion natri tích điện dương (Na+).từ lớp ngoài cùng của natri với lớp vỏ của clo (Hình 2.9). Phản ứng này giữa natri và clo làm cho các nguyên tử tạo thành ổn định hơn vì cả hai đều có 8 electron ghép đôi hoàn toàn ở lớp vỏ ngoài. Kết quả là có hai ion. Ion là những hạt tích điện hình thành khi nguyên tử tăng hoặc mất một hoặc nhiều electron: • Ion natri (Na+) trong ví dụ của chúng ta có đơn vị điện tích +1 vì nó có ít hơn một electron so với số proton. Lớp vỏ electron ngoài cùng của ion natri đầy, có 8 electron nên ion ổn định. Các ion tích điện dương được gọi là cation. • Ion clorua (Cl-) có điện tích -1 đơn vị vì nó có nhiều electron hơn số proton. Electron bổ sung này tạo cho Cl- lớp vỏ ngoài cùng ổn định có 8 electron. Các ion tích điện âm được gọi là anion. Một số nguyên tố có thể tạo thành các ion có nhiều điện tích bằng cách mất hoặc nhận nhiều hơn một electron. Ví dụ như Ca2+ (ion canxi, một nguyên tử canxi đã mất hai

electron) và Mg2+ (ion magie). Hai nguyên tố quan trọng về mặt sinh học, mỗi nguyên tố có thể tạo ra nhiều hơn một ion ổn định. Sắt tạo ra Fe2+ (ion sắt) và Fe3+ (ion sắt) và đồng tạo ra Cu+ (ion đồng) và Cu2+ (ion đồng). Các nhóm nguyên tử liên kết cộng hóa trị mang điện tích được gọi là các ion phức; ví dụ bao gồm NH4+ (ion amoni), S042- (ion sunfat) và P043- (ion photphat). Sau khi được hình thành, các ion thường ổn định và không bị mất hoặc thu thêm electron nữa. (" \ Lực hút ion giữa Na+ và Cl- giữ các ion lại với nhau trong tinh thể rắn. Ion clorua (Cl-) Ion natri (Na Khi NaCI hòa tan trong nước, anion clorua (-) hút cực 5+ của nước. . . ... và cation natri (+) hút cực 5 của nước. Các phân tử nước o ^natri clorua không hòa tan 2.10 Các phân tử nước bao quanh các ion Khi một chất rắn ion hòa tan trong nước, các phân tử nước có cực tập trung xung quanh các cation và anion, ngăn cản chúng tái liên kết. Lực hút ion là các liên kết được hình thành do lực hút điện giữa các ion mang điện tích trái dấu. Các ion có thể hình thành liên kết dẫn đến các hợp chất rắn ổn định, được gọi bằng thuật ngữ chung là muối.Ví dụ như natri clorua (NaCI) và kali photphat (K3P04). Trong natri clorua – quen thuộc với chúng ta như muối ăn – các cation và anion được liên kết với nhau bằng lực hút ion. Trong chất rắn, lực hút rất mạnh vì các ion ở gần nhau. Tuy nhiên, khi các ion phân tán trong nước, khoảng cách giữa chúng có thể lớn; sức mạnh của sự hấp dẫn do đó giảm đi rất nhiều. Trong điều kiện tế bào sống, lực hút ion yếu hơn liên kết cộng hóa trị không phân cực (xem Bảng 2.1). Không có gì ngạc nhiên khi các ion có thể tương tác với các phân tử phân cực vì cả hai đều mang điện tích. Sự tương tác này xảy ra khi một loại muối rắn như NaCI hòa tan trong nước. Các phân tử nước bao quanh các ion riêng lẻ, ngăn cách chúng (Hình 2.10). Các ion clorua tích điện âm hút các cực dương của phân tử nước, trong khi các ion natri tích điện dương hút các cực âm của phân tử nước. Tính chất đặc biệt này của nước (tính phân cực của nó) là một lý do khiến nó trở thành một dung môi sinh học tốt (xem Phần 2.4).

30 CHƯƠNG 2 Phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống Hai phân tử nước Hai phần của một phân tử lớn (hoặc hai phân tử lớn) 2.11 Liên kết hydro có thể hình thành giữa hoặc bên trong các phân tử (A) Liên kết hydro giữa hai phân tử là lực hút giữa các điện tích âm trên một phân tử và điện tích dương trên nguyên tử hydro của phân tử thứ hai. (B) Liên kết hydro có thể hình thành giữa các phần khác nhau của cùng một phân tử lớn. Liên kết hydro có thể hình thành bên trong hoặc giữa các phân tử có liên kết cộng hóa trị có cực. Trong nước lỏng, nguyên tử oxy tích điện âm (8~) của một phân tử nước bị hút bởi các nguyên tử hydro tích điện dương (8+) của phân tử nước khác (Hình 2.1 1 A)). Liên kết hình thành từ lực hút này được gọi là liên kết hydro. Ở phần sau của chương này, chúng ta sẽ thấy liên kết hydro giữa các phân tử nước đóng góp như thế nào vào nhiều đặc tính khiến nước trở nên quan trọng đối với hệ thống sống. Liên kết hydro không bị giới hạn ở các phân tử nước. Liên kết như vậy cũng có thể hình thành giữa một nguyên tử có độ âm điện mạnh trong một phân tử và một nguyên tử hydro có liên quan đến liên kết cộng hóa trị có cực trong một phân tử khác hoặc một phần khác của cùng phân tử (Hình 2.1 1 B). Liên kết hydro yếu hơn hầu hết các lực hút ion vì sự hình thành của nó là do điện tích một phần (8+ và 8~). Nó yếu hơn nhiều so với liên kết cộng hóa trị giữa nguyên tử hydro và nguyên tử oxy (xem Bảng 2.1). Mặc dù các liên kết hydro riêng lẻ yếu nhưng có thể có nhiều liên kết hydro trong một phân tử hoặc giữa hai phân tử. Trong những trường hợp này, các liên kết hydro với nhau có độ bền đáng kể và có thể ảnh hưởng lớn đến cấu trúc và tính chất của các chất. Ví dụ, liên kết hydro đóng vai trò quan trọng trong việc xác định và duy trì hình dạng ba chiều của các phân tử khổng lồ như DNA và protein (xem Phần 3.2). Tương tác kỵ nước tập hợp các phân tử không phân cực. Giống như các phân tử nước có thể tương tác với nhau thông qua liên kết hydro, bất kỳ phân tử nào có cực đều có thể tương tác với các phân tử phân cực khác thông qua lực hút yếu (5+ đến 8~) của liên kết hydro. Nếu một phân tử phân cực tương tác với nước theo cách này thì nó được gọi là phân tử ưa nước (“ưa nước”) (Hình 2.1 2A). Ngược lại, các phân tử không phân cực có xu hướng tương tác với các phân tử không phân cực khác. Ví dụ, carbon (độ âm điện 2.5) hình thành liên kết không phân cực với hydro (độ âm điện 2.1) và các phân tử chỉ chứa nguyên tử hydro và carbon - gọi là f Nước có cực. Các phân tử phân cực như hydro florua bị thu hút bởi nước. Các phân tử không phân cực bị thu hút lẫn nhau hơn là với nước. & \ ar & (A) Tính ưa nước (B) Tính kỵ nước 2.12 Tính ưa nước và tính kỵ nước (A) Các phân tử có liên kết cộng hóa trị có cực bị hút bởi nước có tính chất ưa nước. (B) Các phân tử có liên kết cộng hóa trị không phân cực có lực hút lẫn nhau lớn hơn so với nước (chúng kỵ nước). phân tử hydrocarbon - không phân cực.Trong nước, các phân tử này có xu hướng kết hợp với nhau hơn là với các phân tử nước phân cực. Do đó, các phân tử không phân cực được gọi là kỵ nước

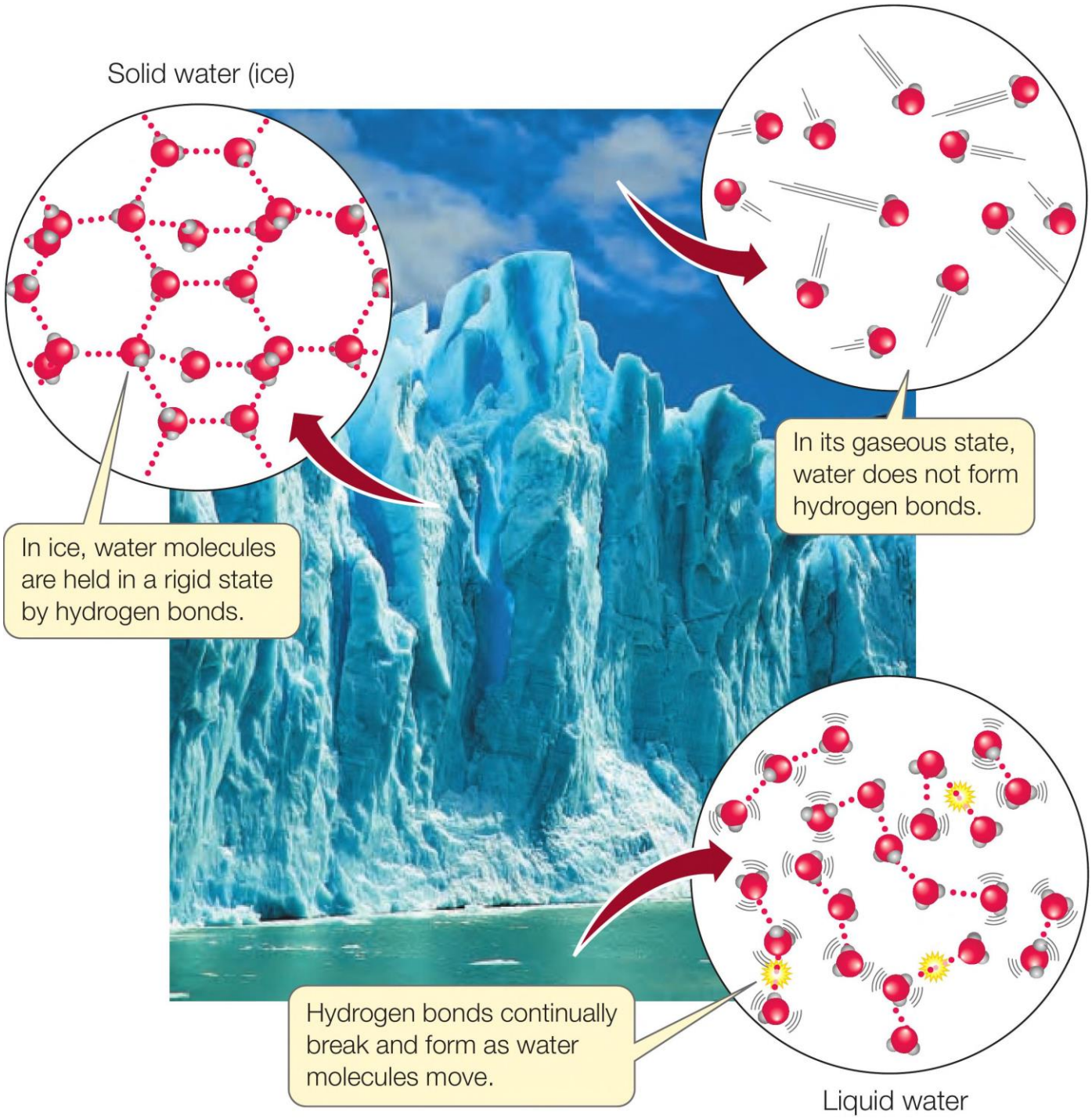
(“ghét nước”) và tương tác giữa chúng được gọi là tương tác kỵ nước (Hình 2.1 2B). Tất nhiên, chất kỵ nước không thực sự “ghét”; Nước; chúng có thể hình thành các tương tác yếu với nó, vì độ âm điện của cacbon và hydro không hoàn toàn giống nhau. Nhưng những tương tác này yếu hơn nhiều so với liên kết hydro giữa các phân tử nước (xem Bảng 2.1), do đó các chất không phân cực có xu hướng kết tụ lại. Lực van der Waals liên quan đến sự tiếp xúc giữa các nguyên tử. Tương tác giữa các chất không phân cực được tăng cường bởi lực van der Waals, xảy ra khi các nguyên tử của hai phân tử ở gần nhau. Những tương tác ngắn này là kết quả của những biến đổi ngẫu nhiên trong sự phân bố electron trong một phân tử, tạo ra sự phân bố điện tích trái dấu trong phân tử lân cận. Vì vậy sẽ có lực hấp dẫn yếu, tạm thời 8+ đến 8”. Mặc dù một tương tác van der Waals đơn lẻ diễn ra ngắn và yếu, nhưng tổng của nhiều tương tác như vậy trong toàn bộ khoảng thời gian của một phân tử lớn không phân cực có thể tạo ra lực hút đáng kể. Điều này rất quan trọng khi các vùng kỵ nước của các phân tử khác nhau như enzyme và cơ chất kết hợp với nhau (xem Chương 8). RECAP Một số nguyên tử hình thành liên kết cộng hóa trị mạnh với các nguyên tử khác bằng cách chia sẻ một hoặc nhiều cặp electron. Sự chia sẻ electron không đồng đều tạo ra sự phân cực. Các nguyên tử khác trở thành ion bằng cách mất hoặc thu thêm electron và chúng tương tác với các ion hoặc phân tử phân cực khác. » Tại sao liên kết cộng hóa trị lại mạnh hơn lực hút ion? Xem trang 26-29 và Bảng 2.1 – Làm thế nào mà sự thay đổi độ âm điện dẫn đến sự chia sẻ không đồng đều các electron trong các phân tử có cực? Xem trang. 28, Bảng 2.3 và Hình 2.8 â€¢ Liên kết hydro là gì và nó quan trọng như thế nào trong các hệ thống sinh học? Xem trang. 30 và Hình 2.11Mặc dù một tương tác van der Waals đơn lẻ diễn ra ngắn và yếu, nhưng tổng của nhiều tương tác như vậy trong toàn bộ khoảng thời gian của một phân tử lớn không phân cực có thể tạo ra lực hút đáng kể. Điều này rất quan trọng khi các vùng kỵ nước của các phân tử khác nhau như enzyme và cơ chất kết hợp với nhau (xem Chương 8). RECAP Một số nguyên tử hình thành liên kết cộng hóa trị mạnh với các nguyên tử khác bằng cách chia sẻ một hoặc nhiều cặp electron. Sự chia sẻ electron không đồng đều tạo ra sự phân cực. Các nguyên tử khác trở thành ion bằng cách mất hoặc thu thêm electron và chúng tương tác với các ion hoặc phân tử phân cực khác. » Tại sao liên kết cộng hóa trị lại mạnh hơn lực hút ion? Xem trang 26-29 và Bảng 2.1 – Làm thế nào mà sự thay đổi độ âm điện dẫn đến sự chia sẻ không đồng đều các electron trong các phân tử có cực? Xem trang. 28, Bảng 2.3 và Hình 2.8 â€¢ Liên kết hydro là gì và nó quan trọng như thế nào trong các hệ thống sinh học? Xem trang. 30 và Hình 2.11Mặc dù một tương tác van der Waals đơn lẻ diễn ra ngắn và yếu, nhưng tổng của nhiều tương tác như vậy trong toàn bộ khoảng thời gian của một phân tử lớn không phân cực có thể tạo ra lực hút đáng kể. Điều này rất quan trọng khi các vùng kỵ nước của các phân tử khác nhau như enzyme và cơ chất kết hợp với nhau (xem Chương 8). RECAP Một số nguyên tử hình thành liên kết cộng hóa trị mạnh với các nguyên tử khác bằng cách chia sẻ một hoặc nhiều cặp electron. Sự chia sẻ electron không đồng đều tạo ra sự phân cực. Các nguyên tử khác trở thành ion bằng cách mất hoặc thu thêm electron và chúng tương tác với các ion hoặc phân tử phân cực khác. » Tại sao liên kết cộng hóa trị lại mạnh hơn lực hút ion? Xem trang 26-29 và Bảng 2.1 – Làm thế nào mà sự thay đổi độ âm điện dẫn đến sự chia sẻ không đồng đều các electron trong các phân tử có cực? Xem trang. 28, Bảng 2.3 và Hình 2.8 â€¢ Liên kết hydro là gì và nó quan trọng như thế nào trong các hệ thống sinh học? Xem trang. 30 và Hình 2.11

2.3 How Do Atoms Change Partners in Chemical Reactions? 31 The bonding of atoms into molecules is not necessarily a permanent affair. The dynamic of life involves constant change, even at the molecular level. In the next section we will examine how molecules interact with one another â€” how they break up, how they find new partners, and what the consequences of those changes can be. How Do Atoms Change Partners in Chemical Reactions? A chemical reaction occurs when moving atoms collide with sufficient energy to combine or to change their bonding partners. Consider the combustion reaction that takes place in the flame of a propane stove. When propane (C3Hg) reacts with oxygen gas (02), the carbon atoms become bonded to oxygen atoms instead of hydrogen atoms, and the hydrogen atoms become bonded to oxygen instead of carbon (Figure 2.1 3). As the covalently bonded atoms change partners, the composition of the matter changes; propane and oxygen gas become carbon dioxide and water. This chemical reaction can be represented by the equation C3Hg + 5 02 â€” > 3 C02 + 4 H20 + Energy Reactants â€” > Products In this equation, the propane and oxygen are the reactants, and the carbon dioxide and water are the products. In fact, this is a special type of reaction called an oxidation-reduction reaction. Electrons and protons (i.e., hydrogen

atoms) are transferred from propane (the reducing agent) to oxygen (the oxidizing agent) to form water. You will see this kind of reaction involving electron/ proton transfer many times in later chapters. The products of a chemical reaction can have very different properties from the reactants. In the case shown in Figure 2.13, the reaction is complete: all the propane and oxygen are used up in forming the two products. The arrow symbolizes the direction of the chemical reaction. The numbers preceding the molecular formulas indicate how many molecules are used or produced. Note that in this and all other chemical reactions, matter is neither created nor destroyed. The total number of carbon atoms on the left side of the equation (3) equals the total number of carbon atoms on the right (3). In other words, the equation is balanced. However, there is another aspect of this reaction: the heat and light of the stove's flame reveal that the reaction between propane and oxygen releases a great deal of energy. Energy is defined as the capacity to do work, but in the context of chemical reactions, it can be thought of as the capacity for change. Chemical reactions do not create or destroy energy, but changes in the form of energy usually accompany chemical reactions. In the reaction between propane and oxygen, a large amount of heat energy is released. This energy was present in another form, called potential chemical energy, in the covalent bonds within the propane and oxygen gas molecules. Not all reactions release energy; indeed, many chemical reactions require that UO 0 1> w â– 40 ^31â€œ *8 + 5 02 -â–º 3 C02 + 4 H20 + Heat and light Propane V _ + Oxygen gas _ j Carbon dioxide v _ + Water + Energy _ j Reactants Products 2.13 Bonding Partners and Energy May Change in a Chemical Reaction One molecule of propane (a gas used for cooking) from this burner reacts with five molecules of oxygen gas to give three molecules of carbon dioxide and four molecules of water. This reaction releases energy in the form of heat and light. energy be supplied from the environment. Some of this energy is then stored as potential chemical energy in the bonds formed in the products. We will see in future chapters how reactions that release energy and reactions that require energy can be linked together. Many chemical reactions take place in living cells, and some of these have a lot in common with the oxidation-reduction reaction that happens in the combustion of propane. In cells, the reactants are different (they may be sugars or fats), and the reactions proceed by many intermediate steps that permit the released energy to be harvested and put to use by the cells. But the products are the same: carbon dioxide and water. We will discuss energy changes, oxidation-reduction reactions, and several other types of chemical reactions that are prevalent in living systems in Part Three of this book. RECAP In a chemical reaction, a set of reactants is converted to a set of products with different chemical compositions. This is accomplished by breaking old bonds and making new ones. A reaction may release energy or require its input. â€¢ Explain how a chemical equation is balanced. See p. 31 and Figure 2.13 â€¢ How can the form of energy change during a chemical reaction? See p.31 We will return to chemical reactions and how they occur in living systems in Part Three of this book. First, however, we will examine the unique properties of the substance in which most biochemical reactions take place: water.

32 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống Điều gì khiến nước quan trọng đối với sự sống? Cơ thể con người có hơn 70% trọng lượng là nước, không bao gồm các khoáng chất có trong xương. Nước là thành phần chủ yếu của hầu hết các sinh vật sống và hầu hết các phản ứng sinh hóa diễn ra trong môi trường nước hoặc nước này. Điều gì khiến nước trở nên quan trọng đến thế? Nước là một chất bất thường với những đặc tính khác thường. Trong điều kiện trên Trái đất, nước tồn tại ở các dạng rắn, lỏng và khí, tất cả đều có liên quan đến hệ thống sống. Nước cho phép các phản ứng hóa học xảy ra bên trong cơ thể sống và cần thiết cho sự hình thành các cấu trúc sinh học nhất định. Trong phần này chúng ta sẽ khám phá cấu trúc và sự tương tác của các phân tử nước làm cho nước trở nên thiết yếu cho sự sống như thế nào. Nước có cấu trúc độc đáo và tính chất đặc biệt. Phân tử H20 có những tính chất hóa học độc đáo. Như chúng ta đã biết, nước là phân tử phân cực có thể hình thành liên kết hydro. Bốn cặp electron ở lớp vỏ ngoài của nguyên tử oxy đẩy nhau, tạo cho phân tử nước có hình tứ diện: Cặp electron không liên kết Nước (hơi) khí 2.14 Liên kết hydro và tính chất của nước Liên kết hydro xảy ra giữa các phân tử của oxy. nước ở cả trạng thái lỏng và rắn. Băng có cấu trúc chặt chẽ hơn nhưng đậm đặc hơn nước lỏng, đó là lý do tại sao băng nổi. Nước tạo thành khí khi liên kết hydro của nó bị phá vỡ và các phân tử di chuyển xa nhau hơn. Những đặc điểm hóa học này giải thích một số tính chất thú vị của nước, chẳng hạn như khả năng nổi của băng, nhiệt độ nóng chảy và đóng băng của nước, khả năng lưu trữ nhiệt của nước, sự hình thành các giọt nước, khả năng của nước hòa tan nhiều chất và

không có khả năng hòa tan nhiều chất khác. NỀN BĂNG Ở trạng thái rắn của nước (nước đá), các phân tử nước riêng lẻ được giữ cố định bằng liên kết hydro. Mỗi phân tử được liên kết với bốn phân tử khác trong một cấu trúc tinh thể cứng nhắc (Hình 2.1 4). Mặc dù các phân tử được giữ cố định tại chỗ nhưng chúng vẫn cách xa nhau hơn so với khi ở trong nước lỏng, nơi các phân tử đang chuyển động. Nói cách khác, nước rắn nhẹ hơn nước lỏng, đó là lý do tại sao băng nổi. Hãy nghĩ đến những hậu quả sinh học nếu băng chìm trong nước. Ao sẽ đóng băng từ dưới lên, trở thành khối băng cứng vào mùa đông và giết chết hầu hết các sinh vật sống ở đó. Một khi toàn bộ ao đã đóng băng, nhiệt độ của nó có thể giảm xuống dưới điểm đóng băng của nước. Nhưng trên thực tế, băng trôi, tạo thành một lớp cách nhiệt trên mặt ao, đồng thời làm giảm lượng nhiệt truyền tới không khí lạnh phía trên. Do đó, cá, thực vật và các sinh vật khác trong ao không phải chịu nhiệt độ thấp hơn 0°C, điểm đóng băng của nước tinh khiết. Khả năng tan chảy, đóng băng và nhiệt So với nhiều chất khác có phân tử có kích thước tương tự, nước đá cần rất nhiều năng lượng nhiệt để tan chảy.Điều này là do có rất nhiều liên kết hydro phải bị phá vỡ để nước chuyển từ thể rắn sang thể lỏng. Trong quá trình ngược lại - đóng băng - một lượng lớn năng lượng được giải phóng ra môi trường. Đặc tính này của nước góp phần tạo nên sự ổn định đáng kinh ngạc của nhiệt độ ở các đại dương và các vùng nước lớn khác trong suốt cả năm. Sự thay đổi nhiệt độ của các vùng đất ven biển cũng được điều hòa bởi các khối nước lớn. Thật vậy, nước giúp giảm thiểu sự thay đổi nhiệt độ khí quyển trên khắp hành tinh. Khả năng điều tiết này là kết quả của khả năng sinh nhiệt cao của nước lỏng, do đó nhiệt dung riêng cao của nó. Nhiệt dung riêng của một chất là nhiệt lượng cần thiết để làm nóng 1 gam chất đó lên 1°C. Việc tăng nhiệt độ của nước lỏng cần một lượng nhiệt tương đối lớn vì phần lớn năng lượng nhiệt được sử dụng để phá vỡ các liên kết hydro giữ chất lỏng lại với nhau. So với các phân tử nhỏ khác ở dạng lỏng, nước có nhiệt dung riêng cao. Ví dụ, nước có nhiệt dung riêng gấp đôi rượu etylic.



2.4 Điều gì khiến nước quan trọng đối với cuộc sống? 33 Nước cũng có nhiệt hóa hơi cao, nghĩa là cần rất nhiều nhiệt để chuyển nước từ trạng thái lỏng sang trạng thái khí (quá trình bay hơi). Một lần nữa, phần lớn năng lượng nhiệt được sử dụng để phá vỡ nhiều liên kết hydro giữa các phân tử nước. Lượng nhiệt này phải được hấp thụ từ môi trường tiếp xúc với nước. Do đó, sự bay hơi có tác dụng làm mát môi trường - dù là một chiếc lá, một khu rừng hay toàn bộ khối đất. Hiệu ứng này giải thích tại sao mồ hôi làm mát cơ thể con người: khi mồ hôi bốc hơi khỏi da, nó sử dụng một phần nhiệt của cơ thể lân cận (Hình 2.1 5A). SỰ DUYỆT VỚI VÀ SỨC MẠNH BỀ MẶT Trong nước lỏng, các phân tử riêng lẻ có thể chuyển động. Các liên kết hydro giữa các phân tử liên tục hình thành và đứt gãy (xem Hình 2.14). Các nhà hóa học ước tính rằng điều này xảy ra khoảng một nghìn tỷ lần một phút đối với một phân tử nước, khiến nó trở thành một cấu trúc thực sự năng động. Tại bất kỳ thời điểm nào, một phân tử nước sẽ hình thành trung bình 3,4 liên kết hydro với các phân tử

nước khác. Những liên kết hydro này giải thích độ bền kết dính của nước ở dạng lỏng. Sức mạnh gắn kết, hay sự gắn kết này, được định nghĩa là khả năng của các phân tử nước chống lại sự tách rời nhau khi bị đặt dưới sức căng. Sức mạnh kết dính của nước cho phép các cột nước lỏng di chuyển từ rễ đến lá của cây cao. Khi nước bốc hơi từ lá, toàn bộ cột di chuyển lên trên theo lực hút của các phân tử ở phía trên (Hình 2.1 5 B). Bề mặt của nước lỏng tiếp xúc với không khí rất khó bị thủng vì các phân tử nước ở bề mặt được liên kết hydro với các phân tử nước khác bên dưới chúng. Sức căng bề mặt này của nước cho phép đồ đầy thùng chứa cao hơn vành một chút mà không bị tràn, và nó cho phép nhện đi lại trên mặt ao (Hình 2.1 5C). Các phản ứng của sự sống diễn ra trong dung dịch nước. Dung dịch được tạo ra khi một chất (chất tan) được hòa tan trong chất lỏng (dung môi). Nếu dung môi là nước thì dung dịch đó là dung dịch nước. Nhiều phân tử quan trọng trong hệ thống sinh học có tính phân cực và do đó hòa tan trong nước. Nhiều phản ứng sinh hóa quan trọng xảy ra trong dung dịch nước bên trong tế bào. Các nhà sinh học quan tâm đến các phản ứng sinh hóa trong tế bào cần xác định các chất phản ứng và sản phẩm cũng như xác định số lượng của chúng: • Phân tích định tính liên quan đến việc xác định các chất liên quan đến phản ứng hóa học. Ví dụ, phân tích định tính sẽ được sử dụng để nghiên cứu các bước liên quan và các sản phẩm được hình thành trong quá trình hô hấp, khi các hợp chất chứa cacbon bị phân hủy để giải phóng năng lượng trong các mô sống. â€¢ Phân tích định lượng đo nồng độ hoặc lượng chất. Ví dụ, một nhà hóa sinh sẽ sử dụng phân tích định lượng để đo lượng sản phẩm nhất định được hình thành trong phản ứng hóa học.Sau đây là phần giới thiệu ngắn gọn về một số thuật ngữ hóa học định lượng mà bạn sẽ thấy trong cuốn sách này. 2.15 Nước trong sinh học Ba đặc tính này của nước làm cho nước có lợi cho sinh vật. Cơ sở của tư duy định lượng trong hóa học và sinh học là khái niệm về nốt ruồi. Một mol là lượng chất (tính bằng gam) có giá trị bằng số lượng với trọng lượng phân tử của nó. Vậy một mol đường ăn (C12H22On) nặng khoảng 342 gam; một mol ion natri (Na+) nặng 23 gam; và 1 mol khí hidro (H2) nặng 2 gam. Phân tích định lượng không mang lại số lượng phân tử trực tiếp. Vì lượng chất có trong 1 mol liên quan trực tiếp đến trọng lượng phân tử của nó nên số lượng phân tử trong 1 mol là không đổi đối với mọi chất. Vậy 1 mol muối có số phân tử bằng 1 mol đường ăn. Số lượng phân tử không đổi này trong một nốt ruồi được gọi là số Avogadro và nó là 6,02 x 1023 phân tử trên mỗi mol. Các nhà hóa học làm việc với số mol chất (có thể cân trong phòng thí nghiệm) thay vì các phân tử thực tế, quá nhiều để có thể đếm được. Hãy xem xét 34,2 gam (chỉ hơn 1 ounce) đường ăn, C12H22Oir. Đây là 1/10 mol, hoặc như Avogadro nói, 6,02 x 1023 phân tử. Sự gắn kết: Sức mạnh kết dính của nước giúp nước chảy từ rễ đến lá trên cây.

34 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống Một nhà hóa học có thể hòa tan một mol đường (342 g) trong nước để tạo thành 1 lít dung dịch, biết rằng mol đường đó chứa 6,02 x 1023 phân tử đường riêng lẻ. Dung dịch này - 1 mol chất hòa tan trong nước thành 1 lít - được gọi là dung dịch 1 mol (1M). Khi bác sĩ tiêm một thể tích và nồng độ mol nhất định của thuốc vào máu bệnh nhân, người ta có thể tính toán sơ bộ về số lượng phân tử thuốc thực tế sẽ tương tác với tế bào của bệnh nhân. Nhiều phân tử hòa tan trong nước của các mô sống không tồn tại ở nồng độ gần 1 mol. Hầu hết đều nằm trong phạm vi micromol (phần triệu mol trên lít dung dịch; jliM) đến milimol (phần nghìn mol trên lít; mM). Một số, chẳng hạn như các phân tử hormone, thậm chí còn ít cô đặc hơn thế. Mặc dù các số mol này dường như cho thấy nồng độ rất thấp, hãy nhớ rằng ngay cả dung dịch 1 jliM cũng có 6,02 x 1017 phân tử chất tan trong một lít. Dung dịch nước có thể có tính axit hoặc bazơ. Khi một số chất hòa tan trong nước, chúng giải phóng các ion hydro (H+), thực ra là các proton đơn lẻ, tích điện dương. Các ion hydro có thể tương tác với các phân tử khác và thay đổi tính chất của chúng. Ví dụ, proton trong "mưa axit"; có thể gây hại cho cây trồng và có thể bạn đã từng trải qua tình trạng dư thừa ion hydro mà chúng ta gọi là "khó tiêu do axit". Ở đây chúng ta sẽ xem xét tính chất của axit (được định nghĩa là các chất giải phóng H+) và bazơ (được định nghĩa là các chất nhận H+). Chúng ta sẽ phân biệt giữa axit và bazơ mạnh và yếu, đồng thời cung cấp phương tiện định lượng để nêu nồng độ H+ trong dung dịch: thang đo pH. Các bazơ yếu bao gồm ion bicarbonate (HCOy), có thể nhận ion H+ và trở thành axit cacbonic (H2C03), và amoniac (NH3), có thể nhận H+ và trở thành ion amoni (NH4+). Các hợp chất sinh học có chứa – NH2 (nhóm amino) cũng là bazơ vì – NH2 nhận H+: – NH2 + H+ -> – PHẢN ỨNG NH3+ ACID-Bazơ CÓ THỂ thuận nghịch Khi hòa tan axit axetic trong nước, hai phản ứng xảy ra. Đầu tiên, axit axetic tạo thành các ion của nó: ch3cooh -> ch3coo- + H+ Sau đó, khi các ion được hình thành, một số trong số chúng lại tạo thành axit axetic: ch3coo- + H+ -> ch3cooh Cặp phản ứng này có thể thuận nghịch. Một phản ứng

thuận nghịch có thể diễn ra theo một trong hai hướng - từ trái sang phải hoặc từ phải sang trái - tùy thuộc vào nồng độ ban đầu tương đối của chất phản ứng và sản phẩm. Công thức của phản ứng thuận nghịch có thể được viết bằng mũi tên kép: ch3cooh ch3coo- + H+ Về mặt axit và bazơ, có hai loại phản ứng, tùy thuộc vào mức độ thuận nghịch: â€¢ Sự ion hóa của axit mạnh và bazơ trong nước hầu như không thể đảo ngược được. • Sự ion hóa các axit và bazơ yếu trong nước có phần thuận nghịch. Axit giải phóng H+ Khi thêm axit clohydric (HC1) vào nước, nó sẽ hòa tan,giải phóng các ion H+ và Cl-: HC1 -> H+ + ClVì nồng độ H+ tăng nên dung dịch có tính axit. Axit là chất có khả năng giải phóng ion H+ trong dung dịch. HC1 là một axit, cũng như H2S04 (axit sunfuric). Một phân tử axit sulfuric sẽ ion hóa để tạo ra hai H+ và một S042-. Các hợp chất sinh học có chứa – COOH (nhóm carboxyl) cũng là axit vì nhóm carboxyl ion hóa thành – COO-, giải phóng H+: â€”COOH -> —COO- + H+ Axit bị ion hóa hoàn toàn trong dung dịch, chẳng hạn như HC1 và H2S04 được gọi là axit mạnh. Tuy nhiên, không phải tất cả các axit đều ion hóa hoàn toàn trong nước. Ví dụ, nếu thêm axit axetic (CH3COOH) vào nước, một phần sẽ phân ly thành hai ion (CH3COO- và H+), nhưng một phần axit axetic ban đầu cũng sẽ vẫn còn. Vì phản ứng không hoàn toàn nên axit axetic là axit yếu. Bazơ chấp nhận H+ Bazơ là những chất có thể chấp nhận H+ trong dung dịch. Giống như axit, có bazơ mạnh và bazơ yếu. Nếu thêm NaOH (natri hydroxit) vào nước, nó sẽ hòa tan và ion hóa, giải phóng các ion OH- và Na+: NaOH -> Na+ + OH- Vì OH- hấp thụ H+ tạo thành nước nên dung dịch như vậy có tính bazơ. Phản ứng này đã kết thúc nên NaOH là bazơ mạnh. NƯỚC LÀ MỘT AXIT YẾU VÀ BAN YẾU Phân tử nước có xu hướng ion hóa nhẹ nhưng đáng kể thành ion hydroxit (OH-) và ion hydro (H+). Trên thực tế, có hai phân tử nước tham gia vào phản ứng này. Một trong hai phân tử "bắt" một ion hydro từ ion kia, tạo thành ion hydroxit và ion hydronium: Ion hydroxit Hydronium ion OH-, bazơ H30+, axit 2 H20 OH- + H30+ Ion hydronium thực chất là một ion hydro liên kết với nước phân tử. Để đơn giản, các nhà hóa sinh có xu hướng sử dụng cách biểu diễn đã được sửa đổi của quá trình ion hóa nước: H20 -> H+ + OHSự ion hóa nước rất quan trọng đối với mọi sinh vật sống. Thực tế này có vẻ đáng ngạc nhiên, vì chỉ có khoảng 1 phân tử nước trong 500 triệu phân tử bị ion hóa tại bất kỳ thời điểm nào. Nhưng điều này sẽ ít ngạc nhiên hơn nếu chúng ta tập trung vào lượng nước dồi dào trong các hệ thống sống và tính chất phản ứng của các ion H+ được tạo ra bởi quá trình ion hóa.có căn cứ mạnh và yếu. Nếu thêm NaOH (natri hydroxit) vào nước, nó sẽ hòa tan và ion hóa, giải phóng các ion OH- và Na+: NaOH -> Na+ + OH- Vì OH- hấp thụ H+ tạo thành nước nên dung dịch như vậy có tính bazơ. Phản ứng này đã kết thúc nên NaOH là bazơ mạnh. NƯỚC LÀ MỘT AXIT YẾU VÀ BAN YẾU Phân tử nước có xu hướng ion hóa nhẹ nhưng đáng kể thành ion hydroxit (OH-) và ion hydro (H+). Trên thực tế, có hai phân tử nước tham gia vào phản ứng này. Một trong hai phân tử "bắt" một ion hydro từ ion kia, tạo thành ion hydroxit và ion hydronium: Ion hydroxit Hydronium ion OH-, bazơ H30+, axit 2 H20 OH- + H30+ Ion hydronium thực chất là một ion hydro liên kết với nước phân tử. Để đơn giản, các nhà hóa sinh có xu hướng sử dụng cách biểu diễn đã được sửa đổi của quá trình ion hóa nước: H20 -> H+ + OHSự ion hóa nước rất quan trọng đối với mọi sinh vật sống. Thực tế này có vẻ đáng ngạc nhiên, vì chỉ có khoảng 1 phân tử nước trong 500 triệu phân tử bị ion hóa tại bất kỳ thời điểm nào. Nhưng điều này sẽ ít ngạc nhiên hơn nếu chúng ta tập trung vào lượng nước dồi dào trong các hệ thống sống và tính chất phản ứng của các ion H+ được tạo ra bởi quá trình ion hóa.có căn cứ mạnh và yếu. Nếu thêm NaOH (natri hydroxit) vào nước, nó sẽ hòa tan và ion hóa, giải phóng các ion OH- và Na+: NaOH -> Na+ + OH- Vì OH- hấp thụ H+ tạo thành nước nên dung dịch như vậy có tính bazơ. Phản ứng này đã kết thúc nên NaOH là bazơ mạnh. NƯỚC LÀ MỘT AXIT YẾU VÀ BAN YẾU Phân tử nước có xu hướng ion hóa nhẹ nhưng đáng kể thành ion hydroxit (OH-) và ion hydro (H+). Trên thực tế, có hai phân tử nước tham gia vào phản ứng này. Một trong hai phân tử "bắt" một ion hydro từ ion kia, tạo thành ion hydroxit và ion hydronium: Ion hydroxit Hydronium ion OH-, bazơ H30+, axit 2 H20 OH- + H30+ Ion hydronium thực chất là một ion hydro liên kết với nước phân tử. Để đơn giản, các nhà hóa sinh có xu hướng sử dụng cách biểu diễn đã được sửa đổi của quá trình ion hóa nước: H20 -> H+ + OHSự ion hóa nước rất quan trọng đối với mọi sinh vật sống. Thực tế này có vẻ đáng ngạc nhiên, vì chỉ có khoảng 1 phân tử nước trong 500 triệu phân tử bị ion hóa tại bất kỳ thời điểm nào. Nhưng điều này sẽ ít ngạc nhiên hơn nếu chúng ta tập trung vào lượng nước dồi dào trong các hệ thống sống và tính chất phản ứng của các ion H+ được tạo ra bởi quá trình ion hóa.

2.4 Điều gì khiến nước quan trọng đối với cuộc sống? 35 pH: Nồng độ ION HYDROGEN Như chúng ta đã thấy, các hợp chất có thể là axit hoặc bazơ, và do đó dung dịch có thể là axit hoặc bazơ. Chúng ta có thể đo mức độ axit hoặc bazơ của dung dịch bằng cách đo nồng độ H+ của nó tính bằng mol trên lít (nồng độ mol của nó; xem trang 34). Dưới đây là một số ví dụ: • Nước tinh khiết có nồng độ H+ là 10-7 M. – Dung dịch AIM HC1 có nồng độ H+ là 1 M (hãy nhớ rằng tất cả HC1 đều phân ly thành các ion của nó). â€¢ Dung dịch AIM NaOH có nồng độ H+ từ 10-14 M. Đây là một dãy số rất rộng để xử lý – hãy nghĩ về số thập phân! Làm việc với logarit của nồng độ H+ sẽ dễ dàng hơn vì logarit nén phạm vi này: ví dụ log10 của 100 là 2; và log10 của 0,01 là -2. Bởi vì hầu hết nồng độ H+ trong hệ thống sống đều nhỏ hơn 1 M nên giá trị log10 của chúng là âm. Để thuận tiện, chúng tôi chuyển đổi các số âm này thành số dương bằng cách sử dụng âm của logarit của nồng độ mol H+. Con số này được gọi là độ pH của dung dịch. Vì nồng độ H+ của nước tinh khiết là 10-7 M nên độ pH của nó là -log(10-7) = -(-7) hoặc 7. Logarit âm nhỏ hơn có nghĩa là số lớn hơn. Trong thực tế, độ pH thấp hơn có nghĩa là nồng độ H+ cao hơn hoặc độ axit cao hơn. Trong HC1 1 M, nồng độ H+ là 1 M nên độ pH là logarit âm của 1 (-log 10Â°) hoặc 0. Độ pH của NaOH 1 M là logarit âm của 10-14 hoặc 14. A dung dịch có độ pH nhỏ hơn 7 là dung dịch có tính axit - nó chứa nhiều ion H+ hơn ion OH-. Dung dịch có độ pH bằng 7 được gọi là dung dịch trung tính và dung dịch có giá trị pH lớn hơn 7 là dung dịch bazơ. Hình 2.16 thể hiện giá trị pH của một số chất thông dụng. Tại sao cuộc thảo luận về độ pH này lại có liên quan đến sinh học? Nhiều phản ứng liên quan đến việc chuyển ion hoặc nhóm tích điện từ phân tử này sang phân tử khác và sự hiện diện của các ion dương hoặc âm trong môi trường có thể ảnh hưởng lớn đến tốc độ của các phản ứng đó. Hơn nữa, độ pH có thể ảnh hưởng đến hình dạng của các phân tử. Nhiều phân tử quan trọng về mặt sinh học chứa các nhóm tích điện (ví dụ: – COO-) có thể tương tác với các vùng cực của nước và những tương tác này ảnh hưởng đến cách các phân tử đó gấp lại thành hình dạng ba chiều. Nếu các nhóm tích điện này kết hợp với H+ hoặc các ion khác trong môi trường của chúng để tạo thành các nhóm không tích điện (ví dụ – COOH, xem ở trên), thì chúng sẽ có xu hướng giảm tương tác với nước. Các nhóm không tích điện (kỵ nước) này có thể khiến phân tử gấp lại theo cách khác để chúng không còn tiếp xúc với môi trường nước. Do cấu trúc ba chiều của các phân tử sinh học ảnh hưởng lớn đến cách chúng hoạt động nên các sinh vật làm tất cả những gì có thể để giảm thiểu những thay đổi về độ pH của tế bào và mô. Một cách quan trọng để làm điều này là sử dụng bộ đệm. ĐỆM Việc duy trì hằng số bên trong - cân bằng nội môi - là dấu hiệu đặc trưng của mọi sinh vật sống và kéo dài đến độ pH.Nếu các phân tử sinh học mất hoặc thu được ion H+, tính chất của chúng có thể thay đổi, do đó làm đảo lộn cân bằng nội môi. Độ ổn định bên trong đạt được nhờ dung dịch đệm: dung dịch duy trì độ pH tương đối ổn định ngay cả khi thêm một lượng lớn axit hoặc bazơ. Cái này hoạt động ra sao? Giá trị pH 0 Axit pin 1 Axit dạ dày Nước chanh 2 Giấm, cola 3 Bia Cà chua 4 Nho Cà phê đen 5 Nước mưa 6 Nước tiểu người Nước cất 7 Máu người Nước biển 8 Baking soda 9 Sữa 10 magie Hộ gia đình 1 1 amoniac 12 Chất tẩy rửa lò 1 3 14 Nồng độ H+ (mol trên lít) 1 10-1 10-2 10-3 10-4 10-5 10-6 10-7 10-8 10-9 10-1Â° 10-11 10-12 Độ pH thấp cho thấy một axit mạnh. - Độ pH trung tính Sự thay đổi 1 đơn vị pH có nghĩa là nồng độ H+ thay đổi gấp 10 lần. 10-13 10-14 Độ pH cao cho thấy tính bazơ mạnh. 2.16 Giá trị pH của một số chất quen thuộc Dung dịch đệm là hỗn hợp của axit yếu và bazơ tương ứng của nó, hoặc bazơ yếu và axit tương ứng của nó. Ví dụ, axit yếu là axit cacbonic (H2C03) và bazơ tương ứng của nó là ion bicarbonate (HCOy). Nếu một axit khác được thêm vào dung dịch chứa hỗn hợp này (dung dịch đệm), không phải tất cả các ion H+ từ axit đều tồn tại trong dung dịch. Thay vào đó, nhiều chất trong số chúng kết hợp với các ion bicarbonate để tạo ra nhiều axit cacbonic hơn: hco3+h+^h2co3 Phản ứng này sử dụng hết một số ion H+ trong dung dịch và làm giảm tác dụng axit hóa của axit được thêm vào. Nếu thêm một bazơ vào thì phản ứng về cơ bản sẽ đảo ngược. Một số axit carbonic bị ion hóa để tạo ra các ion bicarbonate và nhiều H+ hơn, chống lại một số bazơ được thêm vào. Bằng cách này, chất đệm giảm thiểu ảnh hưởng của axit hoặc bazơ được thêm vào lên độ pH. Hệ thống đệm axit carbonic/bicarbonate có trong máu, nơi đóng vai trò quan trọng trong việc ngăn ngừa những thay đổi đáng kể về độ pH có thể phá vỡ khả năng vận chuyển oxy quan trọng đến các mô của máu. Một lượng axit hoặc bazơ nhất định gây ra sự thay đổi độ pH trong dung dịch đệm nhỏ hơn so với dung dịch không có đệm (Hình 2. 17). Bộ đệm minh họa một nguyên lý hóa học quan trọng của các phản ứng thuận nghịch, được gọi là định luật tác dụng khối. Bổ sung mộthoặc một bazơ yếu và axit tương ứng của nó. Ví dụ, axit yếu là axit cacbonic (H2C03) và bazơ tương ứng của nó là ion bicarbonate (HCOy). Nếu một axit khác được thêm vào dung dịch chứa hỗn hợp này (dung dịch đệm), không phải tất cả các ion H+ từ axit đều tồn tại

trong dung dịch. Thay vào đó, nhiều chất trong số chúng kết hợp với các ion bicarbonate để tạo ra nhiều axit cacbonic hơn: hco3+h+^h2co3 Phản ứng này sử dụng hết một số ion H+ trong dung dịch và làm giảm tác dụng axit hóa của axit được thêm vào. Nếu thêm một bazơ vào thì phản ứng về cơ bản sẽ đảo ngược. Một số axit carbonic bị ion hóa để tạo ra các ion bicarbonate và nhiều H+ hơn, chống lại một số bazơ được thêm vào. Bằng cách này, chất đệm giảm thiểu ảnh hưởng của axit hoặc bazơ được thêm vào lên độ pH. Hệ thống đệm axit carbonic/bicarbonate có trong máu, nơi đóng vai trò quan trọng trong việc ngăn ngừa những thay đổi đáng kể về độ pH có thể phá vỡ khả năng vận chuyển oxy quan trọng đến các mô của máu. Một lượng axit hoặc bazơ nhất định gây ra sự thay đổi độ pH trong dung dịch đệm nhỏ hơn so với dung dịch không có đệm (Hình 2. 17). Bộ đệm minh họa một nguyên lý hóa học quan trọng của các phản ứng thuận nghịch, được gọi là định luật tác dụng khối. Bổ sung mộthoặc một bazơ yếu và axit tương ứng của nó. Ví dụ, axit yếu là axit cacbonic (H2C03) và bazơ tương ứng của nó là ion bicarbonate (HCOy). Nếu một axit khác được thêm vào dung dịch chứa hỗn hợp này (dung dịch đệm), không phải tất cả các ion H+ từ axit đều tồn tại trong dung dịch. Thay vào đó, nhiều chất trong số chúng kết hợp với các ion bicarbonate để tạo ra nhiều axit cacbonic hơn: hco3+h+^h2co3 Phản ứng này sử dụng hết một số ion H+ trong dung dịch và làm giảm tác dụng axit hóa của axit được thêm vào. Nếu thêm một bazơ vào thì phản ứng về cơ bản sẽ đảo ngược. Một số axit carbonic bị ion hóa để tạo ra các ion bicarbonate và nhiều H+ hơn, chống lại một số bazơ được thêm vào. Bằng cách này, chất đệm giảm thiểu ảnh hưởng của axit hoặc bazơ được thêm vào lên độ pH. Hệ thống đệm axit carbonic/bicarbonate có trong máu, nơi đóng vai trò quan trọng trong việc ngăn ngừa những thay đổi đáng kể về độ pH có thể phá vỡ khả năng vận chuyển oxy quan trọng đến các mô của máu. Một lượng axit hoặc bazơ nhất định gây ra sự thay đổi độ pH trong dung dịch đệm nhỏ hơn so với dung dịch không có đệm (Hình 2. 17). Bộ đệm minh họa một nguyên lý hóa học quan trọng của các phản ứng thuận nghịch, được gọi là định luật tác dụng khối. Bổ sung một

 2.17 Chất đệm giảm thiểu sự thay đổi độ pH Khi thêm bazơ vào dung dịch, độ pH của dung dịch sẽ tăng. Nếu không có bộ đệm, sự thay đổi sẽ lớn và độ dốc của đồ thị pH rất dốc. Tuy nhiên, khi có vùng đệm, độ dốc trong phạm vi vùng đệm sẽ nông. chất phản ứng ở một phía của hệ thuận nghịch sẽ điều khiển phản ứng theo hướng sử dụng hết hợp chất đó. Trong trường hợp chất đệm, việc thêm axit sẽ thúc đẩy phản ứng theo một hướng; thêm một bazơ sẽ đẩy phản ứng theo chiều ngược lại. Chúng tôi sử dụng chất đệm để giảm bớt vấn đề khó tiêu thường gặp. Lớp niêm mạc dạ dày liên tục tiết ra axit clohydric, làm cho chất chứa trong dạ dày có tính axit. Nhưng axit dạ dày quá mức sẽ ức chế tiêu hóa và gây khó chịu. Chúng ta có thể giảm bớt sự khó chịu này bằng cách ăn một loại muối như NaHC03 (natri bicarbonate), hoạt động như một chất đệm. RECAP Axit (H+ cao) pH Cơ bản (H+ thấp) Lượng bazơ được thêm vào (đơn vị tùy ý) Hầu hết các hoạt động hóa học của sự sống xảy ra trong nước, nước có những đặc tính độc đáo khiến nó trở thành môi trường lý tưởng để hỗ trợ sự sống. Dung dịch nước có thể có tính axit hoặc bazơ, tùy thuộc vào nồng độ của các ion hydro. Tuy nhiên, tế bào và mô của sinh vật được đệm vì sự thay đổi độ pH có thể làm thay đổi tính chất của các phân tử sinh học. â€¢ Một số đặc tính quan trọng về mặt sinh học của nước phát sinh từ cấu trúc phân tử của nó là gì? Xem trang 32-33 và Hình 2.14 “Giải pháp là gì và tại sao chúng ta gọi nước là “phương tiện của sự sống”? Xem trang. 33 “Mối quan hệ giữa các ion hydro, axit và bazơ là gì? Giải thích tác dụng của thang đo pH. Xem trang 35 và Hình 2.16 Trong trường hợp không có chất đệm, độ pH sẽ tăng nhanh khi thêm bazơ vào, v _ ' _/ Cấu trúc dạng dây thừng. Hình dạng của chúng liên quan đến vai trò của các phân tử này trong tế bào sống. • Các phân tử được đặc trưng bởi một số tính chất hóa học xác định vai trò sinh học của chúng. Các nhà hóa học sử dụng thành phần nguyên tử, cấu trúc (hình dạng ba chiều), khả năng phản ứng và độ hòa tan để phân biệt mẫu nguyên chất của một phân tử với mẫu của phân tử khác. Sự hiện diện của một số nhóm nguyên tử nhất định có thể mang lại những đặc tính hóa học đặc biệt cho một phân tử. • Bộ đệm hoạt động như thế nào và tại sao bộ đệm lại quan trọng đối với hệ thống sống? Xem trang 35-36 và Hình 2.17 Giữa các phân tử nhỏ được thảo luận trong chương này và thế giới tế bào sống là các đại phân tử. Chúng ta sẽ thảo luận về những phân tử lớn hơn này - protein, lipid, carbohydrate và axit nucleic - trong hai chương tiếp theo. Tổng quan và xem trước Bây giờ chúng ta đã đề cập đến các đặc tính chính của nguyên tử và phân tử, hãy xem lại chúng và xem các đặc tính này liên quan như thế nào đến các phân tử chính của hệ thống sinh học. ™ Các phân tử có kích thước khác

nhau. Một số có kích thước nhỏ, chẳng hạn như khí hydro (H2) và khí metan (CH4). Những loại khác thì lớn hơn, chẳng hạn như phân tử đường ăn (C12H22On), có 45 nguyên tử.Còn những chất khác, đặc biệt là protein và axit nucleic, có kích thước khổng lồ, chứa hàng chục nghìn hoặc thậm chí hàng triệu nguyên tử. • Mỗi phân tử có thể có một hình dạng ba chiều cụ thể. Ví dụ, sự định hướng của các quỹ đạo liên kết xung quanh nguyên tử carbon làm cho phân tử metan (CH4) có hình dạng tứ diện đều (xem Hình 2.7B). Các phân tử lớn hơn có hình dạng phức tạp do số lượng và loại nguyên tử có mặt cũng như cách chúng liên kết với nhau. Một số phân tử lớn, chẳng hạn như protein hemoglobin (chất vận chuyển oxy trong tế bào hồng cầu), có hình dạng nhỏ gọn, giống quả bóng. Những loại khác, chẳng hạn như protein keratin tạo nên tóc, dài và mỏng. Phân tích đồng vị của nước có thể được sử dụng để phát hiện biến đổi khí hậu? TRẢ LỜI Nước bốc hơi ở những vùng ấm hơn ở vĩ độ nhiệt đới trên Trái đất và di chuyển về phía các cực mát hơn. Khi khối không khí di chuyển từ nơi ấm hơn đến nơi lạnh hơn, hơi nước sẽ ngưng tụ và thoát ra dưới dạng mưa. Các đồng vị nặng của H và O có xu hướng giảm khi kết tủa dễ dàng hơn so với các đồng vị nhẹ hơn, do đó khi hơi nước di chuyển về phía cực, nó trở nên giàu các đồng vị nhẹ hơn. Tỷ lệ đồng vị nặng và nhẹ đến được các cực phụ thuộc vào khí hậu - khí hậu càng lạnh thì tỷ lệ này càng thấp vì càng có nhiều nước kết tủa khi nó di chuyển về phía các cực, làm cạn kiệt nhiều đồng vị nặng hơn. Các phân tích về lõi băng vùng cực cho thấy tỷ lệ đồng vị nặng và nhẹ thay đổi theo thang thời gian địa chất. Điều này cho phép các nhà khoa học tái hiện lại biến đổi khí hậu trong quá khứ và liên hệ nó với các sinh vật hóa thạch sống vào thời điểm đó.làm cạn kiệt nhiều đồng vị nặng hơn. Các phân tích về lõi băng vùng cực cho thấy tỷ lệ đồng vị nặng và nhẹ thay đổi theo thang thời gian địa chất. Điều này cho phép các nhà khoa học tái hiện lại biến đổi khí hậu trong quá khứ và liên hệ nó với các sinh vật hóa thạch sống vào thời điểm đó.làm cạn kiệt nhiều đồng vị nặng hơn. Các phân tích về lõi băng vùng cực cho thấy tỷ lệ đồng vị nặng và nhẹ thay đổi theo thang thời gian địa chất. Điều này cho phép các nhà khoa học tái hiện lại biến đổi khí hậu trong quá khứ và liên hệ nó với các sinh vật hóa thạch sống vào thời điểm đó.

Tóm tắt chương 37 Cấu trúc nguyên tử giải thích các tính chất của vật chất như thế nào? ¢ Vật chất được cấu tạo từ các nguyên tử. Mỗi nguyên tử bao gồm một hạt nhân tích điện dương được tạo thành từ các proton và neutron, được bao quanh bởi các electron mang điện tích âm. Ôn lại Hình 2.1 â€¢ Số proton trong hạt nhân xác định một nguyên tố. Có rất nhiều nguyên tố trong vũ trụ, nhưng chỉ một số ít trong số đó tạo nên phần lớn các orqanism: C, H, O, P, N và S. Ôn lại Hình 2.2 â€¢ Các đồng vị của một nguyên tố khác nhau về số lượng nguyên tố. neutron. Đồng vị phóng xạ có tính phóng xạ, phát ra bức xạ khi chúng bị phá vỡ. • Các electron được phân bố trong các lớp vỏ electron, là những thể tích không gian được xác định bởi số lượng quỹ đạo cụ thể. Mỗi quỹ đạo chứa tối đa hai electron. Ôn lại Hình 2.4# 2.5# HOẠT ĐỘNG 2.1 â€¢ Khi mất, nhận hoặc chia sẻ electron để ổn định hơn, một nguyên tử có thể kết hợp với các nguyên tử khác để tạo thành phân tử. Làm thế nào để các nguyên tử liên kết với nhau để tạo thành phân tử? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 2.1 â€¢ Liên kết hóa học là lực hút liên kết hai nguyên tử với nhau trong một phân tử. Ôn lại Bảng 2.1 â€¢ Hợp chất là chất được tạo thành từ các phân tử có hai hoặc nhiều nguyên tử khác nhau liên kết với nhau theo một tỷ lệ cố định, chẳng hạn như nước (H20). – Liên kết cộng hóa trị là liên kết bền được hình thành khi hai nguyên tử có chung một hoặc nhiều cặp electron. Ôn lại hình 2.6 – Khi hai nguyên tử có độ âm điện không bằng nhau liên kết với nhau sẽ hình thành liên kết cộng hóa trị có cực. Hai đầu hoặc hai cực của liên kết có điện tích một phần (5+ hoặc 8"). Ôn lại Hình 2.8 – Ion là một vật tích điện hình thành khi một nguyên tử nhận hoặc mất đi một hoặc nhiều electron để tạo thành cấu hình electron ổn định hơn. Anion và cation lần lượt là các ion tích điện âm và dương. Các điện tích khác nhau thì hút nhau, các điện tích cùng loại thì đẩy nhau. - Lực hút ion xảy ra giữa các ion mang điện tích trái dấu. Lực hút ion mạnh trong chất rắn (muối) nhưng yếu đi khi các ion tách ra khỏi nhau trong dung dịch. Ôn lại Hình 2.9 â€¢ Liên kết hydro là lực hút điện yếu hình thành giữa nguyên tử hydro 5+ trong một phân tử và nguyên tử 8" nguyên tử trong một phân tử khác (hoặc trong một phần khác của cùng một phân tử lớn). Liên kết hydro có nhiều trong nước. Ôn lại Hình 2.11 â€¢ Các phân tử không phân cực tương tác rất ít với các phân tử phân cực, kể cả nước. Các phân tử không phân cực bị hút vào nhau bởi liên kết rất yếu gọi là lực van der Waals. @Làm thế nào để nguyên tử thay đổi đối tác trong phản ứng hóa học? • Trong các phản ứng hóa học, các nguyên tử kết hợp hoặc thay đổi các đối tác liên kết của chúng. Chất phản ứng được chuyển thành sản phẩm. • Một số phản ứng hóa học giải phóng năng lượng như một trong những sản phẩm của chúng; các phản ứng khác chỉ có thể xảy ra nếu năng lượng được

cung cấp cho chất phản ứng. â € ¢ Cả vật chất và năng lượng đều không được tạo ra hay bị phá hủy trong một phản ứng hóa học mà cả hai đều thay đổi dạng. Ôn lại Hình 2.13 â€¢ Một số phản ứng hóa học, đặc biệt trong sinh học, có tính thuận nghịch. Đó là,các sản phẩm được tạo thành có thể được chuyển đổi trở lại thành chất phản ứng. • Trong cơ thể sinh vật, các phản ứng hóa học diễn ra theo nhiều bước để năng lượng giải phóng có thể được thu thập cho các hoạt động của tế bào. Điều gì làm cho nước trở nên quan trọng đối với cuộc sống? "Cấu trúc phân tử của nước và khả năng hình thành liên kết hydro mang lại cho nó những đặc tính độc đáo có ý nghĩa quan trọng đối với sự sống. Ôn lại Hình 2.14 â€¢ Nhiệt dung riêng cao của nước có nghĩa là nước tăng hoặc giảm rất nhiều nhiệt khi nó thay đổi trạng thái. Nhiệt hóa hơi cao của nước đảm bảo làm mát hiệu quả khi nước bay hơi. "Sự gắn kết của các phân tử nước đề cập đến khả năng của chúng chống lại sự tách rời nhau. Liên kết hydro giữa các phân tử nước đóng vai trò thiết yếu trong tính chất này. - Dung dịch được tạo thành khi chất rắn (chất tan) hòa tan trong chất lỏng (dung môi). Nước là dung môi cực kỳ quan trọng đối với sự sống. 0EB Vào phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động Lifel 0e.com/is2

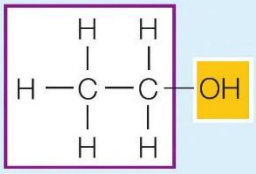
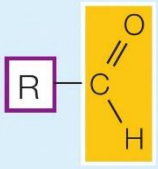
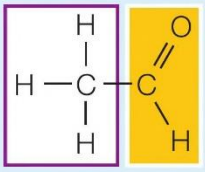
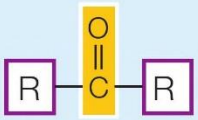
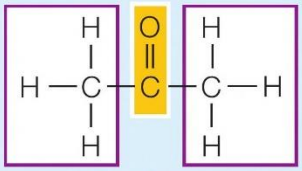
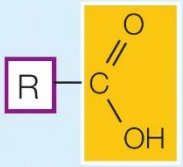
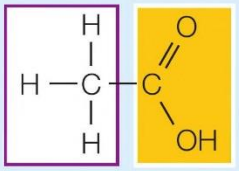
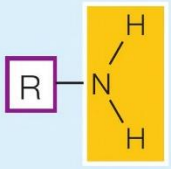
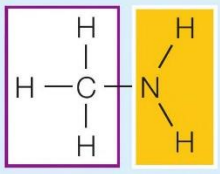
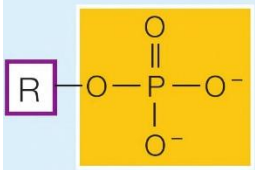
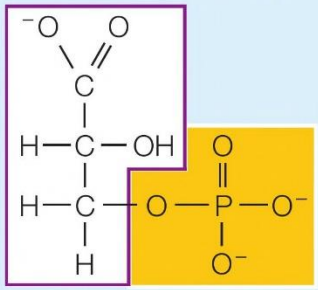
38 CHƯƠNG 2 Các phân tử nhỏ và tính chất hóa học của sự sống CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ 1. Số hiệu nguyên tử của một nguyên tố a. bằng số nơtron trong nguyên tử. b. bằng số proton trong nguyên tử. c. bằng số proton trừ đi số neutron. d. bằng số nơtron cộng với số proton. đ. phụ thuộc vào đồng vị. 2. Số khối của một nguyên tố a. bằng số nơtron trong nguyên tử. b. bằng số proton trong nguyên tử. c. bằng số electron trong nguyên tử. d. bằng số nơtron cộng với số proton. đ. phụ thuộc vào độ nhiều tương đối của các electron và neutron của nó. 3. Phát biểu nào sau đây về đồng vị của một nguyên tố là không đúng? Một. Tất cả chúng đều có cùng số nguyên tử. b. Chúng đều có cùng số proton. c. Chúng đều có cùng số nơtron. d. Chúng đều có cùng số electron. đ. Chúng đều có tính chất hóa học giống hệt nhau. 4. Phát biểu nào sau đây về liên kết cộng hóa trị là không đúng? Một. Liên kết cộng hóa trị mạnh hơn liên kết hydro. b. Liên kết cộng hóa trị có thể hình thành giữa các nguyên tử của cùng một nguyên tố. c. Chỉ có một liên kết cộng hóa trị duy nhất có thể hình thành giữa hai nguyên tử. d. Liên kết cộng hóa trị là kết quả của sự chia sẻ electron của hai nguyên tử. đ. Liên kết cộng hóa trị có thể hình thành giữa các nguyên tử của các nguyên tố khác nhau. 5. Phát biểu nào sau đây về nước là không đúng? Một. Nó giải phóng một lượng nhiệt lớn khi chuyển từ chất lỏng sang hơi. b. Dạng rắn của nó ít đậm đặc hơn dạng lỏng. c. Nó là dung môi hiệu quả nhất cho các phân tử phân cực. d. Nó thường là chất có nhiều nhất trong cơ thể sống. đ. Nó tham gia vào một số phản ứng hóa học quan trọng. 6. Phản ứng HC1 — > H+ + Cl trong dạ dày con người là một ví dụ về a. sự cắt đứt liên kết kỵ nước. b. sự hình thành liên kết hydro. c. độ pH của dạ dày tăng cao. d. sự hình thành các ion bằng cách phân ly axit. đ. sự hình thành liên kết cộng hóa trị có cực. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Sử dụng thông tin trong bảng tuần hoàn (Hình 2.2), hãy vẽ mô hình Bohr (xem Hình 2.5 và 2.7) của silicon dioxide, cho thấy các electron dùng chung trong liên kết cộng hóa trị. 8. So sánh liên kết cộng hóa trị giữa hai nguyên tử hydro với liên kết hydro giữa nguyên tử hydro và nguyên tử oxy, về các electron liên quan, vai trò phân cực và độ bền của liên kết. 9. Sử dụng bảng 2.2 và 2.3 để xác định từng cặp nguyên tử liên kết dưới đây: a. liên kết có cực hay không phân cực; b. nếu cực thì đầu nào là 5~; và C. liên kết là ưa nước hay kỵ nước. C-H C=0 O-P C-C PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Tắc kè là loài thằn lằn có khả năng leo trèo tuyệt vời. Tắc kè có thể trèo lên bề mặt kính và bám vào đó chỉ bằng một ngón chân. Giáo sư Kellar Autumn tại Đại học Lewis và Clark cùng các sinh viên và cộng tác viên của ông đã chỉ ra rằng mỗi ngón chân của tắc kè có hàng triệu sợi lông có kích thước micromet,và mỗi sợi tóc chia thành hàng trăm đầu 200 nanomet giúp tiếp xúc chặt chẽ với bề mặt. Các phép đo cẩn thận cho thấy rằng một triệu mẹo trong số này có thể dễ dàng hỗ trợ con vật, nhưng nó còn có nhiều hơn thế nữa. Các ngón chân bám tốt trên bề mặt ưa nước và kỵ nước. Việc uốn những sợi lông sẽ giúp tắc kè tách ra. Loại lực không cộng hóa trị nào có liên quan đến sự bám dính của tắc kè? 11. Bạn có cho rằng thành phần nguyên tố của vỏ Trái đất giống với thành phần nguyên tố của cơ thể con người không? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Protein, Carbohydrate và Lipid CHƯƠNG 3.1 Những loại phân tử nào đặc trưng cho sinh vật sống? 3.2 Cấu trúc hóa học và chức năng của protein là gì? 3.3 Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì? 3.4

Cấu trúc hóa học và chức năng của Lipid là gì? Tơ nhện đại phân tử phức tạp (màu tím) được kéo ra từ một tuyến bởi con nhện đen bóng, Castercantha. SPIDER WEB là một cấu trúc tuyệt vời. Nó không chỉ đẹp về mặt hình ảnh mà còn là một kỳ quan kiến trúc, là nhà của loài nhện, nơi giao phối và cách thức chúng kiếm thức ăn. Hãy nghĩ về một con ruồi có cơ hội tương tác với mạng nhện. Các sợi của mạng phải làm ruồi bay chậm lại nhưng không thể đứt nên cần giãn ra để tiêu tán năng lượng chuyển động của ruồi. Tuy nhiên, các sợi giữ ruồi không thể giãn quá nhiều. Chúng phải đủ mạnh để giữ mạng ở đúng vị trí và không để nó lung lay ngoài tầm kiểm soát. Sợi web mỏng hơn nhiều so với sợi tóc người, nhưng chúng cứng hơn thép gấp 5 lần và trong một số trường hợp còn đàn hồi hơn nylon. Các sợi cũng có thể dài; ví dụ, loài nhện vỏ cây Darwin tạo ra những sợi dây dài tới 25 mét. Tơ nhện bao gồm các biến thể của một loại phân tử lớn - một đại phân tử gọi là protein. Protein là các polyme: chuỗi dài gồm các đơn vị nhỏ hơn gọi là axit amin. Các protein trong tơ nhện có cấu trúc và thành phần axit amin đặc trưng tùy thuộc vào chức năng cụ thể của chúng. Protein trong các sợi mạng co giãn có các axit amin cho phép chúng cuộn thành hình xoắn ốc và những hình xoắn ốc này có thể trượt dọc theo nhau để thay đổi độ dài của sợi. Một loại tơ nhện khác là tơ kéo, ít co giãn hơn và được sử dụng để tạo thành đường viền của mạng, các nan hoa và dây sống của nhện. Protein trong những sợi chắc khỏe này được tạo thành từ các axit amin khiến protein gấp lại thành các tấm phẳng bằng bánh cóc, để các tấm song song có thể khớp với nhau như các khối Lego. Sự sắp xếp này làm cho các sợi này khó tách ra. Mối quan hệ giữa cấu trúc hóa học và chức năng sinh học là một chủ đề thường xuyên được nhắc đến trong hóa sinh, như bạn sẽ thấy trong chương này và các chương tiếp theo. Protein là một trong bốn loại phân tử lớn chính đặc trưng cho hệ thống sống. Những đại phân tử này, cũng bao gồm carbohydrate, lipid và axit nucleic, khác biệt đáng kể so với các phân tử nhỏ và ion được mô tả trong Chương 2. Đầu tiên – không có gì ngạc nhiên – chúng lớn hơn; khối lượng phân tử của một số axit nucleic đạt tới hàng tỷ dalton. Thứ hai, những phân tử này đều chứa các nguyên tử carbon và do đó thuộc về một nhóm được gọi là hợp chất hữu cơ. Thứ ba, các nguyên tử của các đại phân tử riêng lẻ được liên kết với nhau chủ yếu bằng liên kết cộng hóa trị, mang lại cho chúng sự ổn định về cấu trúc và hình dạng ba chiều đặc biệt. Những hình dạng đặc biệt này là nền tảng của nhiều chức năng của các đại phân tử,đặc biệt là các protein. m Kiến thức về cấu trúc protein của mạng nhện có thể áp dụng vào thực tế được không? Xem câu trả lời ở trang 59.



40 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid Những loại phân tử nào đặc trưng cho sinh vật sống? Bốn loại phân tử đặc trưng của sinh vật sống: protein, carbohydrate, lipid và axit nucleic. Ngoại trừ lipid, các phân tử sinh học này là các polyme (poly, "nhiều"; mer, "đơn vị") được tạo thành bằng liên kết cộng hóa trị của các phân tử nhỏ hơn gọi là monome. Mỗi loại phân tử sinh học được tạo thành từ các monome có cấu trúc hóa học tương tự nhau: • Protein được hình thành từ sự kết hợp khác nhau của 20 axit amin, tất cả đều có những điểm tương đồng về mặt hóa học. – Carbohydrate có thể tạo thành các phân tử khổng lồ bằng cách liên kết với nhau các monome đường có tính chất hóa học tương tự (monosacarit) để tạo thành polysacarit. • Axit nucleic được hình thành từ bốn loại monome nucleotide liên kết với nhau thành chuỗi dài. • Lipid cũng hình thành các cấu trúc lớn từ một tập hợp giới hạn các phân tử nhỏ hơn, nhưng trong trường hợp này, lực không cộng hóa trị duy trì sự tương tác giữa các monome lipid. Các polyme có trọng lượng phân tử trên 1.000 được coi là đại phân tử. Protein, carbohydrate và axit nucleic của hệ thống sống chắc chắn thuộc loại này. Mặc dù các cấu trúc lipid lớn không phải là polyme theo nghĩa chặt chẽ nhất, nhưng sẽ thuận tiện hơn khi coi chúng như một loại đại phân tử đặc biệt (xem Phần 3.4). Cách các đại phân tử hoạt động và tương tác với các phân tử khác phụ thuộc vào tính chất của các nhóm hóa học nhất định trong các đơn phân của chúng, các nhóm chức năng. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 3.1 HLEj/jyi! Đại phân tử SBffi Lifel 0e.com/at3. 1 Các nhóm chức mang lại những đặc tính cụ thể cho các phân tử sinh học Một số nhóm nhỏ nguyên tử, gọi là nhóm chức, thường xuất hiện trong các phân tử sinh học (Hình 3.1). Mỗi nhóm chức năng có những đặc tính hóa học cụ thể và khi nó được gắn vào một phân tử lớn hơn, nó sẽ mang lại những đặc tính đó cho phân tử lớn hơn. Một trong những tính chất này là tính phân cực. Nhìn vào cấu trúc trên Hình 3.1, bạn có thể xác định được nhóm chức nào có tính phân cực nhất không? (Gợi ý: hãy tìm các liên kết C – O, N – H và P – O.) Hành vi hóa học nhất quán của các nhóm chức giúp chúng ta hiểu được tính chất của các phân tử chứa chúng. Vì các đại phân tử có kích thước rất lớn nên chúng chứa nhiều nhóm chức khác nhau. Một protein lớn có thể chứa các nhóm chức kỵ nước, phân cực và tích điện, mỗi nhóm mang lại những đặc tính cụ thể khác nhau cho các vị trí cục bộ trên đại phân tử. Như chúng ta sẽ thấy, đôi khi những nhóm khác nhau này tương tác với nhau trong cùng một đại phân tử. Chúng giúp xác định hình dạng của đại phân tử cũng như cách nó tương tác với các đại phân tử khác và với các phân tử nhỏ hơn. Thuộc tính Cực. Liên kết hydro với nước để giúp hòa tan các phân tử. Cho phép liên kết với các phân tử khác bằng cách ngưng tụ. Nhóm C=0 rất dễ phản ứng. Quan trọng trong việc xây dựng các phân tử và trong các phản ứng giải phóng năng lượng.Nhóm C=0 rất quan trọng trong carbohydrate và trong các phản ứng năng lượng. Có tính axit. Ion hóa trong các mô sống để tạo thành – COO và H+. Tham gia vào phản ứng ngưng tụ bằng cách từ bỏ –OH. Một số axit cacboxylic quan trọng trong phản ứng giải phóng năng lượng. Nền tảng. Nhận H+ vào mô sống để tạo thành – NH3+. Tham gia phản ứng ngưng tụ bằng cách nhường H+. Có tính axit. Tham gia vào phản ứng ngưng tụ bằng cách từ bỏ –OH. Khi liên kết với một photphat khác, quá trình thủy phân sẽ giải phóng nhiều năng lượng. Bằng cách loại bỏ H, hai nhóm SH có thể phản ứng để tạo thành cầu nối disulfide, do đó ổn định cấu trúc protein. 3.1 Một số nhóm chức năng quan trọng đối với hệ thống sống Nổi bật ở đây là bảy nhóm chức năng thường được tìm thấy nhất trong các phân tử quan trọng về mặt sinh học. "R" là một nhóm hóa học thay đổi. Đi tới Hoạt động 3.1 Nhóm chức năng Lifel 0e.com/ac3. 1

Functional group	Class of compounds and an example
 Hydroxyl	Alcohols  Ethanol
 Aldehyde	Aldehydes  Acetaldehyde
 Keto	Ketones  Acetone
 Carboxyl	Carboxylic acids  Acetic acid
 Amino	Amines  Methylamine
 Phosphate	Organic phosphates  3-Phosphoglycerate
	Thiols

Những loại phân tử đặc trưng cho sinh vật sống? 41 3.1 (A) H H H H I I I I Hâ€” Câ€” Câ€” Câ€” Câ€” H I I I I H H H H Butan (B) H H V/H H /\ /\ H c=C H / \ H H c/s- Butene H / H \ â €” cr \ H Isobutane H H \ /H H\ /\ C=C H V XH H '^ \ H trans- Butene 3.2 Đồng phân Các đồng phân có cùng công thức hóa học, nhưng các nguyên tử được sắp xếp khác nhau. Các cặp đồng phân thường có tính chất hóa học khác nhau. Các đồng phân có sự sắp xếp khác nhau của cùng một nguyên tử Đồng phân là các phân tử có cùng công thức hóa học - cùng loại và số lượng nguyên tử - nhưng có các nguyên tử được sắp xếp khác nhau. (Tiền tố iso-, có nghĩa là //giống// được gặp trong nhiều thuật ngữ sinh học.) Trong số các loại đồng phân khác nhau, chúng ta sẽ xem xét ba loại: đồng phân cấu trúc, đồng phân cis-trans và đồng phân quang học. Các đồng phân cấu trúc khác nhau ở cách các nguyên tử của chúng liên kết với nhau. Hãy xem xét hai phân tử đơn giản, mỗi phân tử bao gồm bốn nguyên tử cacbon và mười nguyên tử hydro liên kết cộng hóa trị, cả hai đều có công thức C4H10. Những nguyên tử này có thể liên kết theo hai cách khác nhau, tạo ra các phân tử khác nhau (Hình 3. 2 A). Trong các phân tử sinh học, các đồng phân cis-trans thường liên quan đến liên kết đôi giữa hai nguyên tử cacbon, trong đó các nguyên tử cacbon có chung hai cặp electron. Khi hai liên kết còn lại của mỗi nguyên tử cacbon này là với hai nguyên tử hoặc nhóm nguyên tử khác nhau (ví dụ: nhóm hydro và nhóm metyl; Hình 3.2B), chúng có thể được định hướng ở cùng một phía hoặc các phía khác nhau của liên kết đôi. phân tử. Nếu các nguyên tử hoặc nhóm nguyên tử khác nhau nằm ở cùng một phía thì liên kết đôi được gọi là cis ; nếu chúng ở phía đối diện thì liên kết là trans. Những phân tử này có thể có những đặc tính rất khác nhau. Các đồng phân quang học xảy ra khi một nguyên tử cacbon có bốn nguyên tử hoặc nhóm nguyên tử khác nhau gắn vào nó. Mẫu này cho phép thực hiện hai cách khác nhau để tạo phần đính kèm, mỗi cách là hình ảnh phản chiếu của cách kia (Hình 3.2C). Nguyên tử cacbon như vậy được gọi là cacbon không đối xứng và hai phân tử tạo thành là các đồng phân quang học của nhau. Bạn có thể hình dung tay phải và tay trái của mình như các đồng phân quang học. Giống như một chiếc găng tay dành riêng cho một bàn tay cụ thể, một số phân tử sinh hóa có thể tương tác với một đồng phân quang học của hợp chất carbon thì không thể "Tit"; cái khác. Cấu trúc của các đại phân tử phản ánh chức năng của chúng. Bốn loại đại phân tử sinh học có mặt với tỷ lệ gần như giống nhau trong tất cả các sinh vật sống (Hình 3.3). Hơn nữa, một loại protein có chức năng nhất định trong cây táo có thể cũng có chức năng tương tự ở con người, bởi vì tính chất hóa học của protein giống nhau ở bất cứ nơi nào nó được tìm thấy. Sự thống nhất sinh hóa như vậy phản ánh sự tiến hóa của mọi sự sống từ một tổ tiên chung, từ nguồn gốc có sự biến đổi. Một lợi thế quan trọng của sự thống nhất sinh hóa là một số sinh vật có thể thu được nguyên liệu thô cần thiết bằng cách ăn các sinh vật khác. Khi bạn ăn một quả táo, các phân tử bạn hấp thụ bao gồm carbohydrate, lipid,và các protein có thể được chia nhỏ và xây dựng lại thành các loại phân tử mà con người cần. Mỗi loại đại phân tử thực hiện một hoặc nhiều chức năng như dự trữ năng lượng, hỗ trợ cấu trúc, xúc tác (tăng tốc phản ứng hóa học), vận chuyển các phân tử khác, điều hòa các phân tử khác, phòng thủ, di chuyển hoặc lưu trữ thông tin. Những vai trò này không nhất thiết phải độc quyền; ví dụ, cả carbohydrate và protein đều có thể đóng vai trò cấu trúc, hỗ trợ và bảo vệ các mô và cơ quan. Tuy nhiên, chỉ có axit nucleic chuyên lưu trữ và truyền thông tin. Các đại phân tử này hoạt động như vật liệu di truyền, mang những đặc điểm của cả loài và cá thể từ thế hệ này sang thế hệ khác. Chức năng của các đại phân tử có liên quan trực tiếp đến hình dạng ba chiều cũng như trình tự và tính chất hóa học của các đơn phân của chúng. Một số đại phân tử gấp lại thành các mô sống có 70% trọng lượng là nước. Mọi sinh vật sống đều chứa những tỷ lệ giống nhau của bốn loại đại phân tử. Các ion và phân tử nhỏ Carbohydrate (polysaccharides) Lipid 3.3 Các chất được tìm thấy trong các mô sống Các chất được trình bày ở đây tạo nên các thành phần phi khoáng chất của các mô sống (xương sẽ là một ví dụ về thành phần khoáng chất).

42 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid (A) Ngưng tụ Nước được loại bỏ trong quá trình ngưng tụ. y (B) Thủy phân HoO Nước được thêm vào trong quá trình thủy phân. monome. Nước phản ứng với các liên kết cộng hóa trị liên kết polyme với nhau. Đối với mỗi liên kết cộng hóa trị bị phá vỡ, một phân tử nước sẽ tách thành hai ion (H+ và OH-), mỗi ion trở thành một phần của một trong các sản phẩm (Hình 3.4B). Thủy phân giải phóng năng lượng. TÓM TẮT Bốn loại phân tử lớn giúp phân biệt các mô sống là protein, lipid, carbohydrate và axit nucleic. Hầu hết là polyme: chuỗi các monome liên kết. Các polyme rất lớn được gọi là đại phân tử. Các phân tử sinh học thực hiện nhiều chức năng duy trì sự sống. • Các nhóm chức ảnh hưởng như thế nào đến cấu trúc và chức năng của đại phân tử? (Hãy ghi nhớ câu hỏi này khi bạn đọc phần còn lại của

chương này.) Xem trang. 40 và Hình 3.1 â€¢ Sự khác biệt giữa các đồng phân cấu trúc, cis-trans và quang học là gì? Xem trang. 41 và Hình 3.2 â€¢ Làm thế nào để các monome liên kết với nhau để tạo thành polyme và làm thế nào để chúng phân hủy thành các monome một lần nữa? Xem trang. 42 và Hình 3.4 Liên kết cộng hóa trị giữa các monome bị phá vỡ. Bốn loại đại phân tử có thể được coi là nền tảng của sự sống. Chúng ta sẽ đề cập đến các đặc tính độc đáo của axit nucleic trong Chương 4. Phần còn lại của chương này sẽ mô tả cấu trúc và chức năng của protein, carbohydrate và lipid. 3.4 Ngưng tụ và thủy phân polyme (A) Phản ứng ngưng tụ liên kết các monome thành polyme và tạo ra nước. (B) Phản ứng thủy phân phá vỡ các polyme thành các monome riêng lẻ và tiêu thụ nước. dạng nhỏ gọn với các đặc điểm bề mặt khiến chúng hòa tan trong nước và có khả năng tương tác chặt chẽ với các phân tử khác. Một số protein và carbohydrate tạo thành các cấu trúc sợi dài (như cấu trúc có trong tóc hoặc tơ nhện) mang lại sức mạnh và độ cứng cho tế bào và mô. Các tập hợp protein dài và mỏng trong cơ có thể co lại, dẫn đến chuyển động. Hầu hết các đại phân tử được hình thành bằng cách ngưng tụ và bị phân hủy bằng quá trình thủy phân. Các polyme được hình thành từ các monome bằng một loạt các phản ứng ngưng tụ (đôi khi được gọi là phản ứng khử nước; cả hai thuật ngữ đều đề cập đến sự mất nước). Phản ứng ngưng tụ dẫn đến sự hình thành liên kết cộng hóa trị giữa các monome. Một phân tử nước được giải phóng cùng với mỗi liên kết cộng hóa trị được hình thành (Hình 3.4A). Các phản ứng ngưng tụ tạo ra các loại polyme khác nhau có chi tiết khác nhau, nhưng trong mọi trường hợp, polyme chỉ hình thành nếu các phân tử nước bị loại bỏ và năng lượng được bổ sung vào hệ thống. Trong các hệ thống sống, các phân tử giàu năng lượng cụ thể sẽ cung cấp năng lượng cần thiết. Ngược lại với phản ứng ngưng tụ là phản ứng thủy phân (hydro, "nước"; ly giải, "phá vỡ"). Phản ứng thủy phân dẫn đến sự phân hủy các polyme thành thành phần của chúng. Cấu trúc hóa học và chức năng của protein là gì? Protein có vai trò rất đa dạng.Trong hầu hết các chương của cuốn sách này, bạn sẽ nghiên cứu các ví dụ về các hàm mở rộng của chúng (Bảng 3.1). Trong số các chức năng của các đại phân tử được liệt kê trong Phần TABLE3.1 Protein và chức năng của chúng Loại Chức năng Enzyme Xúc tác (tăng tốc) các phản ứng sinh hóa Protein cấu trúc Cung cấp sự ổn định và chuyển động về mặt vật lý Protein phòng thủ Nhận biết và phản ứng với các chất không phải của chính nó (ví dụ: kháng thể) Protein tín hiệu Kiểm soát các quá trình sinh lý (ví dụ: hormone) Protein thụ thể Tiếp nhận và phản hồi các tín hiệu hóa học Màng Điều hòa sự di chuyển của các chất qua màng tế bào vận chuyển Protein dự trữ Lưu trữ axit amin để sử dụng sau Protein vận chuyển Liên kết và vận chuyển các chất trong cơ thể Protein điều hòa gen Xác định tốc độ biểu hiện của gen

3.2 Cấu trúc hóa học và chức năng của protein là gì? 43 3.1, chỉ có hai – lưu trữ năng lượng và lưu trữ thông tin – thường không được thực hiện bởi protein. Tất cả các protein đều là các polyme được tạo thành từ 20 axit amin với tỷ lệ và trình tự khác nhau. Protein có kích thước đa dạng, từ những loại nhỏ như insulin, có 51 axit amin và trọng lượng phân tử là 5.733, đến các phân tử lớn như protein cơ Titin, với 26.926 axit amin và trọng lượng phân tử là 2.993.451. Protein bao gồm một hoặc nhiều chuỗi polypeptide - các polyme không phân nhánh (tuyến tính) của các axit amin liên kết cộng hóa trị. Sự biến đổi trình tự các axit amin trong chuỗi polypeptide cho phép tạo nên sự đa dạng về cấu trúc và chức năng của protein. Mỗi chuỗi gấp lại thành một hình dạng ba chiều cụ thể được xác định bởi trình tự axit amin có trong chuỗi. Axit amin là đơn vị cấu tạo của protein. Mỗi axit amin có cả nhóm chức carboxyl và nhóm chức năng amino (xem Hình 3.1) gắn với cùng một nguyên tử carbon, được gọi là carbon a (alpha). Cùng gắn liền với nguyên tử cacbon là một nguyên tử hydro và một chuỗi bên, hay nhóm R, được ký hiệu bằng chữ R. Carbon không đối xứng vì nó được liên kết với bốn nguyên tử hoặc nhóm nguyên tử khác nhau. Do đó, axit amin có thể tồn tại dưới dạng đồng phân quang học gọi là axit D-amino và axit L-amino, d và l là tên viết tắt của các thuật ngữ Latin cho phải (dextro) và trái (levo). Chỉ các axit L-amino (với cấu hình được trình bày ở trên) thường được tìm thấy trong protein của hầu hết các sinh vật và sự hiện diện của chúng là một "dấu hiệu" hóa học quan trọng; của cuộc sống. Ở mức độ pH thường thấy trong tế bào (thường là khoảng pH 7), cả nhóm carboxyl và nhóm amino của axit amin đều bị ion hóa: nhóm carboxyl đã mất ion hydro: – COOH –COO- + H+ và amino nhóm đã thu được ion hydro: — NH2 + H+ -> - NH3+ Vậy axit amin vừa là axit vừa là bazơ. Chuỗi bên (hoặc nhóm R) của axit amin chứa các nhóm chức năng quan trọng trong việc xác định cấu trúc ba chiều và do đó xác định chức năng của protein. Như Bảng 3.2 cho thấy, 20 axit amin được tìm thấy trong cơ thể sống được nhóm lại và phân biệt theo chuỗi bên của chúng: • Năm axit amin có chuỗi bên tích điện (ion hóa) ở mức độ pH đặc trưng của tế bào

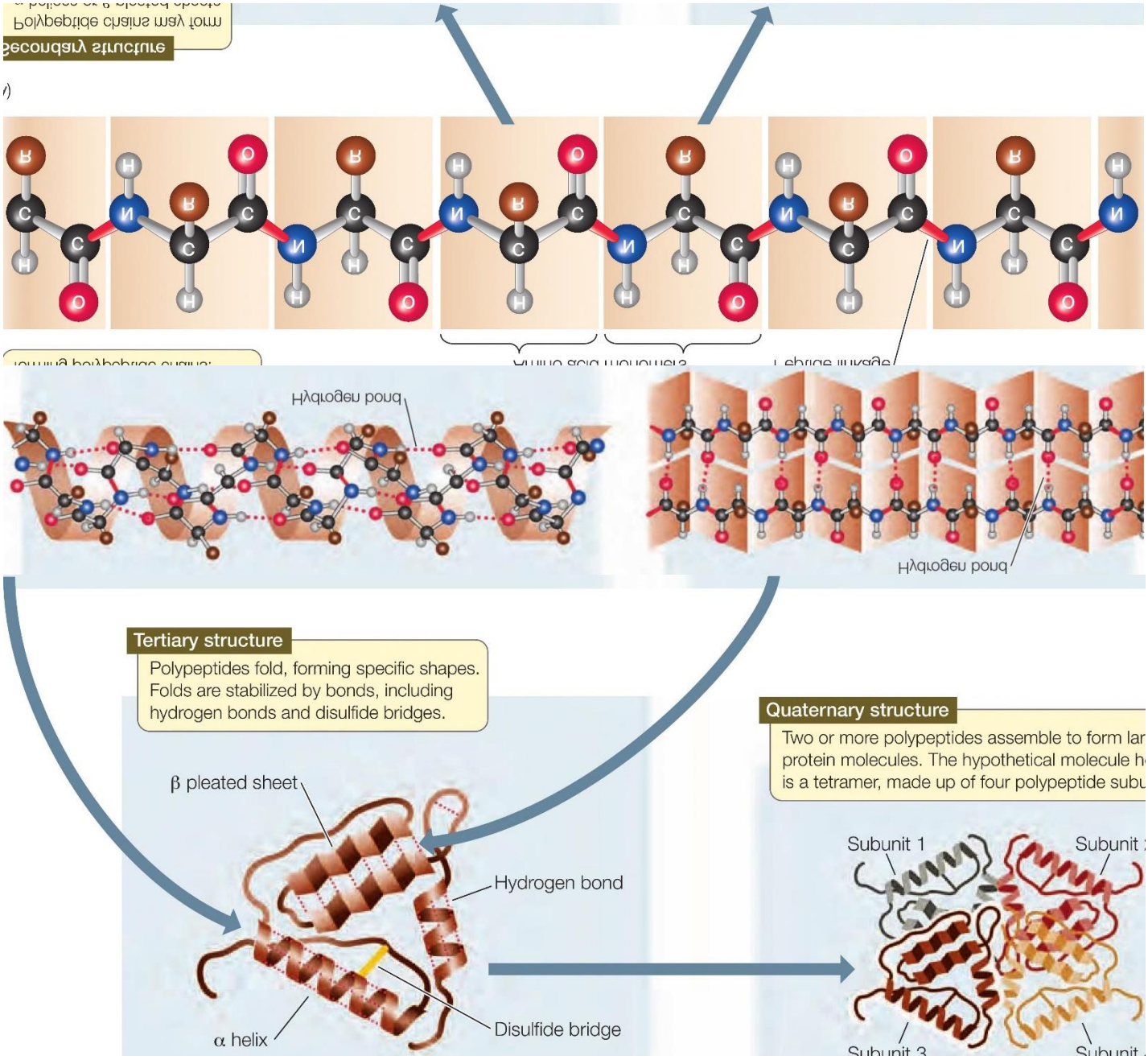
sống. Các chuỗi bên này hút nước (có tính ưa nước) và thu hút các loại ion tích điện trái dấu. • Năm axit amin có chuỗi bên cực. Chúng cũng ưa nước và thu hút các phân tử phân cực hoặc tích điện khác. Phân tử cysteine trong chuỗi polypeptide 3.5 A Cầu nối Disulfide Hai phân tử cystein trong chuỗi polypeptide có thể tạo thành cầu nối disulfide (– S – S –) bằng quá trình oxy hóa (loại bỏ nguyên tử H). 7 axit amin có chuỗi bên không phân cực và do đó kỵ nước. Trong môi trường nước của tế bào, các nhóm kỵ nước này có thể tập hợp lại với nhau ở bên trong protein.Ba axit amin – cysteine, glycine và proline – là những trường hợp đặc biệt, mặc dù chuỗi bên của hai loại sau thường kỵ nước. • Chuỗi bên cystein, có đầu cuối - nhóm SH, có thể phản ứng với chuỗi bên cystein khác trong phản ứng oxy hóa để tạo thành liên kết cộng hóa trị (Hình 3.5). Một liên kết như vậy, được gọi là cầu nối disulfide hoặc liên kết disulfide (-S - S -), giúp xác định cách thức gấp nếp của chuỗi polypeptide. • Chuỗi bên glycine bao gồm một nguyên tử hydro duy nhất. Nó đủ nhỏ để vừa với các góc chật hẹp bên trong của các phân tử protein, nơi các chuỗi bên lớn hơn không thể lọt vừa. Proline sở hữu một nhóm amino biến đổi thiếu hydro và thay vào đó tạo thành liên kết cộng hóa trị với chuỗi bên hydrocarbon, dẫn đến cấu trúc vòng. Điều này hạn chế cả khả năng liên kết hydro lẫn khả năng quay quanh cacbon của nó. Do đó proline thường được tìm thấy ở nơi protein uốn cong hoặc vòng. Đi tới Hoạt động 3.2 Đặc điểm của axit amin Lifel 0e.com/ac3. 2 Liên kết peptide tạo thành xương sống của protein Khi các axit amin trùng hợp, các nhóm cacboxyl và amino gắn với cacbon a là các nhóm phản ứng. Nhóm cacboxyl của một axit amin phản ứng với nhóm amin của axit amin khác, trải qua phản ứng ngưng tụ tạo thành liên kết peptit (còn gọi là liên kết peptit). Hình 3.6 mô tả đơn giản phản ứng này.

44 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid BẢNG 3.2 Hai mươi axit amin A. Axit amin có chuỗi bên ưa nước tích điện Axit amin O dương có ^^^ cả hai chữ viết tắt ba chữ cái và một chữ cái. Arginine (Arg; R) H Hol\T-Â®â€” COOr-^-c CH2 ch2 ch2 NH I + c =nh2 nh2 Histidine (His; H) H H,N Lysine (Lys; K) HqN" ch2 I ch2 I ch2 ch2 I +NHq Âm Q M -^-oooCấu trúc chung của tất cả các axit amin là H giống nhau... Axit aspartic (Asp; D) â€” No o -COO...nhưng mỗi loại có một công thức khác nhau chuỗi bên. I Axit glutamic (Glu; E) HqN -COCr CM X oCM X o COOch2 | COOB. Axit amin có chuỗi bên phân cực nhưng không tích điện (ưa nước) Serine Threonine Asparagine Glutamine Tyrosine (Ser; S) (Thr; T) (Asn; N) (Gin; Q) (Tyr; Y) H H H H C. Trường hợp đặc biệt Cysteine Glycine (Cys ;C) (Gly; G) Proline (Pro; P) D. Axit amin có chuỗi bên kỵ nước không phân cực Alanine Isoleucine Leucine Methionine Phenylalanine Tryptophan (Ala; A) (lie; I) (Leu; L) (Met; M) (Phe; F) (Trp; W) Valine (Val; V) Giống như một câu bắt đầu bằng chữ in hoa và kết thúc bằng dấu chấm, chuỗi polypeptide có phần đầu và phần cuối. "chữ in hoa" đánh dấu sự bắt đầu của một polypeptide là nhóm amino của axit amin đầu tiên được thêm vào chuỗi và được gọi là đầu N. "Thời kỳ" là nhóm cacboxyl của axit amin cuối cùng được thêm vào; đây là điểm cuối C. Hai đặc điểm của liên kết peptit đặc biệt quan trọng trong cấu trúc ba chiều của protein: â€¢ Trong liên kết C – N, liên kết a cacbon liền kề (oc-C – C – N – a-C) không thể tự do quay hoàn toàn, điều này làm hạn chế khả năng gấp nếp của chuỗi polypeptide. â€¢ Oxy liên kết với carbon (C=0) trong nhóm carboxyl mang điện tích âm nhẹ (5-), trong khi hydro liên kết với nitơ (N – H) trong nhóm amino mang điện tích dương nhẹ (5+). Sự bất đối xứng về điện tích này tạo điều kiện cho liên kết hydro bên trong chính phân tử protein và giữa các phân tử. Những liên kết này góp phần vào cấu trúc và chức năng của nhiều protein. Ngoài những đặc điểm này của liên kết peptide, trình tự cụ thể của các axit amin - với các nhóm R khác nhau - trong chuỗi polypeptide cũng đóng một vai trò quan trọng trong việc xác định cấu trúc và chức năng của protein.

3.2 Cấu trúc hóa học và chức năng của protein là gì? 45 3.6 Sự hình thành liên kết peptide Ở sinh vật sống, phản ứng dẫn đến liên kết peptide (còn gọi là liên kết peptide) có nhiều bước trung gian, nhưng chất phản ứng và sản phẩm giống như những chất được thể hiện trong sơ đồ đơn giản này. Nhóm amin Cấu trúc bậc một của protein là trình tự axit amin. Trình tự chính xác của các axit amin trong chuỗi polypeptide được liên kết với nhau bằng liên kết peptide tạo thành cấu trúc bậc một của protein (Hình 3.7A). Xương sống của chuỗi polypeptide bao gồm trình tự lặp lại - N - C - C - được tạo thành từ nguyên tử N của nhóm amino, nguyên tử a C và nguyên tử C của nhóm carboxyl trong mỗi axit amin. Các chữ viết tắt một chữ cái của axit amin (xem Bảng 3.2) được sử dụng để ghi lại trình tự axit amin của protein. Ví dụ, đây là 20 axit amin đầu tiên (trong tổng số 124) trong protein ribonuclease từ một con bò: KETAAAKFERQHMDSSTSAA Số lượng lý thuyết

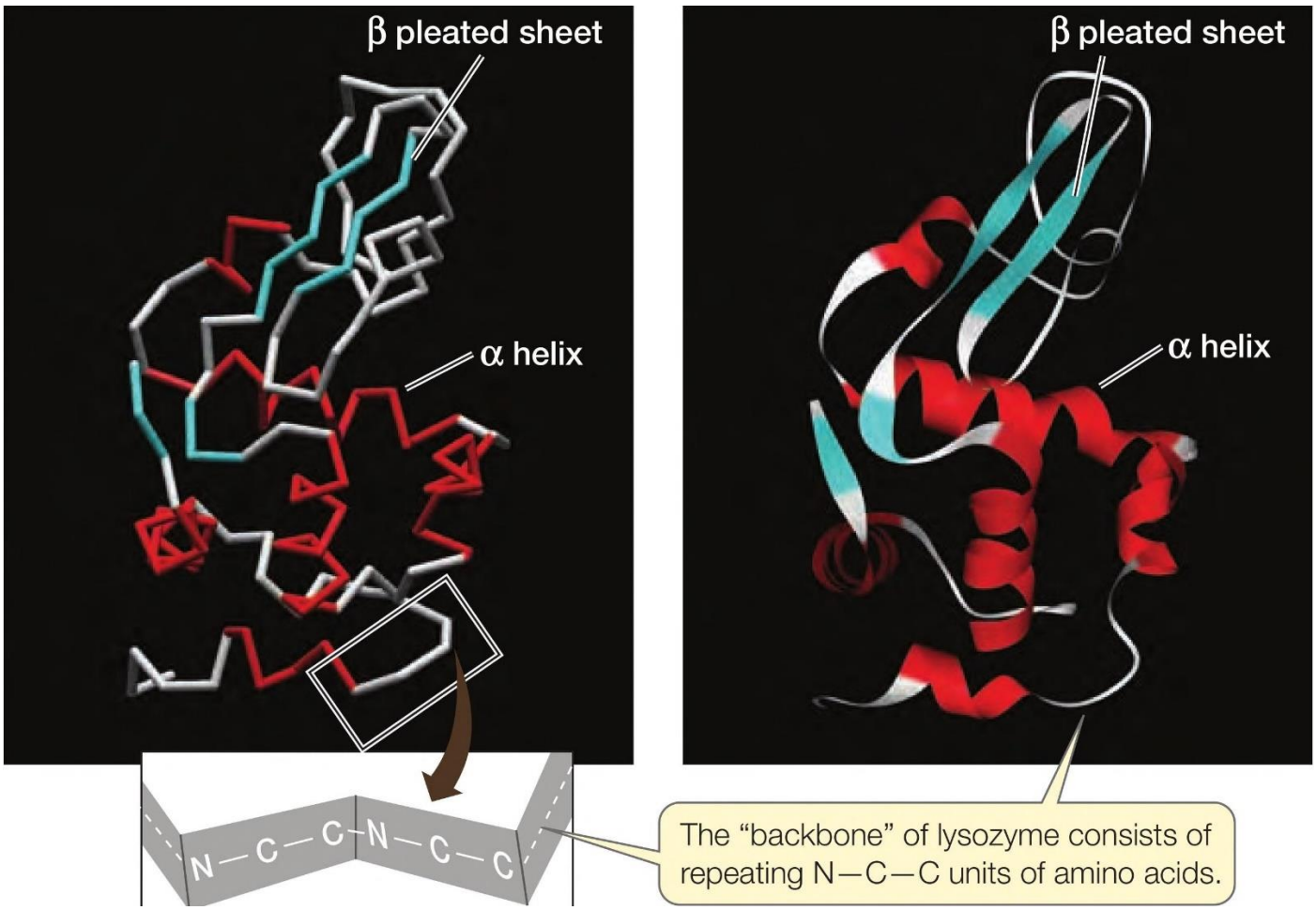
của các loại protein khác nhau là rất lớn. Vì có 20 axit amin khác nhau nên có thể có 20 x 20 = 400 dipeptide riêng biệt (hai axit amin liên kết) và 20 x 20 x 20 = 8.000 tripeptide khác nhau (ba axit amin liên kết). Hãy tưởng tượng quá trình nhân với 20 này được mở rộng thành một protein được tạo thành từ 100 axit amin (được coi là một protein nhỏ). Có thể có 20100 (khoảng 10130) protein nhỏ như vậy, mỗi protein có cấu trúc bậc một đặc biệt riêng. Số 20100 lớn bao nhiêu? Các nhà vật lý nói với chúng ta rằng không có nhiều electron trong toàn bộ vũ trụ. Trình tự các axit amin trong (các) chuỗi polypeptide quyết định hình dạng cuối cùng của nó. Các đặc tính liên quan đến từng nhóm chức năng trong chuỗi bên của axit amin (xem Bảng 3.2) xác định cách thức protein có thể xoắn và gấp lại, do đó có một cấu trúc ổn định cụ thể giúp phân biệt nó với mọi protein khác. Nhóm cacboxyl Liên kết peptit HoO. Nhóm amino của axit amin này phản ứng với nhóm cacboxyl của axit amin khác để tạo thành liên kết peptit. Một phân tử nước bị mất đi (ngưng tụ) khi mỗi liên kết hình thành. V H 0 \ H O ^ H O 1 1 u \ 1 II i 1 II H — N â€” @ â€” C== O 1 o 1 Â®1 â– z1 I + o 1 o 1 Â®1 zâ €” "0 H0 "0 N đầu cuối (+H3N) Đầu C (COO-) HoO Sự lặp lại của phản ứng này liên kết nhiều axit amin với nhau thành một polypeptide. ^ H O H O H — N — @ — O >N — @ — CÂ « 1 H0 H0 N đầu cuối (+H3N) Xương peptide đầu C (COO-) của chuỗi xoắn. Sự cuộn dây là kết quả của các liên kết hydro hình thành giữa hydro 8+ của N – H của một axit amin và oxy 8+ của C=0 của một axit amin khác. Khi kiểu liên kết hydro này được thiết lập lặp đi lặp lại trên một đoạn protein, nó sẽ ổn định cuộn dây. Cấu trúc bậc hai của protein đòi hỏi liên kết hydro Cấu trúc bậc hai của protein bao gồm các kiểu không gian đều đặn, lặp đi lặp lại ở các vùng khác nhau của chuỗi polypeptide.Có hai loại cấu trúc bậc hai cơ bản, cả hai đều được xác định bằng liên kết hydro giữa các axit amin tạo nên cấu trúc bậc một: chuỗi xoắn a và tấm xếp nếp P. CHUỖI ALPHA Chuỗi xoắn a (alpha) là một cuộn dây thuận tay phải quay cùng hướng với vít gỗ tiêu chuẩn (Hình 3.7B và Hình 3.8). Các nhóm R mở rộng ra ngoài từ BẢNG XẾP BETA. Tấm xếp nếp P (beta) được hình thành từ hai hoặc nhiều chuỗi polypeptide gần như được kéo dài và thẳng hàng hoàn toàn. Tấm được ổn định bằng liên kết hydro giữa các nhóm N – H trên một chuỗi và nhóm C = 0 trên chuỗi kia (Hình 3.7C). Tấm xếp nếp có thể hình thành giữa các chuỗi polypeptit riêng biệt hoặc giữa các vùng khác nhau của chuỗi polypeptide đơn lẻ bị uốn cong lại. Những tấm vải xếp chồng lên nhau bằng tơ nhện kéo (xem câu chuyện mở đầu ở đầu chương) được tạo thành từ những tấm vải xếp nếp. Nhiều protein chứa các vùng của cả chuỗi xoắn và tấm xếp nếp P trong cùng một chuỗi polypeptide.

46 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid Cấu trúc bậc một Các monome axit amin được nối với nhau tạo thành chuỗi polypeptide. \ _ ; _ y Cấu trúc bậc hai Chuỗi polypeptide có thể tạo thành hình xoắn ốc hoặc |3 tấm xếp nếp, v _ _ _ y Monome axit amin Jk _ _ , _ A. một chuỗi xoắn (3 tấm gấp nếp (B) (C) Polypeptide gấp lại, tạo thành các hình dạng cụ thể. Các nếp gấp được ổn định bằng các liên kết, bao gồm liên kết hydro và cầu disulfua. Cấu trúc bậc ba Cấu trúc bậc bốn Hai hoặc nhiều polypeptide tập hợp lại để tạo thành các phân tử protein lớn hơn. Phân tử giả định ở đây là một tetramer, được tạo thành từ bốn tiểu đơn vị polypeptide. 6 tấm xếp nếp Liên kết hydro một chuỗi xoắn Cầu disulfide Tiểu đơn vị 1 Tiểu đơn vị 2 Tiểu đơn vị 3 (D) (E) 3.7 Bốn cấp độ cấu trúc của protein Cấu trúc bậc hai, bậc ba và bậc bốn đều phát sinh từ cấu trúc bậc một của protein.Cấu trúc bậc ba của protein được hình thành bằng cách uốn và gấp Trong nhiều protein, chuỗi polypeptide bị uốn cong tại các vị trí cụ thể và sau đó gấp lại, tạo thành cấu trúc cấp ba của protein (Hình 3.7 D). của đại phân tử có các cấu trúc bậc hai này. và các vùng lớn bao gồm cấu trúc cấp ba duy nhất của một loại protein cụ thể. Ví dụ, các protein được tìm thấy trong tơ nhện co giãn có các chuỗi axit amin lặp đi lặp lại khiến cho các protein gấp lại thành các cấu trúc được gọi là thuận tay phải (3 xoắn ốc. Cấu trúc bậc ba là hình dạng ba chiều rõ ràng của đại phân tử, thường bao gồm một chôn bên trong cũng như bề mặt tiếp xúc với môi trường.



3.2 Cấu trúc hóa học và chức năng của protein là gì? 47 DNA và protein thường cuộn thành các xoắn ốc thuận tay phải. Vòng xoắn bên phải cong theo hướng các ngón tay của bàn tay phải khi ngón cái hướng lên trên. 3.8 Vòng xoắn thuận tay trái và tay phải Một protein thường sẽ có một hoặc nhiều vòng xoắn thuận tay phải như một phần của cấu trúc thứ cấp của nó. Bề mặt bên ngoài của protein biểu hiện các nhóm chức năng có khả năng tương tác với các phân tử khác trong tế bào. Những phân tử này có thể là các đại phân tử khác, bao gồm protein, axit nucleic, carbohydrate và cấu trúc lipid hoặc các chất hóa học nhỏ hơn. Trong khi liên kết hydro giữa các nhóm N – H và C=0 bên trong và giữa các chuỗi chịu trách nhiệm tạo nên cấu trúc bậc hai, thì sự tương tác giữa các nhóm R – chuỗi bên axit amin – và giữa các nhóm R và môi trường quyết định cấu trúc bậc ba. kết cấu. Chúng ta đã mô tả các tương tác mạnh và yếu khác nhau giữa các nguyên tử trong Phần 2.2. Nhiều tương tác trong số này có liên quan đến việc xác định và duy trì cấu trúc bậc ba. Các cầu nối disulfide cộng hóa trị có thể hình thành giữa các chuỗi bên cystein cụ thể (xem Hình 3.5), giữ một polypeptide gấp lại tại chỗ. • Liên kết hydro giữa các chuỗi bên cũng ổn định các nếp gấp trong protein. Các chuỗi bên kỵ nước có thể tập hợp lại với nhau ở bên trong protein, cách xa nước, làm gấp chuỗi polypeptide trong quá trình này. Tương tác chặt chẽ giữa các chuỗi bên kỵ nước được ổn định nhờ lực van der Waals. • Lực hút ion có thể hình

thành giữa chuỗi bên tích điện dương và âm, tạo thành cầu muối giữa các axit amin. Cầu muối có thể ở gần bề mặt của polypeptide hoặc chôn sâu bên trong protein, cách xa nước. Những tương tác này xảy ra giữa các axit amin tích điện dương và âm, ví dụ axit glutamic (có nhóm R tích điện âm) và arginine (tích điện dương) (xem Bảng 3.2): < /nh* \ > Arg — C C — Glam / V / \ nh2 -o / Một mô tả đầy đủ về cấu trúc bậc ba của protein sẽ chỉ định vị trí của mọi nguyên tử trong phân tử trong không gian ba chiều so với tất cả các nguyên tử khác . Hình 3.9 thể hiện ba mô hình cấu trúc của protein lysozyme. Mô hình lấp đầy không gian có thể được sử dụng để nghiên cứu cách các phân tử khác tương tác với các vị trí và nhóm R cụ thể trên bề mặt protein. Mô hình cây gậy nhấn mạnh các vị trí xảy ra sự uốn cong, dẫn đến (A) Mô hình lấp đầy không gian Một mô tả thực tế về lysozyme cho thấy sự đóng gói dày đặc của các nguyên tử của nó. \ _ (B) Mô hình que (C) Mô hình ruy băng 3.9 Ba cách thể hiện của Lysozyme Các cách biểu diễn phân tử khác nhau của protein nhấn mạnh các khía cạnh khác nhau của cấu trúc cấp ba của nó: các đặc điểm bề mặt, vị trí uốn cong và nếp gấp hoặc các vị trí mà cấu trúc alpha hoặc beta chiếm ưu thế. Ba đại diện này của lysozyme có định hướng tương tự nhau. EÂ£E si Vào Media Clip 3.1 Cấu trúc protein trong 3D Lifel 0e.com/mc3. 1



48 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid gấp lại trong chuỗi polypeptide. Mô hình ribbon, có lẽ được sử dụng rộng rãi nhất, cho thấy các loại cấu trúc bậc hai khác nhau và cách chúng gấp lại thành cấu trúc bậc ba. Hãy nhớ rằng cả cấu trúc bậc hai và bậc ba đều bắt nguồn từ cấu trúc bậc một. Nếu protein được làm nóng chậm và vừa phải, năng lượng nhiệt sẽ chỉ phá vỡ các tương tác yếu, khiến cấu trúc bậc hai và bậc ba bị phá vỡ. Protein sau đó được cho là bị biến tính. Nhưng trong một số trường hợp, protein có thể trở lại cấu trúc bậc ba bình thường khi nó nguội đi, chứng tỏ rằng tất cả thông tin cần thiết để xác định hình dạng duy nhất của protein đều được chứa trong cấu trúc bậc một của nó. Điều này lần đầu tiên được chứng minh (sử dụng hóa chất thay vì nhiệt để làm biến tính protein) bởi nhà hóa sinh Christian Anfinsen đối với protein ribonuclease (Hình 3.10). Cấu trúc bậc bốn của protein bao gồm các tiểu đơn vị. Nhiều protein chức năng chứa hai hoặc

nhiều chuỗi polypeptide, được gọi là các tiểu đơn vị, mỗi chuỗi xếp thành cấu trúc cấp ba độc đáo của riêng nó. Cấu trúc bậc bốn của protein là kết quả của cách các tiểu đơn vị này liên kết và tương tác với nhau (Hình 3.7E). Các mô hình của hemoglobin trong Hình 3.1 1 minh họa cấu trúc bậc bốn. Tương tác kỵ nước, lực van der Waals, liên kết hydro và lực hút ion đều giúp giữ bốn tiểu đơn vị lại với nhau để tạo thành phân tử hemoglobin. Tuy nhiên, bản chất yếu của các lực này cho phép những thay đổi nhỏ trong cấu trúc bậc bốn để hỗ trợ chức năng của protein - đó là vận chuyển oxy trong tế bào hồng cầu. Khi huyết sắc tố liên kết với một phân tử 02, bốn tiểu đơn vị sẽ thay đổi vị trí tương đối của chúng một chút, làm thay đổi cấu trúc bậc bốn. Các điểm hấp dẫn ion bị phá vỡ, làm lộ ra các chuỗi bên bị chôn vùi giúp tăng cường khả năng liên kết của 02 phân tử bổ sung. Cấu trúc bậc bốn thay đổi trở lại khi hemoglobin giải phóng 02 phân tử của nó đến các tế bào của cơ thể. Hình dạng và hóa học bề mặt góp phần vào chức năng của protein. Hình dạng và cấu trúc của protein cho phép các vị trí cụ thể trên bề mặt tiếp xúc của chúng liên kết không cộng hóa trị với các phân tử khác, có thể lớn hoặc nhỏ. Sự liên kết thường rất đặc hiệu vì chỉ một số nhóm hóa học tương thích nhất định mới liên kết với nhau. Tính đặc hiệu của liên kết protein phụ thuộc vào hai đặc tính chung của protein: hình dạng và tính chất hóa học của các nhóm bề mặt tiếp xúc. ™ Hình dạng. Khi một phân tử nhỏ va chạm và liên kết với một protein lớn hơn nhiều, nó giống như một quả bóng chày bị bắt bởi găng tay của người bắt bóng: găng tay có hình dạng bám vào quả bóng và vừa khít với nó. Giống như một quả bóng khúc côn cầu hoặc một quả bóng bàn không vừa với găng tay của người bắt bóng chày, một phân tử nhất định sẽ không liên kết với protein trừ khi có sự "phù hợp" chung; giữa các hình dạng ba chiều của chúng. NVESTIGATINGLIFEI 3.10 Cấu trúc bậc một Xác định cấu trúc bậc ba Sử dụng protein ribonuclease,Christian Anfinsen đã chỉ ra rằng các protein gấp lại một cách tự nhiên thành các cấu hình ba chiều chính xác về mặt chức năng.3 Miễn là cấu trúc sơ cấp không bị phá vỡ, thông tin về việc gấp chính xác (trong điều kiện thích hợp) sẽ được giữ lại. GIẢ THUYẾT Trong các điều kiện được kiểm soát mô phỏng môi trường tế bào bình thường, protein bị biến tính có thể tái gấp lại thành cấu trúc ba chiều chức năng. Phương pháp Làm biến tính hóa học một ribonuclease chức năng sao cho chỉ còn lại cấu trúc bậc một của nó (tức là chuỗi polypeptide chưa gấp nếp). Sau khi quá trình biến tính hoàn tất, hãy loại bỏ các hóa chất gây rối. | Chiết xuất và tinh chế một loại protein chức năng, ribonuclease, từ mô. một chuỗi xoắn (Cầu disulfide 3 tấm xếp nếp ^ Thêm các hóa chất phá vỡ liên kết hydro và tương tác ion (urê) và cầu nối disulfide (mercaptoetanol). Protein bị biến tính Kết quả Khi các tác nhân gây rối loạn được loại bỏ, cấu trúc ba chiều được phục hồi và protein một lần nữa được giữ lại KẾT LUẬN Trong điều kiện tế bào bình thường, cấu trúc bậc một của protein quy định cách nó gấp lại thành cấu trúc ba chiều, chức năng. Vào BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Anfinsen, C. B. và cộng sự 1961. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1309-1314.

3.2 Cấu trúc hóa học và chức năng của protein là gì? 49 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Cấu trúc sơ cấp HHHH chỉ định cấu trúc bậc ba Các bài báo gốc Anfinsen, C. B.f E. Haber, M. Sela, và F. White, Jr. 1961. Động học của sự hình thành ribonuclease tự nhiên trong quá trình oxy hóa chuỗi polypeptide khử. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1309-1314. White, Jr., F. 1961. Tái tạo các cấu trúc bậc hai và bậc ba tự nhiên bằng quá trình oxy hóa không khí của ribonuclease khử. Tạp chí Hóa sinh học 236: 1353-1360. Phân tích dữ liệu Sau khi cấu trúc bậc ba của protein được chứng minh là có tính đặc hiệu cao, câu hỏi đặt ra là làm thế nào thứ tự của các axit amin xác định cấu trúc ba chiều. Protein thứ hai có cấu trúc được xác định là ribonuclease A (RNase A). Enzyme này có sẵn từ tuyến tụy bò tại các lò mổ và vì nó hoạt động trong môi trường có tính axit cao của dạ dày bò nên ổn định so với hầu hết các protein và dễ dàng tinh chế. RNase A có 124 axit amin. Trong số này có tám gốc cystein, tạo thành bốn cầu nối disulfide. Những liên kết cộng hóa trị này giữa các cystein có cần thiết cho cấu trúc ba chiều của RNase A không? Christian Anfinsen và các đồng nghiệp của ông đã bắt đầu trả lời câu hỏi này. Đầu tiên họ phá hủy các liên kết này bằng cách giảm liên kết S – S thành – SH và – SH. Khi các liên kết bị phá hủy, họ xem xét cấu trúc ba chiều của protein (mức độ biến tính) và đánh giá chức năng của protein bằng cách đo mức độ mất hoạt động của enzyme. Sau đó, họ loại bỏ chất khử (mercaptoetanol) và cho phép liên kết S – S hình thành lại. Họ phát hiện ra rằng các liên kết giữa các axit amin thực sự cần thiết cho cấu trúc và chức năng bậc ba. Anfinsen đã được trao giải Nobel Hóa học năm 1973. CÂU HỎI 1 Ban đầu, các liên kết disulphide (S – S) trong RNase A bị loại vì các nguyên tử lưu huỳnh

trong dư lượng cystein đều bị khử (– SH). Tại thời điểm 0, quá trình oxy hóa lại bắt đầu; và tại các thời điểm khác nhau, lượng tái tạo liên kết S – S và hoạt tính của enzyme được đo bằng phương pháp hóa học. Dữ liệu được hiển thị trong HÌNH A. Liên kết disulfide bắt đầu hình thành vào thời điểm nào? Hoạt động của enzim bắt đầu xuất hiện vào thời điểm nào? Giải thích sự khác biệt giữa những thời điểm này. CÂU HỎI 2 Cấu trúc ba chiều của RNase A được kiểm tra bằng phương pháp quang phổ tử ngoại. Trong kỹ thuật này, protein được tiếp xúc với các bước sóng tia cực tím khác nhau (được đo bằng nanomet) và lượng ánh sáng được protein hấp thụ ở mỗi bước sóng được đo (E). Các kết quả được vẽ trong HÌNH B. Hãy quan sát kỹ các đồ thị.Sự khác biệt giữa độ hấp thụ cực đại của RNase A tự nhiên (không được xử lý) và RNase A bị khử (biến tính) là gì? Điều gì đã xảy ra khi RNase A khử được tái oxy hóa (được đổi mới)? Bạn có thể kết luận gì về cấu trúc của RNase A từ những thí nghiệm này? HÌNH A HÌNH B Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA 3.11 Cấu trúc bậc bốn của Protein Hemoglobin bao gồm bốn tiểu đơn vị polypeptide gấp lại tự tập hợp lại thành cấu trúc bậc bốn được biểu thị bằng mô hình ruy băng (A) và mô hình lấp đầy khoảng trống (B). Trong cả hai cách biểu diễn bằng đồ họa, mỗi loại tiểu đơn vị có một màu khác nhau (một tiểu đơn vị có màu xanh lam và (3 tiểu đơn vị có màu xanh lá cây). Nhóm heme (màu đỏ) chứa sắt và là nơi vận chuyển oxy.

 f \ Tương tác ion xảy ra giữa các nhóm R tích điện. / \ Hai nhóm không phân cực tương tác kỵ nước. \ _ _ y Liên kết hydro hình thành giữa hai nhóm cực. 3.12 Tương tác không cộng hóa trị giữa Protein và các phân tử khác Tương tác không cộng hóa trị (xem trang 26) cho phép một protein (màu nâu) liên kết chặt chẽ với một phân tử khác (màu xanh lá cây) với các đặc tính cụ thể. Các tương tác không cộng hóa trị cũng cho phép các vùng trong cùng một protein tương tác với nhau. ™ Hóa học. Các nhóm R lộ ra trên bề mặt protein cho phép tương tác hóa học với các chất khác (Hình 3.1 2). Ba loại tương tác có thể được tham gia: liên kết ion, kỵ nước hoặc hydro. Nhiều chức năng quan trọng của protein liên quan đến sự tương tác giữa các nhóm R bề mặt và các phân tử khác. Điều kiện môi trường ảnh hưởng đến cấu trúc protein Vì chúng được xác định bởi các lực yếu nên cấu trúc ba chiều của protein bị ảnh hưởng bởi điều kiện môi trường. Các điều kiện không phá vỡ liên kết cộng hóa trị có thể phá vỡ các tương tác yếu hơn, không cộng hóa trị xác định cấu trúc bậc hai, bậc ba và bậc bốn. Những thay đổi như vậy có thể ảnh hưởng đến hình dạng và chức năng của protein. Các điều kiện khác nhau có thể làm thay đổi các tương tác yếu, không cộng hóa trị: • Nhiệt độ tăng gây ra chuyển động phân tử nhanh hơn và do đó có thể phá vỡ liên kết hydro và tương tác kỵ nước. Sự thay đổi độ pH có thể thay đổi mô hình ion hóa của các nhóm carboxyl và amino tiếp xúc trong nhóm R của axit amin, do đó phá vỡ mô hình hút và đẩy ion. “Nồng độ cao của các chất phân cực như urê có thể phá vỡ liên kết hydro rất quan trọng đối với cấu trúc protein. Urê được sử dụng trong thí nghiệm biến tính protein thuận nghịch như trên hình 3.10. Các chất không phân cực cũng có thể phá vỡ cấu trúc protein bình thường trong trường hợp tương tác kỵ nước là cần thiết để duy trì cấu trúc. Mặc dù sự biến tính có thể đảo ngược trong nhiều trường hợp (xem Hình 3.10), nhưng trong những trường hợp khác, nó có thể không thể đảo ngược, chẳng hạn như khi các axit amin được chôn bên trong protein lộ ra trên bề mặt hoặc ngược lại. Điều này có thể dẫn đến sự hình thành các cấu trúc mới với các tính chất khác nhau. Luộc trứng làm biến tính protein của nó và như bạn biết, không thể đảo ngược được. Protein Phân tử không liên kết Axit amin không biến đổi Phân tử liên kết Axit amin biến đổi Liên kết với phân tử khác làm cho protein thay đổi hình dạng. Việc thêm một nhóm hóa học vào một axit amin sẽ thay đổi vị trí của nó và protein sẽ thay đổi 3.13 Cấu trúc protein có thể thay đổi Protein có thể thay đổi cấu trúc bậc ba khi chúng liên kết với các phân tử khác (A) hoặc bị biến đổi về mặt hóa học (B). Hình dạng protein có thể thay đổi Như chúng ta đã thấy trong trường hợp huyết sắc tố, chất trải qua những thay đổi hình dạng tinh tế khi liên kết với oxy, hình dạng của protein có thể thay đổi do sự tương tác của chúng với các phân tử khác.Protein cũng có thể thay đổi hình dạng nếu chúng trải qua quá trình biến đổi cộng hóa trị. ™ Protein tương tác với các phân tử khác. Protein không tồn tại một cách cô lập. Trên thực tế, nếu một nhà hóa sinh "đi câu cá" với một loại protein cụ thể, bằng cách gắn protein đó vào một "móc" hóa học; và đưa nó vào tế bào, protein thường sẽ được gắn vào thứ khác khi nó được "cuộn vào". Những tương tác phân tử này gợi nhớ đến những tương tác tạo nên cấu trúc bậc bốn (xem ở trên). Nếu một polypeptide tiếp xúc với một phân tử khác, các nhóm R trên bề mặt của nó có thể hình thành các tương tác yếu (ví dụ, kỵ nước, van der Waals) với các nhóm trên bề mặt của phân tử kia. Điều này có thể

phá vỡ một số tương tác giữa các nhóm R trong polypeptide, khiến nó bị thay đổi hình dạng (Hình 3.1 3A). Bạn sẽ thấy nhiều ví dụ về điều này trong các chương tiếp theo. Một ví dụ quan trọng là enzyme, nó thay đổi hình dạng khi tiếp xúc với chất phản ứng trong phản ứng sinh hóa (xem Phần 8.4). ™ Protein trải qua quá trình biến đổi cộng hóa trị. Sau khi được tạo ra, cấu trúc của protein có thể được sửa đổi bằng liên kết cộng hóa trị của một nhóm hóa học với chuỗi bên của một hoặc nhiều axit amin của nó. Sự biến đổi hóa học chỉ một axit amin có thể làm thay đổi hình dạng và chức năng của protein. Một ví dụ là việc bổ sung nhóm photphat tích điện vào nhóm R tương đối không phân cực. Điều này có thể làm cho axit amin trở nên ưa nước hơn và di chuyển ra bề mặt bên ngoài của protein, làm thay đổi hình dạng của protein ở vùng gần axit amin (Hình 3.13B).Một ví dụ là việc bổ sung nhóm photphat tích điện vào nhóm R tương đối không phân cực. Điều này có thể làm cho axit amin trở nên ưa nước hơn và di chuyển ra bề mặt bên ngoài của protein, làm thay đổi hình dạng của protein ở vùng gần axit amin (Hình 3.13B).Một ví dụ là việc bổ sung nhóm photphat tích điện vào nhóm R tương đối không phân cực. Điều này có thể làm cho axit amin trở nên ưa nước hơn và di chuyển ra bề mặt bên ngoài của protein, làm thay đổi hình dạng của protein ở vùng gần axit amin (Hình 3.13B).

3.3 Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì? 51 | Một protein bị biến tính liên kết với HSP60 và xâm nhập vào nó. HSP60 “lồng” Các chất đi kèm phân tử giúp hình thành protein Trong tế bào sống, chuỗi polypeptide đôi khi có nguy cơ liên kết sai chất. Có hai tình huống chính khi điều này có thể xảy ra: • Ngay sau khi protein được tạo ra. Khi một protein chưa được gấp lại hoàn toàn, nó có thể xuất hiện một bề mặt liên kết sai phân tử. â € ¢ Sau khi biến tính. Một số điều kiện nhất định, chẳng hạn như nhiệt độ vừa phải, có thể khiến một số protein trong tế bào sống bị biến tính mà không giết chết sinh vật. Trước khi protein có thể gấp lại, nó có thể xuất hiện một bề mặt liên kết sai phân tử. Trong những trường hợp này, sự ràng buộc không phù hợp có thể không thể đảo ngược được. Nhiều tế bào có một loại protein đặc biệt, gọi là chaperone, có chức năng bảo vệ cấu trúc ba chiều của các protein khác. Giống như những người đi kèm trong buổi khiêu vũ ở trường trung học, họ ngăn chặn những tương tác không phù hợp và tăng cường những tương tác phù hợp. Thông thường, protein chaperone có cấu trúc giống như cái lồng, kéo polypeptide vào, khiến nó gấp lại thành hình dạng chính xác và sau đó giải phóng nó (Hình 3.1 4). Các khối u tạo ra protein chaperone, có thể để ổn định các protein quan trọng trong quá trình ung thư, và do đó các loại thuốc ức chế chaperone đang được thiết kế để sử dụng trong hóa trị. Trong một số tình huống lâm sàng, việc điều trị bằng các chất ức chế này dẫn đến việc gấp protein không thích hợp trong tế bào khối u, khiến khối u ngừng phát triển. 0Protein gấp lại thành hình dạng thích hợp và được giải phóng. RECAP 3.2 Protein là polyme của axit amin. Trình tự các axit amin trong protein quyết định cấu trúc bậc một của nó. Cấu trúc bậc hai, bậc ba và bậc bốn phát sinh thông qua sự tương tác giữa các axit amin. Hình dạng ba chiều của protein và các nhóm hóa học tiếp xúc tạo nên tính đặc hiệu liên kết của nó với các chất khác. â € ¢ Các thuộc tính của nhóm R của axit amin làm cho nó kỵ nước là gì? Hydrophilic? Xem trang. 43 và Bảng 3.2 â€¢ Phác thảo và giải thích cách hai axit amin liên kết với nhau để tạo thành liên kết peptide. Xem trang 43-45 và Hình 3.6 – Bốn cấp độ cấu trúc protein là gì và chúng được xác định cuối cùng như thế nào bởi cấu trúc bậc một của protein (tức là trình tự axit amin của nó)? Xem trang 45-48 và Hình 3.7 – Các yếu tố môi trường như nhiệt độ và pH ảnh hưởng như thế nào đến các tương tác yếu tạo ra hình dạng và chức năng cụ thể của protein? Xem trang. 50 Số lượng cấu hình protein dường như vô hạn được tạo ra nhờ các đặc tính sinh hóa của 20 axit amin đã thúc đẩy sự tiến hóa về tính đa dạng của sự sống. Cấu hình liên kết của các monome đường (monosacarit) xác định cấu trúc của nhóm đại phân tử tiếp theo, carbohydrate, cung cấp năng lượng cho sự sống. 3.14 Các chất đi kèm phân tử Bảo vệ Protein khỏi sự liên kết không phù hợp Các protein chaperone bao quanh các protein mới hoặc bị biến tính và ngăn chúng liên kết với các chất không phù hợp. Các protein sốc nhiệt như HSP60, được hiển thị ở đây, tạo thành một loại protein đi kèm. Â®Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì? Carbohydrate tạo thành một nhóm lớn các phân tử có thành phần nguyên tử tương tự nhau nhưng khác nhau rất nhiều về kích thước, tính chất hóa học và chức năng sinh học. Carbohydrate thường có công thức chung CmH2nOn, (trong đó m và n là số), khiến chúng xuất hiện dưới dạng hydrat của carbon [liên kết giữa các phân tử nước và carbon theo tỷ lệ Cm(H20)J, do đó có tên gọi như vậy. Tuy nhiên, carbohydrate không thực sự là "hydrat" vì các phân tử nước không còn nguyên vẹn. Đúng hơn, các nguyên tử carbon liên kết được liên kết với các nguyên tử hydro (–H) và các nhóm hydroxyl (–OH), các thành phần của nước. Carbohydrate có ba vai trò sinh hóa chính: • Chúng là

nguồn năng lượng dự trữ có thể được giải phóng dưới dạng mà sinh vật có thể sử dụng được. â€¢ Chúng được sử dụng để vận chuyển năng lượng dự trữ trong các sinh vật phức tạp. “Chúng đóng vai trò như những bộ xương carbon có thể được sắp xếp lại để tạo thành các phân tử mới. Một số carbohydrate tương đối nhỏ, có trọng lượng phân tử dưới 100. Một số khác là đại phân tử thực sự, có trọng lượng phân tử lên tới hàng trăm nghìn. Có bốn loại carbohydrate quan trọng về mặt sinh học được xác định bởi số lượng monome: Monosaccharides (mono, "một" saccharide, "đường"), chẳng hạn như glucose, là các loại đường đơn giản. Chúng là các monome từ đó tạo ra các carbohydrate lớn hơn. â€¢ Disacarit (di, "hai") bao gồm hai monosacarit liên kết với nhau bằng liên kết cộng hóa trị. Quen thuộc nhất là sucrose, được tạo thành từ các phân tử glucose và fructose liên kết cộng hóa trị. â€¢ Oligosacarit (oligo, "một số") được tạo thành từ một số (3-20) monosacarit. - Polysaccharides (poly, "nhiều"), chẳng hạn như tinh bột, glycogen và cellulose, là các polyme được tạo thành từ hàng trăm hoặc hàng nghìn monosaccharide.Carbohydrate có ba vai trò sinh hóa chính: • Chúng là nguồn năng lượng dự trữ có thể được giải phóng dưới dạng mà sinh vật có thể sử dụng được. â€¢ Chúng được sử dụng để vận chuyển năng lượng dự trữ trong các sinh vật phức tạp. “Chúng đóng vai trò như những bộ xương carbon có thể được sắp xếp lại để tạo thành các phân tử mới. Một số carbohydrate tương đối nhỏ, có trọng lượng phân tử dưới 100. Một số khác là đại phân tử thực sự, có trọng lượng phân tử lên tới hàng trăm nghìn. Có bốn loại carbohydrate quan trọng về mặt sinh học được xác định bởi số lượng monome: Monosaccharides (mono, "một" saccharide, "đường"), chẳng hạn như glucose, là các loại đường đơn giản. Chúng là các monome từ đó tạo ra các carbohydrate lớn hơn. â€¢ Disacarit (di, "hai") bao gồm hai monosacarit liên kết với nhau bằng liên kết cộng hóa trị. Quen thuộc nhất là sucrose, được tạo thành từ các phân tử glucose và fructose liên kết cộng hóa trị. â€¢ Oligosacarit (oligo, "một số") được tạo thành từ một số (3-20) monosacarit. - Polysaccharides (poly, "nhiều"), chẳng hạn như tinh bột, glycogen và cellulose, là các polyme được tạo thành từ hàng trăm hoặc hàng nghìn monosaccharide.Carbohydrate có ba vai trò sinh hóa chính: • Chúng là nguồn năng lượng dự trữ có thể được giải phóng dưới dạng mà sinh vật có thể sử dụng được. â€¢ Chúng được sử dụng để vận chuyển năng lượng dự trữ trong các sinh vật phức tạp. “Chúng đóng vai trò như những bộ xương carbon có thể được sắp xếp lại để tạo thành các phân tử mới. Một số carbohydrate tương đối nhỏ, có trọng lượng phân tử dưới 100. Một số khác là đại phân tử thực sự, có trọng lượng phân tử lên tới hàng trăm nghìn. Có bốn loại carbohydrate quan trọng về mặt sinh học được xác định bởi số lượng monome: Monosaccharides (mono, "một" saccharide, "đường"), chẳng hạn như glucose, là các loại đường đơn giản. Chúng là các monome từ đó tạo ra các carbohydrate lớn hơn. â€¢ Disacarit (di, "hai") bao gồm hai monosacarit liên kết với nhau bằng liên kết cộng hóa trị. Quen thuộc nhất là sucrose, được tạo thành từ các phân tử glucose và fructose liên kết cộng hóa trị. â€¢ Oligosacarit (oligo, "một số") được tạo thành từ một số (3-20) monosacarit. - Polysaccharides (poly, "nhiều"), chẳng hạn như tinh bột, glycogen và cellulose, là các polyme được tạo thành từ hàng trăm hoặc hàng nghìn monosaccharide.

52 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid Dạng mạch thẳng Dạng trung gian Dạng glucose mạch thẳng có nhóm aldehyd ở cacbon 1. Phản ứng giữa nhóm aldehyd và nhóm hydroxyl ở carbon 5 tạo ra dạng vòng. 3.15 Từ dạng này sang dạng khác Tất cả các phân tử glucose đều có công thức C6H1206, nhưng cấu trúc của chúng khác nhau. Khi hòa tan trong nước, các dạng glucose a và (3 "vòng" chuyển đổi lẫn nhau. Quy ước được sử dụng ở đây để đánh số các nguyên tử carbon là tiêu chuẩn trong hóa sinh. Monosaccharide là đường đơn giản. Tất cả các tế bào sống đều chứa glucose monosaccharide; đó là công thức quen thuộc " ;đường trong máu", được sử dụng để vận chuyển năng lượng ở người. Các tế bào sử dụng glucose làm nguồn năng lượng, phá vỡ nó thông qua một loạt các phản ứng giải phóng năng lượng dự trữ và tạo ra nước và carbon dioxide; đây là một dạng tế bào của phản ứng đốt cháy được mô tả trong Phần 2.3. Glucose tồn tại ở dạng mạch thẳng và dạng vòng. Dạng vòng chiếm ưu thế trong hầu hết các trường hợp sinh học vì chúng ổn định hơn trong điều kiện sinh lý. Có hai dạng vòng glucose, được gọi là a- và (3-glucose, chỉ khác nhau về hướng của nhóm -H và -OH gắn với carbon 1 (Hình 3.15). Dạng a và P chuyển hóa lẫn nhau và tồn tại ở trạng thái cân bằng khi hòa tan trong nước. Các monosacarit khác nhau chứa số lượng cacbon khác nhau. Một số monosaccharide là các đồng phân cấu trúc, có cùng loại và số lượng nguyên tử nhưng có cách sắp xếp khác nhau (Hình 3.1 6). Những thay đổi cấu trúc dường như nhỏ như vậy có thể làm thay đổi đáng kể tính chất của chúng. Hầu hết các monosacarit trong hệ thống sống đều thuộc dãy đồng phân quang học d (thuận tay phải).

Pentose (pente , "năm") là đường có 5 cacbon. Hai pentose có tầm quan trọng sinh học đặc biệt: xương sống của axit nucleic RNA và DNA lần lượt chứa ribose và deoxyribose (xem Phần 4.1). Hai pentose này không phải là đồng phân của nhau; đúng hơn, một nguyên tử oxy bị thiếu ở carbon 2 trong deoxyribose (< de -, "vắng mặt"). Sự vắng mặt của nguyên tử oxy này là điểm khác biệt quan trọng giữa RNA và DNA. Các hexose (hex, "sáu") thể hiện trong Hình 3.15 và 3.16 là một nhóm các đồng phân cấu trúc có công thức C6H1206. Các hexose phổ biến là glucose, fructose (được đặt tên như vậy vì nó lần đầu tiên được tìm thấy trong trái cây), mannose và galactose. Tùy thuộc vào hướng của nhóm aldehyd khi vòng đóng lại, có thể là dạng hai phân tử—a-D-glucose hoặc (3-D-glucose—. Đi tới Hoạt động 3.3 Các dạng Glucose Lifel 0e.com/ac3. 3 Ba- đường carbon H-â€ž@â€” OH 3| H Glyceraldehyd Glyceraldehyd là monosacarit nhỏ nhất và chỉ tồn tại ở dạng mạch thẳng. Đường 5 carbon (pentose) Ribose và deoxyribose mỗi loại có 5 nguyên tử cacbon, nhưng có thành phần hóa học rất khác nhau tính chất và vai trò sinh học.Đường sáu carbon (hexose) a-Mannose a-Galactose Fructose Những hexose này là các đồng phân cấu trúc. Tất cả đều có công thức C6Hi206, nhưng mỗi loại có đặc tính sinh hóa riêng biệt. 3.16 Monosaccharide là đường đơn Monosaccharide được tạo thành từ số lượng cacbon khác nhau. Một số hexose là các đồng phân cấu trúc có cùng loại và số lượng nguyên tử, nhưng các nguyên tử được sắp xếp khác nhau. Ví dụ, Fructose là một hexose nhưng tạo thành một vòng năm cạnh giống như các pentose.

3.3 Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì? 53 Sự hiện diện của nguyên tử carbon (C) tại điểm nối như thế này được ngụ ý. a-1,2 Liên kết glycosid Ở sucrose, glucose và fructose được liên kết bằng liên kết a-1,2 glycosid. ch2oh h"Nâ€” oxâ€ž KT> OH OH H OH a-D-Glucose ch2oh Sự hình thành liên kết ch2oh Sucrose Maltose được tạo ra khi liên kết a-1,4 glycosid hình thành giữa hai phân tử glucose. Nhóm hydroxyl trên carbon 1 của một D-glucose ở vị trí a (xuống) phản ứng với nhóm hydroxyl trên carbon 4 của glucose kia. Sự hình thành liên kết h2o a-1,4 Liên kết glycosid a-D-Glucose p-D-Glucose Maltose Trong cellobiose, hai glucose được liên kết bằng liên kết p-1,4 glycosid. Sự hình thành liên kết p h2o p-1 ,4 Liên kết glycosid ch2oh ch2oh 0, u Jhâ€”O OH H OH p-D-Glucose Cellobiose 3.17 Disaccharide Hình thành bằng liên kết Glycosidic Liên kết glycosid giữa hai monosaccharide có thể tạo ra nhiều disacarit khác nhau. Disacarit cụ thể được hình thành phụ thuộc vào monosacarit nào được liên kết, vào vị trí liên kết (nghĩa là nguyên tử carbon nào có liên quan) và vào dạng (a hoặc p) của liên kết. Liên kết Glycosidic liên kết các monosaccharide Các disacarit, oligosaccharide và polysaccharide đều được cấu tạo từ các monosaccharide liên kết cộng hóa trị với nhau bằng phản ứng ngưng tụ tạo thành liên kết glycosid (Hình 3.17). Một liên kết glycosid duy nhất giữa hai monosacarit tạo thành một disacarit. Ví dụ, sucrose - đường ăn phổ biến trong chế độ ăn uống của con người và là disacarit chính trong thực vật - được hình thành từ một phân tử glucose và fructose. Disacarit maltose và cellobiose được tạo thành từ hai phân tử glucose (xem Hình 3.17). Maltose và cellobiose là các đồng phân cấu trúc, cả hai đều có công thức C12H22On. Tuy nhiên, chúng có những đặc tính hóa học khác nhau và được nhận biết bởi các enzyme khác nhau trong các mô sinh học. Ví dụ, maltose có thể bị thủy phân thành monosacarit trong cơ thể con người, trong khi cellobiose thì không. Oligosacarit chứa một số monosacarit được liên kết bởi các liên kết glycosid ở các vị trí khác nhau. Nhiều oligosacarit có các nhóm chức bổ sung, mang lại cho chúng những đặc tính đặc biệt. Oligosacarit thường liên kết cộng hóa trị với protein và lipid ở bề mặt tế bào bên ngoài, nơi chúng đóng vai trò là tín hiệu nhận biết. Các nhóm máu khác nhau của con người (ví dụ: nhóm máu ABO) có được đặc điểm riêng từ chuỗi oligosacarit. Polysaccharide dự trữ năng lượng và cung cấp vật liệu cấu trúc Polysaccharide là những polyme lớn (đôi khi khổng lồ) của các monosaccharide được nối với nhau bằng liên kết glycosid (Hình 3.1 8). Ngược lại với protein, polysaccharides không nhất thiết phải là chuỗi monome tuyến tính. Mỗi đơn vị monome có một số vị trí có khả năng hình thành liên kết glycosid và do đó có thể phân nhánh. STARCH Tinh bột bao gồm một họ các phân tử khổng lồ có cấu trúc tương tự nhau.Trong khi tất cả các loại tinh bột đều là các polysaccharid của glucose có liên kết a-glycosid (liên kết a-1,4 và a-1,6 glycosid; xem Hình 3.18A), các loại tinh bột khác nhau có thể được phân biệt bằng số lượng phân nhánh xảy ra ở nguyên tử cacbon 1 và 6 (xem Hình 3.18B). Tinh bột là hợp chất dự trữ năng lượng chủ yếu của thực vật. Một số loại tinh bột thực vật, chẳng hạn như amyloza, không phân nhánh; một số khác có độ phân nhánh vừa phải (ví dụ amylopectin). Tinh bột dễ dàng liên kết với nước. Tuy nhiên, khi nước bị loại bỏ, các liên kết hydro có xu hướng hình thành giữa các chuỗi polysaccharide không phân nhánh, sau đó

chúng sẽ tập hợp lại. Các khối tinh bột lớn gọi là hạt tinh bột có thể được quan sát thấy trong các mô dự trữ của hạt thực vật (xem Hình 3.18C). GLYCOGEN Glycogen là một polymer glucose phân nhánh cao, không tan trong nước. Nó được sử dụng để dự trữ glucose trong gan và cơ và do đó là hợp chất dự trữ năng lượng cho động vật, giống như tinh bột cho thực vật. Cả glycogen và tinh bột đều dễ dàng

54 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid (A) Cấu trúc phân tử Tinh bột và glycogen Cellulose Cellulose là một polymer không phân nhánh của glucose với các liên kết glycosid p-1,4 rất ổn định về mặt hóa học. CHpOH Glycogen và tinh bột là các polyme của glucose có liên kết glycosid a-1,4, liên kết glycosid a-1,6 tạo ra sự phân nhánh ở carbon 6. (B) Cấu trúc phân tử Tuyến tính (cellulose) Các phân tử cellulose song song tạo thành liên kết hydro, tạo thành các sợi mỏng . Phân nhánh (tinh bột) Phân nhánh hạn chế số lượng liên kết hydro có thể hình thành trong các phân tử tinh bột, làm cho tinh bột kém rắn chắc hơn xenlulo. Phân nhánh cao (glycogen) Lượng glycogen phân nhánh cao làm cho chất rắn của nó rắn chắc hơn tinh bột. (C) Polysacarit trong tế bào Các lớp sợi xenlulo, như được thấy trong ảnh hiển vi điện tử quét này, mang lại cho thành tế bào thực vật sức mạnh rất lớn. Trong các tế bào khoai tây này, cặn tinh bột (có màu đỏ trong ảnh hiển vi điện tử quét này) có dạng hạt. Các khối tối trong ảnh hiển vi điện tử này là các chất tích tụ glycogen. 3.18 Polysaccharides đại diện Cellulose, tinh bột và glycogen có mức độ phân nhánh và độ nén khác nhau của các polysaccharide. bị thủy phân thành các monome glucose, từ đó có thể bị phân hủy để giải phóng năng lượng dự trữ của chúng. Nhưng nếu glucose cần làm nhiên liệu thì tại sao lại lưu trữ nó dưới dạng glycogen? Lý do là 1.000 phân tử glucose sẽ tạo ra áp suất thẩm thấu gấp 1.000 lần so với một phân tử glycogen, khiến nước đi vào tế bào nơi dự trữ glucose (xem Phần 6.3). Nếu không có polysaccharides, nhiều sinh vật sẽ tiêu tốn rất nhiều năng lượng để thải lượng nước dư thừa ra khỏi tế bào của chúng. Cellulose Là thành phần chủ yếu của thành tế bào thực vật, cellulose cho đến nay là hợp chất hữu cơ phong phú nhất trên Trái đất. Giống như tinh bột và glycogen, cellulose là một polysaccharide của glucose, nhưng các monosaccharide riêng lẻ của nó được kết nối bằng (3- chứ không phải bằng liên kết a-glycosid. Tinh bột dễ bị phân hủy dưới tác dụng của hóa chất hoặc enzyme. Tuy nhiên, Cellulose ổn định hơn về mặt hóa học do các liên kết P-glycosid của nó. Do đó, trong khi tinh bột dễ dàng bị phân hủy để cung cấp glucose cho các phản ứng tạo năng lượng thì cellulose là vật liệu cấu trúc tuyệt vời có thể chịu được các điều kiện môi trường khắc nghiệt mà không có sự thay đổi đáng kể.

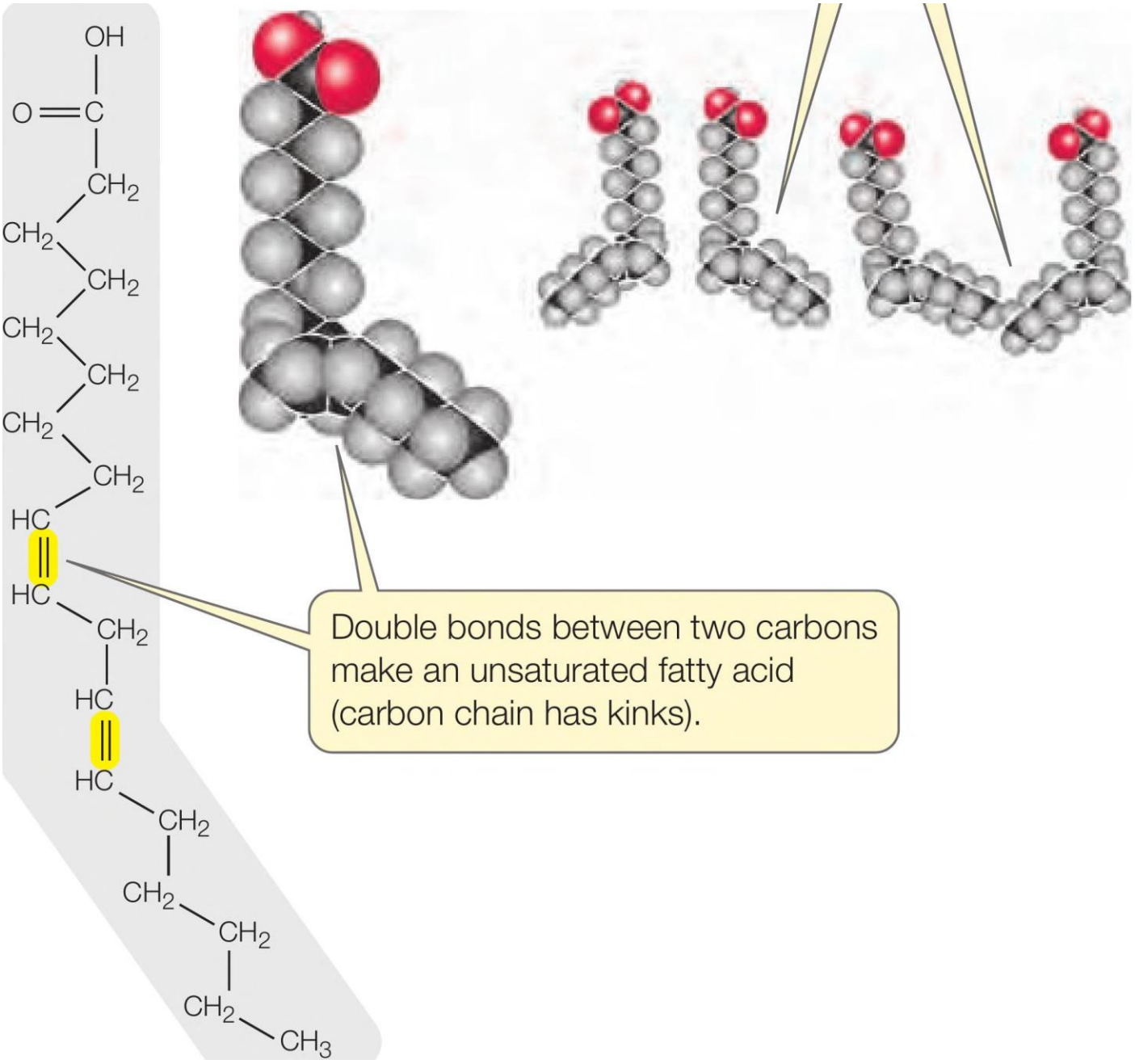
3.3 Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì? 55 (A) Đường photphat Fructose 1,6-bisphosphate tham gia vào các phản ứng giải phóng năng lượng từ glucose. (Các con số trong tên của nó đề cập đến vị trí carbon của liên kết photphat; bis- chỉ ra rằng có hai photphat.) Fructose 1,6-bisphosphate 3.19 Carbohydrate biến đổi về mặt hóa học Các nhóm chức năng bổ sung có thể thay đổi dạng và tính chất của carbohydrate. (B) Đường amin Các monosacarit glucosamine và galactosamine là các loại đường amin có nhóm amino thay cho nhóm hydroxyl. (C) Chitin Chitin là polyme của /V-acetylglucosamine; Các nhóm A/-acetyl cung cấp các vị trí bổ sung cho liên kết hydro giữa các polyme. â€¢A/- Nhóm Acetyl Glucosamine ch9oh -o. Bộ xương bên ngoài của côn trùng được tạo thành từ kitin. H N– H | ch2 oh I H N– H 0=C 1 J 0=C 1 ch3 A/-Acetylglucosamine 1 CHg Carbohydrate biến đổi Chitin chứa và một nhóm chức năng bổ sung Một số carbohydrate được biến đổi về mặt hóa học bằng phản ứng oxy hóa-khử hoặc bằng cách bổ sung các nhóm chức năng chẳng hạn như nhóm photphat, amino hoặc N-acetyl (Hình 3.19). Ví dụ, carbon 6 trong glucose có thể bị oxy hóa từ –CH2OH thành nhóm carboxyl (–COOH), tạo ra axit glucuronic. Hoặc một nhóm photphat có thể được thêm vào một hoặc nhiều vị trí -OH. Một số đường photphat thu được, chẳng hạn như fructose 1,6-bisphosphate, là chất trung gian quan trọng trong các phản ứng năng lượng của tế bào, mà chúng ta sẽ thảo luận ở Chương 9. Khi một nhóm amin được thay thế cho nhóm –OH, đường amin, chẳng hạn như như glucosamine và galactosamine được sản xuất. Các hợp chất này rất quan trọng trong ma trận ngoại bào (xem Phần 5.4), nơi chúng tạo thành các phần của glycoprotein, là các phân tử liên quan đến việc giữ các mô lại với nhau. Galactosamine là thành phần chính của sụn, chất liệu hình thành các đầu xương và làm cứng tai và mũi. Một dẫn xuất của glucosamine có trong polyme chitin, polysaccharide cấu trúc chính trong bộ xương bên ngoài của côn trùng và nhiều loài giáp xác (như cua và tôm hùm). trong số những sinh vật phức tạp phong phú nhất trên Trái đất, chitin sánh ngang với cellulose để trở thành một trong những chất phong phú nhất trong thế

giới sống. RECAP (3.3 Carbohydrate bao gồm carbon, hydro và oxy và có công thức chung là CmH2nOn. Chúng cung cấp năng lượng và cấu trúc cho tế bào và là tiền chất của nhiều phân tử sinh học quan trọng. Các monome monosacarit có thể được kết nối bằng liên kết glycosid để tạo thành disacarit, oligosacarit, và polysaccharid. â€¢ Vẽ cấu trúc hóa học của một disaccharide được hình thành từ hai monosaccharid. Xem Hình 3.17 â€¢ Tính chất nào của các polysaccharid, tinh bột và glycogen giúp chúng có ích cho việc dự trữ năng lượng? Xem trang 53-54 và Hình 3.18 â€ ¢ Sau khi quan sát phân tử cellulose ở hình 3.1 8A,Bạn có thể hiểu tại sao có một số lượng lớn liên kết hydro trong cấu trúc tuyến tính của xenlulô như trên Hình 3.1 8B không? Tại sao cấu trúc này lại mạnh mẽ như vậy? Xem trang. 54

56 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid Chúng ta đã thấy cách các monome axit amin tạo thành polyme protein và cách các monome đường tạo thành polyme của carbohydrate. Bây giờ chúng ta sẽ xem xét lipid, loại duy nhất trong số bốn loại phân tử sinh học lớn ở chỗ chúng không phải là polyme, nói đúng ra. Cấu trúc hóa học và chức năng của lipid là gì? Lipid - thường được gọi là chất béo - là những hydrocacbon không tan trong nước do có nhiều liên kết cộng hóa trị không phân cực. Như chúng ta đã thấy trong Phần 2.2, các phân tử hydrocarbon không phân cực có tính kỵ nước và tốt nhất là kết hợp với nhau, tránh xa nước, là nước có cực. Khi các hydrocacbon không phân cực đủ gần nhau, lực van der Waals yếu nhưng phụ gia sẽ giúp giữ chúng lại với nhau. Các tập hợp cao phân tử khổng lồ có thể hình thành không phải là polyme theo nghĩa hóa học chặt chẽ, bởi vì các phân tử lipid riêng lẻ không liên kết cộng hóa trị. Với sự hiểu biết này, việc coi tập hợp các lipid riêng lẻ là một loại polymer khác vẫn rất hữu ích. Có một số loại lipid khác nhau và chúng đóng một số vai trò trong cơ thể sống: Chất béo và dầu dự trữ năng lượng. ™ Phospholipids đóng vai trò cấu trúc quan trọng trong màng tế bào. ™ Carotenoid và chất diệp lục giúp thực vật thu được năng lượng ánh sáng. Triglyceride bao gồm hai loại khối xây dựng: axit béo và glycerol. Glycerol là một phân tử nhỏ có ba nhóm hydroxyl (-OH) (do đó nó là rượu). Axit béo được tạo thành từ chuỗi hydrocarbon dài không phân cực và nhóm cacboxyl có cực có tính axit (– COOH). Các chuỗi này rất kỵ nước vì có nhiều liên kết C – H và C – C, có giá trị độ âm điện thấp và không phân cực (xem Phần 2.2). Một chất béo trung tính chứa ba phân tử axit béo và một phân tử glycerol. Quá trình tổng hợp chất béo trung tính bao gồm ba phản ứng ngưng tụ (khử nước). Trong mỗi phản ứng, nhóm carboxyl của axit béo liên kết với nhóm hydroxyl của glycerol, tạo thành liên kết cộng hóa trị gọi là liên kết este và giải phóng một phân tử nước (Hình 3.20). Ba axit béo trong phân tử chất béo trung tính không nhất thiết phải có cùng độ dài hoặc cấu trúc chuỗi hydrocarbon; một số có thể là axit béo bão hòa, trong khi một số khác có thể là axit béo không bão hòa: Trong axit béo bão hòa, tất cả các liên kết giữa các nguyên tử carbon trong chuỗi hydrocarbon là liên kết đơn - không có liên kết đôi. Tức là tất cả các liên kết đều bão hòa với các nguyên tử hydro (Hình 3.21 A). Những phân tử axit béo này tương đối thẳng và chúng xếp lại với nhau chặt chẽ, giống như những chiếc bút chì trong hộp. • Trong axit béo không bão hòa, chuỗi hydrocarbon chứa một hoặc nhiều liên kết đôi. Axit linoleic là một ví dụ về axit béo không bão hòa đa có hai liên kết đôi ở gần giữa chuỗi hydrocarbon, gây ra các nút xoắn trong phân tử (Hình 3.21 B). Những đường gấp khúc như vậy ngăn cản các phân tử chất béo không bão hòa kết dính chặt chẽ với nhau.- Steroid và axit béo biến đổi đóng vai trò điều tiết như hormone và vitamin. â€¢ Chất béo trong cơ thể động vật đóng vai trò cách nhiệt. • Lớp phủ lipid xung quanh dây thần kinh có tác dụng cách điện. – Dầu hoặc sáp trên bề mặt da, lông, lông vũ và lá có tác dụng đẩy nước và ngăn chặn sự bốc hơi nước quá mức của động vật và thực vật trên cạn. Chất béo và dầu là chất béo trung tính Về mặt hóa học, chất béo và dầu là chất béo trung tính, còn được gọi là lipid đơn giản. Triglyceride ở dạng rắn ở nhiệt độ phòng (khoảng 20°C) được gọi là chất béo; những chất lỏng ở nhiệt độ phòng được gọi là dầu. Sự tổng hợp liên kết este sẽ giải phóng nước và do đó là phản ứng ngưng tụ. Glycerol (một loại rượu) + 3 Phân tử axit béo H HoC - C - CHp I I I oh oh OH o=c ch2 h2c^ ^ch2 H2C ch2 H2C ch2 h2c ch2 h2c ch2 h2c ch2 H2C^ xch3 OH OH O II -Oo II -O1 ch2 1 ch2 / 2 / 2 H,C h2c 2 \ 2 \ ,ch2 ,ch2 / / 2 H,C h2c 2 \ 2 \ ,ch2 ,ch2 / 2 / 2 h2c h2c 2 \ 2 \ ,ch2 ' ch2/2/2 h2c h2c ,ch2 ,ch2/2/2 h2c h2c ,ch2 ,CH2/2/2 h2c h2c ,ch2 ,CH2/2/H? \ Hac\ CH3 ch3 v 3 H20 H n9o 1 1 on9 1 0 1 0 1 0 â– o=c 1 o=c 1 o=c 1 ch2 ch2 ch2 / / 2 / 2 h2c h2c h2c 2 \ 2 \ 2 \ ,ch2 ,ch2 ,ch2 / 2 / 2 / 2 h2c H2C h2c ,ch2 ,ch2 ,ch2 / 2 / 2 / 2 h2c H2C h2c ch2 ch2 ch2 h2c H2C h2c ch2 ch2 ch2 H2Â°\ H2Â°\ H2Cx ch2 ch2 ch2 h2c h2c H2C xch2 xch2 ,ch2 Sir It / M / 2 V 2 \ 2 \ ch3 ch3 ch3 Liên kết este Triglyceride 3.20 Tổng hợp Triglyceride Ở sinh vật sống, phản ứng tạo thành triglycerid phức tạp hơn nhưng kết quả cuối cùng cũng

giống như được hiển thị ở đây.20 Sự tổng hợp Triglyceride Ở các sinh vật sống, phản ứng tạo thành chất béo trung tính phức tạp hơn, nhưng kết quả cuối cùng giống như được trình bày ở đây.20 Sự tổng hợp Triglyceride Ở sinh vật sống, phản ứng tạo thành chất béo trung tính phức tạp hơn, nhưng kết quả cuối cùng giống như được trình bày ở đây.

3.4 Cấu trúc hóa học và chức năng của Lipid là gì? 57 (A) Axit palmitic Oxy Hydro Tất cả các liên kết giữa các nguyên tử cacbon là đơn trong axit béo bão hòa (chuỗi thẳng). Chuỗi thẳng cho phép một phân tử xếp chặt giữa các phân tử tương tự khác. (B) Axit linoleic ^ Các nút xoắn ngăn cản sự đóng gói chặt chẽ/) Liên kết đôi giữa hai nguyên tử cacbon tạo thành axit béo không bão hòa (chuỗi carbon có các nút gấp). 3.21 Axit béo bão hòa và không bão hòa (A) Chuỗi hydrocarbon thẳng của axit béo bão hòa cho phép phân tử liên kết chặt chẽ với các phân tử tương tự khác. (B) Trong các axit béo không bão hòa, các nút xoắn trong chuỗi ngăn cản việc đóng gói chặt chẽ. Quy ước màu sắc trong các mẫu hiển thị ở đây (xám, H; đỏ, O; đen, C) thường được sử dụng. Các nút xoắn trong phân tử axit béo rất quan trọng trong việc xác định tính lưu động và điểm nóng chảy của lipid. Triglyceride trong mỡ động vật có xu hướng chứa nhiều axit béo bão hòa chuỗi dài gắn chặt với nhau; những chất béo này thường ở dạng rắn ở nhiệt độ phòng và có điểm nóng chảy cao. Chất béo trung tính của thực vật, chẳng hạn như dầu ngô, có xu hướng chứa axit béo ngắn hoặc không bão hòa. Do tính chất xoắn của chúng, các axit béo này kết hợp với nhau kém và có điểm nóng chảy thấp, đồng thời các chất béo trung tính này thường ở dạng lỏng ở nhiệt độ phòng. Axit béo là kho lưu trữ tuyệt vời cho năng lượng hóa học. Như bạn sẽ thấy trong Chương 9, khi liên kết C – H bị phá vỡ, nó giải phóng năng lượng đáng kể mà sinh vật có thể sử dụng cho mục đích riêng của mình, chẳng hạn như chuyển động hoặc hình thành các phân tử phức tạp khác. Phospholipid tạo thành màng sinh học Chúng ta đã đề cập đến tính chất kỵ nước của nhiều liên kết C – C và C – H trong axit béo. Nhưng còn nhóm chức cacboxyl ở cuối phân tử thì sao? Khi nó ion hóa và tạo thành COO-, nó có tính ưa nước mạnh. Vì vậy, axit béo là một phân tử có đầu ưa nước và đuôi kỵ nước dài. Nó có hai tính chất hóa học trái ngược nhau; thuật ngữ kỹ thuật cho điều này là amphipathic. Khi các axit béo liên kết với glycerol, các nhóm cacboxyl của chúng được kết hợp vào các liên kết este và tạo thành chất béo trung tính là kỵ nước. Giống như triglycerid, phospholipid chứa các axit béo liên kết với glycerol bằng liên kết este. Tuy nhiên, trong phospholipid, bất kỳ một trong số các hợp chất chứa photphat sẽ thay thế một trong các axit béo, tạo ra đặc tính lưỡng tính của phospholipid (Hình 3.22A). Nhóm chức photphat có điện tích âm nên phần này của phân tử có tính ưa nước, thu hút các phân tử nước phân cực. Nhưng hai axit béo này kỵ nước nên chúng có xu hướng tránh nước và kết hợp với nhau hoặc với các chất kỵ nước khác. Trong môi trường nước, các phospholipid xếp thành hàng sao cho các "đuôi" không phân cực, kỵ nước; đóng gói chặt chẽ với nhau và các "đầu" có chứa phốt phát; hướng ra ngoài, nơi chúng tương tác với nước. Do đó, phospholipid tạo thành một lớp kép: một tấm dày hai phân tử,với nước bị loại ra khỏi lõi (Hình 3.22B). Màng sinh học có loại cấu trúc lớp kép phospholipid này và chúng ta sẽ dành Chương 6 để nói về chức năng sinh học của chúng. Một số lipid có vai trò chuyển đổi, điều hòa và bảo vệ năng lượng. Trong các đoạn trên, chúng tôi tập trung vào chất béo trung tính và phospholipid - lipid có liên quan đến việc lưu trữ năng lượng và cấu trúc tế bào. Tuy nhiên, có những lipid không phân cực và lưỡng tính khác có cấu trúc và vai trò khác nhau.



58 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid (A) Phosphatidylcholine Phần “đầu” ưa nước bị thu hút bởi nước, nước có tính phân cực. (B) Lớp kép photpholipit ch. HoC – N+ – CHO Choline CH? Cho m Phosphate _o â€” p = o > ưa nước -< â€œheadâ€ h2c -CH â€” CH2 0 0 1 1 TT o 1 - c=o Glycerol J Ester ^ liên kết Cho CHO Y Kỵ nước â€œđuôiâ€ Chuỗi hydrocacbon Điện tích dương Các “đuôi” kỵ nước không phải là bị nước hấp dẫn. Trong môi trường nước, “đuôi” tránh xa nước và “đầu” tương tác với nước, tạo thành lớp kép. Nước “đầu” ưa nước Axit béo kỵ nước “đuôi” ưa nước “đầu” Nước 3.22 Phospholipids (A) Phosphatidylcholine (lecithin) thể hiện cấu trúc của một phân tử phospholipid. Trong các phospholipid khác, axit amin serine, rượu đường inositol hoặc các hợp chất khác thay thế choline. (B) Trong môi trường nước, các tương tác kỵ nước mang lại các "đuôi" của các phospholipid với nhau ở bên trong lớp kép. Các "đầu" ưa nước; hướng ra ngoài ở cả hai phía của lớp kép, nơi chúng tương tác với các phân tử nước xung quanh. CAROTENOIDS Carotenoit là một họ sắc tố hấp thụ ánh sáng được tìm thấy trong thực vật và động vật. Beta-carotene ((3-carotene) là một trong những sắc tố giữ năng lượng ánh sáng trong lá trong quá trình quang hợp. Ở người, một phân tử (3-carotene có thể bị phân hủy thành hai phân tử vitamin A. Vitamin A được sử dụng để tạo ra sắc tố ds-retinal cần thiết cho thị giác. Carotenoid tạo nên màu sắc của cà rốt, cà chua, bí ngô, lòng đỏ trứng và bơ. Màu vàng

và cam rực rỡ của lá mùa thu cũng là từ carotenoid. STEROIDS Steroid là một họ của các hợp chất hữu cơ có nhiều vòng được liên kết thông qua các nguyên tử cacbon chung. Cholesterol steroid là thành phần quan trọng của màng, giúp duy trì tính toàn vẹn của màng (xem Phần 6.1). Các steroid khác hoạt động như hormone: các tín hiệu hóa học mang thông điệp từ một bộ phận của cơ thể hoặc trong một số trường hợp được tổng hợp với số lượng không đủ so với trường hợp khác (xem Chương 41). Cholesterol được tổng hợp ở gan và là nguyên liệu ban đầu để tạo ra các hormone steroid như testosterone và estrogen. VITAMIN Vitamin là những phân tử nhỏ không được cơ thể con người hoặc cơ thể tổng hợp được. trong một số trường hợp được tổng hợp với số lượng không đủ và do đó phải được bổ sung từ chế độ ăn uống (xem Chương 51). Ví dụ, vitamin A được hình thành từ (3-carotene có trong rau xanh và vàng (xem ở trên). Ở người, thiếu vitamin A dẫn đến khô da, mắt và các bề mặt bên trong cơ thể, chậm tăng trưởng và phát triển, và quáng gà, là triệu chứng chẩn đoán thiếu hụt Vitamin D, E và K cũng là lipid.

3.4 Cấu trúc hóa học và chức năng của Lipid là gì? 59 SÁP Chim và động vật có vú có các tuyến trên da tiết ra lớp sáp phủ lên tóc hoặc lông của chúng. Những lớp phủ này đẩy nước và giúp giữ cho tóc và lông mềm mại. Những chiếc lá sáng bóng của những loại cây như nhựa ruồi, quen thuộc trong những ngày nghỉ mùa đông, cũng có lớp phủ sáp. Lớp phủ sáp trên cây có thể giúp cây giữ nước và loại trừ mầm bệnh. Những con ong làm tổ bằng sáp. Sáp là những chất kỵ nước và dẻo, hoặc dễ uốn ở nhiệt độ phòng. Mỗi phân tử sáp bao gồm một axit béo bão hòa chuỗi dài và một rượu chuỗi dài bão hòa được nối với nhau bằng liên kết este. Kết quả là một phân tử rất dài có 40-60 nhóm CH2. RECAP Lipid bao gồm cả phân tử kỵ nước và lưỡng tính, phần lớn được cấu tạo từ cacbon và hydro. Chúng rất quan trọng trong việc lưu trữ năng lượng, hấp thụ ánh sáng, điều hòa và cấu trúc sinh học. Phospholipid bao gồm hai axit béo kỵ nước liên kết với glycerol và nhóm photphat ưa nước. Màng tế bào chứa hai lớp phospholipid. â€¢ Vẽ cấu trúc phân tử của axit béo và glycerol và chỉ ra cách chúng liên kết với nhau để tạo thành chất béo trung tính. Xem trang. 56 và Hình 3.20 â€¢ Sự khác biệt giữa chất béo và dầu là gì? Xem trang 56-57 và Hình 3.21 – Bản chất phân cực của phospholipid dẫn đến việc chúng hình thành lớp kép như thế nào? Xem trang. 57 và Hình 3.22 â€¢ Tại sao steroid và một số vitamin được xếp vào nhóm lipid? Xem trang. 58 Trong chương này chúng ta đã thảo luận về ba loại đại phân tử đặc trưng của sinh vật sống, nhưng loại đại phân tử sinh học cuối cùng có tầm quan trọng đặc biệt đối với thế giới sống. Axit nucleic truyền tải "bản thiết kế" của cuộc sống đối với mỗi sinh vật mới. Chương này minh họa sự thống nhất sinh hóa tuyệt vời của sự sống, ngụ ý rằng mọi sự sống đều có nguồn gốc chung (xem Phần 1.1). Điều cần thiết cho nguồn gốc này là các nucleotide đơn phân và các polyme, axit nucleic của chúng. Trong chương tiếp theo chúng ta sẽ chuyển sang các chủ đề liên quan đến axit nucleic và nguồn gốc của sự sống. Kiến thức về cấu trúc protein của mạng nhện có thể áp dụng vào thực tế được không? TRẢ LỜI Vì độ bền của nó, tơ nhện được con người rất ưa chuộng, từ chỉ khâu phẫu thuật trong y học đến áo chống đạn trong quân đội. "Nông nghiệp" nhện sống rất tẻ nhạt, tốn kém và mang lại sản lượng tơ có thể sử dụng cho ngành công nghiệp thấp. Không giống như tóc của bạn phát triển liên tục, tơ nhện được tổng hợp và lưu trữ dưới dạng dung dịch tiền chất lỏng trong các tuyến tơ, sau đó được "kéo ra". thành sợi khi cần thiết. Gần đây, công nghệ sinh học đã được sử dụng để biến đổi gen của tằm, loài tằm tạo ra dạng tơ riêng của chúng để tạo ra tơ nhện; ngay cả vi khuẩn cũng bị dụ dỗ tạo ra một lượng lớn protein. Hơn nữa, bằng cách nghiên cứu kỹ lưỡng cách loài nhện làm điều đó, các nhà khoa học đã thành công trong việc tạo ra các loại sợi có thể sử dụng được từ các hệ thống nhân tạo này.Những loại phân tử đặc trưng cho sinh vật sống? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 3.1 – Đại phân tử là các polyme được tạo thành bằng cách hình thành liên kết cộng hóa trị giữa các phân tử nhỏ hơn gọi là monome. Các đại phân tử trong cơ thể sống bao gồm polysaccharides, protein và axit nucleic. Cấu trúc lipid lớn cũng có thể được coi là đại phân tử. Các nhóm chức năng là những nhóm nhỏ nguyên tử luôn được tìm thấy cùng nhau trong nhiều loại đại phân tử khác nhau. Các nhóm chức có những đặc tính hóa học đặc biệt mà chúng mang lại cho bất kỳ phân tử lớn hơn nào mà chúng là một phần. Ôn lại Hình 3.1, HOẠT ĐỘNG 3.1 â€¢ Các đồng phân cấu trúc, cis-trans và quang học có cùng loại và số lượng nguyên tử nhưng khác nhau về cấu trúc và tính chất. Ôn lại Hình 3.2 â€¢ Nhiều chức năng của các đại phân tử có liên quan trực tiếp đến hình dạng ba chiều của chúng, do đó hình dạng này là kết quả của trình tự và tính chất hóa học của các đơn phân của chúng. Các monome được nối với nhau bằng phản ứng ngưng tụ, giải phóng một phân tử nước cho mỗi liên kết được hình thành. Phản ứng thủy phân sử dụng nước để phá vỡ các

polyme thành các monome. Ôn lại Hình 3.4 u CHƯƠNG TÓM TẮT(3) Cấu trúc hóa học và chức năng của Protein là gì? – Các chức năng của protein bao gồm hỗ trợ, bảo vệ, xúc tác, vận chuyển, phòng thủ, điều hòa và di chuyển. Ôn lại Bảng 3.1 â€¢ Protein bao gồm một hoặc nhiều chuỗi polypeptide, là polyme của các axit amin. Bốn nguyên tử hoặc nhóm được gắn vào một nguyên tử cacbon trung tâm: một nguyên tử hydro, một nhóm amino, một nhóm cacboxyl và một nhóm R biến đổi. Các đặc tính cụ thể của mỗi axit amin phụ thuộc vào chuỗi bên của nó, hoặc nhóm R, có thể tích điện, phân cực hoặc kỵ nước. Ôn lại Bảng 3.2, HOẠT ĐỘNG 3.2 â€¢ Liên kết peptide hay còn gọi là liên kết peptide, liên kết cộng hóa trị các axit amin thành chuỗi polypeptide. Các liên kết này hình thành bằng phản ứng ngưng tụ giữa các nhóm carboxyl và amino. Ôn lại Hình 3.6 â€¢ Cấu trúc bậc một của protein là trình tự các axit amin trong chuỗi. Chuỗi này được gấp lại thành cấu trúc thứ cấp, trong các phần khác nhau của protein có thể tạo thành một chuỗi xoắn hoặc tấm xếp nếp P. Ôn lại Hình 3.7A-C â€¢ Cầu nối disulfide và tương tác không cộng hóa trị giữa các axit amin làm cho chuỗi polypeptide gấp lại thành cấu trúc bậc ba ba chiều. Các tương tác yếu, không cộng hóa trị cho phép nhiều chuỗi poly-peptide hình thành cấu trúc bậc bốn. Ôn lại Hình 3.7D, 3.7E tiếp theoCác nhóm chức có những đặc tính hóa học đặc biệt mà chúng mang lại cho bất kỳ phân tử lớn hơn nào mà chúng là một phần. Ôn lại Hình 3.1, HOẠT ĐỘNG 3.1 â€¢ Các đồng phân cấu trúc, cis-trans và quang học có cùng loại và số lượng nguyên tử nhưng khác nhau về cấu trúc và tính chất. Ôn lại Hình 3.2 â€¢ Nhiều chức năng của các đại phân tử có liên quan trực tiếp đến hình dạng ba chiều của chúng, do đó hình dạng này là kết quả của trình tự và tính chất hóa học của các đơn phân của chúng. Các monome được nối với nhau bằng phản ứng ngưng tụ, giải phóng một phân tử nước cho mỗi liên kết được hình thành. Phản ứng thủy phân sử dụng nước để phá vỡ các polyme thành các monome. Ôn lại Hình 3.4 u CHƯƠNG TÓM TẮT(3) Cấu trúc hóa học và chức năng của Protein là gì? – Các chức năng của protein bao gồm hỗ trợ, bảo vệ, xúc tác, vận chuyển, phòng thủ, điều hòa và di chuyển. Ôn lại Bảng 3.1 â€¢ Protein bao gồm một hoặc nhiều chuỗi polypeptide, là polyme của các axit amin. Bốn nguyên tử hoặc nhóm được gắn vào một nguyên tử cacbon trung tâm: một nguyên tử hydro, một nhóm amino, một nhóm cacboxyl và một nhóm R biến đổi. Các đặc tính cụ thể của mỗi axit amin phụ thuộc vào chuỗi bên của nó, hoặc nhóm R, có thể tích điện, phân cực hoặc kỵ nước. Ôn lại Bảng 3.2, HOẠT ĐỘNG 3.2 â€¢ Liên kết peptide hay còn gọi là liên kết peptide, liên kết cộng hóa trị các axit amin thành chuỗi polypeptide. Các liên kết này hình thành bằng phản ứng ngưng tụ giữa các nhóm carboxyl và amino. Ôn lại Hình 3.6 â€¢ Cấu trúc bậc một của protein là trình tự các axit amin trong chuỗi. Chuỗi này được gấp lại thành cấu trúc thứ cấp, trong các phần khác nhau của protein có thể tạo thành một chuỗi xoắn hoặc tấm xếp nếp P. Ôn lại Hình 3.7A-C â€¢ Cầu nối disulfide và tương tác không cộng hóa trị giữa các axit amin làm cho chuỗi polypeptide gấp lại thành cấu trúc bậc ba ba chiều. Các tương tác yếu, không cộng hóa trị cho phép nhiều chuỗi poly-peptide hình thành cấu trúc bậc bốn. Ôn lại Hình 3.7D, 3.7E tiếp theoCác nhóm chức có những đặc tính hóa học đặc biệt mà chúng mang lại cho bất kỳ phân tử lớn hơn nào mà chúng là một phần. Ôn lại Hình 3.1, HOẠT ĐỘNG 3.1 â€¢ Các đồng phân cấu trúc, cis-trans và quang học có cùng loại và số lượng nguyên tử nhưng khác nhau về cấu trúc và tính chất. Ôn lại Hình 3.2 â€¢ Nhiều chức năng của các đại phân tử có liên quan trực tiếp đến hình dạng ba chiều của chúng, do đó hình dạng này là kết quả của trình tự và tính chất hóa học của các đơn phân của chúng. Các monome được nối với nhau bằng phản ứng ngưng tụ, giải phóng một phân tử nước cho mỗi liên kết được hình thành. Phản ứng thủy phân sử dụng nước để phá vỡ các polyme thành các monome. Ôn lại Hình 3.4 u CHƯƠNG TÓM TẮT(3) Cấu trúc hóa học và chức năng của Protein là gì? – Các chức năng của protein bao gồm hỗ trợ, bảo vệ, xúc tác, vận chuyển, phòng thủ, điều hòa và di chuyển. Ôn lại Bảng 3.1 â€¢ Protein bao gồm một hoặc nhiều chuỗi polypeptide, là polyme của các axit amin. Bốn nguyên tử hoặc nhóm được gắn vào một nguyên tử cacbon trung tâm: một nguyên tử hydro, một nhóm amino, một nhóm cacboxyl và một nhóm R biến đổi. Các đặc tính cụ thể của mỗi axit amin phụ thuộc vào chuỗi bên của nó, hoặc nhóm R, có thể tích điện, phân cực hoặc kỵ nước. Ôn lại Bảng 3.2, HOẠT ĐỘNG 3.2 â€¢ Liên kết peptide hay còn gọi là liên kết peptide, liên kết cộng hóa trị các axit amin thành chuỗi polypeptide. Các liên kết này hình thành bằng phản ứng ngưng tụ giữa các nhóm carboxyl và amino. Ôn lại Hình 3.6 â€¢ Cấu trúc bậc một của protein là trình tự các axit amin trong chuỗi. Chuỗi này được gấp lại thành cấu trúc thứ cấp, trong các phần khác nhau của protein có thể tạo thành một chuỗi xoắn hoặc tấm xếp nếp P. Ôn lại Hình 3.7A-C â€¢ Cầu nối disulfide và tương tác không cộng hóa trị giữa các axit amin làm cho chuỗi polypeptide gấp lại thành cấu trúc bậc ba ba chiều. Các tương tác yếu, không cộng hóa trị cho phép nhiều

chuỗi poly-peptide hình thành cấu trúc bậc bốn. Ôn lại Hình 3.7D, 3.7E tiếp theovà một nhóm R thay đổi. Các đặc tính cụ thể của mỗi axit amin phụ thuộc vào chuỗi bên của nó, hoặc nhóm R, có thể tích điện, phân cực hoặc kỵ nước. Ôn lại Bảng 3.2, HOẠT ĐỘNG 3.2 â€¢ Liên kết peptide hay còn gọi là liên kết peptide, liên kết cộng hóa trị các axit amin thành chuỗi polypeptide. Các liên kết này hình thành bằng phản ứng ngưng tụ giữa các nhóm carboxyl và amino. Ôn lại Hình 3.6 â€¢ Cấu trúc bậc một của protein là trình tự các axit amin trong chuỗi. Chuỗi này được gấp lại thành cấu trúc thứ cấp, trong các phần khác nhau của protein có thể tạo thành một chuỗi xoắn hoặc tấm xếp nếp P. Ôn lại Hình 3.7A-C â€¢ Cầu nối disulfide và tương tác không cộng hóa trị giữa các axit amin làm cho chuỗi polypeptide gấp lại thành cấu trúc bậc ba ba chiều. Các tương tác yếu, không cộng hóa trị cho phép nhiều chuỗi poly-peptide hình thành cấu trúc bậc bốn. Ôn lại Hình 3.7D, 3.7E tiếp theovà một nhóm R thay đổi. Các đặc tính cụ thể của mỗi axit amin phụ thuộc vào chuỗi bên của nó, hoặc nhóm R, có thể tích điện, phân cực hoặc kỵ nước. Ôn lại Bảng 3.2, HOẠT ĐỘNG 3.2 â€¢ Liên kết peptide hay còn gọi là liên kết peptide, liên kết cộng hóa trị các axit amin thành chuỗi polypeptide. Các liên kết này hình thành bằng phản ứng ngưng tụ giữa các nhóm carboxyl và amino. Ôn lại Hình 3.6 â€¢ Cấu trúc bậc một của protein là trình tự các axit amin trong chuỗi. Chuỗi này được gấp lại thành cấu trúc thứ cấp, trong các phần khác nhau của protein có thể tạo thành một chuỗi xoắn hoặc tấm xếp nếp P. Ôn lại Hình 3.7A-C â€¢ Cầu nối disulfide và tương tác không cộng hóa trị giữa các axit amin làm cho chuỗi polypeptide gấp lại thành cấu trúc bậc ba ba chiều. Các tương tác yếu, không cộng hóa trị cho phép nhiều chuỗi poly-peptide hình thành cấu trúc bậc bốn. Ôn lại Hình 3.7D, 3.7E tiếp theo

60 CHƯƠNG 3 Protein, Carbohydrate và Lipid Nhiệt độ, sự thay đổi độ pH hoặc một số hóa chất đều có thể khiến protein bị biến tính. Điều này liên quan đến việc mất cấu trúc bậc ba và/hoặc bậc hai cũng như chức năng sinh học. Ôn lại Hình 3.10 â€¢ Hình dạng và cấu trúc cụ thể của protein cho phép nó liên kết không cộng hóa trị với các phân tử khác. Ngoài ra, các axit amin có thể được biến đổi bằng liên kết cộng hóa trị của các nhóm hóa học với chuỗi bên của chúng. Sự liên kết như vậy có thể khiến protein thay đổi hình dạng. Xem lại Hình 3.12, 3.13 â€¢ Protein chaperone tăng cường khả năng gấp protein chính xác và ngăn chặn sự liên kết không phù hợp với các phân tử khác. Ôn lại Hình 3.14 Â®Cấu trúc hóa học và chức năng của carbohydrate là gì? â€¢Carbohydrate chứa carbon liên kết với các nguyên tử hydro và oxy và có công thức chung là Cm H2nOâ€ž. ™ Monosacarit là các monome tạo nên carbohydrate. Các hexose như glucose là các monosaccharide có 6 carbon; pentose có 5 nguyên tử cacbon. Ôn lại Hình 3.16, HOẠT ĐỘNG 3.3 â€¢ Liên kết glycosid có hướng a hoặc ap trong không gian, là liên kết cộng hóa trị giữa các monosaccharide. Hai monosacarit liên kết được gọi là disacarit; đơn vị lớn hơn là oligosaccharide và polysaccharide. Ôn lại Hình 3.17 â€¢ Tinh bột là một polyme của glucose dự trữ năng lượng ở thực vật và glycogen là một polyme tương tự ở động vật. Chúng có thể dễ dàng bị phá vỡ để giải phóng năng lượng dự trữ. Ôn lại Hình 3.18 â€¢ Cellulose là một loại polymer glucose rất ổn định và là thành phần cấu trúc chính của thành tế bào thực vật. Cấu trúc hóa học và chức năng của lipid là gì? - Lipid là những hiđrocacbon không tan trong nước do có nhiều liên kết cộng hóa trị không phân cực. Chúng đóng vai trò lưu trữ năng lượng, cấu trúc màng, thu ánh sáng, điều hòa và bảo vệ. - Chất béo và dầu đều là chất béo trung tính. Một chất béo trung tính bao gồm ba axit béo liên kết cộng hóa trị với một phân tử glycerol bằng liên kết este. Ôn lại Hình 3.20 â€¢ Axit béo bão hòa có chuỗi hydrocarbon không có liên kết đôi. Những phân tử này có thể kết hợp chặt chẽ với nhau. Chuỗi hydrocarbon của axit béo không bão hòa có một hoặc nhiều liên kết đôi làm cong chuỗi, ngăn cản sự đóng gói chặt chẽ. Ôn lại Hình 3.21 â€¢ Phospholipid có đuôi hydrocacbon kỵ nước; và một "đầu" photphat ưa nước; nghĩa là nó có tính chất lưỡng tính. Trong nước, sự tương tác giữa đuôi và đầu của phospholipid tạo ra lớp kép phospholipid. Các đầu hướng ra ngoài, nơi chúng tương tác với nước xung quanh. Các đuôi được xếp lại với nhau ở bên trong lớp kép, cách xa nước. Ôn lại Hình 3.22 â€¢ Các lipid khác bao gồm vitamin A, D, E và K, steroid và các sắc tố thực vật như carotenoid. 0E0 Tới phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình 0ffiE Life10e.com/is3 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Phân tử có nhiều nhất trong tế bào là a. một carbohydrate.b. một lipit. c. một axit nucleic. d. một chất đạm. đ. Nước. 2. Tất cả lipid đều là a. triglycerid. b. cực. c. ưa nước. d. polyme của axit béo. đ. tan trong dung môi không phân cực hơn trong nước. 3. Tất cả các loại carbohydrate a. là các polyme. b. là những loại đường đơn giản. c. bao gồm một hoặc nhiều loại đường đơn giản. d. được tìm thấy trong màng sinh học. đ. tan trong dung môi không

phân cực nhiều hơn trong nước. 4. Phát biểu nào sau đây về cấu trúc bậc một của protein là không đúng? Một. Nó có thể được phân nhánh. b. Nó được giữ với nhau bằng liên kết cộng hóa trị. c. Nó là duy nhất cho protein đó. d. Nó quyết định cấu trúc bậc ba của protein. đ. Đó là trình tự các axit amin trong protein. 5. Axit amin leucine a. được tìm thấy trong tất cả các protein. b. không thể tạo được liên kết peptit. c. có chuỗi bên kỵ nước. d. có chuỗi bên ưa nước. đ. giống với axit amin lysine. 6. Bản chất lưỡng tính của phospholipid là a. được xác định bởi thành phần axit béo. b. quan trọng trong cấu trúc màng. c. cực nhưng không phải không cực. d. chỉ hiển thị nếu lipid ở trong dung môi không phân cực. đ. quan trọng trong việc dự trữ năng lượng bằng lipid.

Tóm tắt chương 61 HIỂU & ÁP DỤNG 7. Một sự thay đổi axit amin của protein có thể làm thay đổi hình dạng của nó. Thông thường, ở một vị trí nhất định trong protein là axit amin glycine (xem Bảng 3.2). Nếu glycine được thay thế bằng axit glutamic hoặc arginine, hình dạng protein gần axit amin đó sẽ thay đổi đáng kể. Có hai cách giải thích cho điều này: a. Một axit amin nhỏ ở vị trí đó trong polypeptide là cần thiết cho hình dạng bình thường. b. Một axit amin không tích điện là cần thiết cho hình dạng bình thường. Việc thay thế axit amin tiếp theo được thực hiện để phân biệt giữa những khả năng này. Thay thế glycine bằng serine hoặc alanine sẽ có hình dạng bình thường; nhưng thay glycine bằng valine sẽ làm thay đổi hình dạng. Giải thích nào trong hai cách giải thích có thể được hỗ trợ bởi các quan sát? Giải thich câu trả lơi của bạn. 8. Xét các đồng phân hexose mannose và galactose dưới đây. Điều gì làm cho chúng có cấu trúc đồng phân của nhau? Những carbohydrate này chứa những nhóm chức năng nào và những nhóm chức năng này mang lại những đặc tính gì cho các phân tử? 9. Nhiệt độ cao ảnh hưởng đến cấu trúc protein như thế nào? Khi một sinh vật tiếp xúc với nhiệt độ cao, nó thường tạo ra một loại phân tử đi kèm đặc biệt gọi là protein sốc nhiệt. Bạn nghĩ những protein này hoạt động như thế nào? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Giả sử trong một protein nhất định, một lysine được thay thế bằng axit aspartic (xem Bảng 3.2). Sự thay đổi này xảy ra ở cấu trúc sơ cấp hay cấu trúc thứ cấp? Làm thế nào nó có thể dẫn đến một sự thay đổi trong cấu trúc bậc ba? Trong cấu trúc bậc bốn? 11. Tóc con người được cấu tạo từ protein keratin. Tại tiệm làm tóc, hai kỹ thuật được sử dụng để sửa đổi hình dạng ba chiều của tóc. Tạo kiểu tóc liên quan đến nhiệt và uốn tóc liên quan đến việc tách và tái hình thành các liên kết disulfide. Bạn sẽ nghiên cứu những hiện tượng này như thế nào về mặt cấu trúc protein? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Axit nucleic và nguồn gốc của sự sống CHƯƠNG 4.1 Cấu trúc hóa học và chức năng của axit nucleic là gì? 4.2 Các phân tử nhỏ của sự sống bắt nguồn từ đâu và như thế nào? 4.3 Các phân tử lớn của sự sống có nguồn gốc như thế nào? 4.4 Các tế bào đầu tiên có nguồn gốc như thế nào? Báo săn mèo nhanh là một trong những loài động vật trên cạn nhanh nhất thế giới. 7.000 con báo đang sống ngày nay có trình tự DNA gần như giống hệt nhau trong bộ gen của chúng, là kết quả của một sự kiện tiến hóa khoảng 10.000 năm trước đã xóa sổ tất cả trừ một số cá thể. Lịch sử của sự sống phần lớn được viết trong DNA của nó. TÊN CỦA CON CHEETAH, Acinonyx jubatus, mô tả nó rất hay. "Cáo" bắt nguồn từ từ chiita trong tiếng Hindi, có nghĩa là "có đốm" đối với những đốm đen nhỏ trên bộ lông màu vàng của con vật. Acinonyx có nghĩa là "móng vuốt không di chuyển" bằng tiếng Hy Lạp. Báo gêpa không thể rút móng vuốt hoàn toàn - một lợi thế để chạy nhanh và săn mồi. Trong tiếng Latin, jubatus có nghĩa là "maned" - một đặc điểm của báo con. Con mèo cơ bắp, kiểu dáng đẹp này là thợ săn đơn độc của các loài động vật có vú như linh dương và thỏ rừng. Nó rình rập con mồi cho đến khi cách xa 10-30 mét rồi đuổi theo với tốc độ lên tới 110 km/h (70 mph). Thông thường, cuộc rượt đuổi sẽ kết thúc trong vòng một phút. Hiện nay trên thế giới chỉ còn khoảng 7.000 con báo, hầu hết chúng ở Châu Phi. Sự suy giảm số lượng gần đây chủ yếu là do con người: mất môi trường sống và bị giết hại bởi những người nông dân đang cố gắng bảo vệ vật nuôi của họ. Nhưng - được viết bằng DNA của loài báo - lại là câu chuyện về sự suy tàn của chúng. Giống như protein và polysaccharides, DNA là một đại phân tử, trong trường hợp này bao gồm một bộ bốn monome khác nhau được gọi là nucleotide. Trình tự nucleotide của DNA rất cần thiết cho chức năng của nó, đó là mang thông tin xác định các đặc điểm của sinh vật. Nếu bạn so sánh trình tự của hàng tỷ nucleotide trong DNA của chính bạn với trình tự của một người không liên quan trong lớp, thì trình tự này sẽ khác nhau khoảng 0,5%. Sự khác biệt này được phản ánh ở nhiều điểm khác biệt giữa mỗi cá

nhân con người. Bộ gen của loài báo có mức độ tương đồng đáng chú ý, gần như thể tất cả loài báo đều có nguồn gốc từ một bộ bố mẹ duy nhất. Báo săn hiện đại có lẽ đã tiến hóa khoảng 15 triệu năm trước và phổ biến rộng rãi cho đến kỷ băng hà cuối cùng, kết thúc khoảng 10.000 năm trước. Vào thời điểm đó, nhiều loài động vật có vú lớn khác (ví dụ như hổ răng kiếm) đã chết, nhưng một số loài báo gêpa dường như vẫn sống sót và là tổ tiên của các loài động vật hiện đại. Vì vậy, người ta cho rằng tất cả các loài báo gêpa hiện tại - và DNA của chúng - đều bắt nguồn từ một số ít cá thể sống sót sau một sự kiện gần như xóa sổ loài này. DNA thuộc về một lớp phân tử lớn gọi là axit nucleic. Trong Chương 2 và 3, chúng tôi đã mô tả các phân tử quan trọng đối với cấu trúc và chức năng sinh học. Ở đây chúng ta chuyển sang các axit nucleic, có liên quan đến việc duy trì sự sống.Phân tích DNA có thể được sử dụng trong việc bảo tồn và mở rộng quần thể báo săn không? Xem câu trả lời ở trang 75.

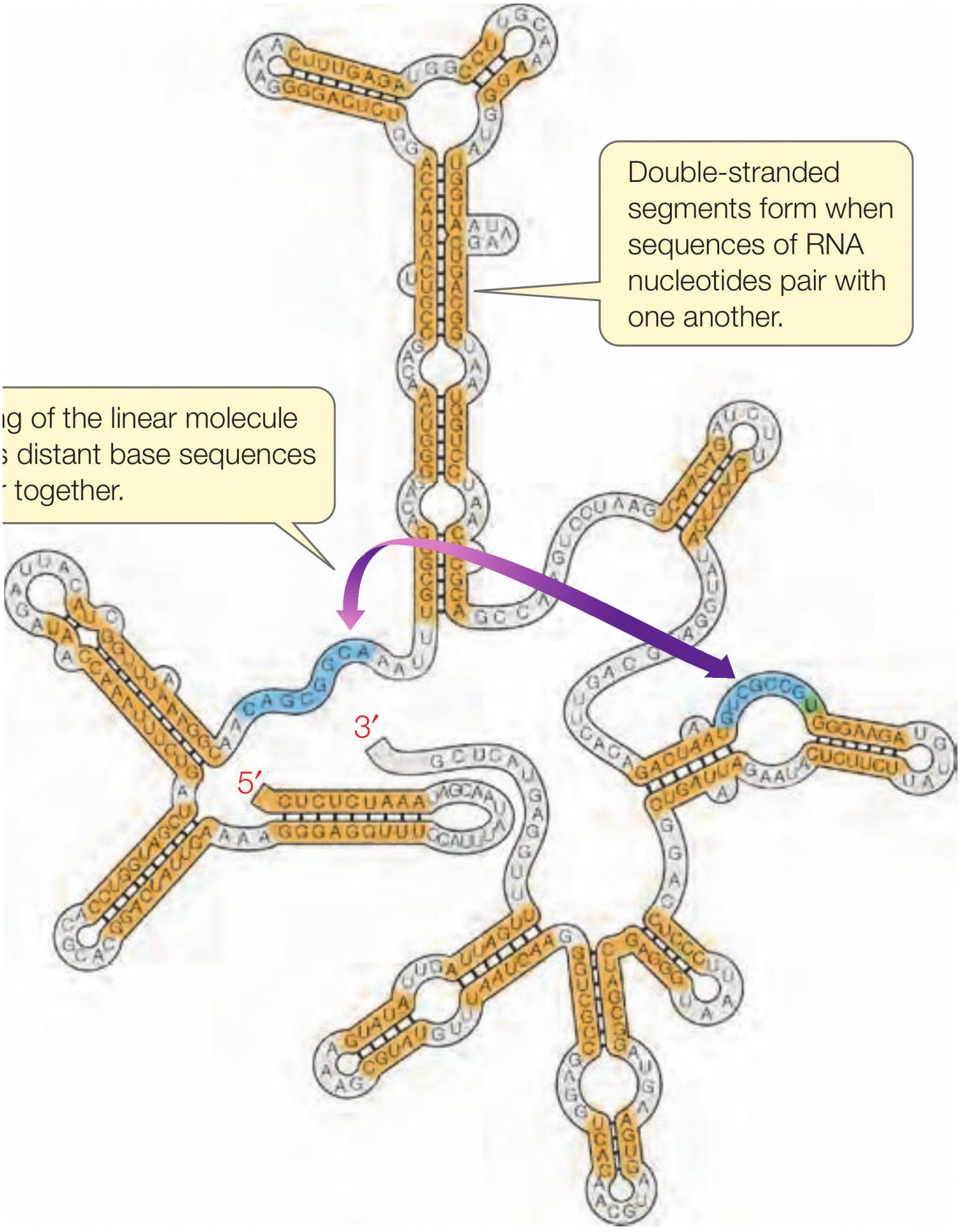


4.1 What Are the Chemical Structures and Functions of Nucleic Acids? 63 What Are the Chemical Structures and Functions of Nucleic Acids? From medicine to evolution, from agriculture to forensics, the properties of nucleic acids affect our lives every day. It is with nucleic acids that the concept of "information" entered the biological vocabulary. Nucleic acids are uniquely capable of coding for and transmitting biological information. Nucleic acids are polymers specialized for the storage, transmission, and use of genetic information. There are two types of nucleic acids: DNA (deoxyribonucleic acid) and RNA (ribonucleic acid). DNA is a macromolecule that encodes hereditary information and passes it from generation to generation. Through RNA intermediates, the information encoded in DNA is used to specify the amino acid sequences of proteins and control the expression synthesis of other RNAs. During cell division and reproduction, information flows from existing DNA to the newly formed DNA in a new cell or organism. In the nonreproductive activities of the cell, information flows from DNA to RNA to proteins. It is the proteins that ultimately carry out many of life's functions. Nucleotides are the building blocks of nucleic acids Nucleic acids are polymers composed of monomers called nucleotides. A nucleotide consists of three components: a nitrogen-containing base, a pentose sugar, and one to three phosphate groups (Figure 4.1). Molecules consisting of a pentose sugar and a nitrogenous base â€” but no phosphate group â€” are The base may be either a pyrimidine or a purine. Base Base * â€¢â– â€™w Ribose or Nucleoside Phosphate deoxyribose Nucleotide Pyrimidines NHo I XT Her "^N H,c HCT |c. N H Cytosine (C) ^NH HC^P Thymine (T) INH N H Uracil (U) O Purines HC7 NHo I C N CH N Adenine (A) HC Va H O II XL INH "N â€¢NHo Guanine (G) 4.1 Nucleotides Have Three Components Nucleotide monomers are the building blocks of DNA and RNA polymers. Go to Activity 4.1 Nucleic Acid Building Blocks Lifel 0e.com/ac4. 1 TABLE4.1 Distinguishing RNA from DNA Nucleic Acid Sugar Bases Name of Nucleoside Strands RNA Ribose Adenine Adenosine Single Cytosine Cytidine Guanine Guanosine Uracil Uridine DNA Deoxyribose Adenine Deoxyadenosine Double Cytosine Deoxy cytidine Guanine Deoxyguanosine Thymine Deoxythymidine called nucleosides. The nucleotides that make up nucleic acids contain just one phosphate group â€” they are nucleoside monophosphates . The bases of the nucleic acids take one of two chemical forms: a six-membered single-ring structure called a pyrimidine, or a fused double-ring structure called a purine (see Figure 4.1). In DNA, the pentose sugar is deoxyribose, which differs from the ribose found in RNA by the absence of one oxygen atom (see Figure 3.16). During the formation of a nucleic acid, new nucleotides are added to an existing chain one at a time. The pentose sugar in the last nucleotide of the existing chain and the phosphate on the new nucleotide undergo a condensation reaction (see Figure 3.4), and the resulting bond is called a phosphodiester linkage (Figure 4.2). The phosphate on the new nucleotide is attached to the 5'-carbon atom of its sugar, and the linkage occurs between it and the 3'-carbon on the last sugar of the existing chain. Because each nucleotide is added to the 3'-carbon of the last sugar, nucleic acids are said to grow in the 5'-to-3' direction. As with carbohydrates (see Section 3.3), nucleic acids can range in size. Oligonucleotides are relatively short, with about 20 nucleotide monomers, whereas polynucleotides can be much longer. â€¢ Oligonucleotides include RNA molecules that function as "primers" to begin the duplication of DNA; RNA molecules that regulate the expression of genes; and synthetic DNA molecules used for amplifying and analyzing other, longer nucleotide sequences. â€¢ Polynucleotides, more commonly referred to as nucleic acids, include DNA and most RNA. Polynucleotides can be very long, and indeed are the longest polymers in the living world. Some DNA molecules in humans contain hundreds of millions of nucleotides. Base pairing occurs in both DNA and RNA DNA and RNA differ somewhat in their sugar groups, bases, and strand structure (Table 4.1). Four bases are found in DNA: adenine (A), cytosine (C), guanine (G), and thymine (T). RNA is also made up of four different monomers, but its nucleotides include uracil (U) instead of thymine. The sugar in DNA is deoxyribose, whereas the sugar in RNA is ribose.

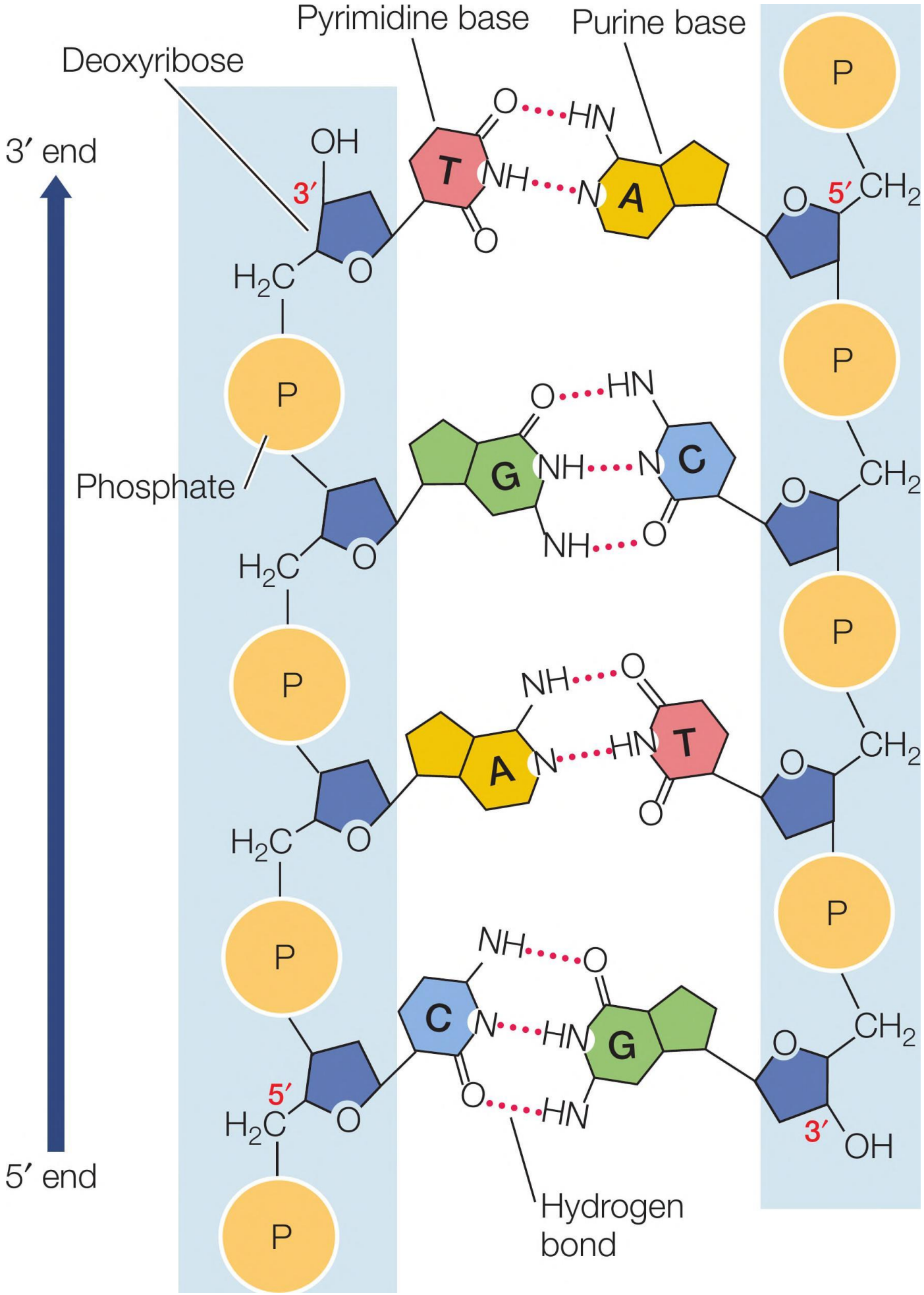
64 CHAPTER 4 Nucleic Acids and the Origin of Life Rest of polymer Rest of polymer 4.2 Linking Nucleotides Together Growth of a nucleic acid (RNA in this figure) from its monomers occurs in the 5' (phosphate) to 3' (hydroxyl) direction. 5' end Formation of the linkage between nucleotides always occurs by adding the 5'-phosphate end of the new nucleotide to the 3'-OH end of the nucleic acid. 3' end Pyrimidine base Pyrimidine base Condensation reaction Purine base The numbering ^ of ribose carbons is the basis for 4'

identification of 5' and 3' ends of DNA and RNA strands. Phosphodiester linkage + H20 The key to understanding the structure and function of nucleic acids is the principle of complementary base pairing. In DNA, thymine and adenine always pair (T-A), and cytosine and guanine always pair (C-G). In RNA, the base pairs are A-U and C-G. Thymine Adenine M\/HrnnQn hnnrl Cytosine Guanine Base pairs are held together primarily by hydrogen bonds. As you can see, there are polar C=0 and N â€" H covalent bonds in the bases; these can form hydrogen bonds between the 5â€œ on an oxygen or nitrogen of one base and the 8+ on a hydrogen of another base. Individual hydrogen bonds are relatively weak, but there are so many of them in a DNA or RNA molecule that collectively they provide a considerable force of attraction, which can bind together two polynucleotide strands, or a single strand that folds back onto itself. This attraction is not as strong as a covalent bond, however. This means that individual base pairs are relatively easy to break with a modest input of energy. As you will see, the breaking and making of hydrogen bonds in nucleic acids is vital to their role in living systems. RNA Even though RNA is generally single-stranded (Figure 4.3A), base pairing can occur between different regions of the molecule. Portions of the single-stranded RNA molecule can fold back and pair with one another (Figure 4.3B). Thus complementary hydrogen bonding between ribonucleotides plays an important role in determining the three-dimensional shapes of some RNA molecules. Complementary base pairing can also take place between ribonucleotides and deoxyribonucleotides. Adenine in an RNA strand can pair either with uracil (in another RNA strand) or with thymine (in a DNA strand). Similarly, an adenine in DNA can pair either with thymine (in the complementary DNA strand) or with uracil (in RNA). DNA Usually, DNA is double-stranded; that is, it consists of two separate polynucleotide strands of the same length that are held together by hydrogen bonds between base pairs (Figure 4.4A). In contrast to RNA's diversity in three-dimensional structure, DNA is remarkably uniform. The A-T and G-C base pairs are about

4.1 What Are the Chemical Structures and Functions of Nucleic Acids? 65 (A) Phosphate Ribose RNA (single-stranded) 3' end HpC'5>0 wA . m HoC 0 NH NH p NH H.cAq7 P NH HoC O 5' end In RNA, the bases are attached to ribose. The bases in RNA are the purines adenine (A) and guanine (G) and the pyrimidines cytosine (C) and uracil (U). C \ Double-stranded segments form when sequences of RNA nucleotides pair with one another. / \ Folding of the linear molecule brings distant base sequences closer together. 4.3 RNA (A) RNA is usually a single strand. (B) When a singlestranded RNA folds back on itself, hydrogen bonds between complementary sequences can stabilize it into a three-dimensional shape with complex surface characteristics. polypeptide chain. This process is called translation. The overall process of transcription and translation is called gene the same size (each is a purine paired with a pyrimidine), and the two polynucleotide strands form a "ladder" that twists into a double helix (Figure 4.4B). The sugar-phosphate groups form the sides of the ladder, and the bases with their hydrogen bonds form the "rungs" on the inside. DNA carries genetic information in its sequence of base pairs rather than in its three-dimensional structure. The key differences among DNA molecules are their different nucleotide base sequences. Go to Activity 4.2 DNA Structure Lifel 0e.com/ac4. 2 DNA carries information and is expressed through RNA DNA is a purely informational molecule. The information is encoded in the sequence of bases carried in its strands. For example, the information encoded in the sequence TCAGCA is different from the information in the sequence CCAGCA. DNA transmits information in two ways: expression. Replication The details of these important processes are described in later chapters, but it is important to realize two things at this point: 1. DNA replication and transcription depend on the base-pairing properties of nucleic acids. Recall that the hydrogen-bonded base pairs are A-T and G-C in DNA and A-U and G-C in RNA. Consider, for example, this double-stranded DNA â€¢ DNA can be reproduced exactly. This is called DNA rep- region, lication. It is done by polymerization using an existing strand as a base-pairing template. 5'-TCAGCA-3' 3'-AGTCGT-5' â€¢ Certain DNA sequences can be copied into RNA, in a process Transcription of the lower strand will result in a single strand called transcription. The nucleotide sequence in the RNA Qf RNA with the sequence 5'-UCAGCA-3'. Can you figure can then be used to specify a sequence of amino acids in a out the sequence that the top strand would produce?


Double-stranded segments form when sequences of RNA nucleotides pair with one another.
g of the linear molecule
distant base sequences
together.
3′
5′

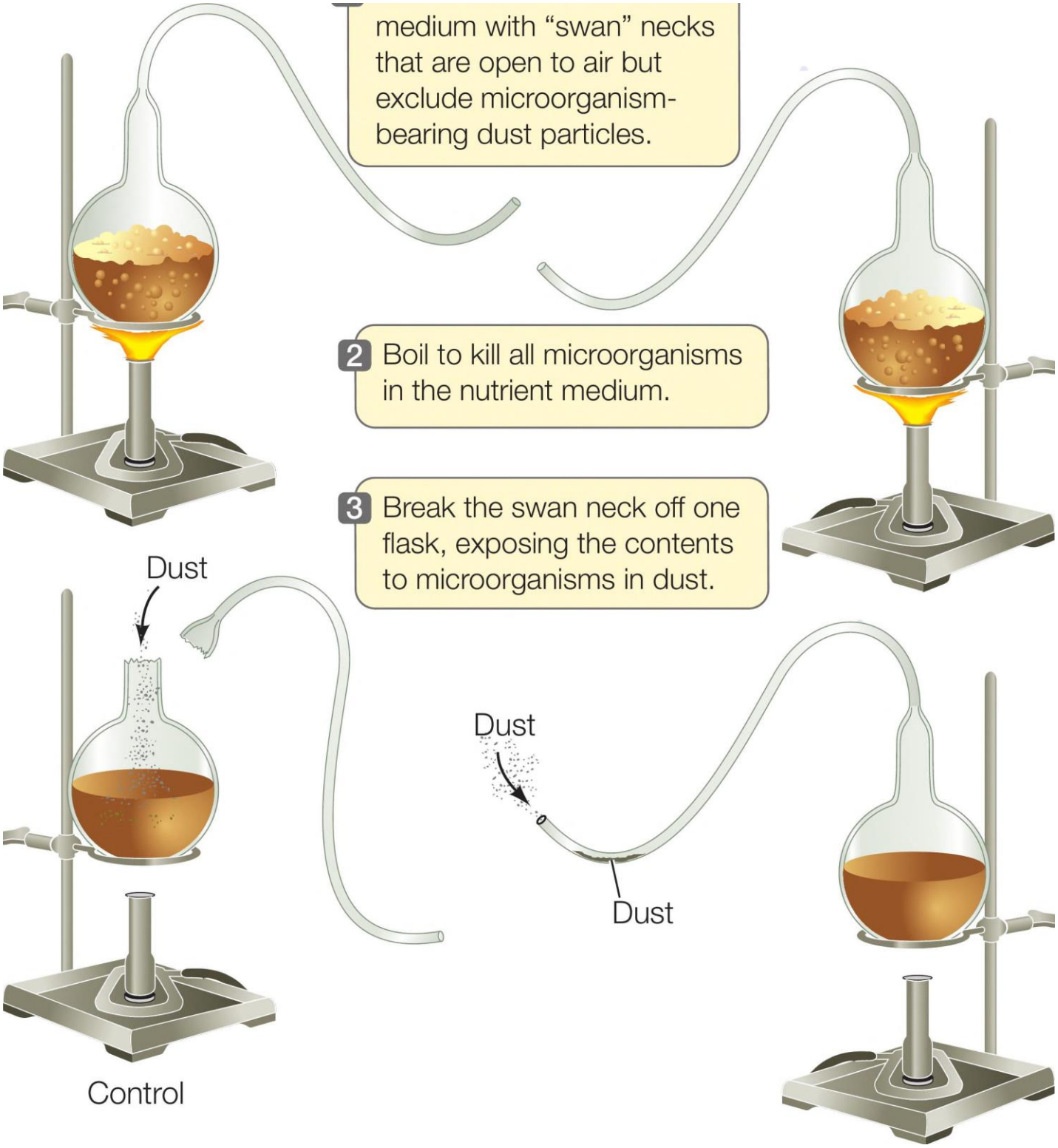
(A) DNA (sợi đôi) (B) 5' kết thúc 3' end 4.4 DNA (A) DNA thường bao gồm hai sợi chạy ngược chiều nhau được giữ với nhau bằng liên kết hydro giữa purin và pyrimidine trên hai sợi. (B) Hai sợi DNA được cuộn thành chuỗi xoắn kép thuận tay phải. Trong DNA, các bazơ được gắn vào deoxyribose và bazơ thymine (T) được tìm thấy thay vì uracil. Liên kết hydro giữa purin và pyrimidine giữ hai chuỗi DNA lại với nhau. 2. Sự sao chép DNA thường liên quan đến toàn bộ phân tử DNA. Vì DNA chứa thông tin cần thiết nên nó phải được sao chép hoàn toàn và chính xác để mỗi tế bào hoặc sinh vật mới nhận được bộ DNA hoàn chỉnh từ bố mẹ của nó (Hình 4.5A). Bộ DNA hoàn chỉnh trong một sinh vật sống được gọi là bộ gen của nó. Tuy nhiên, không phải tất cả thông tin trong bộ gen đều cần thiết ở mọi thời điểm và trong mọi mô và chỉ những phần nhỏ của DNA được phiên mã thành các phân tử RNA. Các trình tự DNA được phiên mã thành RNA được gọi là gen (Hình 4.5B). Ở người, gen mã hóa protein chính trong tóc (keratin) chỉ được biểu hiện ở các tế bào da tạo ra tóc. Thông tin di truyền trong gen mã hóa keratin được phiên mã thành RNA và sau đó được dịch thành polypeptide keratin. Ở các mô khác như cơ, gen keratin không được phiên mã, nhưng các gen khác thì có - ví dụ, các gen mã hóa protein có trong cơ nhưng không có trong da hoặc tóc. tiến hóa sinh học trên Trái đất, khoảng 4 tỷ năm trước. Do đó, các loài sống có quan hệ gần gũi có nhiều trình tự cơ sở giống nhau hơn so với các loài có quan hệ họ hàng xa hơn. Điều này cũng đúng đối với các cá thể có quan hệ họ hàng gần và xa trong cùng một loài. Chi tiết về cách các nhà khoa học sử dụng thông tin này được đề cập trong Chương 24. Chúng tôi đã mô tả một phân tích như vậy về loài báo trong câu chuyện mở đầu của chương này. Những phát triển đáng chú ý trong giải trình tự DNA và công nghệ máy tính đã cho phép các nhà khoa học xác định toàn bộ trình tự cơ sở DNA - bộ gen - của nhiều sinh vật, bao gồm cả con người, có bộ gen chứa khoảng 3 tỷ cặp cơ sở. Những nghiên cứu này đã xác nhận nhiều mối quan hệ tiến hóa đã được suy ra trước đây từ những so sánh truyền thống hơn về cấu trúc cơ thể, sinh hóa và sinh lý học. Ví dụ, những so sánh truyền thống đã chỉ ra rằng họ hàng gần nhất còn sống của con người (Homo sapiens) là loài tinh tinh (chi Pan). Trên thực tế, bộ gen của tinh tinh có hơn 98% trình tự cơ sở DNA của nó giống với bộ gen của con người. Càng ngày, các nhà khoa học càng chuyển sang phân tích DNA để làm sáng tỏ mối quan hệ tiến hóa khi các so sánh khác không thể thực hiện được hoặc không có kết luận cuối cùng. Ví dụ, các nghiên cứu DNA tiết lộ mối quan hệ chặt chẽ giữa chim sáo và chim nhại mà không được mong đợi dựa trên cơ sở giải phẫu hoặc hành vi của chúng.Trình tự cơ sở DNA tiết lộ mối quan hệ tiến hóa DNA mang thông tin di truyền từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo, dần dần tích lũy những thay đổi trong trình tự cơ sở của nó trong thời gian dài. Một loạt các phân tử DNA trải dài từ dòng dõi của mọi sinh vật cho đến thời kỳ đầu của Nucleotide có những vai trò quan trọng khác Nucleotide không chỉ là khối xây dựng của axit nucleic. Như chúng tôi sẽ mô tả trong các chương sau, có một số nucleotide (hoặc nucleotide đã biến đổi) có các chức năng khác: ATP (adenosine triphosphate) hoạt động như một chất chuyển năng lượng trong nhiều phản ứng sinh hóa (xem Phần 8.2).


Pyrimidine base
Purine base
Deoxyribose
3′ end
5′ end
Phosphate
Hydrogen bond
P
T
A
G
C
OH
3′
5′
H_2C
CH_2
O
HN
NH
N

4.2 How and Where Did the Small Molecules of Life Originate? 67 During replication, two complete copies of the DNA molecule are made. DNA + DNA (B) DNA RNA for protein 1 RNA for protein 2 âœ“X/X A The DNA sequences that encode specific proteins are transcribed into RNA. 4.5 DNA Replication and Transcription DNA is usually completely replicated (A) but only partially transcribed (B). RNA transcripts are produced from genes that code for specific proteins. Transcription of different genes occurs at different times and, in multicellular organisms, in different cells of the body. â€¢ GTP (guanosine triphosphate) serves as an energy source, especially in protein synthesis. It also plays a role in the transfer of information from the environment to cells (see Section 7.2). â€¢ cAMP (cyclic adenosine monophosphate) is a special nucleotide with an additional bond between the sugar and the phosphate group. It is essential in many processes, including the actions of hormones and the transmission of information by the nervous system (see Section 7.3). â€¢ Nucleotides play roles as carriers in the synthesis and breakdown of carbohydrates and lipids. RECAP The nucleic acids DNA and RNA are polymers made up of nucleotide monomers. The sequence of nucleotides in DNA carries the information that is used by RNA to specify primary protein structure. The genetic information in DNA is passed from generation to generation and can be used to understand evolutionary relationships. â€¢ List the key differences between DNA and RNA, and between purines and pyrimidines. See pp. 63-65, Table 4.1, and Figure 4.1 â€¢ How do purines and pyrimidines pair up in complementary base pairing? See p. 64 â€¢ What are the differences between DNA replication and transcription? See pp. 65-66 and Figure 4.5 â€¢ How can DNA molecules be very diverse, even though they appear to be structurally similar? See p. 65 We have seen that the nucleic acids RNA and DNA carry the blueprint of life, and that the inheritance of these macromolecules reaches back to the beginning of evolutionary time. But when, where, and how did nucleic acids arise on Earth? How did the building blocks of life, such as amino acids and sugars, originally arise? How and Where Did the Small Molecules of Life Originate? Chapter 2 pointed out that living things are composed of the same atomic elements as the inanimate universe. But the arrangements of these atoms into molecules are unique in biological systems. You will not find biological molecules in inanimate matter unless they came from a once-living organism. It is impossible to know for certain how life on Earth began. But one thing is sure: life (or at least life as we know it) is not constantly being restarted. That is, spontaneous generation of life from inanimate nature is not happening repeatedly before our eyes. Now and for many millenia in the past, all life has come from life that existed before. But people, including scientists, did not always believe this. Experiments disproved the spontaneous generation of life The idea that life can originate repeatedly from nonliving matter has been common in many cultures and religions. During the European Renaissance (from the fourteenth to seventeenth centuries, a period that witnessed the birth of modem science), most people thought that at least some forms of life arose repeatedly and directly from inanimate or decaying matter by spontaneous generation. Many thought that mice arose from sweaty clothes placed in dim light; that frogs sprang directly from moist soil; and that rotting meat produced flies. Scientists such as the Italian physician and poet Francesco Redi, however, doubted these assumptions. Redi proposed that flies arose not by some mysterious transformation of decaying meat, but from other flies that laid their eggs on the meat. In 1668, Redi performed a scientific experiment â€” a relatively new concept at the time â€” to test his hypothesis. He set out several jars containing chunks of meat. â€¢ One jar contained meat exposed to both air and flies. â€¢ A second jar was covered with a fine cloth so that the meat was exposed to air but not to flies. â€¢ The third jar was sealed with a lid so the meat was exposed to neither air nor flies. No lid Fine cloth cover Lid

68 CHAPTER 4 Nucleic Acids and the Origin of Life As he had hypothesized, Redi found maggots, which then hatched into flies, only in the first jar. This finding demonstrated that maggots could occur only where flies were present before. The idea that a complex organism like a fly could appear spontaneously from a nonliving substance in the meat, or from "something in the air," was laid to rest. Well, perhaps not quite to rest. In the 1660s, newly developed microscopes revealed a vast new biological world. Under microscopic observation, virtually every environment on Earth was found to be teeming with tiny organisms. Some scientists believed these organisms arose spontaneously from their rich chemical environment, by the action of a "life force." But experiments in the nineteenth century by the great French scientist Louis Pasteur showed

that microorganisms can arise only from other microorganisms, and that an environment without life remains lifeless (Figure 4.6). Go to Animated Tutorial 4.1 Pasteur's Experiment Lifel 0e.com/at4. 1 Pasteur's and Redi's experiments indicated that living organisms cannot arise from nonliving materials under the conditions that exist on Earth now . But their experiments did not prove that spontaneous generation never occurred. Eons ago, conditions on Earth and in the atmosphere above it were vastly different than they are today. Indeed, conditions similar to those found on primitive Earth may have existed, or may exist now, on other bodies in our solar system and elsewhere. This has led scientists to ask whether life has originated on other bodies in space, as it did on Earth. Life began in water As we emphasized in Chapter 2, water is an essential component of life as we know it. This is why there was great excitement when remote laboratories sent from Earth detected water ice on Mars. Astronomers believe our solar system began forming about 4.6 billion years ago, when a star exploded and collapsed to form the sun and about 500 bodies called planetesimals. These planetesimals collided with one another to form the inner planets, including Earth and Mars. The first chemical signatures indicating the presence of life on Earth are about 4 billion years old. So it took 600 million years for the chemical conditions on Earth to become just right for life. Key among those conditions was the presence of water. Ancient Earth probably had a lot of water high in its atmosphere. But the new planet was hot, and the water remained in vapor form and dissipated into space. As Earth cooled, it became possible for water to condense on the planet's surface â€" but where did that water come from? One current view is that comets (loose agglomerations of dust and ice that have orbited the sun since the planets formed) struck Earth NVESTIGATINGLIFE I 4.6 Disproving the Spontaneous Generation of Life Previous experiments disproving the spontaneous generation of larger organisms were called into question when microorganisms were discovered. Louis Pasteur's classic experiments disproved the spontaneous generation of microorganisms.3 HYPOTHESIS Microorganisms come only from other microorganisms and cannot arise by spontaneous generation. Method â€œ ; ; ; (JJ Create flasks of nutrient medium with â€œswanâ€• necks that are open to air but Control Experimental Results Microbial life grows only in the flasks exposed to microorganisms. There is CONCLUSION All life comes from pre-existing life. An environment without life remains lifeless. Go to BioPortal for discussion and relevant links for all INVESTIGATINGLIFE figures. aPasteur gave a talk on his research at the "Sorbonne Scientific Soiree" on April 7, 1864. This talk has been translated into English: http://rc.usf.edu/~levineat/pasteur.pdf



4.2 How and Where Did the Small Molecules of Life Originate? 69 and Mars repeatedly, bringing to those planets not only water but also other chemical components of life, such as nitrogen. As the planets cooled and chemicals from their crusts dissolved in the water, simple chemical reactions would have taken place. Some of these reactions might have led to life, but impacts by large comets and rocky meteorites released enough energy to heat the developing oceans almost to boiling, thus destroying any early life that might have existed. On Earth, these large impacts eventually subsided, and some time around 3.8 to 4 billion years ago, life gained a foothold. There has been life on Earth ever since. Several models have been proposed to explain the

origin of life on Earth. The next sections will discuss two alternative theories: that life came from outside Earth, or that life arose on Earth through chemical evolution. Life may have come from outside Earth In 1969 a remarkable event led to the discovery that a meteorite from space carried molecules that were characteristic of life on Earth. On September 28 of that year, fragments of a meteorite fell around the town of Murchison, Australia. Using gloves to avoid Earth-derived contamination, scientists immediately shaved off tiny pieces of the rock, put them in test tubes, and extracted them in water (Figure 4.7). They found several of the molecules that are unique to life, including purines, pyrimidines, sugars, and ten amino acids. Go to Media Clip 4.1 jBftjjS; DNA Building Blocks from Space 0 H? Lifel 0e.com/mc4.1 Were these molecules truly brought from space as part of the meteorite, or did they get there after the rock landed on Earth? There are a number of reasons to believe the molecules were not Earthly contaminants: â€¢ The scientists took great care to avoid contamination. They used gloves and sterile instruments, took pieces from below the rock's surface, and did their work very soon after it landed (they hoped before organisms from Earth could contaminate the samples). â€¢ Amino acids in living organisms on Earth are L-amino acids: they are found in only one of the two possible optical isomeric forms (see Figure 3.2). The amino acids in the meteorite were a mixture of l- and D-isomers, with a slight preponderance of the l form. Thus the amino acids in the meteorite were not likely to have come from a living organism on Earth. â€¢ In the story that opened Chapter 2, we described how the ratio of isotopes in a living organism reflects the ratio of the same isotopes in the environment where the organism lives. The isotope ratios for carbon and hydrogen in the sugars from the meteorite were different from the ratios of those elements found on Earth. More than 90 meteorites from Mars have been recovered on Earth. Many show signs of water, for example minerals such as carbonates that are precipitated from aqueous solution. Some also contain organic molecules that are the chemical signatures 4.7 The Murchison Meteorite Pieces from a fragment of the meteorite that landed in Australia in 1969 were put into test tubes with water. Soluble molecules present in the rock â€” including amino acids, nucleotide bases, and sugars â€” dissolved in the water. Plastic gloves and sterile instruments were used to reduce the possibility of contamination with substances from Earth. of life. While the presence of such molecules suggests that these rocks once harbored life, it does not prove that there were living organisms in the rocks when they landed on Earth. Many scientists find it hard to believe that an organism could survive thousands of years of traveling through space in a meteorite, followed by intense heat as the meteorite passed through Earth's atmosphere. But there is evidence that the heat at the centers of some meteorites may not have been severe. If this was the case, then a long interplanetary trip by living organisms might have been possible. Prebiotic synthesis experiments model early Earth It is clear that other bodies in the solar system have, or once had, water and other simple organic molecules. Possibly, a meteorite was the source of the simple molecules that were the original building blocks for life on Earth. But a second theory for the origin of life on Earth, chemical evolution, holds that conditions on primitive Earth led to the formation of these simple molecules (prebiotic synthesis), and that these molecules led to the formation of life forms. Scientists have sought to reconstruct those primitive conditions, both physically (by varying temperature) and chemically (by re-creating the mixes of elements that may have been present). HOT CHEMISTRY In oxygenated water, some trace metals such as molybdenum and rhenium are soluble, and their presence in sediments under oceans and lakes is directly proportional to the amount of oxygen gas (02) that was present in and above the water at the times the rocks were formed. Measurements of dated sedimentary cores indicate that none of these rare metals was present prior to 2.5 billion years ago. This and other lines of evidence suggest that there was little 02 in Earth's early atmosphere. Oxygen gas is thought to have accumulated about 2.5 billion years ago as the by-product of photosynthesis by single-celled life forms; today 21 percent of our atmosphere is 02.

70 CHAPTER 4 Nucleic Acids and the Origin of Life In the 1950s Stanley Miller and Harold Urey at the University of Chicago set up an experimental " atmosphere" containing the gases they thought were present in Earth's early atmosphere: hydrogen gas, ammonia, methane gas, and water vapor. They passed an electrical spark through these gases to simulate lightning, a source of energy to drive chemical reactions. Then they cooled the system so the gases would condense and collect in a watery solution, or "ocean" (Figure 4.8). After a week of continuous operation, the system contained numerous organic molecules, including a variety of

amino acids â€” the building blocks of proteins. 0E0 Go to Animated Tutorial 4.2 Synthesis of Prebiotic Molecules NVESTIGATINGLIFE^^^^^^^^^^^^H 4.8 Miller and Urey Synthesized Prebiotic Molecules in an Experimental Atmosphere With an increased understanding of the atmospheric conditions that existed on primitive Earth, the researchers devised an experiment to see if these conditions could lead to the formation of organic molecules. a,b HYPOTHESIS Organic chemical compounds can be generated under conditions similar to those that existed in the atmosphere of primitive Earth. Method ^ - w - ^ - /\^2Â° / \ f II Electrical sparks \ simulating lightning provide energy for synthesis of new l nh3 h2 J compounds. \ _ l _ y Lifel 0e.com/at4. 2 ff Heat a solution of simple chemicals to produce an â€œatmosphereâ€• of methane, ammonia, hydrogen, and water vapor. Results COLD CHEMISTRY Stanley Miller also performed a long-term experiment in which the electrical spark was not used. In 1972 he filled test tubes with ammonia gas, water vapor, and cyanide (HCN), another molecule that is thought to have formed on primitive Earth. After checking that there were no contaminating substances or organisms that might confound the results, he sealed the tubes and cooled them to -78Â°C, the temperature of the ice that covers Europa, one of Jupiter's moons. Opening the tubes 27 years later. Miller found amino acids and nucleotide bases. Apparently, pockets of liquid water within the ice had allowed high concentrations of the starting materials to accumulate, thereby speeding up chemical reactions. The important conclusion is that the cold water within ice on ancient Earth, and other celestial bodies such as Mars, Europa, and Enceladus (one of Saturn's moons; satellite photos have revealed geysers of liquid water coming from its interior), may have provided environments for the prebiotic synthesis of molecules required for the subsequent formation of simple living systems. The results of these experiments were profoundly important in giving weight to speculations about the chemical origin of life on Earth and elsewhere in the universe. Decades of experimental work and critical evaluation followed Miller and Urey's original experiments. In science, an experiment and its results must be repeatable and be reinterpreted and refined as more knowledge accumulates. For example, ideas about Earth's original atmosphere have changed. There is abundant evidence indicating that major volcanic eruptions occurred 4 billion years ago; these would have released carbon dioxide (C02), nitrogen (N2), hydrogen sulfide (H2S), and sulfur dioxide (S02) into the atmosphere. Experiments using these gases in addition to the ones in the original Miller-Urey experiment have produced a more diverse list of organic products: â€œAtmosphericâ€• ' compartment -Cold water A condenser cools the â€œatmosphericâ€□ gases in a â€œrainâ€□ containing new compounds. The compounds collect in an â€œocean.â€• Reactions in the condensed liquid eventually formed organic chemical compounds, including amino acids. CONCLUSION The chemical building blocks of life could have been generated in the probable atmosphere of early Earth. Go to BioPortal for discussion and relevant links for all INVESTIGATINGLIFE figures. "Miller, S. L. 1953. Science 117: 528-519. bMiller, S. L. and H. C. Urey. 1959. Science 130: 245-251. All five bases that are present in DNA and RNA (i.e.. A, T, C, G, and U) All of the 20 amino acids used in protein synthesis Many 3- to 6-carbon sugars Certain fatty acids Vitamin B6 (pantothenic acid, a component of coenzyme A) Nicotinamide (part of NAD, which is involved in energy metabolism) Carboxylic acids such as succinic and lactic acids (also involved in energy metabolism)

WORKING WITHDATA: Could Biological Molecules Have Been Formed from Chemicals Present in Earth's Early Atmosphere? Original Papers Miller, S. L. 1953. A production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science 117: 528-519. Miller, S. L. and H. C. Urey. 1959. Organic compound synthesis on the primitive earth. Science 130: 245-251. Analyze the Data In the 1950s the Nobel Prize-winning chemist Harold Urey proposed that the molecules present in primitive Earth's atmosphere were methane (CH4), ammonia (NH3), hydrogen (H2), and water (H20). He suggested that it might be possible to generate the building blocks of life, such as amino acids, in a laboratory simulation of these early conditions. Urey's graduate student Stanley Miller ran the simulation, which consisted of the four gases in an enclosed apparatus, an electric discharge to provide energy, and a cooling condenser to allow any substances that formed to dissolve in a watery "ocean" (see Figure 4.8). After a week, Miller analyzed the water using paper chromatography and found amino acids. This hallmark experiment was the first to demonstrate that organic molecules may have formed on Earth before life appeared. The data Miller and Urey gave for sources of

energy impinging on Earth are shown in the table. QUESTION 1 Of the total energy from the sun, only a small fraction is in the ultraviolet range, less than 250 nm. What proportion of total solar energy is the energy with wavelengths below 250 nm? QUESTION 2 The molecules CH4, H20, NH3, and C02 absorb light at wavelengths of less than 200 nm. What fraction of total solar radiation is in this range? QUESTION 3 Miller and Urey used electric discharges as their energy source. What other sources of energy could be used in similar experiments? Source Energy (cal cm-2 yr-1) Total radiation from sun 260,000 Ultraviolet light Wavelength <250 nma 570 Wavelength <200 nm 85 Wavelength <150 nm 3.5 Electric discharges 4 Cosmic rays 0.0015 Radioactivity 0.8 Volcanoes 0.13 aNanometer, 10 9 meters. Go to BioPortal for all WORKING WITHDATA exercises RECAP Life does not arise repeatedly through spontaneous generation, but comes from pre-existing life. Water is an essential ingredient for the emergence of life. Meteorites that have landed on Earth provide some evidence for an extraterrestrial origin of life. Chemical synthesis experiments provide support for the idea that life's simple molecules formed in the prebiotic environment on Earth. â€¢ Explain how Redi's and Pasteur's experiments disproved spontaneous generation. See pp. 67-68 and Figure 4.6 â€¢ What is the evidence that life on Earth came from other bodies in the solar system? See p. 69 â€¢ What is the significance of the Miller-Urey experiment, what did it find, and what were its limitations? See pp. 70-71 and Figure 4.8 Chemistry experiments modeling the conditions of ancient Earth provide clues about the origins of the monomers (such as amino acids) that make up the polymers (such as proteins) that characterize life. How did these polymers develop? How Did the Large Molecules of Life Originate? The Miller-Urey experiment and others that followed provide a plausible scenario for the formation of the building blocks of life under conditions that prevailed on primitive Earth. The next step in forming and supporting a general theory on the origin of life would be an explanation for how polymers formed from these monomers. Chemical evolution may have led to polymerization Scientists have used a number of model systems to try to simulate conditions under which polymers might have been made. Each of these systems is based on several observations and speculations: â€¢ Solid mineral surfaces, such as powderlike clays, have large surface areas. Scientists speculate that the silicates in clay may have catalyzed (speeded up) the condensation reactions that resulted in organic polymers. â€¢ Hydrothermal vents deep in the ocean, where hot water emerges from beneath Earth's crust, lack oxygen gas and contain metals such as iron and nickel. In laboratory experiments, these metals have been shown to catalyze the polymerization of amino acids in the absence of oxygen. â€¢ In hot pools at the edges of oceans, evaporation may have concentrated monomers to the point where polymerization was favored (the "primordial soup" hypothesis). In whatever ways the earliest stages of chemical evolution occurred, they resulted in the emergence of monomers and polymers that have probably remained unchanged in their general structures and functions for several billion years. RNA may have been the first biological catalyst A hallmark of living organisms is chemical change, for example, DNA replication and RNA synthesis, which we described

72 CHAPTER 4 Nucleic Acids and the Origin of Life earlier in this chapter (see Figure 4.5). There are many other chemical changes that occur in living systems, often involving the hydrolysis or synthesis of macromolecules or conversions among small molecules. As you will see in Chapter 8, these chemical changes can occur spontaneously in aqueous solutions like those that exist in biological systems, but most would occur extremely slowly. The evolution of catalysts â€” molecules that speed up biochemical conversions â€” solved this problem. So a key to the origin of life is the appearance of catalysts. In life today, the main catalysts are proteins called enzymes. The myriad shapes of proteins allow them to bind to diverse substances in solution and speed up chemical reactions. But we know that proteins are made from information in nucleic acids (see p. 65). So we have a problem: If proteins are needed for life, nucleic acids must have appeared first, so that the proteins could be made. But if nucleic acids appeared before proteins, the proteins could not have been the first catalysts. Could nucleic acids be catalysts, in addition to their role as blueprints for protein synthesis? The answer is yes. Like a protein, the three-dimensional structure of a folded RNA molecule presents a unique surface to the external environment (see Figure 4.3). The surfaces of RNA molecules can be every bit as specific as those of proteins. The three-dimensional shapes and other chemical properties of certain RNA molecules allow them to function as catalysts. Catalytic RNAs, called ribozymes, can speed up reactions

involving their own nucleotides as well as other cellular substances. Although in retrospect it is not too surprising, the discovery of catalytic RNAs was a major shock to a community of biologists who were convinced that all biological catalysts were proteins (enzymes). It took almost a decade for the work of the scientists involved, Thomas Cech and Sidney Altman, to be fully accepted by other scientists. Later, they were awarded the Nobel Prize. Given that RNA can be both informational (in its nucleotide sequence) and catalytic (because of its ability to form unique three-dimensional shapes), it has been hypothesized that early life consisted of an "RNA world" â€" a world before DNA. It is thought that when RNA was first made, it could have acted as a catalyst for its own replication as well as for the synthesis of proteins. DNA could eventually have evolved from RNA (Figure 4.9). Several lines of evidence support this scenario: â€¢ In living organisms today, the formation of peptide linkages (see Figure 3.6) is catalyzed by ribozymes. â€¢ In certain viruses called retroviruses, there is an enzyme called reverse transcriptase that catalyzes the synthesis of DNA from RNA. â€¢ When a short, naturally occuring RNA molecule is added to a mixture of nucleotides, RNA polymers are formed at a rate 7 million times greater than the formation of polymers without the added RNA. This indicates that the added RNA is a catalyst, not just a template. â€¢ An artificial ribozyme has been developed that can catalyze the assembly of short RNAs into a longer molecule that is an exact copy of itself (Figure 4.1 0). This may be how nucleic acid replication evolved. Ribose, bases, and phosphate come together to form RNA. Some RNA molecules gain the ability to replicate. DNA RNA RNA Protein I Catalytic proteins increase the efficiency of RNA replication and protein synthesis. They also aid the formation of doublestranded RNA, which then evolves into double-stranded DNA. DNA becomes the primary molecule for information storage. DNA uses RNA to make proteins, which in turn help with DNA replication and transcription. ^ y 4.9 The "RNA World" Hypothesis This view postulates that in a world before DNA, RNA alone was both the blueprint for protein synthesis and a catalyst for its own replication. Eventually, the information storage molecules of DNA could have evolved from RNA. RECAP The formation of the large polymers that are characteristic of life may have occurred on the surfaces of clay particles, near hydrothermal vents, or in hot pools at the edges of oceans. RNA may have been the first genetic material and catalyst. â€¢ Why was the discovery of ribozymes important for the development of the "RNA world" hypothesis? See p. 72 â€¢ How can RNA self-replicate? See p. 72 and Figure 4.10 The discovery of mechanisms for the formation of small and large molecules is essential to answering questions about the origin of life on Earth. But we also need to understand how organized living systems formed. Such systems display the characteristic properties of life, including reproduction, energy processing, and responsiveness to the environment. These are properties of cells, whose origin we will explore in the next section.

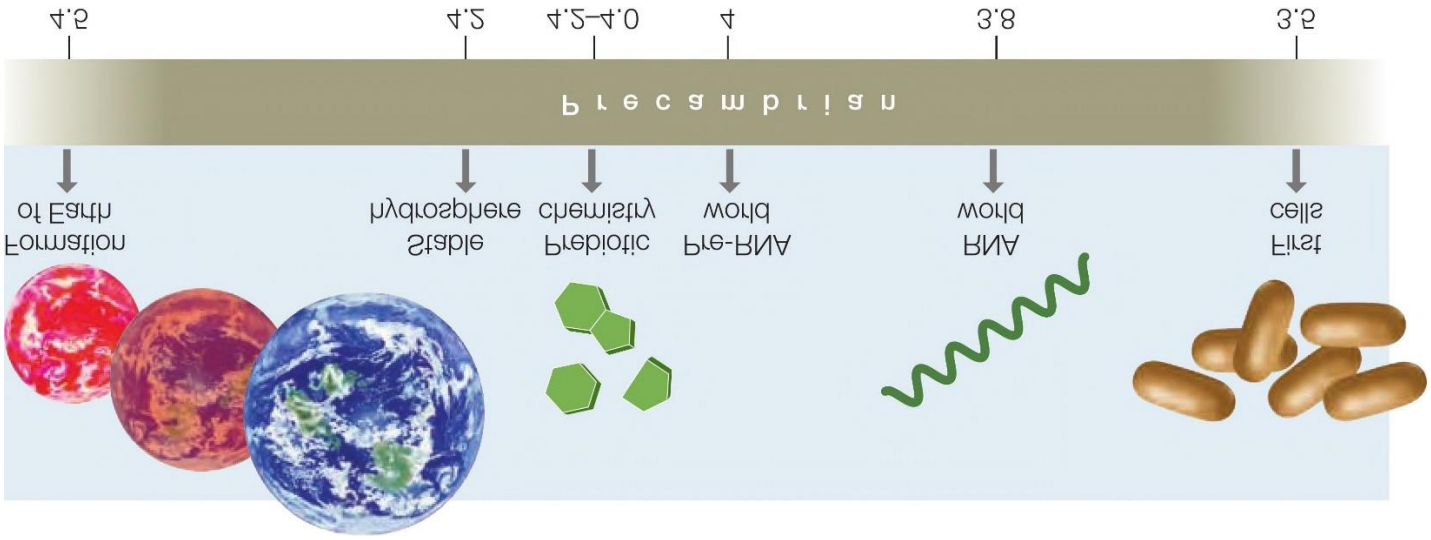
4.4 How Did the Large Molecules of Life Originate? 73 4.10 An Early Catalyst for Life? In the laboratory, a synthetic ribozyme (a folded RNA molecule) can catalyze the polymerization of shorter RNA strands into a longer molecule that is identical to itself. This may be how the earliest nucleic acids replicated. How Did the First Cells Originate? As you have seen from many of the theories for the origin of life, the evolution of biochemistry occurred under localized conditions. That is, the chemical reactions of life could not occur in a dilute aqueous environment. There had to be a compartment of some sort that brought together and concentrated the compounds involved in these events. Biologists have proposed that initially this compartment may have simply been a tiny droplet of water on the surface of a rock. But another major event in the origin of life was necessary. Life as we know it is separated from the environment within structurally defined units called cells. The internal contents of a cell are separated from the nonbiological environment by a special barrier â€" a membrane. The membrane is not just a barrier; it regulates what goes into and out of the cell, as we will describe in Chapter 6. This role of the surface membrane is very important because it permits the interior of the cell to maintain a chemical composition that is different from its external environment. How did the first cells with membranes come into existence? Experiments explore the origin of cells Jack Szostak and his colleagues at Harvard University built a laboratory model that gives insights into the origin of cells. To do this, they first put fatty acids (which can be made in prebiotic In water, the molecules form a bilayer so that the polar heads are near water and the nonpolar tails are in the interior of the bi layer. 4.11 Protocells (A) In a series of experiments, Jack Szostak and his colleagues mixed fatty acid

molecules in water. The molecules formed spherical structures called protocells, with water surrounded by bilayers of fatty acids. (B) A model of a protocell. A portion of the "membrane" has been cut away to reveal the inside of the protocell and the membrane's bilayer structure. Nutrients and nucleotides pass through the "membrane" and enter the protocell, where they copy an already present RNA template. The new copies of RNA remain in the protocell. experiments) into water. Recall from Chapter 3 that fatty acids are amphipathic: they have a hydrophilic polar head and a long, nonpolar tail that is hydrophobic (see Figure 3.22). When placed in water, fatty acids will arrange themselves in a round "huddle" much like a football team: the hydrophilic heads point outward to interact with the aqueous environment, and the fatty acid tails point inward, away from the water molecules. What if some water becomes trapped in the interior of this "huddle"? Now the layer of hydrophobic fatty acid tails is in water, which is an unstable situation. To stabilize this structure, a second layer of fatty acids forms. This lipid bilayer has the polar heads of the fatty acids facing both outward and inward, because they are attracted to the polar water molecules present on each side of the double layer. The nonpolar tails form the interior of the bilayer (Figure 4.1 1). These prebiotic, water-filled

 structures, defined by a lipid bilayer membrane, very much resemble living cells. Scientists refer to these compartments as protocells. Examining their properties revealed that â€¢ Large molecules such as DNA or RNA could not pass through the bilayer to enter the protocells, but small molecules such as sugars and individual nucleotides could. â€¢ Nucleic acids inside the protocells could replicate using the nucleotides from outside. When the investigators placed a short nucleic acid strand capable of self-replication inside protocells and added nucleotides to the watery environment outside, the nucleotides crossed the barrier, entered the protocells, and became incorporated into new polynucleotide chains. This replication, which can occur without protein catalysis, may have been the first step toward cell reproduction. Were these protocells truly cells, and was the lipid bilayer produced in these experiments a true cell membrane? Certainly not. The protocells could not fully reproduce, nor could they carry out all the metabolic reactions that take place in modern cells. The simple lipid bilayer had few of the sophisticated functions of modern cell membranes. Nevertheless, the protocell may be a reasonable facsimile of a cell as it evolved billions of years ago: â€¢ It can act as an organized system of parts, with substances interacting and reacting, in some cases catalytically. â€¢ It includes an interior that is distinct from the exterior environment. â€¢ It is capable of self-replication. These are all fundamental characteristics of living cells.

Some ancient cells left a fossil imprint In the 1990s scientists made a rare find: a formation of ancient rocks in Australia that had remained relatively unchanged since the rocks first formed 3.5 billion years ago. In one of these rock samples, geologist J. William Schopf of the University of California, Los Angeles, saw chains and clumps of what looked tantalizingly like contemporary cyanobacteria, or "blue-green" bacteria (Figure 4.1 2). Cyanobacteria are believed to have been among the first organisms because they can perform photosynthesis, converting C02 and water into 4.12 The Earliest Cells? This fossil from Western Australia is 3.5 billion years old. Its form is similar to that of modern filamentous cyanobacteria (inset). carbohydrates. Schopf needed to prove that the chains were once alive, not just the results of simple chemical reactions. He and his colleagues looked for chemical evidence of photosynthesis in the rock samples. The use of carbon dioxide in photosynthesis is a hallmark of life and leaves a unique chemical signature â€” a specific ratio of carbon isotopes (13C:12C) in the resulting carbohydrates. Schopf showed that the Australian material had this isotope signature. Furthermore, microscopic examination of the chains revealed internal substructures that are characteristic of living systems and were not likely to be the result of simple chemical reactions. Schopf' s evidence suggests that the Australian sample is indeed the remains of a truly ancient living organism. In 2011 a different team of scientists, working about 20 miles from Schopf's discovery, found similar-looking microfossil structures in sandstone rocks that were about 3.4 billion years old. In this case, a chemical analysis of the rocks indicated that these cells used sulfur instead of oxygen in the series of cellular reactions that release chemical energy. Taking geological, chemical, and biological evidence into account, it is plausible that it took about 500 million to a billion years from the formation of Earth until the appearance of the first cells (Figure 4.1 3). Life has been cellular ever since. In the next chapter we will begin our study of cell structure

and function. 4.13 The Origin of Life This highly simplified timeline gives a sense of the major events that culminated in the origin of life more than 3.5 billion years ago. Billions of years ago



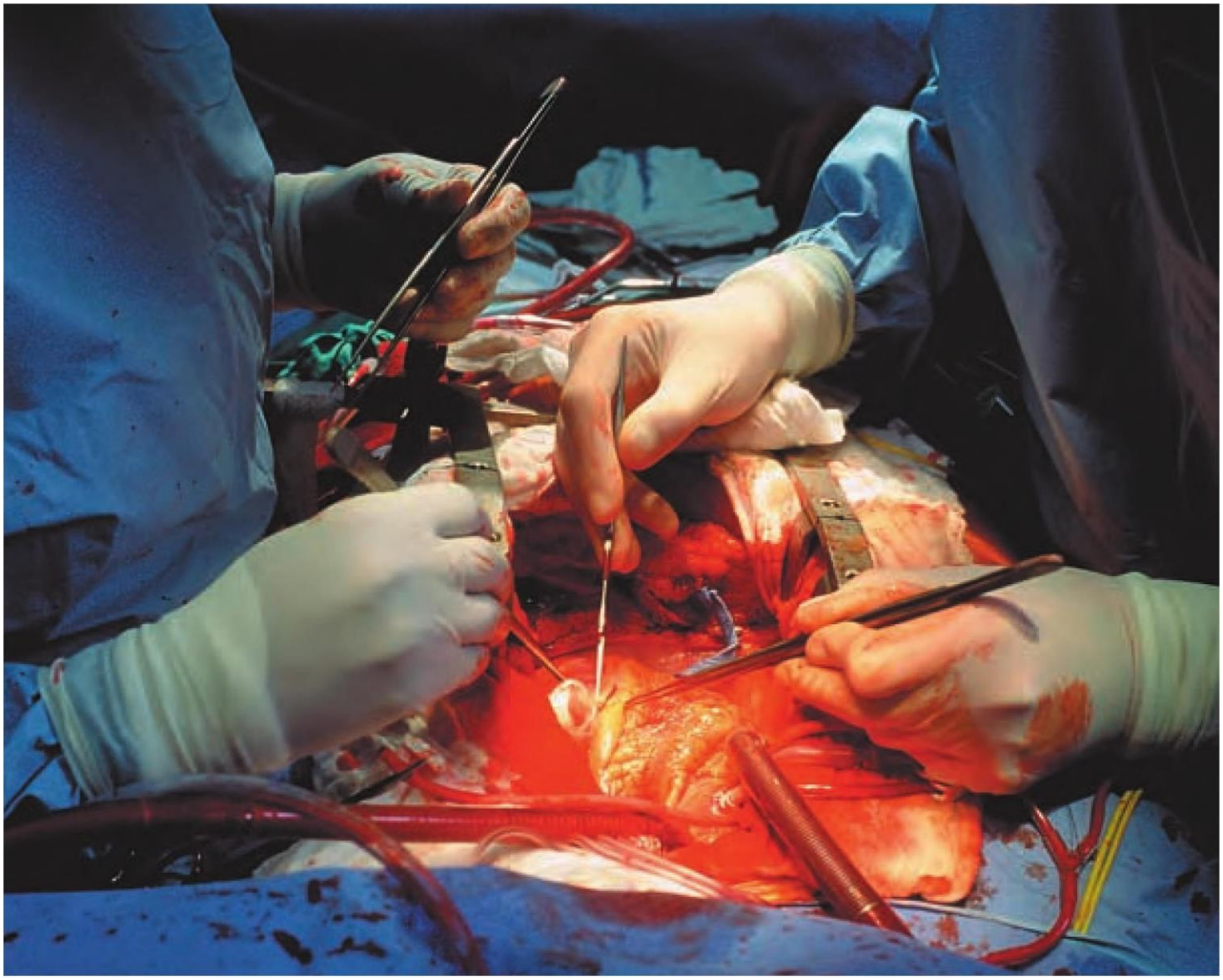
Tóm tắt chương 75 TÓM TẮT Các phản ứng hóa học xảy ra trước các sinh vật sống có thể xảy ra trong các ngăn chuyên biệt, chẳng hạn như các giọt nước trên bề mặt khoáng chất. Sự sống như chúng ta biết không bắt đầu cho đến khi tế bào xuất hiện. Tế bào nguyên mẫu được tạo ra trong phòng thí nghiệm có một số đặc tính của tế bào hiện đại. Các cấu trúc giống như tế bào hóa thạch trong đá cổ có niên đại các tế bào đầu tiên là khoảng 3,5 tỷ năm trước. – Giải thích tầm quan trọng của màng tế bào đối với sự tiến hóa của cơ thể sống. Xem trang. 73 â€¢ Bằng chứng nào cho thấy đá cổ chứa hóa thạch tế bào? Xem trang. 74 Phân tích DNA có thể được sử dụng trong việc bảo tồn và mở rộng quần thể báo săn không? CÂU TRẢ LỜI Tại Quỹ Bảo tồn Báo săn ở Otjiwarongo, Namibia, một phòng thí nghiệm giải trình tự DNA phân tích các quần thể báo săn hoang dã sống ở khu vực đó. Mục đích là để giao phối các cặp báo gêpa có trình tự DNA khác nhau nhất để con cái của chúng có sự đa dạng di truyền lớn nhất có thể. Do tính đồng nhất về di truyền, những con báo gêpa đực tạo ra lượng tinh trùng thấp và các nhà khoa học ở Namibia đã phát triển các phương pháp thụ tinh nhân tạo để khắc phục điều này. Cấu trúc hóa học và chức năng của axit nucleic là gì? • Chức năng đặc biệt của axit nucleic - DNA và RNA - là lưu trữ và truyền tải thông tin. DNA là vật liệu di truyền truyền thông tin di truyền từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo và RNA sử dụng thông tin đó để xác định cấu trúc của protein. - Axit nucleic là polyme của các nucleotide. Một nucleotide bao gồm một nhóm phốt phát, một đường pentose (ribose trong RNA và deoxyribose trong DNA) và một bazơ chứa nitơ. Ôn lại Hình 4.1 â€¢ Trong DNA, các bazơ nucleotide là adenine (A), guanine (G), cytosine (C) và thymine (T). Uracil (U) thay thế thymine trong RNA. C, T và U có cấu trúc vòng đơn và là pyrimidine. A và G có cấu trúc vòng kép và là purin. Các nucleotide trong DNA và RNA được nối với nhau bằng liên kết phosphodiester liên quan đến đường của nucleotide này và photphat của nucleotide tiếp theo, tạo thành polyme axit nucleic. Ôn lại Hình 4.2, HOẠT ĐỘNG 4.1 â€¢ Sự ghép cặp bazơ bổ sung do liên kết hydro giữa A và T, A và U, và G và C xảy ra trong axit nucleic. Trong RNA, các liên kết hydro dẫn đến một phân tử gấp khúc. Trong DNA, các liên kết hydro nối hai chuỗi thành chuỗi xoắn kép. Ôn lại Hình 4.3, 4.4, HOẠT ĐỘNG 4.2 â€¢ Nội dung thông tin của DNA và RNA nằm trong trình tự base của chúng. ™ DNA được biểu hiện dưới dạng RNA trong quá trình phiên mã. RNA sau đó có thể xác định trình tự axit amin của protein trong quá trình dịch mã. Ôn lại Hình 4.5 Các phân tử nhỏ của sự sống bắt nguồn từ đâu và như thế nào? â€¢ Trong lịch sử, nhiều nền văn hóa tin rằng sự sống bắt nguồn nhiều lần bởi sự phát sinh tự phát. Điều này đã bị bác bỏ bằng thực nghiệm. Ôn lại Hình 4.6, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 4.1 â€¢ Điều kiện tiên quyết cho sự sống là sự hiện diện của nước.“Một số thiên thạch rơi xuống Trái đất có chứa các phân tử hữu cơ, cho thấy sự sống có thể có nguồn gốc ngoài Trái đất. CHƯƠNG 4 – Một giả thuyết khác là tiến hóa hóa học: ý tưởng cho rằng các phân tử hữu cơ được hình thành trên Trái đất trước khi sự sống bắt đầu. Các thí nghiệm hóa học mô hình hóa các điều kiện tiền sinh học trên Trái đất ủng hộ ý tưởng về tiến hóa hóa học. Ôn lại Hình 4.8, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 4.2 Các phân tử lớn

của sự sống có nguồn gốc như thế nào? • Sự tiến hóa hóa học có thể đã dẫn đến sự trùng hợp của các phân tử nhỏ thành polyme. Điều này có thể đã xảy ra trên bề mặt của các hạt đất sét, trong các miệng phun thủy nhiệt hoặc trong các bể nước nóng ở rìa đại dương. ™ Chất xúc tác làm tăng tốc độ phản ứng hóa học. Ngày nay hầu hết các chất xúc tác đều là protein, nhưng một số phân tử RNA có thể hoạt động vừa là chất xúc tác vừa là phân tử thông tin. RNA xúc tác được gọi là ribozyme. â€¢ Sự tồn tại của ribozyme ủng hộ ý tưởng về một "thế giới RNA" - một thế giới trước DNA. Ở Trái đất sơ khai, RNA có thể đã đóng vai trò là chất xúc tác cho quá trình sao chép của chính nó cũng như cho quá trình tổng hợp protein. DNA cuối cùng có thể đã tiến hóa từ RNA. Xem lại Hình 4.9 â€¢ Để ủng hộ "thế giới RNA" giả thuyết, một ribozyme tự sao chép nhân tạo đã được phát triển trong phòng thí nghiệm. Xem lại Hình 4.10 4.4 Các tế bào đầu tiên có nguồn gốc như thế nào? “Chìa khóa cho sự xuất hiện của các tế bào sống là sự hình thành tiền sinh học của các ngăn được bao bọc bởi màng. Những ngăn kín như vậy cho phép tạo ra và duy trì các điều kiện hóa học bên trong khác với các điều kiện ở môi trường bên ngoài. â€¢ Trong phòng thí nghiệm, các axit béo tập hợp thành các tế bào nguyên mẫu có một số đặc điểm của tế bào. Ôn lại Hình 4.11 – Những tảng đá cổ (3,5 tỷ năm tuổi) đã được tìm thấy với những dấu vết có lẽ là hóa thạch của các tế bào sơ khai. [W]^[W] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình 05^7 Life10e.com/is4RNA có thể đã hoạt động như một chất xúc tác cho sự sao chép của chính nó cũng như cho quá trình tổng hợp protein. DNA cuối cùng có thể đã tiến hóa từ RNA. Xem lại Hình 4.9 â€¢ Để ủng hộ "thế giới RNA" giả thuyết, một ribozyme tự sao chép nhân tạo đã được phát triển trong phòng thí nghiệm. Xem lại Hình 4.10 4.4 Các tế bào đầu tiên có nguồn gốc như thế nào? “Chìa khóa cho sự xuất hiện của các tế bào sống là sự hình thành tiền sinh học của các ngăn được bao bọc bởi màng. Những ngăn kín như vậy cho phép tạo ra và duy trì các điều kiện hóa học bên trong khác với các điều kiện ở môi trường bên ngoài. â€¢ Trong phòng thí nghiệm, các axit béo tập hợp thành các tế bào nguyên mẫu có một số đặc điểm của tế bào. Ôn lại Hình 4.11 – Những tảng đá cổ (3,5 tỷ năm tuổi) đã được tìm thấy với những dấu vết có lẽ là hóa thạch của các tế bào sơ khai. [W]^[W] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình 05^7 Life10e.com/is4RNA có thể đã hoạt động như một chất xúc tác cho sự sao chép của chính nó cũng như cho quá trình tổng hợp protein. DNA cuối cùng có thể đã tiến hóa từ RNA. Xem lại Hình 4.9 â€¢ Để ủng hộ "thế giới RNA" giả thuyết, một ribozyme tự sao chép nhân tạo đã được phát triển trong phòng thí nghiệm. Xem lại Hình 4.10 4.4 Các tế bào đầu tiên có nguồn gốc như thế nào? “Chìa khóa cho sự xuất hiện của các tế bào sống là sự hình thành tiền sinh học của các ngăn được bao bọc bởi màng. Những ngăn kín như vậy cho phép tạo ra và duy trì các điều kiện hóa học bên trong khác với các điều kiện ở môi trường bên ngoài. â€¢ Trong phòng thí nghiệm, các axit béo tập hợp thành các tế bào nguyên mẫu có một số đặc điểm của tế bào. Ôn lại Hình 4.11 – Những tảng đá cổ (3,5 tỷ năm tuổi) đã được tìm thấy với những dấu vết có lẽ là hóa thạch của các tế bào sơ khai. [W]^[W] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình 05^7 Life10e.com/is4

76 CHAPTER 4 Nucleic Acids and the Origin of Life CHAPTERREVIEW REMEMBERING 1. A nucleotide in DNA is made up of a. four bases. b. a base plus a ribose sugar. c. a base plus a deoxyribose sugar plus a phosphate. d. a sugar plus a phosphate. e. a sugar and a base. 2. Nucleotides in RNA are connected to one another in the polynucleotide chain by a. covalent bonds between bases. b. covalent bonds between sugars. c. covalent bonds between sugar and phosphate. d. hydrogen bonds between purines. e. hydrogen bonds between any bases. 3. Which is a difference between DNA and RNA? a. DNA is single-stranded and RNA is double-stranded. b. DNA is only informational and RNA is only catalytic. c. DNA contains deoxyribose and RNA contains ribose. d. DNA is transcribed and RNA is replicated. e. DNA contains uracil (U) and RNA contains thymine (T). 4. The components in the atmosphere for the Miller-Urey experiment on prebiotic synthesis did not include a. H2. b. H20. c. 02. d. NH3. e. CH4. 5. The "RNA world" hypothesis proposes that a. RNA formed from DNA. b. RNA was both a catalyst and genetic material. c. RNA was a catalyst only. d. RNA formed after proteins. e. DNA formed after RNA was broken down. 6. Findings in ancient rocks indicate cells first appeared a. about 4.5 billion years ago. b. about 3.5 billion years ago. c. about 2 billion years ago. d. before rocks were formed. e. before water arrived on Earth. UNDERSTANDING & APPLYING 7. What conditions existing on Earth today might preclude the origin of life from the prebiotic molecules Miller and Urey used? 8. Applied biologists are trying to develop reagents with specific three-dimensional shapes to bind

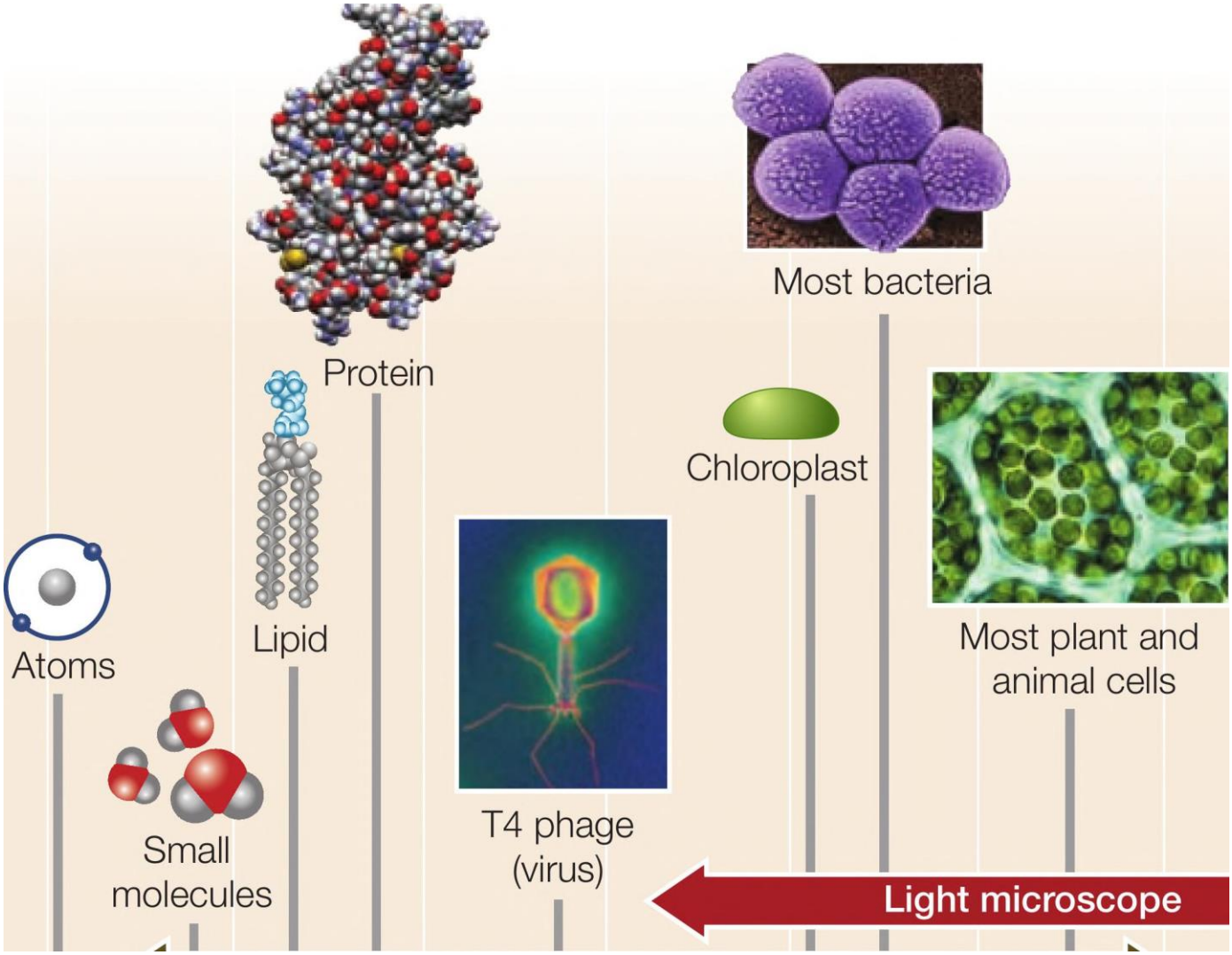
to target molecules. An active research area in this regard is the development of oligonucleotides of RNA. What properties of oligonucleotide chains cause them to fold into a precise shape? How long do you think a chain would have to be to take a unique shape? 9. Why was the evolution of a self-contained cell essential for life as we know it? ANALYZING & EVALUATING 10. The interpretation of Pasteur's experiment (see Figure 4.6) depended on the inactivation of microorganisms by heat. We now know of microorganisms that can survive extremely high temperatures (see Chapter 26). Does this change the interpretation of Pasteur's experiment? What experiments would you do to inactivate such microbes? 11. The Miller-Urey experiment (see Figure 4.8) showed that it was possible for amino acids to be formed from gases that were hypothesized to have been in Earth's early atmosphere. These amino acids were dissolved in water. Knowing what you do about the polymerization of amino acids into proteins (see Figure 3.6), how would you set up experiments to show that proteins can form under the conditions of early Earth? Go to BioPortal at yourBioPortal.com for Animated Tutorials, Activities, LearningCurve Quizzes, Flashcards, and many other study and review resources.

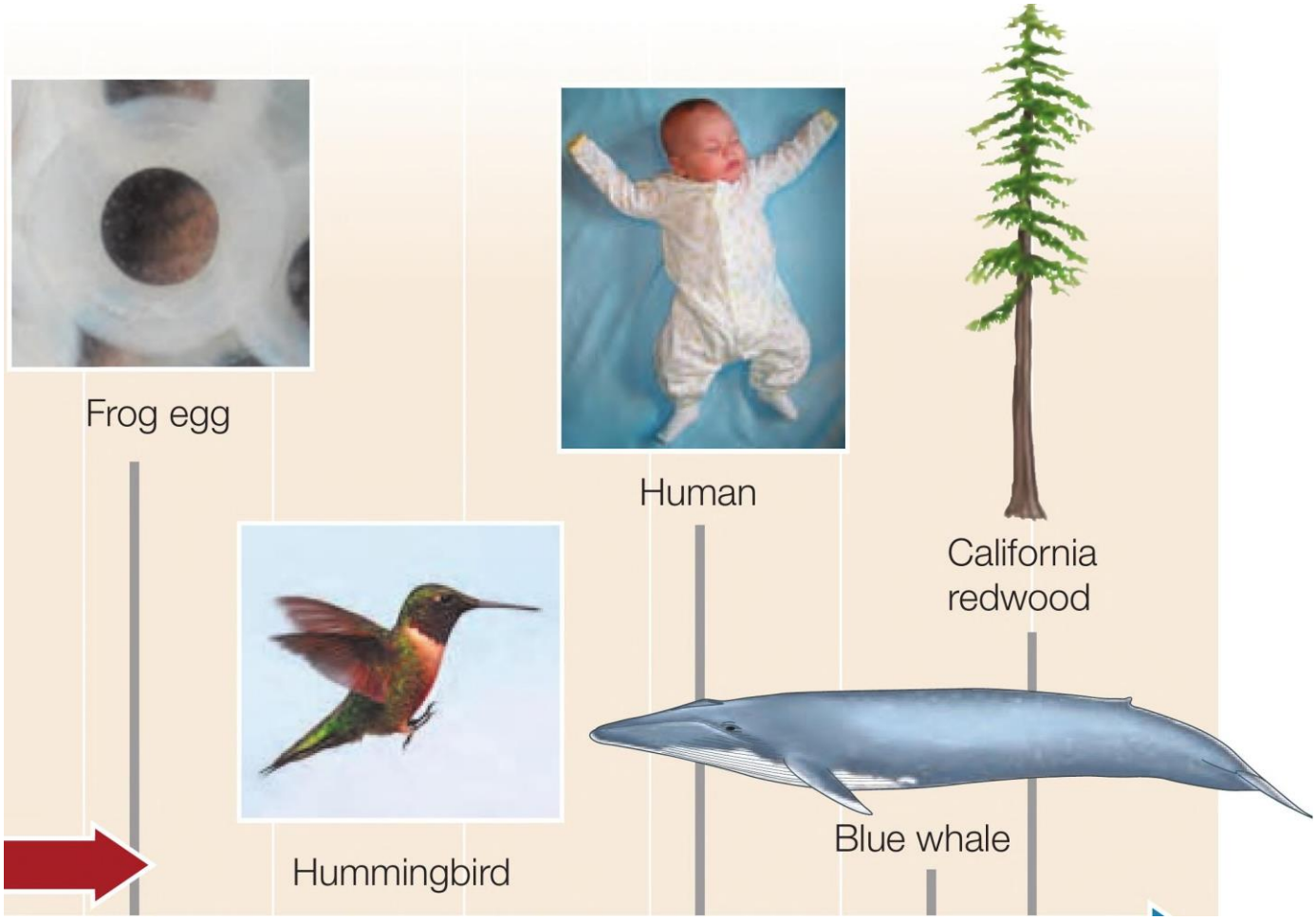
PART TWO Cells Cells: The Working Units of Life CHAPTEROUTLINE 5.1 What Features Make Cells the Fundamental Units of Life? 5.2 What Features Characterize Prokaryotic Cells? 5.3 What Features Characterize Eukaryotic Cells? 5.4 What Are the Roles of Extracellular Structures? 5.5 How Did Eukaryotic Cells Originate? I T IS A DAY in the not-too-distant future. Decades of eating fatty foods, combined with an inherited tendency to deposit cholesterol in his arteries, have finally caught up with 70-yearold Don. A blood clot has closed off blood flow to part of his heart, leading to a heart attack and severe damage to that vital organ. If this had happened today, Don would have been faced with a long period of rehabilitation, taking medications to manage his weakened heart. Instead, his physicians take a pinch of skin tissue from his arm and bring it to a laboratory. After certain DNA sequences are added, Don's skin cells no longer look and act like skin cells: they are undifferentiated (unspecialized) and reproduce continuously in the laboratory dish. These cells are also multipotent stem cells, able to differentiate into almost any type of cell in the body if given the right environment. When they are injected directly into Don's heart, his stem cells soon become heart muscle cells, repairing the damage caused by the heart attack. Don leaves the hospital with full cardiac function and recommendations for a healthy diet. The potential uses of stem cells in medicine have generated a lot of excitement in recent years. Such widely read periodicals as Time have hailed advances in stem cell research as "breakthroughs of the year." Patients with the neurological disorder Parkinson's disease dream of the day when their skin cells can be turned into brain cells to fix their damaged nervous systems. People with diabetes hope for stem cells to repair their pancreas. The list is long. New Heart Tissue Cardiac problems are often treated with surgery. Stem cells that are coaxed to differentiate into heart cells may be used to repair a damaged heart. Behind all of this hope and the research it has inspired is a cornerstone of biological science: the cell theory. As you saw in the last chapter, a key event in the emergence of life was the enclosure of biochemical reactions inside cells, thus concentrating them and separating them from the external environment. The emergence of cells was essential for the evolution of life as we know it â€” and this is reflected in the first two basic tenets of cell theory: cells are the fundamental units of life; and all living organisms are composed of cells. Don's stem cells contain not just the activities of a living entity, but also the potential to change those activities in new directions. The third (and equally important) tenet of cell theory states that the cell is the unit of reproduction: all cells come from pre-existing cells. Stem cell therapy does not create new cells out of thin air; it coaxes existing ones to differentiate and reproduce along the desired path. What is the status of stem cell treatment for heart disease? See answer on p. 102.



78 CHAPTER 5 Cells: The Working Units of Life What Features Make Cells the Fundamental Units of Life? In Chapter 1 we introduced some of the characteristics of life: chemical complexity, growth and reproduction, the ability to refashion substances from the environment, and the ability to move specific substances into and out of the organism. These characteristics are all demonstrated by cells. Just as atoms are the building blocks of chemistry, cells are the building blocks of life. The cell theory is an important unifying principle of biology. There are three critical components of the cell theory: â€¢ Cells are the fundamental units of life. cell of a bacterium are similar to those governing the approximately 60 trillion cells of your body. â€¢ Life is continuous. All those cells in your body came from a single cell, a fertilized egg (zygote). That zygote came from the fusion of two cells, a sperm and an egg, from your parents. The cells of your parents' bodies were all derived from their parents, and so on back through generations and evolution to the first living cell. â€¢ The origin of life on Earth was marked by the origin of the first cells (see Chapter 4). Even the largest creatures on Earth are composed of cells, but the cells themselves are usually too small for the naked eye to see. Why are cells so small? â€¢ All living organisms are composed of cells. â€¢ All cells come from preexisting cells. Cell size is limited by the surface area-to-volume ratio To the original cell theory, first stated in 1838, should be added: â€¢ Evolution through natural selection explains the diversity of modern cells. Cells contain water and the other small and large molecules, which we examined in Chapters 2-A. Each cell contains at least 10,000 different types of molecules, most of them present in many copies. Cells use these molecules to transform

matter and energy, to respond to their environments, and to reproduce themselves. The cell theory has three important implications: â€¢ Studying cell biology is in some sense the same as studying life. The principles that underlie the functions of the single Light microscope Electron microscope rJnrVn rV J-I-m-1 0.1 nm 1 nm 10 nm 100 nm 5.1 The Scale of Life This logarithmic scale shows the relative sizes of molecules, cells, and multicellular organisms. Go to Activity 5.1 The Scale of Life Lifel 0e.com/ac5. 1 1 pm 10 pm 100 pm v _ _ _) Y v _ k Most cell diameters are in the range of 1-100 pm. v _ / Most cells are tiny. In 1665 Robert Hooke estimated that in one square inch of cork, which he examined under his magnifying lens, there were 1,259,712,000 cells! The diameters of cells range from about 1 to 100 micrometers (pm). There are some exceptions: the eggs of birds are single cells that are, relatively speaking, enormous, and individual cells of several types of algae and bacteria are large enough to be viewed with the unaided eye (Figure 5.1). Small cell size is a practical necessity arising from the change in the surface area-to-volume ratio of any object as it increases in size. As an object increases in volume, its surface area also increases, but not at the same rate (Figure 5.2). This phenomenon has great biological significance. To appreciate this point. Unaided eye i i in 1 mm 1 cm 0.1 m 1m 10 m 100 m 1 km This scale is logarithmic. Each unit is 10 times bigger than the previous unit. V


Protein
Most bacteria
Chloroplast
Lipid
Atoms
Most plant and
animal cells
Small
molecules
T4 phage
(virus)
Light microscope



5.1 Đặc điểm nào khiến tế bào trở thành đơn vị cơ bản của sự sống? 79 â€¢ 9 Đường kính 1 gm 2 gm 3 gm Diện tích bề mặt 4 7i r2 3,14 |jm2 12,56 gm2 28,26 gnT Thể tích 4/3 7i r3 0,52 |jm3 4,19 |jm3 14,18 gm: Tỷ lệ diện tích bề mặt-thể tích 6:1 3:1 2:1 5.2 Tại sao tế bào lại nhỏ Khi một vật thể lớn lên, thể tích của nó tăng nhanh hơn diện tích bề mặt. Các tế bào phải duy trì tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích lớn để hoạt động. Điều này giải thích tại sao các sinh vật lớn bao gồm nhiều tế bào nhỏ chứ không phải một vài tế bào lớn. giả sử rằng lượng hoạt động hóa học được thực hiện bởi một tế bào tỷ lệ thuận với thể tích của nó. Diện tích bề mặt của tế bào quyết định lượng chất từ môi trường bên ngoài có thể xâm nhập vào tế bào và lượng chất thải có thể thoát ra môi trường. Khi tế bào sống phát triển lớn hơn, hoạt động hóa học của nó và do đó nhu cầu về tài nguyên cũng như tốc độ tạo ra chất thải sẽ tăng nhanh hơn diện tích bề mặt của nó. (Diện tích bề mặt là hai chiều, tăng tỷ lệ với bình phương bán kính, trong khi thể tích là ba chiều, tăng nhiều hơn nữa - tỷ lệ với lập phương của bán kính.) Ngoài ra, các chất phải chuyển động từ trang này đến trang khác trong ô; ô càng nhỏ thì việc này càng dễ thực hiện. Điều này giải thích tại sao các sinh vật lớn phải bao gồm nhiều tế bào nhỏ: tế bào phải có thể tích nhỏ để duy trì tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích đủ lớn và thể tích bên trong lý tưởng. Diện tích bề mặt lớn được biểu thị bằng nhiều tế bào nhỏ của một sinh vật đa bào cho phép nó thực hiện nhiều chức năng khác nhau cần thiết cho sự sống còn. Kính hiển vi tiết lộ các đặc điểm của tế bào Kính hiển vi thực hiện hai việc khác nhau cho phép mắt người nhìn thấy các tế bào và các chi tiết bên trong chúng. Chúng cung cấp khả năng xem chi tiết tuyệt vời, sau đó cho phép người xem phóng to hình ảnh quan tâm. Thuộc tính cho phép nhìn thấy chi tiết được gọi là độ phân giải. Được định nghĩa chính thức, độ phân giải là khoảng cách tối thiểu mà hai đối tượng có thể ở xa nhau mà vẫn được xem là hai đối tượng. Độ phân giải của mắt người là khoảng 0,2 mm (200 chiều). Hầu hết các tế bào đều nhỏ hơn nhiều so với 200 chiều và do đó mắt người không thể nhìn thấy được. Kính hiển vi phóng đại và tăng độ phân giải để có thể nhìn rõ các tế bào và cấu trúc bên trong của chúng (Hình 5.3). Có hai loại kính hiển vi cơ bản – kính hiển vi ánh sáng và kính hiển vi điện tử – sử dụng các dạng bức xạ khác nhau (xem Hình 5.3). Mặc dù kính hiển vi điện tử có độ phân giải tốt hơn

nhưng chỉ có tế bào chết mới được nhìn thấy vì chúng phải được chuẩn bị trong chân không. Ngược lại, kính hiển vi ánh sáng có thể được sử dụng để quan sát các tế bào sống (ví dụ, bằng kính hiển vi tương phản pha; xem Hình 5.3). Trước khi đi sâu vào chi tiết về cấu trúc tế bào, cần xem xét nhiều ứng dụng của kính hiển vi. Toàn bộ ngành y học, bệnh lý,sử dụng nhiều phương pháp kính hiển vi khác nhau để hỗ trợ việc phân tích tế bào và chẩn đoán bệnh. Ví dụ, một bác sĩ phẫu thuật có thể loại bỏ khỏi cơ thể một số mô bị nghi ngờ là ung thư. Nhà nghiên cứu bệnh học có thể: • Kiểm tra mô nhanh chóng bằng kính hiển vi tương phản pha hoặc kính hiển vi tương phản giao thoa để xác định kích thước, hình dạng và sự lan rộng của tế bào; • nhuộm mô bằng thuốc nhuộm thông thường và kiểm tra nó bằng kính hiển vi trường sáng để tìm ra các đặc điểm như hình dạng của nhân hoặc đặc điểm phân chia tế bào; • kiểm tra mô dưới kính hiển vi điện tử để quan sát các cấu trúc bên trong như ty thể hoặc chất nhiễm sắc (chúng được mô tả trong Phần 5.3); • nhuộm mô bằng một loại thuốc nhuộm cụ thể và kiểm tra nó bằng kính hiển vi để tìm sự hiện diện của các protein giúp chẩn đoán các bệnh ung thư cụ thể. Kết quả có thể ảnh hưởng đến việc lựa chọn liệu pháp. tế bào ung thư vú có nhân (màu tím đậm). ; Jim & * Xif * *fÂ©V" m Một vết nhuộm chọn lọc (màu nâu) nhắm vào thụ thể estrogen cho thấy nó tập trung nhiều ở nhân tế bào vú. Màng sinh chất tạo thành bề mặt bên ngoài của mọi tế bào. Trong khi sự đa dạng về cấu trúc của tế bào thường có thể được quan sát bằng kính hiển vi ánh sáng, thì màng sinh chất được quan sát tốt nhất bằng kính hiển vi điện tử. Cấu trúc rất mỏng này tạo thành bề mặt bên ngoài của mọi tế bào và nó ít nhiều có cùng độ dày và cấu trúc phân tử trong tất cả các tế bào. Chúng ta sẽ mô tả màng chi tiết hơn trong Chương 6. Bây giờ chúng ta nên nhớ rằng nó bao gồm một lớp kép phospholipid (xem Phần 3.4) và nhiều loại protein được nhúng trong lớp kép. Có nhiều sự đa dạng về thành phần và chức năng trong các protein liên kết với màng sinh chất. Màng này có một số vai trò quan trọng: • Màng plasma hoạt động như một hàng rào thấm có chọn lọc, ngăn chặn một số chất đi qua nó trong khi cho phép các chất khác đi vào và rời khỏi tế bào. Ví dụ, các đại phân tử như DNA và protein thường không thể đi qua màng sinh chất, nhưng một số phân tử nhỏ hơn như oxy thì có thể. Ngoài kích thước, các yếu tố khác (đặc biệt là độ phân cực) quyết định khả năng đi qua màng sinh chất của phân tử. Bởi vì màng bao gồm chủ yếu là các axit béo kỵ nước.3); • nhuộm mô bằng một loại thuốc nhuộm cụ thể và kiểm tra nó bằng kính hiển vi để tìm sự hiện diện của các protein giúp chẩn đoán các bệnh ung thư cụ thể. Kết quả có thể ảnh hưởng đến việc lựa chọn liệu pháp. tế bào ung thư vú có nhân (màu tím đậm). ; Jim & * Xif * *fÂ©V" m Một vết nhuộm chọn lọc (màu nâu) nhắm vào thụ thể estrogen cho thấy nó tập trung nhiều ở nhân tế bào vú. Màng sinh chất tạo thành bề mặt bên ngoài của mọi tế bào. Trong khi sự đa dạng về cấu trúc của tế bào thường có thể được quan sát bằng kính hiển vi ánh sáng, thì màng sinh chất được quan sát tốt nhất bằng kính hiển vi điện tử. Cấu trúc rất mỏng này tạo thành bề mặt bên ngoài của mọi tế bào và nó ít nhiều có cùng độ dày và cấu trúc phân tử trong tất cả các tế bào. Chúng ta sẽ mô tả màng chi tiết hơn trong Chương 6. Bây giờ chúng ta nên nhớ rằng nó bao gồm một lớp kép phospholipid (xem Phần 3.4) và nhiều loại protein được nhúng trong lớp kép. Có nhiều sự đa dạng về thành phần và chức năng trong các protein liên kết với màng sinh chất. Màng này có một số vai trò quan trọng: • Màng plasma hoạt động như một hàng rào thấm có chọn lọc, ngăn chặn một số chất đi qua nó trong khi cho phép các chất khác đi vào và rời khỏi tế bào. Ví dụ, các đại phân tử như DNA và protein thường không thể đi qua màng sinh chất, nhưng một số phân tử nhỏ hơn như oxy thì có thể. Ngoài kích thước, các yếu tố khác (đặc biệt là độ phân cực) quyết định khả năng đi qua màng sinh chất của phân tử. Bởi vì màng bao gồm chủ yếu là các axit béo kỵ nước.3); • nhuộm mô bằng một loại thuốc nhuộm cụ thể và kiểm tra nó bằng kính hiển vi để tìm sự hiện diện của các protein giúp chẩn đoán các bệnh ung thư cụ thể. Kết quả có thể ảnh hưởng đến việc lựa chọn liệu pháp. tế bào ung thư vú có nhân (màu tím đậm). ; Jim & * Xif * *fÂ©V" m Một vết nhuộm chọn lọc (màu nâu) nhắm vào thụ thể estrogen cho thấy nó tập trung nhiều ở nhân tế bào vú. Màng sinh chất tạo thành bề mặt bên ngoài của mọi tế bào. Trong khi sự đa dạng về cấu trúc của tế bào thường có thể được quan sát bằng kính hiển vi ánh sáng, thì màng sinh chất được quan sát tốt nhất bằng kính hiển vi điện tử. Cấu trúc rất mỏng này tạo thành bề mặt bên ngoài của mọi tế bào và nó ít nhiều có cùng độ dày và cấu trúc phân tử trong tất cả các tế bào. Chúng ta sẽ mô tả màng chi tiết hơn trong Chương 6. Bây giờ chúng ta nên nhớ rằng nó bao gồm một lớp kép phospholipid (xem Phần 3.4) và nhiều loại protein được nhúng trong lớp kép. Có nhiều sự đa dạng về thành phần và chức năng trong các protein liên kết với màng sinh chất. Màng này có một số vai trò quan trọng: • Màng plasma hoạt động như một hàng rào thấm có chọn lọc, ngăn chặn một số chất đi qua nó trong khi cho phép các chất khác đi vào và rời khỏi tế bào. Ví dụ, các đại phân tử như DNA và protein

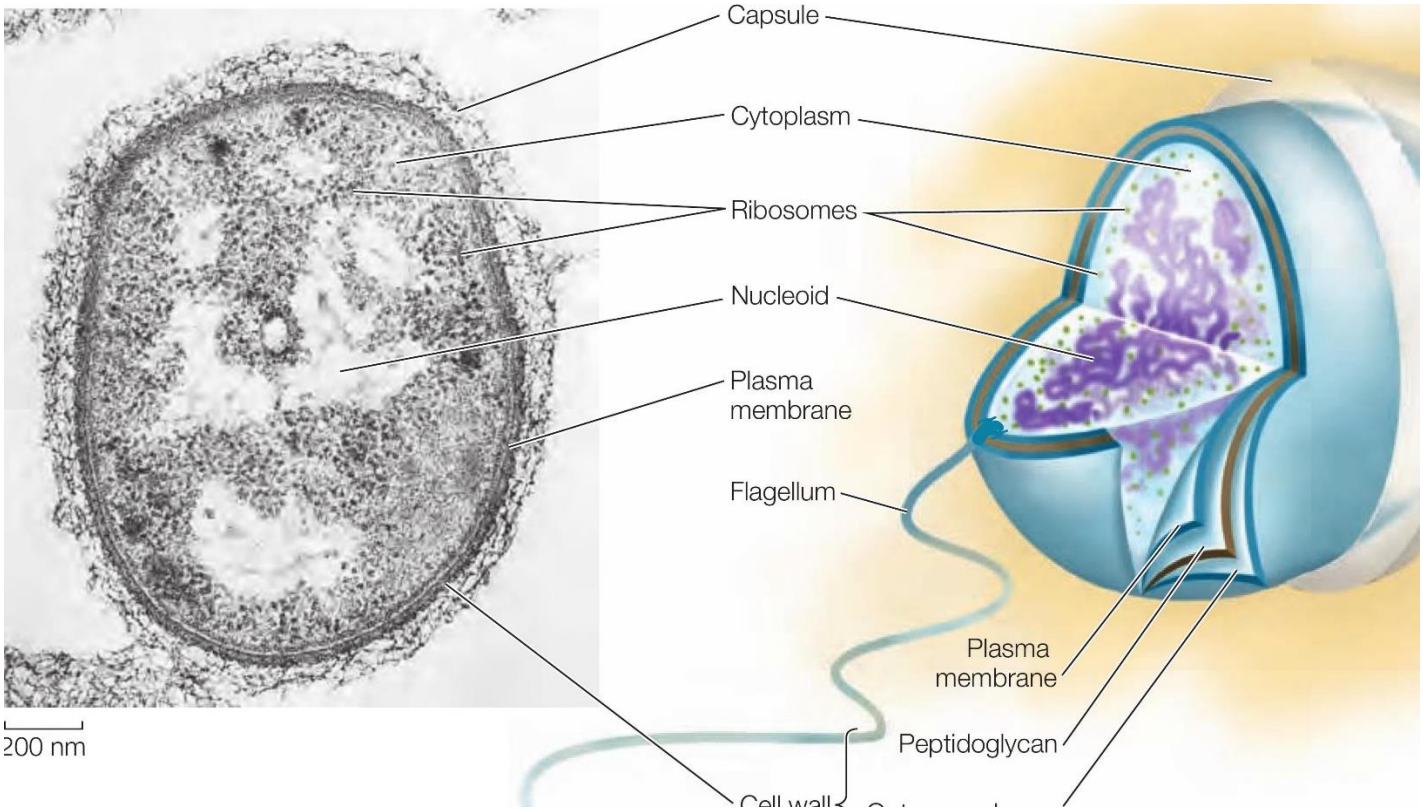
thường không thể đi qua màng sinh chất, nhưng một số phân tử nhỏ hơn như oxy thì có thể. Ngoài kích thước, các yếu tố khác (đặc biệt là độ phân cực) quyết định khả năng đi qua màng sinh chất của phân tử. Bởi vì màng bao gồm chủ yếu là các axit béo kỵ nước.Ngoài kích thước, các yếu tố khác (đặc biệt là độ phân cực) quyết định khả năng đi qua màng sinh chất của phân tử. Bởi vì màng bao gồm chủ yếu là các axit béo kỵ nước.Ngoài kích thước, các yếu tố khác (đặc biệt là độ phân cực) quyết định khả năng đi qua màng sinh chất của phân tử. Bởi vì màng bao gồm chủ yếu là các axit béo kỵ nước.

80 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống 5.3 Quan sát tế bào Sáu hình ảnh trên trang này cho thấy một số kỹ thuật được sử dụng trong kính hiển vi ánh sáng. Ba hình ảnh ở trang sau được tạo ra bằng kính hiển vi điện tử. Tất cả những hình ảnh này đều là của một loại tế bào nuôi cấy đặc biệt được gọi là tế bào HeLa. Lưu ý rằng hình ảnh trong hầu hết các trường hợp là hình ảnh phẳng, hai chiều. Khi bạn nhìn vào hình ảnh của các tế bào, hãy nhớ rằng chúng là cấu trúc ba chiều. Kính hiển vi ánh sáng A Thấu kính mắt Chùm sáng Thấu kính vật kính Mẫu vật Thấu kính ngưng tụ Nguồn sáng i - 1 30 chiều Trong kính hiển vi trường sáng, ánh sáng truyền trực tiếp qua các tế bào của con người. Trừ khi có các sắc tố tự nhiên, nếu không sẽ có rất ít độ tương phản và các chi tiết không được phân biệt. 30 giờ chiều Trong kính hiển vi trường sáng nhuộm màu, một vết bẩn tăng cường độ tương phản và tiết lộ những chi tiết không thể nhìn thấy được. Các vết bẩn khác nhau rất nhiều về thành phần hóa học và khả năng liên kết với vật liệu tế bào nên có rất nhiều sự lựa chọn. Trong kính hiển vi ánh sáng, thấu kính thủy tinh và ánh sáng nhìn thấy được sử dụng để tạo thành hình ảnh. Độ phân giải khoảng 0,2 chiều, lớn hơn 1.000 lần so với mắt người. Kính hiển vi ánh sáng cho phép hình dung kích thước và hình dạng tế bào cũng như một số cấu trúc bên trong tế bào. Cấu trúc bên trong khó nhìn thấy dưới ánh sáng khả kiến, vì vậy các tế bào thường được xử lý hóa học và nhuộm màu bằng nhiều loại thuốc nhuộm khác nhau để làm nổi bật một số cấu trúc nhất định bằng cách tăng độ tương phản. 30 giờ chiều Trong kính hiển vi tương phản pha, độ tương phản trong hình ảnh được tăng lên bằng cách nhấn mạnh sự khác biệt về chỉ số khúc xạ (khả năng bẻ cong ánh sáng), từ đó tăng cường các vùng sáng và tối trong tế bào. 30 giờ chiều Kính hiển vi tương phản giao thoa vi sai sử dụng hai chùm ánh sáng phân cực. Các hình ảnh kết hợp trông như thể ô đang tạo bóng ở một bên. 20 giờ tối Trong kính hiển vi huỳnh quang, một chất tự nhiên trong tế bào hoặc thuốc nhuộm huỳnh quang liên kết với một vật liệu tế bào cụ thể được kích thích bởi một chùm ánh sáng và người ta quan sát thấy ánh sáng huỳnh quang có bước sóng dài hơn phát ra trực tiếp từ thuốc nhuộm. 20 giờ chiều Kính hiển vi đồng tiêu sử dụng vật liệu huỳnh quang nhưng bổ sung thêm hệ thống hội tụ cả ánh sáng kích thích và ánh sáng phát ra để có thể nhìn thấy một mặt phẳng duy nhất xuyên qua tế bào. Kết quả là hình ảnh hai chiều sắc nét hơn so với kính hiển vi huỳnh quang tiêu chuẩn. các phân tử không phân cực xuyên qua nó dễ dàng hơn các phân tử phân cực hoặc tích điện. • Màng sinh chất cho phép tế bào duy trì môi trường bên trong ít nhiều ổn định. Việc duy trì môi trường bên trong ổn định (được gọi là cân bằng nội môi) là đặc điểm chính của sự sống và sẽ được thảo luận chi tiết trong Chương 40. Màng góp phần cân bằng nội môi bằng cách tích cực điều chỉnh việc vận chuyển các chất qua nó. Quá trình động này khác với quá trình khuếch tán thụ động hơn, chỉ phụ thuộc vào kích thước của phân tử.

5.1 Đặc điểm nào khiến tế bào trở thành đơn vị cơ bản của sự sống? 81 5.3 Quan sát tế bào (tiếp theo) CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU Chuyển đến Hoạt động 5.2 Biết các kỹ thuật của bạn Lifel 0e.com/ac5. 2 Kính hiển vi điện tử truyền qua Súng điện tử Thấu kính ngưng tụ thứ nhất (nam châm điện) Chùm điện tử Mẫu vật Thấu kính thấu kính máy chiếu (nam châm điện) Màn hình hoặc máy ảnh kỹ thuật số 10 giờ tối Trong kính hiển vi điện tử, nam châm điện được sử dụng để hội tụ chùm tia điện tử, giống như kính hiển vi ánh sáng sử dụng thấu kính thủy tinh để tập trung một chùm ánh sáng. Vì chúng ta không thể nhìn thấy các electron nên kính hiển vi điện tử sẽ hướng chúng qua chân không ở màn hình huỳnh quang hoặc máy ảnh kỹ thuật số để tạo ra hình ảnh nhìn thấy được. Độ phân giải của kính hiển vi điện tử là khoảng 2 nm, lớn hơn khoảng 100.000 lần so với mắt người. Độ phân giải này cho phép phân biệt chi tiết của nhiều cấu trúc dưới tế bào. 20 giờ tối 0,1 giờ chiều Trong kính hiển vi điện tử truyền qua (TEM), một chùm electron được tập trung vào vật thể bằng nam châm. Các vật thể có vẻ tối hơn nếu chúng hấp thụ các electron. Nếu các electron đi qua chúng sẽ được phát hiện trên màn hình huỳnh quang. Kính hiển vi điện tử quét (SEM) hướng các electron tới bề mặt mẫu, tại đó chúng làm phát ra các electron khác. Những electron này được nhìn thấy trên một màn hình. Bề mặt ba

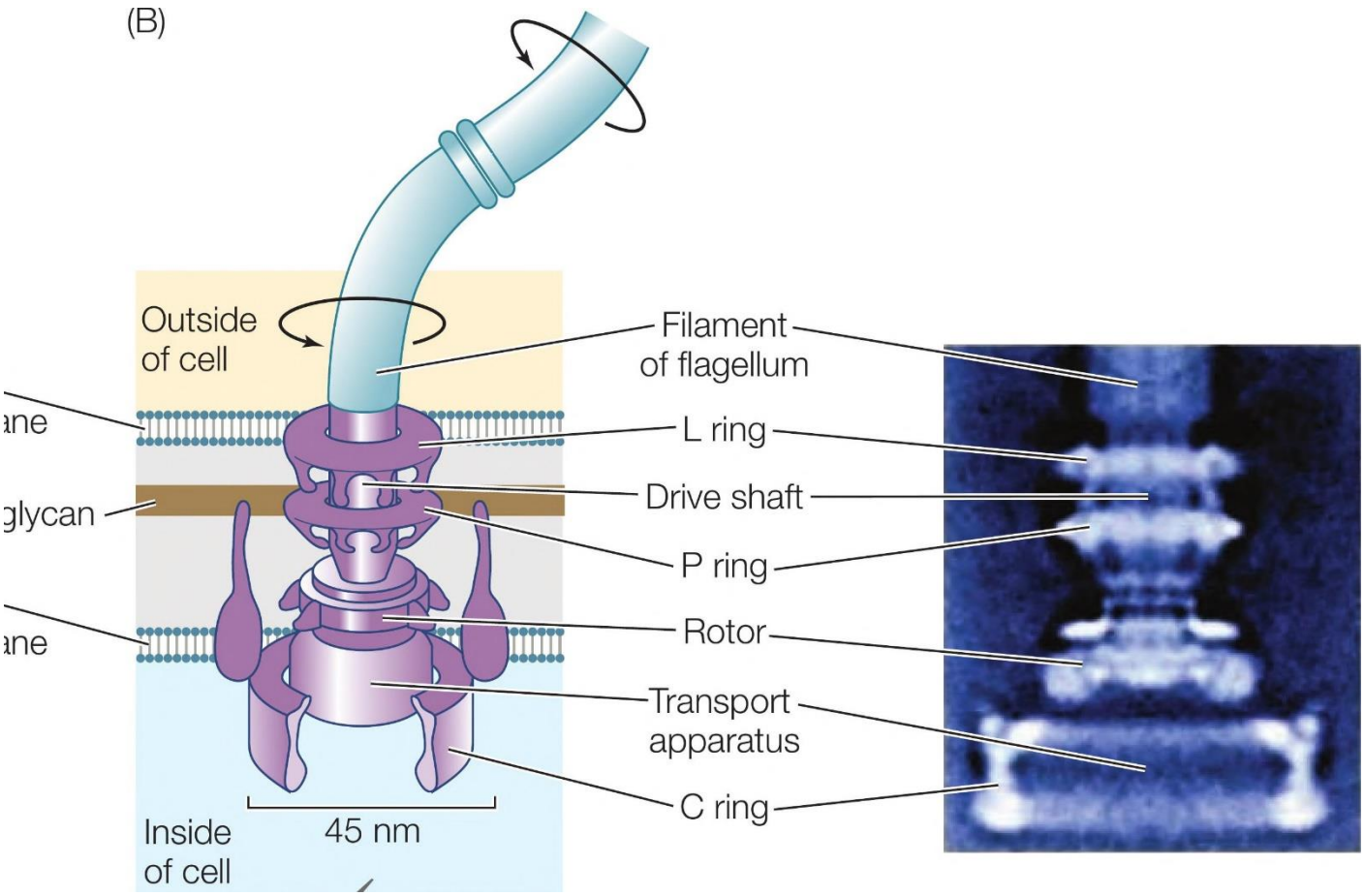
chiều của mẫu có thể được hình dung. Trong kính hiển vi đóng băng gãy xương, các tế bào được đông lạnh và sau đó dùng dao để bẻ chúng ra. Vết nứt thường đi xuyên qua phần bên trong của huyết tương và màng bên trong. Các “vết sưng” xuất hiện thường là các protein lớn hoặc các tập hợp nằm bên trong màng. ™ Là ranh giới của tế bào với môi trường bên ngoài, màng sinh chất có vai trò quan trọng trong việc giao tiếp với các tế bào lân cận và nhận tín hiệu từ môi trường. Chúng tôi sẽ mô tả chức năng này ở Chương 7. • Màng sinh chất thường có các protein nhô ra từ nó chịu trách nhiệm liên kết và bám chặt vào các tế bào lân cận. Do đó màng sinh chất đóng vai trò cấu trúc quan trọng và góp phần tạo nên hình dạng tế bào. Tế bào được phân loại là tế bào nhân sơ hoặc tế bào nhân chuẩn Như chúng ta đã học ở Phần 1.1, các nhà sinh học phân loại tất cả các sinh vật sống thành ba lĩnh vực: Archaea, Vi khuẩn và Eukarya. Các sinh vật trong Archaea và Vi khuẩn được gọi chung là sinh vật nhân sơ và chúng có điểm chung là tổ chức tế bào nhân sơ. Tế bào nhân sơ thường không có các ngăn bên trong có màng bao bọc; đặc biệt là nó không có nhân. Các tế bào đầu tiên có lẽ có tổ chức tương tự như các tế bào nhân sơ hiện đại. Tổ chức tế bào nhân chuẩn được tìm thấy trong các thành viên của miền Eukarya (sinh vật nhân chuẩn), bao gồm các sinh vật nguyên sinh. thực vật, nấm và động vật. Ngược lại với tế bào nhân sơ, tế bào nhân chuẩn chứa các ngăn có màng bao bọc gọi là bào quan. Cơ quan đáng chú ý nhất là nhân tế bào, nơi chứa phần lớn DNA của tế bào và là nơi bắt đầu biểu hiện gen: Giống như tế bào là một ngăn kín,tách nội dung của nó khỏi môi trường xung quanh, vì vậy mỗi cơ quan cung cấp một ngăn ngăn cách các phân tử và phản ứng sinh hóa với phần còn lại của tế bào. Sự "phân công lao động" này; cung cấp các khả năng điều chỉnh và hiệu quả rất quan trọng trong quá trình tiến hóa của các sinh vật phức tạp và giúp giải thích sự phức tạp của tế bào nhân chuẩn so với tế bào nhân sơ.

82 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống TÓM TẮT Lý thuyết tế bào là một nguyên tắc thống nhất của sinh học. Kích thước tế bào được giới hạn để duy trì tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích cao. Cả tế bào nhân sơ và nhân chuẩn đều được bao bọc trong màng sinh chất, nhưng tế bào nhân sơ thiếu các bào quan có màng bao bọc như trong tế bào nhân chuẩn. “Làm thế nào sinh học tế bào thể hiện tất cả các nguyên tắc của sự sống? Xem trang. 78 â€¢ Tại sao tế bào lại nhỏ? Xem trang 78-79 và Hình 5.2 â€¢ Giải thích tầm quan trọng của màng sinh chất và các màng bao quanh các bào quan. Xem trang 79-81 Như chúng tôi đã đề cập trong phần này, có hai chủ đề cấu trúc trong kiến trúc tế bào: sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang cách tổ chức các tế bào nhân sơ. Những đặc điểm đặc trưng của tế bào nhân sơ? Xét về số lượng tuyệt đối, sinh vật nhân sơ là sinh vật thành công nhất trên Trái đất. Khi chúng ta xem xét các tế bào nhân sơ trong phần này, hãy nhớ rằng có rất nhiều loài nhân sơ và vi khuẩn và vi khuẩn cổ được phân biệt theo nhiều cách. Những khác biệt này và sự đa dạng rộng lớn của các sinh vật trong hai lĩnh vực này sẽ là chủ đề của Chương 26. Tế bào nhân sơ, có đường kính hoặc chiều dài trong khoảng 1-10 chiều (micromet), thường nhỏ hơn tế bào nhân chuẩn, có đường kính bằng thường trong khoảng 10-100 giờ tối. Mỗi prokaryote riêng lẻ là một tế bào đơn lẻ, nhưng nhiều loại prokaryote tạo thành chuỗi hoặc cụm tế bào nhỏ và một số xuất hiện trong các cụm lớn chứa hàng trăm tế bào. Trong phần này trước tiên chúng ta sẽ xem xét các đặc điểm được chia sẻ bởi các tế bào trong các lĩnh vực Vi khuẩn và Vi khuẩn cổ. Sau đó chúng ta sẽ xem xét các đặc điểm cấu trúc được tìm thấy ở một số, nhưng không phải tất cả, ở sinh vật nhân sơ. Tế bào nhân sơ có chung một số đặc điểm nhất định Tất cả các tế bào nhân sơ đều có cấu trúc cơ bản giống nhau (Hình 5.4): “Màng sinh chất bao bọc tế bào, điều chỉnh sự vận chuyển các chất vào và ra khỏi tế bào, đồng thời ngăn cách bên trong tế bào với môi trường bên ngoài. - Nucleoid là vùng trong tế bào chứa DNA. Như chúng tôi đã mô tả ở Phần 4.1, DNA là vật liệu di truyền kiểm soát sự phát triển, duy trì và sinh sản của tế bào. â € ¢ Phần vật chất còn lại được bao bọc trong màng sinh chất được gọi là tế bào chất. Tế bào chất bao gồm một thành phần chất lỏng, cytosol, và nhiều loại sợi và hạt không hòa tan, trong đó phổ biến nhất là ribosome (xem bên dưới). • Cytosol bao gồm chủ yếu là nước có chứa các ion hòa tan, các phân tử nhỏ và các đại phân tử hòa tan như protein. 200 nm Thành tế bào 5.4 Một tế bào nhân sơ Hình ảnh hiển vi điện tử này và hình vẽ của vi khuẩn Pseudomonas aeruginosa minh họa các cấu trúc điển hình được chia sẻ bởi tất cả các tế bào nhân sơ. Ngoài ra, vi khuẩn này có màng ngoài bảo vệ không có ở tất cả các sinh vật nhân sơ. Tiên mao và nang cũng là những cấu trúc được tìm thấy ở một số tế bào nhân sơ, nhưng không phải tất cả.Màng ngoài (không có ở một số vi khuẩn)



5.2 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân sơ? 83– Ribosome là phức hợp gồm RNA và protein có đường kính khoảng 25 nm (nanomet). Chúng chỉ có thể được nhìn thấy bằng kính hiển vi điện tử. Chúng là nơi tổng hợp protein, nơi thông tin được mã hóa trong axit nucleic chỉ đạo sự liên kết tuần tự của các axit amin để tạo thành protein. Tế bào chất không phải là một vùng tĩnh. Đúng hơn là các chất trong môi trường này chuyển động không ngừng. Ví dụ, một protein điển hình di chuyển xung quanh toàn bộ tế bào trong vòng một phút và nó va chạm với nhiều phân tử khác trên đường đi. Chuyển động này giúp đảm bảo rằng các phản ứng sinh hóa diễn ra với tốc độ đủ để đáp ứng nhu cầu của tế bào. Mặc dù chúng có cấu trúc ít phức tạp hơn tế bào nhân chuẩn, nhưng tế bào nhân sơ lại phức tạp về mặt chức năng, thực hiện hàng nghìn phản ứng sinh hóa. Các đặc điểm chuyên biệt được tìm thấy ở một số sinh vật nhân sơ Khi chúng tiến hóa, một số sinh vật nhân sơ đã phát triển các cấu trúc chuyên biệt mang lại lợi thế chọn lọc cho những sinh vật có chúng: các tế bào có các cấu trúc này có khả năng tồn tại và sinh sản tốt hơn trong các môi trường cụ thể so với các tế bào thiếu chúng. Vách tế bào Hầu hết các sinh vật nhân sơ đều có thành tế bào nằm bên ngoài màng sinh chất. Độ cứng của thành tế bào hỗ trợ tế bào và quyết định hình dạng của nó. Thành tế bào của hầu hết vi khuẩn, ngoại trừ vi khuẩn cổ, có chứa peptidoglycan, một loại polymer gồm các loại đường amin được liên kết đều đặn với các peptide ngắn. Liên kết chéo giữa các peptide này tạo ra một phân tử khổng lồ duy nhất bao quanh toàn bộ tế bào. Ở một số vi khuẩn, một lớp khác, màng ngoài (màng phospholipid giàu polysaccharide), bao bọc lớp peptidoglycan (xem Hình 5.4). Không giống như màng sinh chất, màng ngoài này không phải là rào cản lớn đối với sự chuyển động của các phân tử xuyên qua nó. Bao bọc thành tế bào ở một số vi khuẩn là một lớp nhầy bao gồm chủ yếu là polysaccharides và được gọi là một viên nang. Trong một số trường hợp, những viên nang này bảo vệ vi khuẩn khỏi sự tấn công của các tế bào bạch cầu ở động vật mà chúng lây nhiễm. Viên nang còn giúp tế bào không bị khô và đôi khi chúng giúp vi khuẩn bám vào các tế bào khác. Nhiều sinh vật nhân sơ không tạo ra viên nang và những loài có viên nang có thể tồn tại ngay cả khi chúng mất chúng, vì vậy viên nang không cần thiết cho sự sống của sinh vật nhân sơ. Màng bên trong Một số nhóm vi khuẩn - bao gồm cả vi khuẩn lam - thực hiện quá trình quang hợp: chúng sử dụng năng lượng từ mặt trời để chuyển đổi carbon dioxide và nước thành carbohydrate. Những vi khuẩn này có hệ thống màng bên trong chứa các phân tử cần thiết cho quá trình quang hợp. Sự phát triển của quá trình quang hợp đòi hỏi phải có màng tế bào là một sự kiện quan trọng trong quá trình tiến hóa ban đầu của sự sống trên Trái đất. Các prokaryote khác có các nếp

gấp màng bên trong được gắn vào màng sinh chất. Những nếp gấp này có thể hoạt động trong quá trình phân chia tế bào hoặc trong các phản ứng giải phóng năng lượng khác nhau. FLAGELLA VÀ PILI Một số sinh vật nhân sơ bơi bằng cách sử dụng các phần phụ gọi là roi,đôi khi trông giống như những cái mở nút chai nhỏ (Hình 5.5A). Ở vi khuẩn, sợi roi được tạo thành từ một loại protein gọi là Flagellin. Một protein vận động phức tạp quay lá cờ trên trục của nó giống như một cánh quạt, đẩy tế bào di chuyển theo. Protein vận động được neo vào màng sinh chất và. (A) Màng ngoài' Màng huyết tương peptidoglycan Cột roi được quay nhờ một protein vận động phức tạp được bảo đảm trong màng sinh chất. 5.5 Tiên mao nhân sơ (A) Tiên mao góp phần vào sự di chuyển và bám dính của tế bào nhân sơ. (B) Các cấu trúc vòng protein phức tạp gắn chặt vào màng sinh chất tạo thành một đơn vị vận động làm quay roi và đẩy tế bào.



84 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống ở một số vi khuẩn, đến màng ngoài của thành tế bào (Hình 5.5B). Chúng ta biết rằng tiên mao gây ra sự chuyển động của tế bào vì nếu loại bỏ chúng thì tế bào sẽ không chuyển động được. Pili là cấu trúc được tạo thành từ protein nhô ra từ bề mặt của một số loại tế bào vi khuẩn. Những cấu trúc giống như sợi tóc này ngắn hơn roi và được sử dụng để bám dính. Pili liên hợp (pili giới tính) giúp vi khuẩn liên kết với nhau để trao đổi vật liệu di truyền. Fimbriae bao gồm các protein giống như pili nhưng ngắn hơn và giúp các tế bào bám vào các bề mặt như tế bào động vật để lấy thức ăn và bảo vệ. CYTOSKELETON Khung tế bào là tên gọi chung của các sợi protein đóng vai trò trong việc phân chia tế bào hoặc duy trì hình dạng của tế bào. Một protein như vậy tạo thành cấu trúc vòng co lại trong quá trình phân chia tế bào, trong khi một protein khác tạo thành cấu trúc xoắn ốc kéo dài theo chiều dài của các tế bào hình que, giúp duy trì hình dạng của chúng. Trước đây người ta cho rằng chỉ có tế bào nhân chuẩn mới có bộ xương tế bào (xem Phần 5.3), nhưng gần đây hơn, các nhà sinh học đã nhận ra rằng các thành phần bộ xương tế bào cũng được phân bố rộng rãi ở các sinh vật nhân sơ. RECAP Các tế bào nhân sơ có chung các đặc điểm cơ bản, bao gồm màng sinh chất, nhân và tế bào chất, bao gồm bào tương lỏng, các sợi và hạt không hòa tan, bao gồm cả ribosome. Các đặc điểm khác, chẳng hạn như thành tế bào, màng trong và tiên mao, đều có ở một

số nhưng không phải ở tất cả các sinh vật nhân sơ. â€¢ Cấu trúc nào có ở mọi tế bào nhân sơ? Xem trang 82-83 và Hình 5.4 â€¢ Mô tả cấu trúc và chức năng của một đặc điểm chuyên biệt của tế bào nhân sơ, chẳng hạn như thành tế bào, nang, roi hoặc lông. Xem trang 83-84 và Hình 5.5 Như chúng tôi đã đề cập trước đó, tế bào nhân sơ là một trong hai loại tế bào được công nhận trong sinh học tế bào. Cái còn lại là tế bào nhân chuẩn. Tế bào nhân chuẩn có cấu trúc và chức năng phức tạp hơn tế bào nhân sơ. Những đặc điểm đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? Trong câu chuyện mở đầu của chương này, chúng ta đã thấy rằng tế bào của con người hình thành nhờ sự biệt hóa của tế bào gốc. Sự biệt hóa này tạo ra hàng trăm loại tế bào khác nhau, tất cả đều có chức năng chuyên biệt trong cơ thể con người. Nhưng những tế bào này và tất cả các tế bào nhân chuẩn khác có chung nhiều đặc điểm và chúng ta sẽ thảo luận về những đặc điểm chung này trong phần này. SÂ£S Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 5.1 Tham quan tế bào nhân chuẩn Lifel 0e.com/at5.1 Tế bào nhân chuẩn thường có chiều dài hoặc đường kính lớn hơn tế bào nhân sơ khoảng mười lần. Giống như tế bào nhân sơ, tế bào nhân chuẩn có màng sinh chất, tế bào chất và ribosome. Nhưng như bạn đã học trước đó trong chương này. Tế bào nhân chuẩn cũng có các ngăn trong tế bào chất mà phần bên trong được ngăn cách với bào tương bằng màng. Sự phân chia ngăn là chìa khóa cho chức năng của tế bào nhân chuẩn. Các ngăn màng của tế bào nhân chuẩn được gọi là bào quan.Mỗi loại bào quan có một vai trò cụ thể: một số bào quan được đặc trưng như những nhà máy tạo ra những sản phẩm cụ thể, trong khi những loại bào quan khác giống như những nhà máy điện lấy năng lượng ở một dạng và chuyển nó sang dạng hữu ích hơn. Những vai trò chức năng này được xác định bởi các phản ứng hóa học xảy ra trong các bào quan. Tế bào nhân chuẩn cũng có một số cấu trúc tương tự như ở sinh vật nhân sơ. Ví dụ, chúng có bộ khung tế bào bao gồm các sợi protein và bên ngoài màng tế bào là một chất nền ngoại bào. Tế bào động vật và thực vật có nhiều bào quan và cấu trúc chung - rõ ràng nhất là nhân tế bào. Nhưng họ cũng có một số khác biệt. Ví dụ, nhiều tế bào thực vật có lục lạp thực hiện quá trình quang hợp. Các bào quan có thể được nghiên cứu bằng kính hiển vi hoặc phân lập để phân tích hóa học Các bào quan và cấu trúc của tế bào lần đầu tiên được phát hiện bằng ánh sáng và sau đó bằng kính hiển vi điện tử. Chức năng của các bào quan đôi khi có thể được suy ra bằng các quan sát và thí nghiệm, chẳng hạn, dẫn đến giả thuyết (sau này được xác nhận) rằng nhân chứa vật liệu di truyền. Sau đó, việc sử dụng các chất nhuộm nhắm vào các đại phân tử cụ thể đã cho phép các nhà sinh học tế bào xác định thành phần hóa học của các bào quan (xem Hình 5.14, cho thấy ba loại protein khung tế bào khác nhau trong một tế bào). Một cách khác để phân tích tế bào là tách chúng ra trong một quá trình gọi là phân đoạn tế bào. Quá trình này cho phép các bào quan của tế bào và các cấu trúc tế bào chất khác được tách ra khỏi nhau và được kiểm tra bằng phương pháp hóa học. Quá trình phân chia tế bào bắt đầu bằng việc phá hủy màng sinh chất, cho phép các thành phần tế bào chất chảy vào ống nghiệm. Các bào quan khác nhau sau đó có thể được tách ra khỏi nhau dựa trên kích thước hoặc mật độ (Hình 5.6). Các phân tích sinh hóa sau đó có thể được thực hiện trên các bào quan bị cô lập. Kính hiển vi và phân đoạn tế bào đã bổ sung cho nhau, cho chúng ta một bức tranh đầy đủ hơn về thành phần và chức năng của từng cơ quan và cấu trúc. Kính hiển vi tế bào thực vật và động vật cho thấy nhiều bào quan có hình dáng giống nhau ở mỗi loại tế bào (Hình 5.7). Bằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosomeTế bào nhân chuẩn cũng có một số cấu trúc tương tự như ở sinh vật nhân sơ. Ví dụ, chúng có bộ khung tế bào bao gồm các sợi protein và bên ngoài màng tế bào là một chất nền ngoại bào. Tế bào động vật và thực vật có nhiều bào quan và cấu trúc chung - rõ ràng nhất là nhân tế bào. Nhưng họ cũng có một số khác biệt. Ví dụ, nhiều tế bào thực vật có lục lạp thực hiện quá trình quang hợp. Các bào quan có thể được nghiên cứu bằng kính hiển vi hoặc phân lập để phân tích hóa học Các bào quan và cấu trúc của tế bào lần đầu tiên được phát hiện bằng ánh sáng và sau đó bằng kính hiển vi điện tử. Chức năng của các bào quan đôi khi có thể được suy ra bằng các quan sát và thí nghiệm, chẳng hạn, dẫn đến giả thuyết (sau này được xác nhận) rằng nhân chứa vật liệu di truyền. Sau đó, việc sử dụng các chất nhuộm nhắm vào các đại phân tử cụ thể đã cho phép các nhà sinh học tế bào xác định thành phần hóa học của các bào quan (xem Hình 5.14, cho thấy ba loại protein khung tế bào khác nhau trong một tế bào). Một cách khác để phân tích tế bào là tách chúng ra trong một quá trình gọi là phân đoạn tế bào. Quá trình này cho phép các bào

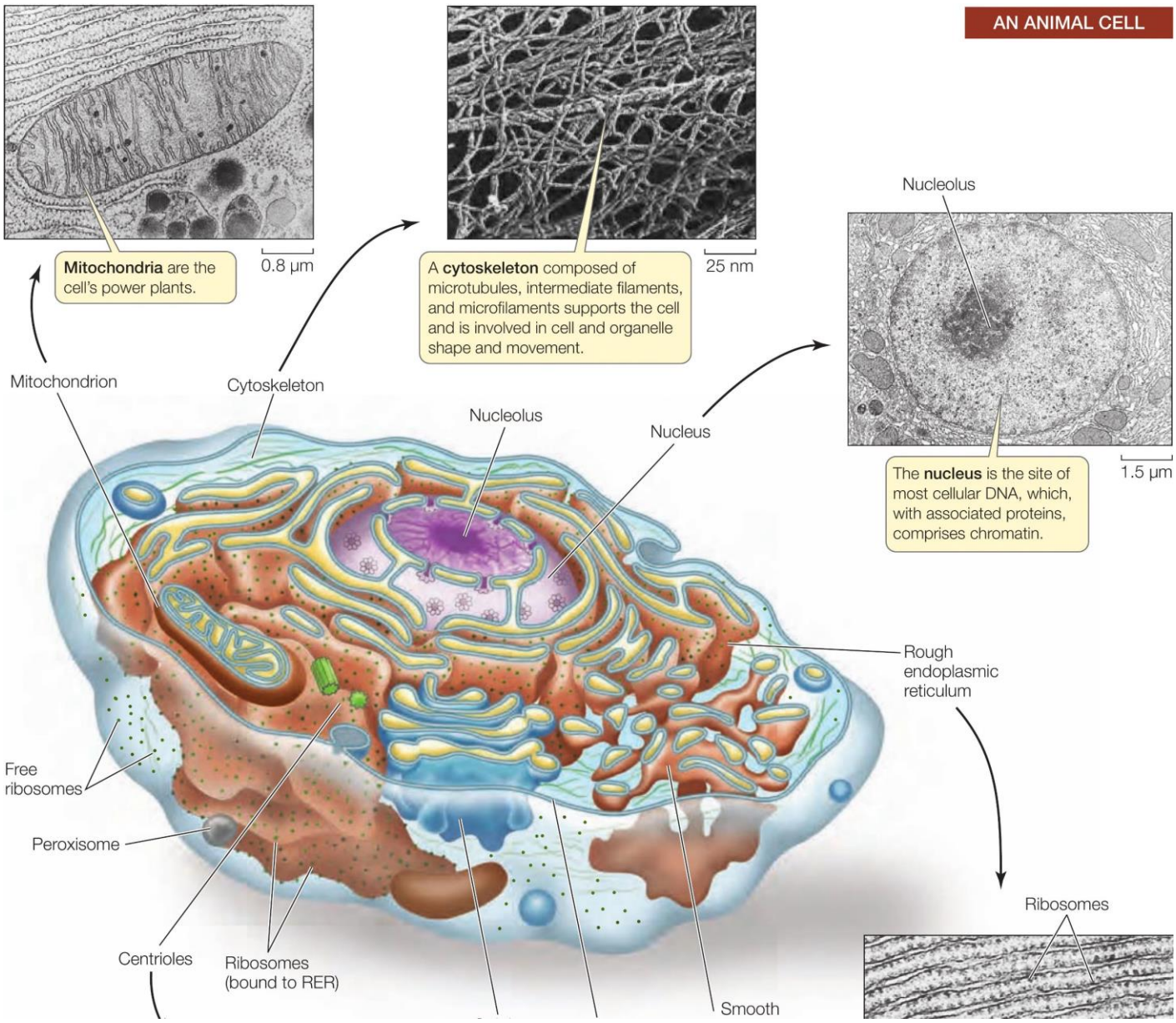
quan của tế bào và các cấu trúc tế bào chất khác được tách ra khỏi nhau và được kiểm tra bằng phương pháp hóa học. Quá trình phân chia tế bào bắt đầu bằng việc phá hủy màng sinh chất, cho phép các thành phần tế bào chất chảy vào ống nghiệm. Các bào quan khác nhau sau đó có thể được tách ra khỏi nhau dựa trên kích thước hoặc mật độ (Hình 5.6). Các phân tích sinh hóa sau đó có thể được thực hiện trên các bào quan bị cô lập. Kính hiển vi và phân đoạn tế bào đã bổ sung cho nhau, cho chúng ta một bức tranh đầy đủ hơn về thành phần và chức năng của từng cơ quan và cấu trúc. Kính hiển vi tế bào thực vật và động vật cho thấy nhiều bào quan có hình dáng giống nhau ở mỗi loại tế bào (Hình 5.7). Bằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosomeTế bào nhân chuẩn cũng có một số cấu trúc tương tự như ở sinh vật nhân sơ. Ví dụ, chúng có bộ khung tế bào bao gồm các sợi protein và bên ngoài màng tế bào là một chất nền ngoại bào. Tế bào động vật và thực vật có nhiều bào quan và cấu trúc chung - rõ ràng nhất là nhân tế bào. Nhưng họ cũng có một số khác biệt. Ví dụ, nhiều tế bào thực vật có lục lạp thực hiện quá trình quang hợp. Các bào quan có thể được nghiên cứu bằng kính hiển vi hoặc phân lập để phân tích hóa học Các bào quan và cấu trúc của tế bào lần đầu tiên được phát hiện bằng ánh sáng và sau đó bằng kính hiển vi điện tử. Chức năng của các bào quan đôi khi có thể được suy ra bằng các quan sát và thí nghiệm, chẳng hạn, dẫn đến giả thuyết (sau này được xác nhận) rằng nhân chứa vật liệu di truyền. Sau đó, việc sử dụng các chất nhuộm nhắm vào các đại phân tử cụ thể đã cho phép các nhà sinh học tế bào xác định thành phần hóa học của các bào quan (xem Hình 5.14, cho thấy ba loại protein khung tế bào khác nhau trong một tế bào). Một cách khác để phân tích tế bào là tách chúng ra trong một quá trình gọi là phân đoạn tế bào. Quá trình này cho phép các bào quan của tế bào và các cấu trúc tế bào chất khác được tách ra khỏi nhau và được kiểm tra bằng phương pháp hóa học. Quá trình phân chia tế bào bắt đầu bằng việc phá hủy màng sinh chất, cho phép các thành phần tế bào chất chảy vào ống nghiệm. Các bào quan khác nhau sau đó có thể được tách ra khỏi nhau dựa trên kích thước hoặc mật độ (Hình 5.6). Các phân tích sinh hóa sau đó có thể được thực hiện trên các bào quan bị cô lập. Kính hiển vi và phân đoạn tế bào đã bổ sung cho nhau, cho chúng ta một bức tranh đầy đủ hơn về thành phần và chức năng của từng cơ quan và cấu trúc. Kính hiển vi tế bào thực vật và động vật cho thấy nhiều bào quan có hình dáng giống nhau ở mỗi loại tế bào (Hình 5.7). Bằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosomeChức năng của các bào quan đôi khi có thể được suy ra bằng các quan sát và thí nghiệm, chẳng hạn, dẫn đến giả thuyết (sau này được xác nhận) rằng nhân chứa vật liệu di truyền. Sau đó, việc sử dụng các chất nhuộm nhắm vào các đại phân tử cụ thể đã cho phép các nhà sinh học tế bào xác định thành phần hóa học của các bào quan (xem Hình 5.14, cho thấy ba loại protein khung tế bào khác nhau trong một tế bào). Một cách khác để phân tích tế bào là tách chúng ra trong một quá trình gọi là phân đoạn tế bào. Quá trình này cho phép các bào quan của tế bào và các cấu trúc tế bào chất khác được tách ra khỏi nhau và được kiểm tra bằng phương pháp hóa học. Quá trình phân chia tế bào bắt đầu bằng việc phá hủy màng sinh chất, cho phép các thành phần tế bào chất chảy vào ống nghiệm. Các bào quan khác nhau sau đó có thể được tách ra khỏi nhau dựa trên kích thước hoặc mật độ (Hình 5.6). Các phân tích sinh hóa sau đó có thể được thực hiện trên các bào quan bị cô lập. Kính hiển vi và phân đoạn tế bào đã bổ sung cho nhau, cho chúng ta một bức tranh đầy đủ hơn về thành phần và chức năng của từng cơ quan và cấu trúc. Kính hiển vi tế bào thực vật và động vật cho thấy nhiều bào quan có hình dáng giống nhau ở mỗi loại tế bào (Hình 5.7). Bằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosomeChức

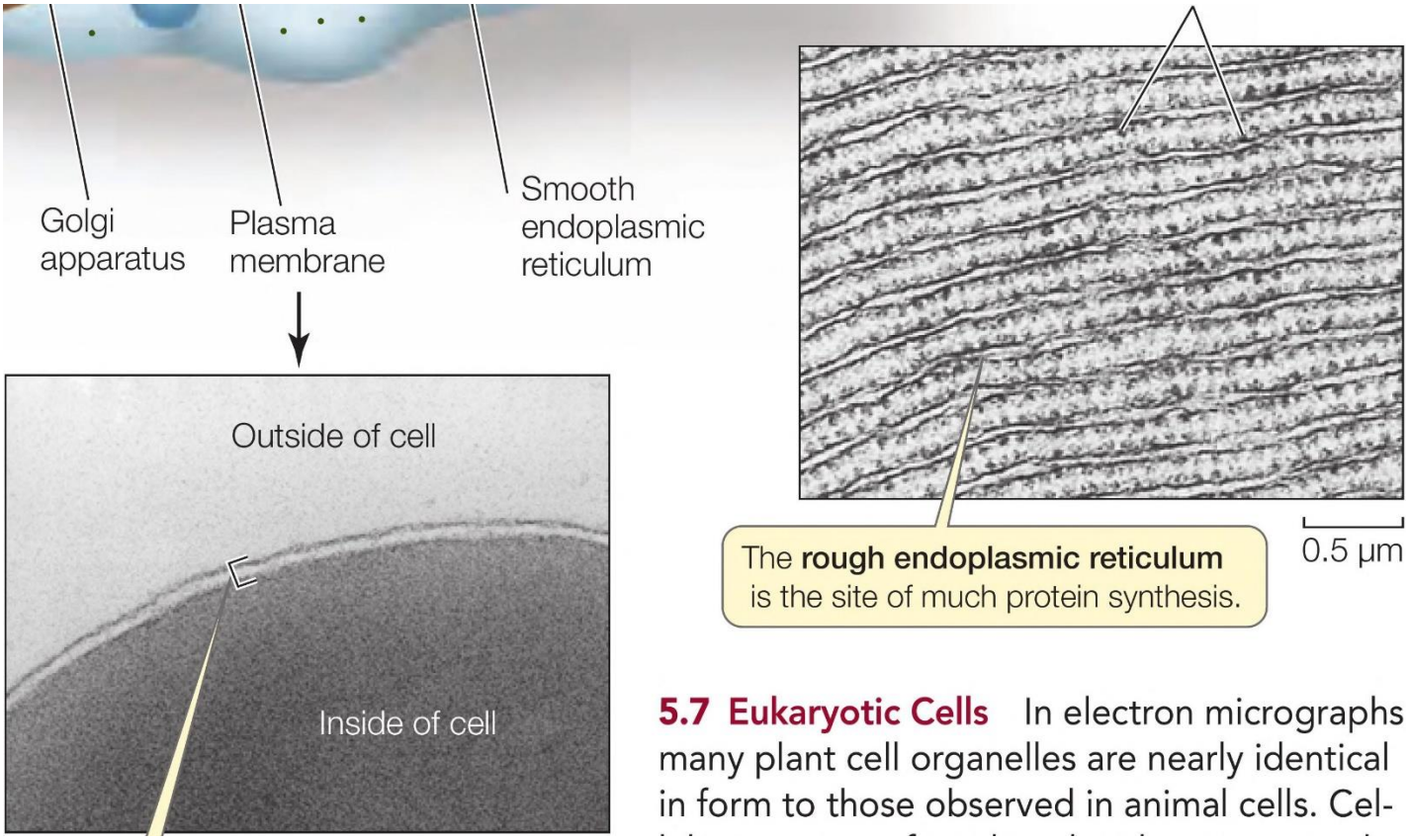
năng của các bào quan đôi khi có thể được suy ra bằng các quan sát và thí nghiệm, chẳng hạn, dẫn đến giả thuyết (sau này được xác nhận) rằng nhân chứa vật liệu di truyền. Sau đó, việc sử dụng các chất nhuộm nhắm vào các đại phân tử cụ thể đã cho phép các nhà sinh học tế bào xác định thành phần hóa học của các bào quan (xem Hình 5.14, cho thấy ba loại protein khung tế bào khác nhau trong một tế bào). Một cách khác để phân tích tế bào là tách chúng ra trong một quá trình gọi là phân đoạn tế bào. Quá trình này cho phép các bào quan của tế bào và các cấu trúc tế bào chất khác được tách ra khỏi nhau và được kiểm tra bằng phương pháp hóa học. Quá trình phân chia tế bào bắt đầu bằng việc phá hủy màng sinh chất, cho phép các thành phần tế bào chất chảy vào ống nghiệm. Các bào quan khác nhau sau đó có thể được tách ra khỏi nhau dựa trên kích thước hoặc mật độ (Hình 5.6). Các phân tích sinh hóa sau đó có thể được thực hiện trên các bào quan bị cô lập. Kính hiển vi và phân đoạn tế bào đã bổ sung cho nhau, cho chúng ta một bức tranh đầy đủ hơn về thành phần và chức năng của từng cơ quan và cấu trúc. Kính hiển vi tế bào thực vật và động vật cho thấy nhiều bào quan có hình dáng giống nhau ở mỗi loại tế bào (Hình 5.7). Bằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosomeBằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosomeBằng cách so sánh Hình 5.7 và 5.4, bạn có thể thấy một số khác biệt nổi bật giữa tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ. Ribosome là nhà máy tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn giống nhau ở chỗ cả hai loại đều bao gồm hai tiểu đơn vị có kích thước khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn một chút so với ribosome của sinh vật nhân sơ, nhưng cấu trúc của ribosome của sinh vật nhân sơ được hiểu rõ hơn. Về mặt hóa học, ribosome bao gồm một loại RNA đặc biệt gọi là ribosome

5.3 CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 5.6 Phân chia tế bào Các bào quan có thể được tách ra khỏi nhau sau khi tế bào bị vỡ ra và chất chứa trong chúng lơ lửng trong môi trường nước. Môi trường được đặt trong một ống và quay trong máy ly tâm, quay quanh một trục với tốc độ cao. Lực ly tâm (được đo bằng bội số của trọng lực, x g) làm cho các hạt lắng xuống (tạo thành dạng viên) ở đáy ống, có thể được thu thập để nghiên cứu sinh hóa. Các hạt nặng lắng đọng ở tốc độ thấp hơn (lực ly tâm thấp hơn) so với các hạt nhẹ hơn. Bằng cách điều chỉnh tốc độ ly tâm, các nhà nghiên cứu có thể tách và tinh chế một phần các bào quan tế bào và các hạt lớn như ribosome. Một mảnh mô động vật được đồng nhất. Homogenizer Ly tâm ở tốc độ thấp làm hạt nhân. Ly tâm ở tốc độ 500 x g 10 phút Supernatant Q Ly tâm phần còn lại (supernatant) ở tốc độ cao hơn tạo thành các viên ty thể. 10.000 x g 20 phút rn â– * j ~Y~ 100.000 x g 1 giờ J Tế bào chất (protein hòa tan) Ly tâm phần còn lại ở tốc độ cao hơn sẽ tạo thành lưới nội chất. Viên: Phần hạt nhân Viên: Phần ty thể Viên: Phần RNA nội chất của lưới nội chất (rRNA). Ribosome cũng chứa hơn 50 phân tử protein khác nhau, liên kết không cộng hóa trị với rRNA. Ở tế bào nhân sơ, ribosome thường trôi nổi tự do trong tế bào chất. Trong tế bào nhân chuẩn, chúng được tìm thấy ở nhiều nơi: trong tế bào chất, nơi chúng có thể tự do hoặc gắn vào bề mặt của mạng lưới nội chất (một cơ quan có màng bao bọc; xem bên dưới), bên trong ty thể và bên trong lục lạp trong tế bào thực vật. . Ở mỗi vị trí này, Đặc điểm gì đặc trưng cho tế bào nhân chuẩn? 85 ribosome là nhà máy phân tử nơi tổng hợp protein. Mặc dù chúng có vẻ nhỏ so với các tế bào chứa chúng, nhưng theo tiêu chuẩn phân tử, ribosome là những phức hợp khổng lồ (đường kính khoảng 25 nm), được tạo thành từ hàng chục phân tử khác nhau. Nhân chứa hầu hết thông tin di truyền Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 4, thông tin di truyền được lưu trữ trong chuỗi các nucleotide trong phân tử DNA. Hầu hết DNA trong tế bào nhân chuẩn đều nằm trong nhân (xem Hình 5.7). Thông tin được mã hóa trong DNA được dịch thành protein ở ribosome. Quá trình này được mô tả chi tiết ở Chương 14. Hầu hết các tế bào đều có một nhân, thường là cơ quan lớn nhất. Nhân của một tế bào động vật điển hình có đường kính khoảng 5 chiều (micromet) - lớn hơn đáng kể so với nhiều tế bào

nhân sơ (Hình 5. 8 A). Nhân có một số chức năng trong tế bào: â € ¢ Đó là vị trí của hầu hết DNA của tế bào và là nơi sao chép DNA. â€¢ Đây là nơi bật hoặc tắt quá trình phiên mã gen. • Một vùng bên trong nhân, nucleolus, là nơi các ribosome bắt đầu được tập hợp từ RNA và protein. Nội dung của hạt nhân, ngoài nucleolus,được gọi là nucleoplasm. Tương tự như tế bào chất, nhân tế bào bao gồm hàm lượng chất lỏng của nhân và các phân tử không hòa tan lơ lửng bên trong nó. Hạt nhân được bao quanh bởi một cấu trúc tích hợp bao gồm hai màng, gọi là vỏ hạt nhân. Cấu trúc này tách vật liệu di truyền ra khỏi tế bào chất. Về mặt chức năng, nó tách quá trình phiên mã DNA (xảy ra trong nhân) khỏi dịch mã (xảy ra trong tế bào chất) (xem Phần 4.1). Hai màng của vỏ nhân được đục lỗ bởi hàng nghìn lỗ nhân, mỗi lỗ có đường kính khoảng 9 nm, nối liền nhân chất với tế bào chất. Bên trong nhân (nucleoplasm) Hạt nhân Tế bào chất^ Sợi Bên ngoài nhân (tế bào chất) Vỏ hạt nhân Tám phức hợp protein bao quanh mỗi lỗ nhân. Các sợi protein ở phía nhân tạo thành cấu trúc giống như cái giỏ, v _ _ _ / Tấm nhân là một mạng lưới các sợi ngay bên trong vỏ hạt nhân. Nó tương tác với chất nhiễm sắc và giúp hỗ trợ lớp vỏ mà nó được gắn vào.

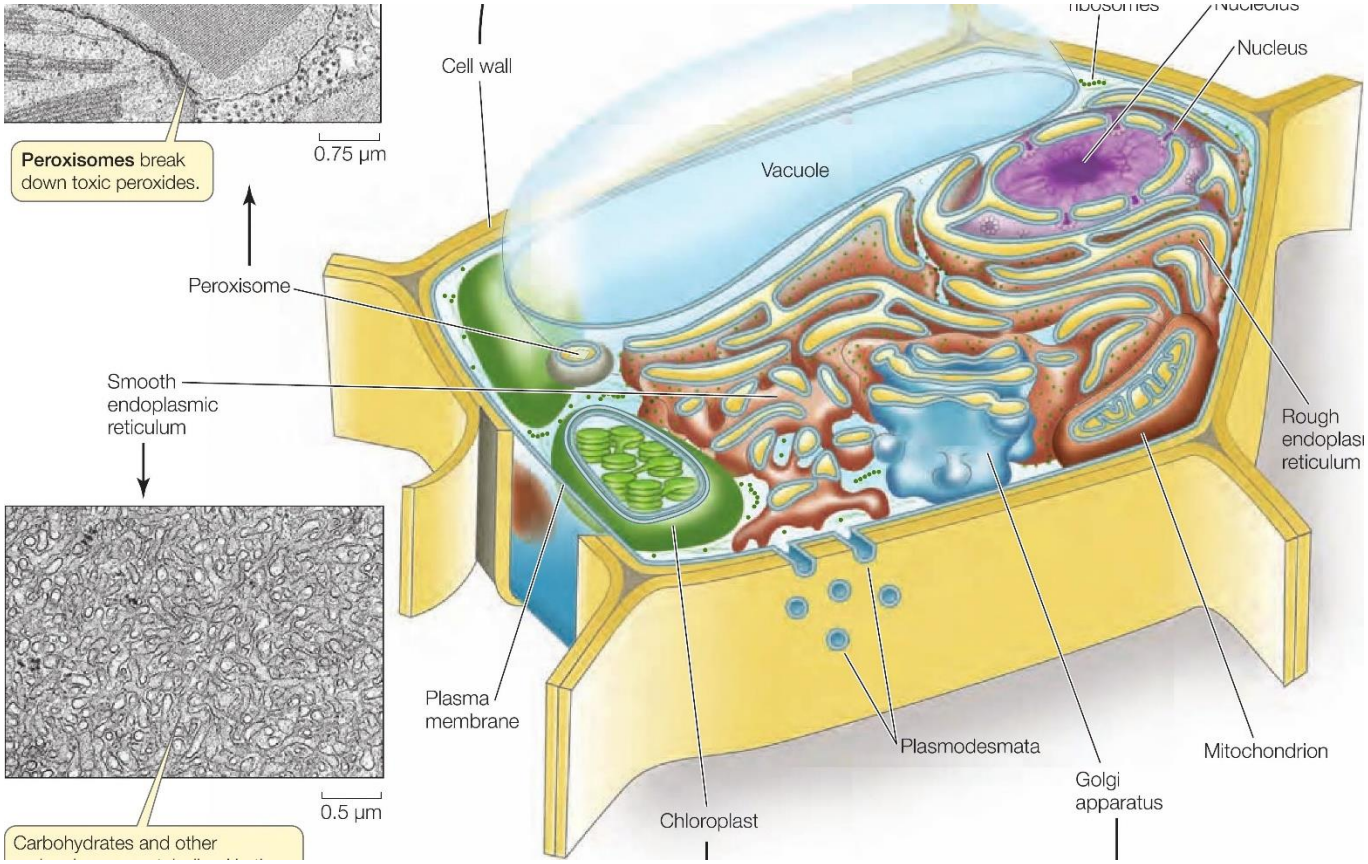
86 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống Lưới nội chất thô Lưới nội chất thô là nơi tổng hợp nhiều protein. Màng huyết tương Lưới nội chất trơn 0,5 giờ chiều Nhân là nơi chứa hầu hết DNA của tế bào, cùng với các protein liên quan, bao gồm chất nhiễm sắc. Hạt nhân 1,5 giờ chiều Ribosome 30 nm 5,7 Tế bào nhân chuẩn Trong ảnh hiển vi điện tử, nhiều bào quan của tế bào thực vật có hình dạng gần giống với các bào quan quan sát thấy ở tế bào động vật. Cấu trúc tế bào có ở thực vật nhưng không có ở tế bào động vật, bao gồm thành tế bào và lục lạp. Lưu ý rằng hình ảnh là "lát cắt" hai chiều. trong khi tế bào là Nucleolus Nucleus Centrioles Ribosome tự do Peroxisome Một bộ khung tế bào bao gồm các vi ống, sợi trung gian và vi sợi hỗ trợ tế bào và tham gia vào hình dạng cũng như chuyển động của tế bào và cơ quan. Ti thể 25 nm là nhà máy điện của tế bào. Centrioles ty thể có liên quan đến sự phân chia hạt nhân. 0,1 giờ chiều C \ Màng sinh chất ngăn cách tế bào với môi trường và điều chỉnh lưu lượng vật chất vào và ra khỏi tế bào. \ _/ MỘT CẤU TRÚC TẾ BÀO ĐỘNG VẬT.


AN ANIMAL CELL
Mitochondria are the cell's power plants.
0.8 µm
A cytoskeleton composed of microtubules, intermediate filaments, and microfilaments supports the cell and is involved in cell and organelle shape and movement.
25 nm
Nucleolus
The nucleus is the site of most cellular DNA, which, with associated proteins, comprises chromatin.
1.5 µm
Mitochondrion
Cytoskeleton
Nucleolus
Nucleus
Rough endoplasmic reticulum
Free ribosomes
Peroxisome
Centrioles
Ribosomes (bound to RER)
Smooth
Ribosomes



5.7 Eukaryotic Cells In electron micrographs many plant cell organelles are nearly identical in form to those observed in animal cells. Cel-

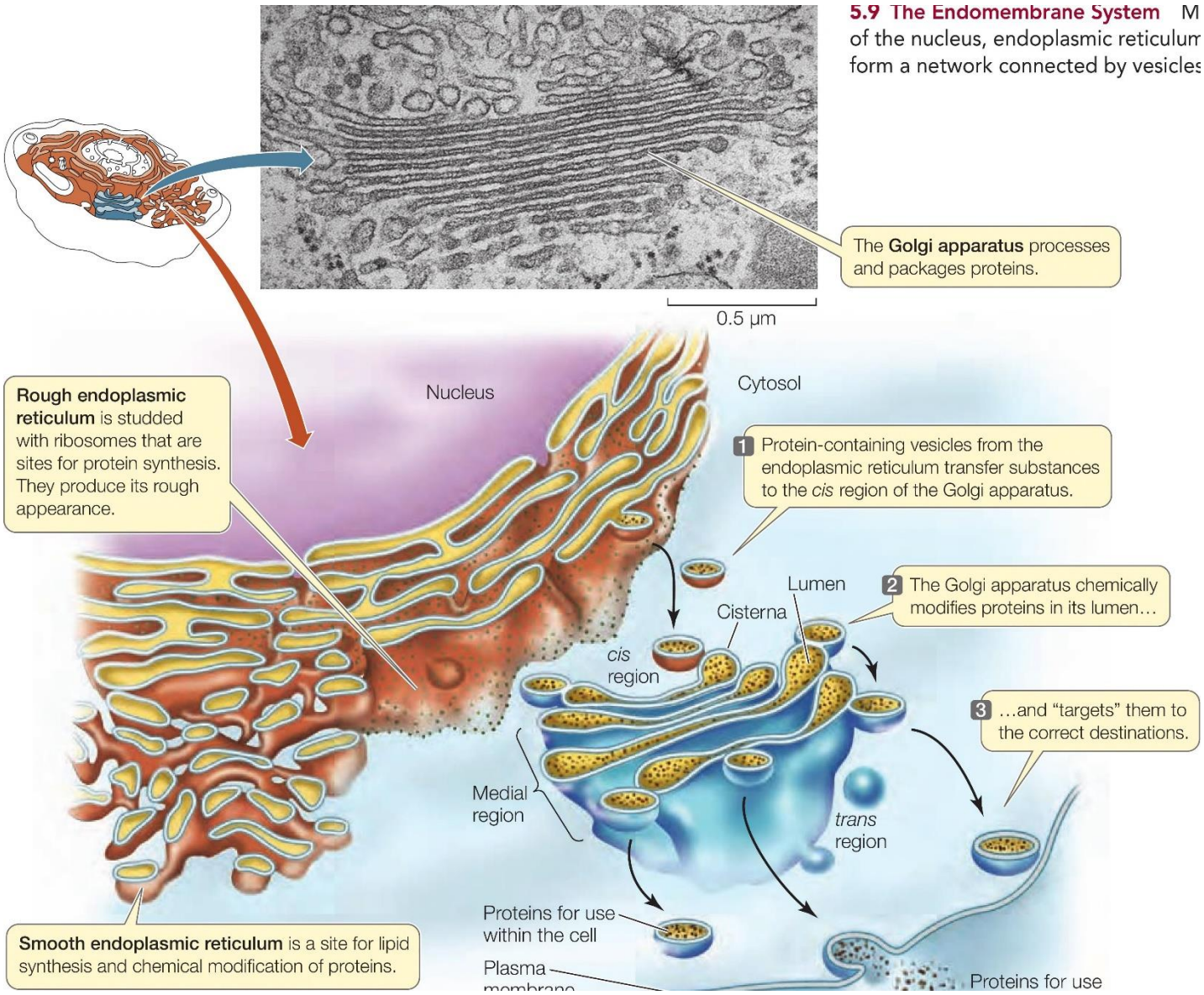
5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 87 Peroxisome Lưới nội chất thô 0,5 chiều r=lrt|Â¥| Đi tới Media Clip 5.1 Đời sống nội tâm của tế bào SJHff Lifel 0e.com/mc5. 1 Mạng lưới nội chất trơn r a Carbohydrate và các phân tử khác được chuyển hóa trong mạng lưới nội chất trơn. v _ ! _ J Thành tế bào nâng đỡ tế bào thực vật. Màng huyết tương Lục lạp I Lục lạp thu năng lượng của ánh sáng mặt trời để sản xuất đường. Bộ máy Golgi Mitochondrion (Không bào thành tế bào t Ribosome tự do Nucleolus Nucleus 0,75 chiều Bộ máy Golgi xử lý và đóng gói protein. Ribosome sản xuất protein. 25 nm (; % Peroxisome phân hủy peroxit độc hại. MỘT TẾ BÀO THỰC VẬT



88 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của hạt nhân sự sống Chất nhiễm sắc dày đặc (màu tối) gần lớp vỏ hạt nhân được gắn vào lớp màng nhân. V _ f ! Chất nhiễm sắc khuếch tán (ánh sáng) nằm trong nhân tế bào. 5.8 Hạt nhân, Nhiễm sắc thể và Nhiễm sắc thể (A) Nhiễm sắc thể bao gồm DNA nhân và các protein liên kết với nó. Khi tế bào không phân chia, chất nhiễm sắc sẽ được phân tán khắp nhân. Hình ảnh hai chiều này được tạo ra bằng kính hiển vi điện tử truyền qua. (B) Chất nhiễm sắc trong quá trình phân chia tế bào trở nên cô đặc cao độ để có thể nhìn thấy từng nhiễm sắc thể riêng lẻ. Hình ảnh ba chiều của nhiễm sắc thể metaphase cô lập này được tạo ra bằng kính hiển vi điện tử quét. 1 Mm i.4pm liên tục với màng của một cơ quan khác, mạng lưới nội chất, mà chúng ta sẽ thảo luận tiếp theo. Hệ thống nội màng là một nhóm các bào quan có liên quan với nhau. Các lỗ chân lông điều chỉnh lưu lượng giữa hai ngăn tế bào này bằng cách cho phép một số phân tử đi vào hoặc thoát ra khỏi nhân và chặn những phân tử khác. Điều này cho phép hạt nhân điều chỉnh các chức năng xử lý thông tin của nó. Tại lỗ nhân, các chất nhỏ, bao gồm các ion và các phân tử khác có trọng lượng phân tử nhỏ hơn 10.000, tự do khuếch tán qua lỗ. Các phân tử lớn hơn, chẳng hạn như nhiều protein được tạo ra trong tế bào chất và được nhập vào nhân, không thể vượt qua nếu không có một chuỗi axit amin ngắn cụ thể là một phần của protein. Trình tự này hoạt động như một tín hiệu xác định protein được nhập vào. Chúng ta sẽ mô tả trình tự này và bằng chứng về vai trò của nó trong Chương 14 (xem Hình 14.19). Đối với một protein hạt nhân điển hình, tốc độ nhập vào nhân là khoảng 100 phân tử mỗi phút. Bên trong nhân, DNA được kết hợp với protein để tạo thành phức hợp dạng sợi gọi là chất nhiễm sắc. Chất nhiễm sắc xảy ra ở dạng sợi cực dài và mỏng gọi là nhiễm sắc thể. Các sinh vật nhân chuẩn khác nhau có số lượng nhiễm sắc thể khác nhau (từ hai trong một loại kiến Úc đến hàng trăm ở một số loài thực vật). Trước khi phân chia tế bào, chất nhiễm sắc trở nên nén chặt và cô đặc để các nhiễm sắc thể riêng lẻ có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi ánh sáng. Điều này tạo điều kiện thuận lợi cho việc phân phối DNA trong quá trình phân chia tế bào (Hình 5.8B). Ở ngoại vi bên trong nhân, chất nhiễm sắc được gắn vào một mạng lưới protein, được gọi là lamina nhân, được hình thành bằng cách trùng hợp các protein gọi là lamins thành các cấu trúc mỏng dài gọi là sợi trung gian. Phiến hạt nhân duy trì hình dạng của hạt nhân bằng cách gắn nó vào cả chất nhiễm sắc và vỏ hạt nhân. Ở bên ngoài nhân, màng ngoài của vỏ nhân gấp nếp vào tế bào chất và phần lớn thể tích của một số tế bào nhân chuẩn được chiếm giữ bởi hệ thống nội màng rộng lớn.Đây là một hệ thống liên kết các ngăn có

màng bao bọc, đôi khi được dẹt thành tấm và đôi khi có những hình dạng đặc trưng khác (xem Hình 5.7). Hệ thống nội màng bao gồm màng sinh chất, vỏ nhân, mạng lưới nội chất, bộ máy Golgi và lysosome, có nguồn gốc từ Golgi. Những giọt nhỏ có màng bao quanh gọi là chất vận chuyển túi giữa các thành phần khác nhau của hệ thống nội màng (Hình 5.9). Trong các bản vẽ và hình ảnh kính hiển vi điện tử, hệ thống này xuất hiện tĩnh tại, cố định trong không gian và thời gian. Nhưng những mô tả này chỉ là những bức ảnh chụp nhanh; trong tế bào sống, các màng và vật chất chứa trong chúng luôn chuyển động. Các thành phần màng đã được quan sát thấy chuyển từ cơ quan này sang cơ quan khác trong hệ thống nội màng. Vì vậy tất cả các màng này phải có liên quan về mặt chức năng. Lưới nội chất Ảnh chụp vi mô điện tử của tế bào nhân chuẩn cho thấy mạng lưới các màng liên kết với nhau phân nhánh khắp tế bào chất, tạo thành các ống và túi dẹt. Những màng này được gọi chung là lưới nội chất, hay ER. Khoang bên trong của ER, được gọi là lumen, tách biệt và khác biệt với tế bào chất xung quanh (xem Hình 5.9). ER có thể bao bọc tới 10% thể tích bên trong của tế bào và các nếp gấp của nó tạo ra diện tích bề mặt lớn hơn nhiều lần so với diện tích bề mặt của màng plasma. Có hai loại mạng lưới nội chất, được gọi là thô và mịn. Mạng lưới nội chất thô (RER) được gọi là "Tough" do có nhiều ribosome bám vào bề mặt ngoài của màng nên có cảm giác "thô ráp". vẻ bề ngoàiCó hai loại mạng lưới nội chất, được gọi là thô và mịn. Mạng lưới nội chất thô (RER) được gọi là "Tough" do có nhiều ribosome bám vào bề mặt ngoài của màng nên có cảm giác "thô ráp". vẻ bề ngoàiCó hai loại mạng lưới nội chất, được gọi là thô và mịn. Mạng lưới nội chất thô (RER) được gọi là "Tough" do có nhiều ribosome bám vào bề mặt ngoài của màng nên có cảm giác "thô ráp". vẻ bề ngoài

5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 89 5.9 Hệ thống nội màng Các màng của nhân, lưới nội chất và Golgi tạo thành một mạng lưới được nối với nhau bằng các túi. Mạng lưới nội chất trơn là nơi tổng hợp lipid và biến đổi hóa học của protein. Protein sử dụng _ . trong màng tế bào Plasma - . Protein sử dụng bên ngoài tế bào Bên ngoài tế bào trong kính hiển vi điện tử (xem Hình 5.7). Các ribosome liên kết tham gia tích cực vào quá trình tổng hợp protein, nhưng đó không phải là toàn bộ câu chuyện: RER nhận vào lòng của nó một số protein mới được tổng hợp (bao gồm các protein được xuất khẩu và các protein dành cho lysosome và màng sinh chất), tách chúng ra khỏi tế bào chất. RER cũng tham gia vận chuyển các protein này đến các vị trí khác trong tế bào. â€¢ Khi ở bên trong RER, các protein có thể được biến đổi về mặt hóa học để thay đổi chức năng của chúng và thành 'Gắn thẻ" chúng để chuyển đến các điểm đến di động cụ thể. • Protein được vận chuyển đến các điểm đến ở nơi khác trong tế bào được bao bọc trong các túi tách ra khỏi RER. â€¢ Hầu hết các protein gắn màng đều được tạo ra trong RER. Một protein đi vào lòng RER thông qua lỗ chân lông khi nó được tổng hợp. Giống như protein đi qua lỗ nhân, điều này được thực hiện thông qua một chuỗi axit amin trên protein, hoạt động như một tín hiệu định vị RER ("địa chỉ"; xem Phần 14.6). Khi ở trong lòng RER, các protein trải qua một số thay đổi, bao gồm sự hình thành các cầu nối disulfide và gấp nếp thành cấu trúc bậc ba của chúng (xem Hình 3.7). Một số protein được liên kết cộng hóa trị với các nhóm carbohydrate trong RER, do đó trở thành glycoprotein. Trong trường hợp protein hướng đến lysosome, các nhóm carbohydrate là một phần của quá trình "định vị"; hệ thống đảm bảo rằng các protein phù hợp sẽ được chuyển đến các bào quan đó. Hệ thống địa chỉ này rất quan trọng vì các enzyme trong lysosome là một trong những enzyme có sức tàn phá mạnh nhất mà tế bào tạo ra. Nếu chúng không được xử lý và ngăn chặn đúng cách, chúng có thể phá hủy tế bào. Mạng lưới nội chất trơn (SER) thiếu ribosome và có dạng ống hơn (và ít giống túi dẹt) hơn RER, nhưng nó



90 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống thể hiện tính liên tục với các phần của RER (xem Hình 5.9). Một số protein nhất định được tổng hợp trong RER được biến đổi về mặt hóa học trong lòng của SER. SER có bốn vai trò quan trọng khác: â€¢ Nó chịu trách nhiệm biến đổi hóa học các phân tử nhỏ được tế bào hấp thụ và có thể gây độc cho tế bào. Những sửa đổi này làm cho các phân tử mục tiêu trở nên phân cực hơn, do đó chúng hòa tan trong nước hơn và dễ dàng loại bỏ. â€¢ Đây là nơi diễn ra quá trình phân hủy glycogen trong tế bào động vật. Chúng ta sẽ thảo luận về quá trình quan trọng này ở Chương 9. "Đây là nơi tổng hợp lipid và steroid. "Nó lưu trữ các ion canxi, khi được giải phóng sẽ kích hoạt một số phản ứng của tế bào, chẳng hạn như co cơ. Các tế bào tổng hợp nhiều protein để xuất khẩu thường chứa RER. Ví dụ bao gồm các tế bào tuyến tiết ra enzyme tiêu hóa và tế bào bạch cầu tiết ra kháng thể. Ngược lại, các tế bào thực hiện tổng hợp protein ít hơn (như tế bào lưu trữ) chứa ít RER hơn. Tế bào gan, nơi biến đổi các phân tử (bao gồm cả độc tố) xâm nhập vào cơ thể từ hệ thống tiêu hóa, có SER dồi dào. Đây chỉ là một ví dụ về nhiều cách biệt hóa của từng tế bào để thực hiện các chức năng cụ thể trong cơ thể đa bào (như Don trong câu chuyện mở đầu của chúng ta). BỘ MÁY GOLGI Bộ máy Golgi (hay phức hợp Golgi), thường được gọi đơn thuần là Golgi, là một phần khác của hệ thống nội màng đa dạng, năng động và mở rộng (xem Hình 5.9). Cấu trúc này được đặt theo tên của người phát hiện ra nó, Camillo Golgi. Bề ngoài của nó thay đổi tùy theo loài, nhưng nó hầu như luôn bao gồm hai thành phần: túi màng dẹt gọi là bể chứa nước (bể chứa nước số ít) xếp chồng lên nhau như đĩa và các túi nhỏ có màng bao bọc. Toàn bộ bộ máy dài khoảng 1 giờ chiều. \u\ k0 Đi tới Hướng dẫn hoạt

hình 5.2 Bộ máy Golgi Life10e.com/at5. 2 Golgi có một số vai trò: • Nó nhận các túi chứa protein từ RER. “Nó sửa đổi, cô đặc, đóng gói và phân loại protein trước khi chúng được gửi đến các điểm đến là tế bào hoặc ngoại bào. â€¢ Nó bổ sung carbohydrate vào protein và điều chỉnh các carbohydrate khác được gắn vào protein trong RER. â € ¢ Đó là nơi tổng hợp một số polysacarit cho thành tế bào thực vật. Các bể chứa của bộ máy Golgi có ba vùng chức năng riêng biệt: vùng cis nằm gần nhân nhất hoặc một mảng RER, vùng trans nằm gần màng tế bào nhất và vùng trung gian nằm ở giữa (xem Hình 5.9). (Các thuật ngữ cis, trans và medial bắt nguồn từ các từ tiếng Latin có nghĩa tương ứng là "ở cùng một phía", "ở phía đối diện" và "ở giữa".) Ba phần này của Bộ máy Golgi chứa các enzyme khác nhau và thực hiện các chức năng khác nhau. Các túi chứa protein từ cầu chì RER với màng cis của bộ máy Golgi,giải phóng hàng hóa của nó vào lòng của bể chứa Golgi. Các túi khác có thể di chuyển giữa các bể chứa, vận chuyển protein và dường như một số protein di chuyển từ bể này sang bể khác thông qua các kênh nhỏ. Các mụn nước mọc ra từ vùng xuyên sẽ mang chất chứa bên trong ra khỏi bộ máy Golgi. Những túi này đi đến màng sinh chất hoặc đến một cơ quan khác trong hệ thống màng nội bào gọi là lysosome. LYSOsomeS Các lysosome chính có nguồn gốc từ bộ máy Golgi. Chúng chứa các enzyme tiêu hóa và là nơi các đại phân tử - protein, polysaccharides, axit nucleic và lipid - bị thủy phân thành các đơn phân của chúng (xem Hình 3.4). Ri — R2 (các đơn phân liên kết) + H20 — Â» Rx — OH + R2 — H Lysosome có đường kính khoảng 1 micromet; chúng được bao quanh bởi một lớp màng duy nhất và có lớp bên trong không có gì đặc biệt, bị ố màu dày đặc (Hình 5.1 0). Có thể có hàng chục lysosome trong một tế bào, tùy thuộc vào nhu cầu của nó. Lysosome là nơi phân hủy thức ăn, các tế bào khác hoặc các vật thể lạ được tế bào hấp thụ. Những chất này xâm nhập vào tế bào bằng một quá trình gọi là thực bào (phago, "ăn"; tế bào, "tế bào"). Trong quá trình này, một túi hình thành trong màng sinh chất, sau đó đào sâu và bao bọc vật chất từ bên ngoài tế bào. Túi này trở thành một túi nhỏ gọi là phagosome, chứa thức ăn hoặc vật chất khác, thoát ra khỏi màng sinh chất để di chuyển vào tế bào chất. Phagosome kết hợp với lysosome sơ cấp để tạo thành lysosome thứ cấp, trong đó quá trình tiêu hóa diễn ra. Tác dụng của phản ứng tổng hợp này giống như thả những con cáo đói vào chuồng gà: các enzym trong lysosome thứ cấp nhanh chóng thủy phân các mảnh thức ăn. Những phản ứng này được tăng cường nhờ tính axit nhẹ bên trong lysosome, nơi độ pH thấp hơn so với tế bào chất xung quanh. Các sản phẩm tiêu hóa đi qua màng lysosome, cung cấp năng lượng và nguyên liệu thô cho các quá trình tế bào khác. Cái "đã qua sử dụng" Lysosome thứ cấp, hiện chứa các hạt không tiêu hóa, sau đó di chuyển đến màng sinh chất, kết hợp với nó và giải phóng những chất không tiêu hóa ra môi trường. Thực bào (xem Phần 42.1) là các tế bào chuyên biệt có vai trò thiết yếu trong việc hấp thụ và phân hủy vật liệu; chúng được tìm thấy ở hầu hết các loài động vật và nhiều sinh vật nguyên sinh. Bạn sẽ gặp lại chúng và các hoạt động của chúng ở nhiều chỗ trong cuốn sách này, nhưng ở đây chỉ cần một ví dụ là đủ: trong gan và lá lách của con người, các thực bào tiêu hóa khoảng 10 tỷ tế bào máu già đi hoặc bị hư hỏng mỗi ngày! Các sản phẩm tiêu hóa sau đó được sử dụng để tạo ra các tế bào mới để thay thế những tế bào đã được tiêu hóa. Lysosome hoạt động ngay cả trong các tế bào không thực hiện quá trình thực bào. Tế bào là hệ thống động; một số thành phần tế bào liên tục bị phá vỡ và được thay thế bằng những thành phần mới. Sự phá hủy theo chương trình của các thành phần tế bào được gọi là quá trình tự thực bào, và lysosome là nơi tế bào phá vỡ cấu trúc của nó.và lysosome là nơi tế bào phân hủy nó

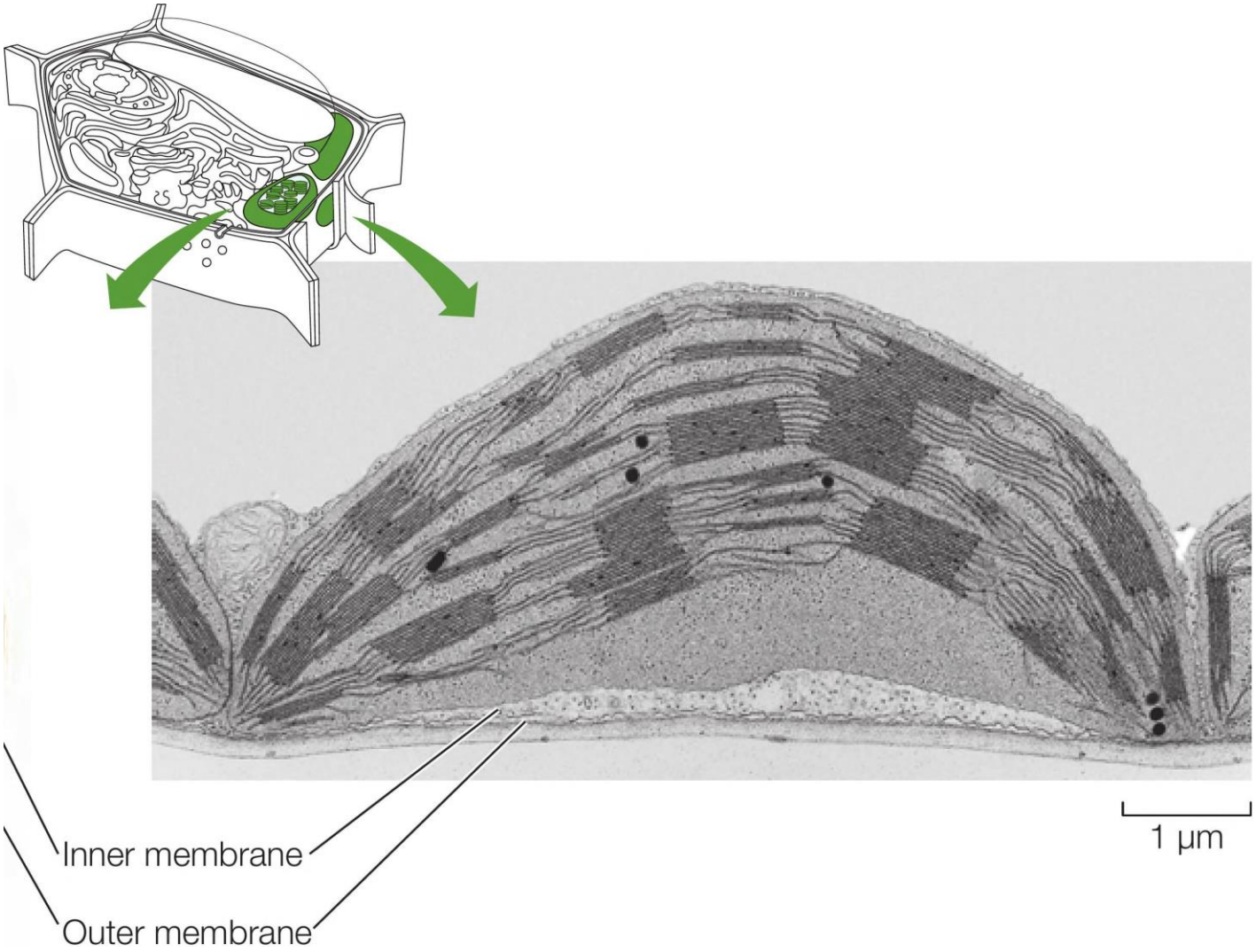
5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 91 Bên trong tế bào Lysosome chính được tạo ra bởi Golgi. Lysosome sơ cấp I Lysosome kết hợp với phagosome. J 3 Các hạt thức ăn được thực bào hấp thụ. 0 Các phân tử nhỏ được tạo ra trong quá trình tiêu hóa sẽ khuếch tán vào tế bào chất. Huyết tương* Màng Bên ngoài tế bào Lysosome thứ cấp Các hạt thức ăn được thực hiện bởi quá trình thực bào Lysosome sơ cấp 1 giờ chiều 5.10 Lysosome Phân lập Enzyme tiêu hóa từ tế bào chất Lysosome là nơi thủy phân vật chất được đưa vào tế bào bằng quá trình thực bào. Chuyển đến Hoạt động 5.3 Tiêu hóa lysosomal Life10e.com/ac5. 3 tài liệu riêng. Với tín hiệu thích hợp, lysosome có thể nhấn chìm toàn bộ bào quan, thủy phân các thành phần của chúng. Bệnh tự thực quan trọng như thế nào? Toàn bộ nhóm bệnh ở người được gọi là bệnh lưu trữ lysosome là do lysosome không thể tiêu hóa các thành phần tế bào cụ thể; những căn bệnh này luôn rất có hại hoặc gây tử vong. Một ví dụ là bệnh Tay-Sachs, trong đó một loại lipid đặc biệt gọi là ganglioside không bị phân hủy trong lysosome mà thay vào đó tích tụ trong tế bào não. Ở dạng phổ biến nhất của bệnh này, trẻ bắt đầu biểu hiện các triệu chứng thần kinh và bị mù, điếc và không thể nuốt sau sáu tháng tuổi. Cái chết xảy ra trước 4

tuổi. Tế bào thực vật dường như không chứa lysosome, nhưng không bào của tế bào thực vật (mà chúng tôi sẽ mô tả dưới đây) có thể hoạt động với công suất tương đương vì nó, giống như lysosome, chứa nhiều enzym tiêu hóa. Một số bào quan biến đổi năng lượng Một tế bào cần năng lượng để tạo ra các phân tử cần thiết cho các hoạt động như tăng trưởng, sinh sản, phản ứng và vận động. Năng lượng được thu hoạch từ các phân tử nhiên liệu trong ty thể (có trong tất cả các tế bào nhân chuẩn) và từ ánh sáng mặt trời trong lục lạp của tế bào thực vật. Ngược lại, sự biến đổi năng lượng ở tế bào nhân sơ có liên quan đến các enzyme gắn trên bề mặt bên trong của màng sinh chất hoặc với phần mở rộng của màng sinh chất nhô vào tế bào chất. MITOCHONDRIA Ở tế bào nhân chuẩn, sự phân hủy các phân tử nhiên liệu như glucose bắt đầu trong bào tương. Các phân tử do sự thoái hóa một phần này đi vào ty thể (ty thể số ít), có chức năng chính là thu năng lượng hóa học của các phân tử nhiên liệu đó ở dạng mà tế bào có thể sử dụng, cụ thể là phân tử giàu năng lượng ATP (adenosine triphosphate) (xem Phần 8.2). Việc sản xuất ATP trong ty thể, sử dụng các phân tử nhiên liệu và oxy phân tử (02), được gọi là hô hấp tế bào. Ty thể điển hình có đường kính nhỏ hơn 1,5 chiều và dài từ 2-8 chiều - bằng kích thước của nhiều loại vi khuẩn. Chúng có thể phân chia độc lập với nhân trung tâm. Số lượng ty thể trên mỗi tế bào dao động từ một cơ quan khổng lồ ở một số sinh vật nguyên sinh đơn bào đến vài trăm nghìn ở tế bào trứng lớn. Một tế bào gan trung bình của con người chứa hơn 1.000 ty thể.Các tế bào hoạt động tích cực trong chuyển động và tăng trưởng đòi hỏi nhiều năng lượng hóa học nhất và chúng có xu hướng có nhiều ty thể nhất trên một đơn vị thể tích. Ty thể có hai màng. Màng ngoài nhẵn và có tính bảo vệ, đồng thời nó có ít khả năng cản trở sự di chuyển của các chất vào và ra khỏi cơ quan. Ngay bên trong màng ngoài là màng trong, gấp vào trong nhiều chỗ nên có diện tích bề mặt lớn.

92 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống 0,6 |jm Ma trận Cristae Bên trong Màng ngoài Màng không gian giữa các màng Các cristae chứa các phân tử quan trọng để tạo ra ATP từ các phân tử nhiên liệu. Màng bên trong là rào cản chính giữa tế bào chất và các enzyme của ty thể, v _ _ _ y Chất nền chứa ribosome, DNA và một số enzyme được sử dụng để chuyển đổi năng lượng. 5.11 Mitochondrion chuyển đổi năng lượng từ các phân tử nhiên liệu thành ATP Ảnh hiển vi điện tử là một lát cắt hai chiều thông qua một cơ quan ba chiều. Như hình vẽ nhấn mạnh, các cristae là phần mở rộng của màng ty thể bên trong. lớn hơn màng ngoài (Hình 5.11). Các nếp gấp có xu hướng khá đều đặn, tạo ra các cấu trúc giống như kệ gọi là cristae. Màng bên trong kiểm soát nhiều hơn những gì đi vào và rời khỏi không gian mà nó bao quanh so với màng ngoài. Nằm trong màng ty thể bên trong là nhiều phức hợp protein lớn tham gia vào quá trình hô hấp tế bào. Không gian được bao bọc bởi màng bên trong được gọi là ma trận ty thể. Ngoài nhiều enzyme, chất nền còn chứa ribosome và DNA được sử dụng để tạo ra một số protein cần thiết cho quá trình hô hấp tế bào. Như chúng ta sẽ thảo luận sau trong chương này, có khả năng DNA này là tàn dư của một nhiễm sắc thể hoàn chỉnh, lớn hơn từ một sinh vật nhân sơ có thể là tổ tiên của ty thể. Trong Chương 9 chúng ta sẽ thảo luận về cách các phần khác nhau của ty thể phối hợp với nhau trong quá trình hô hấp tế bào. NHỰA Một loại bào quan - lạp thể - chỉ hiện diện trong tế bào thực vật và một số sinh vật nguyên sinh nhất định. Giống như ty thể, lục lạp có thể phân chia một cách tự chủ và có thể tiến hóa từ các sinh vật nhân sơ độc lập. Có nhiều loại plastid với những chức năng khác nhau. Lục lạp chứa sắc tố diệp lục màu xanh lá cây và là nơi diễn ra quá trình quang hợp (Hình 5.12). Trong quá trình quang hợp, năng lượng ánh sáng được chuyển thành năng lượng hóa học của liên kết giữa các nguyên tử. Các phân tử được hình thành trong quá trình quang hợp cung cấp thức ăn cho sinh vật quang hợp và cho các sinh vật khác ăn nó. Trực tiếp hay gián tiếp, quang hợp là nguồn năng lượng cho hầu hết thế giới sống. Giống như ty thể, lục lạp được bao quanh bởi hai màng. Ngoài ra, còn có một loạt các màng bên trong có cấu trúc và cách sắp xếp khác nhau tùy theo nhóm sinh vật quang hợp này với nhóm sinh vật quang hợp khác. Ở đây chúng tôi tập trung vào lục lạp của thực vật có hoa. Các màng bên trong của lục lạp trông giống như những chồng bánh mì pita phẳng, rỗng. Mỗi ngăn xếp được gọi là granum (số nhiều grana) và các ngăn giống như bánh mì pita được gọi là thylakoid (xem Hình 5.12). Lipid thylakoid rất đặc biệt: chỉ 10% là phospholipid, trong khi phần còn lại là diglyceride và sulfolipid được thay thế bằng galactose. Do có rất nhiều lục lạp nên đây là loại lipid có nhiều nhất trong sinh quyển.Ngoài lipid và protein, màng của thylakoid còn chứa chất diệp lục và các sắc tố khác thu năng lượng ánh sáng để quang hợp (chúng ta sẽ xem chúng thực hiện điều này như thế nào trong Phần 10.2). Thylakoid của một hạt này có thể được kết nối với thylakoid của hạt khác, làm cho phần bên trong lục lạp trở thành một mạng lưới màng phát triển cao, giống

như ER. Chất lỏng trong đó grana lơ lửng được gọi là chất nền. Giống như ma trận ty thể, chất nền lục lạp chứa ribosome và DNA, được sử dụng để tổng hợp một số, nhưng không phải tất cả, các protein tạo nên lục lạp. Các loại lạp thể khác, chẳng hạn như sắc lạp và bạch cầu, có các chức năng khác với lục lạp. Sắc lạp tạo ra và lưu trữ các sắc tố màu đỏ, vàng và cam, đặc biệt là ở hoa và quả.

5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 93 Stroma tế bào chất: peroxisomes, glyoxysomes và không bào, bao gồm cả không bào co bóp. ATP được sử dụng để chuyển đổi C02 thành glucose ở chất nền, khu vực bên ngoài màng thylakoid. Thylakoid Màng trong Mem ngoài Màng thylakoid là nơi năng lượng ánh sáng được thu nhận bởi sắc tố xanh diệp lục và chuyển đổi thành ATP và NADPH. 5.12 Lục lạp cung cấp thức ăn cho thế giới Ảnh chụp vi mô điện tử cho thấy lục lạp từ một lá ngô. Lục lạp có kích thước lớn so với ty thể và chứa mạng lưới màng thylakoid rộng lớn. Những màng này chứa chất diệp lục sắc tố màu xanh lá cây và là nơi năng lượng ánh sáng được chuyển đổi thành năng lượng hóa học để tổng hợp carbohydrate từ C02 và H20. 0h25 chiều Bạch lạp là bào quan dự trữ không chứa sắc tố. Amyloplast là một loại bạch cầu có chức năng lưu trữ tinh bột. Leucoplast Các hạt tinh bột Có một số bào quan có màng bọc khác. Có một số bào quan khác có màng ranh giới ngăn cách các phản ứng hóa học chuyên biệt và hàm lượng của chúng với m Peroxisomes là các bào quan tích lũy; peroxit độc hại muộn, chẳng hạn như hydro peroxide (H202), xuất hiện dưới dạng sản phẩm phụ của một số phản ứng sinh hóa. Những peroxit này được phân hủy một cách an toàn bên trong peroxisome mà không trộn lẫn với các phần khác của tế bào. RH2 + 02 -> R + H202 (phản ứng tế bào) 2 H202 –> 2 H20 + 02 (bên trong peroxisome) m I Peroxisome là bào quan nhỏ, khoảng 0,2-1. Đường kính 7 micromet. Chúng có một màng đơn và bên trong dạng hạt chứa các enzym chuyên biệt. Peroxisome được tìm thấy ở ít nhất một số tế bào của hầu hết các loài sinh vật nhân chuẩn. Cũng như lysosome, có những bệnh di truyền hiếm gặp ở người liên quan đến peroxisome. Trong hội chứng Zellweger có khiếm khuyết trong quá trình lắp ráp peroxisome và trẻ sơ sinh bị ảnh hưởng được sinh ra không có peroxisome. Như bạn có thể tưởng tượng, hậu quả của việc này là sự tích tụ peroxit độc hại và trẻ sơ sinh hiếm khi sống quá một tuổi. Glyoxysome tương tự như peroxisome và chỉ được tìm thấy ở thực vật. Chúng có nhiều nhất ở thực vật non và là nơi dự trữ lipid được chuyển hóa thành carbohydrate để vận chuyển đến các tế bào đang phát triển.

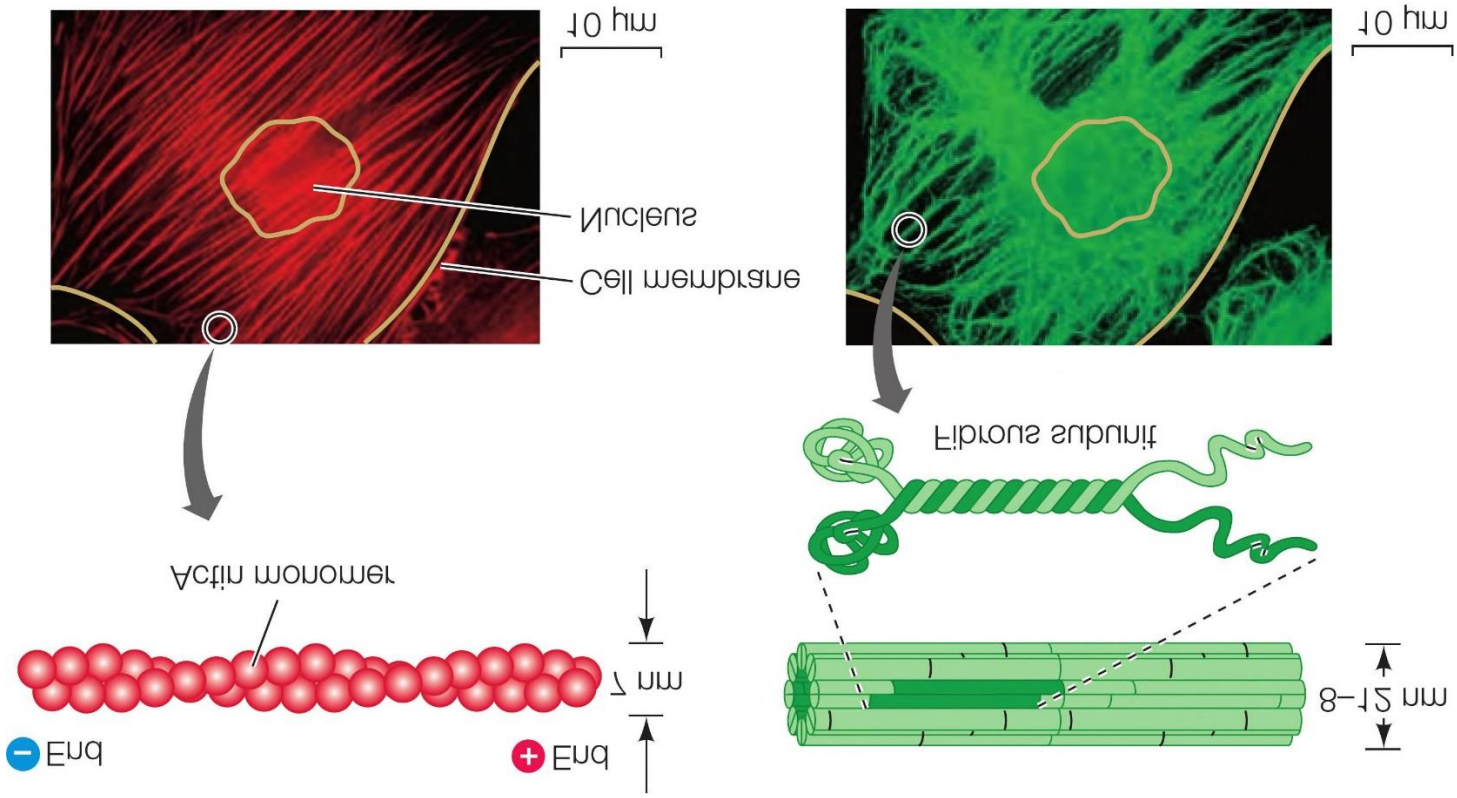


94 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống 4 |jm 5.13 Không bào trong tế bào thực vật thường lớn Không bào trung tâm lớn trong tế bào này là điển hình của tế bào thực vật trưởng thành. Không bào xuất hiện ở nhiều tế bào nhân chuẩn nhưng đặc biệt là ở tế bào thực vật, nấm và sinh vật nguyên sinh. Không bào thực vật (Hình 5.1 3) có một số chức năng: • Lưu trữ: Tế bào thực vật tạo ra một số sản phẩm phụ và chất thải độc hại, nhiều chất trong số đó được lưu trữ đơn giản trong không bào. Bởi vì chúng độc hại hoặc khó chịu, những vật liệu được lưu trữ này ngăn cản một số động vật ăn thực vật và do đó có thể góp phần bảo vệ và sinh tồn của thực vật. • Cấu trúc: Ở nhiều tế bào thực vật, không bào chiếm hơn 90% thể tích tế bào và phát triển khi tế bào phát triển. Sự hiện diện của các chất hòa tan trong không bào làm cho nước từ tế bào chất xâm nhập vào nó, làm cho không bào phồng lên như một quả bóng. Tế bào thực vật trưởng thành không phồng lên khi không bào chứa đầy nước vì nó có thành tế bào cứng. Thay vào đó, nó cứng lại do sự gia tăng áp lực nước (gọi là turgor), và điều này hỗ trợ cây trồng (xem Hình 6.9). Sinh sản : Không bào chứa một số sắc tố (đặc biệt là sắc tố xanh và hồng) trong cánh hoa và quả của thực vật có hoa. Những sắc tố này - anthocyanin - là tín hiệu thị giác, giúp thu hút động vật hỗ trợ thụ phấn hoặc phát tán hạt. Tiêu hóa: Ở một số thực vật, không bào trong hạt chứa các enzym thủy phân protein dự trữ thành các đơn phân. Trong quá trình nảy mầm của hạt, các monome được cây con đang phát triển sử dụng làm thức ăn. Không bào hợp đồng được tìm thấy ở nhiều sinh vật nguyên sinh nước ngọt. Chức năng của chúng là loại bỏ lượng nước dư thừa tràn vào tế bào do mất cân bằng nồng độ chất tan giữa bên trong tế bào và môi trường nước ngọt. Không bào co bóp mở rộng khi nước xâm nhập, sau đó co lại đột ngột, đẩy nước ra khỏi tế bào thông qua cấu trúc lỗ đặc biệt. Cho đến nay chúng ta đã thảo luận về nhiều bào quan có màng bao bọc. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một nhóm cấu trúc tế bào chất không có màng. Bộ khung tế bào rất quan trọng trong cấu trúc và sự chuyển động của tế bào Từ những

quan sát sớm nhất, kính hiển vi ánh sáng đã tiết lộ hình dạng tế bào đặc biệt đôi khi thay đổi và chuyển động nhanh chóng trong tế bào. Với sự ra đời của kính hiển vi điện tử, một thế giới mới của cấu trúc tế bào đã được tiết lộ, bao gồm cả mạng lưới các sợi bên trong tế bào. Thử nghiệm cho thấy rằng mạng lưới này - được gọi là bộ xương tế bào - đảm nhận một số vai trò quan trọng: - Nó hỗ trợ tế bào và duy trì hình dạng của nó. â€¢ Nó giữ các bào quan của tế bào và các hạt khác ở đúng vị trí trong tế bào. â € ¢ Nó di chuyển các bào quan và các hạt khác xung quanh trong tế bào. ™ Nó liên quan đến các chuyển động của tế bào chất, được gọi là dòng tế bào chất. – Nó tương tác với các cấu trúc ngoại bào, giúp cố định tế bào vào đúng vị trí. Có ba thành phần của bộ khung tế bào nhân chuẩn: các vi sợi (đường kính nhỏ nhất),sợi trung gian và vi ống (đường kính lớn nhất). Những sợi này có chức năng rất khác nhau. CÁC VI SỢN Các vi sợi có thể tồn tại dưới dạng sợi đơn, dạng bó hoặc dạng mạng. Chúng có đường kính khoảng 7 nanomet và dài tới vài micromet. Các vi sợi có hai vai trò chính: • Chúng giúp toàn bộ tế bào hoặc các bộ phận của tế bào di chuyển. â€¢ Chúng xác định và ổn định hình dạng tế bào. Các vi sợi được tập hợp từ các monome của Actin, một loại protein tồn tại ở nhiều dạng và có nhiều chức năng, đặc biệt là ở động vật. Actin được tìm thấy trong các vi sợi (còn được gọi là sợi Actin) có các đầu riêng biệt, được gọi là "cộng"; và "trừ." Những đầu này cho phép các monome Actin tương tác với nhau để tạo thành chuỗi xoắn ốc dài, kép (Hình 5.1 4A). Trong tế bào, quá trình trùng hợp Actin thành các vi sợi có thể đảo ngược và các vi sợi có thể biến mất khỏi tế bào bằng cách phân hủy thành các monome của Actin tự do. Các protein liên kết Actin đặc biệt làm trung gian cho các quá trình này. Trong tế bào cơ của động vật, các sợi Actin được liên kết với một loại protein khác, "protein vận động". myosin và sự tương tác của hai protein này tạo ra sự co cơ (được mô tả trong Phần 48.1). Ở các tế bào không phải cơ, các sợi Actin có liên quan đến những thay đổi cục bộ về hình dạng tế bào. Ví dụ, các vi chất tham gia vào chuyển động chảy của tế bào chất được gọi là dòng tế bào chất, chuyển động của amip và trong quá trình "véo" sự co bóp phân chia một tế bào động vật thành hai tế bào con. Các vi sợi cũng tham gia vào việc hình thành các phần mở rộng của tế bào gọi là chân giả (pseudo , "false"; podia, "chân") giúp một số tế bào có thể di chuyển (Hình 5.1 5). Như bạn sẽ thấy ở Chương 42, các tế bào của hệ thống miễn dịch phải di chuyển về phía các tế bào khác trong quá trình phản ứng miễn dịch.các sợi Actin được liên kết với một loại protein khác, "protein vận động". myosin và sự tương tác của hai protein này tạo ra sự co cơ (được mô tả trong Phần 48.1). Ở các tế bào không phải cơ, các sợi Actin có liên quan đến những thay đổi cục bộ về hình dạng tế bào. Ví dụ, các vi chất tham gia vào chuyển động chảy của tế bào chất được gọi là dòng tế bào chất, chuyển động của amip và trong quá trình "véo" sự co bóp phân chia một tế bào động vật thành hai tế bào con. Các vi sợi cũng tham gia vào việc hình thành các phần mở rộng của tế bào gọi là chân giả (pseudo , "false"; podia, "chân") giúp một số tế bào có thể di chuyển (Hình 5.1 5). Như bạn sẽ thấy ở Chương 42, các tế bào của hệ thống miễn dịch phải di chuyển về phía các tế bào khác trong quá trình phản ứng miễn dịch.các sợi Actin được liên kết với một loại protein khác, "protein vận động". myosin và sự tương tác của hai protein này tạo ra sự co cơ (được mô tả trong Phần 48.1). Ở các tế bào không phải cơ, các sợi Actin có liên quan đến những thay đổi cục bộ về hình dạng tế bào. Ví dụ, các vi chất tham gia vào chuyển động chảy của tế bào chất được gọi là dòng tế bào chất, chuyển động của amip và trong quá trình "véo" sự co bóp phân chia một tế bào động vật thành hai tế bào con. Các vi sợi cũng tham gia vào việc hình thành các phần mở rộng của tế bào gọi là chân giả (pseudo , "false"; podia, "chân") giúp một số tế bào có thể di chuyển (Hình 5.1 5). Như bạn sẽ thấy ở Chương 42, các tế bào của hệ thống miễn dịch phải di chuyển về phía các tế bào khác trong quá trình phản ứng miễn dịch.

5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 95 Â©End Â©End (A) Vi sợi Được tạo thành từ các sợi protein actin; thường tương tác với các chuỗi protein khác. (B) Các sợi trung gian Được tạo thành từ các protein dạng sợi được tổ chức thành các tập hợp cứng cáp, giống như dây thừng giúp ổn định cấu trúc tế bào và giúp duy trì hình dạng của nó. (C) Vi ống Hình trụ dài, rỗng được tạo thành từ nhiều phân tử protein tubulin. Tubulin bao gồm hai tiểu đơn vị, a-tubulin và (3-tubulin. Ở một số loại tế bào, các vi sợi tạo thành một mạng lưới ngay bên trong màng sinh chất. Các protein liên kết với Actin sau đó liên kết chéo các vi sợi để tạo thành cấu trúc giống như lưới cứng hỗ trợ tế bào Ví dụ, các vi sợi hỗ trợ các vi nhung mao nhỏ bé nằm dọc theo ruột người, tạo cho nó một diện tích bề mặt lớn hơn để hấp thụ chất dinh dưỡng (Hình 5.16). ít loại tế bào. Chúng thường rơi vào sáu lớp phân tử (dựa trên trình tự axit amin) có chung cấu trúc chung. Một trong những lớp này bao gồm các protein dạng sợi thuộc họ keratin, cũng bao gồm các protein tạo nên tóc và móng

tay. Các sợi trung gian là các tập hợp protein cứng, giống như sợi dây, có đường kính 8-12 nanomet (Hình 5.1 4B). Chúng tồn tại lâu dài hơn hai loại còn lại ở chỗ chúng không liên tục hình thành và cải tổ như các vi ống và vi sợi. Các sợi trung gian có hai chức năng cấu trúc chính: • Chúng neo giữ các cấu trúc tế bào tại chỗ. Ở một số tế bào, các sợi trung gian tỏa ra từ vỏ nhân và giúp duy trì vị trí của nhân và các bào quan khác trong tế bào. Các lớp của lamina hạt nhân là các sợi trung gian. Các loại sợi trung gian khác giúp giữ cố định bộ máy phức tạp gồm các vi sợi trong vi nhung mao của tế bào ruột (xem Hình 5.16). â€¢ Họ chống lại sự căng thẳng. Ví dụ, chúng duy trì độ cứng của các mô bề mặt cơ thể bằng cách kéo dài qua tế bào chất và kết nối các cấu trúc màng chuyên biệt gọi là desmosome (xem Hình 6.7). 5.14 Bộ xương tế bào Ba thành phần cấu trúc quan trọng và dễ thấy nhất của bộ xương tế bào được trình bày chi tiết ở đây. Các bức ảnh đều là của cùng một tế bào, được xử lý bằng các kháng thể huỳnh quang khác nhau để phát hiện các vi sợi (A), sợi trung gian (B) hoặc vi ống (C). Những cấu trúc này duy trì và củng cố hình dạng tế bào và góp phần vào sự di chuyển của tế bào. Vị trí của nhân tế bào nằm gần trung tâm của bức ảnh. VI Ống Các thành phần có đường kính lớn nhất của hệ thống khung tế bào, các vi ống, là những ống trụ dài, rỗng, không phân nhánh, có đường kính khoảng 25 nanomet và dài tới vài micromet. Các vi ống có hai vai trò trong tế bào: • Chúng tạo thành bộ xương cứng bên trong cho một số tế bào. “Chúng hoạt động như một khung mà dọc theo đó các protein vận động có thể di chuyển các cấu trúc bên trong tế bào.Các vi ống được tập hợp từ các dime của protein tubulin. Dimer là một phân tử được tạo thành từ hai monome. Các monome polypeptide tạo nên dimer tubulin được gọi là a-tubulin và (3-tubulin. Mười ba chuỗi dimer tubulin bao quanh khoang trung tâm của vi ống (Hình 5.1 4C; xem thêm Hình 5.17B). Giống như ở các vi sợi, hai đầu của vi ống là khác nhau: một đầu được gọi là đầu "cộng" và đầu kia là đầu "âm". Các chất điều chỉnh tubulin có thể được thêm hoặc bớt nhanh chóng, chủ yếu ở đầu dương, kéo dài hoặc rút ngắn vi ống. Nhiều vi ống tỏa ra từ một vùng của tế bào được gọi là trung tâm tổ chức vi ống. Sự trùng hợp của ống vi ống dẫn đến một cấu trúc cứng nhắc (đôi khi được gọi là bộ xương nội tạng), và sự khử polyme của ống dẫn đến sự sụp đổ của nó. Khả năng thay đổi chiều dài nhanh chóng làm cho các vi ống có cấu trúc động: chúng dễ dàng thích nghi cho các mục đích mới trong ô. Ví dụ, bằng cách tháo rời và lắp ráp lại.



96 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống Các bó sợi Actin ở ngoại vi tế bào được liên kết chéo bởi myosin. v , _ _ _ w Các sợi Actin ở đây không có liên kết chéo. Sự chuyển động qua trung gian myosin

của các bó Actin liên kết chéo ép tế bào chất về phía trước. Sự kéo dài của sợi Actin làm cho tế bào nhô ra ngoài. 5.15 Các vi sợi và sự chuyển động của tế bào Các vi sợi điều hòa sự chuyển động của toàn bộ tế bào (như được minh họa ở đây về sự di chuyển của amip), cũng như sự chuyển động của tế bào chất trong tế bào. các vi ống có thể di chuyển đến các phần mới của tế bào và lắp ráp các cấu trúc mới cần thiết cho quá trình phân chia tế bào. Các vi ống từ tất cả các sinh vật nhân chuẩn đều có đặc tính động này, cho thấy rằng nó có lợi thế về mặt tiến hóa so với cấu trúc tĩnh, không thay đổi. Ở thực vật, vi ống giúp kiểm soát sự sắp xếp của các sợi cellulose của thành tế bào. Ảnh chụp vi điện tử của thực vật thường cho thấy các vi ống nằm ngay bên trong màng sinh chất của tế bào đang hình thành hoặc mở rộng thành tế bào của chúng. Nếu sự định hướng của các vi ống này được thay đổi bằng thực nghiệm, nó sẽ dẫn đến sự thay đổi tương tự ở thành tế bào và hình dạng mới của tế bào. Các vi ống đóng vai trò là đường dẫn cho các protein vận động, các phân tử chuyên biệt sử dụng năng lượng tế bào để thay đổi hình dạng và di chuyển. Protein vận động liên kết và di chuyển dọc theo các vi ống. Nắp protein Các vi chất Actin Các protein liên kết ngang với Actin Màng huyết tương Các sợi trung gian 0,25 chiều 5:16 Các vi chất hỗ trợ Các tế bào lót trong ruột được gấp lại thành các phần lồi nhỏ gọi là vi nhung mao, được hỗ trợ bởi các vi sợi. Các vi sợi tương tác với các sợi trung gian ở gốc của mỗi vi nhung mao. Microvilli làm tăng diện tích bề mặt của tế bào, tạo điều kiện cho nó hấp thụ các phân tử nhỏ. vận chuyển các chất từ phần này sang phần khác của tế bào. Các vi ống cũng rất cần thiết trong việc phân phối nhiễm sắc thể đến các tế bào con trong quá trình phân chia tế bào. Bởi vì điều này, các loại thuốc như vincristine và taxol, những chất phá vỡ hoạt động của vi ống, cũng phá vỡ sự phân chia tế bào. Những loại thuốc này rất hữu ích để điều trị bệnh ung thư, nơi tế bào phân chia quá mức. CILIA VÀ FLAGELLA Các vi ống và các protein liên quan của chúng xếp bên trong các phần phụ có thể di chuyển được trên tế bào nhân chuẩn: lông mao (Hình 5.1 7A) và tiên mao. Nhiều tế bào có một trong những phần phụ này, được hình thành từ sự nhô ra của màng sinh chất: • Lông mao chỉ dài 0,25 chiều. Chúng xuất hiện với số lượng hàng trăm trên các tế bào riêng lẻ và di chuyển cứng nhắc để đẩy tế bào (ví dụ, ở sinh vật nguyên sinh) hoặc di chuyển chất lỏng qua một tế bào đứng yên (như trong hệ hô hấp của con người). â€¢ Flagella dài hơn - 100 đến 200 chiều - và xuất hiện đơn lẻ hoặc theo cặp. Chúng có thể đẩy hoặc kéo tế bào qua môi trường nước của nó. Trong mặt cắt ngang, một lông mao hoặc tiên mao nhân chuẩn điển hình được bao quanh bởi màng sinh chất và chứa "9 + 2" dãy vi ống. Như Hình 5.1 7B cho thấy,chín cặp vi ống hợp nhất - được gọi là ống đôi - tạo thành một hình trụ bên ngoài và một cặp vi ống không hợp nhất chạy lên trung tâm. Mỗi cặp đôi được kết nối với tâm của cấu trúc bằng một nan hoa hướng tâm. Cấu trúc này rất cần thiết cho chuyển động uốn cong của cả lông mao và tiên mao. Sự uốn cong này xảy ra như thế nào?

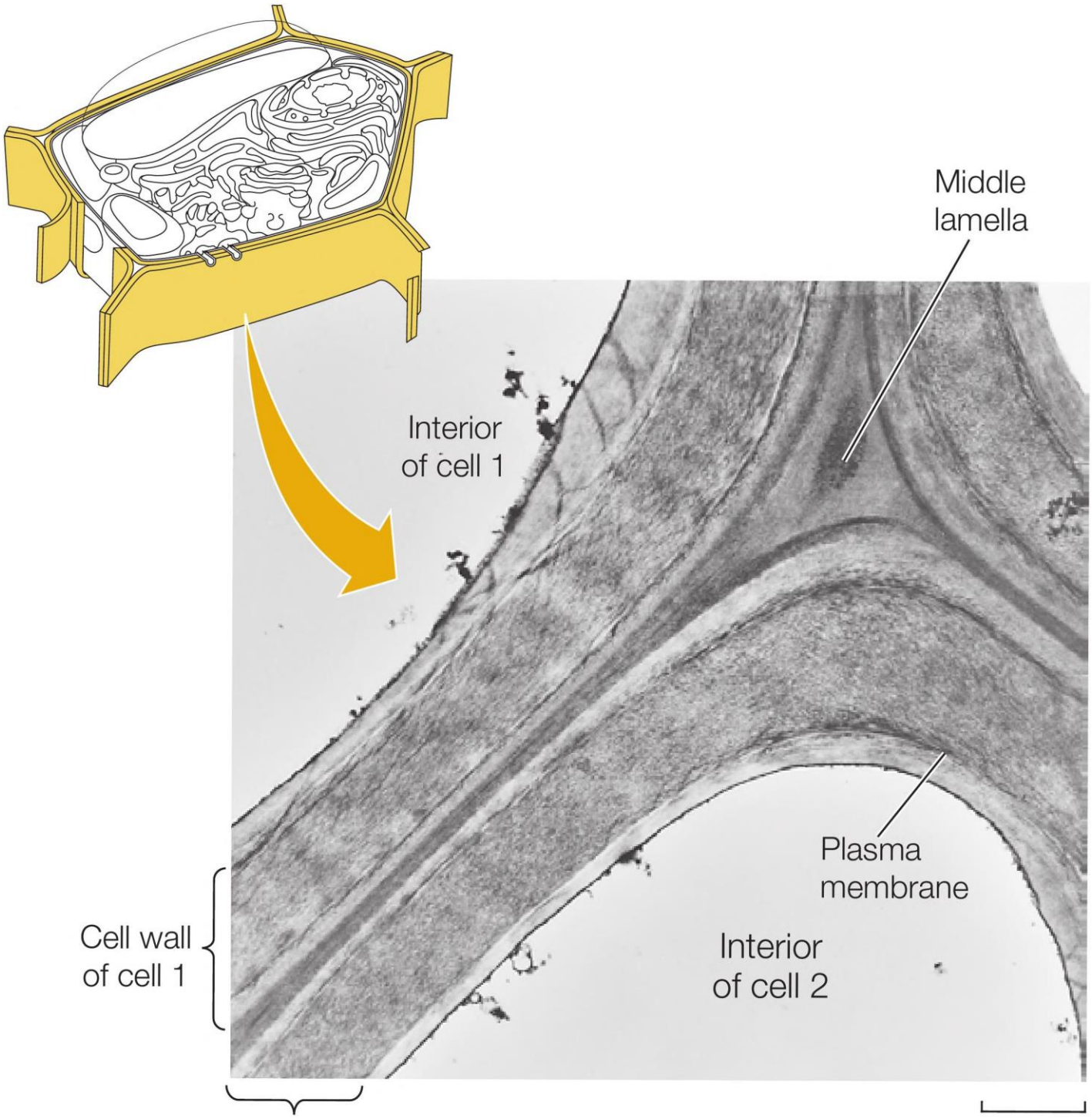
5.3 Đặc điểm gì đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? 97 (A) 250 nm Chuyển động của lông mao và tiên mao là kết quả của sự trượt của các vi ống đôi lên nhau. Quá trình trượt này được điều khiển bởi protein vận động dynein, giống như các protein vận động khác, hoạt động bằng cách trải qua những thay đổi hình dạng thuận nghịch đòi hỏi năng lượng hóa học. Các phân tử dynein liên kết giữa hai cặp vi ống lân cận và khi các phân tử dynein thay đổi hình dạng, các cặp đôi này di chuyển qua nhau (Hình 5.1 8). Một protein khác, nexin, liên kết chéo các cặp đôi và dường như hạn chế khoảng cách các cặp đôi có thể trượt. Điều này làm cho lông mao hoặc roi bị uốn cong. Các protein vận động khác, bao gồm kinesin, mang các túi chứa protein hoặc các bào quan khác từ phần này của tế bào đến phần khác (Hình 5.1 9). Những protein này liên kết với cơ quan và "đi lại". nó dọc theo một vi ống bằng một loạt các thay đổi hình dạng lặp đi lặp lại. Hãy nhớ lại rằng các vi ống có tính định hướng, cộng thêm 25 chiều Ba lông mao (~ x Sự đập của các lông mao bao phủ bề mặt của sinh vật đơn bào này sẽ đẩy nó xuyên qua nước trong môi trường của nó. (B) Mặt cắt ngang của cặp vi ống cho thấy â€œ9 + 2â€ mẫu vi ống, bao gồm chín cặp vi ống hợp nhất... Mỗi vi ống bao gồm 13 chuỗi tubulin -50 nm 5.17 Lông mao (A) Sinh vật nhân chuẩn đơn bào này (một sinh vật nguyên sinh có lông mao) có thể phối hợp nhịp đập của các lông mao của nó, cho phép (B) Mặt cắt ngang của một lông mao cho thấy sự sắp xếp của các vi ống và các protein khác. ...và hai vi ống bên trong không được hợp nhất.) Bộ đôi vi ống Dynein Ở những lông mao bị cô lập không có liên kết chéo nexin, sự chuyển động của các protein vận động dynein làm cho các bộ đôi vi ống trượt qua nhau _ _ _ y Nexin Khi nexin có mặt để liên kết chéo các bộ đôi, chúng không thể trượt và lực được tạo ra do chuyển động của dynein làm cho lông mao bị uốn cong. V _ y 5.18 Protein vận

động di chuyển các vi ống ở lông mao và roi Một protein vận động, dynein, làm cho các cặp vi ống trượt qua nhau. Ở roi hoặc lông nhung, sự neo giữ của các vi ống đôi với nhau dẫn đến hiện tượng uốn cong.

98 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống 5.19 Protein vận động kéo các túi dọc theo vi ống (A) Kinesin đưa các túi đến các phần khác nhau của tế bào bằng cách di chuyển dọc theo vi ống "đường ray." (B) Một túi được kinesin kéo dọc theo một vi ống ở sinh vật nguyên sinh Dictyostelium. Trình tự thời gian, với các khoảng thời gian nửa giây, được thể hiện bằng sự thay đổi màu sắc từ tím sang xanh lam. và một đầu trừ. Dynein tế bào chất (có vai trò khác với vai trò tìm thấy ở lông mao và roi) di chuyển các bào quan gắn liền về phía đầu âm, trong khi kinesin di chuyển chúng về phía đầu dương (xem Hình 5.14). Các nhà sinh học có thể điều khiển các hệ thống sống để thiết lập nguyên nhân và kết quả. Làm sao chúng ta biết rằng các sợi cấu trúc của khung tế bào có thể đạt được tất cả các chức năng động này? Chúng ta có thể quan sát một cấu trúc riêng lẻ dưới kính hiển vi và chúng ta có thể quan sát chức năng của các tế bào sống chứa cấu trúc đó. Những quan sát này có thể gợi ý rằng cấu trúc thực hiện một chức năng cụ thể, nhưng mối tương quan đơn thuần không thể hiện được nguyên nhân và kết quả. Ví dụ, kính hiển vi ánh sáng của tế bào sống cho thấy tế bào chất đang tích cực di chuyển xung quanh tế bào và tế bào chất đó chảy vào một phần mở rộng của tế bào amip trong quá trình di chuyển. Sự hiện diện quan sát được của các thành phần khung tế bào gợi ý, nhưng không chứng minh, vai trò của chúng trong quá trình này. Khoa học tìm cách chỉ ra những mối liên kết cụ thể liên quan đến một quá trình. A, đối với chức năng B. Trong sinh học tế bào, hai cách tiếp cận thường được sử dụng để chỉ ra rằng cấu trúc hoặc quá trình A gây ra chức năng B: â€¢ Ức chế : sử dụng thuốc ức chế A và xem liệu B có còn xảy ra hay không. Nếu không, thì A có thể là yếu tố gây ra B. Hình 5.20 cho thấy một thí nghiệm với một loại thuốc như vậy (chất ức chế) chứng minh nguyên nhân và kết quả trong trường hợp khung tế bào và chuyển động của tế bào. â€¢ Đột biến: kiểm tra một tế bào thiếu gen (hoặc các gen) của A và xem liệu B có còn xuất hiện hay không. Nếu không thì A có thể là yếu tố gây ra B. Phần thứ tư của cuốn sách này mô tả nhiều thí nghiệm sử dụng phương pháp di truyền này. NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 5.20 Vai trò của vi sợi trong sự di chuyển của tế bào - Hiển thị nguyên nhân và tác dụng trong sinh học Sau khi ống nghiệm chứng minh rằng thuốc cytochalasin B ngăn chặn sự hình thành vi sợi từ các tiền chất đơn phân, câu hỏi được đặt ra là: Will thuốc có tác dụng như thế này trong tế bào sống và ức chế sự di chuyển của tế bào ở amip? Các thí nghiệm bổ sung cho thấy thuốc không gây độc cho các quá trình tế bào khác. GIẢ THUYẾT Sự chuyển động của tế bào amip là do khung tế bào gây ra. Phương pháp Amoeba proteus là một sinh vật nhân chuẩn đơn bào di chuyển bằng cách kéo dài màng của nó. Amip được điều trị bằng cytochalasin B Kết quả Amip được điều trị tròn lại và không di chuyển. Cytochalasin B là một loại thuốc ngăn chặn sự hình thành các vi chất, một phần của khung tế bào. Kiểm soát: Đã tiêm nhưng không dùng thuốc Kiểm soát Amip tiếp tục di chuyển.KẾT LUẬN Các vi chất của khung tế bào rất cần thiết cho sự di chuyển của tế bào amip. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Pollard, T. D. và R. R. Weihing. 1974. CRC Các bài phê bình về Hóa sinh 2: 1-65. TÓM TẮT Dấu hiệu đặc trưng của tế bào nhân chuẩn là sự chia ngăn. Các bào quan có màng bao bọc xử lý thông tin, biến đổi năng lượng, hình thành các ngăn bên trong để vận chuyển protein và thực hiện quá trình tiêu hóa nội bào. Một bộ xương tế bào bên trong đóng một số vai trò cấu trúc. â€¢ Một số lợi ích của việc phân chia các bào quan là gì? Xem trang. 84 â€¢ Mô tả sự khác biệt về cấu trúc và chức năng giữa mạng lưới nội chất thô và mịn. Xem trang 88-90 và Hình 5.9 â€¢ Giải thích cách thức các protein vận động và vi ống di chuyển vật chất bên trong tế bào. Xem trang 97-98 và Hình 5.1 8, 5.1 9

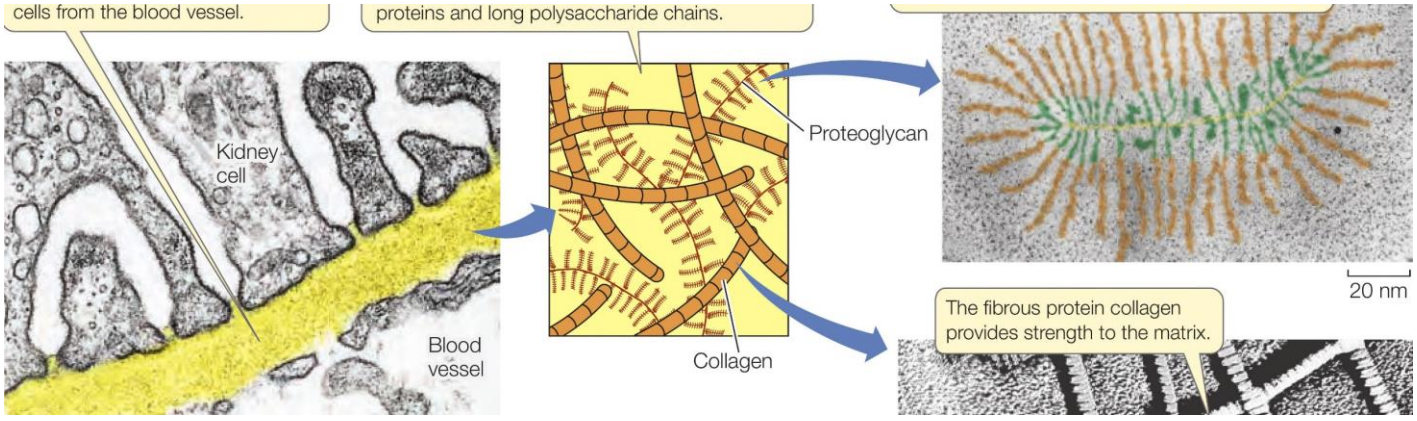
5.4 Vai trò của các cấu trúc ngoại bào là gì? 99 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Vai trò của Vi sợi trong Chuyển động của Tế bào Bài báo gốc Pollard, T. D. và R. R. Weihing. 1974. Actin và myosin trong chuyển động của tế bào. CRC Nhận xét quan trọng về Hóa sinh 2: 1-65. Phân tích dữ liệu Trong quá trình tìm kiếm các phân tử tự nhiên có tác dụng lên tế bào - đặc biệt là tế bào ung thư - một nhóm các nhà hóa học và nhà sinh học tại Imperial Chemical Industries đã kiểm tra chiết xuất của nấm Helminthosporium dematiodeium. Khi các chất chiết xuất có tác dụng ức chế sự phân chia tế bào, các nhà khoa học đã tinh chế hoạt chất này và gọi nó là cytochalasin B (từ tiếng Hy Lạp cyto, "tế bào" và chalasis, "sự trật khớp"). Đáng chú ý, việc áp dụng cytochalasin B để phân chia tế bào đã ngăn chặn sự phân chia của tế bào chất nhưng không ngăn được sự

phân chia nhân, do đó kết quả là một tế bào có hai nhân. Ngoài ra, thuốc còn ức chế sự di chuyển của tế bào và quá trình thực bào. Các quá trình động này đều được đưa ra giả thuyết có liên quan đến các vi chất tế bào chất (sợi Actin). Trong ống nghiệm, cytochalasin B đã ngăn chặn quá trình trùng hợp các monome Actin thành sợi Actin. Điều này đã thúc đẩy việc sử dụng cytochalasin B trong các thí nghiệm nhân quả: nếu một quá trình tế bào bị ức chế bởi thuốc thì quá trình đó phải liên quan đến các vi chất. Đây là cơ sở của thí nghiệm được trình bày ở Hình 5.20. Một số biện pháp kiểm soát quan trọng đã được thực hiện để xác nhận kết luận của thí nghiệm. Thí nghiệm được lặp lại với sự có mặt của các loại thuốc sau: cycloheximide, chất ức chế tổng hợp protein mới; dinitrophenol, chất ức chế sự hình thành ATP mới (năng lượng); và colchicine, chất ức chế quá trình trùng hợp của vi ống. Các kết quả được hiển thị trong bảng. Tình trạng Tế bào tròn (%) Không dùng thuốc 3 Cytochalasin B 95 Colchicine 4 Cycloheximide 3 Cycloheximide + cytochalasin B 94 Dinitrophenol 5 Dinitrophenol + cytochalasin B 85 CÂU HỎI 1 Giải thích lý do đằng sau mỗi thí nghiệm. Tại sao những biện pháp kiểm soát này lại quan trọng? Câu 2 Giải thích kết quả của mỗi thí nghiệm. Bạn có thể kết luận gì về sự chuyển động của amip và bộ xương tế bào? Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Tất cả các tế bào đều tương tác với môi trường của chúng. Nhiều tế bào nhân chuẩn là một phần của sinh vật đa bào và phải phối hợp chặt chẽ các hoạt động của chúng với các tế bào khác. Màng sinh chất đóng vai trò quan trọng trong các tương tác này, nhưng các cấu trúc khác bên ngoài màng đó cũng tham gia. Vai trò của cấu trúc ngoại bào là gì? Mặc dù màng sinh chất là hàng rào chức năng giữa bên trong và bên ngoài tế bào, nhưng nhiều cấu trúc được tế bào tạo ra và tiết ra bên ngoài màng sinh chất, nơi chúng đóng vai trò thiết yếu trong việc bảo vệ, hỗ trợ hoặc gắn kết các tế bào với nhau. . Vì chúng nằm ngoài màng tế bào nên những cấu trúc này được gọi là ngoại bào. Thành tế bào peptidoglycan của vi khuẩn là một ví dụ về cấu trúc ngoại bào (xem Hình 5.4). Ở sinh vật nhân chuẩn,các cấu trúc ngoại bào khác - thành tế bào của thực vật và ma trận ngoại bào được tìm thấy giữa các tế bào của động vật - đóng vai trò tương tự. Mỗi cấu trúc này được tạo thành từ hai thành phần chính: một đại phân tử dạng sợi nổi bật và một môi trường giống như gel trong đó các sợi được nhúng vào. Thành tế bào thực vật là một cấu trúc ngoại bào. Thành tế bào thực vật có vai trò tương tự như cấu trúc xương ở động vật. Nó là một cấu trúc bán cứng bên ngoài màng sinh chất (Hình 5.21). Chúng ta sẽ xem xét cấu trúc và vai trò của Thành tế bào 1 .5 |jm của tế bào 2 5.21 Thành tế bào thực vật Thành tế bào bán cứng cung cấp sự hỗ trợ cho tế bào thực vật. Nó bao gồm các sợi cellulose được nhúng trong một ma trận gồm các polysacarit và protein.



100 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống Lớp nền là một chất nền ngoại bào. Tại đây nó tách tế bào thận ra khỏi mạch máu. Ma trận ngoại bào bao gồm một phức hợp rối rắm gồm các phân tử khổng lồ được tạo thành từ protein và chuỗi polysaccharide dài. Proteoglycan 3T có chuỗi polysaccharide dài .â– â– ^ . -â– ;â– cung cấp môi trường nhớt để lọc. Collagen protein dạng sợi cung cấp sức mạnh cho ma trận. 20 nm 5.22 Một tế bào ma trận ngoại bào trong thận tiết ra một lớp nền, là một ma trận ngoại bào ngăn cách các tế bào thận với mạch máu gần đó. Lớp nền cơ bản lọc các chất đi qua giữa thận và máu. thành tế bào sẽ được trình bày chi tiết hơn ở Chương 34. Hiện tại, chúng tôi lưu ý rằng nó bao gồm các sợi xenlulo (xem Hình 3.18) được nhúng trong các polysaccharide và protein phức tạp khác. Thành tế bào thực vật có ba vai trò chính: â€¢ Nó cung cấp sự hỗ trợ cho tế bào và thực vật bằng cách duy trì độ cứng. Tuy nhiên, nó đủ linh hoạt để có thể cho phép cây uốn cong trong gió chẳng hạn. â€¢ Nó hoạt động như một rào cản đối với sự lây nhiễm

của nấm và các sinh vật khác có thể gây bệnh cho cây trồng. â€¢ Nó góp phần hình thành nên hình dạng thực vật bằng cách phát triển khi tế bào thực vật phát triển. Ở một số tế bào, chẳng hạn như tế bào ở lá, thành tế bào xốp để cho phép các phân tử đi vào và ra khỏi tế bào. Ở các tế bào khác, chẳng hạn như các tế bào của hệ thống mạch máu của thực vật (vận chuyển nước và các phân tử nhỏ giữa các cơ quan), thành không xốp. Do thành tế bào dày nên các tế bào thực vật nhìn dưới kính hiển vi ánh sáng dường như hoàn toàn tách biệt với nhau. Nhưng kính hiển vi điện tử cho thấy điều này không phải như vậy. Tế bào chất của các tế bào thực vật lân cận được kết nối bằng nhiều kênh có màng plasma gọi là plasmodesmata, có đường kính khoảng 20-40 nanomet và kéo dài qua thành tế bào (xem Hình 5.7). Plasmodesmata cho phép khuếch tán nước, ion, phân tử nhỏ, RNA và protein giữa các tế bào được kết nối, cho phép sử dụng các chất này ở xa vị trí tổng hợp của chúng. Chất nền ngoại bào hỗ trợ các chức năng mô ở động vật Tế bào động vật không có thành bán cứng đặc trưng của tế bào thực vật, nhưng nhiều tế bào động vật được bao quanh hoặc tiếp xúc với chất nền ngoại bào. Chất nền này bao gồm ba loại phân tử: protein dạng sợi như collagen (loại protein có nhiều nhất ở động vật có vú, chiếm hơn 25% lượng protein trong cơ thể con người); một ma trận gồm các glycoprotein được gọi là proteoglycan 100 nm, bao gồm chủ yếu là đường; và nhóm protein thứ ba liên kết các protein dạng sợi và ma trận proteoglycan dạng gel với nhau (Hình 5.22). Những protein và proteoglycan này được tiết ra cùng với các chất khác đặc trưng cho một số mô cơ thể bởi các tế bào có mặt trong hoặc gần chất nền. Chức năng của chất nền ngoại bào rất nhiều: â€¢ Nó giữ các tế bào lại với nhau trong các mô.Trong Chương 6 chúng ta sẽ thấy làm thế nào có một "chất keo" nội bào; liên quan đến cả việc nhận biết và bám dính tế bào. - Nó góp phần tạo nên các đặc tính vật lý của sụn, da và các mô khác. Ví dụ, thành phần khoáng chất của xương được bố trí trên một ma trận ngoại bào có tổ chức. â€¢ Nó giúp lọc các vật liệu đi qua giữa các mô khác nhau. Điều này đặc biệt quan trọng ở thận. - Nó giúp định hướng chuyển động của tế bào trong quá trình phát triển phôi và trong quá trình sửa chữa mô. “Nó đóng vai trò truyền tín hiệu hóa học từ tế bào này sang tế bào khác. Protein kết nối màng sinh chất của tế bào với ma trận ngoại bào. Những protein này (ví dụ, integrin) trải dài qua màng sinh chất và tham gia truyền tín hiệu vào bên trong tế bào. Điều này cho phép giao tiếp giữa ma trận ngoại bào và tế bào chất của tế bào. RECAP (Cấu trúc ngoại bào được tạo ra bởi các tế bào và được tiết ra bên ngoài màng sinh chất. Hầu hết bao gồm một thành phần sợi trong môi trường giống như gel. â€¢ Chức năng của thành tế bào ở thực vật và ma trận ngoại bào ở động vật là gì? Xem p 0,100



5.5 Tế bào nhân chuẩn có nguồn gốc như thế nào? 101 Màng sinh chất gấp vào trong. Nhiều sinh vật nhân sơ hiện đại có các nếp gấp màng. Các nếp gấp màng tiếp theo bắt đầu hình thành ER, tạo ra một ngăn tách biệt. ER bao quanh nucleiod và tạo thành lớp vỏ hạt nhân. Hạt nhân ty thể Cyanobacteria Một tế bào nhân chuẩn tổ tiên nội bào một vi khuẩn lam quang hợp. Vi khuẩn lam nội bào sẽ mất phần lớn vật liệu di truyền vào nhân vật chủ nhưng vẫn giữ được khả năng quang hợp. Bây giờ nó là một plastid. Bây giờ chúng ta đã thảo luận về cấu trúc và một số chức năng của tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn. Cả hai đều minh họa cho lý thuyết tế bào, cho thấy tế bào là đơn vị cơ bản của sự sống và tính liên tục sinh học. Phần lớn phần còn lại của cuốn sách sẽ đề cập đến hai khía cạnh này của tế bào. Có nhiều bằng chứng cho thấy các tế bào nhân sơ đơn giản có niên đại lâu đời hơn tế bào nhân chuẩn và các tế bào đầu tiên có lẽ là tế bào nhân sơ. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang bước tiếp theo trong quá trình tiến hóa tế bào, nguồn gốc của tế bào nhân chuẩn. Tế bào nhân

chuẩn có nguồn gốc như thế nào? Sự sống trên Trái đất hoàn toàn là sinh vật nhân sơ trong khoảng 2 tỷ năm - từ thời điểm tế bào nhân sơ xuất hiện lần đầu tiên cho đến khoảng 1,5 tỷ năm trước, khi tế bào nhân chuẩn xuất hiện. Sự xuất hiện của quá trình phân chia ngăn – đặc điểm nổi bật của sinh vật nhân chuẩn – là một sự kiện lớn trong lịch sử sự sống. Nó cho phép nhiều chức năng sinh hóa tồn tại trong cùng một tế bào hơn trước đây. So với một sinh vật nhân chuẩn điển hình, một tế bào nhân sơ thường chuyên biệt về mặt sinh hóa, bị hạn chế về nguồn lực mà nó có thể sử dụng và các chức năng mà nó có thể thực hiện. 5.23 Nguồn gốc của các bào quan (A) Hệ thống nội màng và lớp vỏ nhân có thể được hình thành bằng cách gấp nếp và sau đó hợp nhất của màng sinh chất. (B) Lý thuyết nội cộng sinh đề xuất rằng một số bào quan có thể có nguồn gốc từ sinh vật nhân sơ đã bị các tế bào lớn hơn khác nhấn chìm. Nguồn gốc của sự phân chia là gì? Chúng tôi sẽ mô tả sự tiến hóa của các bào quan nhân chuẩn chi tiết hơn trong Phần 27.1. Ở đây chúng tôi phác thảo hai chủ đề chính trong quá trình này. Các màng bên trong và vỏ nhân có thể đến từ màng sinh chất. Chúng ta đã lưu ý trước đó rằng một số vi khuẩn có chứa màng bên trong. Làm thế nào những điều này có thể phát sinh? Trong ảnh chụp vi điện tử, màng bên trong của sinh vật nhân sơ thường xuất hiện các nếp gấp bên trong của màng sinh chất. Điều này dẫn đến giả thuyết cho rằng hệ thống nội màng và nhân tế bào có nguồn gốc từ các quá trình liên quan (Hình 5.23A). Mối quan hệ chặt chẽ giữa mạng lưới nội chất (ER) và lớp vỏ nhân ở sinh vật nhân chuẩn ngày nay phù hợp với lý thuyết này. Một loại vi khuẩn có ngăn kín sẽ có một số lợi thế tiến hóa. Hóa chất có thể tập trung ở những vùng cụ thể của tế bào, cho phép các phản ứng hóa học diễn ra hiệu quả hơn.Một quá trình sinh hóa có thể được tách biệt trong một cơ quan, ví dụ, bằng một cơ quan khác

102 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống Tế bào này có một lạp thể quang hợp màu xanh lá cây thu được từ một tế bào tảo. C \ Sau khi tế bào phân chia, chỉ có một tế bào con kế thừa lạp thể; tế bào kia phải ăn một tế bào mới từ môi trường. VJ 5.24 Hoạt động nội cộng sinh Một tế bào Hatena nhấn chìm một tế bào tảo, sau đó tế bào này mất hầu hết các chức năng tế bào ngoài chức năng quang hợp. Điều này tái hiện một sự kiện có thể xảy ra về nguồn gốc của lạp thể trong tế bào nhân chuẩn. pH từ phần còn lại của tế bào, tạo điều kiện thuận lợi hơn cho quá trình đó. Cuối cùng, quá trình phiên mã gen có thể được tách ra khỏi quá trình dịch mã, mang lại nhiều cơ hội hơn cho việc kiểm soát riêng biệt các bước này trong biểu hiện gen. Một số bào quan phát sinh nhờ quá trình nội cộng sinh Cộng sinh có nghĩa là "sống chung", và thường đề cập đến hai sinh vật cùng tồn tại, mỗi sinh vật cung cấp thứ mà sinh vật kia cần. Các nhà sinh học đã đề xuất rằng một số bào quan - ty thể và lạp thể - hình thành không phải do sự xâm nhập của màng sinh chất mà do một tế bào ăn vào (nhưng không tiêu hóa) một tế bào khác, tạo ra mối quan hệ cộng sinh. Cuối cùng, tế bào bị ăn vào mất quyền tự chủ và một số chức năng. Ngoài ra, nhiều gen của tế bào được ăn vào đã được chuyển sang DNA của vật chủ. Ti thể và lạp thể trong tế bào nhân chuẩn ngày nay là tàn dư của những vật cộng sinh này, giữ lại một số chức năng chuyên biệt có lợi cho tế bào chủ của chúng. Đây là bản chất của lý thuyết nội cộng sinh về nguồn gốc của các bào quan. Hãy xem xét trường hợp của plastid. Khoảng 2,5 tỷ năm trước một số sinh vật nhân sơ (vi khuẩn lam) đã phát triển quá trình quang hợp (xem Hình 1.4). Sự xuất hiện của các sinh vật nhân sơ này là một sự kiện quan trọng trong quá trình tiến hóa của các sinh vật phức tạp vì chúng làm tăng nồng độ 02 trong khí quyển Trái đất (xem Phần 1.1) Theo lý thuyết nội cộng sinh, sinh vật nhân sơ quang hợp cũng là tiền thân của sinh vật nhân sơ thời hiện đại. nhựa. Các tế bào không có thành tế bào có thể nhấn chìm các hạt tương đối lớn bằng quá trình thực bào (xem Hình 5.10). Trong một số trường hợp, chẳng hạn như trường hợp thực bào trong hệ thống miễn dịch của con người, hạt bị nhấn chìm có thể là toàn bộ tế bào, chẳng hạn như vi khuẩn. Plastid có thể được hình thành bởi một sự kiện tương tự liên quan đến sinh vật nhân chuẩn tổ tiên và vi khuẩn lam (Hình 5.23 B). Trong số các bằng chứng phong phú ủng hộ nguồn gốc nội cộng sinh của plastid (xem Phần 27.1), có lẽ bằng chứng đáng chú ý nhất đến từ một bãi biển đầy cát ở Nhật Bản. Năm 2006, Noriko Okamoto và Isao Inouye đã phát hiện ra một sinh vật nhân chuẩn đơn bào có chứa một lượng lớn "lục lạp"; và đặt tên là Hatena (Hình 5.24). Hóa ra là "lục lạp"; là tàn tích của loài tảo xanh Nephroselmis sống giữa các tế bào Hatena. Khi sống tự chủ, tế bào tảo này có tiên mao, bộ xương tế bào, ER, Golgi và ty thể ngoài một lạp thể. Sau khi được Hatena hấp thụ, tất cả các cấu trúc này và có lẽ là các chức năng liên quan của chúng,bị mất. Những gì còn lại về cơ bản là plastid. Khi Hatena phân chia, chỉ một trong hai tế bào con có được "lục lạp". Tế bào còn lại tìm và ăn tảo Nephroselmis của chính nó - gần giống như một "phát lại"; về những gì có thể đã xảy ra trong quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn. Chẳng trách các nhà khoa học Nhật Bản gọi tế

bào chủ là Hatena : trong tiếng Nhật nó có nghĩa là "kỳ quặc làm sao"! Bìa của cuốn sách này cho thấy một ví dụ khác về hành vi trộm lục lạp: loài sên biển Elysia chlorotica cũng ăn tảo để có khả năng quang hợp. Trong trường hợp này, các nhà sinh vật học gần đây đã phát hiện ra rằng một gen thiết yếu cho chức năng lục lạp dường như đã được chuyển vào nhân sên. TÓM TẮT Tế bào nhân chuẩn phát sinh sau tế bào nhân sơ rất lâu. Một số bào quan có thể đã tiến hóa bằng cách xâm nhập vào màng sinh chất, trong khi những bào quan khác có thể tiến hóa bằng quá trình nội cộng sinh. • Làm thế nào việc gấp màng trong tế bào nhân sơ có thể dẫn đến sự hình thành hệ thống nội màng? Xem trang. 101 và Hình 5.23A â€¢ Giải thích lý thuyết nội cộng sinh về nguồn gốc của lục lạp. Xem trang. 102 và Hình 5.23B Trong chương này, chúng tôi đã trình bày tổng quan về các thành phần của tế bào, cùng với một số ý tưởng về cấu trúc, chức năng và nguồn gốc của chúng. Khi bạn bắt tay vào nghiên cứu các quá trình chính của tế bào, hãy nhớ rằng các thành phần tế bào không tồn tại biệt lập: chúng là một phần của một hệ thống năng động, tương tác. Trong Chương 6, chúng tôi sẽ chỉ ra rằng màng tế bào không phải là một rào cản thụ động mà thay vào đó là một hệ thống đa chức năng kết nối bên trong tế bào với môi trường ngoại bào. Tình trạng điều trị tế bào gốc cho bệnh tim như thế nào? TRẢ LỜI Mặc dù đã có những thử nghiệm lâm sàng tích cực về việc sử dụng liệu pháp tế bào gốc ở bệnh nhân mắc bệnh tim ở Hoa Kỳ và Tây Âu, nhưng cho đến nay việc sử dụng phương pháp điều trị này tích cực nhất là ở Trung Quốc. Tế bào gốc thường được thu thập từ dây rốn khi sinh con và lưu trữ để sử dụng sau này. Đã có những báo cáo giai thoại về những thành công lớn trong việc sử dụng những phương pháp điều trị như vậy để chữa lành những trái tim bị tổn thương. Một cuộc kiểm tra về trái tim đã được điều trị và hoạt động bình thường cho thấy rằng các tế bào gốc có liên quan đến việc sửa chữa cơ tim và các mạch máu cung cấp cho cơ tim.TÓM TẮT Tế bào nhân chuẩn phát sinh sau tế bào nhân sơ rất lâu. Một số bào quan có thể đã tiến hóa bằng cách xâm nhập vào màng sinh chất, trong khi những bào quan khác có thể tiến hóa bằng quá trình nội cộng sinh. • Làm thế nào việc gấp màng trong tế bào nhân sơ có thể dẫn đến sự hình thành hệ thống nội màng? Xem trang. 101 và Hình 5.23A â€¢ Giải thích lý thuyết nội cộng sinh về nguồn gốc của lục lạp. Xem trang. 102 và Hình 5.23B Trong chương này, chúng tôi đã trình bày tổng quan về các thành phần của tế bào, cùng với một số ý tưởng về cấu trúc, chức năng và nguồn gốc của chúng. Khi bạn bắt tay vào nghiên cứu các quá trình chính của tế bào, hãy nhớ rằng các thành phần tế bào không tồn tại biệt lập: chúng là một phần của một hệ thống năng động, tương tác. Trong Chương 6, chúng tôi sẽ chỉ ra rằng màng tế bào không phải là một rào cản thụ động mà thay vào đó là một hệ thống đa chức năng kết nối bên trong tế bào với môi trường ngoại bào. Tình trạng điều trị tế bào gốc cho bệnh tim như thế nào? TRẢ LỜI Mặc dù đã có những thử nghiệm lâm sàng tích cực về việc sử dụng liệu pháp tế bào gốc ở bệnh nhân mắc bệnh tim ở Hoa Kỳ và Tây Âu, nhưng cho đến nay việc sử dụng phương pháp điều trị này tích cực nhất là ở Trung Quốc. Tế bào gốc thường được thu thập từ dây rốn khi sinh con và lưu trữ để sử dụng sau này. Đã có những báo cáo giai thoại về những thành công lớn trong việc sử dụng những phương pháp điều trị như vậy để chữa lành những trái tim bị tổn thương. Một cuộc kiểm tra về trái tim đã được điều trị và hoạt động bình thường cho thấy rằng các tế bào gốc có liên quan đến việc sửa chữa cơ tim và các mạch máu cung cấp cho cơ tim.TÓM TẮT Tế bào nhân chuẩn phát sinh sau tế bào nhân sơ rất lâu. Một số bào quan có thể đã tiến hóa bằng cách xâm nhập vào màng sinh chất, trong khi những bào quan khác có thể tiến hóa bằng quá trình nội cộng sinh. • Làm thế nào việc gấp màng trong tế bào nhân sơ có thể dẫn đến sự hình thành hệ thống nội màng? Xem trang. 101 và Hình 5.23A â€¢ Giải thích lý thuyết nội cộng sinh về nguồn gốc của lục lạp. Xem trang. 102 và Hình 5.23B Trong chương này, chúng tôi đã trình bày tổng quan về các thành phần của tế bào, cùng với một số ý tưởng về cấu trúc, chức năng và nguồn gốc của chúng. Khi bạn bắt tay vào nghiên cứu các quá trình chính của tế bào, hãy nhớ rằng các thành phần tế bào không tồn tại biệt lập: chúng là một phần của một hệ thống năng động, tương tác. Trong Chương 6, chúng tôi sẽ chỉ ra rằng màng tế bào không phải là một rào cản thụ động mà thay vào đó là một hệ thống đa chức năng kết nối bên trong tế bào với môi trường ngoại bào. Tình trạng điều trị tế bào gốc cho bệnh tim như thế nào? TRẢ LỜI Mặc dù đã có những thử nghiệm lâm sàng tích cực về việc sử dụng liệu pháp tế bào gốc ở bệnh nhân mắc bệnh tim ở Hoa Kỳ và Tây Âu, nhưng cho đến nay việc sử dụng phương pháp điều trị này tích cực nhất là ở Trung Quốc. Tế bào gốc thường được thu thập từ dây rốn khi sinh con và lưu trữ để sử dụng sau này. Đã có những báo cáo giai thoại về những thành công lớn trong việc sử dụng những phương pháp điều trị như vậy để chữa lành những trái tim bị tổn thương. Một cuộc kiểm tra về trái tim đã được điều trị và hoạt động bình thường cho thấy rằng các tế bào gốc có liên quan đến việc sửa chữa cơ tim và các mạch máu cung

cấp cho cơ tim.Một cuộc kiểm tra về trái tim đã được điều trị và hoạt động bình thường cho thấy rằng các tế bào gốc có liên quan đến việc sửa chữa cơ tim và các mạch máu cung cấp cho cơ tim.Một cuộc kiểm tra về trái tim đã được điều trị và hoạt động bình thường cho thấy rằng các tế bào gốc có liên quan đến việc sửa chữa cơ tim và các mạch máu cung cấp cho cơ tim.

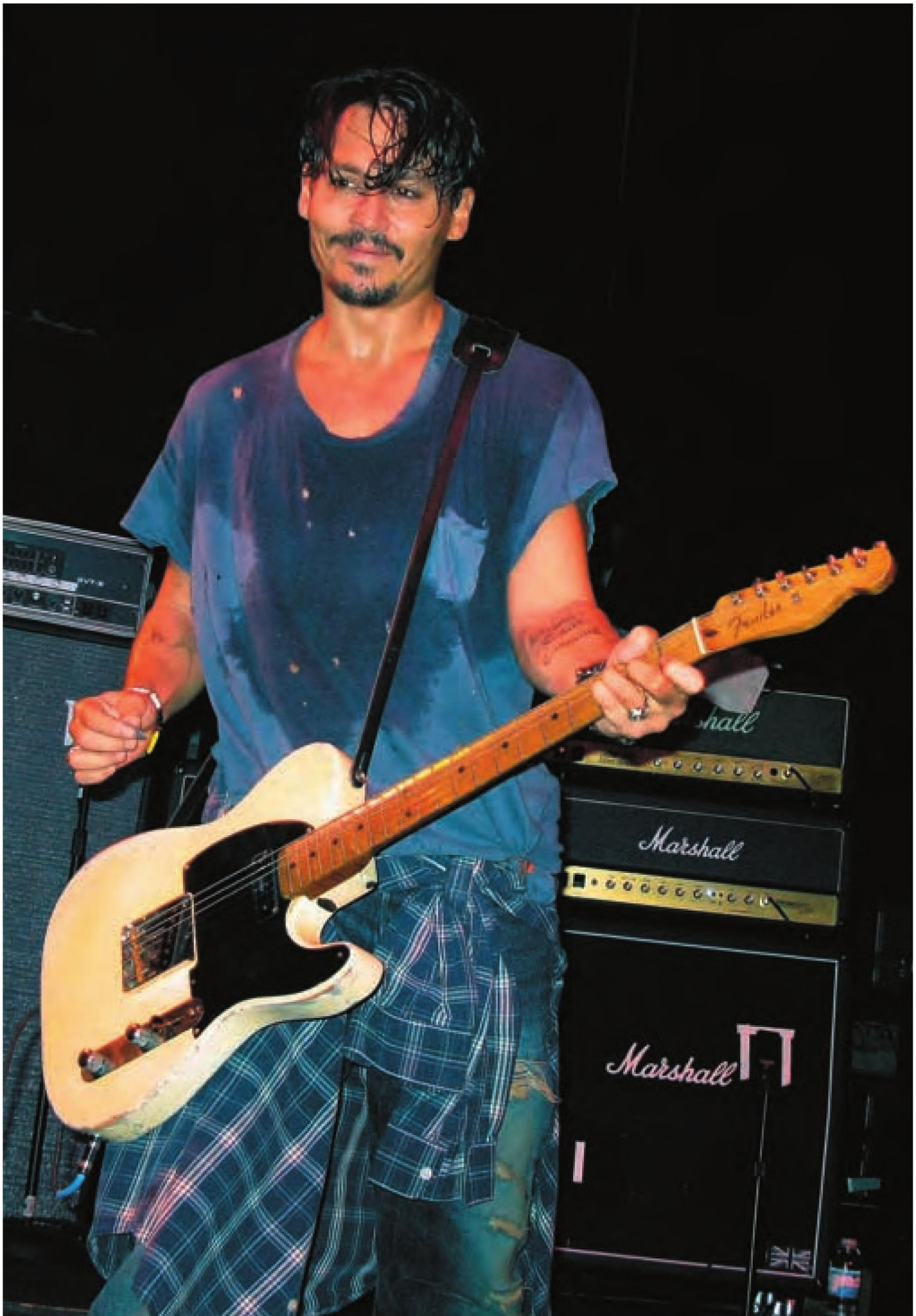
Tóm tắt chương 103 Đặc điểm nào khiến tế bào trở thành đơn vị cơ bản của sự sống? â € ¢ Lý thuyết tế bào là lý thuyết thống nhất về sinh học tế bào. Tất cả các sinh vật sống đều được cấu tạo từ các tế bào và tất cả các tế bào đều đến từ các tế bào có sẵn. • Một tế bào có kích thước nhỏ để duy trì tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích lớn. Điều này cho phép nó trao đổi đủ số lượng vật liệu với môi trường của nó. Ôn lại Hình 5.1, 5.2# HOẠT ĐỘNG 5.1 â€¢ Cấu trúc tế bào có thể được nghiên cứu bằng kính hiển vi ánh sáng và kính hiển vi điện tử. Ôn lại Hình 5.3# HOẠT ĐỘNG 5.2 â€¢ Tất cả các tế bào được bao bọc bởi một màng plasma có tính thấm chọn lọc giúp ngăn cách các chất bên trong chúng với môi trường bên ngoài. â € ¢ Trong khi các quá trình sinh hóa, phân tử và cấu trúc nhất định được chia sẻ bởi tất cả các loại tế bào, thì có hai loại sinh vật - sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn - có thể được phân biệt bằng cấu trúc tế bào đặc trưng. “Tế bào nhân chuẩn thường lớn hơn và phức tạp hơn tế bào nhân sơ. Chúng chứa các bào quan có màng bao bọc, bao gồm cả nhân. @Tế bào nhân sơ có đặc điểm gì? • Tế bào nhân sơ không có ngăn bên trong nhưng có vùng nucleoid chứa DNA và tế bào chất chứa cytosol, ribosome, protein và các phân tử nhỏ. Một số sinh vật nhân sơ có các cấu trúc bảo vệ bổ sung, bao gồm thành tế bào, màng ngoài và vỏ. Ôn lại Hình 5.4 – Một số sinh vật nhân sơ có màng bên trong gấp nếp như màng được sử dụng trong quang hợp, và một số có tiên mao hoặc lông mao để vận động hoặc bám vào. Ôn lại Hình 5.5 – Các protein dạng sợi trong tế bào chất tạo nên khung tế bào, hỗ trợ quá trình phân chia tế bào và duy trì hình dạng tế bào. Những đặc điểm đặc trưng của tế bào nhân chuẩn? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 5.1 â€¢ Tế bào nhân chuẩn lớn hơn tế bào nhân sơ và chứa nhiều bào quan có màng bao bọc. Các màng bao bọc các bào quan đảm bảo ngăn cách các chức năng của chúng. Ôn lại Hình 5.7 – Nhân chứa phần lớn DNA của tế bào và tham gia kiểm soát quá trình tổng hợp protein. DNA và các protein liên kết với nó tạo thành một vật liệu gọi là chất nhiễm sắc. Mỗi phân tử DNA dài và mỏng xuất hiện trong một cấu trúc nhiễm sắc thể rời rạc gọi là nhiễm sắc thể. Ôn lại Hình 5.8 CHƯƠNG TÓM TẮT 5 â€¢ Trong nhân là nhân, nơi bắt đầu quá trình lắp ráp ribosome. Sau khi lắp ráp một phần, ribosome được vận chuyển đến tế bào chất, nơi chúng được hoàn thiện và hoạt động như nơi tổng hợp protein. • Hệ thống nội màng - bao gồm mạng lưới nội chất và bộ máy Golgi - là một loạt các ngăn có liên quan với nhau được bao bọc bởi các màng. Nó tách protein và sửa đổi chúng. Lysosome chứa nhiều enzyme tiêu hóa. Ôn lại Hình 5.9f 5.1 0# HOẠT ĐỘNG 5.3# HƯỚNG DẪN Animated 5.2 â€¢ Ty thể và lục lạp là các bào quan bán tự động xử lý năng lượng. Ty thể có mặt ở hầu hết các sinh vật nhân chuẩn và chứa các enzym cần thiết cho quá trình hô hấp tế bào.Các tế bào của sinh vật nhân chuẩn quang hợp chứa lục lạp thu năng lượng ánh sáng để quang hợp. Ôn lại Hình 5.1 1f 5.12 â€¢ Không bào lớn có ở nhiều tế bào thực vật. Không bào bao gồm một ngăn có màng bao bọc chứa đầy nước và các chất hòa tan. • Các vi sợi, sợi trung gian và vi ống của bộ khung tế bào cung cấp cho tế bào hình dạng, sức mạnh và khả năng chuyển động. Ôn lại Hình 5.14 â€¢ Protein vận động sử dụng năng lượng của tế bào để thay đổi hình dạng và di chuyển. Chúng điều khiển chuyển động uốn cong của lông mao và tiên mao, đồng thời vận chuyển các bào quan dọc theo các vi ống trong tế bào. Ôn lại hình 5.1 8f 5.19 Vai trò của các cấu trúc ngoại bào là gì? – Thành tế bào thực vật chủ yếu bao gồm cellulose. Thành tế bào bị xuyên qua bởi plasmodesmata tham gia tế bào chất của các tế bào lân cận. â€¢ Ở động vật, chất nền ngoại bào bao gồm các loại protein khác nhau, bao gồm collagen và proteoglycan. Ôn lại Hình 5.22 Tế bào nhân thực có nguồn gốc như thế nào? â € ¢ Sự xâm nhập của màng sinh chất có thể dẫn đến sự hình thành một số bào quan có màng bao bọc, chẳng hạn như hệ thống nội màng và nhân. Ôn lại Hình 5.23A â€¢ Cộng sinh có nghĩa là “sống chung”. Lý thuyết nội cộng sinh cho rằng ty thể và lục lạp hình thành khi các tế bào lớn hơn nuốt chửng nhưng không tiêu hóa các tế bào nhỏ hơn. Lợi ích chung cho phép duy trì mối quan hệ cộng sinh này, cho phép các tế bào nhỏ hơn tiến hóa thành các bào quan nhân chuẩn như ngày nay. Xem lại Hình 5.23B [â– Y ftij Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại khóa VftrXv f'9ures' Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is5" Lý thuyết nội cộng sinh cho rằng ty thể và lục lạp hình thành khi các tế bào lớn hơn nuốt chửng nhưng không tiêu hóa các tế bào nhỏ hơn. Lợi ích chung cho phép duy trì mối quan hệ cộng sinh này, cho phép các tế bào nhỏ hơn tiến hóa thành các bào quan nhân chuẩn như ngày nay. Xem lại Hình 5.23B

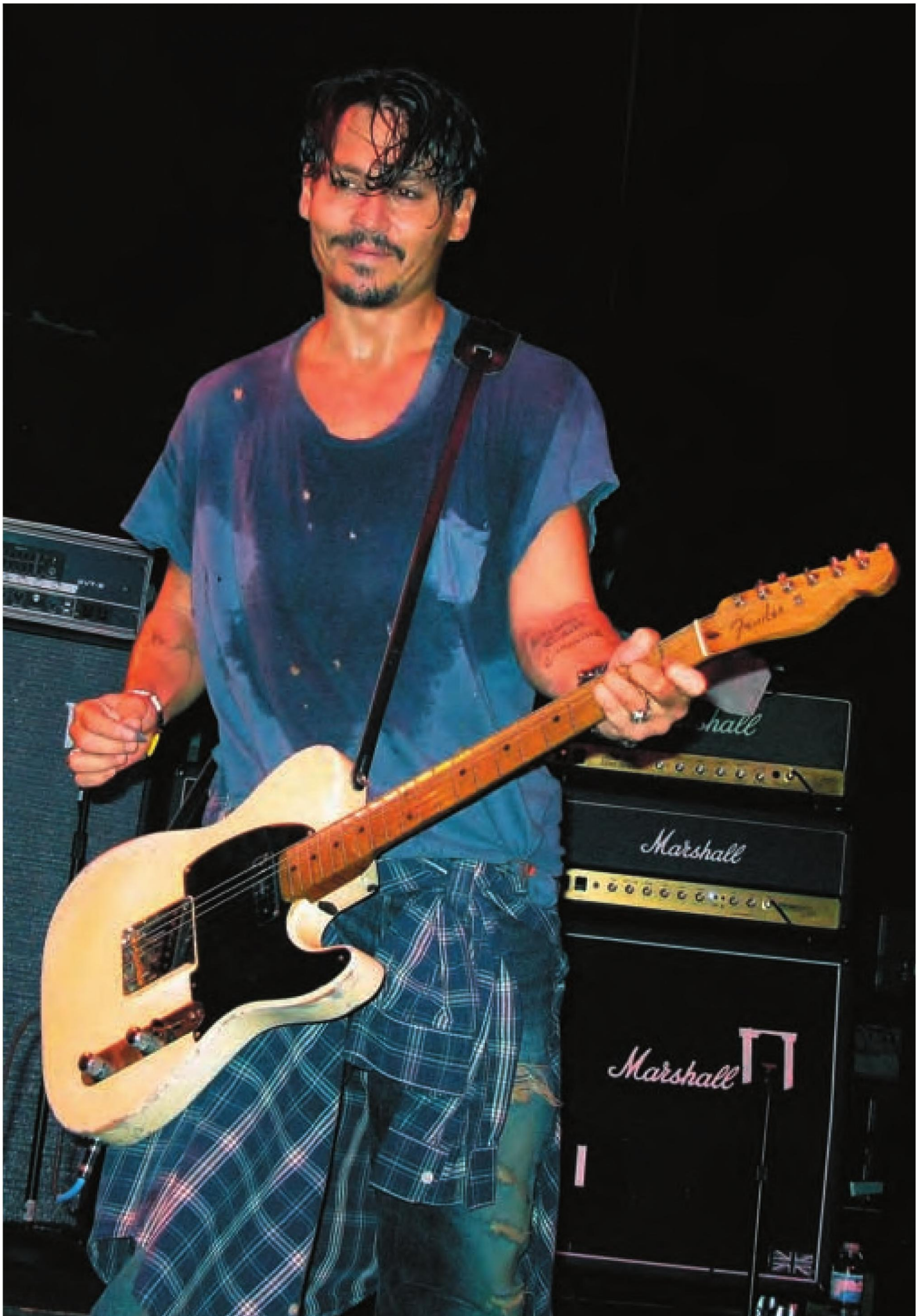
[â– Y ftij Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại khóa VftrXv f'9ures' Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is5" Lý thuyết nội cộng sinh cho rằng ty thể và lục lạp hình thành khi các tế bào lớn hơn nuốt chửng nhưng không tiêu hóa các tế bào nhỏ hơn. Lợi ích chung cho phép duy trì mối quan hệ cộng sinh này, cho phép các tế bào nhỏ hơn tiến hóa thành các bào quan nhân chuẩn như ngày nay. Xem lại Hình 5.23B
[â– Y ftij Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại khóa VftrXv f'9ures' Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is5

104 CHƯƠNG 5 Tế bào: Đơn vị hoạt động của sự sống NHỚ CHƯƠNG 1. Cấu trúc nào thường có ở cả tế bào nhân sơ và tế bào nhân thực? Một. Lục lạp b. Vách tế bào c. Hạt nhân d. Ty thể e. Vi ống 2. Yếu tố chính hạn chế kích thước tế bào là a. nồng độ nước trong tế bào chất. b. nhu cầu năng lượng c. sự hiện diện của các bào quan có màng bao bọc. d. tỉ số giữa diện tích bề mặt và thể tích. đ. thành phần của màng sinh chất. 3. Câu nào nói về plastid là đúng? Một. Chúng được tìm thấy ở sinh vật nhân sơ. b. Chúng được bao quanh bởi một màng duy nhất. c. Chúng là nơi hô hấp tế bào. d. Chúng chỉ được tìm thấy ở nấm. đ. Chúng có thể chứa nhiều sắc tố hoặc polysaccharide khác nhau. 4. Cấu trúc nào không được bao quanh bởi một hoặc nhiều màng? Một. Ribôxôm b. Lục lạp c. Ti thể d. Peroxisome e. Không bào 5. Bộ xương tế bào bao gồm a. lông mao, roi và vi sợi. b. lông mao, vi ống và vi sợi. c. vách tế bào bên trong. d. vi ống, sợi trung gian và vi sợi. đ. vi ống bị vôi hóa. 6. Vi sợi a. được cấu tạo từ các polysaccharid. b. được cấu tạo từ Actin. c. cho phép lông mao và tiên mao di chuyển. d. tạo thành trục chính hỗ trợ sự di chuyển của nhiễm sắc thể. đ. duy trì vị trí của lục lạp trong tế bào. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Nếu đột nhiên tất cả các lysosome trong tế bào bị vỡ thì hậu quả có thể xảy ra là gì? Một. Các đại phân tử trong bào tương sẽ bị phá vỡ. b. Nhiều protein hơn sẽ được tạo ra. c. DNA trong ty thể sẽ bị phá vỡ. d. Ty thể và lục lạp sẽ phân chia. đ. Sẽ không có thay đổi trong chức năng tế bào. 8. Một phân tử sẽ phải đi qua bao nhiêu màng khi di chuyển từ bên trong (chất nền) của lục lạp đến bên trong (ma trận) của ty thể? Từ bên trong lysosome đến bên ngoài tế bào? Từ ribosome này sang ribosome khác? 9. So sánh chất nền ngoại bào của tế bào động vật với thành tế bào thực vật về thành phần sợi và không sợi, độ cứng và khả năng kết nối của tế bào. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Thuốc vincristine được dùng điều trị nhiều bệnh ung thư. Nó dường như hoạt động bằng cách làm cho các vi ống bị khử polyme. Việc sử dụng Vincristine có nhiều tác dụng phụ, bao gồm mất khả năng phân chia tế bào và các vấn đề về thần kinh. Giải thích tại sao điều này có thể như vậy. 11. Chuyển động của các protein mới được tổng hợp có thể được theo dõi qua các tế bào bằng cách sử dụng "xung đuổi". cuộc thí nghiệm. Trong quá trình tổng hợp, protein được gắn thẻ đồng vị phóng xạ ('xung'), sau đó các tế bào được phép xử lý protein trong các khoảng thời gian khác nhau. Vị trí của các protein phóng xạ sau đó được xác định bằng cách phân lập các bào quan của tế bào và định lượng mức độ phóng xạ của chúng. Bạn mong đợi kết quả gì đối với (a) enzyme lysosomal và (b) protein được giải phóng khỏi tế bào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, hoạt động,Câu đố LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

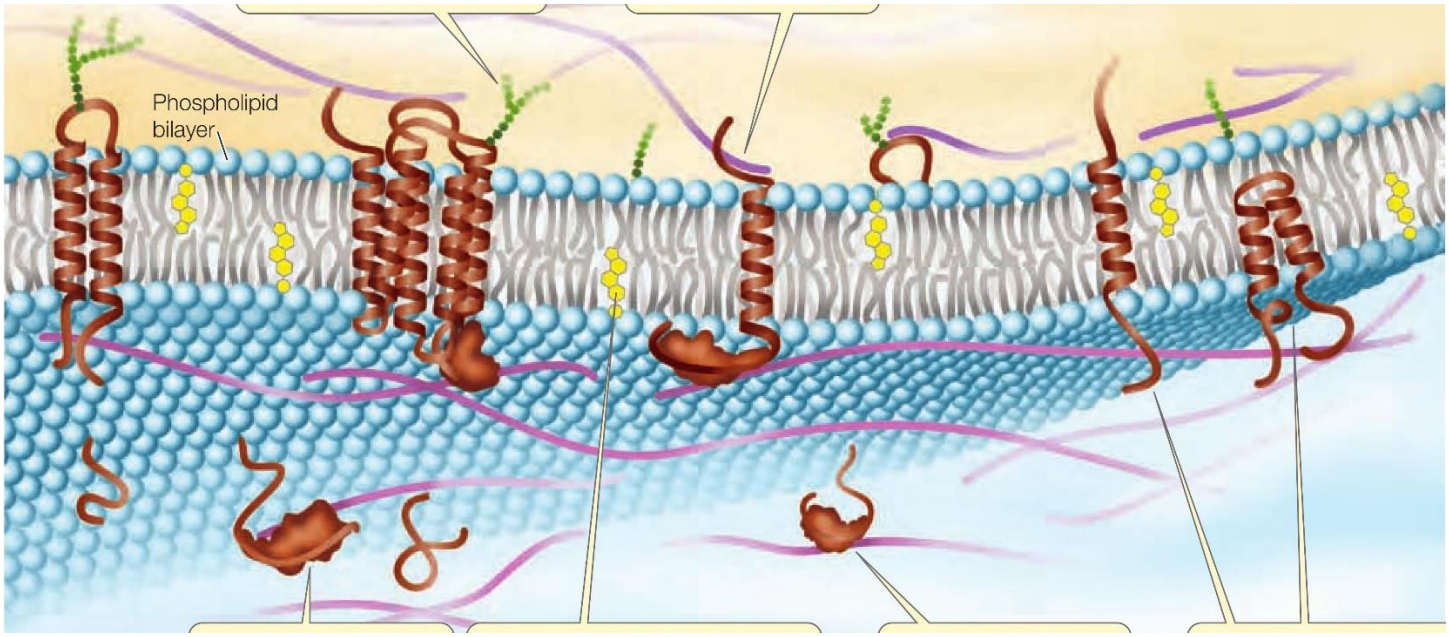
6 Màng tế bào CHƯƠNG NỘI DUNG 6.1 Cấu trúc của màng sinh học là gì? 6.2 Màng huyết tương tham gia vào sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? 6.3 Các quá trình thụ động của vận chuyển qua màng là gì? 6.4 Các quá trình hoạt động của vận chuyển màng là gì? 6.5 Các phân tử lớn đi vào và rời khỏi tế bào như thế nào? Đổ mồ hôi: Hoạt động của màng Trong quá trình hoạt động thể chất, nước được vận chuyển qua màng tế bào của tuyến mồ hôi và ra khỏi da bằng quá trình xuất bào. VÀI NGÀY SAU KHI TRỞ THÀNH THỦ TƯỚNG, khi Thế chiến thứ hai lan rộng khắp châu Âu, Winston Churchill đã nói với Quốc hội Anh, "Tôi không có gì để cống hiến ngoài máu, công việc cực nhọc, nước mắt và mồ hôi." Anh ta có thể không biết rằng hai thứ cuối cùng, nước mắt và mồ hôi, được vận chuyển qua màng tế bào bên trong các mụn nước. Càng làm việc chăm chỉ, chúng ta càng nóng và đổ mồ hôi nhiều hơn. Như bạn đã thấy ở Chương 2, đổ mồ hôi là một cách làm giảm nhiệt độ cơ thể bằng cách sử dụng lượng nhiệt dư thừa để làm bay hơi nước. Vào lúc hoạt động cao điểm, chúng ta có thể mất tới 2 lít nước mỗi giờ, và nếu bạn biết gì về các cuộc không kích của Đức vào London trong chiến tranh, bạn sẽ biết rằng người dân thực sự đã làm việc cực nhọc và chắc hẳn đã đổ mồ hôi rất nhiều. Các tuyến mồ hôi nằm ngay dưới bề mặt da. Về cơ bản, chúng là những ống lót tế bào được bao quanh bởi dịch ngoại bào. Khi đổ mồ hôi, các ống này chứa đầy nước và các chất hòa tan. Để từ dịch ngoại bào vào ống, nước phải đi qua các tế bào lót ống. Đặc điểm nổi bật của tế bào sống là khả năng điều chỉnh

những gì đi vào và rời khỏi tế bào chất của chúng. Đây là chức năng của màng sinh chất (hoặc tế bào), một lớp lipid kép kỵ nước với các protein liên quan. Vì nó không hòa tan trong môi trường nước cả bên trong và bên ngoài tế bào nên màng tế bào là một rào cản vật lý. Nhưng nó cũng là một rào cản chức năng. Trong khi nước có tính phân cực thì phần bên trong của màng không phân cực - vì vậy nước có xu hướng tự nhiên tránh xa màng. Tốc độ di chuyển của nước qua lớp lipid kép rất khiêm tốn. Khi bạn tham gia vào các hoạt động bình thường như đọc cuốn sách này, màng tế bào bao quanh các tế bào lót tuyến mồ hôi không cho nhiều nước đi vào hoặc đi ra. Nhưng khi bạn tập luyện cường độ cao, các túi nhỏ có màng bọc bên trong tế bào chứa đầy nước và một số muối hòa tan. Trong một quá trình gọi là xuất bào, các túi này kết hợp với màng tế bào và giải phóng chất lỏng (mồ hôi) vào ống. Từ đó mồ hôi chảy lên bề mặt da và bốc hơi. Các mụn nước không phải là cách duy nhất để đưa nước phân cực qua màng không phân cực. Ở thận của động vật có vú và ở rễ, thân và lá thực vật, các lỗ đặc biệt gọi là aquaporin xuất hiện trong màng tế bào. Nước có thể dễ dàng chảy qua chúng vì các protein lót kênh có bề mặt bên trong ưa nước. Chức năng vận chuyển nước của aquaporin được biết đến rộng rãi đến mức có một loại kem dưỡng ẩm thẩm mỹ có tên Aquaporin Active!m Độ tinh khiết của nước là một vấn đề toàn cầu. Kênh màng aquaporin có thể được sử dụng trong lọc nước không? Xem câu trả lời ở trang 122.


Marshall
Marshall
Marshall


Marshall
Marshall
Marshall

106 CHƯƠNG 6 Màng tế bào Bên ngoài tế bào A | Carbohydrate được gắn vào bề mặt bên ngoài của protein (tạo thành glycoprotein) hoặc lipid (tạo thành glycolipid). / \ Ở tế bào động vật, một số protein màng liên kết với các sợi trong chất nền ngoại bào. Các phân tử cholesterol J xen kẽ giữa các đuôi phospholipid trong lớp kép ảnh hưởng đến tính lưu động của axit béo trong màng. v _ _ _ / protein tương tác với bộ xương tế bào bên trong. Bên trong tế bào Một số màng Protein màng ngoại vi hoàn toàn không xuyên qua được lớp kép. V _ I _ (" x Một số protein nguyên vẹn xuyên qua toàn bộ lớp kép phospholipid, số khác chỉ thâm nhập một phần vào lớp kép. 6.1 Mô hình khảm lỏng Cấu trúc phân tử chung của Hoạt động 6.1 màng sinh học là một lớp kép phospholipid liên tục mà Khảm lỏng Model Lifel 0e.com/ac6.1 có các protein được gắn vào hoặc liên kết với nó. Cấu trúc của màng sinh học là gì? Tổ chức vật lý và chức năng của tất cả các màng sinh học phụ thuộc vào thành phần của chúng: lipid, protein và carbohydrate. Bạn Chúng ta đã quen thuộc với các phân tử này ở Chương 3, nên có thể sẽ hữu ích khi xem lại chương đó ngay bây giờ. Các lipid thiết lập tính toàn vẹn vật lý của màng và tạo ra một rào cản hiệu quả ngăn cản sự di chuyển nhanh chóng của các vật liệu ưa nước như nước và ion. Ngoài ra, lớp kép phospholipid đóng vai trò là lipid "Lấy" trong đó nhiều loại protein "nổi" (Hình 6.1). Thiết kế chung này được gọi là mô hình khảm lỏng. Nó có tính khảm vì nó được tạo thành từ nhiều thành phần rời rạc, và chất lỏng vì chúng có thể di chuyển tự do. Trong mô hình khảm chất lỏng cho màng sinh học, các protein được nhúng không cộng hóa trị vào lớp kép phospholipid bởi các vùng (hoặc vùng) kỵ nước của chúng, nhưng vùng ưa nước của chúng tiếp xúc với điều kiện nước ở hai bên của lớp kép. Những protein màng này có một số chức năng, bao gồm di chuyển vật liệu qua màng và nhận tín hiệu hóa học từ môi trường bên ngoài của tế bào. Mỗi màng có một tập hợp các protein phù hợp với các chức năng chuyên biệt của tế bào hoặc cơ quan mà nó bao quanh. Các carbohydrate liên kết với màng được gắn vào lipid hoặc với các phân tử protein. Trong màng sinh chất, carbohydrate nằm ở bên ngoài tế bào, nơi chúng có thể tương tác với các chất ở môi trường bên ngoài. Giống như một số protein màng, carbohydrate rất quan trọng trong việc nhận biết các phân tử cụ thể, chẳng hạn như các phân tử trên bề mặt của các tế bào lân cận. Mặc dù mô hình khảm chất lỏng phần lớn có giá trị đối với cấu trúc màng nhưng nó không nói lên nhiều điều về thành phần màng. Khi bạn đọc về các phân tử khác nhau trong màng trong các phần tiếp theo, hãy nhớ rằng một số màng có nhiều protein hơn lipid, một số khác giàu lipid, một số khác có lượng cholesterol hoặc sterol khác đáng kể và một số khác lại giàu carbohydrate.Lipid tạo thành lõi kỵ nước của màng. Lipid trong màng sinh học thường là phospholipid. Nhớ lại trong Phần 2.2 rằng một số hợp chất là ưa nước ("ưa nước") và những hợp chất khác là kỵ nước ("ghét nước"), và từ Phần 3.4, một phân tử phospholipid có cả hai loại: – Vùng ưa nước: "Đầu" chứa phốt pho; của phospholipid được tích điện và do đó liên kết với các phân tử nước phân cực. – Vùng kỵ nước: Các “đuôi” axit béo dài, không phân cực; của liên kết phospholipid với các vật liệu không phân cực khác; chúng không hòa tan trong nước hoặc liên kết với các chất ưa nước. Do những đặc tính này, một cách để phospholipid có thể cùng tồn tại với nước là tạo thành lớp kép, với các "đuôi" axit béo; của hai lớp tương tác với nhau và cực

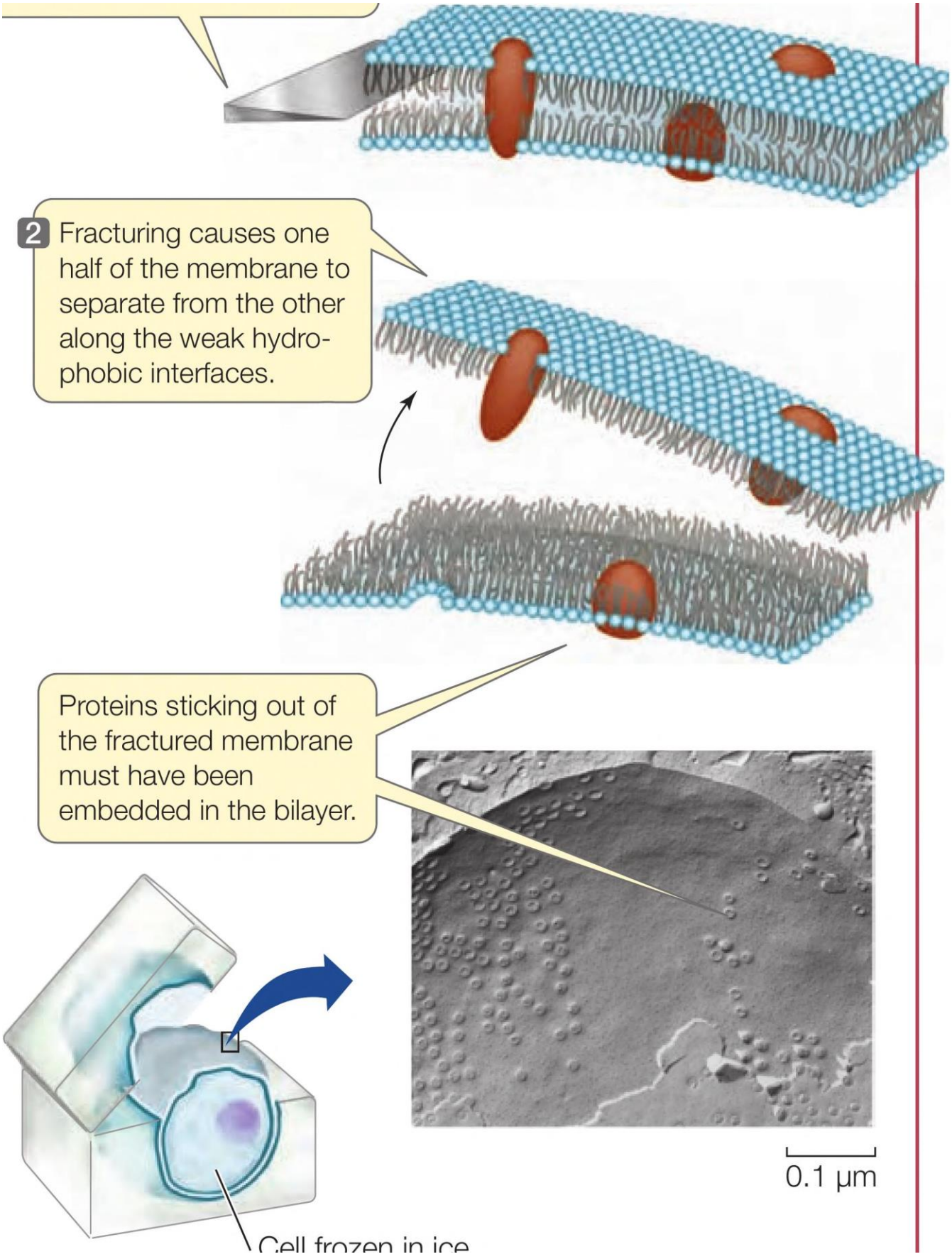


6.1 Cấu trúc của màng sinh học là gì? 107 Các “đuôi” axit béo không phân cực, kỵ nước tương tác với nhau ở bên trong lớp hai. Các phần “đầu” tích điện hoặc cực ưa nước tương tác với nước ở cực. \ _ ' _ y Môi trường nước Môi trường nước "đầu" hướng ra môi trường nước bên ngoài (Hình 6.2). Độ dày của màng sinh học là khoảng 8 nanomet (0,008 pm), gấp đôi chiều dài của một phospholipid thông thường - một dấu hiệu khác cho thấy màng bao gồm một lớp lipid kép. Một tờ giấy thông thường dày hơn tờ giấy này khoảng 8.000 lần. Trong phòng thí nghiệm, có thể dễ dàng tạo ra các lớp kép nhân tạo có cấu trúc giống như màng tự nhiên. Các lỗ nhỏ trong lớp kép như vậy tự bịt kín một cách tự nhiên. Khả năng liên kết của lipid với nhau và duy trì tổ chức hai lớp giúp màng sinh học hợp nhất trong quá trình hình thành mụn nước, thực bào và các quá trình liên quan. Tất cả các màng sinh học đều có cấu trúc tương tự nhau, nhưng chúng khác nhau về loại protein và lipid mà chúng chứa. Màng từ các tế bào hoặc bào quan khác nhau có thể khác nhau rất nhiều về thành phần lipid. Phospholipid có thể khác nhau về độ dài chuỗi axit béo (số lượng nguyên tử carbon), mức độ không bão hòa (số lượng liên kết đôi) trong axit béo và các nhóm phân cực có mặt (xem Chương 3). Các chuỗi bão hòa cho phép các axit béo đóng gói chặt chẽ trong lớp kép, trong khi các chuỗi "xoắn" lại tạo thành các chuỗi xoắn. trong các axit béo không bão hòa (xem Hình 3.21) tạo ra một khối lỏng hơn, ít đậm đặc hơn. Lên đến 25% hàm lượng lipid của màng sinh chất tế bào động vật có thể là cholesterol steroid (xem Phần 3.4). Cholesterol ưu tiên liên kết với các axit béo bão hòa. Khi có mặt, cholesterol rất quan trọng đối với tính toàn vẹn của màng; cholesterol trong màng của bạn không gây nguy hiểm cho sức khỏe của bạn. Các axit béo của phospholipid làm cho phần bên trong kỵ nước của màng hơi lỏng - gần giống như chất lỏng 6.2 A Lớp kép Phospholipid Lớp kép phospholipid ngăn cách hai vùng nước. Tám phân tử phospholipid hiển thị bên phải đại diện cho một mặt cắt ngang nhỏ của lớp kép màng. như dầu ô liu nhẹ. Tính lưu động này cho phép một số phân tử di chuyển ngang trong mặt phẳng của màng. Một phân tử phospholipid nhất định trong màng sinh chất có thể di chuyển từ đầu này sang đầu kia của tế bào trong hơn một giây! Tuy nhiên, phân tử phospholipid ở một nửa lớp kép khó có thể tự động chuyển sang phía bên kia. Để điều đó xảy ra, phần cực của phân tử sẽ phải di chuyển qua phần kỵ nước bên trong màng. Vì các phản ứng lật phospholipid tự phát rất hiếm nên nửa bên trong và bên ngoài của lớp kép có thể khá khác nhau về loại phospholipid mà chúng chứa. Tính lưu động của màng bị ảnh hưởng bởi một số yếu tố, trong đó có hai yếu tố đặc biệt quan trọng: - Thành phần lipid:Cholesterol và các axit béo bão hòa, chuỗi dài gắn chặt với nhau, có rất ít không gian để chuyển động. Việc đóng gói chặt chẽ này dẫn đến màng ít chất lỏng hơn. Màng có axit béo chuỗi ngắn hơn, axit béo không bão hòa hoặc ít cholesterol hơn sẽ lỏng hơn. Nhiệt độ: Do các phân tử chuyển động chậm hơn và tính lưu động giảm khi nhiệt độ giảm, các quá trình tế bào diễn ra bên trong màng có thể chậm lại hoặc dừng lại trong điều kiện lạnh ở những sinh vật không thể giữ ấm cơ thể. Để giải quyết vấn đề này, một số sinh vật chỉ cần thay đổi thành phần lipid của màng khi chúng bị lạnh, thay thế axit béo bão hòa bằng axit béo không bão hòa

và sử dụng axit béo có đuôi ngắn hơn. Những thay đổi này đóng một vai trò trong sự tồn tại của thực vật, vi khuẩn và động vật ngủ đông trong mùa đông. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 6.1 Thành phần lớp kép lipid Lifel 0e.com/at6.1 Protein màng được phân bố không đối xứng Tất cả các màng sinh học đều chứa protein. Thông thường, màng sinh chất có 1 phân tử protein cho mỗi 25 phân tử lipid. Tỷ lệ này thay đổi tùy theo chức năng của màng. Ở màng trong của ty thể, nơi chuyên xử lý năng lượng, cứ 15 lipid thì có 1 protein. Tuy nhiên, myelin – một màng bao bọc các phần của một số tế bào thần kinh (tế bào thần kinh) và hoạt động như chất cách điện – chỉ có 1 protein cho mỗi 70 lipid. Protein màng rất đa dạng. Trên thực tế, khoảng 1/4 số gen mã hóa protein trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn mã hóa các protein màng. Có hai loại protein màng chung: protein ngoại vi và protein tích hợp. Các protein màng ngoại vi thiếu các nhóm kỵ nước tiếp xúc và không được nhúng vào lớp kép. Thay vào đó, chúng có các vùng cực hoặc tích điện tương tác với các phần tiếp xúc của protein màng nguyên vẹn hoặc với các đầu cực của phân tử phospholipid (xem Hình 6.1). Các protein màng tích hợp ít nhất được nhúng một phần vào lớp kép phospholipid (xem Hình 6.1). Giống như phospholipid.1 Protein màng được phân bố không đối xứng Tất cả các màng sinh học đều chứa protein. Thông thường, màng sinh chất có 1 phân tử protein cho mỗi 25 phân tử lipid. Tỷ lệ này thay đổi tùy theo chức năng của màng. Ở màng trong của ty thể, nơi chuyên xử lý năng lượng, cứ 15 lipid thì có 1 protein. Tuy nhiên, myelin – một màng bao bọc các phần của một số tế bào thần kinh (tế bào thần kinh) và hoạt động như chất cách điện – chỉ có 1 protein cho mỗi 70 lipid. Protein màng rất đa dạng. Trên thực tế, khoảng 1/4 số gen mã hóa protein trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn mã hóa các protein màng. Có hai loại protein màng chung: protein ngoại vi và protein tích hợp. Các protein màng ngoại vi thiếu các nhóm kỵ nước tiếp xúc và không được nhúng vào lớp kép. Thay vào đó, chúng có các vùng cực hoặc tích điện tương tác với các phần tiếp xúc của protein màng nguyên vẹn hoặc với các đầu cực của phân tử phospholipid (xem Hình 6.1). Các protein màng tích hợp ít nhất được nhúng một phần vào lớp kép phospholipid (xem Hình 6.1). Giống như phospholipid.1 Protein màng được phân bố không đối xứng Tất cả các màng sinh học đều chứa protein. Thông thường, màng sinh chất có 1 phân tử protein cho mỗi 25 phân tử lipid. Tỷ lệ này thay đổi tùy theo chức năng của màng. Ở màng trong của ty thể, nơi chuyên xử lý năng lượng, cứ 15 lipid thì có 1 protein. Tuy nhiên, myelin – một màng bao bọc các phần của một số tế bào thần kinh (tế bào thần kinh) và hoạt động như chất cách điện – chỉ có 1 protein cho mỗi 70 lipid. Protein màng rất đa dạng. Trên thực tế, khoảng 1/4 số gen mã hóa protein trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn mã hóa các protein màng. Có hai loại protein màng chung: protein ngoại vi và protein tích hợp. Các protein màng ngoại vi thiếu các nhóm kỵ nước tiếp xúc và không được nhúng vào lớp kép. Thay vào đó, chúng có các vùng cực hoặc tích điện tương tác với các phần tiếp xúc của protein màng nguyên vẹn hoặc với các đầu cực của phân tử phospholipid (xem Hình 6.1). Các protein màng tích hợp ít nhất được nhúng một phần vào lớp kép phospholipid (xem Hình 6.1). Giống như phospholipid.

 Các nhóm R ưa nước (chuỗi bên) ở các phần tiếp xúc của protein tương tác với môi trường nước. Bên ngoài tế bào (dung dịch nước) các nhóm R kỵ nước tương tác với lõi kỵ nước của màng, cách xa nước. Bên trong tế bào (dung dịch nước) Bên trong kỵ nước của lớp hai 6.3 Tương tác của các protein màng tích hợp Một protein màng nguyên vẹn được giữ trong màng nhờ sự phân bố của chuỗi bên ưa nước và kỵ nước trên các axit amin của nó. Phần ưa nước của protein kéo dài vào bên ngoài tế bào nước và tế bào chất bên trong. Chuỗi bên kỵ nước tương tác với lõi lipid kỵ nước của màng. những protein này có cả vùng (miền) ưa nước và kỵ nước (Hình 6.3). • Vùng ưa nước: Các dải axit amin có chuỗi bên ưa nước (nhóm R; xem Bảng 3.2) tạo cho một số vùng nhất định của protein có đặc tính phân cực. Các miền ưa nước này tương tác với nước và dính vào môi trường nước bên trong hoặc bên ngoài tế bào. Các vùng kỵ nước: Các chuỗi axit amin có chuỗi bên kỵ nước làm cho các vùng khác của protein có đặc tính không phân cực. Các miền này tương tác với các axit béo ở bên trong lớp kép phospholipid, cách xa nước. Một phương pháp chuẩn bị đặc biệt cho kính hiển vi điện tử, được gọi là phương pháp đóng băng bẻ gãy, cho thấy các protein được gắn trong lớp kép phospholipid của màng tế bào (Hình 6.4). Khi hai lá (hoặc các lớp) lipid tạo nên lớp kép được tách ra, các protein có thể được nhìn thấy dưới dạng các khối nhô ra từ bên trong mỗi màng. Các va chạm không được quan sát thấy khi hai lớp lipid tinh khiết nhân tạo bị đóng băng. Protein màng và lipid thường chỉ tương tác không cộng hóa trị. Các đầu cực của protein có thể tương tác với các đầu cực của lipid

và các vùng không phân cực của cả hai phân tử có thể tương tác kỵ nước. Tuy nhiên, một số protein màng có axit béo hoặc các nhóm lipid khác liên kết cộng hóa trị với chúng. Các thành phần lipid kỵ nước của chúng cho phép các protein này tự liên kết với lớp kép phospholipid. Protein được phân bố không đối xứng ở bề mặt bên trong và bên ngoài của màng. Một loại protein không thể tách rời kéo dài suốt lớp phospholipid kép và nhô ra ở cả hai bên được gọi là protein xuyên màng. CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 6.4 Protein màng được tiết lộ bằng kỹ thuật FreezeFracture. Màng tế bào HeLa (tế bào người) này lần đầu tiên được đông lạnh để cố định lipid và protein, sau đó bẻ gãy để lớp kép được tách ra. Các protein nhô ra khỏi màng bị nứt chắc hẳn đã được nhúng vào lớp kép. Mô đông lạnh bị gãy bằng dao kim cương hoặc thủy tinh. I Sự đứt gãy làm cho một nửa màng tách ra khỏi nửa kia dọc theo bề mặt kỵ nước yếu. Tế bào đông lạnh trong băng 0,1 giờ chiều Ngoài một hoặc nhiều miền xuyên màng kéo dài qua lớp kép,một protein như vậy có thể có các miền với các chức năng cụ thể khác ở mặt trong và mặt ngoài của màng. Protein màng ngoại vi nằm ở một bên của màng hoặc bên kia. Sự sắp xếp không đối xứng của các protein màng mang lại cho hai bề mặt của màng những đặc tính khác nhau. Như chúng ta sẽ sớm thấy, những khác biệt này có ý nghĩa chức năng rất lớn. Giống như lipid, một số protein màng di chuyển tương đối tự do trong lớp kép phospholipid. Các thí nghiệm liên quan đến kỹ thuật tổng hợp tế bào minh họa rõ ràng cho sự di chuyển này. Khi hai tế bào được hợp nhất, một màng liên tục duy nhất hình thành và bao quanh cả hai tế bào, và một số protein từ mỗi tế bào tự phân bố đồng đều xung quanh màng này (Hình 6.5). Mặc dù một số protein có thể tự do di chuyển trong màng, nhưng một số khác thì không, mà dường như được "neo"; tới một vùng cụ thể của màng. Những vùng màng này


2 Fracturing causes one half of the membrane to separate from the other along the weak hydrophobic interfaces.
Proteins sticking out of the fractured membrane must have been embedded in the bilayer.
0.1 μm
Cell frozen in ice

6.1 Cấu trúc của màng sinh học là gì? 109 NVESTIGATINGLIFE^^^^^ 6.5 Khuếch tán nhanh chóng của protein màng Hai tế bào động vật có thể được hợp nhất với nhau trong phòng thí nghiệm, tạo thành một tế bào lớn duy nhất (heterokaryon). Hiện tượng này được sử dụng để kiểm tra xem các protein màng có thể khuếch tán độc lập trong mặt phẳng của màng sinh chất hay không.3 GIẢ THUYẾT Protein được gắn trong màng có thể khuếch tán tự do trong màng. Phương pháp Tế bào chuột có protein màng có thể được đánh dấu bằng thuốc nhuộm màu xanh lá cây. V* ~rÂ®:^ (. 9 Â® 0o OÂ® â€¢> Â®Â®*oÂ® Tế bào chuột Protein màng\ oÂ® 9 ' 9 fâ'oo O cÂ®o O & ;QQOQ 0Â°q QQQQQQ qJ w o O o J Tế bào người có một loại protein màng có thể được đánh dấu bằng thuốc nhuộm màu đỏ. Tế bào người f Các tế bào được hợp nhất với nhau để tạo ra một dị thể. Kết quả 'Wooo , UÂ»Â » Â® a0 0> ?Â®Â°2oÃ® "*9 0Â®- 9J . 0-Â» l Â®Â®Â°*9Â®Â® Â» tÂ`Â®Â ® Â®Â «9Â®Â®> Ban đầu, protein màng của chuột và người ở các phía khác nhau của dị thể. Sau 40 phút, protein màng của chuột và người được trộn lẫn với nhau. KẾT LUẬN Protein màng có thể khuếch tán nhanh chóng trong mặt phẳng của màng. Vào BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aFrye, L. D. và M. Edidin. 1970. Tạp chí Khoa học Tế bào 7: 319-335. giống như một đàn ngựa trong trang trại: những con ngựa được tự do di chuyển xung quanh trong khu vực được rào chắn nhưng không ra ngoài nó.Một ví dụ là protein trong màng sinh chất của tế bào cơ nhận biết tín hiệu hóa học từ tế bào thần kinh. Protein này thường chỉ được tìm thấy ở vùng cụ thể nơi tế bào thần kinh gặp tế bào cơ. Làm thế nào điều này xảy ra? Protein bên trong tế bào có thể hạn chế sự di chuyển của protein trong màng. Bộ khung tế bào có thể có các thành phần ngay dưới mặt trong của màng được gắn với các protein màng nhô vào tế bào chất. Do đó, tính ổn định của các thành phần khung tế bào có thể hạn chế sự di chuyển của các protein màng gắn vào. Các màng thay đổi liên tục Các màng trong tế bào nhân chuẩn liên tục hình thành, biến đổi từ loại này sang loại khác, hòa nhập với nhau và phân hủy. Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 5, các mảnh màng di chuyển, dưới dạng túi, từ mạng lưới nội chất (ER) đến Golgi và từ Golgi đến màng sinh chất (xem Hình 5.9). Lysosome thứ cấp hình thành khi lysosome chính từ Golgi kết hợp với phagosome từ màng sinh chất (xem Hình 5.10). Bởi vì tất cả các màng đều có vẻ giống nhau dưới kính hiển vi điện tử và vì chúng dễ dàng chuyển đổi lẫn nhau nên chúng ta có thể mong đợi tất cả các màng dưới tế bào đều giống hệt nhau về mặt hóa học. Tuy nhiên, điều đó không đúng: có những khác biệt lớn về mặt hóa học giữa các màng của ngay cả một tế bào. Màng được thay đổi về mặt hóa học khi chúng tạo thành các bộ phận của bào quan nhất định. Ví dụ, trong bộ máy Golgi, các màng của mặt cis gần giống với màng của ER về thành phần hóa học,nhưng mặt của trnn giống với màng sinh chất hơn. Carbohydrate màng huyết tương là vị trí nhận biết Ngoài lipid và protein, màng plasma còn chứa carbohydrate (xem Hình 6.1). Carbohydrate nằm ở bề mặt ngoài của màng sinh chất và đóng vai trò là nơi nhận biết các tế bào và phân tử khác, như bạn sẽ thấy trong Phần 6.2. Carbohydrate liên kết với màng có thể được liên kết cộng hóa trị với lipid hoặc với protein: - Glycolipid bao gồm một carbohydrate liên kết cộng hóa trị với lipid. Mở rộng ra khỏi bề mặt tế bào, carbohydrate có thể đóng vai trò là tín hiệu nhận biết sự tương tác giữa các tế bào. Ví dụ, carbohydrate trên một số glycolipid thay đổi khi tế bào trở thành ung thư. Sự thay đổi này có thể cho phép các tế bào bạch cầu nhắm mục tiêu tiêu diệt các tế bào ung thư. - Glycoprotein bao gồm một hoặc nhiều chuỗi carbohydrate ngắn liên kết cộng hóa trị với protein. Các carbohydrate liên kết là các oligosacarit, thường có chiều dài không vượt quá 15 đơn vị monosacarit (xem Phần 3.3). Proteoglycan (xem Phần 5.4) là một loại protein bị glycosyl hóa nhiều hơn: nó có nhiều phân tử carbohydrate gắn vào hơn và chuỗi carbohydrate thường dài hơn so với trong glycoprotein. Các carbohydrate của glycoprotein và proteoglycan thường có chức năng nhận biết và bám dính tế bào. "bảng chữ cái" monosaccharide trên bề mặt ngoài của màng có thể tạo ra nhiều thông điệp đa dạng. Nhớ lại Phần 3.3 rằng monosaccharide là các carbohydrate đơn giản, thường chứa năm hoặc sáu nguyên tử cacbon trong cấu trúc vòng, có thể liên kết với nhau theo nhiều cấu hình khác nhau. Chúng có thể tạo thành các oligosacarit tuyến tính hoặc phân nhánh với nhiều hình dạng ba chiều khác nhau. Một oligosacarit có hình dạng cụ thể trên một tế bào có thể liên kết với hình dạng bổ sung trên một tế bào lân cận. Sự ràng buộc này là cơ sở của sự kết dính giữa tế bào và tế bào.4) là một protein bị glycosyl hóa nhiều hơn: nó có nhiều phân tử carbohydrate gắn vào hơn và chuỗi carbohydrate thường dài hơn so với glycoprotein. Các carbohydrate của glycoprotein và proteoglycan thường có chức năng nhận biết và bám dính tế bào. "bảng chữ cái" monosaccharide trên bề mặt ngoài của màng có thể tạo ra nhiều thông điệp đa dạng. Nhớ lại Phần 3.3 rằng monosaccharide là các carbohydrate đơn giản, thường chứa năm hoặc sáu nguyên tử cacbon trong cấu trúc

vòng, có thể liên kết với nhau theo nhiều cấu hình khác nhau. Chúng có thể tạo thành các oligosacarit tuyến tính hoặc phân nhánh với nhiều hình dạng ba chiều khác nhau. Một oligosacarit có hình dạng cụ thể trên một tế bào có thể liên kết với hình dạng bổ sung trên một tế bào lân cận. Sự ràng buộc này là cơ sở của sự kết dính giữa tế bào và tế bào.4) là một protein bị glycosyl hóa nhiều hơn: nó có nhiều phân tử carbohydrate gắn vào hơn và chuỗi carbohydrate thường dài hơn so với glycoprotein. Các carbohydrate của glycoprotein và proteoglycan thường có chức năng nhận biết và bám dính tế bào. "bảng chữ cái" monosaccharide trên bề mặt ngoài của màng có thể tạo ra nhiều thông điệp đa dạng. Nhớ lại Phần 3.3 rằng monosaccharide là các carbohydrate đơn giản, thường chứa năm hoặc sáu nguyên tử cacbon trong cấu trúc vòng, có thể liên kết với nhau theo nhiều cấu hình khác nhau. Chúng có thể tạo thành các oligosacarit tuyến tính hoặc phân nhánh với nhiều hình dạng ba chiều khác nhau. Một oligosacarit có hình dạng cụ thể trên một tế bào có thể liên kết với hình dạng bổ sung trên một tế bào lân cận. Sự ràng buộc này là cơ sở của sự kết dính giữa tế bào và tế bào.

110 CHƯƠNG 6 Màng tế bào LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Khuếch tán nhanh chóng protein màng Bài báo gốc Frye, L. D. và M. Edidin. 1970. Sự pha trộn nhanh chóng của các kháng nguyên bề mặt tế bào sau khi hình thành các thể dị nhân giữa chuột và người. Tạp chí Khoa học Tế bào 7: 319-335. Phân tích dữ liệu Một trong những thí nghiệm quan trọng cung cấp bằng chứng cho mô hình khảm chất lỏng được thực hiện bởi Louis Frye và Michael Edidin tại Đại học Johns Hopkins. Các nhà khoa học đã tận dụng kỹ thuật tổng hợp tế bào được phát triển gần đây và sử dụng nó để chứng minh rằng các protein màng khuếch tán nhanh chóng trong mặt phẳng của màng (xem Hình 6.5). Trong điều kiện thích hợp, hai tế bào có thể hợp nhất với nhau, tạo thành tế bào có nhân đôi với một màng liên tục. Trong trường hợp này, tế bào của chuột và người được hợp nhất và các protein màng đặc trưng cho từng loại tế bào được hiển thị bằng cách sử dụng kháng thể – chuột kết hợp với thuốc nhuộm màu xanh lá cây và con người với thuốc nhuộm màu đỏ. Ngay sau khi hợp nhất, một nửa màng tế bào chuyển sang màu đỏ và một nửa màu xanh lá cây. Sau đó, theo thời gian, các màu trộn lẫn vào nhau, chứng tỏ protein của chuột và người đang khuếch tán trong màng. Tỷ lệ tế bào có màu đỏ và xanh lá cây trộn lẫn hoàn toàn được tính toán theo thời gian sau khi hợp nhất tế bào. Các kết quả được hiển thị trong bảng. CÂU HỎI 1 Hãy vẽ phần trăm các ô được trộn đều theo thời gian. Mất bao lâu để trộn hoàn toàn? CÂU HỎI 2 Câu trả lời của bạn cho Câu hỏi 1 cho biết điều gì về tốc độ khuếch tán của protein của chuột và người? Thời gian (phút) Tế bào có protein hỗn hợp hoàn toàn (%) 5 0 10 3 25 40 40 94 120 100 RECAP Mô hình khảm chất lỏng áp dụng cho màng sinh chất và màng của các bào quan. Một protein màng tích hợp có cả hai miền ưa nước và kỵ nước, ảnh hưởng đến vị trí và chức năng của nó trong màng. Carbohydrate gắn vào lipid và protein ở bên ngoài màng đóng vai trò là nơi nhận biết. • Một số đặc điểm của mô hình khảm chất lỏng của màng sinh học là gì? Xem trang. 106 – Giải thích làm thế nào các vùng kỵ nước và ưa nước của phospholipid tạo ra lớp màng kép. Xem Hình 6.1 và 6.2 – Điều gì phân biệt protein toàn diện với protein ngoại vi? Xem trang 107-108 và Hình 6.1 – Bằng chứng thực nghiệm nào cho thấy protein màng có thể khuếch tán trong mặt phẳng của màng? Xem trang. 108 và Hình 6.5 Bây giờ bạn đã hiểu cấu trúc của màng sinh học, hãy xem các thành phần của chúng hoạt động như thế nào. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ tập trung vào màng bao quanh từng tế bào: màng sinh chất. Sau đó chúng ta sẽ xem xét cách màng sinh chất cho phép các tế bào riêng lẻ được nhóm lại với nhau thành hệ thống mô đa bào. Màng huyết tương tham gia vào sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? Thông thường tế bào của sinh vật đa bào tồn tại thành từng nhóm chuyên biệt có chức năng tương tự nhau, gọi là mô.Cơ thể của bạn có Truy cập BioPortal để thực hiện tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA khoảng 60 nghìn tỷ tế bào được tổ chức thành nhiều loại mô khác nhau - chẳng hạn như cơ, dây thần kinh và biểu mô. Hai quá trình cho phép các tế bào tự sắp xếp thành nhóm: – Nhận dạng tế bào, trong đó một tế bào liên kết đặc biệt với một tế bào khác thuộc một loại nhất định – Sự kết dính của tế bào, trong đó sự kết nối giữa hai tế bào được tăng cường Cả hai quá trình đều liên quan đến huyết tương màng. Một cách để nghiên cứu các quá trình này là chia mô thành các tế bào riêng lẻ và sau đó cho phép chúng dính lại với nhau. Loại thí nghiệm này được thực hiện dễ dàng nhất ở các sinh vật tương đối đơn giản, chẳng hạn như bọt biển, cung cấp mô hình tốt để nghiên cứu các quá trình cũng xảy ra trong các mô phức tạp của các loài lớn hơn. Bọt biển là động vật biển đa bào chỉ có một vài lớp tế bào riêng biệt (xem Phần 31.5). Các tế bào của miếng bọt biển dính vào nhau nhưng có thể được tách ra một cách cơ học bằng cách đưa con vật đi qua một màn chắn dây mảnh nhiều lần (Hình 6.6). Thông qua quá trình này, một con vật đơn lẻ trở

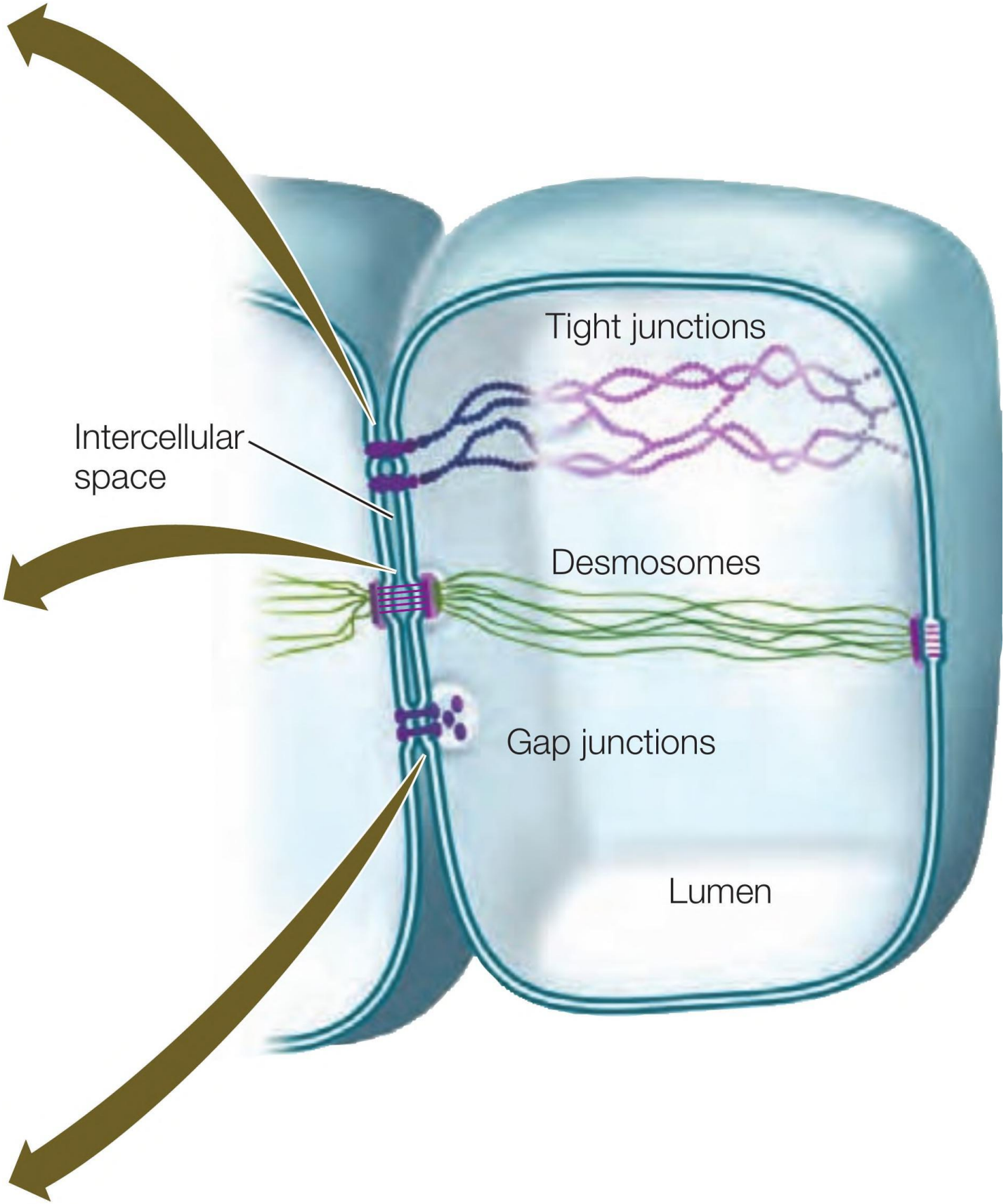
thành hàng trăm tế bào riêng lẻ lơ lửng trong nước biển. Nếu những tế bào như vậy được khuấy nhẹ nhàng trong vài giờ, quá trình nhận dạng tế bào sẽ diễn ra: Các tế bào va vào nhau và nhận ra nhau, dính vào nhau trong cùng hình dạng và tổ chức mô như miếng bọt biển ban đầu. Sự công nhận này mang tính đặc trưng cho từng loài; nếu các tế bào bọt biển tách rời từ hai loài khác nhau được đặt trong cùng một thùng chứa và lắc, các tế bào riêng lẻ sẽ chỉ dính vào các tế bào khác của cùng loài. Hai miếng bọt biển khác nhau hình thành, giống như những miếng bọt biển lúc bắt đầu thí nghiệm. Sự nhận biết tế bào và sự kết dính tế bào đặc hiệu của mô và loài cụ thể như vậy là rất cần thiết cho sự hình thành và duy trì các mô ở sinh vật đa bào. Hãy nghĩ về cơ thể của chính bạn.Các tế bào va vào nhau và nhận ra nhau, dính vào nhau theo hình dạng và tổ chức mô giống như miếng bọt biển ban đầu. Sự công nhận này mang tính đặc trưng cho từng loài; nếu các tế bào bọt biển tách rời từ hai loài khác nhau được đặt trong cùng một thùng chứa và lắc, các tế bào riêng lẻ sẽ chỉ dính vào các tế bào khác của cùng loài. Hai miếng bọt biển khác nhau hình thành, giống như những miếng bọt biển lúc bắt đầu thí nghiệm. Sự nhận biết tế bào và sự kết dính tế bào đặc hiệu của mô và loài cụ thể như vậy là rất cần thiết cho sự hình thành và duy trì các mô ở sinh vật đa bào. Hãy nghĩ về cơ thể của chính bạn.Các tế bào va vào nhau và nhận ra nhau, dính vào nhau theo hình dạng và tổ chức mô giống như miếng bọt biển ban đầu. Sự công nhận này mang tính đặc trưng cho từng loài; nếu các tế bào bọt biển tách rời từ hai loài khác nhau được đặt trong cùng một thùng chứa và lắc, các tế bào riêng lẻ sẽ chỉ dính vào các tế bào khác của cùng loài. Hai miếng bọt biển khác nhau hình thành, giống như những miếng bọt biển lúc bắt đầu thí nghiệm. Sự nhận biết tế bào và sự kết dính tế bào đặc hiệu của mô và loài cụ thể như vậy là rất cần thiết cho sự hình thành và duy trì các mô ở sinh vật đa bào. Hãy nghĩ về cơ thể của chính bạn.

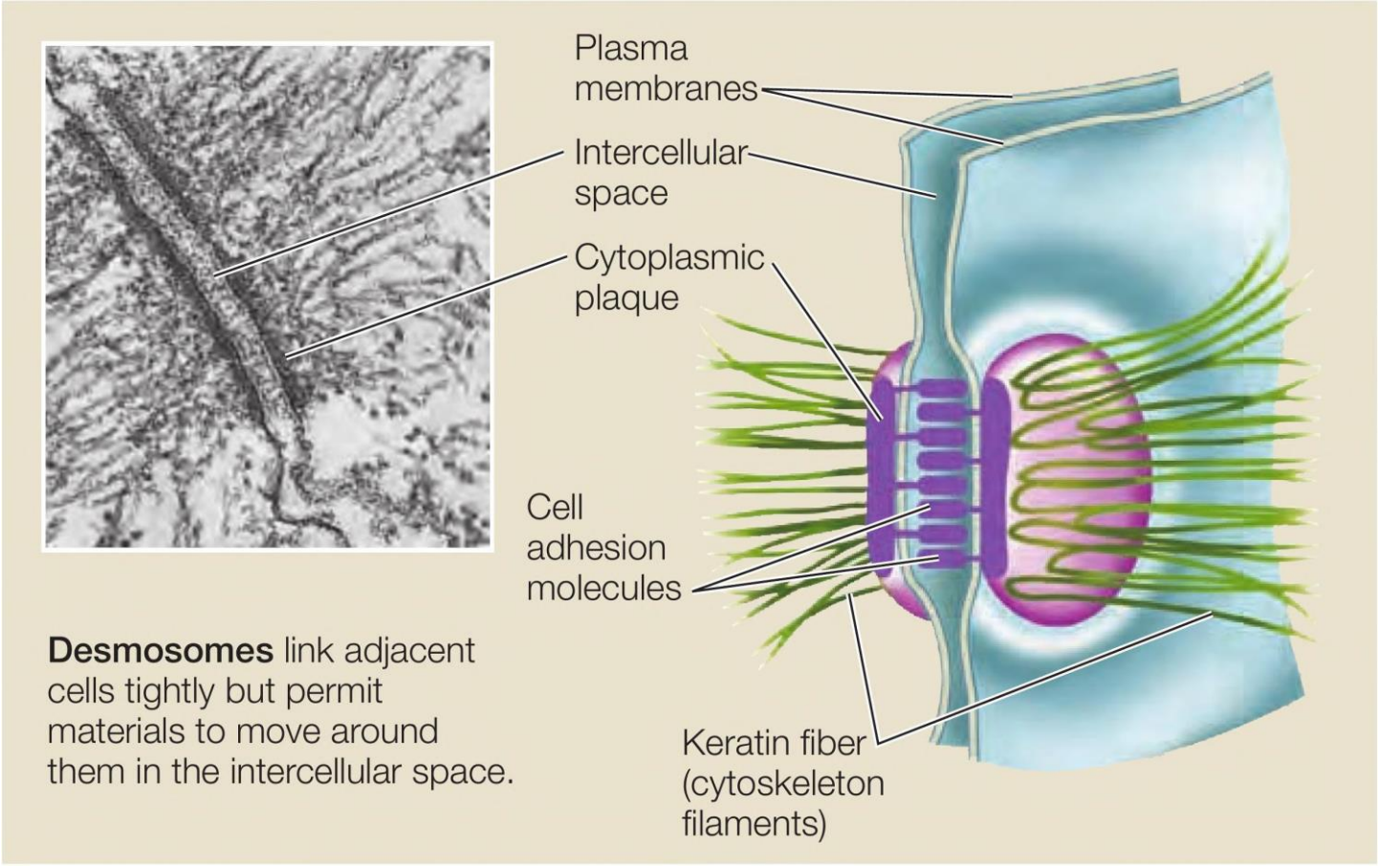
6.2 Màng huyết tương tham gia vào sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? Bệnh Một miếng bọt biển mới hình thành. Mô từ miếng bọt biển màu đỏ chứa các tế bào tương tự liên kết 1 với nhau. J Mô xốp có thể được tách thành các ô đơn lẻ bằng cách đưa nó qua một màn hình lưới mịn. Các vùng proteoglycan ở màng tiếp xúc sẽ liên kết với nhau, khiến các tế bào bám chặt vào nhau. 6.6 Nhận biết và kết dính tế bào Trong hầu hết các trường hợp (bao gồm cả sự tập hợp tế bào động vật thành mô), liên kết giữa các phân tử là đồng hình (giống nhau). Điều gì giữ cho tế bào cơ liên kết với tế bào cơ và da tiếp da? Sự bám dính tế bào cụ thể là một đặc điểm rõ ràng của các sinh vật phức tạp đến mức rất dễ bị bỏ qua. Bạn sẽ thấy nhiều ví dụ về sự kết dính tế bào cụ thể trong suốt cuốn sách này; ở đây chúng tôi mô tả các nguyên tắc chung của nó. Như bạn sẽ thấy, khả năng nhận biết tế bào và độ bám dính của tế bào phụ thuộc vào protein màng huyết tương. Nhận biết và bám dính tế bào liên quan đến protein và carbohydrate ở bề mặt tế bào. Các phân tử chịu trách nhiệm nhận biết và bám dính tế bào trong bọt biển là proteoglycan (thường chứa 80% carbohydrate theo trọng lượng phân tử) mang hai loại carbohydrate. Một loại tương đối nhỏ và liên kết với các thành phần màng, giữ cho proteoglycan gắn vào tế bào. Loại carbohydrate khác là một loại polysaccharide sunfat lớn hơn. Nếu polysacarit sunfat từ một loại bọt biển cụ thể được tinh chế và gắn vào các hạt xenlulo, các hạt sẽ kết hợp với nhau hoặc với các tế bào bọt biển - nhưng chỉ với các tế bào của cùng loại mà polysacarit đã được tinh chế. Điều này chứng tỏ rằng polysaccharide sunfat chịu trách nhiệm cho cả sự nhận biết đặc hiệu và độ bám dính của các tế bào bọt biển. Sự kết dính của tế bào có thể là kết quả của sự tương tác giữa các carbohydrate là một phần của glycolipids, glycoprotein hoặc proteoglycan - như trường hợp ở tế bào bọt biển. Trong các trường hợp khác, carbohydrate trên một tế bào tương tác với protein màng trên tế bào khác. Hoặc hai protein có thể tương tác trực tiếp. Như chúng tôi đã mô tả trong Phần 3.2, một protein không chỉ có hình dạng cụ thể mà nó còn có các nhóm hóa học cụ thể lộ ra trên bề mặt nơi chúng có thể tương tác với các chất khác, bao gồm cả các protein khác. Cả hai tính năng này đều cho phép liên kết với các phân tử cụ thể khác. Sự kết dính tế bào xảy ra ở tất cả các loại sinh vật đa bào. Ở thực vật, sự kết dính của tế bào có thể được điều hòa bởi cả protein màng tích hợp và carbohydrate cụ thể trong thành tế bào. Trong hầu hết các trường hợp, sự liên kết của các tế bào trong mô là đồng hình; nghĩa là, cùng một phân tử nhô ra khỏi cả hai tế bào và các bề mặt tiếp xúc sẽ liên kết với nhau. Nhưng liên kết dị hình (giữa các phân tử khác nhau trên các tế bào khác nhau) cũng xảy ra. Trong trường hợp này, các nhóm hóa học khác nhau trên các phân tử bề mặt khác nhau có ái lực với nhau. Ví dụ, khi tinh trùng của động vật có vú gặp trứng, các protein khác nhau trên hai loại tế bào có bề mặt liên kết bổ sung. Tương tự,một số loài tảo hình thành các tế bào sinh sản đực và cái (tương tự như tinh trùng và trứng) có tiên mao để đẩy chúng về phía nhau. Các tế bào đực và cái có thể nhận biết nhau nhờ các glycoprotein dị

hình trên tiên mao của chúng. Ba loại mối nối tế bào kết nối các tế bào lân cận Trong một cơ thể đa bào phức tạp, các phân tử nhận dạng tế bào cho phép các loại tế bào cụ thể liên kết với nhau. Thông thường, sau lần liên kết ban đầu, cả hai tế bào đều đóng góp vật chất để hình thành các cấu trúc màng bổ sung kết nối chúng với nhau. Những cấu trúc chuyên biệt này, được gọi là các mối nối tế bào, được thể hiện rõ nhất qua ảnh chụp vi điện tử của các mô biểu mô, là các lớp tế bào lót các khoang cơ thể hoặc bao phủ các bề mặt cơ thể. Những bề mặt này thường chịu áp lực hoặc phải giữ lại các chất bên trong dưới áp lực, do đó điều đặc biệt quan trọng là các tế bào của chúng phải bám chặt vào nhau. Chúng ta sẽ xem xét ba loại mối nối tế bào cho phép tế bào động vật bịt kín các khoảng trống giữa các tế bào, củng cố sự gắn kết với nhau và giao tiếp với nhau. Các mối nối chặt, desmosome và các mối nối khe lần lượt thực hiện ba chức năng này (Hình 6.7). • Các mối nối chặt chẽ ngăn cản các chất di chuyển qua các khoảng trống giữa các tế bào. Ví dụ, các tế bào lót bàng quang có mối nối chặt chẽ nên nước tiểu không thể rò rỉ ra khoang cơ thể. Một chức năng quan trọng khác của các mối nối chặt chẽ là duy trì các mặt khác biệt của tế bào trong mô bằng cách hạn chế sự di chuyển của protein màng trên bề mặt tế bào từ mặt này sang mặt kia. • Desmosome giữ các tế bào lân cận chặt chẽ với nhau, hoạt động giống như các mối hàn hoặc đinh tán. Vật chất vẫn có thể di chuyển xung quanh trong ma trận ngoại bào. Điều này mang lại sự ổn định cơ học cho các mô như da chịu áp lực về thể chất. • Các mối nối khe hở là các kênh chạy giữa các lỗ màng trong các tế bào lân cận, cho phép các chất đi qua giữa các tế bào. Ví dụ, ở tim, các khe hở cho phép dòng điện lan truyền nhanh chóng (qua trung gian là các ion) để các tế bào cơ tim đập đồng loạt. Màng tế bào bám vào ma trận ngoại bào Trong Phần 5.4, chúng tôi đã mô tả ma trận ngoại bào của tế bào động vật, bao gồm các protein collagen được sắp xếp theoNhững bề mặt này thường chịu áp lực hoặc phải giữ lại các chất bên trong dưới áp lực, do đó điều đặc biệt quan trọng là các tế bào của chúng phải bám chặt vào nhau. Chúng ta sẽ xem xét ba loại mối nối tế bào cho phép tế bào động vật bịt kín các khoảng trống giữa các tế bào, củng cố sự gắn kết với nhau và giao tiếp với nhau. Các mối nối chặt, desmosome và các mối nối khe lần lượt thực hiện ba chức năng này (Hình 6.7). • Các mối nối chặt chẽ ngăn cản các chất di chuyển qua các khoảng trống giữa các tế bào. Ví dụ, các tế bào lót bàng quang có mối nối chặt chẽ nên nước tiểu không thể rò rỉ ra khoang cơ thể. Một chức năng quan trọng khác của các mối nối chặt chẽ là duy trì các mặt khác biệt của tế bào trong mô bằng cách hạn chế sự di chuyển của protein màng trên bề mặt tế bào từ mặt này sang mặt kia. • Desmosome giữ các tế bào lân cận chặt chẽ với nhau, hoạt động giống như các mối hàn hoặc đinh tán. Vật chất vẫn có thể di chuyển xung quanh trong ma trận ngoại bào. Điều này mang lại sự ổn định cơ học cho các mô như da chịu áp lực về thể chất. • Các mối nối khe hở là các kênh chạy giữa các lỗ màng trong các tế bào lân cận, cho phép các chất đi qua giữa các tế bào. Ví dụ, ở tim, các khe hở cho phép dòng điện lan truyền nhanh chóng (qua trung gian là các ion) để các tế bào cơ tim đập đồng loạt. Màng tế bào bám vào ma trận ngoại bào Trong Phần 5.4, chúng tôi đã mô tả ma trận ngoại bào của tế bào động vật, bao gồm các protein collagen được sắp xếp theoNhững bề mặt này thường chịu áp lực hoặc phải giữ lại các chất bên trong dưới áp lực, do đó điều đặc biệt quan trọng là các tế bào của chúng phải bám chặt vào nhau. Chúng ta sẽ xem xét ba loại mối nối tế bào cho phép tế bào động vật bịt kín các khoảng trống giữa các tế bào, củng cố sự gắn kết với nhau và giao tiếp với nhau. Các mối nối chặt, desmosome và các mối nối khe lần lượt thực hiện ba chức năng này (Hình 6.7). • Các mối nối chặt chẽ ngăn cản các chất di chuyển qua các khoảng trống giữa các tế bào. Ví dụ, các tế bào lót bàng quang có mối nối chặt chẽ nên nước tiểu không thể rò rỉ ra khoang cơ thể. Một chức năng quan trọng khác của các mối nối chặt chẽ là duy trì các mặt khác biệt của tế bào trong mô bằng cách hạn chế sự di chuyển của protein màng trên bề mặt tế bào từ mặt này sang mặt kia. • Desmosome giữ các tế bào lân cận chặt chẽ với nhau, hoạt động giống như các mối hàn hoặc đinh tán. Vật chất vẫn có thể di chuyển xung quanh trong ma trận ngoại bào. Điều này mang lại sự ổn định cơ học cho các mô như da chịu áp lực về thể chất. • Các mối nối khe hở là các kênh chạy giữa các lỗ màng trong các tế bào lân cận, cho phép các chất đi qua giữa các tế bào. Ví dụ, ở tim, các khe hở cho phép dòng điện lan truyền nhanh chóng (qua trung gian là các ion) để các tế bào cơ tim đập đồng loạt. Màng tế bào bám vào ma trận ngoại bào Trong Phần 5.4, chúng tôi đã mô tả ma trận ngoại bào của tế bào động vật, bao gồm các protein collagen được sắp xếp theo

 (A) Protein nối (lồng vào nhau) Protein của các mối nối chặt tạo thành một lớp bịt kín, ngăn cản sự di chuyển của các chất hòa tan qua khoảng trống giữa các tế bào biểu mô. Màng huyết tương Khoảng gian bào (B) Màng huyết tương Khoảng gian Iu Mảng tế bào chất Desmosomes liên kết chặt

chẽ với các tế bào lân cận nhưng cho phép các vật chất di chuyển xung quanh chúng trong khoảng gian bào. Các phân tử kết dính tế bào Sợi Keratin (sợi tế bào) (C) Màng huyết tương Không gian giữa các tế bào Kênh ưa nước Các phân tử đi qua giữa các tế bào Connexin (protein kênh) 6.7 Các mối nối Liên kết các tế bào động vật với nhau Các mối nối chặt chẽ (A) và desmosome (B) có nhiều trong các mô biểu mô. Các mối nối khoảng cách (C) cũng được tìm thấy ở một số mô cơ và thần kinh, trong đó sự giao tiếp nhanh chóng giữa các tế bào là rất quan trọng. Mặc dù cả ba loại mối nối đều được hiển thị trong ô bên phải, nhưng cả ba loại này không nhất thiết phải được nhìn thấy cùng lúc trong các ô thực tế. Đi tới Hoạt động 6.2 Mối nối tế bào động vật Lifel 0e.com/ac6. 2 Mối nối chặt chẽ giữa các tế bào. không gian Desmosomes Khoảng cách mối nối Lumen (Hình 6.8A). Hơn 24 loại integrin khác nhau đã được mô tả trong tế bào người. Tất cả chúng liên kết với một protein trong ma trận ngoại bào bên ngoài tế bào và với các sợi Actin, một phần của khung tế bào, bên trong tế bào. Vì vậy, ngoài khả năng bám dính, integrin còn có vai trò duy trì cấu trúc tế bào thông qua sự tương tác của nó với khung tế bào. Sự gắn kết của integrin với ngoại bào _ . , Ma trận A x không cộng hóa trị và có thể đảo ngược. Khi một ô nối Gap cho phép các ô liền kề giao tiếp. di chuyển vị trí của nó trong mô hoặc sinh vật. một bên của tế bào tách ra khỏi các sợi ngoại bào trong một ma trận proteoglycan dạng sền sệt. Sự gắn kết của tế bào với chất nền ngoại bào rất quan trọng trong việc duy trì tính toàn vẹn của mô. Ngoài ra, một số ô có thể tách khỏi ô lân cận, di chuyển và gắn vào các ô khác; điều này thường được thực hiện qua trung gian bởi sự tương tác với chất nền ngoại bào. Một protein xuyên màng gọi là integrin thường làm trung gian cho sự gắn kết của các tế bào biểu mô với ma trận lular của ma trận ngoại bào trong khi phía còn lại mở rộng theo hướng chuyển động, hình thành các phần đính kèm mới theo hướng đó (Hình 6.8 B). integrin ở "mặt sau" của tế bào (cách xa hướng chuyển động) được đưa vào tế bào chất bằng quá trình nhập bào (xem Phần 6.5) để nó có thể được tái chế và sử dụng cho các phần đính kèm mới ở "phía trước" của tế bào. Những sự kiện này rất quan trọng đối với sự di chuyển của tế bào trong phôi đang phát triển và đối với sự lây lan của các tế bào ung thư.


Tight junctions
Intercellular space
Desmosomes
Gap junctions
Lumen



6.3 Các quá trình thụ động của vận chuyển qua màng là gì? 113 (A) (B) Bên trong tế bào Actin Integrin có các vị trí gắn kết với khung tế bào và chất nền ngoại bào; ô được liên kết với ma trận. Ma trận ngoại bào Bên ngoài tế bào Bên ngoài tế bào Màng huyết tương Khi tế bào di chuyển về phía trước, các túi đưa integrin đến “phía trước”, nơi integrin gắn vào ma trận ngoại bào. Hướng di chuyển của tế bào C ' \ Integrin được tái chế từ "phía sau" của tế bào bằng quá trình nhập bào. Integrin ma trận ngoại bào Vị trí bám dính mới 6.8 Integrin và ma trận ngoại bào (A) Integrin làm trung gian cho sự gắn kết của tế bào với ma trận ngoại bào. (B) Chuyển động của tế bào được thực hiện qua trung gian gắn integrin. RECAP Ở các sinh vật đa bào, các tế bào tự sắp xếp thành các mô thông qua quá trình nhận biết tế bào và bám dính tế bào. Các quá trình này được trung gian bởi các protein và carbohydrate liên quan đến màng. Protein màng tế bào cũng tương tác với ma trận ngoại bào. Các mối nối tế bào hỗ trợ củng cố các mô và cho phép các tế bào giao tiếp với nhau. ™ Mô tả sự khác biệt giữa nhận dạng tế bào và bám dính tế bào. Xem trang. 110 â€¢ Ba loại mối nối tế bào điều chỉnh sự di chuyển của vật chất giữa các tế bào và qua khoảng gian bào như thế nào? Xem trang. Hình minh họa và Hình 6.7 Chúng ta vừa xem xét màng sinh chất và các phân tử liên kết với nó điều chỉnh sự liên kết giữa các tế bào và duy trì sự bám dính của tế bào như thế nào. Bây giờ chúng ta chuyển sang chức năng chính khác của màng: điều hòa các chất đi vào hoặc rời khỏi tế bào hoặc cơ quan. Các quá trình thụ động của vận chuyển màng là gì? Như bạn đã biết, màng sinh học có nhiều chức năng và việc kiểm soát thành phần bên trong tế bào là một trong những chức năng quan trọng nhất. Màng sinh học cho phép một số chất, nhưng không cho phép các chất khác đi qua chúng. Đặc tính này của màng được gọi là tính thấm chọn lọc. Tính thấm chọn lọc cho phép màng xác định những chất nào đi vào hoặc rời khỏi tế bào hoặc cơ quan. Có hai quá trình khác nhau cơ bản trong đó các chất đi qua màng sinh học: â € ¢ Quá trình vận chuyển thụ động không cần năng lượng hóa học đầu vào để vận chuyển chúng. â€¢ Quá trình vận chuyển tích cực đòi hỏi đầu vào là năng lượng hóa học (năng lượng trao đổi chất). Phần này tập trung vào các quá trình thụ động qua đó các chất đi qua màng. Năng lượng cho sự vận chuyển thụ động của một chất xuất phát từ sự khác biệt giữa nồng độ của nó ở một bên màng và nồng độ của nó ở bên kia - gradient nồng độ của nó. Vận chuyển thụ động có thể bao gồm một trong hai loại khuếch

tán: khuếch tán đơn giản qua lớp kép phospholipid hoặc khuếch tán thuận lợi qua protein kênh hoặc protein vận chuyển. 0S0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 6.2 Vận chuyển thụ động 0 Â£ S Lifel 0e.com/at6.2 Khuếch tán là quá trình chuyển động ngẫu nhiên hướng tới trạng thái cân bằng. Trong một dung dịch, có xu hướng tất cả các thành phần được phân bố đều. Bạn có thể thấy điều này khi để một giọt mực rơi vào huyền phù gelatin. Ban đầu, các phân tử sắc tố rất đậm đặc, nhưng chúng sẽ di chuyển ngẫu nhiên, từ từ lan rộng cho đến khi cường độ màu giống hệt nhau trong toàn bộ gelatin. Một dung dịch trong đó các hạt chất tan được phân bố đồng đều được gọi là ở trạng thái cân bằng vì sẽ không có sự thay đổi thực sự về nồng độ của chúng trong tương lai. Ở trạng thái cân bằng không có nghĩa là các hạt đã ngừng chuyển động; điều đó chỉ có nghĩa là chúng đang di chuyển theo cách mà sự phân bố tổng thể của chúng không thay đổi. Khuếch tán là quá trình chuyển động ngẫu nhiên hướng tới trạng thái cân bằng. Mặc dù chuyển động của mỗi hạt riêng lẻ là hoàn toàn ngẫu nhiên, nhưng chuyển động chung của các hạt là

 Định hướng màng tế bào cho đến khi đạt trạng thái cân bằng. Do đó, sự khuếch tán là một sự di chuyển tổng thể từ vùng có nồng độ cao hơn đến vùng có nồng độ thấp hơn. Trong một dung dịch phức tạp (có nhiều chất tan khác nhau), độ khuếch tán của từng chất tan không phụ thuộc vào sự khuếch tán của các chất tan khác. Tốc độ khuếch tán của một chất phụ thuộc vào ba yếu tố: • Đường kính của phân tử hoặc ion: các phân tử nhỏ hơn khuếch tán nhanh hơn. • Nhiệt độ của dung dịch: nhiệt độ cao hơn dẫn đến sự khuếch tán nhanh hơn vì các ion hoặc phân tử có nhiều năng lượng hơn và do đó chuyển động nhanh hơn ở nhiệt độ cao hơn. • Độ dốc nồng độ trong hệ thống - nghĩa là sự thay đổi nồng độ chất tan theo khoảng cách theo một hướng nhất định: độ dốc nồng độ càng lớn thì chất khuếch tán càng nhanh. KHUẾCH TÁN TRONG TẾ BÀO VÀ MÔ Trong một thể tích nhỏ như thể tích bên trong tế bào, các chất hòa tan tự phân bố nhanh chóng bằng cách khuếch tán. Các phân tử và ion nhỏ có thể di chuyển từ đầu này của cơ quan này sang cơ quan khác trong một phần nghìn giây (10-3 giây, hoặc một phần nghìn giây). Tuy nhiên, tính hữu ích của cơ chế khuếch tán như một cơ chế vận chuyển giảm đi đáng kể khi khoảng cách ngày càng lớn. Trong trường hợp không có sự khuấy trộn cơ học, việc khuếch tán trên một centimet có thể mất một giờ hoặc hơn và khuếch tán qua mét có thể mất nhiều năm! Sự khuếch tán sẽ không đủ để phân phối vật liệu dọc theo chiều dài cơ thể con người, càng không đủ để phân phối vật liệu trên một sinh vật lớn hơn. Nhưng bên trong tế bào của chúng ta hoặc qua các lớp của một hoặc hai tế bào, sự khuếch tán đủ nhanh để phân phối các phân tử và ion nhỏ gần như ngay lập tức. KHUẾCH TẠO QUA MỌC Trong một dung dịch không có rào cản, tất cả các chất hòa tan khuếch tán ở tốc độ được xác định bởi nhiệt độ, tính chất vật lý và gradient nồng độ của chúng. Nếu màng sinh học chia dung dịch thành các ngăn riêng biệt thì sự chuyển động của các chất hòa tan khác nhau có thể bị ảnh hưởng bởi tính chất của màng. Người ta cho rằng màng này có khả năng thấm đối với các chất hòa tan có thể dễ dàng xuyên qua nó, nhưng không thấm đối với các chất không thể di chuyển qua nó. Các phân tử mà màng không thấm nước vẫn nằm trong các ngăn riêng biệt và nồng độ của chúng có thể khác nhau ở hai bên màng. Các phân tử mà màng có thể thẩm thấu sẽ khuếch tán từ ngăn này sang ngăn khác cho đến khi nồng độ của chúng bằng nhau ở cả hai phía của màng và đạt được trạng thái cân bằng. Sau thời điểm đó, các phân tử riêng lẻ sẽ tiếp tục đi qua màng nhưng sẽ không có sự thay đổi thực sự về nồng độ. Sự khuếch tán đơn giản diễn ra thông qua lớp kép phospholipid Trong quá trình khuếch tán đơn giản, các phân tử nhỏ đi qua lớp kép phospholipid của màng. Một phân tử kỵ nước và do đó hòa tan trong lipid, dễ dàng đi vào màng và có thể đi qua nó. Phân tử càng hòa tan trong lipid thì càng khuếch tán nhanh qua lớp kép màng.Tuyên bố này đúng với nhiều loại trọng lượng phân tử. Ngược lại, các phân tử tích điện hoặc phân cực, chẳng hạn như axit amin, đường và ion, không dễ dàng đi qua màng vì hai lý do. Đầu tiên, các phân tử tích điện hoặc phân cực như vậy không hòa tan nhiều trong phần kỵ nước bên trong của lớp kép. Thứ hai, những chất như vậy tạo thành nhiều liên kết hydro với nước và các ion trong môi trường nước, có thể là tế bào chất hoặc bên ngoài tế bào. Sự đa dạng của các liên kết hydro này ngăn cản các chất di chuyển vào bên trong kỵ nước của màng. Thẩm thấu là sự khuếch tán của nước qua màng Các phân tử nước đi qua các kênh chuyên biệt trong màng (xem câu chuyện mở đầu) bằng một quá trình khuếch tán gọi là thẩm thấu. Quá trình hoàn toàn thụ động này không sử dụng năng lượng trao đổi chất và phụ thuộc vào nồng độ tương đối của các phân tử nước ở mỗi bên của màng. Trong một dung dịch cụ thể, tổng nồng độ chất tan càng cao thì nồng độ phân tử nước càng thấp. Màng có thể cho phép nước nhưng không cho chất tan đi qua nó, và trong trường hợp đó, nước sẽ khuếch tán qua màng về

phía có nồng độ chất tan cao hơn (nước thấp hơn). Ba thuật ngữ được sử dụng để so sánh nồng độ chất tan của hai dung dịch được ngăn cách bởi màng: “Dung dịch ưu trương có nồng độ chất tan cao hơn dung dịch khác mà nó được so sánh (Hình 6.9A). • Dung dịch đẳng trương có nồng độ chất tan bằng nhau (Hình 6.9B). • Dung dịch nhược trương có nồng độ chất tan thấp hơn so với dung dịch khác mà nó được so sánh (Hình 6.9C). Nước di chuyển từ dung dịch nhược trương qua màng sang dung dịch ưu trương. Khi chúng tôi nói điều đó " nước chuyển động" hãy nhớ rằng chúng ta đang đề cập đến chuyển động ròng của nước. Vì rất dồi dào nên nước liên tục di chuyển qua các kênh protein qua màng sinh chất vào và ra khỏi tế bào. Điều khiến chúng ta quan tâm ở đây là liệu chuyển động tổng thể có lớn hơn theo hướng này hay hướng khác hay không. Nồng độ các chất hòa tan trong môi trường quyết định hướng thẩm thấu trong mọi tế bào động vật. Hồng cầu lấy nước từ dung dịch có tính trương lực thấp đối với chất chứa trong tế bào. Tế bào vỡ ra vì màng sinh chất của nó không thể chịu được áp suất do nước xâm nhập và gây ra hiện tượng sưng tấy. Ngược lại, tế bào co lại nếu dung dịch xung quanh nó ưu trương so với chất bên trong. Tính toàn vẹn của hồng cầu và bạch cầu hoàn toàn phụ thuộc vào việc duy trì nồng độ chất tan không đổi trong huyết tương: huyết tương phải đẳng trương với tế bào máu nếu tế bào không bị vỡ hoặc co lại. Do đó, việc điều chỉnh nồng độ chất tan trong dịch cơ thể là một quá trình quan trọng đối với các sinh vật không có thành tế bào. Ngược lại với tế bào động vật, tế bào thực vật, vi khuẩn cổ, vi khuẩn, nấm và một số sinh vật nguyên sinh có thành tế bào hạn chế thể tích và giữ cho chúng không bị vỡ ra.Tế bào có thành vững chắc

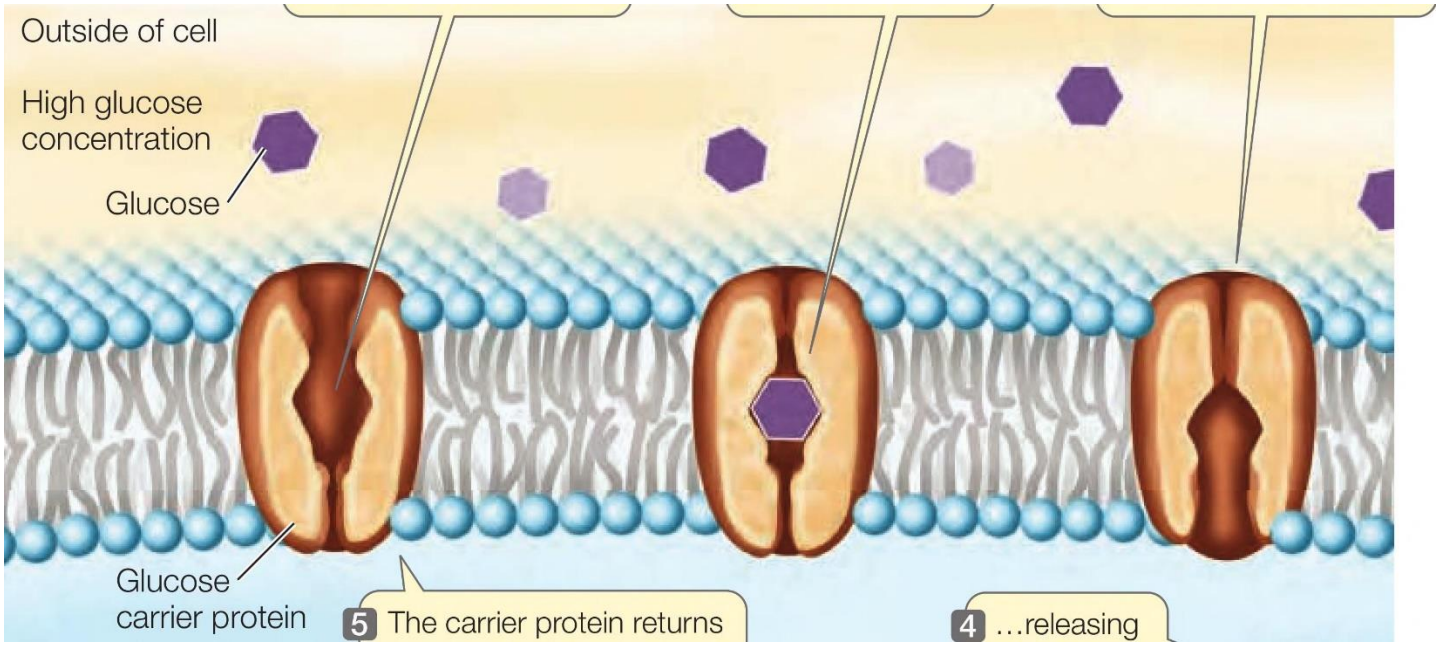
(A) Ưu trương ở bên ngoài (B) Đẳng trương (các chất đậm đặc bên ngoài) (nồng độ chất tan tương đương) (C) Nhược trương ở bên ngoài (các chất hòa tan loãng bên ngoài) Bên trong Bên ngoài tế bào _ _ của tế bào Tế bào động vật (hồng cầu) Tế bào mất đi nước và teo lại. Tế bào thực vật (tế bào biểu mô lá) Tế bào co lại, kéo màng sinh chất ra khỏi thành tế bào (héo). h2o â€¢ \ Tế bào cứng lại r>? , j nhưng nhìn chung vẫn giữ nguyên hình dạng / â€ r vì một ô ^ JjA ' â– có tường, v J Â§ 6.9 Thẩm thấu có thể thay đổi hình dạng của tế bào Trong dung dịch đẳng trương với tế bào chất (B), tế bào thực vật hoặc động vật duy trì hình dạng nhất quán, đặc trưng vì không có mạng lưới chuyển động của nước vào hoặc ra khỏi tế bào. Trong dung dịch nhược trương đối với tế bào chất (C), nước đi vào tế bào. Một môi trường ưu trương đối với tế bào chất (A) hút nước ra khỏi tế bào. chiếm một lượng nước hạn chế và khi làm như vậy chúng tạo ra áp suất bên trong lên thành tế bào, ngăn không cho nước tiếp tục xâm nhập. Áp suất này trong tế bào được gọi là áp suất trương lực. Áp suất Turgor giữ cho cây đứng thẳng (và rau diếp giòn) và là động lực cho sự phát triển của tế bào thực vật. Nó là một thành phần bình thường và thiết yếu của sự phát triển của thực vật. Nếu đủ nước rời khỏi tế bào, áp suất trương giảm và cây héo. Áp suất Turgor đạt khoảng 100 pound mỗi inch vuông (0,7 kg/ cm2) - lớn hơn nhiều lần so với áp suất trong lốp ô tô. Áp suất này lớn đến mức các tế bào sẽ thay đổi hình dạng và tách ra khỏi nhau nếu không có các phân tử kết dính trong thành tế bào thực vật. Sự khuếch tán có thể được hỗ trợ bởi các protein kênh Như chúng ta đã thấy trước đó, các chất phân cực hoặc tích điện như nước, axit amin, đường và ion không dễ dàng khuếch tán qua màng. Nhưng chúng có thể xuyên qua lớp kép phospholipid kỵ nước một cách thụ động (nghĩa là không cần cung cấp năng lượng) theo một trong hai cách, tùy thuộc vào chất: Protein kênh là các protein màng tích hợp tạo thành các kênh xuyên qua màng mà qua đó một số chất nhất định có thể vượt qua. • Protein vận chuyển liên kết các chất và tăng tốc độ khuếch tán của chúng qua lớp kép phospholipid. Cả hai quá trình này đều là hình thức khuếch tán được tạo điều kiện. Nghĩa là, các chất khuếch tán theo gradient nồng độ của chúng, nhưng sự khuếch tán của chúng được tạo điều kiện thuận lợi bởi các kênh protein hoặc chất mang. KÊNH ION Các protein kênh được nghiên cứu tốt nhất là các kênh ion. Như bạn sẽ thấy trong các chương sau, sự chuyển động của các ion qua màng rất quan trọng trong nhiều quá trình sinh học như hô hấp trong ty thể, hoạt động điện của hệ thần kinh và mở các lỗ trong lá để trao đổi khí với môi trường. Một số loại kênh ion đã được xác định - mỗi loại dành riêng cho một ion cụ thể. Tất cả đều có cấu trúc cơ bản giống nhau của lỗ rỗng ưa nước cho phép một ion cụ thể di chuyển qua trung tâm của nó (Hình 6.1 0).Giống như một hàng rào có thể có cổng có thể mở hoặc đóng, hầu hết các kênh ion đều có cổng: chúng có thể được mở hoặc đóng để ion đi qua. Kênh bị kiểm soát sẽ mở ra khi một kích thích gây ra sự thay đổi hình dạng ba chiều của kênh. Trong một số trường hợp, kích thích này là sự liên kết của tín hiệu hóa học hoặc phối tử (xem Hình 6.10). Các kênh được điều khiển theo cách này được gọi là các kênh phối tử. Ngược lại, kênh kiểm soát điện áp được kích thích để mở hoặc đóng do sự thay đổi điện áp (chênh lệch điện tích) trên

màng. Như bạn sẽ thấy trong Phần 45.2, các kênh kiểm soát điện áp rất quan trọng đối với chức năng của tế bào thần kinh. ĐẶC BIỆT CỦA KÊNH ION Làm thế nào một kênh ion cho phép một ion chứ không phải ion khác đi qua? Nó không chỉ đơn giản là vấn đề điện tích và kích thước của ion. Ví dụ, ion natri (Na+), có bán kính 0,095 nanomet (nm), nhỏ hơn K+ (0,130 nm) và cả hai đều mang cùng điện tích dương. Tuy nhiên, kênh kali chỉ cho phép K+ đi qua màng chứ không cho phép Na+ nhỏ hơn đi qua. Người đoạt giải Nobel Roderick MacKinnon tại Đại học Rockefeller đã tìm ra lời giải thích hay cho điều này khi ông giải mã cấu trúc của kênh kali từ vi khuẩn. Khi được tích điện, cả Na+ và K+ đều bị hút bởi các phân tử nước. Chúng được bao quanh bởi "vỏ sò" nước; trong dung dịch, được giữ bởi lực hút của điện tích dương của chúng với điện tích âm

116 CHƯƠNG 6 Liên kết màng tế bào Một chất phân cực tập trung ở bên ngoài nhiều hơn bên trong tế bào. Bên trong kỵ nước của lớp kép Kênh kín Bên trong tế bào O Lỗ ưa nước J . . .và chất phân cực có thể khuếch tán qua màng. Bên ngoài tế bào q O o O Phân tử kích thích (phối tử) Sự liên kết của phân tử kích thích làm cho lỗ chân lông mở ra... 6.10 Protein kênh có cổng mở để đáp ứng với kích thích Protein kênh có lỗ chứa các axit amin phân cực và nước. Nó được neo trong lớp kép kỵ nước bởi lớp phủ bên ngoài gồm các nhóm R không phân cực. Protein thay đổi hình dạng ba chiều khi một phân tử kích thích (phối tử) liên kết với nó, mở lỗ để các chất ưa nước cụ thể có thể đi qua. Các kênh cổng (điện áp) khác mở để đáp ứng với điện thế (điện áp). nguyên tử oxy tích điện trên các phân tử nước (xem Hình 2.10). Kênh kali chứa các nguyên tử oxy có cực cao ở đầu kênh. Khoảng trống được bao quanh bởi các nguyên tử này có kích thước chính xác để khi ion K+ tiến đến lỗ, nó bị hút mạnh hơn bởi các nguyên tử oxy ở đó so với các phân tử nước trong vỏ của nó. Nó trút bỏ lớp vỏ nước và đi qua kênh. Tuy nhiên, ion Na+ nhỏ hơn được giữ ở khoảng cách xa hơn một chút so với các nguyên tử oxy ở đầu kênh vì các phân tử nước bổ sung có thể nằm gọn giữa ion (với lớp vỏ của nó) và các nguyên tử oxy ở đầu kênh. Quá trình hydrat hóa này ngăn cản sự xâm nhập của Na+ vào kênh kali. / \ Ion Na+ ngậm nước quá lớn không thể nhét vừa phễu. ^ một chuỗi xoắn của protein bên trong kênh tế bào INVESTIGATINGLIFE 6.11 Aquaporin Tăng tính thấm của màng đối với nước Một protein được phân lập từ màng tế bào trong đó nước khuếch tán nhanh chóng qua màng. Khi protein được đưa vào tế bào trứng mà bình thường không có, khả năng thấm nước của tế bào trứng tăng lên rất nhiều.3 GIẢ THUYẾT Aquaporin làm tăng tính thấm của màng đối với nước. Phương pháp Aquaporin mRNA được tiêm vào tế bào trứng sẽ được dịch mã để tạo ra protein aquaporin. Kênh Aquaporin Tế bào trứng này không có aquaporin trong màng tế bào Aquaporin mRNA Tế bào trứng này có aquaporin được đưa vào màng tế bào theo thí nghiệm. Kết quả 3,5 phút trong dung dịch nhược trương Nước không khuếch tán vào tế bào nên không trương nở. V _ Nước khuếch tán vào tế bào qua kênh aquaporin và nó trương lên. V _ _ _/ KẾT LUẬN Aquaporin làm tăng tốc độ khuếch tán nước qua màng tế bào. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aPreston, GM và cộng sự. 1992. Khoa học 256: 385-387. Kênh kali như vậy bị kiểm soát bởi điện áp. Cơ chế mở và đóng nó phụ thuộc vào sự tương tác giữa dư lượng arginine tích điện dương trên protein và điện tích âm trên phospholipid màng. AQUAPORINS CHO NƯỚC Như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này,nước có thể xuyên qua màng thông qua các kênh protein gọi là aquaporin. Các kênh này hoạt động như một hệ thống ống nước di động để di chuyển nước. Giống như kênh K+, kênh aquaporin có tính đặc hiệu cao. Các phân tử nước di chuyển thành từng hàng qua kênh, loại trừ các ion để duy trì tính chất điện của tế bào. Aquaporin lần đầu tiên được xác định khi một protein từ màng tế bào hồng cầu được đưa vào tế bào trứng ếch (tế bào trứng chưa trưởng thành). Màng của các tế bào này thường không thấm nước, nhưng màng của các tế bào được xử lý bằng aquaporin trở nên dễ thấm hơn nhiều (Hình 6.1 1).

6.3 Các quá trình thụ động của vận chuyển qua màng là gì? 117 (A) Bên ngoài tế bào Nồng độ glucose cao | Protein vận chuyển có vị trí gắn glucose. | Glucose liên kết với protein... | ...sau đó làm thay đổi hình dạng của protein... Protein vận chuyển glucose Bên trong tế bào | Protein vận chuyển trở lại hình dạng ban đầu, sẵn sàng liên kết với một glucose khác. ...giải phóng glucose. Nồng độ glucose thấp (B) Nồng độ glucose bên ngoài tế bào 6.12 Protein vận chuyển tạo điều kiện khuếch tán Chất vận chuyển glucose là protein vận chuyển cho phép glucose đi vào tế bào với tốc độ nhanh hơn khả năng khuếch tán đơn giản. (A) Chất vận chuyển liên

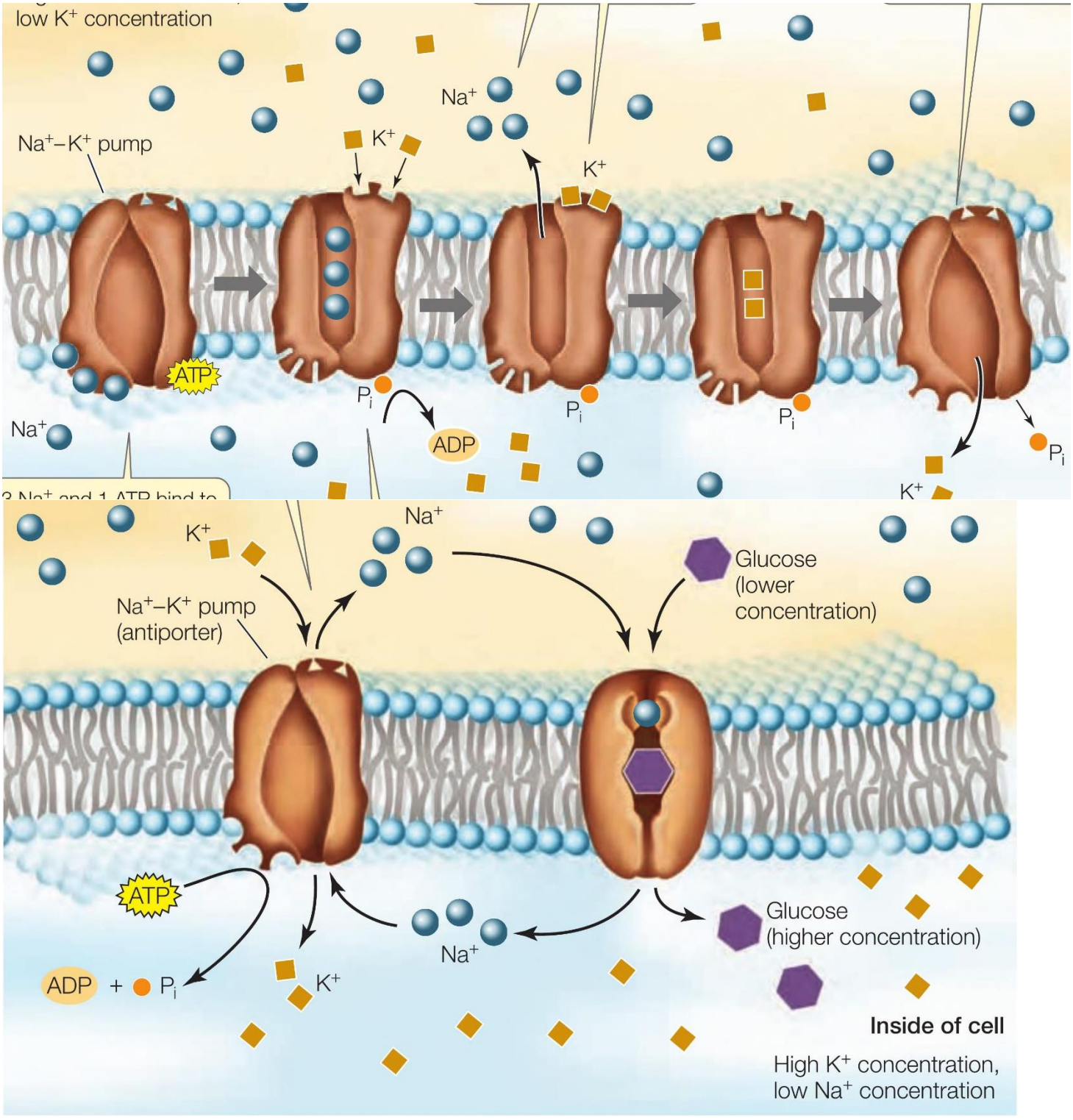
kết với glucose, đưa nó vào bên trong màng, sau đó thay đổi hình dạng, giải phóng glucose vào tế bào chất của tế bào. (B) Biểu đồ cho thấy tốc độ đưa glucose vào qua chất mang so với nồng độ glucose bên ngoài tế bào. Khi nồng độ glucose tăng, tốc độ khuếch tán tăng cho đến khi tất cả các chất vận chuyển sẵn có được sử dụng (hệ thống đã bão hòa). Protein vận chuyển hỗ trợ sự khuếch tán bằng các chất liên kết Như chúng tôi đã đề cập trước đó, một loại khuếch tán thuận lợi khác liên quan đến việc liên kết chất được vận chuyển với protein màng gọi là protein vận chuyển. Giống như protein kênh, protein vận chuyển tạo điều kiện cho sự khuếch tán thụ động của các chất vào hoặc ra khỏi tế bào hoặc bào quan. Protein vận chuyển vận chuyển các phân tử phân cực như đường và axit amin. Glucose là nguồn năng lượng chính cho hầu hết các tế bào và các hệ thống sống đòi hỏi rất nhiều glucose. Glucose có tính phân cực và không thể dễ dàng khuếch tán qua màng. Màng tế bào nhân chuẩn chứa protein vận chuyển - chất vận chuyển glucose - tạo điều kiện cho sự hấp thu glucose vào tế bào. Việc gắn glucose vào một vị trí ba chiều cụ thể ở một bên của protein vận chuyển làm cho protein thay đổi hình dạng và giải phóng glucose ở phía bên kia của màng (Hình 6.1 2A). Vì glucose bị phân hủy hoặc bị loại bỏ gần như ngay khi nó đi vào tế bào, nên hầu như luôn có một gradient nồng độ mạnh tạo điều kiện cho glucose đi vào (nghĩa là nồng độ bên ngoài tế bào cao hơn bên trong). Sự vận chuyển bằng protein vận chuyển khác với sự khuếch tán đơn giản. Trong khuếch tán đơn giản, tốc độ di chuyển phụ thuộc vào gradient nồng độ qua màng. Điều này cũng đúng đối với việc vận chuyển qua trung gian nhà cung cấp dịch vụ, ở một mức độ nào đó. Trong vận chuyển qua trung gian chất mang, khi gradient nồng độ tăng, tốc độ khuếch tán cũng tăng, nhưng tốc độ tăng chậm lại và đạt đến điểm mà tại đó tốc độ khuếch tán trở nên không đổi. Tại thời điểm này, hệ thống khuếch tán thuận lợi được cho là đã bão hòa (Hình 6.1 2B). Một tế bào cụ thể có một số lượng phân tử protein vận chuyển cụ thể trong màng sinh chất của nó. Tốc độ khuếch tán đạt cực đại khi tất cả các phân tử mang đã được nạp đầy đủ các phân tử chất tan.Hãy nghĩ đến việc chờ thang máy ở tầng trệt của một khách sạn cùng với 50 người khác. Tất cả các bạn không thể vào thang máy (người vận chuyển) cùng một lúc, vì vậy tốc độ vận chuyển (giả sử mười người một lúc) là tối đa và hệ thống giao thông đã "bão hòa". Kết quả là, các tế bào cần lượng năng lượng lớn, chẳng hạn như tế bào cơ, có nồng độ chất vận chuyển glucose cao trong màng của chúng nên tốc độ khuếch tán thuận lợi tối đa sẽ lớn hơn. Tương tự như vậy, não người có nhu cầu glucose cao và các mạch máu nuôi dưỡng nó có nồng độ chất vận chuyển glucose cao. RECAP Khuếch tán là sự chuyển động của các ion hoặc phân tử từ vùng có nồng độ cao hơn đến vùng có nồng độ thấp hơn. Thẩm thấu là sự khuếch tán của nước qua màng tế bào có tính thấm chọn lọc. Protein kênh và protein vận chuyển có thể tạo điều kiện thuận lợi cho sự khuếch tán của các chất tích điện và phân cực, bao gồm cả nước, qua màng tế bào. • Những đặc tính nào của một chất quyết định liệu nó có khuếch tán qua màng hay không và tốc độ như thế nào? Xem trang. 114 â€¢ Mô tả hiện tượng thẩm thấu và giải thích các thuật ngữ ưu trương, nhược trương và đẳng trương. Xem trang. 114 và Hình 6.9 â€¢ Protein kênh tạo điều kiện cho sự khuếch tán như thế nào? Xem trang 11 5-1 16 và Hình 6.10 Quá trình khuếch tán có xu hướng cân bằng nồng độ các chất bên ngoài và bên trong tế bào. Tuy nhiên, một đặc điểm nổi bật của tế bào sống là nó có thể có thành phần bên trong hoàn toàn khác với thành phần môi trường. Để đạt được điều này, tế bào đôi khi phải di chuyển các chất ngược với gradient nồng độ của chúng. Quá trình này đòi hỏi năng lượng đầu vào và được gọi là vận chuyển tích cực.10 Quá trình khuếch tán có xu hướng cân bằng nồng độ các chất bên ngoài và bên trong tế bào. Tuy nhiên, một đặc điểm nổi bật của tế bào sống là nó có thể có thành phần bên trong hoàn toàn khác với thành phần môi trường. Để đạt được điều này, tế bào đôi khi phải di chuyển các chất ngược với gradient nồng độ của chúng. Quá trình này đòi hỏi năng lượng đầu vào và được gọi là vận chuyển tích cực.10 Quá trình khuếch tán có xu hướng cân bằng nồng độ các chất bên ngoài và bên trong tế bào. Tuy nhiên, một đặc điểm nổi bật của tế bào sống là nó có thể có thành phần bên trong hoàn toàn khác với thành phần môi trường. Để đạt được điều này, tế bào đôi khi phải di chuyển các chất ngược với gradient nồng độ của chúng. Quá trình này đòi hỏi năng lượng đầu vào và được gọi là vận chuyển tích cực.



118 CHƯƠNG 6 Màng tế bào Các quá trình tích cực vận chuyển qua màng là gì? Trong nhiều tình huống sinh học, có sự khác biệt về nồng độ của một ion hoặc phân tử nhỏ cụ thể bên trong so với bên ngoài tế bào. Trong những trường hợp này, sự mất cân bằng được duy trì nhờ một protein trong màng sinh chất di chuyển chất này ngược lại nồng độ và/hoặc gradient điện của nó. Đây được gọi là vận chuyển tích cực, và bởi vì nó hoạt động "ngược lại dòng chảy bình thường", nên nó hoạt động "ngược lại dòng chảy bình thường". nó đòi hỏi sự tiêu hao năng lượng. Thông thường nguồn năng lượng là adenosine triphosphate (ATP). Ở sinh vật nhân chuẩn, ATP được sản xuất trong ty thể. Nó có năng lượng hóa học được lưu trữ trong liên kết phốt phát cuối cùng của nó. Năng lượng này được giải phóng khi ATP được chuyển thành adenosine diphosphate (ADP) trong phản ứng thủy phân phá vỡ liên kết photphat cuối cùng. Chúng tôi sẽ cung cấp chi tiết về cách ATP cung cấp năng lượng cho tế bào trong Phần 8.2. Sự khác biệt giữa khuếch tán và vận chuyển tích cực được tóm tắt trong Bảng 6.1. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 6.3 Active Transport Lifel 0e.com/at6.3 Uniporter vận chuyển một chất theo một hướng. Bên ngoài tế bào Symporter vận chuyển hai chất khác nhau theo cùng một hướng. Antiporter vận chuyển hai chất khác nhau theo hướng ngược nhau. \j .Đã vận chuyển ' / vật liệu xây dựng. Â® \fÂ® ! Bên trong tế bào 6.13 Ba loại protein vận chuyển tích cực Lưu ý rằng trong cả ba trường hợp, sự vận chuyển đều có tính định hướng. Những người vận chuyển và những người phản đối là những ví dụ về những người vận chuyển kết hợp. Tất cả ba loại chất vận chuyển đều được kết hợp với các nguồn năng lượng để di chuyển các chất đi ngược lại gradient nồng độ của chúng. Chất vận chuyển và chất chống phản ứng còn được gọi là chất vận chuyển kết hợp vì chúng di chuyển hai chất cùng một lúc. Vận chuyển tích cực có tính định hướng Trong nhiều trường hợp khuếch tán đơn giản và thuận lợi, các ion hoặc phân tử có thể di chuyển theo gradient nồng độ của chúng theo một trong hai hướng qua màng tế bào. Ngược lại, vận chuyển tích cực có tính định hướng và vận chuyển một chất vào hoặc ra khỏi tế bào hoặc cơ quan tùy theo nhu cầu. Có ba loại protein màng thực hiện quá trình vận chuyển tích cực (Hình 6.1 3): • Một porter đơn di chuyển một chất theo một hướng. Ví dụ, một protein liên kết với canxi được tìm thấy trong màng sinh chất và màng ER của nhiều tế bào sẽ vận chuyển tích cực Ca2+ đến những vị trí tập trung cao độ hơn, bên ngoài tế bào hoặc bên trong lòng của ER. â € ¢ Một chất điều phối di chuyển hai chất theo cùng một hướng. Ví dụ, một chất điều hòa trong các tế bào lót ruột phải liên kết Na+ cùng với một axit amin để hấp thụ axit amin từ ruột. “Chất chống phản ứng di chuyển hai chất theo hướng ngược nhau, một chất vào tế bào (hoặc cơ quan) và chất kia ra khỏi tế bào (hoặc cơ quan). Ví dụ, nhiều tế bào có bơm natri-kali để di chuyển Na+ ra khỏi tế bào và K+ vào trong tế bào.Các nguồn năng lượng khác nhau phân biệt các hệ thống vận chuyển tích cực khác nhau Có hai loại vận chuyển tích cực cơ bản: • Vận chuyển tích cực sơ cấp liên quan đến quá trình thủy phân trực tiếp ATP, cung cấp năng lượng cần thiết cho quá trình vận chuyển. • Vận chuyển tích cực thứ cấp không sử dụng trực tiếp ATP. Thay vào đó, năng lượng của nó được cung cấp bởi gradient nồng độ ion được thiết lập bởi sự vận chuyển tích cực

sơ cấp (do ATP điều khiển). Vận chuyển tích cực thứ cấp sử dụng năng lượng của ATP một cách gián tiếp dưới dạng gradient. Trong vận chuyển tích cực sơ cấp, năng lượng được giải phóng từ quá trình thủy phân ATP thúc đẩy sự chuyển động của các ion cụ thể ngược với gradient nồng độ của chúng. Ví dụ, chúng tôi đã đề cập trước đó rằng nồng độ ion kali (K+) bên trong tế bào thường cao hơn nhiều so với trong chất lỏng tắm tế bào. Tuy nhiên, nồng độ ion natri (Na+) thường cao hơn nhiều ở bên ngoài tế bào. Một protein trong màng sinh chất bơm Na+ ra khỏi tế bào và K+ vào trong tế bào theo các gradient nồng độ này, đảm bảo rằng các gradient này được duy trì (Hình 6.14). Máy bơm natri-kali (Na+-K+) này được tìm thấy trong tất cả các tế bào động vật. Máy bơm là một glycoprotein màng tích hợp. BẢNG6.1 Cơ chế vận chuyển màng Khuếch tán đơn giản Khuếch tán thuận lợi (thông qua kênh hoặc chất mang) Vận chuyển tích cực Năng lượng tế bào cần thiết? Không Không Có Động lực Độ dốc nồng độ Độ dốc nồng độ Quá trình thủy phân ATP (so với độ dốc nồng độ) Protein màng cần thiết? Không Có Có Tính đặc hiệu Không Có Có

6.4 Các quá trình hoạt động của vận chuyển màng là gì? 119 NaV 3 Na+ và 1 ATP liên kết với protein “bơm”. Bên trong tế bào â– Nồng độ K+ cao, nồng độ Na+ thấp 6.14 Vận chuyển tích cực sơ cấp: Bơm Natri-Kali Trong vận chuyển tích cực, năng lượng được sử dụng để di chuyển một chất tan ngược với gradient nồng độ của nó. Ở đây, năng lượng từ ATP được sử dụng để di chuyển Na+ và K+ ngược chiều gradient nồng độ của chúng. Bên ngoài tế bào Nồng độ Na+ cao, nồng độ K+ thấp 3 3 3 Bơm Na+-K+ \ 3 Giải phóng Pj đưa máy bơm trở lại hình dạng ban đầu, giải phóng K+ vào bên trong tế bào và một lần nữa làm lộ ra các vị trí liên kết Na+. Chu kỳ lặp lại. 0 Sự thay đổi hình dạng giải phóng Na+ ra ngoài tế bào và cho phép K+ liên kết với máy bơm. Na+ 33 o ^ Quá trình thủy phân ATP làm phosphoryl hóa protein bơm và thay đổi hình dạng của nó. Nó phân hủy một phân tử ATP thành ADP và ion photphat tự do (Pi) và sử dụng năng lượng được giải phóng để đưa hai ion K+ vào tế bào và xuất ra ba ion Na+. Do đó, bơm Na+-K+ là chất chống phản ứng vì nó di chuyển hai chất theo các hướng khác nhau. Trong vận chuyển tích cực thứ cấp, sự chuyển động của một chất ngược lại với gradient nồng độ của nó được thực hiện bằng cách sử dụng năng lượng "được lấy lại"; bằng cách cho các ion di chuyển qua màng theo gradient nồng độ của chúng. Ví dụ, khi bơm natri-kali thiết lập gradient nồng độ của các ion natri, sự khuếch tán thụ động của một số Na+ trở lại tế bào có thể cung cấp năng lượng cho quá trình vận chuyển tích cực thứ cấp glucose vào tế bào (Hình 6.1 5). Điều này xảy ra khi glucose được hấp thụ vào máu từ đường tiêu hóa. Hỗ trợ vận chuyển tích cực thứ cấp trong việc hấp thu axit amin và đường, là những nguyên liệu thô cần thiết cho việc duy trì và phát triển tế bào. Cả hai loại protein vận chuyển kết hợp - chất điều phối và chất chống phản ứng - đều được sử dụng cho vận chuyển tích cực thứ cấp. I \ Vận chuyển tích cực sơ cấp Bơm Na+-K+ di chuyển Na+, sử dụng năng lượng thủy phân ATP để thiết lập gradient nồng độ Na+. Vận chuyển tích cực thứ cấp Na+, di chuyển theo gradient nồng độ được thiết lập bởi bơm Na+-K+, thúc đẩy quá trình vận chuyển glucose đi ngược lại gradient nồng độ của nó. Bên ngoài tế bào Nồng độ Na+ cao, nồng độ K+ thấp 6.15 Vận chuyển tích cực thứ cấp Độ dốc nồng độ Na+ được thiết lập bởi vận chuyển tích cực sơ cấp (trái) cung cấp năng lượng cho quá trình vận chuyển tích cực thứ cấp của glucose (phải). Một protein điều phối kết hợp sự di chuyển của glucose qua màng ngược với gradient nồng độ của nó thành sự di chuyển thụ động của Na+ vào trong tế bào.

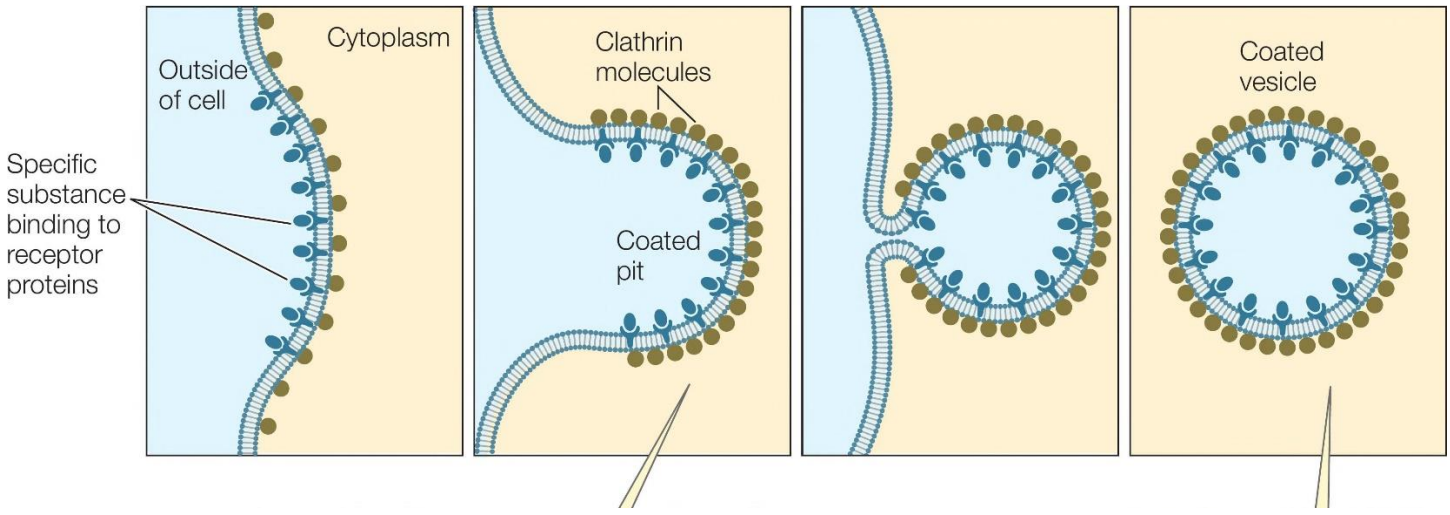


Bên ngoài tế bào 120 CHƯƠNG 6 Màng tế bào TÓM TẮT Vận chuyển tích cực qua màng có tính định hướng và cần năng lượng đầu vào để vận chuyển các chất ngược với gradient nồng độ của chúng. Vận chuyển tích cực cho phép tế bào duy trì các phân tử và ion nhỏ ở nồng độ rất khác với nồng độ ở môi trường xung quanh. â€¢ Tại sao cần năng lượng cho quá trình vận chuyển tích cực? Xem trang. 1 1 8 â€¢ Tại sao bơm natri-kali (Na+-K+) được phân loại là chất chống phản ứng? Xem trang. 118-119 và Hình 6.14 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa vận chuyển tích cực sơ cấp và vận chuyển tích cực thứ cấp. Xem trang. 118 và Hình 6.15 Chúng tôi đã xem xét một số cách thụ động và chủ động trong đó các ion và phân tử nhỏ có thể đi vào và rời khỏi tế bào. Nhưng còn những phân tử lớn như protein thì sao? Nhiều protein có kích thước lớn đến mức chúng khuếch

tán rất chậm và khối lượng lớn của chúng khiến chúng khó đi qua lớp kép phospholipid. Cần có một cơ chế hoàn toàn khác để di chuyển các phân tử lớn nguyên vẹn qua màng. Các phân tử lớn đi vào và rời khỏi tế bào như thế nào? Các đại phân tử như protein, polysaccharides và axit nucleic đơn giản là quá lớn và quá tích điện hoặc phân cực để đi qua màng sinh học. Đây thực sự là một đặc tính may mắn - hãy nghĩ đến hậu quả nếu những phân tử như vậy khuếch tán ra khỏi tế bào. Một tế bào hồng cầu sẽ không giữ được huyết sắc tố! Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 5, sự phát triển của màng thấm chọn lọc là điều cần thiết cho hoạt động của các tế bào đầu tiên khi sự sống trên Trái đất bắt đầu. Phần bên trong của tế bào có thể được duy trì như một ngăn riêng biệt với thành phần khác với thành phần của môi trường bên ngoài, nơi có thể thay đổi đột ngột. Tuy nhiên, tế bào đôi khi phải tiếp nhận hoặc tiết ra (thải ra môi trường bên ngoài) những phân tử lớn còn nguyên vẹn. Trong Phần 5.3, chúng tôi đã mô tả quá trình thực bào, cơ chế mà các hạt rắn có thể được đưa vào tế bào bằng các túi tách ra khỏi màng sinh chất. Các thuật ngữ chung cho cơ chế mà các chất đi vào và rời khỏi tế bào thông qua các túi màng là nhập bào và xuất bào. 0£.0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 6.4 !-! iJW Endocytosis và Exocytosis 02T* Lifel 0e.com/at6.4 Các đại phân tử và các hạt xâm nhập vào tế bào bằng quá trình nội bào Endocytosis là một thuật ngữ chung để chỉ một nhóm các quá trình đưa các phân tử nhỏ, đại phân tử, các hạt lớn và thậm chí cả các tế bào nhỏ vào tế bào nhân chuẩn (Hình 6.1 6A). Chúng tôi đã mô tả một ví dụ về nhập bào ở đầu chương, liên quan đến integrins (xem Hình 6.8). Thông thường, có ba loại nhập bào: thực bào, pinocytosis và nhập bào qua trung gian thụ thể. Trong cả ba trường hợp, màng sinh chất (A) Nhập bào / \ Màng sinh chất bao quanh một phần môi trường bên ngoài và phát triển thành một túi. \ _ _ _ J (B) Exocytosis (â € | | Một túi kết hợp với màng sinh chất. Nội dung của túi được giải phóng và màng của nó trở thành một phần của màng sinh chất.x Túi tiết 6.16 Nhập bào và xuất bào Nhập bào (A) và xuất bào (B) được các tế bào nhân chuẩn sử dụng để hấp thụ và giải phóng chất lỏng, phân tử lớn và các hạt. Các tế bào nhỏ hơn, chẳng hạn như vi khuẩn xâm nhập, có thể được hấp thụ bằng quá trình nhập bào. 0gW0 Tới Media Clip 6.1 Amip bị thực bào SkE?! Lifel 0e.com/mc6.1 lõm vào trong, tạo thành một túi nhỏ bao quanh các vật liệu từ môi trường. Túi sâu hơn, tạo thành một túi. Túi này tách ra khỏi màng sinh chất và di chuyển cùng với các chất bên trong vào bên trong tế bào. â € ¢ Trong quá trình thực bào ("ăn tế bào"), một phần của màng sinh chất sẽ nhấn chìm các hạt lớn hoặc thậm chí toàn bộ tế bào. Sinh vật đơn bào sử dụng quá trình thực bào để kiếm ăn, và một số tế bào bạch cầu sử dụng quá trình thực bào để bảo vệ cơ thể bằng cách nuốt chửng các tế bào và chất lạ. Không bào thức ăn hoặc phagosome hình thành thường kết hợp với lysosome, nơi chất chứa của nó được tiêu hóa (xem Hình 5.10). â€¢ Trong bệnh pinocytosis ("uống tế bào"), các mụn nước cũng hình thành. Tuy nhiên, những túi này nhỏ hơn và có quá trình vận hành để đưa chất lỏng và các chất hòa tan vào tế bào. Giống như hiện tượng thực bào, hiện tượng ẩm bào có thể tương đối không đặc hiệu đối với những gì nó đưa vào tế bào. Ví dụ, hiện tượng ẩm bào xảy ra liên tục ở nội mạc, lớp tế bào duy nhất ngăn cách một mao mạch máu nhỏ với mô xung quanh. Pinocytosis cho phép các tế bào nội mô nhanh chóng thu được chất lỏng và các chất hòa tan từ máu. • Trong quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể, các phân tử ở bề mặt tế bào nhận biết và kích hoạt sự hấp thu các vật liệu cụ thể. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn quá trình cuối cùng này.chứng pinocytosis xảy ra liên tục ở nội mô, lớp tế bào duy nhất ngăn cách một mao mạch máu nhỏ với mô xung quanh. Pinocytosis cho phép các tế bào nội mô nhanh chóng thu được chất lỏng và các chất hòa tan từ máu. • Trong quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể, các phân tử ở bề mặt tế bào nhận biết và kích hoạt sự hấp thu các vật liệu cụ thể. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn quá trình cuối cùng này.chứng pinocytosis xảy ra liên tục ở nội mô, lớp tế bào duy nhất ngăn cách một mao mạch máu nhỏ với mô xung quanh. Pinocytosis cho phép các tế bào nội mô nhanh chóng thu được chất lỏng và các chất hòa tan từ máu. • Trong quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể, các phân tử ở bề mặt tế bào nhận biết và kích hoạt sự hấp thu các vật liệu cụ thể. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn quá trình cuối cùng này.

6.5 Các phân tử lớn đi vào và rời khỏi tế bào như thế nào? 121 6.17 Nhập bào qua trung gian thụ thể Các protein thụ thể trong hố được bọc liên kết với các đại phân tử cụ thể, sau đó được đưa vào tế bào bằng túi bọc. Chất đặc hiệu liên kết với các phân tử protein thụ thể. Protein clathrin bao phủ mặt tế bào chất của màng sinh chất tại một hố được phủ. m Túi bọc / \ Nội dung nội bào được bao quanh bởi túi bọc clathrin. Nhập bào qua trung gian thụ thể có tính đặc hiệu cao. Nhập bào qua trung gian Receptor được các tế bào động vật sử dụng để thu giữ các đại phân tử cụ thể từ môi trường tế bào. Quá trình này phụ thuộc vào các protein thụ thể, là các

protein có thể liên kết với các phân tử cụ thể bên trong tế bào hoặc trong môi trường bên ngoài của tế bào. Trong quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể, các thụ thể là các protein màng tích hợp nằm ở các vùng cụ thể trên bề mặt ngoại bào của màng sinh chất. Những vùng màng này được gọi là các hố phủ vì chúng tạo thành những vết lõm nhẹ trên màng sinh chất và bề mặt tế bào chất của chúng được bao phủ bởi các protein khác, chẳng hạn như clathrin. Quá trình hấp thu tương tự như quá trình thực bào. Khi một protein thụ thể liên kết với phối tử cụ thể của nó (trong trường hợp này là đại phân tử được đưa vào tế bào), hố được phủ của nó sẽ lõm vào và tạo thành một túi phủ xung quanh đại phân tử được liên kết. Các phân tử clathrin tăng cường và ổn định túi, mang đại phân tử ra khỏi màng sinh chất và vào tế bào chất (Hình 6.17). Khi vào bên trong, túi mất đi lớp vỏ clathrin và có thể hợp nhất với lysosome, nơi vật chất bị nhấn chìm sẽ được tiêu hóa (bằng cách thủy phân các polyme thành monome) và các sản phẩm được giải phóng vào tế bào chất. Do tính đặc hiệu của nó đối với các đại phân tử cụ thể, quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể là một phương pháp hiệu quả để hấp thụ các chất có thể tồn tại ở nồng độ thấp trong môi trường tế bào. Nhập bào qua trung gian thụ thể là phương pháp mà hầu hết các tế bào động vật có vú hấp thụ cholesterol. Cholesterol và chất béo trung tính không tan trong nước được tế bào gan đóng gói thành các hạt lipoprotein. Hầu hết cholesterol được đóng gói thành một loại hạt lipoprotein gọi là lipoprotein mật độ thấp, hay LDL, được lưu thông qua dòng máu. Khi một tế bào cụ thể cần cholesterol, nó sẽ tạo ra các thụ thể LDL cụ thể, được đưa vào màng tế bào trong các hố được bọc clathrin. Sự liên kết của LDL với các protein thụ thể sẽ kích hoạt sự hấp thu của LDL thông qua quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể. Trong túi kết quả, các hạt LDL được giải phóng khỏi các thụ thể. Các thụ thể phân tách thành một khu vực phát triển và tạo thành một túi mới, được tái chế thành màng sinh chất. Các hạt LDL được giải phóng vẫn còn trong túi ban đầu, chúng kết hợp với lysosome. Ở đó, LDL được tiêu hóa và cholesterol được cung cấp cho tế bào sử dụng. Ở người khỏe mạnh,gan lấy các LDL không được sử dụng để tái chế. Những người mắc bệnh tăng cholesterol máu gia đình mắc bệnh di truyền có thụ thể LDL bị thiếu trong gan. Điều này ngăn cản quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể của LDL, dẫn đến mức cholesterol trong máu cao đến mức nguy hiểm. Cholesterol tích tụ trong động mạch nuôi dưỡng tim và gây ra các cơn đau tim. Trong những trường hợp cực đoan chỉ có thụ thể bị thiếu hụt, trẻ em và thanh thiếu niên có thể mắc bệnh tim mạch nghiêm trọng.



122 CHƯƠNG 6 Màng tế bào Xuất bào di chuyển các vật liệu ra khỏi tế bào Xuất bào là quá trình trong đó các vật liệu đóng gói trong túi được tiết ra khỏi tế bào khi màng túi kết hợp với màng sinh chất (Hình 6.1 6B). Sự hợp nhất này tạo ra một lỗ mở ra bên ngoài tế bào. Nội dung của túi được giải phóng ra môi trường và màng túi được kết hợp trơn tru với màng plasma. Trong một hình thức xuất bào khác, túi tiếp xúc với màng tế bào và hình thành lỗ chân lông, giải phóng chất chứa trong túi. Không có phản ứng tổng hợp màng trong quá trình này, được gọi là "hôn và chạy." Chúng ta đã thấy một ví dụ về quá trình xuất bào khi mô tả các tuyến mồ hôi ở đầu chương. Bảng 6.2 tóm tắt các ví dụ về nhập bào và xuất bào. BẢNG6.2 Nhập bào và xuất bào Loại quy trình Ví dụ Nhập bào Nhập bào qua trung gian thụ thể Sự hấp thu cụ thể của các phân tử lớn, ví dụ:

Pinocytosis LDL Sự hấp thu không đặc hiệu của dịch ngoại bào, ví dụ: chất lỏng và các chất hòa tan từ máu Thực bào Sự hấp thu không đặc hiệu của các hạt lớn không hòa tan, ví dụ, xâm lấn vi khuẩn bởi các tế bào của hệ thống miễn dịch Exocytosis Giải phóng các phân tử lớn Sự kết hợp giữa bọng nước với màng tế bào, ví dụ, các enzym tiêu hóa trong tuyến tụy Giải phóng các phân tử nhỏ Sự hợp nhất của bọng nước với màng tế bào, ví dụ, các chất dẫn truyền thần kinh ở khớp thần kinh RECAP Endocytosis và exocytosis là các quá trình trong đó các hạt và phân tử lớn được vận chuyển vào và ra khỏi tế bào. Quá trình nhập bào có thể được thực hiện qua trung gian của một protein thụ thể trong màng sinh chất. â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa thực bào và pinocytosis. Xem trang. 120 â€¢ Mô tả hiện tượng nhập bào qua trung gian thụ thể và cho ví dụ. Xem trang. 121 và Hình 6.17 Chúng ta đã thấy vai trò thông tin của protein thụ thể LDL trong việc nhận biết và nhập bào của LDL, cùng với hàng hóa cholesterol của nó. Một ví dụ khác về việc xử lý thông tin bằng protein màng là sự gắn kết của một hormone như insulin với các thụ thể cụ thể trên tế bào đích. Khi insulin liên kết với các thụ thể trên tế bào gan, nó sẽ kích thích sự hấp thu glucose. Trong Chương 7 chúng ta sẽ thấy nhiều ví dụ khác về vai trò của protein màng trong xử lý thông tin. Độ tinh khiết của nước là một vấn đề toàn cầu. Kênh màng aquaporin có thể được sử dụng trong lọc nước không? TRẢ LỜI Có hơn mười gen mã hóa aquaporin ở người, mỗi kênh có vị trí cụ thể trong cơ thể (ví dụ: tuyến nước bọt và thận). Tất cả các aquaporin này và của các sinh vật khác, bao gồm cả thực vật, đều có chung một cấu trúc trải dài qua màng sinh chất và có một kênh để các phân tử nước đi qua theo từng hàng đơn lẻ. Những nỗ lực đang được tiến hành để đưa aquaporin vào màng tổng hợp dùng cho các ứng dụng công nghiệp. Bởi vì aquaporin chỉ cho phép nước đi qua (không có chất hòa tan), những màng như vậy có thể được sử dụng để lọc nước ngọt bị ô nhiễm hoặc khử muối trong nước biển để uống.Cấu trúc của màng sinh học là gì? - Màng sinh học bao gồm lipid, protein và carbohydrate. Mô hình khảm chất lỏng của cấu trúc màng mô tả lớp kép phospholipid trong đó protein có thể di chuyển trong mặt phẳng của màng. Ôn tập HOẠT ĐỘNG 6.1 â€¢ Hai lớp màng có thể có những đặc tính khác nhau do thành phần lipid khác nhau. Màng tế bào động vật có thể chứa nồng độ cholesterol cao (tới 25%). Ôn lại HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 6.1 â€¢ Các đặc tính của màng cũng phụ thuộc vào các protein màng tích hợp và các protein màng ngoại vi liên kết với chúng. Một số protein, được gọi là protein xuyên màng, trải dài qua màng. Ôn lại Hình 6.1 – Carbohydrate, gắn với protein trong glycoprotein hoặc với phospholipid trong glycolipid, phóng ra từ bề mặt bên ngoài của màng tế bào và hoạt động như các tín hiệu nhận biết. • Màng không phải là cấu trúc tĩnh mà liên tục hình thành, trao đổi các thành phần và phân hủy. chương tóm tắt (6) Màng huyết tương liên quan đến sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? â € ¢ Để các tế bào tập hợp thành mô, chúng phải nhận biết và bám dính vào nhau. Sự nhận biết tế bào và sự kết dính của tế bào phụ thuộc vào các protein và carbohydrate liên quan đến màng. Xem lại Hình 6.6 – Sự bám dính có thể liên quan đến sự liên kết giữa các phân tử giống hệt nhau (đồng hình) hoặc khác nhau (dị hình) trên các tế bào lân cận. • Các mối nối tế bào kết nối các tế bào liền kề. Các mối nối chặt chẽ ngăn cản sự di chuyển của các phân tử qua khoảng gian bào giữa các tế bào và chúng hạn chế sự di chuyển của các protein màng trên bề mặt tế bào. Desmosome làm cho các tế bào dính chặt vào nhau. Các mối nối khoảng cách cung cấp các kênh liên lạc giữa các ô lân cận. Ôn lại Hình 6.7, HOẠT ĐỘNG 6.2 â€¢ Các integrins làm trung gian cho sự gắn kết của tế bào động vật với ma trận ngoại bào. Việc tách và tái chế các integrins cho phép tế bào di chuyển. Xem lại Hình 6.8 tiếp theochương tóm tắt (6) Màng huyết tương liên quan đến sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? â € ¢ Để các tế bào tập hợp thành mô, chúng phải nhận biết và bám dính vào nhau. Sự nhận biết tế bào và sự kết dính của tế bào phụ thuộc vào các protein và carbohydrate liên quan đến màng. Xem lại Hình 6.6 – Sự bám dính có thể liên quan đến sự liên kết giữa các phân tử giống hệt nhau (đồng hình) hoặc khác nhau (dị hình) trên các tế bào lân cận. • Các mối nối tế bào kết nối các tế bào liền kề. Các mối nối chặt chẽ ngăn cản sự di chuyển của các phân tử qua khoảng gian bào giữa các tế bào và chúng hạn chế sự di chuyển của các protein màng trên bề mặt tế bào. Desmosome làm cho các tế bào dính chặt vào nhau. Các mối nối khoảng cách cung cấp các kênh liên lạc giữa các ô lân cận. Ôn lại Hình 6.7, HOẠT ĐỘNG 6.2 â€¢ Các integrins làm trung gian cho sự gắn kết của tế bào động vật với ma trận ngoại bào. Việc tách và tái chế các integrins cho phép tế bào di chuyển. Xem lại Hình 6.8 tiếp theochương tóm tắt (6) Màng huyết tương liên quan đến sự kết dính và nhận biết tế bào như thế nào? â € ¢ Để các tế bào tập hợp thành mô, chúng phải nhận biết và bám dính vào nhau. Sự nhận biết tế bào và sự kết dính của tế bào phụ thuộc vào các protein và carbohydrate liên quan đến màng. Xem lại Hình 6.6 – Sự bám dính có thể liên quan đến sự liên kết giữa các phân tử giống hệt nhau (đồng hình)

hoặc khác nhau (dị hình) trên các tế bào lân cận. • Các mối nối tế bào kết nối các tế bào liền kề. Các mối nối chặt chẽ ngăn cản sự di chuyển của các phân tử qua khoảng gian bào giữa các tế bào và chúng hạn chế sự di chuyển của các protein màng trên bề mặt tế bào. Desmosome làm cho các tế bào dính chặt vào nhau. Các mối nối khoảng cách cung cấp các kênh liên lạc giữa các ô lân cận. Ôn lại Hình 6.7, HOẠT ĐỘNG 6.2 â€¢ Các integrins làm trung gian cho sự gắn kết của tế bào động vật với ma trận ngoại bào. Việc tách và tái chế các integrins cho phép tế bào di chuyển. Xem lại Hình 6.8 tiếp theo

Tóm tắt chương 123 Các quá trình thụ động của vận chuyển qua màng là gì? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 6.2 Các quá trình hoạt động của vận chuyển màng là gì? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 6.3 – Màng có tính thấm chọn lọc, điều chỉnh các chất đi qua chúng. Các chất có thể đi qua màng bằng cách vận chuyển thụ động, không cần năng lượng hóa học đầu vào, hoặc vận chuyển tích cực, sử dụng năng lượng hóa học. - Khuếch tán là sự chuyển động của chất tan từ vùng có nồng độ cao hơn đến vùng có nồng độ thấp hơn. Trạng thái cân bằng đạt được khi không còn sự thay đổi nào nữa về nồng độ. • Trong quá trình thẩm thấu, nước khuếch tán qua màng từ vùng có nồng độ nước cao hơn đến vùng có nồng độ nước thấp hơn. “Hầu hết các tế bào đều ở trong môi trường đẳng trương, trong đó tổng nồng độ chất tan ở cả hai phía của màng sinh chất bằng nhau. Nếu dung dịch xung quanh tế bào bị hạ huyết áp đối với bên trong tế bào, thì nhiều nước đi vào tế bào hơn là rời khỏi tế bào, khiến tế bào phồng lên. Trong tế bào thực vật, điều này góp phần tạo ra áp suất trương lực. Trong dung dịch ưu trương, nhiều nước rời khỏi tế bào hơn là đi vào, khiến tế bào co lại. Ôn lại Hình 6.9 – Một chất có thể khuếch tán thụ động qua màng bằng khuếch tán đơn giản hoặc khuếch tán thuận lợi, thông qua protein kênh hoặc protein vận chuyển. - Kênh ion là các protein màng cho phép các ion khuếch tán nhanh chóng qua màng. Các kênh có cổng có thể được mở hoặc đóng bằng phối tử hóa học hoặc thay đổi điện áp màng. Ôn lại Hình 6.10 â€¢ Aquaporin là kênh dẫn nước. Ôn lại Hình 6.1 1 â€¢ Protein vận chuyển liên kết với các phân tử phân cực như đường và axit amin và vận chuyển chúng qua màng. Tốc độ tối đa của kiểu khuếch tán thuận lợi này bị giới hạn bởi số lượng protein vận chuyển trong màng. Ôn lại Hình 6.12 â€¢ Vận chuyển tích cực đòi hỏi sử dụng năng lượng hóa học để di chuyển các chất qua màng ngược với nồng độ hoặc gradient điện của chúng. Các protein vận chuyển tích cực có thể là chất đơn vận chuyển, chất điều phối hoặc chất chống phản ứng. Ôn lại Hình 6.13 â€¢ Trong vận chuyển tích cực sơ cấp, năng lượng từ quá trình thủy phân ATP được sử dụng để di chuyển các ion vào hoặc ra khỏi tế bào. Máy bơm natri-kali là một ví dụ quan trọng. Ôn lại Hình 6.14 â€¢ Vận chuyển tích cực thứ cấp kết hợp chuyển động thụ động của một chất theo gradient nồng độ của nó với chuyển động của chất khác ngược lại với gradient nồng độ của nó. Năng lượng từ ATP được sử dụng gián tiếp để thiết lập gradient nồng độ dẫn đến sự chuyển động của chất đầu tiên. Xem lại Hình 6.15 Các phân tử lớn đi vào và rời khỏi tế bào như thế nào? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 6.4 â € ¢ Nhập bào là sự vận chuyển các đại phân tử, các hạt lớn và tế bào nhỏ vào tế bào nhân chuẩn thông qua sự xâm lấn của màng sinh chất và hình thành các túi. Phagocytosis và pinocytosis là các loại endocytosis. Ôn lại Hình 6.1 6A â€¢ Trong quá trình xuất bào,các chất trong túi được tiết ra khỏi tế bào khi túi kết hợp với màng sinh chất. Ôn lại Hình 6.1 6B â€¢ Trong quá trình nhập bào qua trung gian thụ thể, một protein thụ thể cụ thể trên màng sinh chất liên kết với một đại phân tử cụ thể. Xem lại Hình 6.17 0S0 Đi tới phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình 0&.E Life10e.com/is6 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Khi một phân tử hormone liên kết với một protein cụ thể trên màng sinh chất, protein mà nó liên kết được gọi là a. phối tử. b. clathrin. c. protein thụ thể. d. protein kỵ nước. đ. phân tử kết dính tế bào. 2. Phát biểu nào về protein màng là không đúng? Một. Tất cả đều kéo dài từ bên này sang bên kia của màng. b. Một số đóng vai trò là kênh cho các ion đi qua màng. c. Nhiều loài có thể tự do di chuyển sang bên trong màng. d. Vị trí của chúng trong màng được xác định bởi cấu trúc của chúng. đ. Một số có cả vùng kỵ nước và ưa nước. 3. Phát biểu nào về cacbohydrat màng là không đúng? Một. Một số liên kết với protein. b. Một số liên kết với lipid. c. Chúng được thêm vào protein trong bộ máy Golgi. d. Họ cho thấy ít sự đa dạng. đ. Chúng rất quan trọng trong các phản ứng nhận biết ở bề mặt tế bào. 4. Phát biểu nào về kênh ion là không đúng? Một. Chúng hình thành các lỗ chân lông trên màng. b. Chúng là protein. c. Tất cả các ion đều đi qua cùng một loại kênh. d. Sự di chuyển qua chúng là từ vùng có nồng độ cao đến vùng có nồng độ thấp. đ. Sự di chuyển qua chúng là bằng sự khuếch tán. 5. Khuếch tán được tạo điều kiện và vận chuyển tích cực cả a. cần ATP. b. yêu cầu sử dụng protein làm chất mang hoặc kênh. c. mang theo các ion

chứ không phải các phân tử nhỏ. d. tăng không giới hạn khi gradient nồng độ tăng. đ. phụ thuộc vào độ hòa tan của chất tan trong lipid.Chúng rất quan trọng trong các phản ứng nhận biết ở bề mặt tế bào. 4. Phát biểu nào về kênh ion là không đúng? Một. Chúng hình thành các lỗ chân lông trên màng. b. Chúng là protein. c. Tất cả các ion đều đi qua cùng một loại kênh. d. Sự di chuyển qua chúng là từ vùng có nồng độ cao đến vùng có nồng độ thấp. đ. Sự di chuyển qua chúng là bằng sự khuếch tán. 5. Khuếch tán được tạo điều kiện và vận chuyển tích cực cả a. cần ATP. b. yêu cầu sử dụng protein làm chất mang hoặc kênh. c. mang theo các ion chứ không phải các phân tử nhỏ. d. tăng không giới hạn khi gradient nồng độ tăng. đ. phụ thuộc vào độ hòa tan của chất tan trong lipid.Chúng rất quan trọng trong các phản ứng nhận biết ở bề mặt tế bào. 4. Phát biểu nào về kênh ion là không đúng? Một. Chúng hình thành các lỗ chân lông trên màng. b. Chúng là protein. c. Tất cả các ion đều đi qua cùng một loại kênh. d. Sự di chuyển qua chúng là từ vùng có nồng độ cao đến vùng có nồng độ thấp. đ. Sự di chuyển qua chúng là bằng sự khuếch tán. 5. Khuếch tán được tạo điều kiện và vận chuyển tích cực cả a. cần ATP. b. yêu cầu sử dụng protein làm chất mang hoặc kênh. c. mang theo các ion chứ không phải các phân tử nhỏ. d. tăng không giới hạn khi gradient nồng độ tăng. đ. phụ thuộc vào độ hòa tan của chất tan trong lipid.

124 CHƯƠNG 6 Màng tế bào 6. Vận chuyển tích cực sơ cấp và thứ cấp a. tạo ATP. b. dựa trên sự chuyển động thụ động của ion Na+. c. bao gồm sự chuyển động thụ động của các phân tử glucose. d. sử dụng ATP trực tiếp. đ. có thể di chuyển các chất tan ngược với gradient nồng độ của chúng. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Bạn đang nghiên cứu cách thức protein transferrin xâm nhập vào tế bào. Khi bạn kiểm tra các tế bào đã hấp thụ transferrin, bạn sẽ thấy nó bên trong các túi được phủ clathrin. Vì vậy cơ chế hấp thu transferrin có khả năng xảy ra nhất là a. khuếch tán thuận lợi. b. một kẻ phản diện. c. nhập bào qua trung gian thụ thể. d. khe tiếp. đ. kênh ion. 8. Chức năng của cơ đòi hỏi các ion canxi (Ca2+) phải được bơm vào khoang dưới tế bào theo chênh lệch nồng độ. Những loại phân tử nào cần thiết để điều này xảy ra? 9. Phần 27.2 sẽ mô tả tảo cát, là sinh vật đơn bào có cấu trúc thủy tinh phức tạp trong thành tế bào của chúng (xem Hình 27.8). Những cấu trúc này hình thành trong bộ máy Golgi. Làm thế nào để những cấu trúc này đến được thành tế bào mà không cần phải xuyên qua màng? Tám tế bào tảo cát bên trong thành tế bào được trang trí công phu của chúng PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Các sinh vật sống ở nước ngọt hầu như luôn có ưu trương so với môi trường. Đây là một vấn đề nghiêm trọng theo cách nào? Làm thế nào một số sinh vật có thể đối phó với vấn đề này? 11. Khi một tế bào phổi bình thường trở thành tế bào ung thư phổi, có một số thay đổi quan trọng về đặc tính màng sinh chất. Bạn sẽ điều tra các hiện tượng sau đây như thế nào? (a) Màng tế bào ung thư lỏng hơn, với sự khuếch tán nhanh hơn trong mặt phẳng màng của cả lipid và protein, (b) Tế bào ung thư đã thay đổi đặc tính bám dính của tế bào, liên kết với các mô khác ngoài tế bào phổi. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Giao tiếp tế bào và đa bào CHƯƠNG 7.1 7.2 7.3 7.4 7.5 P Tín hiệu là gì và tế bào phản ứng với chúng như thế nào? Các cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? Phản ứng với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? Các tế bào thay đổi như thế nào để đáp ứng với tín hiệu? Làm thế nào để các tế bào trong một sinh vật đa bào giao tiếp trực tiếp? RAIRIE VOLES (Microtus ochrogaster) là loài gặm nhấm nhỏ sống ở vùng khí hậu ôn đới, nơi chúng đào đường hầm trên cánh đồng. Khi một con chuột đồng đực gặp một con cái, quá trình giao phối thường diễn ra sau đó. Sau khi giao phối (có thể mất tới một ngày), cặp đôi ở cùng nhau, xây tổ và cùng nhau nuôi con. Mối liên kết giữa hai con chuột mạnh mẽ đến mức chúng ở bên nhau suốt đời. Hãy đối chiếu hành vi này với hành vi của chuột núi (M. montanus), loài có quan hệ gần gũi với chuột đồng thảo nguyên và sống ở những ngọn đồi cách đó không xa. Ở loài này, giao phối diễn ra nhanh chóng và sau đó cặp đôi tách ra. Con đực tìm kiếm bạn tình mới và con cái bỏ con ngay sau khi chúng được sinh ra. Lời giải thích cho những khác biệt đáng kể về hành vi này nằm ở bộ não của hai loài này. Khi chuột đồng cỏ giao phối, não của cả con đực và con cái sẽ giải phóng các peptide cụ thể bao gồm 9 axit amin. Ở nữ giới, peptide là oxytocin; ở nam giới, đó là vasopressin. Các peptide được lưu thông trong máu và đến tất cả các mô trong cơ thể, nhưng chúng chỉ liên kết với một số loại tế bào. Những tế bào này có các protein bề mặt được gọi là thụ thể, mà các peptide liên kết đặc biệt với chúng, giống như một chiếc chìa khóa được tra vào ổ

khóa. Sự tương tác giữa peptide và thụ thể làm cho thụ thể, kéo dài qua màng sinh chất, thay đổi hình dạng. Trong tế bào chất, sự thay đổi này gây ra một loạt các sự kiện mà cuối cùng dẫn đến những thay đổi về hành vi. Các thụ thể oxytocin và chuột đồng Voles Prairie thể hiện các hành vi liên kết rộng rãi sau khi giao phối. Những hành vi này được trung gian bởi các peptide đóng vai trò là tín hiệu giữa các tế bào. vasopressin ở chuột đồng cỏ tập trung nhiều nhất ở các vùng não chịu trách nhiệm về các hành vi như gắn kết và chăm sóc con non. Ở chuột đồng vùng núi, có ít cơ quan tiếp nhận các peptide này hơn nhiều, và do đó, có ít hành vi gắn kết và chăm sóc hơn. Rõ ràng, oxytocin và vasopressin là những tín hiệu gây ra những hành vi này. Tín hiệu giữa các tế bào là một dấu hiệu đặc trưng của sinh vật đa bào. Ngay cả ở những sinh vật đơn giản nhất, sự biệt hóa của một nhóm tế bào thành một mô chuyên biệt (ví dụ: tế bào sinh sản) phải được tích hợp vào toàn bộ sinh vật. Phản ứng của tế bào với phân tử tín hiệu diễn ra theo ba bước tuần tự. Đầu tiên, tín hiệu liên kết với một thụ thể trong tế bào, thường được gắn ở bề mặt bên ngoài của màng sinh chất. Thứ hai, liên kết tín hiệu truyền tải một thông điệp đến tế bào. Thứ ba, tế bào thay đổi hoạt động để đáp ứng với tín hiệu. Ở một sinh vật đa bào, những bước này dẫn đến những thay đổi trong hoạt động của sinh vật đó.m Oxytocin có ảnh hưởng đến hành vi chăm sóc ở con người không? Xem câu trả lời ở trang 141.



126 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào Tín hiệu là gì và tế bào phản ứng với chúng như thế nào? Cả tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn đều xử lý thông tin từ môi trường của chúng. Thông tin này có thể ở dạng kích thích vật lý, chẳng hạn như ánh sáng chiếu vào mắt bạn khi bạn đọc cuốn sách này hoặc các hóa chất thấm vào tế bào, chẳng hạn như đường lactose trong môi trường phát triển của vi khuẩn. Nó có thể đến từ bên ngoài cơ thể, chẳng hạn như mùi hương của một con bướm cái đang tìm bạn tình trong bóng tối, hoặc từ một tế bào lân cận bên trong cơ thể, chẳng hạn như trong tim, nơi hàng ngàn tế bào cơ co bóp đồng loạt bằng cách truyền tín hiệu đến nhau. Tất nhiên, sự hiện diện đơn thuần của một tín hiệu không có nghĩa là tế bào sẽ phản ứng với nó, cũng giống như bạn không chú ý kỹ đến mọi kích thích trong môi trường khi bạn học. Để phản hồi tín hiệu, tế bào phải có một cơ quan thụ cảm cụ thể có thể phát hiện tín hiệu đó và cách sử dụng thông tin

đó để tác động đến các quá trình của tế bào. Con đường truyền tín hiệu là một chuỗi các sự kiện phân tử và phản ứng hóa học dẫn đến phản ứng của tế bào đối với tín hiệu. Các đường dẫn truyền tín hiệu có chi tiết rất khác nhau, nhưng mỗi đường dẫn như vậy đều liên quan đến tín hiệu, cơ quan tiếp nhận và phản hồi. Trong phần này chúng ta sẽ thảo luận về tín hiệu và cung cấp một cái nhìn tổng quan ngắn gọn về sự truyền tín hiệu. Chúng ta sẽ xem xét các cơ quan thụ cảm trong Phần 7.2 và các khía cạnh khác của việc truyền tín hiệu trong Phần 7.3 và 7.4. Tế bào nhận tín hiệu từ môi trường vật lý và từ các tế bào khác Môi trường vật lý chứa đầy tín hiệu. Ví dụ, các cơ quan cảm giác của chúng ta cho phép chúng ta phản ứng với ánh sáng (tín hiệu vật lý) hoặc mùi và vị (tín hiệu hóa học) từ môi trường. Vi khuẩn và sinh vật nguyên sinh có thể phản ứng với những thay đổi hóa học nhỏ trong môi trường xung quanh. Ví dụ, thực vật phản ứng với ánh sáng như một tín hiệu cũng như một nguồn năng lượng bằng cách phát triển về phía nguồn ánh sáng. Tuy nhiên, tế bào nằm sâu bên trong cơ thể đa bào lớn lại cách xa môi trường bên ngoài - tín hiệu của nó đến từ các tế bào lân cận và chất lỏng ngoại bào xung quanh. Ở những sinh vật như vậy, các tín hiệu hóa học thường được tạo ra ở một bộ phận của cơ thể và đến các tế bào đích bằng cách khuếch tán cục bộ hoặc bằng sự lưu thông trong máu hoặc hệ thống mạch máu thực vật. Các tín hiệu này thường xuất hiện ở nồng độ rất nhỏ (thấp tới 10-10 M) (xem Chương 2 để biết giải thích về nồng độ mol) và khác nhau về nguồn cũng như phương thức phân phối (Hình 7.1): tác động lên các tế bào tạo ra chúng. Ví dụ, nhiều tế bào khối u sinh sản không kiểm soát được vì chúng vừa tạo ra vừa phản ứng với các tín hiệu kích thích sự phân chia tế bào. • Tín hiệu Juxtacrine chỉ ảnh hưởng đến các tế bào lân cận tế bào tạo ra tín hiệu. Điều này đặc biệt phổ biến trong quá trình phát triển. - Tín hiệu cận tiết khuếch tán và ảnh hưởng đến các tế bào lân cận. Một ví dụ là chất dẫn truyền thần kinh được tạo ra bởi một tế bào thần kinh, khuếch tán đến một tế bào gần đó và kích thích nó (xem Phần 45.3).Tế bào đích Các tế bào không có tín hiệu Juxtacrine liên kết với các tế bào lân cận. Tế bào đích Tế bào tiết ra Các tín hiệu tự tiết liên kết với các thụ thể trên cùng một tế bào tiết ra chúng. Không phải là tế bào đích (không có thụ thể) Các tín hiệu tuần hoàn như hormone được hệ thống tuần hoàn vận chuyển và liên kết với các thụ thể trên các tế bào ở xa. Tế bào tiết Tế bào đích v , cơ quan thụ cảm cho một tín hiệu cụ thể không phản hồi lại tín hiệu đó. Tế bào đích Mạch tuần hoàn (ví dụ: mạch máu) Tín hiệu cận tiết liên kết với các thụ thể trên các tế bào lân cận. Thụ thể 7.1 Hệ thống tín hiệu hóa học (A) Một phân tử tín hiệu có thể khuếch tán và tác động lên tế bào tạo ra nó, tế bào lân cận hoặc tế bào gần đó. (B) Nhiều tín hiệu tác động lên các tế bào ở xa và phải được hệ thống tuần hoàn của sinh vật vận chuyển. Đi tới Hoạt động 7.1 Hệ thống tín hiệu hóa học Lifel 0e.com/ac7. 1 – Các tín hiệu truyền qua hệ tuần hoàn của động vật hoặc hệ thống mạch máu của thực vật thường được gọi là hormone. Con đường truyền tín hiệu bao gồm tín hiệu, bộ phận tiếp nhận và phản hồi Như chúng tôi đã nói trước đó, các yếu tố cơ bản của bất kỳ con đường truyền tín hiệu nào là tín hiệu, bộ phận tiếp nhận và phản hồi (Hình 7.2). Để thông tin từ tín hiệu được truyền đến một ô, ô đích phải có khả năng nhận tín hiệu và phản hồi lại nó. Đây là công việc của các cơ quan tiếp nhận. Ở động vật có vú, tất cả các tế bào đều có thể tiếp xúc với tín hiệu hóa học được lưu thông trong máu, chẳng hạn như oxytocin hoặc vasopressin (xem phần mở đầu của chương này). Tuy nhiên, hầu hết các tế bào cơ thể không có khả năng đáp ứng với những tín hiệu này. Chỉ những tế bào có thụ thể thích hợp mới có thể phản ứng. "Phản hồi" có thể liên quan đến các enzyme xúc tác các phản ứng sinh hóa và các yếu tố phiên mã, là các protein làm bật hoặc tắt sự biểu hiện của các gen cụ thể. Một đặc điểm quan trọng của việc truyền tín hiệu là các hoạt động củacác yếu tố cơ bản của bất kỳ con đường truyền tín hiệu nào là tín hiệu, bộ phận tiếp nhận và phản hồi (Hình 7.2). Để thông tin từ tín hiệu được truyền đến một ô, ô đích phải có khả năng nhận tín hiệu và phản hồi lại nó. Đây là công việc của các cơ quan tiếp nhận. Ở động vật có vú, tất cả các tế bào đều có thể tiếp xúc với tín hiệu hóa học được lưu thông trong máu, chẳng hạn như oxytocin hoặc vasopressin (xem phần mở đầu của chương này). Tuy nhiên, hầu hết các tế bào cơ thể không có khả năng đáp ứng với những tín hiệu này. Chỉ những tế bào có thụ thể thích hợp mới có thể phản ứng. "Phản hồi" có thể liên quan đến các enzyme xúc tác các phản ứng sinh hóa và các yếu tố phiên mã, là các protein làm bật hoặc tắt sự biểu hiện của các gen cụ thể. Một đặc điểm quan trọng của việc truyền tín hiệu là các hoạt động củacác yếu tố cơ bản của bất kỳ con đường truyền tín hiệu nào là tín hiệu, bộ phận tiếp nhận và phản hồi (Hình 7.2). Để thông tin từ tín hiệu được truyền đến một ô, ô đích phải có khả năng nhận tín hiệu và phản hồi lại nó. Đây là công việc của các cơ quan tiếp nhận. Ở động vật có vú, tất cả các tế bào đều có thể tiếp xúc với tín hiệu hóa học được lưu thông trong máu, chẳng hạn như oxytocin hoặc vasopressin (xem phần mở đầu của chương này). Tuy nhiên, hầu hết các tế bào cơ thể không có khả năng đáp ứng với những tín

hiệu này. Chỉ những tế bào có thụ thể thích hợp mới có thể phản ứng. "Phản hồi" có thể liên quan đến các enzyme xúc tác các phản ứng sinh hóa và các yếu tố phiên mã, là các protein làm bật hoặc tắt sự biểu hiện của các gen cụ thể. Một đặc điểm quan trọng của việc truyền tín hiệu là các hoạt động của

7.2 Cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? 127 Phân tử tín hiệu Một tín hiệu đến một tế bào đích. Phân tử tín hiệu liên kết với protein thụ thể trên bề mặt tế bào hoặc bên trong tế bào chất. Liên kết tín hiệu làm thay đổi hình dạng (cấu hình) ba chiều của thụ thể ^ và làm lộ ra vị trí hoạt động của nó. Phân tử truyền tín hiệu không hoạt động Phân tử truyền tín hiệu được kích hoạt I Thụ thể được kích hoạt sẽ kích hoạt đường dẫn truyền tín hiệu để mang lại những thay đổi cho tế bào. Những thay đổi ngắn hạn: kích hoạt enzyme, di chuyển tế bào Những thay đổi dài hạn: thay đổi phiên mã DNA 7.2 Con đường truyền tín hiệu Con đường chung này phổ biến ở nhiều tế bào và nhiều tình huống. Những tác động cuối cùng lên tế bào là những thay đổi phân tử ngắn hạn hoặc dài hạn hoặc cả hai. các enzym cụ thể và các yếu tố phiên mã được điều hòa: chúng được kích hoạt hoặc bất hoạt để gây ra những thay đổi trong tế bào (xem Hình 7.2). Ví dụ, một enzyme có thể được kích hoạt bằng cách thêm một nhóm photphat (phosphoryl hóa) vào một vị trí cụ thể trên protein, do đó làm thay đổi hình dạng của enzyme (xem Hình 3.13B) và làm lộ ra vị trí hoạt động của nó. Hoạt động của protein cũng có thể được điều chỉnh bằng cơ chế kiểm soát vị trí của nó trong tế bào. Ví dụ, một yếu tố phiên mã nằm trong tế bào chất không hoạt động vì nó bị tách khỏi vật chất di truyền trong nhân; con đường truyền tín hiệu có thể dẫn đến việc vận chuyển yếu tố đó đến nhân, nơi nó có thể ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen. Có nhiều cách khác để điều hòa enzyme và các yếu tố phiên mã. Chúng ta sẽ gặp một số cơ chế này trong Phần 7.3 và 7.4. Trong chương này chúng ta xem xét các đường truyền tín hiệu tách biệt với nhau. Nhưng cuộc sống không đơn giản như vậy. Trên thực tế, có rất nhiều nhiễu xuyên âm: sự tương tác giữa các đường truyền tín hiệu khác nhau. Ví dụ, các đường dẫn truyền tín hiệu thường phân nhánh: một protein được kích hoạt (thụ thể hoặc enzyme) có thể kích hoạt các enzyme hoặc các yếu tố phiên mã theo nhiều con đường, dẫn đến nhiều phản ứng với một kích thích duy nhất. Nhiều con đường truyền tín hiệu có thể hội tụ trên một yếu tố phiên mã duy nhất, cho phép điều chỉnh quá trình phiên mã của một gen để đáp ứng với một số tín hiệu khác nhau. Nhiễu xuyên âm cũng có thể dẫn đến việc kích hoạt một con đường và ức chế một con đường khác. Hiện tượng bên trong tế bào này tương tự như hiện tượng "nhiễu xuyên âm" xảy ra ở cấp độ toàn bộ cơ thể. Ví dụ, ở tứ chi, bạn có các cơ đối lập nhau. Khi bạn uốn cong khuỷu tay, bạn co một nhóm cơ và thư giãn các cơ đối diện, để cánh tay sẽ uốn cong. Vì nhiễu xuyên âm nên các nhà sinh học thường nhắc đến "mạng báo hiệu" chứ không phải là đường dẫn truyền tín hiệu, phản ánh mức độ phức tạp cao trong tín hiệu tế bào.RECAP Các tế bào liên tục tiếp xúc với các tín hiệu phân tử có thể đến từ môi trường bên ngoài hoặc từ bên trong cơ thể của một sinh vật đa bào. Để phản hồi tín hiệu, tế bào phải có một cơ quan thụ cảm cụ thể có khả năng phát hiện tín hiệu và kích hoạt một số loại phản ứng của tế bào. Con đường truyền tín hiệu liên quan đến sự điều hòa của các enzyme và các yếu tố phiên mã, và nhiễu xuyên âm xảy ra giữa các con đường. â€¢ Sự khác biệt giữa tín hiệu autocrine, tín hiệu cận tiết, tín hiệu cận tiết và hormone là gì? Xem trang. 126 và Hình 7.1 – Mô tả ba thành phần trong phản ứng của tế bào đối với tín hiệu. Xem trang 126-127 và Hình 7.2 Các đặc điểm chung của đường dẫn truyền tín hiệu được mô tả trong phần này sẽ được trình bày chi tiết hơn trong suốt chương. Trước tiên, hãy xem xét kỹ hơn bản chất của các thụ thể liên kết các phân tử tín hiệu. Các cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? Bất kỳ tế bào nào trong cơ thể đa bào đều bị tấn công bởi nhiều tín hiệu. Tuy nhiên, nó chỉ phản ứng với một số tín hiệu vì không có tế bào nào tạo ra cơ quan tiếp nhận tất cả các tín hiệu. Protein thụ thể nhận biết tín hiệu của nó rất cụ thể, giống như cách protein vận chuyển qua màng nhận biết và liên kết với chất mà nó vận chuyển. Tính đặc hiệu này đảm bảo rằng chỉ những tế bào tạo ra một thụ thể cụ thể mới phản ứng với tín hiệu nhất định. Các thụ thể nhận biết tín hiệu hóa học có các vị trí liên kết cụ thể. Một phân tử tín hiệu hóa học cụ thể vừa khít với một vị trí ba chiều trên thụ thể protein của nó (Hình 7.3A). Một phân tử liên kết với vị trí thụ thể trên một phân tử khác theo cách này được gọi là phối tử. Sự liên kết của phối tử tín hiệu làm cho protein thụ thể thay đổi hình dạng ba chiều và sự thay đổi về hình dạng đó bắt đầu phản ứng của tế bào. Phối tử không đóng góp thêm cho phản ứng này. Trên thực tế, phối tử thường không được chuyển hóa thành sản phẩm hữu ích; vai trò của nó hoàn toàn là "gõ cửa". (Điều này hoàn toàn trái ngược với tương tác enzyme-cơ chất mà chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 8. Toàn bộ mục đích của tương tác đó là chuyển cơ chất thành sản phẩm hữu ích.) Độ nhạy của tế bào với tín hiệu được

xác định một phần bởi ái lực của các thụ thể của tế bào đối với phối tử tín hiệu - khả năng thụ thể sẽ liên kết với phối tử ở bất kỳ thời điểm nào2 Các đặc điểm chung của đường dẫn truyền tín hiệu được mô tả trong phần này sẽ được trình bày chi tiết hơn trong suốt chương này. Trước tiên, hãy xem xét kỹ hơn bản chất của các thụ thể liên kết các phân tử tín hiệu. Các cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? Bất kỳ tế bào nào trong cơ thể đa bào đều bị tấn công bởi nhiều tín hiệu. Tuy nhiên, nó chỉ phản ứng với một số tín hiệu vì không có tế bào nào tạo ra cơ quan tiếp nhận tất cả các tín hiệu. Protein thụ thể nhận biết tín hiệu của nó rất cụ thể, giống như cách protein vận chuyển qua màng nhận biết và liên kết với chất mà nó vận chuyển. Tính đặc hiệu này đảm bảo rằng chỉ những tế bào tạo ra một thụ thể cụ thể mới phản ứng với tín hiệu nhất định. Các thụ thể nhận biết tín hiệu hóa học có các vị trí liên kết cụ thể. Một phân tử tín hiệu hóa học cụ thể vừa khít với một vị trí ba chiều trên thụ thể protein của nó (Hình 7.3A). Một phân tử liên kết với vị trí thụ thể trên một phân tử khác theo cách này được gọi là phối tử. Sự liên kết của phối tử tín hiệu làm cho protein thụ thể thay đổi hình dạng ba chiều và sự thay đổi về hình dạng đó bắt đầu phản ứng của tế bào. Phối tử không đóng góp thêm cho phản ứng này. Trên thực tế, phối tử thường không được chuyển hóa thành sản phẩm hữu ích; vai trò của nó hoàn toàn là "gõ cửa". (Điều này hoàn toàn trái ngược với tương tác enzyme-cơ chất mà chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 8. Toàn bộ mục đích của tương tác đó là chuyển cơ chất thành sản phẩm hữu ích.) Độ nhạy của tế bào với tín hiệu được xác định một phần bởi ái lực của các thụ thể của tế bào đối với phối tử tín hiệu - khả năng thụ thể sẽ liên kết với phối tử ở bất kỳ thời điểm nào2 Các đặc điểm chung của đường dẫn truyền tín hiệu được mô tả trong phần này sẽ được trình bày chi tiết hơn trong suốt chương này. Trước tiên, hãy xem xét kỹ hơn bản chất của các thụ thể liên kết các phân tử tín hiệu. Các cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? Bất kỳ tế bào nào trong cơ thể đa bào đều bị tấn công bởi nhiều tín hiệu. Tuy nhiên, nó chỉ phản ứng với một số tín hiệu vì không có tế bào nào tạo ra cơ quan tiếp nhận tất cả các tín hiệu. Protein thụ thể nhận biết tín hiệu của nó rất cụ thể, giống như cách protein vận chuyển qua màng nhận biết và liên kết với chất mà nó vận chuyển. Tính đặc hiệu này đảm bảo rằng chỉ những tế bào tạo ra một thụ thể cụ thể mới phản ứng với tín hiệu nhất định. Các thụ thể nhận biết tín hiệu hóa học có các vị trí liên kết cụ thể. Một phân tử tín hiệu hóa học cụ thể vừa khít với một vị trí ba chiều trên thụ thể protein của nó (Hình 7.3A). Một phân tử liên kết với vị trí thụ thể trên một phân tử khác theo cách này được gọi là phối tử. Sự liên kết của phối tử tín hiệu làm cho protein thụ thể thay đổi hình dạng ba chiều và sự thay đổi về hình dạng đó bắt đầu phản ứng của tế bào. Phối tử không đóng góp thêm cho phản ứng này. Trên thực tế, phối tử thường không được chuyển hóa thành sản phẩm hữu ích; vai trò của nó hoàn toàn là "gõ cửa". (Điều này hoàn toàn trái ngược với tương tác enzyme-cơ chất mà chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 8. Toàn bộ mục đích của tương tác đó là chuyển cơ chất thành sản phẩm hữu ích.) Độ nhạy của tế bào với tín hiệu được xác định một phần bởi ái lực của các thụ thể của tế bào đối với phối tử tín hiệu - khả năng thụ thể sẽ liên kết với phối tử ở bất kỳ thời điểm nào" (Điều này hoàn toàn trái ngược với tương tác enzyme-cơ chất mà chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 8. Toàn bộ mục đích của tương tác đó là chuyển cơ chất thành sản phẩm hữu ích.) Độ nhạy của tế bào với tín hiệu được xác định một phần bởi ái lực của các thụ thể của tế bào đối với phối tử tín hiệu - khả năng thụ thể sẽ liên kết với phối tử ở bất kỳ thời điểm nào" (Điều này hoàn toàn trái ngược với tương tác enzyme-cơ chất mà chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 8. Toàn bộ mục đích của tương tác đó là chuyển cơ chất thành sản phẩm hữu ích.) Độ nhạy của tế bào với tín hiệu được xác định một phần bởi ái lực của các thụ thể của tế bào đối với phối tử tín hiệu - khả năng thụ thể sẽ liên kết với phối tử ở bất kỳ thời điểm nào

128 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào (A) Bên trong tế bào Bên ngoài tế bào Thụ thể có cả vùng ngoại bào và nội bào được nối với nhau bằng vùng kỵ nước. Tín hiệu (phối tử) phù hợp với thụ thể ở vùng ngoại bào của nó. Màng huyết tương Cấu trúc tương tự của caffeine và adenosine cho phép cả hai liên kết với thụ thể, nhưng chỉ adenosine mới kích hoạt sự truyền tín hiệu. 7.3 Tín hiệu và Cơ quan thụ cảm của nó (A) Thụ thể adenosine 2A xuất hiện trong não người, nơi nó tham gia vào việc ức chế sự kích thích (B) Adenosine là phối tử bình thường của thụ thể. Caffeine có cấu trúc tương tự adenosine và có thể hoạt động như một chất đối kháng liên kết với thụ thể và ngăn cản hoạt động bình thường của nó. nồng độ phối tử. Các thụ thể (R) liên kết với các phối tử (L) của chúng theo định luật tác dụng khối lượng của hóa học. Điều này có nghĩa là liên kết có thể đảo ngược: R + L RL (7.1) Đối với hầu hết các phức hợp thụ thể phối tử (RL), điểm cân bằng nằm xa về bên phải - nghĩa là liên kết được ưu tiên. Tuy nhiên, khả năng đảo ngược rất quan trọng vì nếu phối tử không

bao giờ được giải phóng thì thụ thể sẽ bị kích thích liên tục và tế bào sẽ không bao giờ ngừng phản ứng. Giống như bất kỳ phản ứng hóa học thuận nghịch nào, mỗi quá trình liên kết và phân ly đều có hằng số tốc độ, ở đây được ký hiệu là Kx và K2 : Liên kết: R + L % RL (7.2) k2 Phân ly: RL — > R + L (7.3) Hằng số tốc độ liên hệ giữa tốc độ phản ứng với nồng độ của (các) chất phản ứng: Tốc độ liên kết = KJR][L] (7.4) Tốc độ phân ly = K2[RL] (7.5) trong đó "[ ]" cho biết nồng độ của chất bên trong ngoặc. Sự liên kết của thụ thể với phối tử là thuận nghịch và khi đạt đến trạng thái cân bằng, tốc độ liên kết bằng tốc độ phân ly: Xa[R][L] Nếu điều này được sắp xếp lại, chúng ta nhận được: = K2[RL] (7.6) [R] [L] K2 â€ž (7.7) [RL] K1 Kd Hằng số phân ly, #CD, là thước đo ái lực của thụ thể đối với phối tử của nó. KD càng thấp thì khả năng liên kết của phối tử với thụ thể càng cao. Một số thụ thể có giá trị Kd rất thấp, cho phép chúng liên kết với các phối tử ở nồng độ phối tử rất thấp; các thụ thể khác có giá trị KD cao hơn và cần nhiều phối tử hơn để bắt đầu đường dẫn truyền tín hiệu của chúng. Tất cả các yếu tố khác đều bằng nhau, KD của thụ thể tế bào càng thấp thì tế bào sẽ càng nhạy cảm với phối tử của thụ thể. Toàn bộ lĩnh vực sinh học và y học - được gọi là dược lý học - được dành cho việc nghiên cứu về thuốc. Thuốc hoạt động như các phối tử liên kết với các thụ thể cụ thể. Trong quá trình phát hiện và thiết kế các loại thuốc mới, việc biết được thụ thể cụ thể mà thuốc sẽ liên kết là rất hữu ích, vì khi đó có thể xác định được giá trị KD của sự liên kết của nó. Đây là một yếu tố có thể được xem xét khi xác định mức liều lượng. Tất nhiên, nhiều loại thuốc có tác dụng phụ và chúng cũng phụ thuộc vào liều lượng! Một chất ức chế (hoặc chất đối kháng) cũng có thể liên kết với protein thụ thể, thay vì phối tử thông thường.Có cả chất đối kháng tự nhiên và nhân tạo đối với sự liên kết với thụ thể. Nhiều chất làm thay đổi hành vi của con người liên kết với các thụ thể cụ thể trong não và ngăn chặn sự liên kết của các thụ thể này. phối tử cụ thể. Một ví dụ là caffeine, có lẽ là chất kích thích được tiêu thụ rộng rãi nhất trên thế giới. Trong não, nucleoside adenosine hoạt động như một phối tử liên kết với một thụ thể trên tế bào thần kinh, bắt đầu con đường truyền tín hiệu làm giảm hoạt động của não, đặc biệt là kích thích. Bởi vì caffeine có cấu trúc phân tử tương tự như adenosine nên nó cũng liên kết với thụ thể adenosine (Hình 7.3 B). Nhưng trong trường hợp này, sự liên kết không bắt đầu quá trình truyền tín hiệu. Đúng hơn là nó "buộc lại" thụ thể, ngăn chặn sự liên kết của adenosine và do đó cho phép tiếp tục hoạt động và kích thích tế bào thần kinh. Các thụ thể có thể được phân loại theo vị trí và chức năng. Tính chất hóa học của tín hiệu phối tử khá khác nhau: một số phối tử có thể khuếch tán qua màng trong khi những phối tử khác thì không. Các tín hiệu vật lý như ánh sáng cũng có khả năng xuyên qua tế bào và mô khác nhau. Tương ứng, một thụ thể có thể được phân loại theo vị trí của nó trong tế bào, phần lớn phụ thuộc vào bản chất tín hiệu của nó (Hình 7.4):

7.2 Cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? 129 Bên ngoài tế bào Màng huyết tương^ Không phân cực, tín hiệu ' Thụ thể xuyên màng O/ Thụ thể tín hiệu cực Một tín hiệu không phân cực có thể khuếch tán trực tiếp qua lớp lipid kép của màng plasma để gặp thụ thể của nó trong tế bào chất hoặc nhân. Tín hiệu phân cực và/hoặc lớn không thể khuếch tán qua màng sinh chất. Thụ thể của nó được nhúng trong màng. \ _ _ _ W Bên trong tế bào Bên ngoài tế bào Acetylcholine (ACh) | Acetylcholine liên kết với hai trong số năm tiểu đơn vị AChR, khiến kênh thay đổi hình dạng và mở. Thụ thể Acetylcholine màng huyết tương (AChR) Bên trong tế bào Kênh được lót bằng các axit amin tích điện âm, cho phép Na+ chảy vào tế bào. I Na+ tích tụ trong tế bào dẫn đến co cơ. 7.4 Hai vị trí đặt các thụ thể Các thụ thể có thể nằm bên trong tế bào (trong tế bào chất hoặc nhân) hoặc trong màng tế bào. - Thụ thể màng: Các phối tử lớn hoặc phân cực không thể xuyên qua lớp lipid kép. Ví dụ, insulin là một loại hormone protein không thể khuếch tán qua màng sinh chất; thay vào đó, nó liên kết với một thụ thể xuyên màng có miền liên kết ngoại bào. - Các thụ thể nội bào: Các phối tử nhỏ hoặc không phân cực có thể khuếch tán qua lớp kép phospholipid không phân cực của màng sinh chất và đi vào tế bào. Ví dụ, estrogen là một hormone steroid hòa tan trong lipid, có thể dễ dàng khuếch tán qua màng sinh chất; nó liên kết với một thụ thể bên trong tế bào. Ánh sáng có bước sóng nhất định có thể xuyên qua các tế bào trong lá cây khá dễ dàng và nhiều cơ quan thụ cảm ánh sáng thực vật (tế bào cảm quang) cũng nằm trong tế bào. Ở sinh vật nhân chuẩn phức tạp như động vật có vú và thực vật bậc cao, có ba loại thụ thể màng huyết tương được nghiên cứu kỹ lưỡng và được nhóm theo chức năng của chúng: kênh ion, thụ thể protein kinase và thụ thể liên kết với protein G. THỤ THỂ KÊNH ION Như được mô tả trong Phần 6.3, màng sinh chất của nhiều loại tế bào chứa các kênh ion có cổng cho phép các ion như Na+, K+, Ca2+ hoặc CL đi vào hoặc rời khỏi tế bào. Cơ chế mở cổng là sự thay đổi hình dạng ba chiều của protein kênh khi

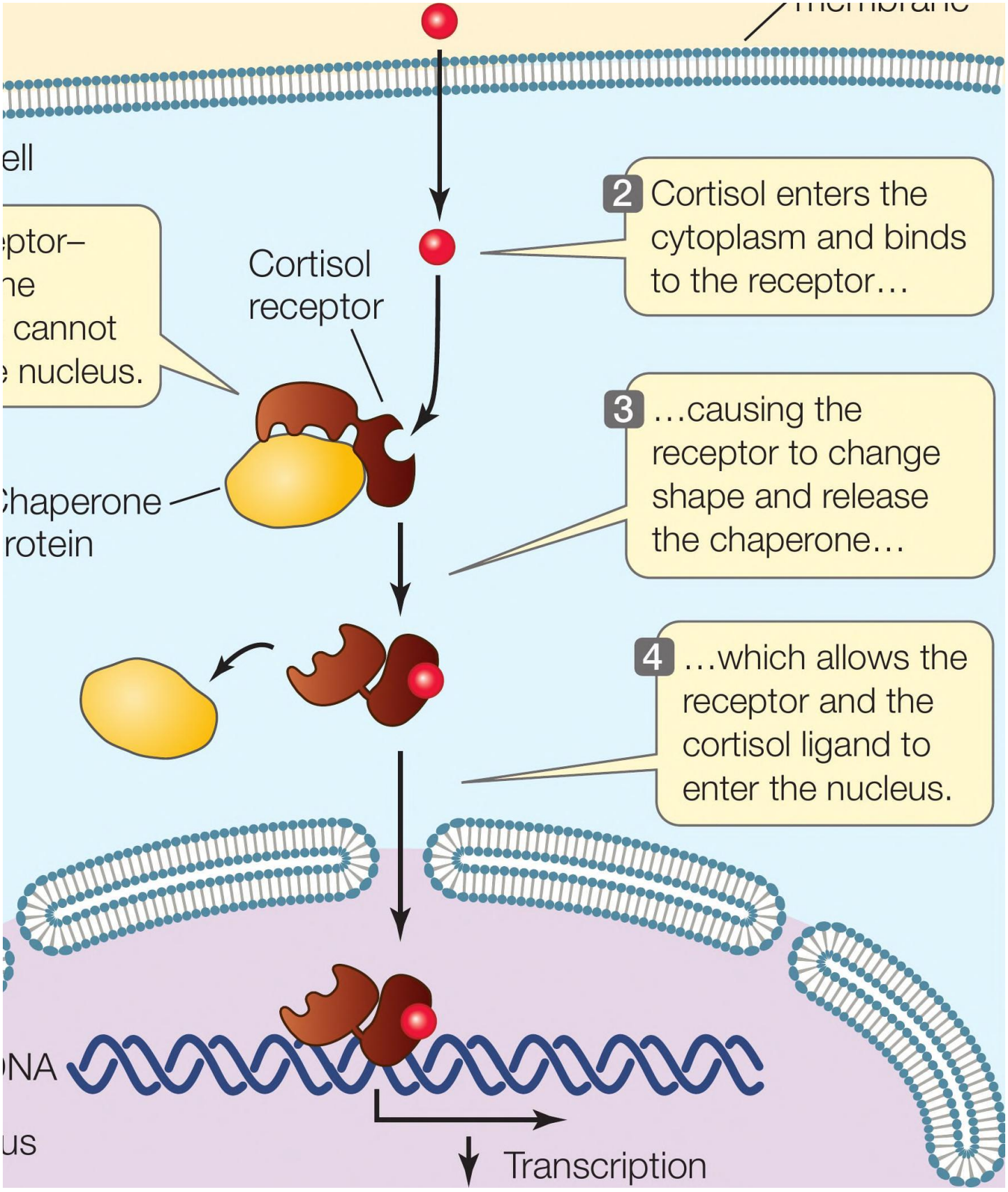
tương tác với tín hiệu; do đó những protein này hoạt động như các thụ thể. Mỗi loại kênh ion phản ứng với một tín hiệu cụ thể, bao gồm các kích thích cảm giác như ánh sáng, âm thanh và sự khác biệt về điện tích trên màng plasma, cũng như các phối tử hóa học như hormone và chất dẫn truyền thần kinh. Thụ thể acetylcholine, nằm trong màng sinh chất của tế bào cơ xương, là một ví dụ về kênh ion có cổng. Protein thụ thể này là một kênh natri liên kết với phối tử acetylcholine, một chất dẫn truyền thần kinh - một tín hiệu hóa học được giải phóng từ tế bào thần kinh (tế bào thần kinh) (Hình 7.5). Khi hai phân tử acetylcholine liên kết với thụ thể, nó sẽ mở ra trong khoảng một phần nghìn giây. Đó là 7.5 Kênh ion có cổng Thụ thể acetylcholine (AChR) là kênh ion có cổng phối tử dành cho các ion natri. Nó được tạo thành từ năm tiểu đơn vị polypeptide. Khi các phân tử acetylcholine (ACh) liên kết với hai tiểu đơn vị, cổng sẽ mở ra và Na+ chảy vào tế bào. Kênh này giúp điều chỉnh độ phân cực của màng (xem Chương 45). là đủ thời gian để Na+, chất tập trung ở bên ngoài tế bào nhiều hơn bên trong, lao vào tế bào, di chuyển theo cả nồng độ và gradient điện thế. Sự thay đổi nồng độ Na+ trong tế bào khởi đầu một loạt các sự kiện dẫn đến sự co cơ. THỤ THỂ PROTEIN KINASE Một số protein thụ thể ở sinh vật nhân chuẩn là protein kinase. Khi chúng được kích hoạt, chúng xúc tác quá trình phosphoryl hóa chính chúng và/hoặc các protein khác, do đó làm thay đổi hình dạng và do đó thay đổi chức năng của chúng. Protein kinase, . ^ . â€ž â€ž Protein mục tiêu + ATP - â–º protein-p + ADP (hình dạng và chức năng bị thay đổi) Thụ thể insulin là một ví dụ về thụ thể protein kinase. Insulin là một loại hormone protein được tạo ra bởi tuyến tụy của động vật có vú. Thụ thể của nó có hai bản sao, mỗi tiểu đơn vị polypeptide khác nhau được gọi là a và (3 (Hình 7.6). Khi insulin liên kết với thụ thể, thụ thể sẽ được kích hoạt và có khả năng tự phosphoryl hóa và một số protein tế bào chất được gọi một cách thích hợp là cơ chất phản ứng insulin. Sau đó, những protein này bắt đầu nhiều phản ứng của tế bào, bao gồm cả việc đưa các chất vận chuyển glucose (xem Hình 6.12) vào màng tế bào. thụ thể miền bảy màng. Những thụ thể này có nhiều vai trò sinh lý, bao gồm phát hiện ánh sáng trong võng mạc của động vật có vú (tế bào cảm quang), phát hiện mùi (thụ thể khứu giác) và điều chỉnh tâm trạng và hành vi. Ví dụ, các thụ thể liên kết với hormone oxytocin và vasopressin, ảnh hưởng đến hành vi giao phối ở chuột đồng (xem câu chuyện mở đầu), là các thụ thể liên kết với protein G.Insulin là một loại hormone protein được tạo ra bởi tuyến tụy của động vật có vú. Thụ thể của nó có hai bản sao, mỗi tiểu đơn vị polypeptide khác nhau được gọi là a và (3 (Hình 7.6). Khi insulin liên kết với thụ thể, thụ thể sẽ được kích hoạt và có khả năng tự phosphoryl hóa và một số protein tế bào chất được gọi một cách thích hợp là cơ chất phản ứng insulin. Sau đó, những protein này bắt đầu nhiều phản ứng của tế bào, bao gồm cả việc đưa các chất vận chuyển glucose (xem Hình 6.12) vào màng tế bào. thụ thể miền bảy màng. Những thụ thể này có nhiều vai trò sinh lý, bao gồm phát hiện ánh sáng trong võng mạc của động vật có vú (tế bào cảm quang), phát hiện mùi (thụ thể khứu giác) và điều chỉnh tâm trạng và hành vi. Ví dụ, các thụ thể liên kết với hormone oxytocin và vasopressin, ảnh hưởng đến hành vi giao phối ở chuột đồng (xem câu chuyện mở đầu), là các thụ thể liên kết với protein G.Insulin là một loại hormone protein được tạo ra bởi tuyến tụy của động vật có vú. Thụ thể của nó có hai bản sao, mỗi tiểu đơn vị polypeptide khác nhau được gọi là a và (3 (Hình 7.6). Khi insulin liên kết với thụ thể, thụ thể sẽ được kích hoạt và có khả năng tự phosphoryl hóa và một số protein tế bào chất được gọi một cách thích hợp là cơ chất phản ứng insulin. Sau đó, những protein này bắt đầu nhiều phản ứng của tế bào, bao gồm cả việc đưa các chất vận chuyển glucose (xem Hình 6.12) vào màng tế bào. thụ thể miền bảy màng. Những thụ thể này có nhiều vai trò sinh lý, bao gồm phát hiện ánh sáng trong võng mạc của động vật có vú (tế bào cảm quang), phát hiện mùi (thụ thể khứu giác) và điều chỉnh tâm trạng và hành vi. Ví dụ, các thụ thể liên kết với hormone oxytocin và vasopressin, ảnh hưởng đến hành vi giao phối ở chuột đồng (xem câu chuyện mở đầu), là các thụ thể liên kết với protein G.

130 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào O Các tiểu đơn vị của thụ thể liên kết với insulin (tín hiệu). Một sự thay đổi về hình dạng ở tiểu đơn vị |3 truyền tín hiệu đến tế bào chất rằng có sự hiện diện của insulin. Insulin Bên ngoài tế bào Thụ thể insulin Cơ chất phản ứng insulin Tín hiệu insulin kích hoạt miền protein kinase của thụ thể trong tế bào chất... ...nơi phosphoryl hóa các cơ chất phản ứng insulin, kích hoạt một loạt phản ứng hóa học bên trong tế bào. Phản ứng của tế bào Bên trong tế bào 7.6 Thụ thể Protein Kinase Insulin nội tiết tố của động vật có vú liên kết với một thụ thể ở bề mặt bên ngoài của tế bào và bắt đầu phản ứng. Tên mô tả xác định một nhóm thụ thể hấp dẫn, mỗi nhóm bao gồm một protein duy nhất có bảy miền xuyên màng. Bảy miền này đi qua lớp kép phospholipid và được phân tách bằng các vòng ngắn kéo dài ra bên ngoài hoặc

bên trong tế bào. Liên kết phối tử ở phía ngoại bào của thụ thể làm thay đổi hình dạng vùng tế bào chất của nó, làm lộ ra vị trí liên kết với protein màng di động gọi là protein G. Protein G được đưa một phần vào lớp lipid kép và một phần lộ ra trên bề mặt tế bào chất của màng. Nhiều protein G có ba tiểu đơn vị polypeptide và có thể liên kết ba loại phân tử khác nhau (Hình 7.7A): thụ thể GDP và GTP (guanosine diphosphate và triphosphate, tương ứng; đây là các nucleoside phosphate như ADP và ATP) €¢ Protein tác động (xem đoạn tiếp theo) Khi protein G liên kết với protein thụ thể được kích hoạt, GDP được trao đổi lấy GTP (Hình 7.7B). Đồng thời, phối tử thường được giải phóng từ phía ngoại bào của thụ thể. Liên kết GTP gây ra sự thay đổi về hình dạng của protein G. Tiểu đơn vị gắn với GTP sau đó tách ra khỏi phần còn lại của protein G, khuếch tán trong mặt phẳng của lớp kép phospholipid cho đến khi nó gặp protein tác động mà nó có thể liên kết. Protein tác động đúng như tên gọi của nó: nó gây ra tác động trong tế bào. Sự liên kết của tiểu đơn vị protein G mang GTP sẽ kích hoạt tác nhân - có thể là enzyme hoặc kênh ion - do đó gây ra những thay đổi trong chức năng tế bào (Hình 7.7C). Sau khi kích hoạt protein tác động, GTP liên kết với protein G sẽ bị thủy phân thành GDP. Tiểu đơn vị protein G hiện không hoạt động sẽ tách khỏi protein tác động và khuếch tán trong màng để va chạm và liên kết với hai tiểu đơn vị protein G còn lại. Khi ba thành phần của protein G được tập hợp lại, protein có khả năng liên kết lại với thụ thể được kích hoạt. Sau khi liên kết, thụ thể được kích hoạt sẽ trao đổi GDP trên protein G lấy GTP và chu trình bắt đầu lại. Các thụ thể nội bào nằm trong tế bào chất hoặc nhân Các thụ thể nội bào nằm bên trong tế bào và phản ứng với các tín hiệu vật lý như ánh sáng (ví dụ,một số cơ quan cảm quang ở thực vật) hoặc các tín hiệu hóa học có thể khuếch tán qua màng sinh chất (ví dụ, hormone steroid ở động vật). Nhiều thụ thể nội bào là yếu tố phiên mã. Một số là (A) Bên ngoài tế bào Thụ thể tín hiệu (hormone) Không hoạt động Protein G protein tác động không hoạt động Bên trong tế bào CÂ§ Hormon liên kết với thụ thể sẽ kích hoạt protein G. GTP thay thế GDP. v _ ' _ _ / (C) 0 Một phần protein G được kích hoạt sẽ kích hoạt protein tác động gây ra những thay đổi trong chức năng tế bào. v.__ J \ Phản ứng của tế bào Protein hoạt hóa Protein G hoạt hóa Q GTP trên protein G được thủy phân thành GDP. 7.7 Thụ thể liên kết với protein AG Protein G là chất trung gian giữa thụ thể và tác nhân của nó. Si *E Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 7.1 Con đường truyền tín hiệu E rSfc Lifel 0e.com/at7. 1

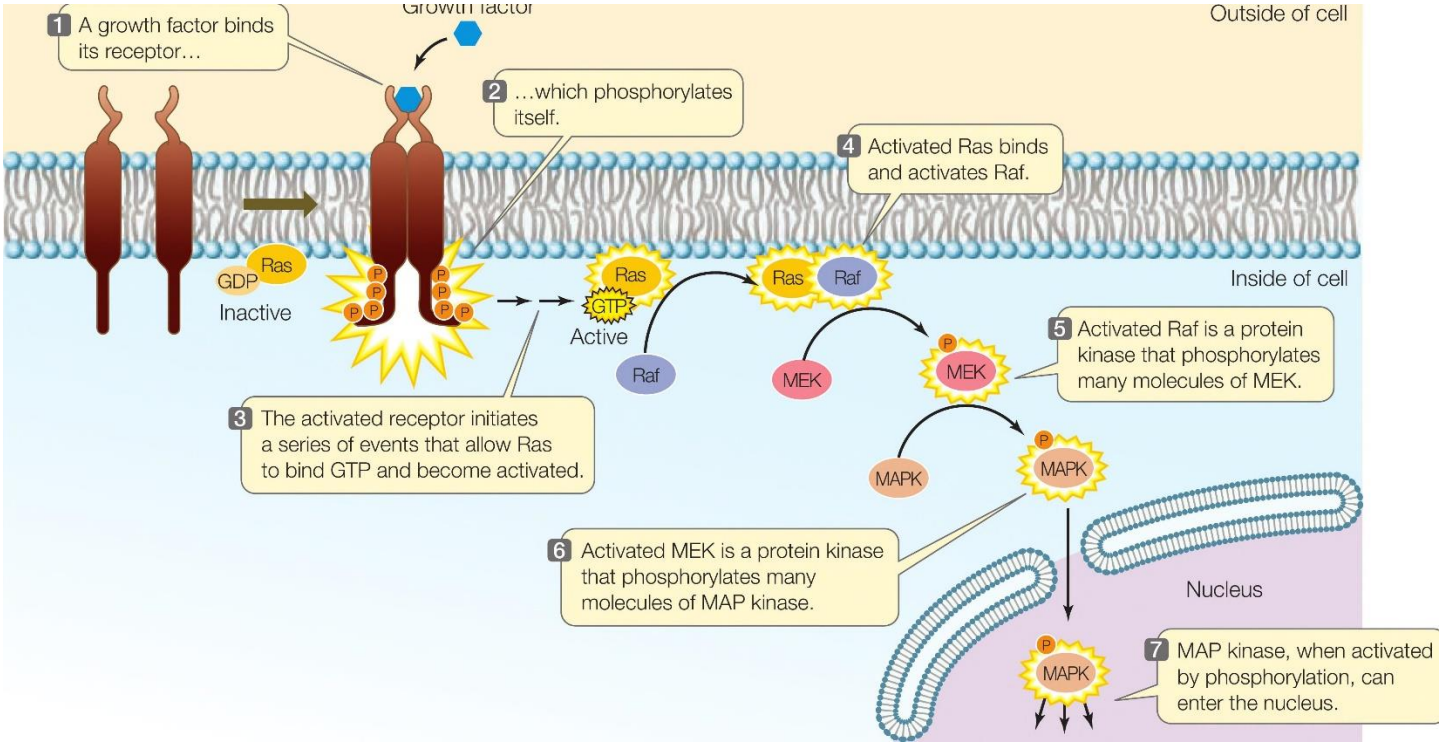
7.3 Phản ứng với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? 131 Bên ngoài tế bào Bên trong tế bào {Â£ Phức hợp thụ thể không thể xâm nhập vào nhân. Protein chaperone Tín hiệu (cortisol) o Cortisol màng huyết tương đi vào tế bào chất và liên kết với thụ thể... ^...làm cho thụ thể thay đổi hình dạng và giải phóng chất đi kèm... * ...cho phép thụ thể và phối tử cortisol để đi vào hạt nhân. Nucleus f Phiên mã mRNA AAA 7.8 Một thụ thể nội bào Thụ thể của cortisol nằm trong tế bào chất liên kết với một protein chaperone được giải phóng khi cortisol liên kết với thụ thể. nằm trong tế bào chất cho đến khi chúng được kích hoạt; sau khi liên kết với các phối tử của chúng, các yếu tố phiên mã này di chuyển đến nhân nơi chúng liên kết với DNA và làm thay đổi sự biểu hiện của các gen cụ thể. Một ví dụ điển hình là cơ quan tiếp nhận hormone steroid cortisol. Thụ thể này thường được liên kết với một protein đi kèm để ngăn chặn nó xâm nhập vào nhân. Sự liên kết của hormone làm cho thụ thể thay đổi hình dạng để giải phóng chất đi kèm (Hình 7.8). Sự giải phóng này cho phép thụ thể đi vào nhân, nơi nó ảnh hưởng đến quá trình phiên mã DNA. Một nhóm thụ thể nội bào khác luôn nằm trong nhân và các phối tử của chúng phải đi vào nhân trước khi liên kết. RECAP Receptor là các protein liên kết hoặc bị thay đổi bởi các phối tử hoặc tín hiệu vật lý cụ thể. Thụ thể bị thay đổi bắt đầu một phản ứng trong tế bào. Những thụ thể này nằm trong màng sinh chất hoặc bên trong tế bào. • Bản chất và tầm quan trọng của tính đặc hiệu trong sự liên kết của thụ thể với phối tử cụ thể của nó là gì? Xem trang. 1 27 â€¢ Hằng số phân ly được tính như thế nào và mối liên quan của nó với liên kết phối tử-thụ thể là gì? Xem trang. 128 â € ¢ Mô tả ba loại thụ thể màng plasma quan trọng được thấy ở sinh vật nhân chuẩn phức tạp. Xem trang 129-130 và Hình 7.5, 7.6, 7.7 Bây giờ chúng ta đã thảo luận về tín hiệu và thụ thể, hãy kiểm tra các đặc điểm của các phân tử (bộ chuyển đổi) làm trung gian cho phản ứng của tế bào. Phản ứng với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? Như chúng ta đã thấy, có nhiều loại tín hiệu và cơ quan tiếp nhận khác nhau. Không có gì ngạc nhiên khi cách truyền tín hiệu và phản ứng của tế bào cũng rất đa dạng. Một số đường dẫn truyền tín hiệu khá đơn giản và trực tiếp, trong khi những đường khác lại bao gồm nhiều bước. Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 7.1, đường dẫn truyền tín hiệu có thể liên quan đến các enzym và các yếu tố phiên mã. Ngoài ra, các phân tử phi protein nhỏ được gọi là chất truyền tin thứ hai có thể khuếch tán khắp tế bào chất và làm trung

gian cho các bước tiếp theo trong con đường. Trong nhiều trường hợp, tín hiệu có thể bắt đầu một chuỗi (tầng) các sự kiện, trong đó các protein tương tác với các protein khác, các protein này tương tác với các protein khác nữa cho đến khi đạt được phản hồi cuối cùng. Qua một dòng thác như vậy,một tín hiệu ban đầu có thể vừa được khuếch đại vừa được phân phối để gây ra một số phản ứng khác nhau trong ô đích. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét các loại phân tử truyền tín hiệu và xem xét một số con đường truyền tín hiệu khác nhau. Dòng thác protein kinase khuếch đại phản ứng với liên kết phối tử Chúng ta đã thấy rằng khi tín hiệu liên kết với thụ thể protein kinase, cấu trúc của thụ thể sẽ thay đổi, làm lộ ra vị trí hoạt động của protein kinase trên miền tế bào chất của thụ thể. Protein kinase sau đó xúc tác quá trình phosphoryl hóa protein mục tiêu. Các thụ thể protein kinase rất quan trọng trong việc liên kết các tín hiệu gọi là yếu tố tăng trưởng kích thích sự phân chia tế bào ở cả thực vật và động vật. Các nhà khoa học đã tìm ra con đường truyền tín hiệu cho một yếu tố tăng trưởng bằng cách nghiên cứu một tế bào bị trục trặc. Nhiều bệnh ung thư bàng quang ở người có chứa một dạng protein bất thường gọi là Ras (được đặt tên như vậy vì một loại protein tương tự trước đây đã được phân lập từ khối u sarcoma ở chuột). Các cuộc điều tra về các bệnh ung thư bàng quang này cho thấy Ras là một protein G và dạng bất thường này luôn hoạt động vì nó liên kết vĩnh viễn với GTP và do đó gây ra sự phân chia tế bào liên tục (Hình 7.9). Nếu dạng Ras bất thường này bị ức chế, các tế bào sẽ ngừng phân chia. Khám phá này đã dẫn đến nỗ lực lớn nhằm phát triển các chất ức chế Ras cụ thể để điều trị ung thư. h&h Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 7.2 Truyền tín hiệu và Cuộc đời ung thư 0e.com/at7. 2 Các tế bào ung thư khác có những bất thường ở các phần khác nhau của cùng một đường dẫn truyền tín hiệu. Các nhà sinh học đã so sánh những khiếm khuyết trong các tế bào này với quá trình truyền tín hiệu bình thường ở các tế bào không ung thư và từ đó tìm ra toàn bộ đường truyền tín hiệu (Hình 7.10). Trong Phần 7.2 chúng ta đã thảo luận về các thụ thể liên kết với protein G, nhưng các loại thụ thể khác có thểKhám phá này đã dẫn đến nỗ lực lớn nhằm phát triển các chất ức chế Ras cụ thể để điều trị ung thư. h&h Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 7.2 Truyền tín hiệu và Cuộc đời ung thư 0e.com/at7. 2 Các tế bào ung thư khác có những bất thường ở các phần khác nhau của cùng một đường dẫn truyền tín hiệu. Các nhà sinh học đã so sánh những khiếm khuyết trong các tế bào này với quá trình truyền tín hiệu bình thường ở các tế bào không ung thư và từ đó tìm ra toàn bộ đường truyền tín hiệu (Hình 7.10). Trong Phần 7.2 chúng ta đã thảo luận về các thụ thể liên kết với protein G, nhưng các loại thụ thể khác có thểKhám phá này đã dẫn đến nỗ lực lớn nhằm phát triển các chất ức chế Ras cụ thể để điều trị ung thư. h&h Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 7.2 Truyền tín hiệu và Cuộc đời ung thư 0e.com/at7. 2 Các tế bào ung thư khác có những bất thường ở các phần khác nhau của cùng một đường dẫn truyền tín hiệu. Các nhà sinh học đã so sánh những khiếm khuyết trong các tế bào này với quá trình truyền tín hiệu bình thường ở các tế bào không ung thư và từ đó tìm ra toàn bộ đường truyền tín hiệu (Hình 7.10). Trong Phần 7.2 chúng ta đã thảo luận về các thụ thể liên kết với protein G, nhưng các loại thụ thể khác có thể



132 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào 7.9 Truyền tín hiệu và ung thư (A) Ras là một protein G điều hòa sự phân chia tế bào. (B) Ở một số khối u, protein Ras hoạt động vĩnh viễn, dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được. tương tác với protein G. Protein G Ras làm trung gian cho phản ứng sau khi được kích hoạt

bởi thụ thể protein kinase. Con đường truyền tín hiệu thu được là một ví dụ về chuỗi protein kinase, trong đó một protein kinase sẽ kích hoạt chuỗi tiếp theo, v.v. Những dòng thác như vậy là chìa khóa cho sự điều tiết bên ngoài của nhiều hoạt động của tế bào. Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn phức tạp, chẳng hạn như con người, thường mã hóa hàng trăm protein kinase. Chuỗi protein kinase là bộ chuyển đổi tín hiệu hữu ích vì bốn lý do: • Ở mỗi bước trong chuỗi sự kiện, tín hiệu được khuếch đại, bởi vì mỗi protein kinase mới được kích hoạt là một enzyme có thể xúc tác quá trình phosphoryl hóa nhiều protein mục tiêu (xem Hình 7.10). , bước 5 và 6). â € ¢ Thông tin từ tín hiệu ban đầu đến màng sinh chất sẽ được truyền đến nhân nơi sự biểu hiện của nhiều gen thường bị sửa đổi. â€¢ Vô số bước cung cấp một số tính đặc thù cho quy trình. • Các protein mục tiêu khác nhau ở mỗi bước trong chuỗi có thể tạo ra sự khác biệt trong phản ứng. Chất truyền tin thứ hai có thể khuếch đại tín hiệu giữa các thụ thể và phân tử mục tiêu. Thông thường, có một phân tử nhỏ, không phải protein trung gian giữa thụ thể được kích hoạt và chuỗi sự kiện xảy ra sau đó. Earl Sutherland và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Case Western Reserve đã phát hiện ra một phân tử như vậy khi họ đang nghiên cứu sự kích hoạt enzyme gan glycogen phosphorylase bởi hormone epinephrine. Yếu tố tăng trưởng Bên ngoài tế bào MAP kinase, khi được kích hoạt bởi quá trình phosphoryl hóa, có thể xâm nhập vào nhân. 7.10 Chuỗi protein Kinase Trong chuỗi protein kinase, một loạt protein được kích hoạt tuần tự. Phản ứng của tế bào (bao gồm kích thích phân chia tế bào)



7.3 Phản ứng với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? 133 NVESTIGATINGLIFE^^^^H 7.11 Sự phát hiện ra sứ giả thứ hai Glycogen phosphorylase được kích hoạt trong tế bào gan sau khi epinephrine liên kết với một thụ thể màng. Sutherland và các đồng nghiệp của ông quan sát thấy rằng sự kích hoạt này chỉ có thể xảy ra trong ống nghiệm nếu có sự hiện diện của các mảnh màng sinh chất. Họ đã thiết kế các thí nghiệm để chứng minh rằng chất truyền tin thứ hai gây ra sự kích hoạt glycogen phosphorylase.3 GIẢ ĐẠI Chất truyền tin thứ hai làm trung gian giữa hoạt hóa thụ thể ở màng sinh chất và hoạt hóa enzyme trong tế bào chất. Phương pháp Tế bào chất chứa glycogen phosphorylase không hoạt động. Mô gan được đồng nhất và tách thành các phần màng sinh chất và tế bào chất. Hormon epinephrine được thêm vào màng và để ủ. Các màng được loại bỏ bằng cách ly tâm, chỉ để lại dung dịch mà chúng đã được ủ. | Những giọt dung dịch không có màng được thêm vào tế bào chất. Kết quả Glycogen phosphorylase trong tế bào chất được kích hoạt. KẾT LUẬN Chất truyền tin thứ hai hòa tan, được sản xuất bởi màng hoạt hóa hormone, có mặt trong dung dịch và hoạt hóa các enzym trong tế bào chất. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho

tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aRall, T. W. và cộng sự. 1957. Tạp chí Hóa sinh học 224: 463. hormone được giải phóng khi động vật đối mặt với các tình trạng đe dọa tính mạng và cần năng lượng nhanh chóng cho phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy (xem Hình 41.3). Glycogen phosphorylase xúc tác sự phân hủy glycogen dự trữ trong gan để tạo thành các phân tử glucose có thể được giải phóng vào máu. Tế bào ngoài A , , nh2 Adenine | XCI HCX \mA ch -is/ -Oâ€” Pâ€” O-Pâ€” 0-P-0-CH2 l_ I I I x 0 0 0 hcCT h h 3ch Nhóm photphat Nh-K nh2 N^CXC-' l'(x I jl >H HC^ n/ -ISL 0 — CH2 HCC H H VCH 0=PI -o -O OH ATP Cyclic AMP (cAMP) 7.12 Sự hình thành AMP tuần hoàn Sự hình thành cAMP từ ATP được xúc tác bởi adenylyl cyclase, một loại enzyme được kích hoạt bởi protein G. Enzyme có trong tế bào chất của tế bào gan nhưng không hoạt động trừ khi tế bào gan tiếp xúc với epinephrine: Epinephrine I Glycogen phosphorylase Glycogen - glucose Các nhà nghiên cứu phát hiện ra rằng epinephrine có thể kích hoạt glycogen phosphorylase trong các tế bào gan đã bị phá vỡ, nhưng chỉ khi có mặt toàn bộ thành phần tế bào, bao gồm cả các mảnh màng huyết tương. Trong những điều kiện này, epinephrine được liên kết với các mảnh màng huyết tương (vị trí của thụ thể của nó), nhưng phosphorylase hoạt động đã có mặt trong dung dịch. Việc thêm epinephrine vào tế bào chất chỉ với phosphorylase không hoạt động không dẫn đến sự kích hoạt. Họ đưa ra giả thuyết rằng phải có một "chất truyền tin thứ hai"; truyền tín hiệu epinephrine (epinephrine là "chất truyền tin đầu tiên").Họ đã nghiên cứu điều này bằng cách tách các mảnh màng huyết tương ra khỏi các phần tế bào chất của các tế bào gan bị vỡ và làm theo trình tự các bước được mô tả trong Hình 7.11. Các thí nghiệm đã xác nhận sự tồn tại của chất truyền tin thứ hai, sau này được xác định là AMP tuần hoàn (cAMP), được tạo ra từ ATP bởi enzyme adenylyl cyclase (Hình 7.12). Adenylyl cyclase được kích hoạt thông qua thụ thể epinephrine liên kết với protein G (xem các bước đầu tiên trong Hình 7.18). Ngược lại với tính đặc hiệu của liên kết với thụ thể, chất truyền tin thứ hai như cAMP cho phép tế bào phản ứng với một sự kiện duy nhất ở màng sinh chất với nhiều sự kiện bên trong tế bào. Do đó, chất truyền tin thứ hai có tác dụng khuếch đại và phân phối tín hiệu nhanh chóng - ví dụ, sự liên kết của một phân tử epinephrine duy nhất dẫn đến việc sản xuất nhiều phân tử cAMP, chất này

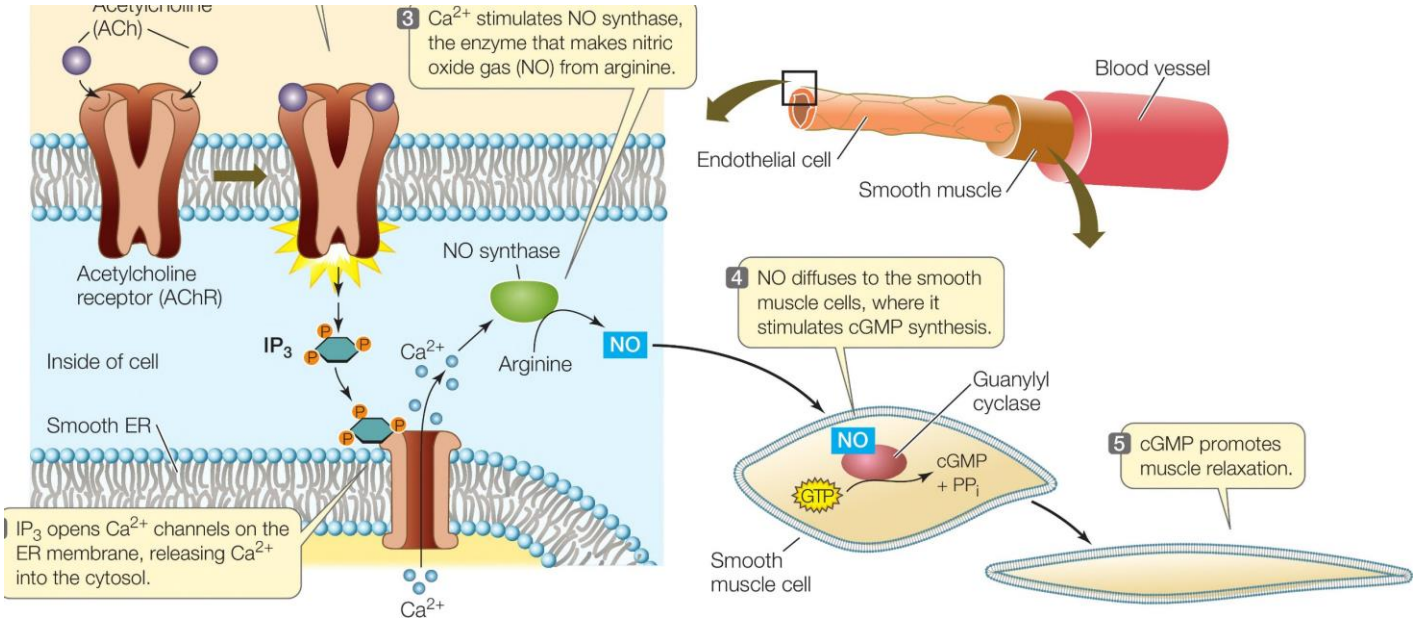
134 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Việc khám phá ra Sứ giả thứ hai Đường sắt giấy gốc, T. W., E. W. Sutherland và J. Berthet. 1957. Mối quan hệ của epinephrine và glucagon với phosphorylase gan. Tạp chí Hóa sinh học 224: 463. Phân tích dữ liệu Trong khi nghiên cứu hoạt động của glycogen phosphorylase, Earl Sutherland và các đồng nghiệp của ông đã xác định rằng enzyme này chỉ có thể được kích hoạt bởi epinephrine khi có toàn bộ nội dung, bao gồm cả các mảnh màng, của tế bào gan (xem Hình 7.1 1). Các nhà nghiên cứu đưa ra giả thuyết rằng chất truyền tin của tế bào chất phải truyền thông điệp từ thụ thể epinephrine ở màng đến glycogen phosphorylase, nằm trong tế bào chất. Để kiểm tra ý tưởng này, mô gan đã được đồng nhất hóa và tách thành các thành phần tế bào chất và màng, chứa các thụ thể enzyme và epinephrine tương ứng. Epinephrine được thêm vào phần màng và ủ trong một khoảng thời gian. Phần này sau đó được ly tâm để loại bỏ màng, chỉ để lại phần hòa tan ở phần nổi phía trên. Một mẫu nhỏ dung dịch không có màng được thêm vào phần tế bào chất, sau đó được kiểm tra sự hiện diện của hoạt động glycogen phosphorylase. Thử nghiệm cho thấy glycogen phosphorylase hoạt động thực sự có mặt trong phần tế bào chất. Những kết quả này đã xác nhận giả thuyết rằng chất truyền tin thứ hai hòa tan được tạo ra để đáp ứng với việc epinephrine liên kết với thụ thể của nó trên màng, sau đó khuếch tán vào tế bào chất để kích hoạt enzyme. Nghiên cứu sau đó của Sutherland đã xác định cAMP là chất truyền tin thứ hai liên quan đến cơ chế hoạt động của epinephrine, cũng như nhiều loại hormone khác. Nghiên cứu của Sutherland được cộng đồng khoa học đánh giá cao và vào năm 1971, ông đã đoạt giải Nobel về Sinh lý học và Y học vì những khám phá liên quan đến "cơ chế hoạt động của hormone". CÂU HỎI 1 Là một phần trong nghiên cứu của Sutherland, hoạt động của glycogen phosphorylase được đo ở nhiều phần tế bào gan khác nhau, có hoặc không ủ với epinephrine. Bảng hiển thị kết quả. Giải thích làm thế nào những dữ liệu này ủng hộ giả thuyết rằng có một chất truyền tin thứ hai hòa tan có tác dụng kích hoạt enzyme. Điều kiện Hoạt tính enzyme (đơn vị) Homogenate 0,4 Homogenate + epinephrine 2,5 Tế bào chất 0,2 Tế bào chất + epinephrine 0,4 Màng + epinephrine 0,4 Tế bào chất + màng + epinephrine 2.0 CÂU HỎI 2 Đề xuất một thí nghiệm để kiểm tra xem yếu tố (chất truyền tin thứ hai) kích hoạt enzyme có ổn định khi đun nóng hay không (và do đó có thể không phải là protein) và đưa ra dữ liệu dự đoán. CÂU HỎI 3 Chất truyền tin thứ hai, cAMP, đã được tinh chế khỏi

phần màng được xử lý bằng hormone. Đề xuất các thí nghiệm chứng tỏ cAMP có thể thay thế phần màng và xử lý hormone trong quá trình hoạt hóa glycogen phosphorylase, đồng thời lập bảng trình bày các kết quả có thể xảy ra.Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU sau đó kích hoạt nhiều mục tiêu enzyme bằng cách liên kết với chúng một cách không cộng hóa trị. Trong trường hợp epinephrine và tế bào gan, glycogen phosphorylase chỉ là một trong số nhiều enzyme được kích hoạt. Ngoài ra, chất truyền tin thứ hai thường tham gia vào nhiễu xuyên âm giữa các đường truyền tín hiệu khác nhau. Kích hoạt thụ thể epinephrine không phải là cách duy nhất để tế bào tạo ra cAMP; và như đã lưu ý, có nhiều mục tiêu của cAMP trong tế bào và các mục tiêu này là một phần của các con đường khác. Thụ thể 1 Con đường truyền tín hiệu 1 Chất truyền tin thứ hai ^ Chất truyền tin thụ thể 2 Con đường truyền tín hiệu 2 Một số loại chất truyền tin thứ hai khác đã được xác định, bao gồm chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid, ion canxi và oxit nitric. THÔNG TIN THỨ HAI CÓ LỢI ÍCH LIPID Ngoài vai trò là thành phần cấu trúc của màng sinh chất, phospholipid còn tham gia vào quá trình truyền tín hiệu. Khi một số phospholipid nhất định bị thủy phân thành các bộ phận cấu thành của chúng bởi các enzyme gọi là phospholipase, chất truyền tin thứ hai được hình thành. Các ví dụ được nghiên cứu tốt nhất về chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid đến từ quá trình thủy phân phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). Giống như tất cả các phospholipid, PIP2 có một phần kỵ nước được gắn vào màng sinh chất: hai đuôi axit béo gắn vào một phân tử glycerol, cùng nhau tạo thành diacylglycerol, hay DAG. Phần ưa nước của PIP2 là inositol trisphosphate, hay IP3, chiếu vào tế bào chất. Giống như cAMP, các thụ thể tham gia vào hệ thống truyền tin thứ hai này thường là các thụ thể liên kết với protein G. Tiểu đơn vị protein G được kích hoạt bởi thụ thể, sau đó khuếch tán vào trong màng sinh chất và kích hoạt phospholipase C, một loại enzyme cũng nằm trong màng. Enzym này tách IP3 khỏi PIP2, để lại diacylglycerol (DAG) trong lớp kép phospholipid: Phospholipase C PIP2 - - - - - ^ IP3 + DAG Trong màng được giải phóng vào tế bào chất ở màng IP3 và DAG đều là chất truyền tin thứ hai; chúng có các phương thức hoạt động khác nhau dựa vào nhau để kích hoạt protein kinase C (PKC) (Hình 7.1 3). PKC dùng để chỉ một họ proteinphospholipid cũng tham gia vào quá trình truyền tín hiệu. Khi một số phospholipid nhất định bị thủy phân thành các bộ phận cấu thành của chúng bởi các enzyme gọi là phospholipase, chất truyền tin thứ hai được hình thành. Các ví dụ được nghiên cứu tốt nhất về chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid đến từ quá trình thủy phân phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). Giống như tất cả các phospholipid, PIP2 có một phần kỵ nước được gắn vào màng sinh chất: hai đuôi axit béo gắn vào một phân tử glycerol, cùng nhau tạo thành diacylglycerol, hay DAG. Phần ưa nước của PIP2 là inositol trisphosphate, hay IP3, chiếu vào tế bào chất. Giống như cAMP, các thụ thể tham gia vào hệ thống truyền tin thứ hai này thường là các thụ thể liên kết với protein G. Tiểu đơn vị protein G được kích hoạt bởi thụ thể, sau đó khuếch tán vào trong màng sinh chất và kích hoạt phospholipase C, một loại enzyme cũng nằm trong màng. Enzym này tách IP3 khỏi PIP2, để lại diacylglycerol (DAG) trong lớp kép phospholipid: Phospholipase C PIP2 - - - - - ^ IP3 + DAG Trong màng được giải phóng vào tế bào chất ở màng IP3 và DAG đều là chất truyền tin thứ hai; chúng có các phương thức hoạt động khác nhau dựa vào nhau để kích hoạt protein kinase C (PKC) (Hình 7.1 3). PKC dùng để chỉ một họ proteinphospholipid cũng tham gia vào quá trình truyền tín hiệu. Khi một số phospholipid nhất định bị thủy phân thành các bộ phận cấu thành của chúng bởi các enzyme gọi là phospholipase, chất truyền tin thứ hai được hình thành. Các ví dụ được nghiên cứu tốt nhất về chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid đến từ quá trình thủy phân phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). Giống như tất cả các phospholipid, PIP2 có một phần kỵ nước được gắn vào màng sinh chất: hai đuôi axit béo gắn vào một phân tử glycerol, cùng nhau tạo thành diacylglycerol, hay DAG. Phần ưa nước của PIP2 là inositol trisphosphate, hay IP3, chiếu vào tế bào chất. Giống như cAMP, các thụ thể tham gia vào hệ thống truyền tin thứ hai này thường là các thụ thể liên kết với protein G. Tiểu đơn vị protein G được kích hoạt bởi thụ thể, sau đó khuếch tán vào trong màng sinh chất và kích hoạt phospholipase C, một loại enzyme cũng nằm trong màng. Enzym này tách IP3 khỏi PIP2, để lại diacylglycerol (DAG) trong lớp kép phospholipid: Phospholipase C PIP2 - - - - - ^ IP3 + DAG Trong màng được giải phóng vào tế bào chất ở màng IP3 và DAG đều là chất truyền tin thứ hai; chúng có các phương thức hoạt động khác nhau dựa vào nhau để kích hoạt protein kinase C (PKC) (Hình 7.1 3). PKC dùng để chỉ một họ protein

7.3 Phản ứng với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? 135 Nội tiết tố bên ngoài tế bào \ | Các thụ thể liên kết với hormone. J DAG và Ca2+ kích hoạt protein kinase C (PKC). I^Tiểu đơn vị protein G được kích hoạt phân tách và kích hoạt phospholipase C, Lumen của mạng lưới nội chất trơn I Pa Enzim được kích hoạt tạo ra chất truyền tin thứ hai DAG và IP3 từ PIP2. Bên trong tế bào 0PKC phosphoryl hóa enzyme và các protein khác. IP3 mở kênh Ca2+, dẫn đến tăng Ca2+ trong tế bào. Ca2+ cao 7.13 Hệ thống truyền tin thứ hai IP3/DAG Phospholipase C thủy phân phospholipid PIP2 thành các thành phần của nó, IP3 và DAG, cả hai đều là chất truyền tin thứ hai. Các ion lithium (Li+) chặn con đường này và được sử dụng để điều trị rối loạn lưỡng cực (loại màu đỏ). kinase có thể phosphoryl hóa nhiều loại protein mục tiêu, dẫn đến nhiều phản ứng tế bào khác nhau tùy thuộc vào mô hoặc loại tế bào. Con đường IP3/DAG rõ ràng là mục tiêu của ion lithium (Li+), đã được sử dụng trong nhiều năm như một loại thuốc thần kinh để điều trị rối loạn lưỡng cực (hưng cảm trầm cảm). Căn bệnh nghiêm trọng này xảy ra ở khoảng 1 trên 100 người. Ở những bệnh nhân này, đường truyền tín hiệu IP3/DAG hoạt động quá mức trong não dẫn đến hoạt động não quá mức ở một số vùng nhất định. Lithium 'Giảm âm" Con đường này theo hai cách, như được biểu thị bằng các ký hiệu màu đỏ trong Hình 7.13: nó ức chế sự kích hoạt protein G của phospholipase C, cũng như sự tổng hợp IP3. Kết quả chung là hoạt động của não trở lại bình thường. ION CANXI Ion canxi (Ca2+) rất khan hiếm bên trong hầu hết các tế bào, có nồng độ Ca2+ trong tế bào chỉ khoảng 0,1 pM. Nồng độ Ca2+ bên ngoài tế bào và trong lưới nội chất thường cao hơn nhiều. Các protein vận chuyển tích cực trong huyết tương và màng ER duy trì sự chênh lệch nồng độ này bằng cách bơm Ca2+ ra khỏi bào tương. Ngược lại với cAMP và chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid, Ca2+ không thể được tổng hợp để tăng nồng độ Ca2+ nội bào. Thay vào đó, nồng độ ion Ca2+ được điều chỉnh thông qua việc mở và đóng các kênh ion và hoạt động của bơm màng. Có nhiều tín hiệu có thể khiến kênh canxi mở ra, trong đó có IP3 (xem Hình 7.13). Sự xâm nhập của tinh trùng vào trứng là một tín hiệu rất quan trọng gây ra sự mở rộng lớn các kênh canxi, dẫn đến nhiều thay đổi mạnh mẽ giúp trứng đã được thụ tinh chuẩn bị cho quá trình phân chia và phát triển tế bào (Hình 7.14). Bất kể tín hiệu ban đầu nào khiến kênh canxi mở ra, việc mở chúng sẽ dẫn đến sự gia tăng đáng kể nồng độ Ca2+ trong tế bào, có thể tăng tới 100 lần trong vòng một phần giây. Như chúng ta đã thấy trước đó, sự gia tăng này còn kích hoạt protein kinase C. Ngoài ra. Ca2+ kiểm soát các kênh ion khác và kích thích bài tiết bằng quá trình ngoại bào ở nhiều loại tế bào.NITRIC OXIDE Hầu hết các phân tử tín hiệu và chất truyền tin thứ hai là các chất hòa tan vẫn hòa tan trong thành phần nước hoặc kỵ nước của tế bào. Thật ngạc nhiên khi phát hiện ra rằng chất khí cũng có thể hoạt động trong việc truyền tín hiệu. Oxit nitric (NO) là chất truyền tin thứ hai trong đường dẫn truyền tín hiệu giữa chất dẫn truyền thần kinh acetylcholine Điểm đầu vào của tinh trùng (m. . â– if â– â€¢ â– â– M Màu đỏ biểu thị ion canxi Kết thúc 7.14 Ion canxi thứ hai Sứ giả Nồng độ Ca2+ có thể được đo bằng cách sử dụng thuốc nhuộm phát huỳnh quang khi liên kết với ion. Ở đây, quá trình thụ tinh trong trứng sao biển sẽ tạo ra một lượng lớn Ca2+ từ môi trường vào tế bào chất. Các khu vực có nồng độ Ca2+ cao được biểu thị bằng màu đỏ, và các sự kiện được chụp ảnh trong khoảng thời gian 5 giây. Tín hiệu canxi xảy ra ở hầu hết các nhóm động vật và kích hoạt sự phân chia tế bào ở trứng đã thụ tinh, khởi đầu sự phát triển của các cá thể mới.

136 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào Bên ngoài tế bào ii Acetylcholine liên kết với các thụ thể trên tế bào nội mô của mạch máu; kích hoạt thụ thể gây ra sản xuất IP3. v _ , r _ 7.15 Nitric Oxide trong truyền tín hiệu Oxit nitric (NO) là một loại khí không ổn định, tuy nhiên đóng vai trò là chất trung gian giữa tín hiệu, acetylcholine (ACh) và tác dụng của nó: làm thư giãn cơ trơn. Acetylcholine / (ACh) ' I Ca2+ kích thích khí oxit tổng hợp NO (NO) từ arginine. Mạch máu IP3 mở kênh Caz+ trên màng ER, giải phóng Ca2+ vào bào tương. (xem Phần 7.2) và sự thư giãn của các cơ trơn trong mạch máu, cho phép máu lưu thông nhiều hơn (Hình 7.15). Trong cơ thể, NO được tạo ra từ axit amin arginine nhờ enzyme NO synthase. Khi thụ thể acetylcholine trên bề mặt tế bào nội mô được kích hoạt, IP3 được giải phóng khỏi màng (thông qua con đường được minh họa trong Hình 7.13), khiến kênh canxi trong màng ER mở ra và sau đó làm tăng Ca2+ trong tế bào. Ca2+ sau đó kích hoạt NO synthase để tạo ra NO. NO rất không ổn định về mặt hóa học, dễ phản ứng với khí oxy cũng như các phân tử nhỏ khác. Mặc dù NO khuếch tán dễ dàng nhưng nó không đi xa được. Thuận tiện là, các tế bào nội mô nằm gần các tế bào cơ trơn bên dưới, nơi NO kích hoạt một loại enzyme gọi là guanylyl cyclase (một họ hàng gần của adenylyl cyclase). Enzyme này xúc tác cho sự hình thành GMP tuần

hoàn (cGMP): một chất truyền tin thứ hai khác góp phần làm thư giãn các tế bào cơ. Việc phát hiện ra NO với vai trò tham gia truyền tín hiệu đã giải thích tác dụng của nitroglycerin, một loại thuốc đã được sử dụng hơn một thế kỷ để điều trị chứng đau thắt ngực, cơn đau ngực do lưu lượng máu đến tim không đủ. Nitroglycerin giải phóng NO, làm giãn mạch máu và tăng lưu lượng máu. Thuốc sildenafil (Viagra) được phát triển để điều trị chứng đau thắt ngực thông qua con đường truyền tín hiệu NO nhưng chỉ hữu ích ở mức độ khiêm tốn cho mục đích đó. Tuy nhiên, những người đàn ông dùng nó cho biết dương vật cương cứng rõ rệt hơn. Trong quá trình kích thích tình dục, NO hoạt động như một tín hiệu, làm tăng cGMP và sau đó làm giãn các cơ trơn bao quanh các động mạch trong thể hang của dương vật. Kết quả của tín hiệu này là dương vật tràn đầy máu, tạo ra sự cương cứng. Sildenafil hoạt động bằng cách ức chế một loại enzyme (phosphodiesterase) phá vỡ cGMP - dẫn đến nhiều cGMP hơn và cương cứng tốt hơn. Sự truyền tín hiệu được điều chỉnh chặt chẽ. Có một số cách mà tế bào có thể điều chỉnh hoạt động của một phân tử đầu dò. Nồng độ NO, vốn bị phân hủy nhanh chóng, chỉ có thể được điều chỉnh bằng lượng nó được tạo ra. Ngược lại, bơm màng và kênh ion điều chỉnh nồng độ tế bào của Ca2+, như chúng ta đã thấy. Để điều chỉnh các tầng protein kinase, protein G và cAMP, có các enzyme làm bất hoạt bộ chuyển đổi được kích hoạt (Hình 7.16).(A) Enzym không hoạt động Enzim hoạt động (B) Liên kết với thụ thể Protein G không hoạt động GTPase Protein G hoạt tính Adenylyl cyclase Phosphodiesterase - cAMP - â–º AMP 7.16 Điều hòa truyền tín hiệu Một số tín hiệu dẫn đến việc sản xuất các bộ chuyển đổi hoạt động như (A) protein kinase , (B) protein G và (C) cAMP. Các enzyme khác (hiển thị bằng màu đỏ) làm bất hoạt hoặc loại bỏ các bộ chuyển đổi này.



Đối với não 7.4 Tế bào thay đổi như thế nào để phản ứng với tín hiệu? 137 7.17 Con đường truyền tín hiệu dẫn đến việc mở các kênh ion Con đường truyền tín hiệu được kích hoạt bởi các phân tử chất tạo mùi trong mũi dẫn đến việc mở các kênh ion. Dòng Na+ và Ca2+ chảy vào các tế bào thần kinh của mũi sẽ kích thích việc truyền thông điệp mùi hương đến một vùng cụ thể của não. Neuron Các phân tử chất tạo mùi Bên ngoài tế bào, Chất tạo mùi O Sự liên kết của chất tạo mùi với thụ thể của nó sẽ kích hoạt protein G. 4 Protein G kích hoạt Cj cAMP khiến ion T tổng hợp cAMP. Kênh T để mở. k J - o ~ v J Thụ thể protein G có mùi Bên trong tế bào Adenylyl cyclase kênh kiểm soát cAMP cAMP Sự cân bằng giữa hoạt động của các enzym kích hoạt và làm bất hoạt các bộ chuyển đổi xác định yêu cầu cuối cùng của tế bào. Sự thay đổi nồng độ ion bên trong tế bào tạo ra tín hiệu đến một khu vực cụ thể của não, nơi nhận biết tín hiệu như một mùi hương. Ca2+o , ONa+ Tín hiệu đến não đáp ứng tín hiệu. Tế bào có thể thay đổi sự cân bằng này theo nhiều cách: ▪ Tổng hợp hoặc phân hủy các enzym. Ví dụ, sự tổng hợp adenylyl cyclase (tổng hợp cAMP) và phân hủy phosphodiesterase (phân hủy cAMP) sẽ làm nghiêng sự cân bằng theo hướng có lợi cho nhiều cAMP hơn trong tế bào. con đường truyền tải khuếch đại tín hiệu và phân phối tác dụng của nó đến nhiều mục tiêu trong

tế bào. Trong phần tiếp theo chúng ta sẽ xem xét bước thứ ba trong quá trình truyền tín hiệu, tác động thực sự của tín hiệu lên chức năng tế bào. â € ¢ Kích hoạt hoặc ức chế các enzyme bởi các phân tử khác. Một ví dụ là sự ức chế phosphodiesterase của sildenafil. Bởi vì tín hiệu tế bào rất quan trọng trong các bệnh như ung thư nên việc tìm kiếm các loại thuốc mới có thể điều chỉnh hoạt động của các enzyme tham gia vào quá trình truyền tín hiệu đang được tiến hành. RECAP Sự truyền tín hiệu là một chuỗi các bước giữa việc liên kết tín hiệu với cơ quan thụ cảm và phản ứng cuối cùng của tế bào. Dòng thác protein kinase khuếch đại tín hiệu thông qua một loạt phản ứng phosphoryl hóa protein. Trong nhiều trường hợp, chất truyền tin thứ hai có tác dụng khuếch đại và phân phối các hiệu ứng xuôi dòng của tín hiệu. “Làm thế nào để tầng protein kinase khuếch đại thông điệp tín hiệu bên trong tế bào? Xem trang. 132 và Hình 7.10 â€¢ Vai trò của cAMP với tư cách là chất truyền tin thứ hai là gì? Xem trang. 133 và Hình 7.11 â€¢ Các tầng truyền tín hiệu được điều chỉnh như thế nào? Xem trang 136-137 và Hình 7.16 Chúng ta đã thấy cách liên kết của tín hiệu với thụ thể của nó sẽ khởi tạo phản ứng của tế bào với tín hiệu và tín hiệu Tế bào thay đổi như thế nào khi phản ứng với tín hiệu? Tác động của tín hiệu lên chức năng tế bào có ba dạng chính: mở kênh ion, thay đổi hoạt động của enzyme hoặc biểu hiện gen khác biệt. Những sự kiện này đặt tế bào vào con đường dẫn đến những thay đổi sâu hơn và đôi khi là đáng kể về hình thức và chức năng.Các kênh ion mở để đáp ứng với các tín hiệu Chúng ta đã thấy rằng các kênh ion có thể hoạt động như các cơ quan tiếp nhận tín hiệu tế bào và là thành phần của các con đường truyền tín hiệu phức tạp hơn: ví dụ, kênh ion canxi trong con đường được minh họa trong Hình 7.13. Trong một số trường hợp, việc mở kênh ion tự nó là phản ứng của tế bào đối với tín hiệu. Ví dụ, việc mở các kênh ion là một phản ứng quan trọng trong hệ thần kinh. Trong các cơ quan cảm giác, các tế bào chuyên biệt có các thụ thể phản ứng với các kích thích bên ngoài như ánh sáng, âm thanh, vị giác, mùi hoặc áp lực. Sự thay đổi của thụ thể dẫn đến việc mở các kênh ion. Ở đây chúng ta sẽ tập trung vào một con đường truyền tín hiệu như vậy, đó là con đường khứu giác phản ứng với các phân tử khí trong môi trường (Hình 7.1 7).

138 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào Bên ngoài tế bào 1 0 Epinephrine ^ Thụ thể Epinephrine Tiểu đơn vị protein G được kích hoạt Huyết tương ' màng 20 Protein kinase không hoạt động A Protein kinase hoạt động A Phosphorylase kinase không hoạt động 100 Q Phosphoryl hóa, gây ra bởi liên kết epinephrine, làm bất hoạt glycogen synthase, ngăn không cho glucose được lưu trữ dưới dạng glycogen. Glycogen synthase hoạt động Glycogen synthase không hoạt động Phosphorylase kinase hoạt động Glycogen phosphorylase không hoạt động 1.000 Glycogen phosphorylase hoạt động Dòng protein kinase khuếch đại tín hiệu. Ở đây, với mỗi phân tử epinephrine liên kết, 20 phân tử cAMP được tạo ra, mỗi phân tử này kích hoạt một phân tử protein kinase A. 10.000 0 Phosphoryl hóa kích hoạt glycogen phosphorylase, giải phóng các phân tử glucose dự trữ từ glycogen Glucose 1 -phosphate 10.000 Bên ngoài tế bào | Giải phóng nhiên liệu glucose phản ứng “fig ht-or-f I ight”. Đường huyết 7.18 Một chuỗi phản ứng dẫn đến thay đổi hoạt động của enzyme Tế bào gan phản ứng với epinephrine bằng cách kích hoạt protein G, từ đó kích hoạt quá trình tổng hợp cAMP truyền tin thứ hai. AMP tuần hoàn khởi tạo một tầng protein kinase, khuếch đại đáng kể tín hiệu epinephrine, được biểu thị bằng các con số màu xanh lam. Dòng thác vừa ức chế quá trình chuyển đổi glucose thành glycogen vừa kích thích giải phóng glucose được lưu trữ trước đó. Khứu giác được phát triển tốt ở động vật có vú. Mỗi trong số hàng nghìn tế bào thần kinh trong mũi biểu hiện một trong nhiều cơ quan thụ cảm mùi khác nhau. Việc xác định tín hiệu hóa học hoặc chất tạo mùi nào sẽ kích hoạt thụ thể nào đang hoạt động. Con người có khả năng di truyền để tạo ra khoảng 950 protein thụ thể mùi khác nhau, nhưng rất ít người biểu hiện hơn 400 protein trong số đó. Một số biểu hiện ít hơn nhiều, điều này có thể giải thích tại sao bạn có thể ngửi thấy một số thứ mà bạn cùng phòng của bạn không thể ngửi được hoặc ngược lại. Các thụ thể mùi được liên kết với protein G và sự truyền tín hiệu dẫn đến việc mở các kênh ion cho các ion natri và canxi, những ion này có nồng độ bên ngoài tế bào cao hơn trong tế bào chất (xem Hình 7.17). Dòng Na+ và Ca2+ chảy vào làm cho tế bào thần kinh bị kích thích để gửi tín hiệu đến não rằng có một mùi đặc biệt. Hoạt động của enzyme thay đổi để đáp ứng với tín hiệu. Enzyme thường bị biến đổi trong quá trình truyền tín hiệu - cộng hóa trị hoặc không cộng hóa trị. Chúng ta đã thấy các ví dụ về cả hai loại biến đổi protein trong các phần trước của chương này. Ví dụ, việc thêm nhóm photphat vào enzyme bằng protein kinase là sự thay đổi cộng hóa trị; Liên kết cAMP là không cộng hóa trị. Cả hai loại biến đổi đều làm thay đổi hình dạng của enzyme, kích hoạt hoặc ức chế chức năng của nó. Trong trường hợp kích hoạt, sự thay đổi hình dạng sẽ làm lộ ra một vị trí hoạt động trước đây

không thể tiếp cận được và enzyme mục tiêu tiếp tục thực hiện vai trò tế bào mới.Dòng protein kinase qua trung gian protein G được kích thích bởi epinephrine trong tế bào gan dẫn đến sự kích hoạt bởi cAMP của một phân tử tín hiệu quan trọng, protein kinase A. Ngược lại, protein kinase A phosphoryl hóa hai enzyme khác, với tác dụng ngược lại: Sự ức chế: Glycogen synthase, chất xúc tác cho sự liên kết của các phân tử glucose để tổng hợp glycogen, phân tử dự trữ năng lượng, bị bất hoạt khi một nhóm photphat được thêm vào nó bởi protein kinase A. Do đó, tín hiệu epinephrine ngăn cản glucose được lưu trữ dưới dạng glycogen (Hình 7.18, bước 1). • Kích hoạt: Phosphorylase kinase được kích hoạt khi thêm một nhóm phốt phát vào nó. Nó là một phần của chuỗi protein kinase mà cuối cùng dẫn đến việc kích hoạt glycogen phosphorylase, một loại enzyme quan trọng khác trong quá trình chuyển hóa glucose. Enzyme này dẫn đến việc giải phóng các phân tử glucose khỏi glycogen (Hình 7.18, bước 2 và 3). Khả năng khuếch đại tín hiệu theo đường dẫn này rất ấn tượng; Như chi tiết trong Hình 7.18, mỗi phân tử epinephrine đến màng sinh chất cuối cùng sẽ giải phóng 10.000 phân tử glucose vào máu: 1 phân tử epinephrine liên kết với màng dẫn đến 20 phân tử cAMP, kích hoạt 20 phân tử protein kinase A, kích hoạt 100 phân tử phosphorylase kinase, kích hoạt 1.000 phân tử glycogen phosphorylase, tạo ra 10.000 phân tử glucose 1-phosphate, tạo ra 10.000 phân tử glucose trong máu

7.5 Các tế bào trong sinh vật đa bào giao tiếp trực tiếp như thế nào? 139 Tín hiệu có thể bắt đầu phiên mã DNA Như chúng tôi đã giới thiệu ở Phần 4.1, vật liệu di truyền, DNA, được biểu hiện bằng cách phiên mã dưới dạng RNA, sau đó được dịch thành protein có trình tự axit amin được xác định bởi trình tự DNA ban đầu. Protein rất quan trọng trong tất cả các chức năng của tế bào, vì vậy cách quan trọng để điều chỉnh các chức năng cụ thể trong tế bào là điều chỉnh protein nào được tạo ra và do đó trình tự DNA nào được phiên mã. Sự truyền tín hiệu đóng vai trò quan trọng trong việc xác định trình tự DNA nào được phiên mã. Mục tiêu chung của quá trình truyền tín hiệu là các protein được gọi là yếu tố phiên mã, chúng liên kết với các chuỗi DNA cụ thể trong nhân tế bào và kích hoạt hoặc ngừng hoạt động phiên mã của các vùng DNA lân cận. Ví dụ, đường truyền tín hiệu Ras (xem Hình 7.10) kết thúc ở nhân. Protein kinase cuối cùng trong tầng tín hiệu Ras, MAPK (protein kinase được kích hoạt bằng mitogen; mitogen là một loại tín hiệu kích thích sự phân chia tế bào), đi vào nhân và phosphoryl hóa một loại protein kích thích sự biểu hiện của một số gen liên quan đến sự tăng sinh tế bào. Trong chương này chúng ta tập trung vào các con đường truyền tín hiệu xảy ra trong tế bào động vật. Tuy nhiên, đường dẫn truyền tín hiệu đóng vai trò quan trọng không kém ở các sinh vật khác, bao gồm cả thực vật, như bạn sẽ thấy trong Phần Tám của cuốn sách này. RECAP Các tế bào phản ứng với sự truyền tín hiệu bằng cách mở các kênh màng, kích hoạt hoặc bất hoạt các enzyme và kích thích hoặc ức chế phiên mã gen. â€¢CAMP có vai trò gì đối với khứu giác? Xem trang 137-138 và Hình 7.17 – Quá trình khuếch đại tín hiệu xảy ra như thế nào và tại sao nó lại quan trọng trong phản ứng của tế bào trước những thay đổi trong môi trường của nó? Xem trang. 138 và Hình 7.18 Chúng tôi đã mô tả các tín hiệu từ môi trường của tế bào có thể ảnh hưởng đến tế bào như thế nào. Nhưng môi trường của tế bào trong cơ thể đa bào không chỉ là môi trường ngoại bào - nó còn bao gồm cả các tế bào lân cận. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ thấy các mối nối chuyên biệt giữa các tế bào cho phép chúng truyền tín hiệu từ tế bào này sang tế bào khác như thế nào. Màng huyết tương Các liên kết Các liên kết của hai tế bào kết hợp với nhau tạo thành một kênh hẹp (~1,5 nr mà qua đó các ion và phân tử tín hiệu st có thể đi qua. Khoảng cách liên kết giữa các tế bào (â€; ~2 nm) (B) Mạng lưới nội chất trơn ^ Thành tế bào Màng huyết tương 7.19 Các mối nối giao tiếp (A) Một tế bào động vật có thể chứa hàng trăm mối nối khoảng cách nối nó với các tế bào lân cận.Các lỗ của các mối nối khoảng cách cho phép các phân tử nhỏ đi qua từ tế bào này sang tế bào khác, đảm bảo nồng độ tương tự của các phân tử tín hiệu quan trọng trong các tế bào lân cận để các tế bào có thể phối hợp các hoạt động của chúng. (B) Plasmodesmata kết nối các tế bào thực vật. các chất chuyển hóa nhỏ và các ion có thể đi qua.Làm thế nào để các tế bào trong một sinh vật đa bào giao tiếp trực tiếp? Đặc điểm nổi bật của sinh vật đa bào là khả năng thực hiện các chức năng chuyên biệt trong các tập hợp tế bào trong cơ thể chúng. Làm thế nào các tế bào này giao tiếp với nhau để chúng có thể làm việc cùng nhau vì lợi ích của toàn bộ cơ thể? Như chúng ta đã học ở Phần 7.1, một số tín hiệu nội bào di chuyển qua hệ thống tuần hoàn để đến được các tế bào đích. Nhưng tế bào cũng có nhiều cách giao tiếp trực tiếp hơn. Các tế bào được tập hợp lại với nhau trong mô có thể giao tiếp trực tiếp với các tế bào lân cận thông qua các mối nối giữa các tế bào chuyên biệt: các mối nối khoảng cách ở động vật (xem Hình 6.7) và plasmodesmata ở thực vật (xem Hình 5.7). Tế bào động vật giao tiếp thông qua các điểm

nối khoảng cách Các điểm nối khoảng cách là các kênh giữa các tế bào lân cận xảy ra ở nhiều loài động vật, chiếm tới 25% diện tích của màng sinh chất (Hình 7.1 9A). Các điểm nối khoảng cách đi qua không gian hẹp giữa màng sinh chất của hai tế bào liền kề ("khoảng trống") bằng các cấu trúc kênh gọi là connexon. Các bức tường của một connexin bao gồm sáu tiểu đơn vị của connexin protein màng tích hợp. Ở các tế bào lân cận, hai tế bào kết hợp với nhau tạo thành một điểm nối liên kết tế bào chất của hai tế bào. Có thể có hàng trăm kênh như vậy giữa một tế bào và các tế bào lân cận của nó. Các lỗ kênh khoảng

140 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và đa bào Đường kính 1,5 nanomet (nm) – quá hẹp để các phân tử lớn đi qua nhưng đủ để các phân tử và ion nhỏ đi qua. Trong thấu kính của mắt động vật có vú, chỉ có các tế bào ở ngoại vi mới đủ gần nguồn cung cấp máu để khuếch tán đầy đủ chất dinh dưỡng và chất thải. Nhưng vì các tế bào thấu kính được kết nối bằng số lượng lớn các điểm nối, vật liệu có thể khuếch tán giữa chúng nhanh chóng và hiệu quả. Trong các mô khác, hormone và chất truyền tin thứ hai có thể di chuyển qua các điểm nối. Đôi khi chỉ một số tế bào trong mô có cơ quan tiếp nhận một tín hiệu cụ thể; trong những trường hợp như vậy, các mối nối khoảng cách cho phép tất cả các tế bào trong mô phản ứng phối hợp với tín hiệu. Tế bào thực vật giao tiếp thông qua plasmodesmata. Thay vì các mối nối khoảng cách, thực vật có plasmodesmata (plasmodesma số ít), là những đường hầm có màng lót đi qua các thành tế bào dày ngăn cách các tế bào thực vật với nhau. Một tế bào thực vật điển hình có hàng nghìn plasmodesmata. Plasmodesmata khác với các điểm nối khoảng cách ở một điểm cơ bản: không giống như các điểm nối khoảng cách, trong đó thành của kênh được tạo thành từ các protein màng tích hợp từ các màng plasma liền kề, plasmodesmata được lót bởi chính các màng plasma hợp nhất. Đường kính của plasmodesma là khoảng 6 nm, lớn hơn nhiều so với kênh tiếp giáp khoảng cách. Nhưng không gian thực tế dành cho sự khuếch tán là như nhau - 1,5 nm. Kiểm tra bên trong của tế bào chất bằng kính hiển vi điện tử truyền qua cho thấy một ống gọi là ống desmotubule, dường như có nguồn gốc từ mạng lưới nội chất, lấp đầy hầu hết các lỗ của tế bào chất (Hình 7.1 9B). Thông thường, chỉ những chất chuyển hóa và ion nhỏ mới có thể di chuyển giữa các tế bào thực vật. Plasmadesmata đóng một vai trò quan trọng trong sinh lý thực vật vì hệ thống vận chuyển số lượng lớn ở thực vật, hệ thống mạch máu, thiếu các mạch tuần hoàn nhỏ (mao mạch) mà nhiều loài động vật có để đưa khí và chất dinh dưỡng đến mọi tế bào. Ví dụ, sự khuếch tán từ tế bào này sang tế bào khác qua màng sinh chất có lẽ không đủ để giải thích cho sự di chuyển của một hormone thực vật từ nơi sản xuất đến nơi tác dụng. Thay vào đó, thực vật dựa vào sự khuếch tán nhanh hơn thông qua plasmodesmata để đảm bảo rằng tất cả các tế bào của mô đều phản ứng với tín hiệu cùng một lúc. Có những trường hợp các phân tử hoặc hạt lớn hơn có thể di chuyển giữa các tế bào thông qua plasmodesmata. Ví dụ: một số vi-rút có thể di chuyển qua plasmodesmata bằng cách sử dụng “protein vận động”; để hỗ trợ việc đi lại của họ. H$ ^ Â £ triệu M > j* Aflz â,â€¢ 7.20 Tính đa bào Sự tiến hóa của các tương tác giữa các tế bào trong một sinh vật đa bào có thể được suy ra từ những loài tảo xanh này. Các sinh vật hiện đại cung cấp manh mối về sự tiến hóa của tương tác tế bào-tế bào và tính đa bào. Mặc dù các sinh vật đơn bào tiếp tục phát triển rất thành công trên Trái đất, nhưng theo thời gian, các sinh vật đa bào phức tạp đã tiến hóa,cùng với sự phân công lao động sinh học giữa các tế bào chuyên biệt. Quá trình chuyển đổi từ cuộc sống đơn bào sang đa bào mất nhiều thời gian. Quả thực, trong khi có bằng chứng cho thấy các sinh vật đơn bào xuất hiện khoảng 500 triệu đến một tỷ năm sau khi hình thành Trái đất (xem Chương 4), bằng chứng đầu tiên về các sinh vật đa bào thực sự có niên đại từ hơn một tỷ năm sau. Nghiên cứu nguồn gốc tiến hóa của đa bào là một thách thức vì nó đã xảy ra cách đây rất lâu. Họ hàng đơn bào gần nhất của hầu hết các loài động vật và thực vật hiện đại có lẽ đã tồn tại từ hàng trăm triệu năm trước. Quá trình tiến hóa từ sinh vật đơn bào đến đa bào có thể diễn ra theo một số bước: “Tập hợp các tế bào thành một cụm” Giao tiếp giữa các tế bào trong cụm “Sự chuyên biệt hóa của một số tế bào trong cụm” Tổ chức các tế bào chuyên biệt thành các nhóm (mô) Một sự kiện quan trọng có thể là sự tiến hóa của giao tiếp giữa các tế bào, cần thiết để điều phối hoạt động của các tế bào khác nhau trong một sinh vật đa bào. Chúng ta có thể hình dung quá trình tiến hóa của đa bào có thể xảy ra như thế nào bằng cách nhìn vào "dòng Volvocine" của tảo xanh thủy sinh (Chlorophyta). Những thực vật này bao gồm từ các tế bào đơn lẻ đến các sinh vật đa bào phức tạp với các cụm tế bào biệt hóa (Hình 7.20). Bao gồm trong phạm vi này là một sinh vật đơn bào (Chlamydomonas); một sinh vật xảy ra Chlamydomonas j f Gonium là một [Pandorina là một j lớn hơn là đơn bào. cụm tế bào. - cụm 16 ô. Lý . m w sr & %%^wr Qv . f Eudorina là một cụm tế bào còn lớn hơn, v J Pleodorina có một số tế

bào chuyên biệt cho quá trình sinh sản. 1 _ > r's Volvox lớn hơn, có các tế bào sinh sản chuyên biệt bên trong. v. _ _ JNhững thực vật này bao gồm từ các tế bào đơn lẻ đến các sinh vật đa bào phức tạp với các cụm tế bào biệt hóa (Hình 7.20). Bao gồm trong phạm vi này là một sinh vật đơn bào (Chlamydomonas); một sinh vật xảy ra Chlamydomonas j f Gonium là một [Pandorina là một j lớn hơn là đơn bào. cụm tế bào. - cụm 16 ô. Lý . m w sr & %%^wr Qv . f Eudorina là một cụm tế bào còn lớn hơn, v J Pleodorina có một số tế bào chuyên biệt cho quá trình sinh sản. 1 _ > r's Volvox lớn hơn, có các tế bào sinh sản chuyên biệt bên trong. v. _ _ JNhững thực vật này bao gồm từ các tế bào đơn lẻ đến các sinh vật đa bào phức tạp với các cụm tế bào biệt hóa (Hình 7.20). Bao gồm trong phạm vi này là một sinh vật đơn bào (Chlamydomonas); một sinh vật xảy ra Chlamydomonas j f Gonium là một [Pandorina là một j lớn hơn là đơn bào. cụm tế bào. - cụm 16 ô. Lý . m w sr & %%^wr Qv . f Eudorina là một cụm tế bào còn lớn hơn, v J Pleodorina có một số tế bào chuyên biệt cho quá trình sinh sản. 1 _ > r's Volvox lớn hơn, có các tế bào sinh sản chuyên biệt bên trong. v. _ _ J

Tóm tắt chương 141 ở cụm tế bào nhỏ (Gonium); loài có cụm tế bào lớn hơn (Pandorina và Eudorina); một tập đoàn tế bào sinh dưỡng và sinh sản (Pleodorina); và một loại tảo lớn hơn, 1.000 tế bào với các tế bào sinh dưỡng và sinh sản được tổ chức thành các mô riêng biệt (Volvox). Chlamydomonas là thành viên đơn bào của nhóm này. Nó có hai giai đoạn tế bào: giai đoạn bơi, khi các tế bào có tiên mao và di chuyển, và giai đoạn không bơi, khi tiên mao được tái hấp thu (tách rời) và tế bào trải qua quá trình phân chia tế bào (sinh sản). Hãy so sánh điều này với Volvox : hầu hết các tế bào của sinh vật hình cầu, đa bào này đều ở trên bề mặt; việc đập roi của chúng tạo cho sinh vật chuyển động lăn khi nó bơi về phía ánh sáng, nơi nó có thể thực hiện quá trình quang hợp. Nhưng một số tế bào Volvox lớn hơn và nằm bên trong quả cầu. Những tế bào này chuyên biệt hóa cho quá trình sinh sản: chúng mất đi tiên mao và sau đó phân chia để hình thành con cái. Việc tách các chức năng soma và sinh sản ở Volvox có thể thực hiện được nhờ cơ chế tín hiệu nội bào quan trọng điều phối hoạt động của các mô riêng biệt trong cơ thể. Volvox có một gen mà sản phẩm protein được sản xuất bởi các tế bào vận động bên ngoài và di chuyển đến các tế bào sinh sản, khiến chúng mất đi tiên mao và phân chia. Gen này không hoạt động ở các loài như Gonium và Pandorina, chúng thể hiện sự tập hợp tế bào nhưng không có sự chuyên biệt hóa tế bào. HiMS Tới Media Clip 7.1 Xã hội Amip Tổng hợp trên Cue Lifel 0e.com/mc7. 1 RECAP Các tế bào có thể giao tiếp với các tế bào lân cận thông qua các mối nối tế bào chuyên biệt. Ở động vật, những cấu trúc này là những điểm nối; ở thực vật, chúng là plasmodesmata. Sự tiến hóa của giao tiếp giữa các tế bào và hình thành mô có thể được suy ra từ các sinh vật hiện có, chẳng hạn như một số loài tảo xanh có liên quan. • Vai trò của các mối nối khoảng cách và plasmodesmata trong việc truyền tín hiệu tế bào là gì? Xem trang 139-140 và Hình 7.19 – Dòng tảo xanh Volvocine cho thấy các bước có thể có trong quá trình tiến hóa của giao tiếp tế bào và hình thành mô như thế nào? Xem trang 140-141 và Hình 7.20 Oxytocin có ảnh hưởng đến hành vi chăm sóc ở con người không? ĐÁP ÁN Oxytocin được giải phóng trong quá trình hoạt động tình dục ở người và sự giải phóng này dẫn đến các hành vi gắn kết giống như ở chuột đồng. Các hành vi khác cũng bị ảnh hưởng bởi oxytocin. Những người tình nguyện được xịt oxytocin vào mũi thể hiện sự tin tưởng hơn khi đầu tư tiền với người lạ so với những tình nguyện viên được xịt thuốc trơ. Loại thí nghiệm này đã mở ra một lĩnh vực mới gọi là kinh tế học thần kinh. Tín hiệu là gì và tế bào phản ứng với chúng như thế nào? • Tế bào nhận được nhiều tín hiệu từ môi trường vật lý và từ các tế bào khác. Tín hiệu hóa học thường ở nồng độ rất thấp.Các tín hiệu tự tiết ảnh hưởng đến các tế bào tạo ra chúng; tín hiệu juxtacrine ảnh hưởng đến các tế bào lân cận; tín hiệu cận tiết khuếch tán và ảnh hưởng đến các tế bào lân cận; và hormone được vận chuyển qua hệ tuần hoàn của động vật hoặc hệ thống mạch máu của thực vật. Ôn lại Hình 7.1, HOẠT ĐỘNG 7.1 â€¢ Con đường truyền tín hiệu liên quan đến sự tương tác của phân tử tín hiệu với một thụ thể; sự truyền tín hiệu thông qua một loạt các bước trong tế bào; và ảnh hưởng đến chức năng của tế bào. Ôn lại Hình 7.2 â€¢ Con đường truyền tín hiệu liên quan đến việc điều hòa các enzyme và các yếu tố phiên mã. Rất nhiều nhiễu xuyên âm xảy ra giữa các con đường. Các cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? • Các tế bào chỉ phản ứng với các tín hiệu nếu chúng có các protein thụ thể cụ thể có thể nhận ra các tín hiệu đó. Sự liên kết của phối tử tín hiệu với thụ thể của nó tuân theo định luật hóa học về tác dụng khối lượng. Một thước đo quan trọng về cường độ liên kết là hằng số phân ly (#CD). • Tùy thuộc vào bản chất của tín hiệu hoặc phối tử, thụ thể có thể nằm trong màng sinh chất hoặc bên trong tế bào đích. Ôn lại Hình 7.4 CHƯƠNG TÓM TẮT 7 â€¢ Các thụ thể nằm trong màng sinh chất bao gồm các kênh ion, protein

kinase và các thụ thể liên kết với protein G. â€¢ Các thụ thể kênh ion bị "bị kiểm soát." Cánh cổng "mở"; khi cấu trúc ba chiều của protein kênh bị thay đổi do liên kết phối tử. Ôn lại Hình 7.5 – Các thụ thể protein kinase xúc tác quá trình phosphoryl hóa chính chúng và/hoặc các protein khác. Xem lại Hình 7.6 – Protein AG có ba vị trí gắn kết quan trọng, liên kết với thụ thể liên kết với protein G, GDP hoặc GTP, và protein tác động. Protein G có thể kích hoạt hoặc ức chế protein tác động. Ôn lại Hình 7.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 7.1 â€¢ Các thụ thể nội bào bao gồm một số tế bào cảm quang ở thực vật và các thụ thể hormone steroid ở động vật. Phối tử hòa tan trong lipid như hormone steroid có thể xâm nhập vào tế bào chất hoặc nhân trước khi liên kết. Nhiều thụ thể nội bào là yếu tố phiên mã. Xem lại Hình 7.8 @Phản hồi đối với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? • Dòng thác protein kinase khuếch đại phản ứng với sự liên kết với thụ thể. Xem lại Hình 7.10, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 7.2 â€¢ Chất truyền tin thứ hai bao gồm AMP vòng (cAMP), inositol trisphosphate (IP3), diacylglycerol (DAG) và ion canxi. IP3 và DAG có nguồn gốc từ phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). • Khí oxit nitric (NO) tham gia vào quá trình truyền tín hiệu trong tế bào cơ trơn của con người. Xem lại Hình 7.15 tiếp theoCác cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? • Các tế bào chỉ phản ứng với các tín hiệu nếu chúng có các protein thụ thể cụ thể có thể nhận ra các tín hiệu đó. Sự liên kết của phối tử tín hiệu với thụ thể của nó tuân theo định luật hóa học về tác dụng khối lượng. Một thước đo quan trọng về cường độ liên kết là hằng số phân ly (#CD). • Tùy thuộc vào bản chất của tín hiệu hoặc phối tử, thụ thể có thể nằm trong màng sinh chất hoặc bên trong tế bào đích. Ôn lại Hình 7.4 CHƯƠNG TÓM TẮT 7 â€¢ Các thụ thể nằm trong màng sinh chất bao gồm các kênh ion, protein kinase và các thụ thể liên kết với protein G. â€¢ Các thụ thể kênh ion bị "bị kiểm soát." Cánh cổng "mở"; khi cấu trúc ba chiều của protein kênh bị thay đổi do liên kết phối tử. Ôn lại Hình 7.5 – Các thụ thể protein kinase xúc tác quá trình phosphoryl hóa chính chúng và/hoặc các protein khác. Xem lại Hình 7.6 – Protein AG có ba vị trí gắn kết quan trọng, liên kết với thụ thể liên kết với protein G, GDP hoặc GTP, và protein tác động. Protein G có thể kích hoạt hoặc ức chế protein tác động. Ôn lại Hình 7.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 7.1 â€¢ Các thụ thể nội bào bao gồm một số tế bào cảm quang ở thực vật và các thụ thể hormone steroid ở động vật. Phối tử hòa tan trong lipid như hormone steroid có thể xâm nhập vào tế bào chất hoặc nhân trước khi liên kết. Nhiều thụ thể nội bào là yếu tố phiên mã. Xem lại Hình 7.8 @Phản hồi đối với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? • Dòng thác protein kinase khuếch đại phản ứng với sự liên kết với thụ thể. Xem lại Hình 7.10, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 7.2 â€¢ Chất truyền tin thứ hai bao gồm AMP vòng (cAMP), inositol trisphosphate (IP3), diacylglycerol (DAG) và ion canxi. IP3 và DAG có nguồn gốc từ phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). • Khí oxit nitric (NO) tham gia vào quá trình truyền tín hiệu trong tế bào cơ trơn của con người. Xem lại Hình 7.15 tiếp theoCác cơ quan tiếp nhận tín hiệu bắt đầu phản hồi của tế bào như thế nào? • Các tế bào chỉ phản ứng với các tín hiệu nếu chúng có các protein thụ thể cụ thể có thể nhận ra các tín hiệu đó. Sự liên kết của phối tử tín hiệu với thụ thể của nó tuân theo định luật hóa học về tác dụng khối lượng. Một thước đo quan trọng về cường độ liên kết là hằng số phân ly (#CD). • Tùy thuộc vào bản chất của tín hiệu hoặc phối tử, thụ thể có thể nằm trong màng sinh chất hoặc bên trong tế bào đích. Ôn lại Hình 7.4 CHƯƠNG TÓM TẮT 7 â€¢ Các thụ thể nằm trong màng sinh chất bao gồm các kênh ion, protein kinase và các thụ thể liên kết với protein G. â€¢ Các thụ thể kênh ion bị "bị kiểm soát." Cánh cổng "mở"; khi cấu trúc ba chiều của protein kênh bị thay đổi do liên kết phối tử. Ôn lại Hình 7.5 – Các thụ thể protein kinase xúc tác quá trình phosphoryl hóa chính chúng và/hoặc các protein khác. Xem lại Hình 7.6 – Protein AG có ba vị trí gắn kết quan trọng, liên kết với thụ thể liên kết với protein G, GDP hoặc GTP, và protein tác động. Protein G có thể kích hoạt hoặc ức chế protein tác động. Ôn lại Hình 7.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 7.1 â€¢ Các thụ thể nội bào bao gồm một số tế bào cảm quang ở thực vật và các thụ thể hormone steroid ở động vật. Phối tử hòa tan trong lipid như hormone steroid có thể xâm nhập vào tế bào chất hoặc nhân trước khi liên kết. Nhiều thụ thể nội bào là yếu tố phiên mã. Xem lại Hình 7.8 @Phản hồi đối với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? • Dòng thác protein kinase khuếch đại phản ứng với sự liên kết với thụ thể. Xem lại Hình 7.10, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 7.2 â€¢ Chất truyền tin thứ hai bao gồm AMP vòng (cAMP), inositol trisphosphate (IP3), diacylglycerol (DAG) và ion canxi. IP3 và DAG có nguồn gốc từ phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). • Khí oxit nitric (NO) tham gia vào quá trình truyền tín hiệu trong tế bào cơ trơn của con người. Xem lại Hình 7.15 tiếp theoProtein G có thể kích hoạt hoặc ức chế protein tác động. Ôn lại Hình 7.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 7.1 â€¢ Các thụ thể nội bào bao gồm một số tế bào cảm

quang ở thực vật và các thụ thể hormone steroid ở động vật. Phối tử hòa tan trong lipid như hormone steroid có thể xâm nhập vào tế bào chất hoặc nhân trước khi liên kết. Nhiều thụ thể nội bào là yếu tố phiên mã. Xem lại Hình 7.8 @Phản hồi đối với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? • Dòng thác protein kinase khuếch đại phản ứng với sự liên kết với thụ thể. Xem lại Hình 7.10, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 7.2 â€¢ Chất truyền tin thứ hai bao gồm AMP vòng (cAMP), inositol trisphosphate (IP3), diacylglycerol (DAG) và ion canxi. IP3 và DAG có nguồn gốc từ phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). • Khí oxit nitric (NO) tham gia vào quá trình truyền tín hiệu trong tế bào cơ trơn của con người. Xem lại Hình 7.15 tiếp theoProtein G có thể kích hoạt hoặc ức chế protein tác động. Ôn lại Hình 7.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 7.1 â€¢ Các thụ thể nội bào bao gồm một số tế bào cảm quang ở thực vật và các thụ thể hormone steroid ở động vật. Phối tử hòa tan trong lipid như hormone steroid có thể xâm nhập vào tế bào chất hoặc nhân trước khi liên kết. Nhiều thụ thể nội bào là yếu tố phiên mã. Xem lại Hình 7.8 @Phản hồi đối với tín hiệu được truyền qua tế bào như thế nào? • Dòng thác protein kinase khuếch đại phản ứng với sự liên kết với thụ thể. Xem lại Hình 7.10, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 7.2 â€¢ Chất truyền tin thứ hai bao gồm AMP vòng (cAMP), inositol trisphosphate (IP3), diacylglycerol (DAG) và ion canxi. IP3 và DAG có nguồn gốc từ phospholipid phosphatidyl inositol-bisphosphate (PIP2). • Khí oxit nitric (NO) tham gia vào quá trình truyền tín hiệu trong tế bào cơ trơn của con người. Xem lại Hình 7.15 tiếp theo

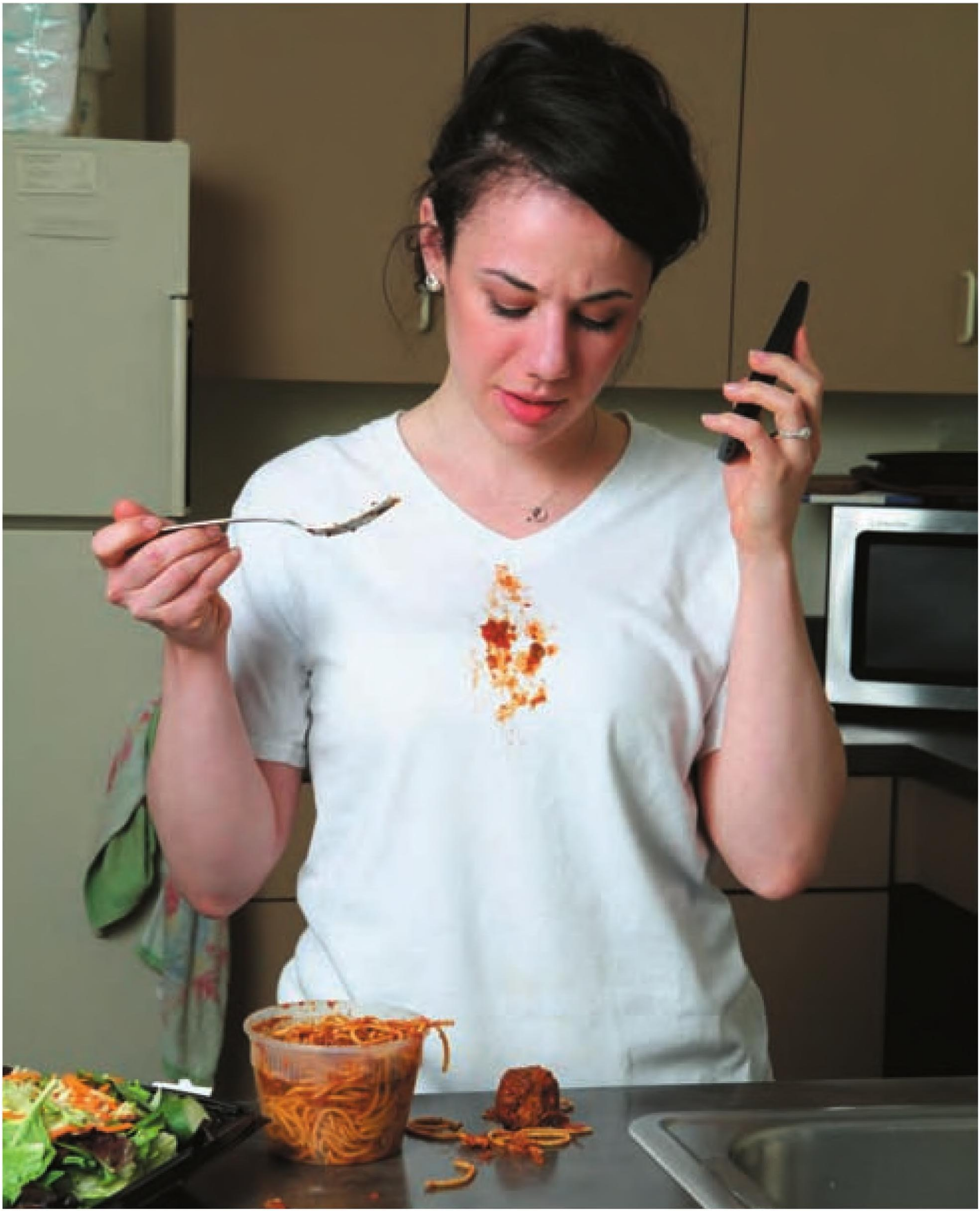
142 CHƯƠNG 7 Giao tiếp tế bào và tính đa bào â€¢ Sự truyền tín hiệu có thể được điều chỉnh theo nhiều cách. Sự cân bằng giữa kích hoạt và vô hiệu hóa các phân tử liên quan quyết định phản ứng cuối cùng của tế bào đối với tín hiệu. Xem lại Hình 7.16 Tế bào thay đổi như thế nào để phản ứng với tín hiệu? • Phản ứng của tế bào đối với tín hiệu có thể bao gồm việc mở các kênh ion, thay đổi hoạt động của enzyme hoặc thay đổi biểu hiện gen. Ôn lại Hình 7.17 – Enzym được kích hoạt có thể kích hoạt các enzyme khác trong đường dẫn truyền tín hiệu, dẫn đến sự khuếch đại tín hiệu một cách ấn tượng. Ôn lại Hình 7.18 â€¢ Protein kinase thêm cộng hóa trị các nhóm photphat vào protein mục tiêu; cAMP liên kết với protein mục tiêu một cách không cộng hóa trị. Cả hai loại liên kết đều thay đổi cấu hình của protein mục tiêu để làm lộ hoặc ẩn vị trí hoạt động của nó. @Làm thế nào để các tế bào trong sinh vật đa bào giao tiếp trực tiếp với nhau? • Nhiều tế bào động vật lân cận có thể giao tiếp trực tiếp với nhau thông qua các lỗ nhỏ trên màng sinh chất của chúng được gọi là các điểm nối. Cấu trúc protein được gọi là connexon tạo thành các kênh mỏng giữa hai tế bào liền kề mà qua đó các phân tử tín hiệu nhỏ và ion có thể đi qua. Ôn lại Hình 7.1 9A â€¢ Tế bào thực vật được kết nối bởi các lỗ lớn hơn một chút gọi là plasmodesmata, đi qua cả màng sinh chất và thành tế bào. Desmotubule thu hẹp lỗ mở của plasmodesma. Ôn lại Hình 7.1 9B â€¢ Sự tiến hóa của quá trình giao tiếp tế bào và hình thành mô có thể được suy ra từ các sinh vật hiện có, chẳng hạn như một số loài tảo xanh. Ôn lại Hình 7.20 Xem HOẠT ĐỘNG 7.2 để ôn lại khái niệm của chương này. 0S0 Vào phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HSwS Life10e.com/is7 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Thứ tự đúng cho các sự kiện sau đây trong tương tác của một ô với tín hiệu là gì? (1) Thay đổi chức năng tế bào; (2) tín hiệu liên kết với thụ thể; (3) tín hiệu phát ra từ nguồn; (4) truyền tín hiệu. Một. 1234 b. 2314 c. 3214 d. 3241 đ. 3421 2. Các hormone steroid như estrogen tác động lên tế bào đích bằng cách a. bắt đầu hoạt động của người đưa tin thứ hai. b. liên kết với các protein màng. c. bắt đầu biểu hiện gen. d. enzyme hoạt hóa. đ. liên kết với lipid màng. 3. Điều nào sau đây không phải là hệ quả của việc tín hiệu liên kết với thụ thể? Một. Kích hoạt hoạt động của enzyme thụ thể b. Sự khuếch tán của thụ thể vào màng sinh chất c. Thay đổi hình dạng của protein thụ thể d. Sự phân hủy cơ quan thụ cảm thành axit amin e. Giải phóng tín hiệu từ thụ thể 4. Một phối tử không phân cực như hormone steroid thường liên kết với a /an a. thụ thể nội bào. b. protein kinase. c. kênh ion. d. photpholipit. đ. người đưa tin thứ hai. 5. Điều nào sau đây không đúng với dòng thác protein kinase? Một. Tín hiệu được khuếch đại. b. Sứ giả thứ hai được hình thành. c. Protein mục tiêu được phosphoryl hóa. d. Dòng thác kết thúc ở ty thể. đ. Dòng thác bắt đầu ở màng sinh chất. 6.Plasmodesmata và các mối nối khoảng cách a. cho phép các phân tử và ion nhỏ di chuyển nhanh chóng giữa các tế bào. b. đều là các kênh có màng lót. c. là những kênh có đường kính khoảng 1 mm. d. chỉ hiện diện một lần trong mỗi tế bào. đ. tham gia vào quá trình nhận dạng tế bào. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Tại sao một số tín hiệu ("người đưa tin đầu tiên") kích hoạt "người đưa tin thứ hai" để kích hoạt các tế bào mục tiêu? Một. Trình nhắn tin đầu tiên yêu cầu kích hoạt bởi ATP. b. Chất truyền tin đầu tiên không tan trong nước. c. Sứ giả đầu tiên liên kết với

nhiều loại tế bào. d. Chất truyền tin đầu tiên không thể vượt qua màng sinh chất. đ. Không có cơ quan thụ cảm nào cho người đưa tin đầu tiên. 8. Sự khác biệt chính giữa tế bào phản hồi tín hiệu và tế bào không phản hồi là sự hiện diện của a. Trình tự DNA liên kết với tín hiệu. b. mạch máu lân cận. c. thụ thể. d. người đưa tin thứ hai. đ. con đường chuyển nạp. 9. Cyclic AMP là sứ giả thứ hai với nhiều phản hồi khác nhau. Làm thế nào cùng một người đưa tin có thể hoạt động theo những cách khác nhau trong các tế bào khác nhau? 10. So sánh sự giao tiếp trực tiếp qua plasmodesmata hoặc các mối nối khoảng cách với sự giao tiếp qua trung gian thụ thể giữa các tế bào. Ưu điểm của phương pháp này so với phương pháp kia là gì?

Tóm tắt chương 143 PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 11. Giống như protein Ras, các thành phần khác nhau của đường truyền tín hiệu Ras được thay đổi trong tế bào ung thư. Hậu quả sinh hóa của đột biến gen mã hóa cho (a) Raf và (b) MAP kinase dẫn đến sự phân chia tế bào nhanh chóng có thể là gì? 12. Động vật không xương sống nhỏ bé Hydra có vùng đỉnh với các xúc tu và thân dài và mảnh. Hydra có thể sinh sản vô tính khi các tế bào trên thành cơ thể phân biệt và hình thành chồi, sau đó tách ra thành một sinh vật mới. Chồi chỉ hình thành ở những khoảng cách nhất định tính từ đỉnh, dẫn đến ý tưởng rằng đỉnh sẽ giải phóng một phân tử tín hiệu khuếch tán xuống cơ thể và ở nồng độ cao (tức là gần đỉnh), ức chế sự hình thành chồi. Hydra thiếu hệ tuần hoàn nên chất ức chế này phải khuếch tán từ tế bào này sang tế bào khác. Nếu bạn có một kháng thể liên kết với các cầu nối và bịt kín các mối nối, bạn sẽ kiểm tra giả thuyết rằng yếu tố ức chế của Hydra đi qua các mối nối này như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

PHẦN BA Tế bào và năng lượng Năng lượng, enzyme và sự trao đổi chất CHƯƠNG 8.1 Những nguyên tắc vật lý nào làm nền tảng cho sự biến đổi năng lượng sinh học? 8.2 Vai trò của ATP trong năng lượng sinh hóa là gì? 8.3 Enzyme là gì? 8.4 Enzyme hoạt động như thế nào? 8.5 Hoạt động của enzyme được điều hòa như thế nào? c GỌN BÓNG ĐÁ!" có thể khiến bạn có phản ứng tương tự như "Hãy giặt quần áo của bạn!" Đối với hầu hết mọi người, giặt đồ chưa bao giờ là hoạt động yêu thích. Về mặt hóa học, vấn đề là các chất không phân cực, chẳng hạn như thức ăn và bụi bẩn, dính vào các bề mặt không phân cực trên bát đĩa và quần áo. Chỉ riêng nước không có tác dụng tốt trong việc loại bỏ chúng. Có lẽ chất hỗ trợ làm sạch được biết đến nhiều nhất là xà phòng, có các vùng phân cực và không phân cực giúp tách các chất không phân cực khỏi nhau. Các vùng cực cho phép xà phòng hòa tan trong nước và các vùng không phân cực hòa tan các chất mục tiêu trên bát đĩa và quần áo của bạn. Mặc dù chất tẩy rửa tổng hợp hiện đã được cải tiến so với xà phòng truyền thống nhưng quảng cáo trên TV sẽ cho bạn biết điều đó vẫn chưa đủ. Những "vết bẩn thực sự khó khăn"; cần một cái gì đó nhiều hơn nữa Một thế kỷ trước, nhà hóa học người Đức Otto Rohm đã nảy ra ý tưởng sử dụng enzyme để làm cho các vết bẩn trên quần áo và bát đĩa tan trong nước hơn. Các vết bẩn từ thịt hoặc máu có chứa các polyme không hòa tan như protein. Ý tưởng của Rohm là mô phỏng hệ thống tiêu hóa của động vật có vú, trong đó các polyme không hòa tan được thủy phân thành các monome hòa tan nhờ các enzym – các protein giúp tăng tốc độ phản ứng hóa học. Rohm đã phân lập enzyme tiêu hóa trypsin, giúp tăng tốc độ thủy phân protein và thêm nó vào chất tẩy rửa. Kết quả là sự cải thiện đáng kể trong việc loại bỏ vết bẩn. Tuy nhiên, phải mất nhiều thập kỷ phương pháp này mới được sử dụng rộng rãi vì có một số thách thức cần phải vượt qua. Đầu tiên, việc cung cấp enzyme từ nguồn ban đầu của Rohm (tuyến tụy) bị hạn chế. Để giải quyết vấn đề này, các nhà sinh học đã sử dụng vi khuẩn, nấm men và nấm để tạo ra enzyme với số lượng lớn. Thứ hai, enzyme là protein và Enzyme hỗ trợ làm sạch ba chiều của chúng là thành phần quan trọng của chất tẩy rửa. Bằng cách thủy phân các đại phân tử tạo nên vết bẩn, enzyme giúp vết bẩn hòa tan trong nước giặt. cấu trúc rất quan trọng đối với hoạt động của họ. Các chất tẩy rửa và ion dùng để giặt có xu hướng phá hủy cấu trúc enzym. Để giải quyết vấn đề này, các nhà khoa học đã sàng lọc nhiều sinh vật để tìm enzyme có thể hoạt động tốt trong những điều kiện này và trong phạm vi nhiệt độ rộng. Họ cũng thực hiện các thao tác di truyền để cải thiện tự nhiên. Cuối cùng, không phải tất cả các vết bẩn đều là protein. Nước sốt spaghetti bạn ăn có thể làm bẩn áo của bạn bằng chất béo và tinh bột. Để giải quyết vấn đề này, các nhà khoa học đã bổ sung lipase thủy phân lipid và amylase thủy phân tinh bột. Kết quả của tất cả hoạt động hóa học này là một loạt các sản phẩm làm sạch hiện đại có khả năng tấn công bụi bẩn trên nhiều mặt. Các enzyme trong các sản phẩm này

thực hiện các biến đổi hóa học cụ thể và hoạt động trong điều kiện giặt.m Enzim được sử dụng như thế nào trong các quy trình công nghiệp khác? Xem câu trả lời ở trang 162.



8.1 Những nguyên tắc vật lý nào làm nền tảng cho sự biến đổi năng lượng sinh học? 145 Â®Những nguyên tắc vật lý nào làm nền tảng cho sự biến đổi năng lượng sinh học? Phản ứng hóa học xảy ra khi các nguyên tử có đủ năng lượng để kết hợp hoặc thay đổi đối tác liên kết của chúng. Hãy xem xét quá trình thủy phân disacarit sucrose thành các monome thành phần của nó là glucose và fructose (xem trang 53 để biết cấu trúc hóa học của các loại đường này). Chúng ta có thể biểu diễn phản ứng này bằng phương trình hóa học: Sucrose + H 20 —> glucose + fructose (C12H22On) (C6H1206) (C6H1206) Trong phương trình này, sucrose và nước là chất phản ứng, còn glucose và fructose là sản phẩm. Trong quá trình phản ứng, một số liên kết trong sucrose và nước bị phá vỡ và các liên kết mới được hình thành, tạo ra các sản phẩm có tính chất hóa học rất khác so với các chất phản ứng. Tổng của tất cả các phản ứng hóa học xảy ra trong một hệ thống sinh học tại một thời điểm nhất định được gọi là quá trình trao đổi chất. Phản ứng trao đổi chất liên quan đến sự thay đổi năng lượng; ví dụ, năng lượng chứa trong các liên kết hóa học của sucrose (chất phản ứng) lớn hơn năng lượng trong liên kết của hai sản phẩm là glucose và fructose. Năng lượng là gì? Các nhà vật lý định nghĩa nó là khả năng thực hiện công, xảy ra khi một lực tác động lên một vật ở khoảng cách xa. Trong hóa sinh, sẽ hữu ích hơn nếu coi năng lượng là khả năng thay đổi. Trong các phản ứng sinh hóa, sự thay đổi năng lượng thường gắn liền với sự thay đổi thành phần hóa học và tính chất của phân tử. Có hai loại năng lượng cơ bản Năng lượng có nhiều dạng: hóa học, điện, nhiệt, ánh sáng và cơ học (Bảng 8.1). Nhưng tất cả các dạng năng lượng có thể được coi là một trong hai loại cơ bản (Hình 8.1): “Thế năng là năng lượng của trạng thái hoặc vị trí – tức là năng lượng được lưu trữ. Nó có thể được lưu trữ dưới nhiều dạng: dưới dạng liên kết hóa học, dưới dạng gradient nồng độ hoặc thậm chí dưới dạng mất cân bằng điện tích. Năng lượng trong sinh học Dạng năng lượng Ví dụ trong sinh học Hóa học: Được lưu trữ dưới dạng liên kết Năng lượng hóa học được giải phóng trong quá trình thủy phân polyme Điện: Sự phân tách điện tích Độ dốc điện qua màng tế bào giúp thúc đẩy chuyển động của các ion qua các kênh Nhiệt: Truyền do chênh lệch nhiệt độ Bình nhiệt được giải phóng bởi các phản ứng hóa học Ánh sáng: Bức xạ điện từ được lưu trữ dưới dạng photon Năng lượng ánh sáng được thu giữ bởi các sắc tố trong mắt Cơ học: Năng lượng của chuyển động Năng lượng cơ học được sử dụng trong các chuyển động của cơ 8.1 Chuyển đổi năng lượng và công Một con mèo nhảy minh họa cả sự chuyển đổi giữa thế năng và động năng và sự chuyển đổi năng lượng từ dạng này (hóa học) sang dạng khác (cơ học). Động năng là năng lượng của chuyển động - tức là loại năng lượng hoạt động, làm cho mọi thứ thay đổi. Ví dụ, nhiệt gây ra chuyển động phân tử và thậm chí có thể phá vỡ liên kết hóa học. Thế năng có thể chuyển hóa thành động năng và ngược lại, đồng thời dạng năng lượng đó cũng có thể chuyển hóa. Hãy nghĩ đến việc đọc cuốn sách này:năng lượng ánh sáng được chuyển đổi thành năng lượng hóa học trong mắt bạn, sau đó được chuyển đổi thành năng lượng điện trong các tế bào thần kinh mang thông điệp đến não của bạn. Khi bạn quyết định lật một trang, năng lượng điện và hóa học của dây thần kinh và cơ bắp sẽ được chuyển thành động năng cho chuyển động của bàn tay và cánh tay của bạn. Có hai loại trao đổi chất cơ bản Sự thay đổi năng lượng trong hệ thống sống thường xảy ra dưới dạng thay đổi hóa học, trong đó năng lượng được lưu trữ hoặc giải phóng từ các liên kết hóa học. Phản ứng đồng hóa (gọi chung là đồng hóa) liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn (ví dụ, tổng hợp sucrose từ glucose và fructose). Phản ứng đồng hóa đòi hỏi năng lượng đầu vào. Năng lượng được thu giữ trong các liên kết hóa học được hình thành (ví dụ, liên kết glycosid giữa hai monosacarit). Năng lượng thu được này được lưu trữ trong các liên kết hóa học dưới dạng thế năng.


Potential chemical energy is converted into kinetic mechanical energy when the cat leaps.
Potential chemical energy is stored in the muscles of the cat.

146 CHƯƠNG 8 Năng lượng, Enzyme và Sự trao đổi chất (A) Định luật thứ nhất của Nhiệt động lực học Tổng lượng năng lượng trước một quá trình biến đổi bằng tổng lượng năng lượng sau một quá trình biến đổi. Không có năng lượng mới được tạo ra và không có năng lượng nào bị mất đi. (B) Định luật thứ hai của Nhiệt động lực học Mặc dù một phép biến đổi không làm thay đổi tổng năng lượng trong một hệ kín (hệ không trao đổi vật chất hoặc năng lượng với môi trường xung quanh), nhưng sau bất kỳ một phép biến đổi nào, lượng năng lượng sẵn có để thực hiện công luôn luôn là ít hơn mức năng lượng ban đầu. Chuyển đổi năng lượng Năng lượng có thể sử dụng sau (năng lượng tự do) Năng lượng không thể sử dụng sau Một phát biểu khác của định luật thứ hai là trong một hệ kín, với sự biến đổi năng lượng lặp đi lặp lại, năng lượng tự do giảm và năng lượng không sử dụng được (rối loạn) tăng lên—một hiện tượng được gọi là sự tăng entropy . 8.2 Định luật Nhiệt động lực học (A) Định luật thứ nhất phát biểu rằng năng lượng không thể được tạo ra hay mất đi. (B) Định luật thứ hai phát biểu rằng sau khi biến đổi năng lượng, một số năng lượng sẽ không còn khả dụng để thực hiện công. Phản ứng dị hóa (gọi chung là dị hóa) phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn và giải phóng năng lượng dự trữ trong các liên kết hóa học. Ví dụ, khi thủy phân sucrose, năng lượng được giải phóng. Trong hệ thống sinh học, năng lượng được giải phóng có thể được thu hồi lại dưới dạng liên kết hóa học mới hoặc có thể được sử dụng làm động năng - chuyển động của các nguyên tử, phân tử, tế bào hoặc toàn bộ sinh vật. Phản ứng dị hóa và đồng hóa thường được liên kết. Năng lượng được giải phóng trong các phản ứng dị hóa thường được sử dụng để thúc đẩy các phản ứng đồng hóa - nghĩa là thực hiện công sinh học. Ví dụ, năng lượng được giải phóng từ quá trình phân hủy glucose (dị hóa) được sử dụng để thúc đẩy các phản ứng đồng hóa như tổng hợp chất béo trung tính. Đây là lý do tại sao bạn sẽ tích tụ mỡ nếu ăn thức ăn vượt quá nhu cầu năng lượng. Các định luật nhiệt động lực học (nhiệt động lực học, "năng lượng", "sự thay đổi") được bắt nguồn từ các nghiên cứu về các tính chất vật lý cơ bản của năng lượng và cách nó tương tác với vật chất. Các định luật áp dụng cho mọi vật chất và mọi sự biến đổi năng lượng trong vũ trụ. Ứng dụng của chúng vào các hệ thống sống giúp chúng ta hiểu cách các sinh vật và tế bào thu hoạch và biến đổi năng lượng để duy trì sự sống. Định luật nhiệt động lực học đầu tiên: Năng lượng không được tạo ra cũng không bị mất đi Định luật nhiệt động lực học đầu tiên phát biểu rằng trong bất kỳ sự chuyển hóa năng lượng nào, năng lượng không được tạo ra cũng không bị mất đi. Nói cách khác, trong bất kỳ quá trình chuyển đổi năng lượng nào, tổng năng lượng trước và sau quá trình chuyển đổi là như nhau (Hình 8.2A). Như bạn sẽ thấy trong hai chương tiếp theo, thế năng có trong các liên kết hóa học của carbohydrate và lipid có thể được chuyển hóa thành thế năng dưới dạng adenosine triphosphate (ATP). Sau đó, năng lượng này có thể được chuyển đổi thành động năng để thực hiện công cơ học (chẳng hạn như trong sự co cơ) hoặc công việc sinh hóa (chẳng hạn như tổng hợp protein). Định luật nhiệt động thứ hai:Sự rối loạn có xu hướng gia tăng Mặc dù năng lượng không thể được tạo ra hay mất đi, nhưng định luật thứ hai của nhiệt động lực học phát biểu rằng khi năng lượng được chuyển đổi từ dạng này sang dạng khác, một phần năng lượng đó sẽ không còn khả dụng để thực hiện công (Hình 8.2B). Nói cách khác, không có quá trình vật lý hay phản ứng hóa học nào có hiệu suất 100%; một phần năng lượng giải phóng bị mất đi ở dạng liên quan đến rối loạn. Hãy nghĩ về sự hỗn loạn như một loại ngẫu nhiên gây ra bởi chuyển động nhiệt của các hạt; năng lượng này có giá trị thấp và bị phân tán đến mức không thể sử dụng được. Entropy là thước đo độ rối loạn của một hệ thống. Cần có năng lượng để áp đặt trật tự lên một hệ thống. Trừ khi năng lượng được áp dụng cho một hệ thống, nó sẽ được sắp xếp ngẫu nhiên hoặc mất trật tự. Định luật thứ hai áp dụng cho mọi sự biến đổi năng lượng, nhưng ở đây chúng ta sẽ tập trung vào các phản ứng hóa học trong hệ thống sống. KHÔNG THỂ SỬ DỤNG TẤT CẢ NĂNG LƯỢNG Trong bất kỳ hệ thống nào, tổng năng lượng bao gồm năng lượng hữu dụng có thể sinh công và năng lượng không dùng được bị mất đi do mất trật tự: Tổng năng lượng = năng lượng dùng được + năng lượng không dùng được Trong các hệ sinh học, tổng năng lượng được gọi là entanpy (H). Năng lượng hữu dụng để sinh công được gọi là năng lượng tự do (G). Năng lượng tự do là năng lượng mà tế bào cần cho mọi phản ứng hóa học

8.1 Những nguyên tắc vật lý nào làm nền tảng cho sự biến đổi năng lượng sinh học? 147 liên quan đến sự tăng trưởng, phân chia và bảo trì tế bào. Năng lượng không sử dụng được biểu thị bằng entropy (S) nhân với nhiệt độ tuyệt đối (T). Do đó, chúng ta có thể viết lại phương trình chữ ở trên chính xác hơn như sau: H = G + TS (8.1) Vì chúng ta quan tâm đến năng lượng sử dụng được nên chúng ta sắp xếp lại phương trình 8.1: G = H-

TS (8.2) Mặc dù chúng ta không thể đo được G, H, hoặc Tuyệt đối, chúng ta có thể xác định được sự thay đổi của từng chất ở nhiệt độ không đổi. Những thay đổi năng lượng như vậy được đo bằng calo (cal) hoặc joules (J).* Sự thay đổi về năng lượng được biểu thị bằng chữ cái Hy Lạp delta (A). Sự thay đổi năng lượng tự do (AG) của bất kỳ phản ứng hóa học nào đều bằng với sự chênh lệch năng lượng tự do giữa sản phẩm và chất phản ứng: ^^reaction â€" ^products â€" ^reactants (^*3) Sự thay đổi như vậy có thể là tích cực hoặc tiêu cực; nghĩa là năng lượng tự do của sản phẩm có thể nhiều hơn hoặc ít hơn năng lượng tự do của các chất phản ứng. Nếu sản phẩm có nhiều năng lượng tự do hơn chất phản ứng thì chắc chắn phải có một lượng năng lượng nào đó được đưa vào phản ứng. (Hãy nhớ rằng năng lượng không thể được tạo ra, do đó một số năng lượng phải được thêm vào từ nguồn bên ngoài.) Ở nhiệt độ không đổi, AG được xác định theo độ biến thiên của năng lượng tổng cộng (AH) và độ biến thiên của entropy (AS): AG: = AH -T AS (8.4) Phương trình 8.4 cho chúng ta biết năng lượng tự do được giải phóng hay tiêu thụ bởi một phản ứng hóa học: â€¢ Nếu AG âm (AG < 0), năng lượng tự do được giải phóng. • Nếu AG dương (AG > 0), năng lượng tự do là cần thiết (tiêu thụ). Nếu không có năng lượng tự do cần thiết thì phản ứng sẽ không xảy ra. Dấu và độ lớn của AG phụ thuộc vào hai yếu tố ở vế phải của phương trình: â€¢ AH: Trong một phản ứng hóa học, AH là tổng năng lượng được thêm vào hệ (AH> 0) hoặc giải phóng (AH < 0). ™ AS: Tùy theo dấu và độ lớn của AS mà toàn bộ số hạng TAS có thể âm hoặc dương, lớn hay nhỏ. Nói cách khác, trong các hệ thống sống ở nhiệt độ không đổi (không thay đổi về T), độ lớn và dấu của AG có thể phụ thuộc rất nhiều vào sự thay đổi của entropy. Nếu một phản ứng hóa học làm tăng entropy thì sản phẩm của nó sẽ hỗn loạn hoặc ngẫu nhiên hơn các chất phản ứng. Nếu có nhiều sản phẩm hơn chất phản ứng, chẳng hạn như trong quá trình thủy phân protein thành axit amin của nó, thì các sản phẩm có khả năng di chuyển tự do đáng kể. Sự rối loạn trong dung dịch axit amin sẽ rất lớn *Một calo là lượng nhiệt năng cần thiết để tăng nhiệt độ của 1 gam nước tinh khiết từ 14,5°C lên 15,5°C. Trong hệ SI, năng lượng được đo bằng joules. 1 J = 0,239 cal; ngược lại, 1 cal = 4,184 J. Do đó, ví dụ, 486 cal = 2.033 J, hay 2,033 kj. Mặc dù chúng được định nghĩa ở đây dưới dạng nhiệt, nhưng calo và joule là thước đo năng lượng cơ, điện hoặc hóa học. Khi bạn so sánh dữ liệu về năng lượng, hãy luôn so sánh joules với joules và calo với calo. với chất đó trong protein,trong đó các liên kết peptit và các lực khác ngăn cản sự chuyển động tự do. Vì vậy, trong quá trình thủy phân, độ biến thiên entropy (AS) sẽ dương. Ngược lại, nếu có ít sản phẩm hơn và chúng bị hạn chế chuyển động hơn so với các chất phản ứng (như đối với các axit amin tham gia vào protein), AS sẽ âm. RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người đòi hỏi quá trình dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng được chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm

duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.Vì vậy, trong quá trình thủy phân, độ biến thiên entropy (AS) sẽ dương. Ngược lại, nếu có ít sản phẩm hơn và chúng bị hạn chế chuyển động hơn so với các chất phản ứng (như đối với các axit amin tham gia vào protein), AS sẽ âm. RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.Vì vậy, trong quá trình thủy phân, độ biến thiên entropy (AS) sẽ dương. Ngược lại, nếu có ít sản phẩm hơn và chúng bị hạn chế chuyển động hơn so với các chất phản ứng (như đối với các axit amin tham gia vào protein), AS sẽ âm. RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các

định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.nếu có ít sản phẩm hơn và chúng bị hạn chế chuyển động hơn so với các chất phản ứng (đối với các axit amin được kết hợp trong protein), AS sẽ âm. RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.nếu có ít sản phẩm hơn và chúng bị hạn chế chuyển động hơn so với các chất phản ứng (đối với các axit amin được kết hợp trong protein), AS sẽ âm. RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự

phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người đòi hỏi quá trình dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng được chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.RỐI LOẠN CÓ XU HƯỚNG TĂNG Định luật thứ hai của nhiệt động lực học cũng dự đoán rằng, do sự biến đổi năng lượng, sự rối loạn có xu hướng gia tăng; một phần năng lượng luôn bị mất đi do chuyển động nhiệt ngẫu nhiên (entropy). Những biến đổi hóa học, biến đổi vật lý và các quá trình sinh học đều có xu hướng làm tăng

entropy (xem Hình 8.2B), và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.và xu hướng này đưa ra phương hướng cho các quá trình này. Nó giải thích tại sao một số phản ứng lại diễn ra theo hướng này chứ không phải hướng khác. Định luật thứ hai áp dụng cho sinh vật như thế nào? Hãy xem xét cơ thể con người, với các mô và cơ quan có

tổ chức cao bao gồm các phân tử lớn và phức tạp. Mức độ phức tạp này dường như mâu thuẫn với định luật thứ hai nhưng không phải vì hai lý do. Đầu tiên, việc xây dựng sự phức tạp gắn liền với việc tạo ra sự hỗn loạn. Để tạo nên 1 kg cơ thể con người cần phải dị hóa khoảng 10 kg vật liệu sinh học có trật tự cao (thức ăn của chúng ta), chúng chuyển đổi thành C02, H20 và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.và các phân tử đơn giản khác chuyển động độc lập và ngẫu nhiên. Vì vậy, quá trình trao đổi chất tạo ra nhiều sự hỗn loạn hơn (nhiều năng lượng bị mất thành entropy) hơn lượng trật tự (tổng năng lượng; entanpy) được lưu trữ trong 1 kg thịt. Thứ hai, cuộc sống đòi hỏi nguồn năng lượng đầu vào liên tục để duy trì trật tự. Nếu không có năng lượng này, cấu trúc phức tạp của hệ thống sống sẽ bị phá vỡ. Bởi vì năng lượng được sử dụng để tạo ra và duy trì trật tự nên không có mâu thuẫn với định luật thứ hai của nhiệt động lực học. Sau khi thấy rằng các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho các sinh vật sống, bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang xem xét cách áp dụng các định luật này cho các phản ứng sinh hóa. Phản ứng hóa học giải phóng hoặc tiêu thụ năng lượng Như chúng ta đã thấy trước đó, các phản ứng đồng hóa liên kết các phân tử đơn giản để tạo thành các phân tử phức tạp hơn, do đó chúng có xu hướng làm tăng độ phức tạp (trật tự) trong tế bào. Ngược lại, phản ứng dị hóa phá vỡ các phân tử phức tạp thành những phân tử đơn giản hơn, do đó chúng có xu hướng giảm độ phức tạp (gây rối loạn). • Phản ứng dị hóa có thể phân hủy một chất phản

ứng có trật tự thành các sản phẩm nhỏ hơn, được phân bố ngẫu nhiên hơn. Các phản ứng giải phóng năng lượng tự do (-AG) được gọi là phản ứng tỏa nhiệt (hoặc tỏa nhiệt) (Hình 8.3A). Ví dụ: Phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.Các phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.Các phân tử phức tạp — > năng lượng tự do + các phân tử nhỏ Các phản ứng đồng hóa có thể tạo ra một sản phẩm duy nhất (một chất có trật tự cao) từ nhiều chất phản ứng nhỏ hơn (ít có trật tự hơn). Các phản ứng cần hoặc tiêu thụ năng lượng tự do (+AG) được gọi là phản ứng thu nhiệt (hoặc thu nhiệt) (Hình 8.3B). Ví dụ: Năng lượng tự do + các phân tử nhỏ — > các phân tử phức tạp Về nguyên tắc, các phản ứng hóa học là thuận nghịch và có thể diễn ra theo cả hai hướng tiến và lùi. Ví dụ: nếu hợp chất A có thể được chuyển đổi thành hợp chất B (A - > B), thì về nguyên tắc là B.

148 CHƯƠNG 8 Năng lượng, Enzyme và Chuyển hóa (A) Phản ứng tỏa nhiệt Chất phản ứng 8.3 Phản ứng tỏa nhiệt và Thu hồi năng lượng (A) Trong phản ứng tỏa nhiệt, các chất phản ứng hoạt động giống như một quả bóng lăn xuống đồi và năng lượng được giải phóng. (B) Một quả bóng sẽ không tự lăn lên dốc. Thúc đẩy phản ứng nội sinh, giống như di chuyển một quả bóng lên dốc, đòi hỏi phải bổ sung năng lượng tự do. Sản phẩm Trong phản ứng tỏa nhiệt, năng lượng được giải phóng khi các chất phản ứng tạo thành sản phẩm có năng lượng thấp hơn. AG âm. Tiến trình thời gian của phản ứng (B) Phản ứng thu năng lượng Năng lượng phải được bổ sung cho phản ứng thu năng lượng, trong đó chất phản ứng được chuyển hóa thành sản phẩm có mức năng lượng cao hơn. AG dương. Tiến trình thời gian của phản ứng có thể được chuyển đổi thành A (B — > A), mặc dù nồng độ của A và B xác định hướng nào trong số này sẽ được ưa chuộng. Hãy coi phản ứng tổng thể là kết quả của sự cạnh tranh giữa phản ứng thuận và phản ứng nghịch (A ^ B). Theo định luật tác dụng khối, việc tăng nồng độ của A làm cho phản ứng thuận xảy ra thường xuyên hơn so với phản ứng nghịch, cũng giống như B thiên về phản ứng nghịch. Có những nồng độ A và B mà tại đó phản ứng thuận và phản ứng nghịch xảy ra với tốc độ như nhau. Ở những nồng độ này, không thể quan sát được thêm sự thay đổi ròng nào nữa trong hệ thống, mặc dù các phân tử riêng lẻ vẫn đang hình thành và phân tách. Sự cân bằng giữa phản ứng thuận và nghịch này được gọi là cân bằng hóa học. Cân bằng hóa học là trạng thái không có sự thay đổi thực sự và là trạng thái trong đó AG = 0. Cân bằng hóa học và năng lượng tự do có liên quan với nhau. Mỗi phản ứng hóa học diễn ra ở một mức độ nhất định, nhưng không nhất thiết phải hoàn thành (tất cả các chất phản ứng đều chuyển hóa thành sản phẩm). Mỗi phản ứng có một điểm cân bằng cụ thể, liên quan đến năng lượng tự do được giải phóng bởi phản ứng trong những điều kiện xác định. Để hiểu nguyên tắc cân bằng, hãy xem xét ví dụ sau. Hầu hết các tế bào đều chứa glucose 1-phosphate, được chuyển đổi thành glucose 6-phosphate. Glucose 1 -phosphate ^ glucose 6-phosphate Hãy tưởng tượng rằng chúng ta bắt đầu với dung dịch glucose 1-phosphate có nồng độ 0,02 M. (M là viết tắt của nồng độ mol; xem Phần 2.4.) Dung dịch được duy trì trong môi trường không đổi điều kiện (25°C và pH 7). Khi phản ứng tiến tới trạng thái cân bằng, nồng độ của sản phẩm, glucose 6-phosphate, tăng từ 0 lên 0,019 M, trong khi nồng độ của chất phản ứng, glucose 1-phosphate, giảm xuống 0,001 M. Tại thời điểm này, đạt đến trạng thái cân bằng (Hình 8.4). Ở trạng thái cân bằng, phản ứng nghịch, từ glucose 6-phosphate đến glucose 1-phosphate, diễn ra với tốc độ tương tự như phản ứng thuận. Khi đó, ở trạng thái cân bằng, phản ứng này có tỷ lệ sản phẩm trên chất phản ứng là 19:1 (0,009/0,001), do đó phản ứng thuận đã đi được 95% chặng đường để hoàn thành ("ở bên phải" như đã viết ở trên)). Kết quả này thu được mỗi khi thử nghiệm được thực hiện trong cùng điều kiện.Sự thay đổi năng lượng tự do (AG) của bất kỳ phản ứng nào đều liên quan trực tiếp đến điểm cân bằng của nó. Điểm cân bằng càng gần hoàn thiện thì năng lượng tự do được giải phóng càng nhiều. Trong phản ứng tỏa nhiệt, AG là số âm. Giá

trị của AG cũng phụ thuộc vào nồng độ ban đầu của chất phản ứng và sản phẩm cũng như các điều kiện khác như nhiệt độ. 8.4 Phản ứng hóa học tiến tới trạng thái cân bằng Bất kể lượng glucose 1-phosphate và glucose 6-phosphate được hòa tan trong nước là bao nhiêu, khi đạt được trạng thái cân bằng, sẽ luôn có 95% glucose 6-phosphate và 5% glucose 1-phosphate . Điều kiện ban đầu: 1 00% Glucose 1 -phosphate (nồng độ 0,02 M) Ở trạng thái cân bằng: 95% Glucose 6-phosphate (nồng độ 0,019 M) 5% Glucose 1 -phosphate (nồng độ 0,001 M)

8.2 Vai trò của ATP trong năng lượng sinh hóa là gì? 149 áp suất và pH của dung dịch. Các nhà hóa sinh thường tính toán AG bằng cách sử dụng các điều kiện tiêu chuẩn trong phòng thí nghiệm: 25°C, một áp suất khí quyển, nồng độ một mol (1M) của các chất hòa tan và pH bằng 7. Sự thay đổi năng lượng tự do tiêu chuẩn được tính toán bằng các điều kiện này được chỉ định là AG0'. Trong ví dụ của chúng tôi về quá trình chuyển đổi glucose 1-phosphate thành glucose 6-phosphate, AG0' = -1,7 kcal/mol, hoặc -7,1 kj/mol. AG lớn, dương cho một phản ứng có nghĩa là phản ứng đó hầu như không tiến triển về bên phải (A — > B). Nếu nồng độ của B ban đầu cao so với nồng độ của A thì phản ứng như vậy sẽ diễn ra "sang trái" (MỘT

150 CHƯƠNG 8 Phân tử năng lượng, enzyme và chuyển hóa của ATP tạo ra năng lượng tự do, cũng như ADP và ion photphat vô cơ (P^. Do đó: ATP + H20 - > ADP + Pi + năng lượng tự do. Tính chất quan trọng của điều này phản ứng là nó tỏa nhiệt, giải phóng năng lượng tự do. Trong điều kiện tiêu chuẩn trong phòng thí nghiệm, sự thay đổi năng lượng tự do cho phản ứng này (AG) là khoảng -7,3 kcal/ mol (-30 kj/mol). Tuy nhiên, trong điều kiện tế bào, AG có thể tối đa là -14 kcal/ mol. Chúng tôi đưa ra cả hai giá trị ở đây vì bạn sẽ gặp cả hai và bạn nên biết về nguồn gốc của chúng. Cả hai đều đúng, nhưng ở các điều kiện khác nhau. Một phân tử ATP có thể bị thủy phân thành ADP và Pi7 hoặc adenosine monophosphate (AMP) và ion pyrophosphate (P2074-; thường được viết tắt là PP^. Hai đặc điểm của ATP giải thích cho năng lượng tự do được giải phóng khi mất một hoặc hai nhóm photphat của nó: â€¢ Bởi vì các nhóm photphat tích điện âm và do đó đẩy nhau, cần có năng lượng để đưa hai photphat đến đủ gần nhau để tạo liên kết cộng hóa trị liên kết chúng với nhau. Một phần năng lượng này được lưu trữ dưới dạng thế năng trong liên kết P-O giữa các photphat trong ATP (đường lượn sóng biểu thị liên kết năng lượng cao). • Năng lượng tự do của liên kết P~0 này (được gọi là liên kết anhydrit axit photphoric) cao hơn nhiều so với năng lượng của liên kết O – H hình thành do quá trình thủy phân. Vì vậy, một số năng lượng có thể sử dụng được giải phóng bằng quá trình thủy phân. ~P– 0~P– cr + h2o II II o o ~ P — OH + HO– P — Hoặc II II O O ADP Pi Tế bào sử dụng năng lượng giải phóng từ quá trình thủy phân ATP để cung cấp năng lượng cho các phản ứng nội sinh (chẳng hạn như sinh tổng hợp các phân tử phức tạp), vận chuyển tích cực và vận động. Một ví dụ thú vị khác về việc sử dụng ATP liên quan đến việc chuyển đổi năng lượng hóa học của nó thành năng lượng ánh sáng. PHÁT SÁNG SINH HỌC Việc tạo ra ánh sáng bởi các sinh vật sống được gọi là phát quang sinh học (Hình 8.5 B). Đây là một ví dụ về phản ứng nội sinh được thúc đẩy bởi quá trình thủy phân ATP liên quan đến sự chuyển đổi lẫn nhau của các dạng năng lượng (hóa học thành ánh sáng). Chất hóa học phát quang được gọi là luciferin (theo tên thiên thần sa ngã mang ánh sáng, Lucifer): Luciferase Luciferin + 02 + ATP - â–º oxyluciferin + AMP + PP. + ánh sáng Phản ứng này và enzyme xúc tác nó (luciferase) xảy ra ở nhiều loại sinh vật ngoài loài đom đóm quen thuộc. Chúng bao gồm nhiều loại sinh vật biển, vi sinh vật. Cr I Adenine— ribose - O - P - O II ATP Â° cr I Adenine— ribose - O - € P - O II O Phản ứng tỏa nhiệt: (giải phóng năng lượng) â €¢ Hô hấp tế bào â€¢ Dị hóa Phản ứng nội sinh: (cần năng lượng) â€¢ Vận chuyển tích cực â€¢ Chuyển động của tế bào 8.6 Kết hợp các phản ứng Các phản ứng ngoại sinh của tế bào giải phóng năng lượng cần thiết để tạo ATP từ ADP. Năng lượng được giải phóng từ quá trình chuyển đổi ATP trở lại ADP có thể được sử dụng để cung cấp năng lượng cho các phản ứng nội sinh. Đi tới Hoạt động 8.1 ATP và các phản ứng kết hợp Lifel 0e.com/ac8. 1 con giun và nấm.Ánh sáng thường được sử dụng để tránh những kẻ săn mồi hoặc để thu hút bạn tình tiềm năng. |||^ Tới Media Clip 8.1 Phát quang sinh học ở sinh vật biển sâu 0e.com/mc8. 1 ATP kết hợp các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng Như chúng ta vừa thấy, quá trình thủy phân ATP là phản ứng tỏa nhiệt và tạo ra ADP, Pj và năng lượng tự do (hoặc AMP, PPi7 và năng lượng tự do). Phản ứng ngược, sự hình thành ATP từ ADP và Pi7 là thu năng lượng nội sinh và tiêu thụ nhiều năng lượng tự do như được giải phóng khi thủy phân ATP: ADP + Pt + năng lượng tự do - Â» ATP + H20 Nhiều phản ứng sinh nhiệt khác nhau trong tế bào

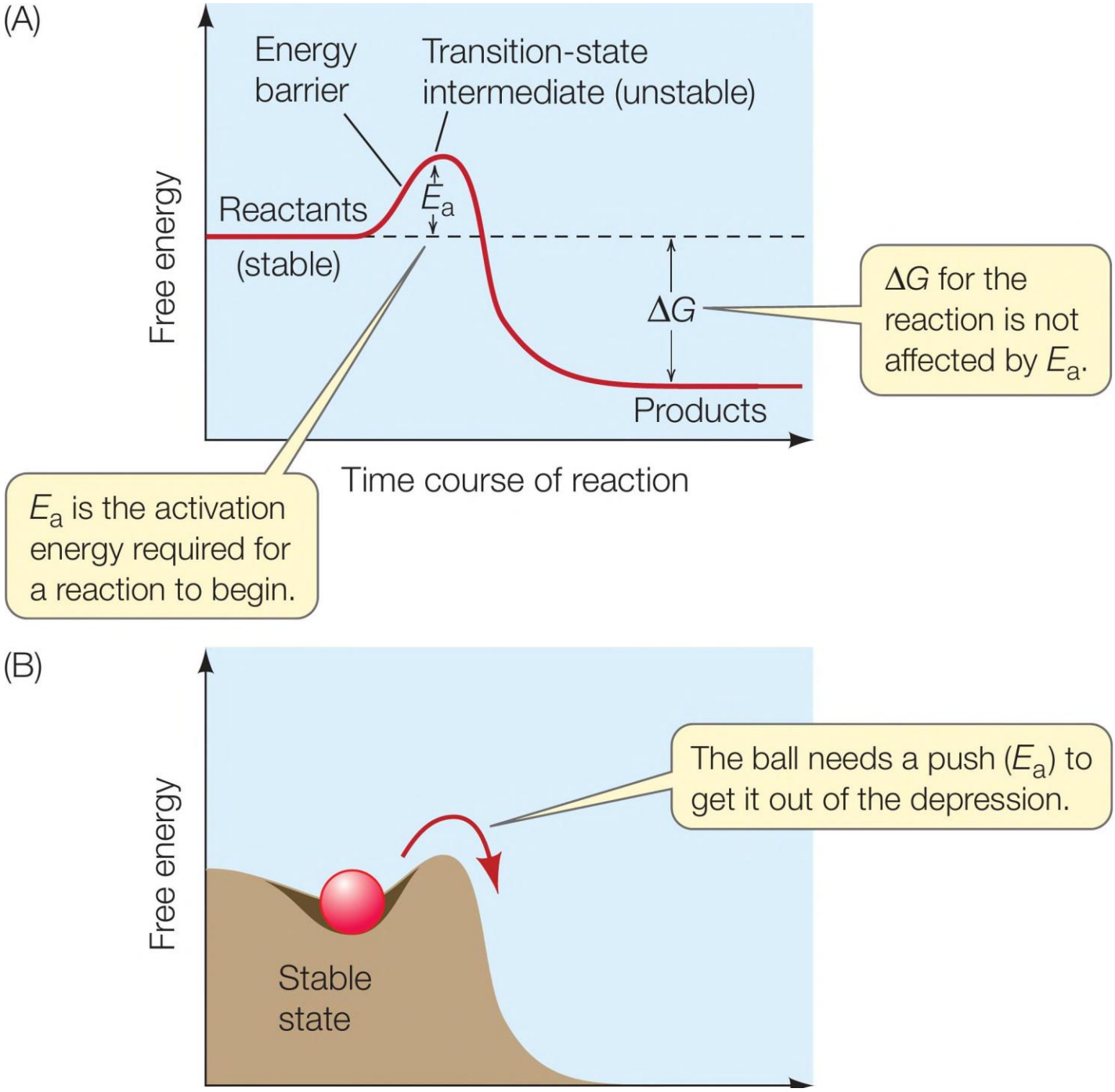
có thể cung cấp năng lượng để chuyển ADP thành ATP. Đối với sinh vật nhân chuẩn và nhiều sinh vật nhân sơ, phản ứng quan trọng nhất trong số này là hô hấp tế bào, trong đó một phần năng lượng giải phóng từ các phân tử nhiên liệu được thu giữ trong ATP. Sự hình thành và thủy phân ATP tạo thành cái có thể được gọi là "chu trình liên kết năng lượng". trong đó ADP lấy năng lượng từ các phản ứng tỏa nhiệt để trở thành ATP, sau đó cung cấp năng lượng cho các phản ứng thu năng lượng. ATP là thành phần chung của các phản ứng này và là tác nhân kết hợp, như minh họa trong Hình 8.6. Sự kết hợp giữa các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng rất phổ biến trong quá trình trao đổi chất. Năng lượng tự do được thu giữ và giữ lại trong các liên kết P~0 của ATP. ATP sau đó khuếch tán đến một vị trí khác trong tế bào, nơi quá trình thủy phân của nó giải phóng năng lượng tự do để tạo ra phản ứng nội sinh. Ví dụ, sự hình thành glucose 6-phosphate từ glucose (Hình 8.7), có AG dương (là endergonic), sẽ không diễn ra nếu không có năng lượng tự do đầu vào từ quá trình thủy phân ATP, có AG âm (là exergonic). AG tổng thể của các phản ứng kết hợp (khi hai AG được cộng lại với nhau) là âm. Do đó, các phản ứng tiến hành tỏa nhiệt khi chúng kết hợp với nhau và glucose 6-phosphate được tổng hợp. Như bạn sẽ thấy ở Chương 9, đây là phản ứng đầu tiên trong quá trình dị hóa glucose.Sự kết hợp giữa các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng rất phổ biến trong quá trình trao đổi chất. Năng lượng tự do được thu giữ và giữ lại trong các liên kết P~0 của ATP. ATP sau đó khuếch tán đến một vị trí khác trong tế bào, nơi quá trình thủy phân của nó giải phóng năng lượng tự do để tạo ra phản ứng nội sinh. Ví dụ, sự hình thành glucose 6-phosphate từ glucose (Hình 8.7), có AG dương (là endergonic), sẽ không diễn ra nếu không có năng lượng tự do đầu vào từ quá trình thủy phân ATP, có AG âm (là exergonic). AG tổng thể của các phản ứng kết hợp (khi hai AG được cộng lại với nhau) là âm. Do đó, các phản ứng tiến hành tỏa nhiệt khi chúng kết hợp với nhau và glucose 6-phosphate được tổng hợp. Như bạn sẽ thấy ở Chương 9, đây là phản ứng đầu tiên trong quá trình dị hóa glucose.Sự kết hợp giữa các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng rất phổ biến trong quá trình trao đổi chất. Năng lượng tự do được thu giữ và giữ lại trong các liên kết P~0 của ATP. ATP sau đó khuếch tán đến một vị trí khác trong tế bào, nơi quá trình thủy phân của nó giải phóng năng lượng tự do để tạo ra phản ứng nội sinh. Ví dụ, sự hình thành glucose 6-phosphate từ glucose (Hình 8.7), có AG dương (là endergonic), sẽ không diễn ra nếu không có năng lượng tự do đầu vào từ quá trình thủy phân ATP, có AG âm (là exergonic). AG tổng thể của các phản ứng kết hợp (khi hai AG được cộng lại với nhau) là âm. Do đó, các phản ứng tiến hành tỏa nhiệt khi chúng kết hợp với nhau và glucose 6-phosphate được tổng hợp. Như bạn sẽ thấy ở Chương 9, đây là phản ứng đầu tiên trong quá trình dị hóa glucose.

8.3 Enzyme là gì? 151 Phản ứng tỏa nhiệt (giải phóng năng lượng) AG âm biểu thị phản ứng tỏa nhiệt. Thủy phân ATP ATP> + HoO + ADP + #Pi AG = -7,3 kcal/mol Glucose Glucose 6-phosphate (G6P) Phản ứng kết hợp có tổng giá trị âm [AG, cho thấy phản ứng tỏa nhiệt tiến tới hoàn thành. = — Net AG= -3,3 kcal/mol 8.7 Kết hợp quá trình thủy phân ATP với phản ứng nội sinh Việc bổ sung photphat thu được từ quá trình thủy phân ATP vào glucose tạo thành phân tử glucose 6-phosphate (trong phản ứng được xúc tác bởi hexokinase). Quá trình thủy phân ATP có tính chất tỏa nhiệt và năng lượng được giải phóng sẽ thúc đẩy phản ứng thứ hai, đó là phản ứng nội sinh. Một tế bào hoạt động đòi hỏi phải sản xuất hàng triệu phân tử ATP mỗi giây để điều khiển bộ máy sinh hóa của nó. Bạn đã quen thuộc với một số hoạt động trong tế bào cần năng lượng từ quá trình thủy phân ATP: â€¢ Vận chuyển tích cực qua màng (xem Hình 6.14) â€¢ Phản ứng ngưng tụ sử dụng enzyme để tạo thành polyme (xem Hình 3.4A) â€¢ Sự biến đổi các protein truyền tín hiệu tế bào bằng protein kinase (xem Hình 7.16) â € ¢ Các protein vận động di chuyển các túi dọc theo vi ống (xem Hình 5.19) Một phân tử ATP thường được tiêu thụ trong vòng một giây sau khi hình thành. Khi nghỉ ngơi, một người trung bình sản xuất và thủy phân khoảng 40 kg ATP mỗi ngày - bằng cân nặng của một số người. Điều này có nghĩa là mỗi phân tử ATP trải qua khoảng 10.000 chu kỳ tổng hợp và thủy phân mỗi ngày! RECAP (8.2 ATP là "đồng tiền năng lượng" của tế bào. Một số năng lượng tự do được giải phóng bởi các phản ứng tỏa nhiệt có thể được thu giữ dưới dạng ATP. Năng lượng này sau đó có thể được giải phóng bằng quá trình thủy phân ATP và được sử dụng để thúc đẩy các phản ứng thu năng lượng. â€ ¢ ATP dự trữ năng lượng như thế nào? Xem trang 1 49-1 50 â€¢ Phản ứng kép là gì? Xem trang 150-151 và Hình 8.7 ATP được tổng hợp và sử dụng hết rất nhanh. Nhưng những phản ứng sinh hóa này — và gần như tất cả những quá trình khác diễn ra bên trong tế bào - không thể diễn ra nhanh chóng nếu không có sự trợ giúp của enzym. 8.3 Enzyme là gì? Khi chúng ta biết sự thay đổi năng lượng tự do (AG) của một phản ứng, chúng ta biết điểm cân bằng của phản ứng

ở đâu Phản ứng nói dối: giá trị AG càng âm thì phản ứng càng tiến tới hoàn thành. Tuy nhiên, AG không cho chúng ta biết gì về tốc độ của phản ứng - tốc độ mà nó di chuyển về trạng thái cân bằng. có tốc độ tự phát chậm đến mức tế bào sẽ không thể tồn tại nếu không có cách nào để tăng tốc độ phản ứng. Đó là vai trò của chất xúc tác: những chất làm tăng tốc độ phản ứng mà bản thân chúng không bị biến đổi vĩnh viễn. Chất xúc tác không gây ra phản ứng sẽ không xảy ra nếu không có nó mà chỉ làm tăng tốc độ phản ứng, cho phép đạt đến trạng thái cân bằng nhanh hơn. Đây là một điểm quan trọng: không có chất xúc tác nào có thể xảy ra phản ứng mà không thể xảy ra được. Hầu hết các chất xúc tác sinh học là protein gọi là enzyme. Mặc dù ở đây chúng ta sẽ tập trung vào protein,một số chất xúc tác là các phân tử RNA được gọi là ribozyme (xem Phần 4.3). Chất xúc tác sinh học, dù là protein hay RNA, là một khung hoặc giàn giáo trong đó quá trình xúc tác hóa học diễn ra. Khung phân tử này liên kết các chất phản ứng và đôi khi tham gia vào phản ứng; tuy nhiên, sự tham gia như vậy không làm thay đổi vĩnh viễn enzyme. Chất xúc tác kết thúc ở cùng điều kiện hóa học sau phản ứng như trước đó. Mặc dù có bằng chứng đáng kể cho thấy enzyme tiến hóa đầu tiên là ribozyme, nhưng tế bào hiện nay sử dụng protein thay vì RNA để xúc tác hầu hết các phản ứng sinh hóa. So với RNA, protein thể hiện sự đa dạng hơn trong cấu trúc ba chiều và chức năng hóa học do các nhóm chức năng của chúng cung cấp (xem Bảng 3.2). Trong phần này chúng ta sẽ thảo luận về hàng rào năng lượng kiểm soát tốc độ phản ứng hóa học. Sau đó, chúng ta sẽ tập trung vào vai trò của enzyme: cách chúng tương tác với các chất phản ứng cụ thể, cách chúng hạ thấp rào cản năng lượng và cách chúng cho phép các phản ứng diễn ra nhanh hơn. Để tăng tốc độ phản ứng, phải vượt qua rào cản năng lượng. Phản ứng tỏa nhiệt có thể giải phóng năng lượng tự do, nhưng nếu không có chất xúc tác thì phản ứng sẽ diễn ra rất chậm. Điều này là do có một rào cản năng lượng giữa chất phản ứng và sản phẩm. Hãy nghĩ về quá trình thủy phân sucrose mà chúng tôi đã mô tả ở Phần 8.1: Sucrose + H 20 – glucose + fructose Ở người, phản ứng này là một phần của quá trình tiêu hóa. Ngay cả khi có nhiều nước, phân tử sucrose sẽ rất hiếm khi liên kết với nguyên tử H và nhóm -OH của nước ở những vị trí thích hợp để phá vỡ liên kết cộng hóa trị giữa glucose và fructose trừ khi có năng lượng đầu vào để bắt đầu phản ứng. . Việc cung cấp năng lượng như vậy sẽ đưa sucrose vào chế độ phản ứng gọi là trạng thái chuyển tiếp. Năng lượng đầu vào cần thiết để sucrose đạt đến trạng thái này được gọi là năng lượng kích hoạt (Ea).Để tăng tốc độ phản ứng, phải vượt qua rào cản năng lượng. Phản ứng tỏa nhiệt có thể giải phóng năng lượng tự do, nhưng nếu không có chất xúc tác thì phản ứng sẽ diễn ra rất chậm. Điều này là do có một rào cản năng lượng giữa chất phản ứng và sản phẩm. Hãy nghĩ về quá trình thủy phân sucrose mà chúng tôi đã mô tả ở Phần 8.1: Sucrose + H 20 – glucose + fructose Ở người, phản ứng này là một phần của quá trình tiêu hóa. Ngay cả khi có nhiều nước, phân tử sucrose sẽ rất hiếm khi liên kết với nguyên tử H và nhóm -OH của nước ở những vị trí thích hợp để phá vỡ liên kết cộng hóa trị giữa glucose và fructose trừ khi có năng lượng đầu vào để bắt đầu phản ứng. . Việc cung cấp năng lượng như vậy sẽ đưa sucrose vào chế độ phản ứng gọi là trạng thái chuyển tiếp. Năng lượng đầu vào cần thiết để sucrose đạt đến trạng thái này được gọi là năng lượng kích hoạt (Ea).Để tăng tốc độ phản ứng, phải vượt qua rào cản năng lượng. Phản ứng tỏa nhiệt có thể giải phóng năng lượng tự do, nhưng nếu không có chất xúc tác thì phản ứng sẽ diễn ra rất chậm. Điều này là do có một rào cản năng lượng giữa chất phản ứng và sản phẩm. Hãy nghĩ về quá trình thủy phân sucrose mà chúng tôi đã mô tả ở Phần 8.1: Sucrose + H 20 – glucose + fructose Ở người, phản ứng này là một phần của quá trình tiêu hóa. Ngay cả khi có nhiều nước, phân tử sucrose sẽ rất hiếm khi liên kết với nguyên tử H và nhóm -OH của nước ở những vị trí thích hợp để phá vỡ liên kết cộng hóa trị giữa glucose và fructose trừ khi có năng lượng đầu vào để bắt đầu phản ứng. . Việc cung cấp năng lượng như vậy sẽ đưa sucrose vào chế độ phản ứng gọi là trạng thái chuyển tiếp. Năng lượng đầu vào cần thiết để sucrose đạt đến trạng thái này được gọi là năng lượng kích hoạt (Ea).

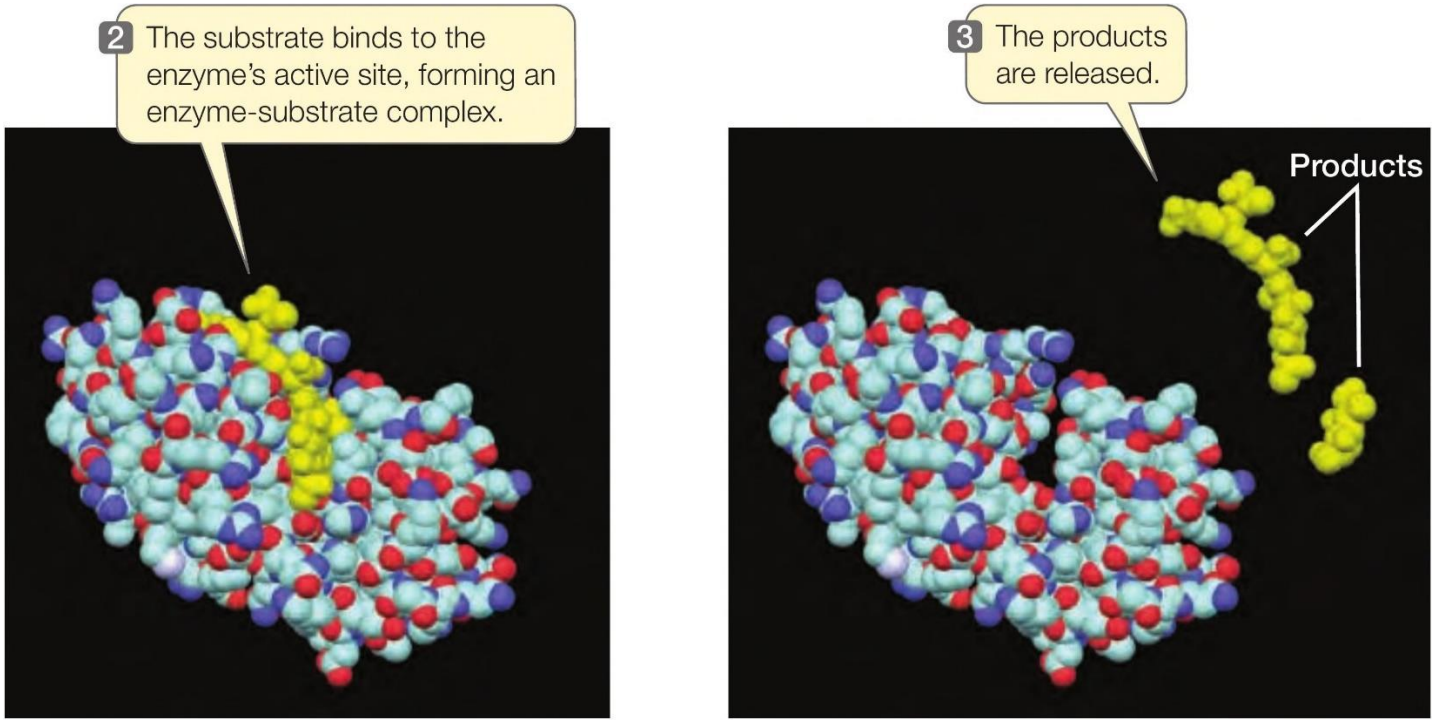
 8.8 Năng lượng kích hoạt bắt đầu các phản ứng (A) Trong bất kỳ phản ứng hóa học nào, trạng thái ổn định ban đầu phải trở nên kém ổn định hơn trước khi có thể thay đổi. (B) Một quả bóng trên sườn đồi mang lại sự tương đồng về mặt vật lý với nguyên lý sinh hóa được biểu thị trong (A). Ví dụ sau đây sẽ giúp minh họa ý tưởng về năng lượng kích hoạt và trạng thái chuyển tiếp: Pháo hoa + 02 – Â» C02 + H20 + năng lượng (nhiệt và ánh sáng) Năng lượng kích hoạt ở dạng tia lửa là cần thiết để kích thích các phân tử trong pháo hoa nên chúng sẽ phản ứng với oxy trong không khí. Khi đạt đến trạng thái chuyển tiếp, phản ứng xảy ra. Nói chung, các phản ứng tỏa nhiệt chỉ diễn ra sau khi các chất phản

ứng bị đẩy qua hàng rào năng lượng bởi một số năng lượng bổ sung. Do đó, hàng rào năng lượng biểu thị lượng năng lượng cần thiết để bắt đầu phản ứng, năng lượng kích hoạt (Hình 8.8A). Nhớ lại quả bóng lăn xuống đồi trong Hình 8.3A. Quả bóng có rất nhiều thế năng ở đỉnh đồi. Tuy nhiên, nếu nó bị mắc kẹt trong một vùng trũng nhỏ, nó sẽ không lăn xuống đồi, mặc dù hành động đó có tính chất ngoại sinh. Để bắt đầu quả bóng lăn, cần một lượng nhỏ năng lượng (năng lượng kích hoạt) để đẩy nó ra khỏi chỗ lõm (Hình 8.8B). Trong phản ứng hóa học, năng lượng kích hoạt là năng lượng cần thiết để biến đổi chất phản ứng thành dạng phân tử không ổn định gọi là chất trung gian ở trạng thái chuyển tiếp. Chất trung gian ở trạng thái chuyển tiếp có năng lượng tự do cao hơn chất phản ứng hoặc sản phẩm. Liên kết của chúng có thể bị kéo căng và do đó không ổn định. Mặc dù lượng năng lượng hoạt hóa cần thiết cho các phản ứng khác nhau là khác nhau nhưng nó thường nhỏ so với sự thay đổi năng lượng tự do của phản ứng tổng thể. Năng lượng kích hoạt đưa vào để bắt đầu phản ứng sẽ được phục hồi trong quá trình "xuống dốc" tiếp theo; pha của phản ứng, do đó nó không phải là một phần của sự thay đổi năng lượng tự do ròng, AG (xem Hình 8.8A). Năng lượng kích hoạt đến từ đâu? Trong bất kỳ tập hợp chất phản ứng nào ở nhiệt độ phòng hoặc nhiệt độ cơ thể, các phân tử đều chuyển động xung quanh. Một số chuyển động đủ nhanh để động năng của chúng có thể vượt qua hàng rào năng lượng, đi vào trạng thái chuyển tiếp và phản ứng. Vì thế phản ứng xảy ra – nhưng rất chậm. Nếu hệ thống được làm nóng, tất cả các phân tử phản ứng sẽ chuyển động nhanh hơn và có nhiều động năng hơn, và tốc độ phản ứng cũng tăng lên. Bạn có thể đã sử dụng kỹ thuật này trong phòng thí nghiệm hóa học. Tuy nhiên, việc bổ sung đủ nhiệt để tăng động năng trung bình của các phân tử sẽ không có tác dụng trong các hệ thống sống. Cách tiếp cận không đặc hiệu như vậy sẽ đẩy nhanh tất cả các phản ứng, bao gồm cả những phản ứng phá hủy như biến tính protein (xem Chương 3). Một cách hiệu quả hơn để tăng tốc độ phản ứng trong hệ thống sống là hạ thấp rào cản năng lượng bằng cách đưa các chất phản ứng lại gần nhau. Trong tế bào sống, enzyme và ribozyme thực hiện nhiệm vụ này. Enzyme liên kết các chất phản ứng cụ thể tại vị trí hoạt động của chúng Chất xúc tác làm tăng tốc độ phản ứng hóa học.Hầu hết các chất xúc tác phi sinh học đều không đặc hiệu. Ví dụ, bạch kim dạng bột xúc tác hầu như mọi phản ứng trong đó hydro phân tử (H2) là chất phản ứng. Ngược lại, hầu hết các chất xúc tác sinh học đều có tính đặc hiệu cao. Một enzyme hoặc ribozyme thường nhận biết và liên kết chỉ với một hoặc một số chất phản ứng có liên quan chặt chẽ và nó chỉ xúc tác cho một phản ứng hóa học duy nhất. Trong phần thảo luận sau đây, chúng ta tập trung vào enzyme, nhưng hãy nhớ rằng các quy tắc hoạt động hóa học tương tự cũng áp dụng cho ribozyme. Trong phản ứng có xúc tác enzyme, chất phản ứng được gọi là cơ chất. Các phân tử cơ chất liên kết với một vị trí cụ thể trên enzyme, được gọi là vị trí hoạt động, nơi diễn ra quá trình xúc tác (Hình 8.9). Tính đặc hiệu của enzyme là kết quả của hình dạng và cấu trúc ba chiều chính xác của vị trí hoạt động của nó, trong đó chỉ một phạm vi cơ chất hẹp mới có thể phù hợp. Các phân tử khác - với hình dạng khác nhau, nhóm chức năng khác nhau và tính chất khác nhau - không thể phù hợp và liên kết đúng cách với vị trí hoạt động. Tính đặc hiệu này có thể so sánh với sự liên kết đặc hiệu của protein vận chuyển màng hoặc protein thụ thể với phối tử cụ thể của nó, như được mô tả trong Chương 6 và 7. Tên của các enzyme thường phản ánh chức năng của chúng và kết thúc bằng hậu tố "ase." Ví dụ, enzyme sucrase xúc tác quá trình thủy phân sucrose mà chúng tôi đã đề cập ở trên: Sucrase Sucrose + H20 - â–º glucose + fructose Và như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, lipase và amylase lần lượt xúc tác quá trình thủy phân lipid và tinh bột (tinh bột đôi khi được gọi là amylum). Sự liên kết của cơ chất với vị trí hoạt động của enzyme tạo ra phức hợp enzyme-cơ chất (ES) được giữ lại" Ví dụ, enzyme sucrase xúc tác quá trình thủy phân sucrose mà chúng tôi đã đề cập ở trên: Sucrase Sucrose + H20 - â–º glucose + fructose Và như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, lipase và amylase lần lượt xúc tác quá trình thủy phân lipid và tinh bột (tinh bột đôi khi được gọi là amylum). Sự liên kết của cơ chất với vị trí hoạt động của enzyme tạo ra phức hợp enzyme-cơ chất (ES) được giữ lại" Ví dụ, enzyme sucrase xúc tác quá trình thủy phân sucrose mà chúng tôi đã đề cập ở trên: Sucrase Sucrose + H20 - â–º glucose + fructose Và như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, lipase và amylase lần lượt xúc tác quá trình thủy phân lipid và tinh bột (tinh bột đôi khi được gọi là amylum). Sự liên kết của cơ chất với vị trí hoạt động của enzyme tạo ra phức hợp enzyme-cơ chất (ES) được giữ lại



8.3 Enzyme là gì? 153 Cơ chất và enzyme tiếp cận nhau. Các đoạn peptidoglycan (sản phẩm) 8.9 Enzyme và cơ chất Phản ứng liên quan đến enzyme được minh họa bằng lysozyme. Lysozyme xúc tác phá vỡ liên kết trong peptidoglycan của thành tế bào vi khuẩn. (Xem Phần 5.2 để biết mô tả về peptidoglycan.) với nhau bằng một số tương tác, chẳng hạn như liên kết hydro, lực hút điện hoặc liên kết cộng hóa trị tạm thời. Phức hợp enzyme-cơ chất tạo ra sản phẩm và enzyme tự do: E + S – ^ ES – ^ E + P trong đó E là enzyme, S là cơ chất, P là sản phẩm và ES là enzyme- phức chất nền. Enzim tự do (E) ở cuối phản ứng có cùng dạng hóa học như lúc bắt đầu. Khi liên kết với cơ chất, nó có thể thay đổi về mặt hóa học, nhưng khi kết thúc phản ứng, nó đã được khôi phục về dạng ban đầu và sẵn sàng liên kết với nhiều cơ chất hơn. Phương trình tạo thành ES có thể quen thuộc với bạn từ Chương 7: nó giống như sự liên kết giữa thụ thể và phối tử (RL) trong tín hiệu tế bào. Trong chương đó, chúng ta đã định nghĩa hằng số phân ly (KD) là thước đo ái lực của thụ thể đối với phối tử của nó. Kv càng thấp thì ràng buộc càng chặt. Đối với enzyme và cơ chất của chúng, giá trị Kv thường nằm

trong khoảng 10-5 đến 10-6 M. Điều này tạo điều kiện thuận lợi cho sự hình thành ES. Về mặt thực tế, điều đó có nghĩa là sự liên kết giữa enzyme và cơ chất có phần thuận nghịch; chất nền có thể được giải phóng trước phản ứng. Tuy nhiên, điều này bị phản tác dụng bởi thực tế là ES tồn tại trong thời gian ngắn và (các) sản phẩm hình thành nhanh chóng. Enzyme làm giảm rào cản năng lượng nhưng không ảnh hưởng đến trạng thái cân bằng Khi các chất phản ứng liên kết với enzyme, tạo thành phức hợp cơ chất enzyme, chúng cần ít năng lượng kích hoạt hơn các chất trung gian ở trạng thái chuyển tiếp trong phản ứng không có xúc tác tương ứng (Hình 8.10). Do đó, enzym hạ thấp rào cản năng lượng cho phản ứng - nó tạo cho phản ứng một con đường dễ dàng hơn, đẩy nhanh tốc độ phản ứng. Khi một enzyme hạ thấp hàng rào năng lượng, cả phản ứng thuận và phản ứng nghịch đều tăng tốc, do đó phản ứng có xúc tác enzyme tiến tới trạng thái cân bằng nhanh hơn phản ứng không có xúc tác. Trạng thái cân bằng cuối cùng giống nhau khi có hoặc không có enzyme. Tương tự, việc thêm enzyme vào phản ứng không làm thay đổi sự chênh lệch năng lượng tự do (AG) giữa chất phản ứng và sản phẩm (xem Hình 8.10). Enzyme có thể làm thay đổi đáng kể tốc độ phản ứng. Ví dụ, nếu một protein cụ thể có arginine là axit amin cuối cùng chỉ nằm trong dung dịch, thì các phân tử protein có xu hướng rối loạn và các liên kết peptide cuối cùng bị phá vỡ, giải phóng dư lượng arginine (AS tăng). Không có enzyme thì đây là phản ứng rất chậm - mất khoảng 7 năm cho một nửa lượng protein. Thời gian phản ứng 8.10 Enzyme làm giảm rào cản năng lượng Mặc dù năng lượng kích hoạt trong phản ứng có xúc tác enzyme thấp hơn so với phản ứng không có xúc tác, năng lượng giải phóng là như nhau khi có hoặc không có chất xúc tác.Nói cách khác, Ea thấp hơn nhưng AG không đổi. Năng lượng kích hoạt thấp hơn có nghĩa là phản ứng sẽ diễn ra với tốc độ nhanh hơn. Đi tới Hoạt động 8.2 Thay đổi năng lượng miễn phí Lifel 0e.com/ac8. 2



154 CHƯƠNG 8 Các phân tử năng lượng, enzyme và chuyển hóa tham gia phản ứng. Tuy nhiên, với enzyme carboxypeptidase A xúc tác cho phản ứng, một nửa số arginine được giải phóng trong vòng chưa đầy một giây! Tốc độ tăng cường của enzyme thay đổi từ 1 triệu lần đến mức đáng kinh ngạc là 1017 lần đối với enzyme vô địch orotidine monophosphate decarboxylase! Hậu quả của việc xúc tác cho tế bào sống không khó hình dung. Tốc độ phản ứng tăng lên như vậy làm cho những thực tế mới trở nên khả thi. RECAP Một phản ứng hóa học cần có lực đẩy " vượt qua hàng rào năng lượng để bắt đầu. Một enzyme làm giảm năng lượng kích hoạt cần thiết để bắt đầu phản ứng bằng cách liên kết các chất phản ứng (cơ chất). Điều này làm tăng tốc độ phản ứng. â€¢ Năng lượng kích hoạt là gì và nó được cung cấp như thế nào trong phòng thí nghiệm hóa học? Xem trang 151-152 và Hình 8.8 â€¢ Giải thích cấu trúc của một enzyme làm cho enzyme đó trở nên đặc hiệu như thế nào. Xem trang 152 và Hình 8.9 “Enzyme tăng tốc độ phản ứng như thế nào? Xem

Hình 8.10 – Mối quan hệ giữa enzyme và điểm cân bằng của phản ứng là gì? Xem trang. 153 liên kết cộng hóa trị với nguyên tử carbon của nhóm carbonyl của oxaloacetate. Vị trí hoạt động của enzyme citrate synthase có hình dạng phù hợp để liên kết hai phân tử này sao cho các nguyên tử này ở gần nhau. Enzyme có thể gây ra sức căng trong cơ chất Khi cơ chất đã liên kết với vị trí hoạt động của nó, một enzyme có thể làm cho các liên kết trong cơ chất bị giãn ra, khiến nó rơi vào trạng thái chuyển tiếp không ổn định (Hình 8.1 1 B). Ví dụ, lysozyme là một enzyme bảo vệ có nhiều trong nước mắt và nước bọt, có tác dụng tiêu diệt vi khuẩn xâm nhập bằng cách phân cắt các lon pep tidogly trong thành tế bào của chúng (xem Hình 8.9). Trang hoạt động của Lysozyme "kéo dài" các liên kết giữa các monome glycan, làm cho các liên kết không ổn định và phản ứng mạnh hơn với chất nền khác của lysozyme là nước. Enzyme có thể tạm thời thêm các nhóm hóa học vào cơ chất. Chuỗi bên (nhóm R) của axit amin của enzyme có thể tham gia trực tiếp vào việc làm cho cơ chất của nó phản ứng hóa học mạnh hơn (Hình 8.1 1C). Bây giờ bạn đã hiểu biết chung về cấu trúc, chức năng và tính đặc hiệu của enzyme, hãy xem xét kỹ hơn cách chúng hoạt động. Enzyme hoạt động như thế nào? Trong và sau khi hình thành phức hợp cơ chất enzyme, các tương tác hóa học xảy ra. Những tương tác này góp phần trực tiếp vào việc phá vỡ các liên kết cũ và hình thành các liên kết mới. Khi xúc tác cho một phản ứng, enzyme có thể sử dụng một hoặc nhiều cơ chế. Enzyme có thể định hướng các chất nền Khi ở dạng tự do trong dung dịch, các chất nền chuyển động từ nơi này sang nơi khác một cách ngẫu nhiên đồng thời rung, quay và nhào lộn xung quanh. Chúng có thể không có định hướng thích hợp để tương tác khi va chạm. Một phần năng lượng kích hoạt cần thiết để bắt đầu phản ứng được sử dụng để tập hợp các nguyên tử cụ thể lại với nhau để hình thành liên kết (Hình 8.11 A). Ví dụ, nếu acetyl coenzym A (acetyl CoA) và oxaloacetate tạo thành citrate (một bước trong quá trình chuyển hóa glucose; xem Phần 9.2),hai cơ chất phải được định hướng sao cho nguyên tử carbon của nhóm metyl của acetyl CoA có thể hình thành 8.11 Sự sống ở vị trí hoạt động. Enzyme có một số cách khiến cơ chất của chúng chuyển sang trạng thái chuyển tiếp: (A) định hướng, (B) vật lý biến dạng và (C) điện tích hóa học. (A) Định hướng Hai cơ chất liên kết với nhau tại vị trí hoạt động của enzyme citrate synthase. Citrate synthase (C) Điện tích Enzim bổ sung điện tích cho cơ chất. V _/ Chymotrypsin Hai axit amin tại vị trí hoạt động của chymotrypsin trở nên tích điện khi tiếp xúc với cơ chất.

8.4 Enzyme hoạt động như thế nào? 155 Khi cơ chất liên kết với vị trí hoạt động, hai nửa enzyme di chuyển cùng nhau, làm thay đổi hình dạng của enzyme để có thể xảy ra xúc tác. • Trong xúc tác axit-bazơ, chuỗi bên axit hoặc bazơ của axit amin ở vị trí hoạt động sẽ chuyển H+ đến hoặc từ cơ chất, làm mất ổn định liên kết cộng hóa trị trong cơ chất và khiến nó bị đứt. • Trong xúc tác cộng hóa trị, một nhóm chức trong chuỗi bên tạo thành liên kết cộng hóa trị tạm thời với một phần cơ chất. • Trong xúc tác ion kim loại, các ion kim loại như đồng, sắt và mangan, thường liên kết chặt chẽ với chuỗi bên của enzyme, có thể mất hoặc thu thêm electron mà không tách ra khỏi enzyme. Khả năng này khiến chúng trở thành thành phần quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử, bao gồm sự mất hoặc thu electron. Cấu trúc phân tử quyết định chức năng của enzyme Hầu hết các enzyme đều lớn hơn nhiều so với cơ chất của chúng. Một enzyme thường là một protein chứa hàng trăm axit amin. Nó có thể bao gồm một chuỗi polypeptide gấp đơn hoặc nhiều tiểu đơn vị (xem Phần 3.2). Chất nền của nó thường là một phân tử nhỏ hoặc một phần nhỏ của phân tử lớn. Vị trí hoạt động của enzyme thường khá nhỏ, không quá 6 đến 12 axit amin. Hai câu hỏi nảy sinh từ những quan sát này: “Đặc điểm nào của vị trí hoạt động cho phép nó nhận biết và liên kết với chất nền? â€¢ Vai trò của phần còn lại của loại protein khổng lồ này là gì? VỊ TRÍ HOẠT ĐỘNG ĐẶC BIỆT ĐỐI VỚI (các) cơ chất. Khả năng vượt trội của enzyme trong việc lựa chọn chính xác (các) cơ chất phù hợp phụ thuộc vào sự lồng vào nhau chính xác của các hình dạng phân tử và sự tương tác của các nhóm hóa học tại vị trí hoạt động. Sự liên kết của cơ chất với vị trí hoạt động phụ thuộc vào cùng loại lực duy trì cấu trúc bậc ba của enzyme: liên kết hydro, lực hút và lực đẩy của các nhóm tích điện và tương tác kỵ nước. Sự phù hợp cụ thể của cơ chất trong vị trí hoạt động của lysozyme được minh họa trong Hình 8.9 và 8.1 IB. ENZYME THAY ĐỔI HÌNH DẠNG KHI NÓ LIÊN KẾT VỚI CHẤT Cũng giống như protein thụ thể trên màng có thể trải qua những thay đổi chính xác về hình dạng khi liên kết với phối tử của nó (xem Chương 7), một số enzyme thay đổi hình dạng khi chúng liên kết với (các) cơ chất của chúng. Những thay đổi hình dạng này, được gọi là sự phù hợp cảm ứng, làm thay đổi hình dạng của (các) vị trí hoạt động của enzyme. Một ví dụ về sự phù hợp cảm ứng có thể được thấy trong enzyme hexokinase (xem Hình 8.7), enzyme này xúc tác cho phản ứng Glucose + ATP – > glucose 6-phosphate +

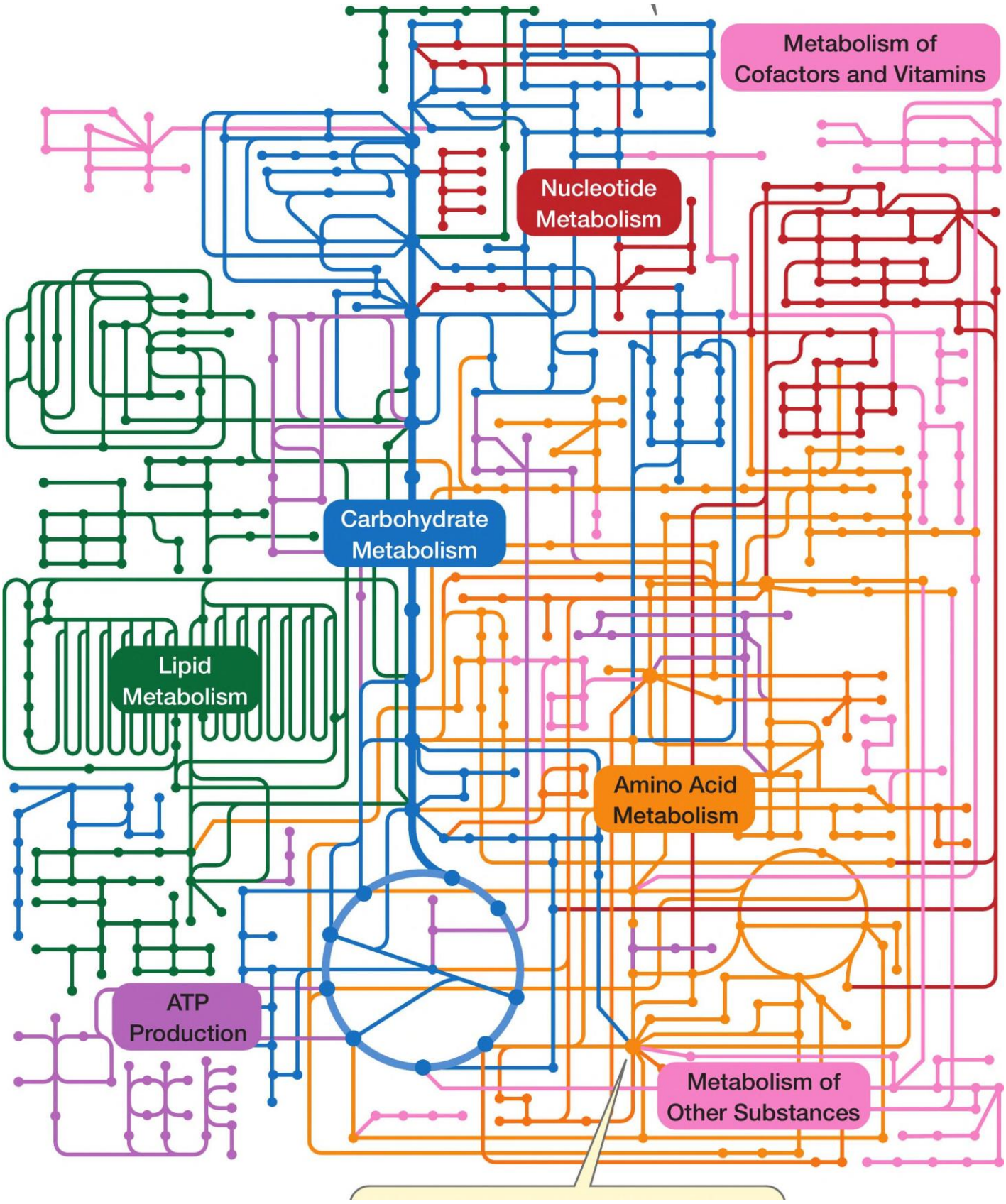
ADP Sự phù hợp cảm ứng mang các chuỗi bên phản ứng từ vị trí hoạt động hexokinase thẳng hàng với các cơ chất (Hình 8.1 2), tạo điều kiện thuận lợi cho cơ chế xúc tác của nó. Điều quan trọng không kém là việc gấp hexokinase để phù hợp với các chất nền (glucose và ATP) sẽ loại bỏ nước khỏi vị trí hoạt động. Điều này rất cần thiết vì nếu có nước, ATP có thể bị thủy phân thành ADP và Pt. Nhưng vì không có nước nênviệc chuyển photphat từ ATP sang glucose được thuận lợi. 8.12 Một số enzyme thay đổi hình dạng khi cơ chất liên kết với chúng Sự thay đổi hình dạng dẫn đến sự phù hợp cảm ứng giữa enzyme và cơ chất, cải thiện khả năng xúc tác của enzyme. Sự phù hợp cảm ứng có thể được quan sát thấy ở enzyme hexokinase, được thấy ở đây có và không có cơ chất của nó, glucose (màu đỏ) và ATP (màu vàng). Sự phù hợp cảm ứng ít nhất phần nào giải thích tại sao enzym lại lớn đến vậy. Phần còn lại của đại phân tử có thể có một hoặc nhiều trong số ba vai trò sau: • Nó cung cấp một khung để các axit amin của vị trí hoạt động được định vị đúng cách so với (các) cơ chất. “Nó tham gia vào những thay đổi đáng kể về hình dạng và cấu trúc protein dẫn đến sự phù hợp. • Nó cung cấp các vị trí liên kết cho các phân tử điều tiết (xem Phần 8.5). Một số enzym cần có các phân tử khác để hoạt động. Enzym cũng lớn và phức tạp nhưng nhiều enzym cần có sự hiện diện của các "đối tác" hóa học phi protein; để hoạt động (Bảng 8.2): • Các nhóm giả là các nguyên tử hoặc nhóm phân tử riêng biệt, không phải axit amin, được liên kết vĩnh viễn với các enzyme của chúng. Một ví dụ là flavin adenine dinucleotide (FAD), được liên kết với succinate dehydrogenase, một enzyme quan trọng trong hô hấp tế bào (xem Phần 9.3). Các đồng yếu tố vô cơ bao gồm các ion như đồng, kẽm và sắt được liên kết vĩnh viễn với một số enzyme nhất định. Ví dụ, enzyme rượu dehydrogenase có chứa kẽm đồng yếu tố. â € ¢ Coenzym là một phân tử không chứa carbon chứa protein cần thiết cho hoạt động của một hoặc nhiều enzyme. Nó thường tương đối nhỏ so với enzyme mà nó liên kết tạm thời. Một coenzym di chuyển từ enzym này sang enzym khác, thêm hoặc loại bỏ các nhóm hóa học khỏi cơ chất. Coenzym giống như mộtnó liên kết với succinate dehydrogenase, một enzyme quan trọng trong hô hấp tế bào (xem Phần 9.3). Các đồng yếu tố vô cơ bao gồm các ion như đồng, kẽm và sắt được liên kết vĩnh viễn với một số enzyme nhất định. Ví dụ, enzyme rượu dehydrogenase có chứa kẽm đồng yếu tố. â € ¢ Coenzym là một phân tử không chứa carbon chứa protein cần thiết cho hoạt động của một hoặc nhiều enzyme. Nó thường tương đối nhỏ so với enzyme mà nó liên kết tạm thời. Một coenzym di chuyển từ enzym này sang enzym khác, thêm hoặc loại bỏ các nhóm hóa học khỏi cơ chất. Coenzym giống như mộtnó liên kết với succinate dehydrogenase, một enzyme quan trọng trong hô hấp tế bào (xem Phần 9.3). Các đồng yếu tố vô cơ bao gồm các ion như đồng, kẽm và sắt được liên kết vĩnh viễn với một số enzyme nhất định. Ví dụ, enzyme rượu dehydrogenase có chứa kẽm đồng yếu tố. â € ¢ Coenzym là một phân tử không chứa carbon chứa protein cần thiết cho hoạt động của một hoặc nhiều enzyme. Nó thường tương đối nhỏ so với enzyme mà nó liên kết tạm thời. Một coenzym di chuyển từ enzym này sang enzym khác, thêm hoặc loại bỏ các nhóm hóa học khỏi cơ chất. Coenzym giống như một

156 CHƯƠNG 8 Năng lượng, Enzyme và Sự trao đổi chất BẢNG 8.2 Một số ví dụ về "Đối tác" phi protein; của Enzyme Loại phân tử Vai trò trong các phản ứng được xúc tác Nhóm giả Heme Liên kết với các ion, 02 và electron FAD Mang electron/proton Võng mạc Chuyển đổi năng lượng ánh sáng Các đồng yếu tố vô cơ Sắt (Fe2+ hoặc Fe3+) Oxy hóa/khử Đồng (Cu+ hoặc Cu2+) Oxy hóa/khử Kẽm (Zn2+) Ổn định cấu trúc liên kết DNA Coenzym Biotin Mang – COOCoenzym A Mang – CO – CH3 NAD Mang electron/proton ATP Cung cấp/rút năng lượng Nồng độ cơ chất 8.13 Phản ứng được xúc tác đạt tốc độ tối đa Vì thường có ít enzyme hơn có cơ chất, tốc độ phản ứng giảm dần khi enzyme trở nên bão hòa. cơ chất ở chỗ nó không liên kết vĩnh viễn với enzyme: nó liên kết với vị trí hoạt động, thay đổi về mặt hóa học trong quá trình phản ứng, sau đó tách ra khỏi enzyme để tham gia vào các phản ứng khác. Thực tế không có sự phân biệt rõ ràng giữa chức năng của coenzym và một số cơ chất. Ví dụ, ATP và ADP được mô tả là coenzym, mặc dù chúng thực sự là cơ chất thu được hoặc mất đi nhóm photphat trong các phản ứng hóa học. Thuật ngữ coenzym được đặt ra trước khi chức năng của các phân tử này được hiểu đầy đủ. Các nhà hóa sinh tiếp tục sử dụng thuật ngữ này và để thống nhất với lĩnh vực này, chúng tôi sử dụng nó trong cuốn sách này. Trong chương tiếp theo, chúng ta sẽ gặp các coenzym khác có chức năng trong các phản ứng thu năng lượng bằng cách nhận hoặc cho các electron hoặc nguyên tử hydro. Ở động vật, một số coenzym được sản xuất từ vitamin - những chất phải lấy từ thức ăn vì cơ thể không thể tổng hợp được. Ví dụ, vitamin B niacin được sử dụng để tạo ra coenzym nicotinamide adenine dinucleotide (NAD). Nồng độ cơ chất ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng Đối với phản ứng loại A —> B, tốc độ

phản ứng không có xúc tác tỷ lệ thuận với nồng độ của A. Nồng độ cơ chất càng cao thì tốc độ phản ứng càng nhanh. Enzim thích hợp không chỉ tăng tốc độ phản ứng; nó cũng thay đổi hình dạng của biểu đồ tỷ lệ so với nồng độ cơ chất (Hình 8.13). Đối với một nồng độ enzyme nhất định, tốc độ phản ứng được xúc tác bởi enzyme ban đầu tăng khi nồng độ cơ chất tăng từ 0, nhưng sau đó nó chững lại. Tại một số điểm, việc tăng thêm nồng độ cơ chất không làm tăng đáng kể tốc độ phản ứng - tốc độ phản ứng đã đạt đến mức tối đa. Vì nồng độ của enzyme thường thấp hơn nhiều so với nồng độ cơ chất của nó và không thay đổi khi nồng độ cơ chất thay đổi, nên cái chúng ta thấy là hiện tượng bão hòa giống như hiện tượng xảy ra trong khuếch tán thuận lợi (xem Hình 6.12). Khi tất cả các phân tử enzyme liên kết với các phân tử cơ chất, enzyme sẽ hoạt động nhanh nhất có thể - ở tốc độ tối đa. Không có gì đạt được bằng cách thêm nhiều chất nền,vì không còn phân tử enzyme tự do nào để đóng vai trò xúc tác. Trong những điều kiện này, các trung tâm hoạt động được coi là bão hòa. Tốc độ tối đa của phản ứng được xúc tác có thể được sử dụng để đo lường hiệu quả của enzyme. Số vòng quay là số lượng phân tử cơ chất tối đa mà một phân tử enzyme có thể chuyển đổi thành sản phẩm trong một đơn vị thời gian. Con số này dao động từ 1 phân tử cứ sau 2 giây đối với lysozyme đến 40 triệu phân tử mỗi giây đối với enzyme catalase của gan. RECAP Enzyme định hướng cơ chất của chúng để tập hợp các nguyên tử cụ thể lại với nhau để liên kết có thể hình thành. Một enzyme có thể tham gia vào phản ứng mà nó xúc tác bằng cách tạm thời thay đổi hình dạng hoặc làm mất ổn định phức hợp enzyme-cơ chất. Một số enzym cần có các nhóm giả, các đồng yếu tố vô cơ hoặc coenzym để hoạt động. â€¢ Ba cơ chế xúc tác của enzyme là gì? Xem trang 1 54 và Hình 8.11 â€¢ Vai trò hóa học của coenzym trong các phản ứng enzym là gì? Xem trang 155-156 và Bảng 8.2 Trong phần này chúng ta đã thấy cách các enzyme riêng lẻ hoạt động trên cơ chất của chúng. Tuy nhiên, các enzym bên trong sinh vật không hoạt động độc lập - có thể có hàng nghìn enzym khác nhau trong một tế bào nhất định. Chúng ta hãy xem tất cả các enzyme khác nhau này phối hợp với nhau như thế nào trong một sinh vật phức tạp. Hoạt động của enzyme được điều chỉnh như thế nào? Đặc điểm chính của sự sống là cân bằng nội môi - duy trì các điều kiện bên trong ổn định (xem Chương 40). Làm thế nào để tế bào duy trì được môi trường bên trong tương đối ổn định trong khi hàng nghìn phản ứng hóa học đang diễn ra? Những hóa chất nàyLàm thế nào để tế bào duy trì được môi trường bên trong tương đối ổn định trong khi hàng nghìn phản ứng hóa học đang diễn ra? Những hóa chất nàyLàm thế nào để tế bào duy trì được môi trường bên trong tương đối ổn định trong khi hàng nghìn phản ứng hóa học đang diễn ra? Những hóa chất này

8.5 Hoạt động của enzyme được điều hòa như thế nào? 157 phản ứng hoạt động trong các con đường trao đổi chất trong đó sản phẩm của một phản ứng là chất phản ứng cho phản ứng tiếp theo. Những con đường này không tồn tại biệt lập mà tương tác rộng rãi và mỗi phản ứng trong mỗi con đường đều được xúc tác bởi một enzyme cụ thể. Trong tế bào hoặc sinh vật, sự hiện diện và hoạt động của các enzyme quyết định "dòng chảy"; hóa chất thông qua các con đường trao đổi chất khác nhau. Ngược lại, lượng hoạt động của enzyme được kiểm soát một phần thông qua việc điều hòa biểu hiện gen. Nhiều con đường truyền tín hiệu (được mô tả ở Chương 7) kết thúc bằng những thay đổi trong biểu hiện gen và thường các gen được bật hoặc tắt sẽ mã hóa các enzym. Nhưng sự hiện diện đơn giản của một enzym không đảm bảo rằng nó đang hoạt động. Một cách khác để tế bào có thể kiểm soát con đường nào đang hoạt động tại một thời điểm cụ thể là kích hoạt hoặc bất hoạt các enzyme hiện có. Nếu một enzyme trong con đường không hoạt động thì bước đó và tất cả các bước tiếp theo sẽ ngừng hoạt động. Vì vậy, một số enzyme là điểm đích để điều hòa toàn bộ chuỗi phản ứng hóa học. Việc điều chỉnh tốc độ hoạt động của hàng ngàn enzyme khác nhau góp phần cân bằng nội môi trong cơ thể sinh vật. Sự kiểm soát như vậy cho phép các tế bào thực hiện những thay đổi có trật tự trong chức năng của chúng để đáp ứng với những thay đổi của môi trường bên ngoài. Trong Chương 7, chúng tôi đã mô tả một số enzyme được kích hoạt trong quá trình truyền tín hiệu, minh họa cách kích hoạt enzyme có thể làm thay đổi đáng kể các chức năng của tế bào. (Ví dụ, xem hoạt hóa glycogen phosphorylase trong Hình 7.18.) Có thể nghiên cứu dòng chảy của các hóa chất như nguyên tử carbon thông qua các con đường trao đổi chất tương tác, nhưng quá trình này nhanh chóng trở nên phức tạp vì mỗi con đường ảnh hưởng đến con đường khác. Các thuật toán máy tính được sử dụng để mô hình hóa các con đường này và chỉ ra cách chúng kết hợp với nhau trong một hệ thống phụ thuộc lẫn nhau (Hình 8.14). Những mô hình như vậy có thể giúp dự đoán điều gì sẽ xảy ra nếu nồng độ của phân tử này hay phân tử khác bị thay đổi. Lĩnh vực sinh học mới này được gọi là sinh

học hệ thống và có rất nhiều ứng dụng. Trong phần này chúng ta sẽ nghiên cứu vai trò của enzyme trong việc tổ chức và điều chỉnh các quá trình trao đổi chất. Chúng tôi cũng sẽ kiểm tra xem môi trường - đặc biệt là nhiệt độ và độ pH - ảnh hưởng như thế nào đến hoạt động của enzyme. Enzyme có thể được điều chỉnh bằng chất ức chế. Các chất ức chế hóa học khác nhau có thể liên kết với enzyme, làm chậm tốc độ phản ứng mà chúng xúc tác. Một số chất ức chế xuất hiện tự nhiên trong tế bào; những người khác là nhân tạo. Các chất ức chế tự nhiên điều hòa quá trình trao đổi chất; những chất nhân tạo có thể được sử dụng để điều trị bệnh, tiêu diệt sâu bệnh hoặc nghiên cứu cách thức hoạt động của enzyme. Trong một số trường hợp, chất ức chế liên kết enzyme không thể đảo ngược và enzyme bị bất hoạt vĩnh viễn. Trong những trường hợp khác, chất ức chế có tác dụng đảo ngược; nó có thể tách ra khỏi enzyme, cho phép enzyme hoạt động đầy đủ như trước. Việc loại bỏ chất ức chế thuận nghịch tự nhiên sẽ làm tăng tốc độ xúc tác của enzyme.Mỗi vòng tròn đại diện cho một phân tử nhỏ (chất chuyển hóa). Mỗi dòng đại diện cho một phản ứng trao đổi chất được xúc tác bằng enzyme. Các chất chuyển hóa và các con đường phản ứng chồng lên nhau và giao nhau.^ 8.14 Con đường trao đổi chất Sự tương tác phức tạp của các con đường trao đổi chất có thể được mô hình hóa bằng các công cụ sinh học hệ thống. Trong tế bào, yếu tố chính kiểm soát các con đường này là enzyme. để tương tác với chất nền bình thường của nó. Một ví dụ về chất ức chế không thể đảo ngược là DIPF (diisopropyl photphorofluoridate), phản ứng với serine (Hình 8.1 5). DIPF là chất ức chế không thể đảo ngược của acetylcholinesterase, hoạt động của nó rất cần thiết cho hoạt động bình thường của hệ thần kinh. Do tác dụng của chúng đối với acetylcholinesterase, DIPF và các hợp chất tương tự khác được phân loại là khí thần kinh và được phát triển cho chiến tranh sinh học. Một trong những hợp chất này. Sarin, được sử dụng trong vụ tấn công tàu điện ngầm Tokyo năm 1995, khiến hàng chục người thiệt mạng và hàng trăm người khác phải nhập viện. Malathion thuốc trừ sâu được sử dụng rộng rãi là một dẫn xuất của DIPF, chỉ ức chế acetylcholinesterase của côn trùng chứ không phải enzyme của động vật có vú. Sự ức chế không thể đảo ngược của enzyme được sử dụng thực tế cho con người, nhưng hình thức điều hòa này không phổ biến trong tế bào vì enzyme bị bất hoạt vĩnh viễn và không thể tái chế. Thay vào đó, tế bào sử dụng sự ức chế thuận nghịch. Ức chế không thể đảo ngược Nếu một chất ức chế liên kết cộng hóa trị với các chuỗi bên nhất định tại vị trí hoạt động của enzyme, nó sẽ làm bất hoạt vĩnh viễn enzyme bằng cách phá hủy khả năng của nó. ỨC chế thuận nghịch Trong một số trường hợp, chất ức chế tương tự như cơ chất tự nhiên của một enzyme cụ thể để liên kết không cộng hóa trị với vị trí hoạt động của nó, nhưng đủ khác biệt đểThay vào đó, tế bào sử dụng sự ức chế thuận nghịch. Ức chế không thể đảo ngược Nếu một chất ức chế liên kết cộng hóa trị với các chuỗi bên nhất định tại vị trí hoạt động của enzyme, nó sẽ làm bất hoạt vĩnh viễn enzyme bằng cách phá hủy khả năng của nó. ỨC chế thuận nghịch Trong một số trường hợp, chất ức chế tương tự như cơ chất tự nhiên của một enzyme cụ thể để liên kết không cộng hóa trị với vị trí hoạt động của nó, nhưng đủ khác biệt đểThay vào đó, tế bào sử dụng sự ức chế thuận nghịch. Ức chế không thể đảo ngược Nếu một chất ức chế liên kết cộng hóa trị với các chuỗi bên nhất định tại vị trí hoạt động của enzyme, nó sẽ làm bất hoạt vĩnh viễn enzyme bằng cách phá hủy khả năng của nó. ỨC chế thuận nghịch Trong một số trường hợp, chất ức chế tương tự như cơ chất tự nhiên của một enzyme cụ thể để liên kết không cộng hóa trị với vị trí hoạt động của nó, nhưng đủ khác biệt để



(A) 158 CHƯƠNG 8 Năng lượng, Enzyme và Chuyển hóa Acetylcholinesterase Vị trí hoạt động DIPF Nhóm hydroxyl nằm trên chuỗi bên của serine ở vị trí hoạt động. DIPF, một chất ức chế không thể đảo ngược, phản ứng với nhóm hydroxyl của serine. Serine tại vị trí hoạt động Ser – OH O F p/ cA Việc gắn cộng hóa trị của

DIPF vào vị trí hoạt động ngăn không cho chất nền xâm nhập. Ser — O-^ p/ cA 8.15 Sự ức chế không thể đảo ngược DIPF tạo thành liên kết cộng hóa trị ổn định với chuỗi bên của axit amin serine tại vị trí hoạt động của enzyme acetylcholinesterase, do đó vô hiệu hóa enzyme này không thể phục hồi. (B) - Cơ chất f a Liên kết cơ chất bình thường i – Enzyme với vị trí hoạt động của enzyme. Chất ức chế cạnh tranh Chất ức chế cạnh tranh liên kết với vị trí hoạt động, ngăn cản sự liên kết với cơ chất. (C) Chất ức chế không cạnh tranh Chất ức chế không cạnh tranh / \ Chất ức chế không cạnh tranh liên kết với phức hợp enzyme-cơ chất, ngăn cản sự giải phóng sản phẩm. V _ ' _ / / - "\ Chất ức chế không cạnh tranh liên kết ở một vị trí khác với vị trí hoạt động, làm thay đổi cấu trúc enzyme khiến liên kết cơ chất bình thường không thể xảy ra. 8.16 Sự ức chế thuận nghịch (A) Liên kết enzyme-cơ chất bình thường. (B) Ức chế cạnh tranh. (C) Ức chế không cạnh tranh. (D) Ức chế không cạnh tranh. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 8.1 Enzyme Catalysis Lifel 0e.com/at8. 1 enzyme xúc tác không có phản ứng hóa học. Trong khi phân tử như vậy liên kết với enzyme thì cơ chất tự nhiên không thể xâm nhập vào vị trí hoạt động và enzyme không thể hoạt động. Một phân tử như vậy được gọi là chất ức chế cạnh tranh vì nó cạnh tranh với chất nền tự nhiên ở vị trí hoạt động (Hình 8.1 6A, B). Trong trường hợp này, mức độ ức chế phụ thuộc vào nồng độ tương đối của cơ chất và chất ức chế: nếu nồng độ chất ức chế cao hơn thì khả năng liên kết vào vị trí hoạt động của enzyme cao hơn cơ chất và ngược lại. Sự ức chế có thể đảo ngược vì nếu nồng độ cơ chất tăng lên hoặc nếu nồng độ chất ức chế giảm thì cơ chất có nhiều khả năng liên kết hơn và enzyme sẽ hoạt động trở lại. Một ví dụ về chất ức chế cạnh tranh là thuốc methotrexate. Một coenzym quan trọng trong việc hình thành purin (thành phần của axit nucleic) là tetrahydrofolate, được hình thành từ dihydrofolate trong phản ứng được xúc tác bởi dihydrofolate reductase (DHFR): DHFR Dihydrofolate - â–º tetrahydrofolate Khi tế bào ung thư sinh sản, chúng cần tái tạo DNA, và do đó chúng cần sản xuất ra purin. Điều này làm cho DHFR trở thành mục tiêu lý tưởng cho thuốc chống ung thư. Một nhóm do Sidney Farber dẫn đầu tại Trường Y Harvard lần đầu tiên cho thấy một chất tương tự dihydrofolate có thể điều trị bệnh bạch cầu. Loại thuốc mà Farber sử dụng (aminopterin) đã được thay thế bằng một chất tương tự, methotrexate: Loại thuốc thành công này được sử dụng để điều trị các bệnh viêm nhiễm như bệnh vẩy nến và viêm khớp dạng thấp, cũng như ung thư. Một chất ức chế không cạnh tranh (Hình 8.1 6C) liên kết với phức hợp enzyme-cơ chất, ngăn cản phức hợp giải phóng sản phẩm.Không giống như sự ức chế cạnh tranh, nó không thể khắc phục được bằng cách bổ sung thêm chất nền.

8.5 Hoạt động của enzyme được điều hòa như thế nào? 159 Dạng không hoạt động Dạng hoạt động Khi enzyme ở dạng không hoạt động, nó không thể tiếp nhận cơ chất. Vị trí hoạt động Tiểu đơn vị vị trí hoạt hóa điều tiết Vị trí tiểu đơn vị xúc tác Vị trí chất ức chế Khi enzyme ở dạng hoạt động, nó có thể nhận cơ chất. Sự liên kết của chất ức chế làm cho ít có khả năng hình thành dạng hoạt động. v _ Chất ức chế dị lập thể i Không có chất kích hoạt hình thành sản phẩm 4Hình thành sản phẩm 8.17 Điều hòa dị lập thể của enzyme Các dạng hoạt động và không hoạt động của một enzyme có thể được chuyển đổi lẫn nhau, tùy thuộc vào sự liên kết của các phân tử tác động tại các vị trí khác với vị trí hoạt động. Liên kết với chất ức chế sẽ ổn định dạng không hoạt động và liên kết với chất kích hoạt sẽ ổn định dạng hoạt động. SAJIS Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 8.2 Quy định về enzyme SfctESi Lifel 0e.com/at8. 2 – Dạng hoạt động có thể được ổn định bằng cách liên kết chất kích hoạt với một vị trí khác trên enzyme. Giống như liên kết cơ chất, sự liên kết của chất ức chế và chất kích hoạt với các vị trí điều hòa của chúng (còn gọi là vị trí allosteric) có tính đặc hiệu cao. Hầu hết (nhưng không phải tất cả) enzyme được điều hòa đồng vị là các protein có cấu trúc bậc bốn; nghĩa là chúng được tạo thành từ nhiều tiểu đơn vị polypeptide. Polypeptide có vị trí hoạt động được gọi là tiểu đơn vị xúc tác. Các vị trí dị lập thể thường nằm trên các polypeptide khác nhau, được gọi là các tiểu đơn vị điều hòa (xem Hình 8.17). Một số enzyme có nhiều tiểu đơn vị chứa các vị trí hoạt động và sự liên kết của cơ chất với một trong các vị trí hoạt động gây ra hiệu ứng allosteric. Khi cơ chất liên kết với một tiểu đơn vị, sẽ có một sự thay đổi nhỏ trong cấu trúc protein ảnh hưởng đến tiểu đơn vị liền kề. Sự thay đổi nhỏ ở tiểu đơn vị thứ hai làm cho vị trí hoạt động của nó có nhiều khả năng liên kết với chất nền hơn. Vì vậy, phản ứng tăng tốc khi các vị trí được kích hoạt tuần tự. Kết quả là, một enzyme dị lập thể có nhiều vị trí hoạt động và một enzyme không dị lập thể có một vị trí hoạt động duy nhất khác nhau rất nhiều về tốc độ phản ứng khi nồng độ cơ chất thấp. Đồ thị tốc độ phản ứng được vẽ theo nồng độ cơ chất cho thấy mối quan hệ này. Đối với enzyme không dị lập thể, đồ thị có tính chất hyperbol: Chất ức chế không cạnh tranh liên kết với enzyme ở vị trí khác biệt với vị trí hoạt động.

Sự liên kết này gây ra sự thay đổi hình dạng của enzyme làm thay đổi hoạt động của nó (Hình 8.1 6 D). Vị trí hoạt động có thể không còn liên kết với chất nền nữa hoặc nếu có thì tốc độ hình thành sản phẩm có thể bị giảm. Giống như các chất ức chế cạnh tranh, các chất ức chế không cạnh tranh có thể trở nên không liên kết nên tác dụng của chúng có thể đảo ngược. Enzym dị lập thể được kiểm soát thông qua những thay đổi về hình dạng. Sự thay đổi hình dạng enzyme do liên kết với chất ức chế không cạnh tranh là một ví dụ về dị lập thể (alio, "khác"; âm thanh nổi, "hình dạng")- Sự điều hòa dị lập thể xảy ra khi một phân tử tác động liên kết với một vị trí khác với vị trí hoạt động của enzyme, khiến enzyme thay đổi hình dạng.Sự thay đổi hình dạng làm thay đổi ái lực của vị trí hoạt động với cơ chất và do đó tốc độ phản ứng cũng thay đổi. Thông thường, một enzyme sẽ tồn tại trong tế bào ở nhiều dạng khác nhau (Hình 8.17): • Dạng hoạt động của enzyme có hình dạng thích hợp để liên kết với cơ chất. â€¢ Dạng không hoạt động của enzyme có hình dạng không thể liên kết với cơ chất. Các phân tử khác, được gọi chung là tác nhân, có thể ảnh hưởng đến dạng enzyme sử dụng: Sự liên kết của chất ức chế với một vị trí khác ngoài vị trí hoạt động có thể ổn định dạng không hoạt động của enzyme, khiến nó ít có khả năng chuyển đổi thành dạng hoạt động hơn. hình thức. A Nồng độ cơ chất Tốc độ phản ứng đầu tiên tăng mạnh khi tăng nồng độ cơ chất, sau đó giảm dần đến tốc độ tối đa không đổi khi nguồn cung cấp enzyme trở nên bão hòa. Đối với enzyme dị lập thể đa tiểu đơn vị, đồ thị trông khác, có dạng sigmoid (hình chữ S): Nồng độ cơ chất Ở nồng độ cơ chất thấp, tốc độ phản ứng chỉ tăng dần khi nồng độ cơ chất tăng. Sau khi cơ chất liên kết với vị trí hoạt động đầu tiên của enzyme (phần tăng chậm của đường cong), có sự thay đổi trong cấu trúc bậc bốn sao cho các vị trí khác có nhiều khả năng liên kết với cơ chất hơn, do đó tốc độ phản ứng tăng lên (tốc độ phản ứng nhanh hơn). tăng một phần

160 CHƯƠNG 8 Năng lượng, Enzyme và Sự trao đổi chất LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Thuốc diệt cỏ hoạt động như thế nào? Giấy gốc Boocock, M. R. và J. R. Coggins. 1983. Động học của quá trình ức chế tổng hợp 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate bằng glyphosate. Thư FEBS 154: 127-133. Phân tích dữ liệu Glyphosate (còn gọi là Roundup) được sử dụng để diệt cỏ dại mọc trên ruộng của nông dân hoặc vườn sau nhà. Glyphosate giết chết thực vật bằng cách ức chế một loại enzyme (5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase; EPSP synthase) trong con đường trao đổi chất được sử dụng để tổng hợp các axit amin phenylalanine, tyrosine và tryptophan. Cây được xử lý bằng glyphosate không thể tạo ra các axit amin này và chết. Để nghiên cứu cách glyphosate ức chế EPSP synthase, Boocock và Coggins đã phân lập enzyme này từ Neurospora crassa (một loại nấm, là nguồn thuận tiện hơn thực vật). Họ đã đo tốc độ phản ứng tổng hợp EPSP khi có sự hiện diện của các nồng độ glyphosate khác nhau và của một trong các chất nền của EPSP synthase, phosphoenolpyruvate (PEP). Kết quả của họ được hiển thị dưới dạng biểu đồ (được trình bày ở định dạng khác với trong bài báo gốc). CÂU HỎI 1 Ở nồng độ cơ chất nào thì EPSP synthase trở nên bão hòa khi không có glyphosate? Cần bao nhiêu chất nền để bão hòa EPSP synthase khi có mặt 18 jiM glyphosate? Trong mỗi trường hợp, tốc độ phản ứng ở trạng thái bão hòa là bao nhiêu? CÂU HỎI 2 Nhìn vào đường cong tốc độ phản ứng không có chất ức chế, EPSP synthase có phải là enzyme dị lập thể đa tiểu đơn vị không? Giải thich câu trả lơi của bạn. CÂU HỎI 3 Dựa trên những dữ liệu này, cơ chế có khả năng nhất để ức chế glyphosate của EPSP synthase: cạnh tranh, không cạnh tranh hoặc không cạnh tranh là gì? Tại sao? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU theo đường cong). Khi tất cả các vị trí đã bão hòa cơ chất, tốc độ phản ứng sẽ đạt đến trạng thái ổn định (phần trên, phần phẳng của đường cong). Trong một phạm vi nhất định, tốc độ phản ứng cực kỳ nhạy cảm với những thay đổi tương đối nhỏ về nồng độ cơ chất. Ngoài ra, enzyme allosteric rất nhạy cảm với nồng độ chất ức chế thấp. Do tính nhạy cảm này nên các enzyme dị lập thể rất quan trọng trong việc điều chỉnh toàn bộ quá trình trao đổi chất. Hiệu ứng dị lập thể điều chỉnh nhiều con đường trao đổi chất Con đường trao đổi chất thường bao gồm nguyên liệu ban đầu, các sản phẩm trung gian khác nhau và sản phẩm cuối cùng được tế bào sử dụng cho mục đích nào đó. Trong mỗi con đường có một số phản ứng, mỗi phản ứng tạo thành một sản phẩm trung gian và mỗi phản ứng được xúc tác bởi một enzyme khác nhau. Bước đầu tiên trong một lộ trình được gọi là bước cam kết, nghĩa là khi phản ứng được xúc tác bởi enzyme này xảy ra, "quả bóng sẽ lăn", "quả bóng sẽ lăn". và các phản ứng khác xảy ra theo trình tự, dẫn đến sản phẩm cuối cùng. Nhưng điều gì sẽ xảy ra nếu tế bào không có yêu cầu đối với sản phẩm đó - ví dụ, nếu sản phẩm đó có sẵn từ môi trường của nó với số lượng thích hợp? Sẽ rất lãng phí năng lượng nếu tế bào tiếp tục tạo ra thứ gì đó mà nó không cần.Một cách để tránh vấn đề này là ngăn chặn quá trình trao đổi chất bằng

cách cho sản phẩm cuối cùng ức chế enzyme xúc tác cho bước cam kết (Hình 8.18). Thông thường sự ức chế này xảy ra theo kiểu đồng lập thể. Khi sản phẩm cuối cùng có nồng độ cao, một số sản phẩm sẽ liên kết với vị trí dị lập thể trên enzyme bước gắn kết, do đó khiến nó trở nên không hoạt động. Do đó, sản phẩm cuối cùng hoạt động như một chất ức chế không cạnh tranh (được mô tả trước đó trong phần này) Q Phản ứng đầu tiên là bước cam kết. NHJ 1 0 1 1 — Câ€" OH ch2 00 X -o CO X -o ^ Mỗi phản ứng này được xúc tác bởi một enzyme khác nhau và mỗi phản ứng tạo thành một sản phẩm trung gian khác nhau. 7 Threonine (nguyên liệu ban đầu) a- Keto butyrate (sản phẩm trung gian) NHq I H – Câ€" COOI H – Câ€" CHO I ch2 ch3 Isoleucine (sản phẩm cuối cùng) 0 Sự tích tụ của sản phẩm cuối cùng ức chế sự xúc tác enzyme bước cam kết, do đó ngừng hoạt động sản xuất của chính mình. 8.18 Ức chế phản hồi của con đường trao đổi chất Phản ứng đầu tiên trong con đường trao đổi chất được gọi là bước cam kết. Nó thường được xúc tác bởi một enzyme có thể bị ức chế đồng lập thể bởi sản phẩm cuối cùng của con đường. Con đường cụ thể được trình bày ở đây là sự tổng hợp isoleucine từ threonine ở vi khuẩn. Nó là điển hình của nhiều con đường sinh tổng hợp được xúc tác bằng enzyme.

8.5 Hoạt động của enzyme được điều hòa như thế nào? 161 của enzyme đầu tiên trong con đường. Cơ chế này được gọi là ức chế phản hồi hoặc ức chế sản phẩm cuối cùng. Chúng tôi sẽ mô tả nhiều ví dụ khác về sự ức chế đó trong các chương sau. Nhiều enzyme được điều hòa thông qua quá trình phosphoryl hóa thuận nghịch Như chúng ta đã thấy trong Chương 7, nhiều enzyme liên quan đến truyền tín hiệu được điều hòa thông qua quá trình phosphoryl hóa thuận nghịch (xem Hình 7.16A). Một enzyme có thể được kích hoạt bởi protein kinase, protein này bổ sung phốt phát vào một hoặc nhiều axit amin cụ thể. Điều này dẫn đến sự thay đổi hình dạng của enzyme, khiến nó hoạt động. Sự kích hoạt như vậy có thể đảo ngược vì một enzyme khác gọi là protein phosphatase có thể loại bỏ các nhóm photphat, do đó enzyme này không hoạt động trở lại. Ngoài các enzyme tham gia vào quá trình truyền tín hiệu, nhiều enzyme và protein khác trong tế bào (chẳng hạn như các kênh ion) được điều hòa thông qua quá trình phosphoryl hóa thuận nghịch. Phản ánh vai trò quan trọng của quá trình phosphoryl hóa protein trong các chức năng của tế bào, bộ gen của con người chứa khoảng 500 gen protein kinase: khoảng 2% tổng số gen mã hóa protein mà chúng ta có. Enzyme bị ảnh hưởng bởi môi trường của chúng. Enzyme cho phép tế bào thực hiện các phản ứng hóa học và thực hiện các quá trình phức tạp một cách nhanh chóng mà không cần sử dụng nhiệt độ và độ pH quá cao như các nhà hóa học sử dụng trong phòng thí nghiệm. Tuy nhiên, do cấu trúc ba chiều và tính chất hóa học của chuỗi bên tại vị trí hoạt động của chúng, enzyme (và cơ chất của chúng) rất nhạy cảm với những thay đổi về nhiệt độ và pH. Đây là một trong những trở ngại đối với việc sử dụng enzyme trong bột giặt (xem câu chuyện mở đầu). Trong Phần 3.2, chúng tôi đã mô tả tác động chung của các yếu tố môi trường này lên protein. Ở đây chúng ta sẽ xem xét tác động của chúng lên chức năng của enzyme (tất nhiên điều này phụ thuộc vào cấu trúc và tính chất hóa học của enzyme). pH ẢNH HƯỞNG HOẠT ĐỘNG CỦA ENZYME Tốc độ của hầu hết các phản ứng được xúc tác bởi enzyme phụ thuộc vào độ pH của dung dịch mà chúng xảy ra. Mặc dù nước bên trong tế bào thường có độ pH trung tính là 7, nhưng sự hiện diện của axit, bazơ và chất đệm có thể làm thay đổi điều này. Mỗi enzym hoạt động mạnh nhất ở một độ pH cụ thể; hoạt tính của nó giảm khi dung dịch có tính axit hoặc bazơ cao hơn độ pH lý tưởng (tối ưu) (Hình 8.19). Ví dụ, hãy xem xét hệ thống tiêu hóa của con người (xem Phần 51.3). Độ pH bên trong dạ dày con người có tính axit cao, khoảng pH 1,5. Tuy nhiên, nhiều enzyme thủy phân các đại phân tử trong ruột, chẳng hạn như protease, có độ pH tối ưu ở khoảng trung tính. Vì vậy khi thức ăn vào ruột non, một chất đệm (bicarbonate) được tiết vào ruột để nâng độ pH lên 6,5. Điều này cho phép các enzyme thủy phân hoạt động và tiêu hóa thức ăn. Một yếu tố quan trọng ảnh hưởng của pH đến chức năng của enzyme là sự ion hóa carboxyl, amino và các nhóm khác trên cơ chất hoặc enzyme. Trong các giải pháp trung tính hoặc cơ bản,các nhóm cacboxyl (– COOH) giải phóng H+ trở thành nhóm cacboxylat tích điện âm (– COO-). Tuy nhiên, trong dung dịch trung tính hoặc axit, các nhóm amino (– NH2) tiếp nhận H+ để trở thành nhóm NH3+ tích điện dương (xem phần thảo luận về axit và bazơ ở Phần 2.4). Do đó, trong dung dịch trung tính, nhóm amino bị hút điện bởi nhóm carboxyl trên một phân tử khác Axit pH Cơ bản 8,19 pH ảnh hưởng đến hoạt động của enzyme Một enzyme xúc tác phản ứng của nó ở tốc độ tối đa. Đường cong hoạt động của mỗi enzyme đạt cực đại ở độ pH tối ưu. Ví dụ, pepsin hoạt động trong môi trường axit của dạ dày, trong khi chymotrypsin hoạt động trong ruột non. hoặc một phần khác của cùng một phân tử, vì cả hai nhóm đều bị ion

hóa và có điện tích trái dấu. Tuy nhiên, nếu độ pH thay đổi thì độ ion hóa của các nhóm này có thể thay đổi. Ví dụ, ở độ pH thấp (nồng độ H+ cao, chẳng hạn như dịch dạ dày nơi enzyme pepsin hoạt động), lượng H+ dư thừa có thể phản ứng với – COO- để tạo thành – COOH. Nếu điều này xảy ra, nhóm không còn tích điện âm và không thể tương tác với các nhóm tích điện dương trong protein nữa, do đó khả năng gấp nếp của protein có thể bị thay đổi. Nếu sự thay đổi như vậy xảy ra tại vị trí hoạt động của enzyme thì enzyme đó có thể không còn khả năng liên kết với cơ chất của nó nữa. NHIỆT ĐỘ ẢNH HƯỞNG HOẠT ĐỘNG CỦA ENZYME Nói chung, sự nóng lên làm tăng tốc độ phản ứng hóa học vì tỷ lệ lớn hơn các phân tử chất phản ứng có đủ động năng để cung cấp năng lượng kích hoạt cho phản ứng. Các phản ứng được xúc tác bởi enzyme cũng không có gì khác biệt (Hình 8.20). Tuy nhiên, nhiệt độ quá cao sẽ làm bất hoạt enzyme, vì ở nhiệt độ cao, các phân tử enzyme dao động và xoắn nhanh đến mức một số liên kết không cộng hóa trị của chúng bị phá vỡ. Khi cấu trúc bậc ba của enzyme bị thay đổi do nhiệt, nó sẽ mất chức năng. Một số enzyme 8.20 Nhiệt độ ảnh hưởng đến hoạt động của enzyme Mỗi enzyme hoạt động mạnh nhất ở nhiệt độ tối ưu cụ thể. Ở nhiệt độ cao hơn enzyme trở nên biến tính và không hoạt động; điều này giải thích tại sao đường cong hoạt động giảm đột ngột ở nhiệt độ trên mức tối ưu.lượng H+ dư có thể phản ứng với – COO- để tạo thành – COOH. Nếu điều này xảy ra, nhóm không còn tích điện âm và không thể tương tác với các nhóm tích điện dương trong protein nữa, do đó khả năng gấp nếp của protein có thể bị thay đổi. Nếu sự thay đổi như vậy xảy ra tại vị trí hoạt động của enzyme thì enzyme đó có thể không còn khả năng liên kết với cơ chất của nó nữa. NHIỆT ĐỘ ẢNH HƯỞNG HOẠT ĐỘNG CỦA ENZYME Nói chung, sự nóng lên làm tăng tốc độ phản ứng hóa học vì tỷ lệ lớn hơn các phân tử chất phản ứng có đủ động năng để cung cấp năng lượng kích hoạt cho phản ứng. Các phản ứng được xúc tác bởi enzyme cũng không có gì khác biệt (Hình 8.20). Tuy nhiên, nhiệt độ quá cao sẽ làm bất hoạt enzyme, vì ở nhiệt độ cao, các phân tử enzyme dao động và xoắn nhanh đến mức một số liên kết không cộng hóa trị của chúng bị phá vỡ. Khi cấu trúc bậc ba của enzyme bị thay đổi do nhiệt, nó sẽ mất chức năng. Một số enzyme 8.20 Nhiệt độ ảnh hưởng đến hoạt động của enzyme Mỗi enzyme hoạt động mạnh nhất ở nhiệt độ tối ưu cụ thể. Ở nhiệt độ cao hơn enzyme trở nên biến tính và không hoạt động; điều này giải thích tại sao đường cong hoạt động giảm đột ngột ở nhiệt độ trên mức tối ưu.lượng H+ dư có thể phản ứng với – COO- để tạo thành – COOH. Nếu điều này xảy ra, nhóm không còn tích điện âm và không thể tương tác với các nhóm tích điện dương trong protein nữa, do đó khả năng gấp nếp của protein có thể bị thay đổi. Nếu sự thay đổi như vậy xảy ra tại vị trí hoạt động của enzyme thì enzyme đó có thể không còn khả năng liên kết với cơ chất của nó nữa. NHIỆT ĐỘ ẢNH HƯỞNG HOẠT ĐỘNG CỦA ENZYME Nói chung, sự nóng lên làm tăng tốc độ phản ứng hóa học vì tỷ lệ lớn hơn các phân tử chất phản ứng có đủ động năng để cung cấp năng lượng kích hoạt cho phản ứng. Các phản ứng được xúc tác bởi enzyme cũng không có gì khác biệt (Hình 8.20). Tuy nhiên, nhiệt độ quá cao sẽ làm bất hoạt enzyme, vì ở nhiệt độ cao, các phân tử enzyme dao động và xoắn nhanh đến mức một số liên kết không cộng hóa trị của chúng bị phá vỡ. Khi cấu trúc bậc ba của enzyme bị thay đổi do nhiệt, nó sẽ mất chức năng. Một số enzyme 8.20 Nhiệt độ ảnh hưởng đến hoạt động của enzyme Mỗi enzyme hoạt động mạnh nhất ở nhiệt độ tối ưu cụ thể. Ở nhiệt độ cao hơn enzyme trở nên biến tính và không hoạt động; điều này giải thích tại sao đường cong hoạt động giảm đột ngột ở nhiệt độ trên mức tối ưu.

 bị biến tính ở nhiệt độ chỉ cao hơn nhiệt độ cơ thể con người một chút, nhưng một số ít ổn định ngay cả ở điểm sôi (hoặc điểm đóng băng) của nước. Tuy nhiên, tất cả các enzyme đều có nhiệt độ tối ưu cho hoạt động. Các sinh vật riêng lẻ thích ứng với những thay đổi của môi trường theo nhiều cách, một trong số đó dựa trên các nhóm enzyme, được gọi là isozyme, xúc tác cho cùng một phản ứng nhưng có thành phần axit amin và tính chất vật lý khác nhau. Các isozyme khác nhau trong một nhóm nhất định có thể có nhiệt độ tối ưu khác nhau. Ví dụ, cá hồi vân có một số isozyme của enzyme acetylcholinesterase. Nếu cá hồi vân được chuyển từ nước ấm sang nước gần đóng băng (2°C), RECAP. Tốc độ của hầu hết các phản ứng được xúc tác bằng enzyme đều bị ảnh hưởng bởi các phân tử tương tác (chẳng hạn như chất ức chế và chất kích hoạt) và bởi các yếu tố môi trường (chẳng hạn như nhiệt độ và pH). Phosphoryl hóa thuận nghịch là một cơ chế quan trọng khác để điều chỉnh hoạt động của enzyme. • Sự khác biệt giữa ức chế enzyme thuận nghịch và không thuận nghịch là gì? Xem trang. 157 â€¢ Các enzym dị lập thể được điều hòa như thế nào? Xem trang 159-160 và Hình 8.17 â€¢ Giải thích khái niệm ức chế phản hồi. Làm thế nào các phản ứng thể hiện trong Hình 8.18 có thể phù hợp với sơ đồ hệ thống như sơ đồ trong

Hình 8.1 4? Xem trang. 160 cá tạo ra isozyme acetylcholinesterase khác với isozyme nó tạo ra ở nhiệt độ cao hơn. Isozyme mới có nhiệt độ tối ưu thấp hơn, cho phép hệ thần kinh của cá hoạt động bình thường trong nước lạnh hơn. Nói chung, các enzyme thích nghi với nhiệt độ ấm không bị biến tính ở nhiệt độ đó, vì cấu trúc cấp ba của chúng được giữ với nhau chủ yếu bằng liên kết cộng hóa trị, chẳng hạn như tương tác điện tích hoặc cầu disulfide, thay vì các tương tác hóa học yếu nhạy cảm với nhiệt hơn. Hầu hết các enzym ở người ổn định hơn ở nhiệt độ cao so với các enzym lây nhiễm cho chúng ta, do đó, một cơn sốt vừa phải có xu hướng làm biến tính các enzym của vi khuẩn, nhưng không phải của chúng ta. Enzim được sử dụng như thế nào trong các quy trình công nghiệp khác? TRẢ LỜI Ứng dụng thương mại của enzyme tinh khiết là một ngành công nghiệp trị giá hàng tỷ đô la. Các ví dụ trong ngành công nghiệp thực phẩm bao gồm pectinase, một loại enzyme thủy phân các thành phần của thành tế bào thực vật và được sử dụng để làm trong nước ép trái cây; và glucoamylase, chất thủy phân tinh bột và được sử dụng để tạo ra chất làm ngọt được sử dụng rộng rãi, xi-rô ngô có hàm lượng fructose cao. Nhiều enzyme được sử dụng trong công nghiệp có nguồn gốc từ vi khuẩn như vi khuẩn và nấm. Một lý do là vi khuẩn tương đối dễ phát triển với số lượng lớn trong môi trường công nghiệp được kiểm soát. Một nguyên nhân khác là do vi khuẩn sử dụng enzyme để thủy phân các phân tử trong môi trường nên chúng thường tiết ra enzyme hoặc mang chúng tiếp xúc trên bề mặt tế bào. Điều này làm cho việc chiết xuất và tinh chế các enzyme này tương đối đơn giản.Nguyên tắc vật lý nào làm nền tảng cho sự biến đổi năng lượng sinh học? ¢ Năng lượng là khả năng thực hiện công. Trong hệ thống sinh học, năng lượng có thể sử dụng được gọi là năng lượng tự do (G). Năng lượng không thể sử dụng được là entropy (S), thước đo sự mất trật tự trong hệ thống. â€¢ Thế năng là năng lượng của trạng thái hoặc vị trí; nó bao gồm năng lượng được lưu trữ trong các liên kết hóa học. Động năng là năng lượng của chuyển động; nó là loại năng lượng có thể sinh công. - Các định luật nhiệt động lực học áp dụng cho sinh vật sống. Định luật thứ nhất phát biểu rằng năng lượng không thể được tạo ra hay mất đi. Định luật thứ hai phát biểu rằng sự biến đổi năng lượng làm giảm lượng năng lượng sẵn có để thực hiện công (năng lượng tự do) và làm tăng tính hỗn loạn. Ôn lại Hình 8.2 â € ¢ Sự thay đổi năng lượng tự do (AG) của một phản ứng xác định điểm cân bằng hóa học của nó, tại đó các phản ứng thuận và phản ứng nghịch diễn ra với tốc độ như nhau. • Phản ứng tỏa nhiệt giải phóng năng lượng tự do và có AG âm. Phản ứng nội sinh tiêu thụ hoặc cần năng lượng tự do và có AG dương. Phản ứng nội sinh chỉ diễn ra nếu năng lượng tự do được cung cấp. Ôn lại Hình 8.3 â€¢ Trao đổi chất là tổng hợp của tất cả các phản ứng sinh hóa (trao đổi chất) trong cơ thể sinh vật. Phản ứng dị hóa có liên quan đến sự phân hủy các phân tử phức tạp và giải phóng năng lượng (có tính chất tỏa nhiệt). Phản ứng đồng hóa tạo nên sự phức tạp trong tế bào và mang tính nội sinh. u CHƯƠNG TÓM TẮT(8) Vai trò của ATP trong năng lượng sinh hóa là gì? ™ Adenosine triphosphate (ATP) đóng vai trò như một loại tiền tệ năng lượng trong tế bào. Quá trình thủy phân ATP giải phóng một lượng năng lượng tự do tương đối lớn. • Chu trình ATP kết hợp các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng tự do, thu năng lượng tự do từ các phản ứng tỏa nhiệt và cung cấp năng lượng tự do cho các phản ứng thu năng lượng. Ôn lại Hình 8.6, HOẠT ĐỘNG 8.1 8.3 Enzyme là gì? • Tốc độ của phản ứng hóa học không phụ thuộc vào AG mà được xác định bởi hàng rào năng lượng. Ôn lại Hình 8.8 – Enzyme là chất xúc tác protein ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng sinh học bằng cách hạ thấp hàng rào năng lượng, cung cấp năng lượng kích hoạt (Ea) cần thiết để bắt đầu phản ứng. Ôn lại Hình 8.10, HOẠT ĐỘNG 8.2 â€¢ Cơ chất liên kết với vị trí hoạt động của enzyme - vị trí xúc tác - tạo thành phức hợp enzyme-cơ chất (ES). Enzyme có tính đặc hiệu cao đối với cơ chất của chúng. Xem lại Hình 8.9 tiếp theo2 â€¢ Sự thay đổi năng lượng tự do (AG) của một phản ứng xác định điểm cân bằng hóa học của nó, tại đó các phản ứng thuận và phản ứng nghịch diễn ra với tốc độ như nhau. • Phản ứng tỏa nhiệt giải phóng năng lượng tự do và có AG âm. Phản ứng nội sinh tiêu thụ hoặc cần năng lượng tự do và có AG dương. Phản ứng nội sinh chỉ diễn ra nếu năng lượng tự do được cung cấp. Ôn lại Hình 8.3 â€¢ Trao đổi chất là tổng hợp của tất cả các phản ứng sinh hóa (trao đổi chất) trong cơ thể sinh vật. Phản ứng dị hóa có liên quan đến sự phân hủy các phân tử phức tạp và giải phóng năng lượng (có tính chất tỏa nhiệt). Phản ứng đồng hóa tạo nên sự phức tạp trong tế bào và mang tính nội sinh. u CHƯƠNG TÓM TẮT(8) Vai trò của ATP trong năng lượng sinh hóa là gì? ™ Adenosine triphosphate (ATP) đóng vai trò như một loại tiền tệ năng lượng trong tế bào. Quá trình thủy phân ATP giải phóng một lượng năng lượng tự do tương đối lớn. • Chu trình ATP kết hợp các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng tự do, thu năng lượng tự do từ các phản ứng tỏa nhiệt và cung cấp năng lượng tự do cho các phản ứng thu năng lượng. Ôn lại Hình 8.6, HOẠT ĐỘNG 8.1 8.3 Enzyme là gì? • Tốc độ của phản ứng hóa

học không phụ thuộc vào AG mà được xác định bởi hàng rào năng lượng. Ôn lại Hình 8.8 – Enzyme là chất xúc tác protein ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng sinh học bằng cách hạ thấp hàng rào năng lượng, cung cấp năng lượng kích hoạt (Ea) cần thiết để bắt đầu phản ứng. Ôn lại Hình 8.10, HOẠT ĐỘNG 8.2 â€¢ Cơ chất liên kết với vị trí hoạt động của enzyme - vị trí xúc tác - tạo thành phức hợp enzyme-cơ chất (ES). Enzyme có tính đặc hiệu cao đối với cơ chất của chúng. Xem lại Hình 8.9 tiếp theo2 â€¢ Sự thay đổi năng lượng tự do (AG) của một phản ứng xác định điểm cân bằng hóa học của nó, tại đó các phản ứng thuận và phản ứng nghịch diễn ra với tốc độ như nhau. • Phản ứng tỏa nhiệt giải phóng năng lượng tự do và có AG âm. Phản ứng nội sinh tiêu thụ hoặc cần năng lượng tự do và có AG dương. Phản ứng nội sinh chỉ diễn ra nếu năng lượng tự do được cung cấp. Ôn lại Hình 8.3 â€¢ Trao đổi chất là tổng hợp của tất cả các phản ứng sinh hóa (trao đổi chất) trong cơ thể sinh vật. Phản ứng dị hóa có liên quan đến sự phân hủy các phân tử phức tạp và giải phóng năng lượng (có tính chất tỏa nhiệt). Phản ứng đồng hóa tạo nên sự phức tạp trong tế bào và mang tính nội sinh. u CHƯƠNG TÓM TẮT(8) Vai trò của ATP trong năng lượng sinh hóa là gì? ™ Adenosine triphosphate (ATP) đóng vai trò như một loại tiền tệ năng lượng trong tế bào. Quá trình thủy phân ATP giải phóng một lượng năng lượng tự do tương đối lớn. • Chu trình ATP kết hợp các phản ứng tỏa nhiệt và thu năng lượng tự do, thu năng lượng tự do từ các phản ứng tỏa nhiệt và cung cấp năng lượng tự do cho các phản ứng thu năng lượng. Ôn lại Hình 8.6, HOẠT ĐỘNG 8.1 8.3 Enzyme là gì? • Tốc độ của phản ứng hóa học không phụ thuộc vào AG mà được xác định bởi hàng rào năng lượng. Ôn lại Hình 8.8 – Enzyme là chất xúc tác protein ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng sinh học bằng cách hạ thấp hàng rào năng lượng, cung cấp năng lượng kích hoạt (Ea) cần thiết để bắt đầu phản ứng. Ôn lại Hình 8.10, HOẠT ĐỘNG 8.2 â€¢ Cơ chất liên kết với vị trí hoạt động của enzyme - vị trí xúc tác - tạo thành phức hợp enzyme-cơ chất (ES). Enzyme có tính đặc hiệu cao đối với cơ chất của chúng. Xem lại Hình 8.9 tiếp theoHOẠT ĐỘNG 8.2 – Cơ chất liên kết với vị trí hoạt động của enzyme – vị trí xúc tác – tạo thành phức hợp enzyme-cơ chất (ES). Enzyme có tính đặc hiệu cao đối với cơ chất của chúng. Xem lại Hình 8.9 tiếp theoHOẠT ĐỘNG 8.2 – Cơ chất liên kết với vị trí hoạt động của enzyme – vị trí xúc tác – tạo thành phức hợp enzyme-cơ chất (ES). Enzyme có tính đặc hiệu cao đối với cơ chất của chúng. Xem lại Hình 8.9 tiếp theo

Tóm tắt chương 163 Enzyme hoạt động như thế nào? • Tại vị trí hoạt động, chất nền có thể được định hướng chính xác, biến đổi về mặt hóa học hoặc bị biến dạng. Kết quả là chất nền dễ dàng hình thành trạng thái chuyển tiếp và phản ứng diễn ra. Ôn lại Hình 8.1 1 â€¢ Chất nền liên kết làm cho nhiều enzyme thay đổi hình dạng, bộc lộ (các) vị trí hoạt động của chúng và cho phép xúc tác. Sự thay đổi hình dạng enzyme do liên kết với cơ chất được gọi là sự phù hợp cảm ứng. Ôn lại Hình 8.12 – Một số enzyme cần những chất khác, được gọi là cofactor, để thực hiện quá trình xúc tác. Các nhóm chân tay giả được liên kết vĩnh viễn với enzyme; coenzym thì không. Coenzym có thể được coi là chất nền vì nó bị biến đổi sau phản ứng và sau đó được giải phóng khỏi enzym. • Nồng độ cơ chất ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng được xúc tác bởi enzyme. ™ Hoạt động của enzyme phải tuân theo quy định. Một số chất ức chế liên kết không thể đảo ngược với enzyme. Những người khác liên kết thuận nghịch. Ôn lại Hình 8.1 5# 8.1 6, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 8.1 â€¢ Một tác nhân dị lập thể liên kết với một vị trí khác ngoài vị trí hoạt động và ổn định dạng hoạt động hoặc không hoạt động của enzyme. Ôn lại Hình 8.1 7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 8.2 â€¢ Sản phẩm cuối cùng của quá trình trao đổi chất có thể ức chế một loại enzyme xúc tác bước cam kết của quá trình đó. Ôn lại Hình 8.18 – Quá trình phosphoryl hóa thuận nghịch là một cơ chế quan trọng khác để điều chỉnh hoạt động của enzyme. ™ Enzym rất nhạy cảm với môi trường của chúng. Cả pH và nhiệt độ đều ảnh hưởng đến hoạt động của enzyme. Xem lại Hình 8.1 9, 8.20 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động Life10e.com/is8 Hoạt động của enzyme được điều chỉnh như thế nào? • Quá trình trao đổi chất được tổ chức thành các con đường trong đó sản phẩm của một phản ứng là chất phản ứng cho phản ứng tiếp theo. Mỗi phản ứng trong con đường này được xúc tác bởi một enzyme khác nhau. CHƯƠNG GHI NHỚ 1. Coenzym khác với enzym ở chỗ coenzim là a. chỉ hoạt động bên ngoài tế bào. b. polyme của axit amin. c. các phân tử nhỏ hơn, chẳng hạn như vitamin. d. đặc hiệu cho một phản ứng. đ. luôn mang photphat năng lượng cao. 2. Phát biểu nào về nhiệt động lực học là đúng? Một. Năng lượng tự do được sử dụng hết trong một phản ứng tỏa nhiệt. b. Năng lượng tự do không thể được sử dụng để thực hiện công việc. c. Tổng lượng năng lượng có thể thay đổi sau một quá trình biến đổi hóa học. d. Năng lượng tự do có thể là động năng nhưng không phải

là thế năng. đ. Entropy có xu hướng tăng. 3. Vị trí hoạt động của enzyme a. không bao giờ thay đổi hình dạng. b. không tạo thành liên kết hóa học với cơ chất. c. xác định tính đặc hiệu của enzyme bằng cấu trúc của nó. d. trông giống như một khối nhô ra khỏi bề mặt của enzyme. đ. làm thay đổi AG của phản ứng. 4. Phân tử ATP là a. một thành phần của hầu hết các protein. b. năng lượng cao nhờ sự hiện diện của adenine. c. cần thiết cho nhiều phản ứng sinh hóa chuyển hóa năng lượng. d. một chất xúc tác. đ. được sử dụng trong một số phản ứng tỏa nhiệt để cung cấp năng lượng. 5. Trong phản ứng có xúc tác enzym, a. chất nền không thay đổi. b.tốc độ giảm khi nồng độ cơ chất tăng. c. enzym có thể bị thay đổi vĩnh viễn. d. chủng có thể được thêm vào chất nền. đ. tốc độ không bị ảnh hưởng bởi nồng độ cơ chất. 6. Phát biểu nào về chất ức chế enzym là không đúng? Một. Chất ức chế cạnh tranh liên kết với vị trí hoạt động của enzyme. b. Một chất ức chế allosteric liên kết với một vị trí trên dạng hoạt động của enzyme. c. Chất ức chế không cạnh tranh liên kết với 2-3,10-1118-19,20-21 d. một trang web khác với trang web đang hoạt động. đ. Sự ức chế không cạnh tranh không thể được khắc phục hoàn toàn bằng cách bổ sung thêm chất nền. f. Sự ức chế cạnh tranh có thể được khắc phục hoàn toàn bằng cách bổ sung thêm chất nền. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Điều gì khiến các phản ứng nội sinh có thể xảy ra trong cơ thể sinh vật? 8. Xét hai loại protein: một loại là enzyme hòa tan trong bào tương của tế bào, loại còn lại là kênh ion trong màng sinh chất của tế bào. So sánh cấu trúc của hai loại protein, cho thấy ít nhất hai điểm khác biệt quan trọng. 9. Vẽ biểu đồ năng lượng tự do theo diễn biến thời gian của phản ứng thu năng lượng và tương tự đối với phản ứng thu năng lượng. Bao gồm năng lượng kích hoạt trên cả hai ô. Dán nhãn Ea và AG trên cả hai đồ thị.

164 CHƯƠNG 8 Năng lượng, Enzyme và Sự trao đổi chất 10. Khi khoai tây được gọt vỏ, enzyme polyphenol oxidase gây ra sự đổi màu bằng cách xúc tác quá trình oxy hóa một số phân tử, sử dụng 02 làm cơ chất. Giải thích các nhận xét sau: a. Nếu khoai tây được gọt vỏ dưới nước và giữ ở đó thì màu nâu sẽ giảm đi. b. Khoai tây đã được luộc ở 100°C rồi cắt lát sẽ không chuyển sang màu nâu. c. Nếu thoa nước chanh (pH 3) lên khoai tây mới gọt vỏ, chúng sẽ không có màu nâu. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 11. Xét một enzym chịu sự điều hòa dị lập thể. Nếu một chất ức chế cạnh tranh (không phải chất ức chế dị lập thể) được thêm vào dung dịch chứa enzyme đó, thì tỷ lệ giữa các phân tử enzyme ở dạng hoạt động và các phân tử ở dạng không hoạt động sẽ tăng lên. Giải thích quan sát này. 12. Ở người, hydrogen peroxide (H202) là một chất độc nguy hiểm được tạo ra như một sản phẩm phụ của một số con đường trao đổi chất. Sự tích tụ H202 bị ngăn chặn bằng cách chuyển đổi nó thành H20 vô hại, một phản ứng được xúc tác bởi enzyme catalase được đặt tên thích hợp. Các chất ô nhiễm không khí có thể ức chế enzyme này và khiến các cá nhân dễ bị tổn thương mô bởi H202. Làm thế nào bạn có thể điều tra xem liệu catalase có cơ chế allosteric hay không allosteric và liệu các chất ô nhiễm có đóng vai trò là chất ức chế cạnh tranh hay không cạnh tranh hay không? 2 H202 CatalaSV 02 + 2 H20 Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về đường cong học tập, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Con đường thu hoạch năng lượng hóa học CHƯƠNG 9.1 Quá trình oxy hóa glucose giải phóng năng lượng hóa học như thế nào? 9.2 Con đường hiếu khí của quá trình dị hóa glucose là gì? 9.3 Quá trình phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? 9.4 Làm thế nào để thu được năng lượng từ Glucose khi không có oxy? 9.5 Các con đường trao đổi chất có liên quan với nhau và được điều hòa như thế nào? Máy sưởi tích hợp Một em bé sơ sinh có lượng mỡ nâu dự trữ dồi dào, có thể bị oxy hóa để giải phóng nhiệt thay vì năng lượng hóa học. "Dịch bệnh Béo phì"; có lẽ là câu chuyện lớn nhất gần đây về sức khỏe của người dân ở các nước phát triển. Đã có quá nhiều tuyên bố của các bác sĩ, chuyên gia y tế công cộng và chính trị gia đến mức người ta dễ dàng nghĩ rằng tất cả đều đã bị cường điệu hóa. Tuy nhiên, với 15% trẻ em và 30% người lớn ở Hoa Kỳ được mô tả là béo phì, chúng ta phải đối mặt với sự gia tăng đáng kể các bệnh liên quan đến béo phì như tiểu đường, bệnh tim và ung thư. Thiệt hại về người và tài chính của việc này sẽ rất lớn. Những gì có thể được thực hiện? Hầu hết mọi người đều đồng ý rằng trong phần lớn các trường hợp, bệnh béo phì có thể được ngăn ngừa hoặc giảm bớt nếu chúng ta ăn ít hơn và tập thể dục nhiều hơn. Tất cả đều là vấn đề năng lượng: nếu chúng ta ăn nhiều phân tử tạo ra năng lượng hơn mức chúng ta cần để xây dựng cơ thể và cung cấp năng lượng cho các hoạt động như chức năng não và hoạt động thể chất, chúng ta sẽ tích trữ năng lượng không cần thiết dưới dạng chất béo. Về mặt tiến hóa, điều này thường có lợi vì chất béo dự trữ năng lượng trong các liên

kết C – C và C – H để sử dụng sau này khi thức ăn khan hiếm. Nhưng chất béo dư thừa, như đã nói ở trên, lại gây ra những hậu quả bất lợi. Không phải tất cả các mô mỡ hoặc mô mỡ đều giống nhau. Mô mỡ trắng (đôi khi được gọi đơn giản là "mỡ trắng") được sử dụng chủ yếu để dự trữ năng lượng. Nhưng một số mô mỡ có màu nâu do nồng độ ty thể cao, có sắc tố chứa sắt. Khi các phân tử giàu năng lượng trong mỡ nâu bị dị hóa, năng lượng dự trữ sẽ được giải phóng không phải dưới dạng năng lượng hóa học mà dưới dạng nhiệt. Các tế bào trong mỡ nâu tạo ra một loại protein gọi là UCP1 (protein tách cặp 1) chèn vào màng bên trong của ty thể, khiến chúng có khả năng thấm vào các proton (H+). Như bạn sẽ thấy, tính không thấm chung của các màng này đối với H+ là chìa khóa để kết hợp quá trình dị hóa của các phân tử như chất béo với việc giải phóng năng lượng dự trữ của chúng ở dạng hóa học (để tạo ra ATP). Nếu màng có khả năng thấm H+, sự liên kết này sẽ bị mất và năng lượng dự trữ sẽ được giải phóng dưới dạng nhiệt. Trẻ sơ sinh được sinh ra với rất nhiều mỡ nâu ở vùng lưng và vai - chiếm khoảng 5% trọng lượng cơ thể của chúng. Bởi vì trẻ sơ sinh có tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích cao nên chúng có xu hướng mất nhiều nhiệt. Một cách để chúng giữ ấm là tạo ra nhiệt trong các mô mỡ màu nâu. Khi trẻ lớn lên, hàm lượng mỡ nâu trong cơ thể giảm đi. Người trưởng thành chủ yếu có chất béo trắng, có ít UCP1 hơn và tạo ra ít nhiệt hơn khi chất béo bị dị hóa. Người ta từng cho rằng mỡ nâu không có ở người trưởng thành.Nhưng gần đây người ta xác nhận rằng người lớn có một ít mỡ nâu ở vùng ngực trên và cổ. Điều thú vị là, những người béo phì có ít mỡ nâu hơn những người gầy, dẫn đến gợi ý rằng mỡ nâu có thể liên quan đến xu hướng giữ dáng thon gọn. Một khả năng thú vị là những khám phá gần đây về mỡ nâu và UCP1 có thể dẫn đến những phương pháp giảm cân mới. w Mỡ nâu ở người lớn có thể là mục tiêu để giảm cân không? Xem câu trả lời ở trang 182.

 Con đường thu năng lượng hóa học Quá trình oxy hóa glucose giải phóng năng lượng hóa học như thế nào? Năng lượng được lưu trữ trong các liên kết cộng hóa trị của nhiên liệu và nó có thể được giải phóng và biến đổi. Đốt củi trong lửa trại sẽ giải phóng năng lượng dưới dạng nhiệt và ánh sáng. Trong tế bào, các phân tử nhiên liệu giải phóng năng lượng hóa học được sử dụng để tạo ra ATP, từ đó thúc đẩy các phản ứng nội sinh. ATP là trung tâm của quá trình biến đổi năng lượng của mọi sinh vật sống. Các tế bào và sinh vật quang hợp sử dụng năng lượng từ ánh sáng mặt trời để tổng hợp nhiên liệu của chính chúng, như chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 10. Ở các tế bào không quang hợp, nhiên liệu hóa học phổ biến nhất là đường glucose (C6H1206). Các phân tử khác, bao gồm carbohydrate, chất béo và protein khác, có thể cung cấp năng lượng cho toàn bộ cơ thể. Tuy nhiên, để giải phóng năng lượng, chúng phải được chuyển đổi thành glucose hoặc các hợp chất trung gian có thể tham gia vào các con đường chuyển hóa glucose khác nhau. Ở đây chúng ta nên lưu ý rằng một số sinh vật nhân sơ (vi khuẩn và vi khuẩn cổ) có thể thu năng lượng hóa học từ các nguồn vô cơ như ion kim loại, hydro sunfua và amoniac. Ngoài ra, sinh vật nhân sơ sử dụng nhiều con đường trao đổi chất khác nhau để chuyển đổi năng lượng hóa học (cả hữu cơ và vô cơ) thành dạng có thể sử dụng được. Những con đường này là các hình thức hô hấp kỵ khí hoặc lên men mà chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 9.3 và 9.4. Trong phần này chúng ta khám phá cách tế bào lấy năng lượng từ glucose bằng quá trình oxy hóa hóa học, được thực hiện thông qua một loạt các con đường trao đổi chất. Năm nguyên tắc chi phối quá trình trao đổi chất: • Một sự biến đổi hóa học phức tạp xảy ra trong một loạt các phản ứng riêng biệt tạo thành một quá trình trao đổi chất. - Mỗi phản ứng được xúc tác bởi một enzyme cụ thể. â€¢ Nhiều con đường trao đổi chất đều giống nhau ở tất cả các sinh vật, từ vi khuẩn đến con người. • Ở sinh vật nhân chuẩn, nhiều con đường trao đổi chất được chia thành từng ngăn, với một số phản ứng nhất định xảy ra bên trong các bào quan cụ thể. • Một số enzyme quan trọng trong mỗi con đường trao đổi chất có thể bị ức chế hoặc kích hoạt để thay đổi tốc độ của con đường đó. Tế bào giữ lại năng lượng tự do trong khi chuyển hóa glucose Như chúng ta đã thấy ở Phần 2.3, quá trình đốt cháy (đốt cháy) quen thuộc rất giống với các quá trình hóa học giải phóng năng lượng trong tế bào. Nếu đốt cháy glucose, nó sẽ phản ứng với khí oxy (02), tạo thành carbon dioxide và nước và giải phóng năng lượng dưới dạng nhiệt. Phương trình cân bằng của phản ứng hoàn toàn là C6H1206 + 6 02 — > 6 C02 + 6 H20 + năng lượng tự do (AG = -686 kcal/ mol) Đây là phản ứng oxy hóa-khử (xem trang tiếp theo), trong đó glucose mất electron (trở nên oxy hóa) và oxy thu chúng (trở nên khử). Năng lượng toả ra có thể dùng để thực hiện công. Phương trình tương tự áp dụng cho quá trình dị hóa tổng thể glucose trong tế bào. Tuy nhiên, trái ngược với quá trình đốt cháy, quá trình dị hóa glucose là một con đường gồm nhiều bước. Mỗi bước được xúc tác bởi một enzyme và quá trình này được chia thành các ngăn.Sun v Aerobic (hiện tại 02) Hô

hấp tế bào â€¢ Quá trình oxy hóa hoàn toàn â€¢ Chất thải: H20, C02 â€¢ Năng lượng ròng bị giữ lại trên mỗi glucose: 32 j'aIP Kỵ khí (02 vắng mặt) LÊN MEN â€¢ Quá trình oxy hóa không hoàn toàn â €¢ Sản phẩm thải: axit lactic hoặc ethanol và C02 â€¢ Năng lượng ròng bị giữ lại trên mỗi glucose: 2 y^jp^ 9.1 Năng lượng cho sự sống Nhiều sinh vật nhân sơ và tất cả sinh vật nhân chuẩn lấy năng lượng từ các hợp chất thực phẩm được tạo ra bởi quá trình quang hợp. Họ chuyển đổi các hợp chất này thành glucose, sau đó chúng chuyển hóa để giữ năng lượng trong ATP. Không giống như quá trình đốt cháy, quá trình dị hóa glucose được điều hòa chặt chẽ và xảy ra ở nhiệt độ phù hợp với sự sống. Con đường dị hóa glucose "chiết xuất" năng lượng được lưu trữ trong các liên kết cộng hóa trị của glucose và thay vào đó dự trữ nó trong các phân tử ATP thông qua phản ứng phosphoryl hóa: ADP + P{ + năng lượng tự do — > ATP ATP là đồng tiền năng lượng của tế bào (xem Chương 8). Năng lượng bị giữ lại trong ATP có thể được sử dụng để thực hiện công việc của tế bào - chẳng hạn như chuyển động của cơ hoặc vận chuyển tích cực qua màng - giống như năng lượng thu được từ quá trình đốt cháy có thể được sử dụng để thực hiện công cơ học. Sự thay đổi năng lượng tự do tiêu chuẩn do sự chuyển đổi hoàn toàn glucose và O2 thành C02 và nước, dù bằng quá trình đốt cháy hay chuyển hóa, là -686 kcal/mol (-2,870 kj/mol). Do đó, phản ứng tổng thể có tính tỏa nhiệt cao và có thể thúc đẩy sự hình thành nội sinh của một lượng lớn ATP từ ADP và photphat. Lưu ý rằng trong phần thảo luận tiếp theo, "năng lượng" nghĩa là năng lượng tự do. Ba quá trình dị hóa thu năng lượng trong các liên kết hóa học của glucose: đường phân, hô hấp tế bào và lên men (Hình 9.1). Cả ba quá trình đều liên quan đến các con đường được tạo thành từ nhiều phản ứng hóa học riêng biệt. ™ Quá trình đường phân bắt đầu quá trình dị hóa glucose. Thông qua một loạt các sắp xếp lại hóa học, glucose được chuyển đổi thành hai phân tử của sản phẩm ba carbon pyruvate và một lượng nhỏ năng lượng được thu giữ ở dạng có thể sử dụng được. Đường phân là một quá trình yếm khí vì nó không cần 02. â€¢ Hô hấp tế bào sử dụng 02 từ môi trường nên nó là quá trình hiếu khí. Mỗi phân tử pyruvate được chuyển đổi hoàn toàn thành ba phân tử C02 thông qua một loạt các con đường dị hóa bao gồm quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric.ADP + P{ + năng lượng tự do — > ATP ATP là đồng tiền năng lượng của tế bào (xem Chương 8). Năng lượng bị giữ lại trong ATP có thể được sử dụng để thực hiện công việc của tế bào - chẳng hạn như chuyển động của cơ hoặc vận chuyển tích cực qua màng - giống như năng lượng thu được từ quá trình đốt cháy có thể được sử dụng để thực hiện công cơ học. Sự thay đổi năng lượng tự do tiêu chuẩn do sự chuyển đổi hoàn toàn glucose và O2 thành C02 và nước, dù bằng quá trình đốt cháy hay chuyển hóa, là -686 kcal/mol (-2,870 kj/mol). Do đó, phản ứng tổng thể có tính tỏa nhiệt cao và có thể thúc đẩy sự hình thành nội sinh của một lượng lớn ATP từ ADP và photphat. Lưu ý rằng trong phần thảo luận tiếp theo, "năng lượng" nghĩa là năng lượng tự do. Ba quá trình dị hóa thu năng lượng trong các liên kết hóa học của glucose: đường phân, hô hấp tế bào và lên men (Hình 9.1). Cả ba quá trình đều liên quan đến các con đường được tạo thành từ nhiều phản ứng hóa học riêng biệt. ™ Quá trình đường phân bắt đầu quá trình dị hóa glucose. Thông qua một loạt các sắp xếp lại hóa học, glucose được chuyển đổi thành hai phân tử của sản phẩm ba carbon pyruvate và một lượng nhỏ năng lượng được thu giữ ở dạng có thể sử dụng được. Đường phân là một quá trình yếm khí vì nó không cần 02. â€¢ Hô hấp tế bào sử dụng 02 từ môi trường nên nó là quá trình hiếu khí. Mỗi phân tử pyruvate được chuyển đổi hoàn toàn thành ba phân tử C02 thông qua một loạt các con đường dị hóa bao gồm quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric.ADP + P{ + năng lượng tự do — > ATP ATP là đồng tiền năng lượng của tế bào (xem Chương 8). Năng lượng bị giữ lại trong ATP có thể được sử dụng để thực hiện công việc của tế bào - chẳng hạn như chuyển động của cơ hoặc vận chuyển tích cực qua màng - giống như năng lượng thu được từ quá trình đốt cháy có thể được sử dụng để thực hiện công cơ học. Sự thay đổi năng lượng tự do tiêu chuẩn do sự chuyển đổi hoàn toàn glucose và O2 thành C02 và nước, dù bằng quá trình đốt cháy hay chuyển hóa, là -686 kcal/mol (-2,870 kj/mol). Do đó, phản ứng tổng thể có tính tỏa nhiệt cao và có thể thúc đẩy sự hình thành nội sinh của một lượng lớn ATP từ ADP và photphat. Lưu ý rằng trong phần thảo luận tiếp theo, "năng lượng" nghĩa là năng lượng tự do. Ba quá trình dị hóa thu năng lượng trong các liên kết hóa học của glucose: đường phân, hô hấp tế bào và lên men (Hình 9.1). Cả ba quá trình đều liên quan đến các con đường được tạo thành từ nhiều phản ứng hóa học riêng biệt. ™ Quá trình đường phân bắt đầu quá trình dị hóa glucose. Thông qua một loạt các sắp xếp lại hóa học, glucose được chuyển đổi thành hai phân tử của sản phẩm ba carbon pyruvate và một lượng nhỏ năng lượng được thu giữ ở dạng có thể sử dụng được. Đường phân là một quá trình yếm khí vì nó không cần 02. â€¢ Hô hấp tế bào sử dụng 02 từ môi trường nên nó là quá trình hiếu khí. Mỗi phân tử pyruvate được chuyển đổi hoàn toàn thành ba

phân tử C02 thông qua một loạt các con đường dị hóa bao gồm quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric.

9.1 Quá trình oxy hóa glucose giải phóng năng lượng hóa học như thế nào? 167 và hệ thống vận chuyển điện tử (chuỗi hô hấp). Trong quá trình này, phần lớn năng lượng dự trữ trong liên kết cộng hóa trị của pyruvate được thu giữ để tạo thành ATP. â€¢ Quá trình lên men không liên quan đến 02 (đó là kỵ khí). Quá trình lên men chuyển đổi pyruvate thành axit lactic hoặc rượu etylic (etanol), đây vẫn là những phân tử tương đối giàu năng lượng. Bởi vì quá trình phân hủy glucose không hoàn toàn nên năng lượng được giải phóng khi quá trình đường phân kết hợp với quá trình lên men sẽ ít hơn nhiều so với khi nó kết hợp với quá trình hô hấp tế bào. H i H H 1 HO i o II o=Â® X i -Â©i X H â€" OH O II -Â® 1 X o II -Â® 1 X 1 H H Metan (CH4) Metanol (CHgOH) Formaldehyde (CH20) Axit formic (HCOOH) Carbon dioxide (C02) - â–º Trạng thái khử nhiều nhất Trạng thái oxy hóa nhiều nhất Năng lượng tự do cao nhất Năng lượng tự do thấp nhất Phản ứng oxi hóa khử truyền electron và năng lượng Như chúng ta đã thảo luận trong Phần 8.2, việc bổ sung nhóm photphat vào ADP để tạo ATP là một phản ứng nội sinh (xem Hình 8.6). Nó đạt được bằng cách kết hợp phản ứng tỏa nhiệt với quá trình sản xuất ATP: năng lượng giải phóng trong phản ứng tỏa nhiệt được sử dụng để thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP. Các electron được chuyển giao trong phản ứng tỏa nhiệt. Phản ứng trong đó chất này chuyển một hoặc nhiều electron sang chất khác được gọi là phản ứng oxi hóa khử hoặc phản ứng oxi hóa khử. • Sự khử là sự nhận thêm một hoặc nhiều electron của một nguyên tử, ion hoặc phân tử. 9.2 Quá trình oxy hóa, khử và năng lượng Nguyên tử carbon trong phân tử càng bị oxy hóa nhiều thì năng lượng tự do dự trữ của nó càng ít. Coenzym NAD+ là chất mang điện tử quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử Phần 8.4 mô tả vai trò của coenzym, các phân tử nhỏ hỗ trợ các phản ứng được xúc tác bởi enzym. ADP hoạt động như một coenzym khi nó thu năng lượng được giải phóng trong phản ứng tỏa nhiệt và đóng gói nó để tạo thành ATP. Coenzym nicotinamide adenine dinucleotide (NAD+) hoạt động như chất mang điện tử trong các phản ứng oxi hóa khử: “Quá trình oxy hóa là sự mất đi một hoặc nhiều điện tử. Quá trình oxy hóa và khử luôn xảy ra cùng nhau: khi một hóa chất bị oxy hóa, các electron bị mất sẽ được chuyển sang hóa chất khác, làm khử nó. Trong phản ứng oxi hóa khử, chúng ta gọi chất phản ứng bị khử là chất oxy hóa và chất bị oxy hóa là chất khử: Hợp chất khử A A (chất khử) Hợp chất B bị oxy hóa B (chất oxy hóa) B bị khử, nhận được electron. NAD+ NADH Như bạn có thể thấy, NAD+ tồn tại ở hai dạng khác biệt về mặt hóa học, một dạng oxy hóa (NAD+) và dạng khử (NADH) (Hình 9.3). Hợp chất oxy hóa A B Hợp chất khử B Trong quá trình chuyển hóa glucose, glucose là chất khử (chất cho điện tử) và 02 là chất oxy hóa (chất nhận điện tử). Mặc dù quá trình oxy hóa và khử luôn được xác định theo lưu lượng điện tử, nhưng việc nghĩ theo sự tăng hoặc giảm của các nguyên tử hydro thường đơn giản hơn. Sự chuyển giao electron thường gắn liền với sự chuyển giao các ion hydro (H = H+ + e_). Vì vậy, khi một phân tử mất đi nguyên tử hydro, nó sẽ bị oxy hóa.Nói chung, một phân tử càng bị khử thì càng có nhiều năng lượng được lưu trữ trong các liên kết cộng hóa trị của nó (Hình 9.2). Trong phản ứng oxi hóa khử, một phần năng lượng được truyền từ chất khử sang sản phẩm khử. Phần còn lại vẫn còn trong chất khử hoặc bị mất đi dưới dạng entropy. Như chúng ta sẽ thấy, một số phản ứng chính của quá trình đường phân và hô hấp tế bào là các phản ứng oxy hóa khử tỏa nhiệt cao. Dạng oxy hóa (NAD+) H CONH? p-o/ p4Cr Dạng rút gọn (NADH) H. . H -conh2 Một proton và hai electron được chuyển sang cấu trúc vòng của NAD+. 9.3 NADVNADH là chất mang điện tử trong các phản ứng oxi hóa khử NAD+ là chất nhận điện tử quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử, và do đó dạng khử của nó, NADH, là chất trung gian năng lượng quan trọng trong tế bào. Phần không bị che khuất của phân tử (trái) không bị thay đổi bởi phản ứng oxi hóa khử.

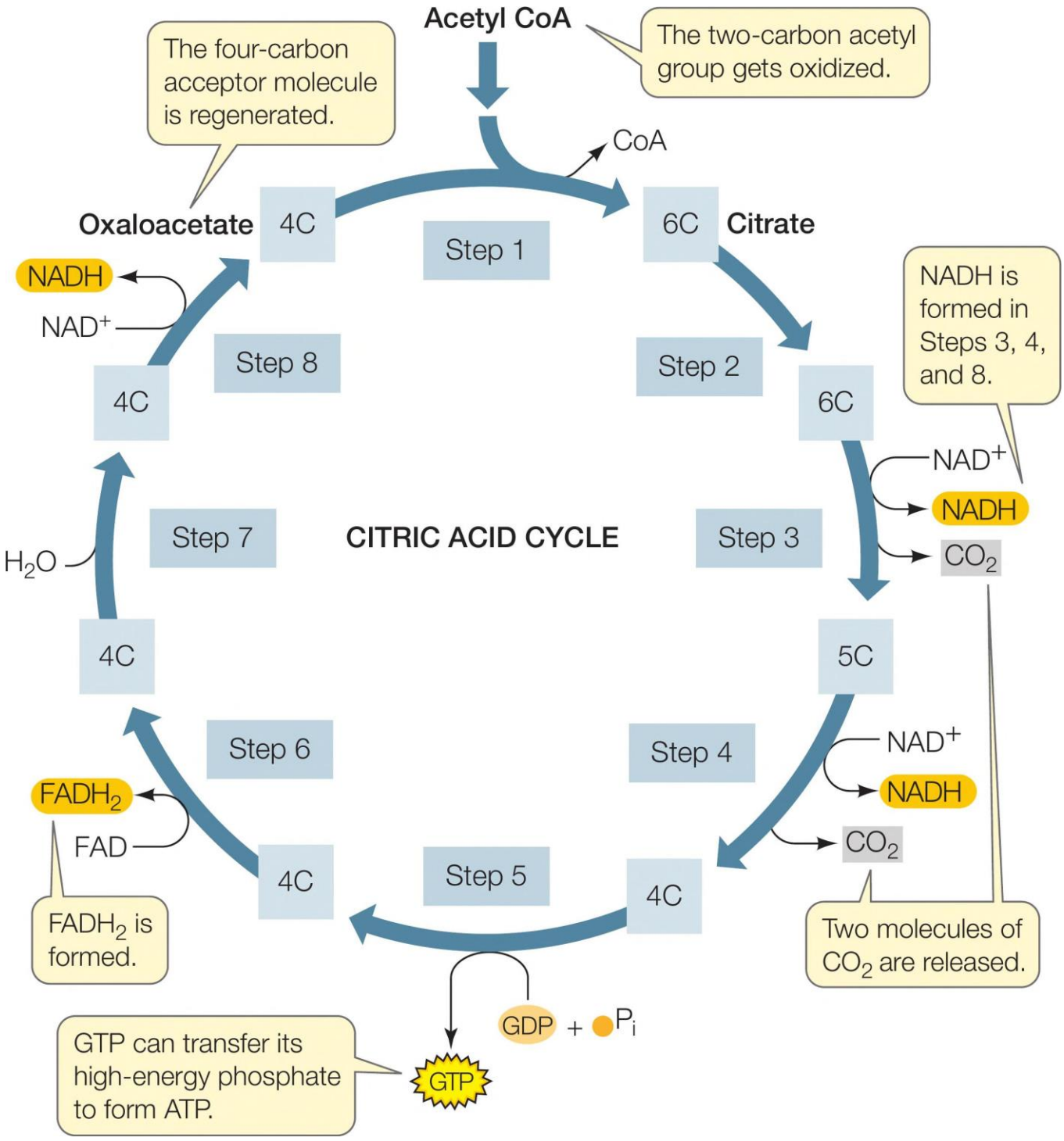
168 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học (A) Đường phân và hô hấp tế bào (B) Đường phân và lên men Cả hai hình thức đều tham gia vào các phản ứng oxi hóa khử. Phản ứng khử NAD+ + H+ + 2 e"-> NADH thực chất là sự chuyển một proton (ion hydro, H+) và hai electron, được giải phóng bởi phản ứng oxy hóa đi kèm. Các electron không còn ở lại với coenzym. Oxy có độ âm điện cao và dễ dàng nhận electron từ NADH. Quá trình oxy hóa NADH bằng 02 (xảy ra theo nhiều bước) NADH + H+ + '/2 02 -4 NAD+ + H20 có tính tỏa nhiệt cao, với sự thay đổi năng lượng tự do tiêu chuẩn ở pH 7 (AG) là -52,4 kcal/ mol (-219 kj/mol). Lưu ý rằng tác nhân oxy hóa xuất hiện ở đây là "V2 02" thay vì "O." Ký hiệu này nhấn mạnh rằng

chính oxy phân tử, 02, đóng vai trò là tác nhân oxy hóa. Giống như ATP có thể được coi là một gói năng lượng tự do 7,3 kcal/mol (30,5 kj/mol), NADH có thể được coi là một gói năng lượng tự do lớn hơn (52,4 kcal/mol, xem ở trên). NAD+ là chất mang điện tử phổ biến trong tế bào, nhưng không phải là chất duy nhất. Một chất mang khác, flavin adenine dinucleotide (FAD), cũng chuyển điện tử trong quá trình chuyển hóa glucose. Tổng quan: Thu hoạch năng lượng từ glucose Cả tế bào nhân chuẩn và tế bào nhân sơ đều có thể thu năng lượng từ glucose bằng cách sử dụng các kết hợp khác nhau của các con đường trao đổi chất sau: â€¢ Trong điều kiện hiếu khí, khi có sẵn 02 chất nhận điện tử cuối cùng, bốn con đường hoạt động (Hình 9.4A)). Quá trình đường phân được theo sau bởi ba con đường hô hấp tế bào: oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric (còn gọi là chu trình Krebs hoặc chu trình axit tricarboxylic) và vận chuyển điện tử/tổng hợp ATP (còn gọi là chuỗi hô hấp). • Ở sinh vật nhân chuẩn và nhiều sinh vật nhân sơ, quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric và chuỗi hô hấp không hoạt động trong điều kiện yếm khí. Pyruvate được tạo ra bởi C02 và H20 Chuyển đến Hoạt động 9.1 Cuộc sống đường phân và lên men10e.com/ac9.1 9.4 Con đường chuyển hóa sinh năng lượng Các phản ứng sinh năng lượng có thể được nhóm thành năm con đường chuyển hóa: đường phân, oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric, tổng hợp chuỗi hô hấp/ATP và lên men. (A) Ba con đường thấp hơn chỉ xảy ra khi có mặt 02 và được gọi chung là hô hấp tế bào. (B) Khi không có 02, quá trình đường phân sẽ được thực hiện sau quá trình lên men. Quá trình đường phân được tiếp tục chuyển hóa bằng quá trình lên men (Hình 9.4B). Tuy nhiên, một số sinh vật nhân sơ có thể thu năng lượng theo các con đường liên quan đến chuỗi hô hấp ngay cả khi không có oxy (hô hấp yếm khí; xem Phần 9.3). Năm con đường được hiển thị trong Hình 9.4 xảy ra ở các vị trí khác nhau trong tế bào (Bảng 9.1). BẢNG 9.1 Vị trí tế bào cho các con đường năng lượng chính ở sinh vật nhân chuẩn và nhân sơ. Sinh vật nhân chuẩn. Sinh vật nhân sơ trong tế bào chất. Đường phân Lên men bên trong ty thể Ma trận Chu trình axit xitric Quá trình oxy hóa pyruvate Màng trong Chuỗi hô hấp Trong tế bào chất Quá trình phân giải đường Lên men Chu trình axit citric Trên màng sinh chất Quá trình oxy hóa pyruvate Chuỗi hô hấp Đi tới Hoạt động 9.2 Con đường năng lượng trong Tế bào Lifel 0e.com/ac9.2

9.2 Con đường hiếu khí của quá trình dị hóa glucose là gì? 169 RECAP 9.1 Năng lượng tự do được giải phóng từ quá trình oxy hóa glucose được giữ lại dưới dạng ATP. Ở nhiều sinh vật nhân sơ và tất cả sinh vật nhân chuẩn, năm con đường chính kết hợp theo những cách khác nhau để tạo ra ATP, cung cấp năng lượng cho vô số phản ứng khác trong tế bào sống. â€¢ Nguyên tắc nào chi phối quá trình trao đổi chất trong tế bào? Xem trang. 166 â€¢ Mô tả cách kết hợp quá trình oxy hóa và khử truyền năng lượng từ phân tử này sang phân tử khác. Xem trang. 167–Giải thích vai trò của NAD+ và 02 đối với electron trong phản ứng oxi hóa khử. Xem trang 167-168 và Hình 9.2 và 9.3 Một phân tử glucose Bây giờ bạn đã có cái nhìn tổng quan về các con đường trao đổi chất thu năng lượng từ glucose, chúng ta hãy xem xét kỹ hơn ba con đường liên quan đến quá trình dị hóa glucose hiếu khí: glycolysis, oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric. Â®Con đường hiếu khí của quá trình dị hóa glucose là gì? Con đường hiếu khí của quá trình dị hóa glucose oxy hóa glucose hoàn toàn thành C02 và H20. Ban đầu, các phản ứng đường phân chuyển đổi phân tử glucose sáu carbon thành hai phân tử pyruvate ba carbon (Hình 9.5). Pyruvate sau đó được chuyển thành C02 trong chuỗi phản ứng thứ hai bắt đầu bằng quá trình oxy hóa pyruvate và tiếp theo là chu trình axit citric. Ngoài việc tạo ra C02, các quá trình oxy hóa còn kết hợp với sự khử các chất mang điện tử, chủ yếu là NAD+. Do đó, phần lớn năng lượng hóa học trong liên kết C – C và C – H của glucose được chuyển sang NAD+ để tạo thành NADH. Cuối cùng, năng lượng này sẽ được chuyển sang ATP, nhưng điều này xảy ra trong một loạt phản ứng riêng biệt liên quan đến vận chuyển điện tử, được gọi là chuỗi hô hấp. Trong chuỗi hô hấp, các phản ứng oxy hóa khử dẫn đến quá trình phosphoryl hóa oxy hóa ADP bởi ATP synthase. Chúng ta sẽ bắt đầu xem xét quá trình dị hóa glucose bằng cách xem xét kỹ hơn quá trình đường phân. Trong quá trình đường phân, glucose bị oxy hóa một phần và một phần năng lượng được giải phóng. Quá trình đường phân diễn ra trong bào tương và bao gồm mười phản ứng xúc tác enzyme. Trong quá trình đường phân, một số liên kết cộng hóa trị giữa các nguyên tử cacbon và hydro trong phân tử glucose bị oxy hóa, giải phóng một phần năng lượng dự trữ. Sản phẩm là hai phân tử pyruvate (axit pyruvic), hai phân tử ATP và hai phân tử NADH. Quá trình đường phân có thể được chia thành hai giai đoạn: phản ứng đầu tư năng lượng ban đầu tiêu thụ ATP và phản ứng thu năng lượng tạo ra ATP và NADH (xem Hình 9.5). 9.5 Đường phân chuyển Glucose thành Pyruvate Glucose được chuyển thành

pyruvate qua mười bước được xúc tác bằng enzyme. Trong quá trình đó, hai ATP được sử dụng (Bước 1 và 3), hai NAD+ được giảm xuống còn hai NADH (Bước 6) và bốn ATP được tạo ra (Bước 7 và 10). Fructose 1 ,6-bisphosphate Bước 4 – i i ch2oÂ® Hâ€" Câ€" OH I c = o I H â€œA * ^ Bước 5 CH20# Một đường sáu carbon được tách thành hai loại đường ba carbon. Hâ€" Câ€" OH I C = 0 I H Hai phân tử glyceraldehyd 3-phosphate Hai phân tử pyruvate

170 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học Để giúp bạn hiểu quá trình mà không đi sâu vào chi tiết, chúng ta sẽ tập trung vào hai phản ứng liên tiếp trong con đường này (Bước 6 và 7 trong Hình 9.5). C = 0 IH 3lyceraldehyd< 3-phosphate Glyceraldehyd ch2o# Phosphoch2oÂ® 3-phosphate glycerate dehydrogenase ^ N X o 1 o1 X kinase Hâ€" Câ€" OH 1 1 c = o O ' c = o â€¢ NAD+ , f I ADP | 1 P| NADH oÂ® Â© 0â€œ 1,3-Bisphospho3-Phosphoglycerate glycerate Đây là những ví dụ về hai loại phản ứng xảy ra lặp đi lặp lại trong quá trình đường phân và trong nhiều con đường trao đổi chất khác: 1. Oxy hóa-khử: Phản ứng đầu tiên là phản ứng tỏa nhiệt – hơn 50 kcal/mol năng lượng được giải phóng trong quá trình oxy hóa glyceraldehyd 3-phosphate. (Hãy nhìn vào nguyên tử carbon phía dưới, trong đó H được thay thế bằng O.) Năng lượng được giữ lại thông qua quá trình khử NAD+ thành NADH. Đây là mối liên hệ giữa quá trình đường phân và các phản ứng oxy hóa tiếp theo (xem Hình 9.4). Sự hình thành acetyl CoA là phản ứng nhiều bước được xúc tác bởi phức hợp pyruvate dehydrogenase, chứa 60 protein riêng lẻ và 5 coenzym khác nhau. Phản ứng tổng thể là tỏa nhiệt và một phân tử NAD+ bị khử thành NADH. Nhưng vai trò chính của acetyl CoA là tặng nhóm acetyl của nó cho hợp chất 4 carbon oxaloacetate, tạo thành phân tử citrate sáu carbon. Điều này bắt đầu chu trình axit citric, một trong những con đường thu hoạch năng lượng quan trọng nhất của cuộc sống. Chu trình axit citric hoàn thành quá trình oxy hóa glucose thành C02 Acetyl CoA là điểm khởi đầu cho chu trình axit citric. Con đường gồm 8 phản ứng này oxy hóa hoàn toàn nhóm axetyl hai cacbon thành hai phân tử C02. Năng lượng tự do giải phóng từ các phản ứng này được thu giữ bởi GDP và các chất mang điện tử NAD+ và FAD (Hình 9.6). [Hãy nhớ ở Phần 7.2 rằng GDP (guanosine diphosphate) là một nucleoside diphosphate 2. Phosphoryl hóa ở mức cơ chất: Phản ứng thứ hai trong chuỗi này cũng là phản ứng tỏa nhiệt, nhưng trong trường hợp này năng lượng được giải phóng ít hơn. Chỉ cần chuyển photphat trực tiếp từ cơ chất sang ADP là đủ, tạo thành ATP. Sản phẩm cuối cùng của quá trình đường phân, pyruvate, bị oxy hóa nhiều hơn glucose. Với sự có mặt của 02, quá trình oxy hóa tiếp theo có thể xảy ra. Ở sinh vật nhân sơ, những phản ứng tiếp theo này diễn ra trong bào tương, nhưng ở sinh vật nhân chuẩn chúng diễn ra trong chất nền ty thể. Tóm lại: • Các bước đầu tiên của quá trình đường phân sử dụng năng lượng thủy phân của hai phân tử ATP trên mỗi phân tử glucose. • Các bước còn lại tạo ra bốn phân tử ATP trên mỗi phân tử glucose, do đó tổng sản lượng ATP là hai phân tử. • Đường phân tạo ra hai phân tử NADH. Nếu có mặt 02, quá trình đường phân sẽ diễn ra theo ba giai đoạn của quá trình hô hấp tế bào: quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric và chuỗi hô hấp/tổng hợp ATP. Quá trình oxy hóa pyruvate liên kết quá trình đường phân và chu trình axit citric Ở sinh vật nhân chuẩn, pyruvate được vận chuyển vào chất nền ty thể (xem Hình 5.11),nơi xảy ra bước tiếp theo trong quá trình dị hóa hiếu khí của glucose. Bước này liên quan đến quá trình oxy hóa pyruvate thành phân tử axetat hai cacbon và C02. Sau đó axetat liên kết với coenzym A để tạo thành acetyl coenzym A (acetyl CoA); CoA được sử dụng trong nhiều phản ứng sinh hóa khác nhau với vai trò là chất mang nhóm acetyl (H3C – C=0). CO X oC = 0 Coenzym A k ^ 0 c = o 1 f] NAD+ 1 rr^ Câ€" CoA 1 ch3 o~ |\IADH> co2 Pyruvate Acetyl CoA O Chuyển sang hoạt động 9.3 Chu trình axit citric C – CoA Lifel 0e.com/ac9.3 I ch3 9.6 Chu trình axit citric Chu trình axit citric bao gồm tám bước; ở bước cuối cùng, chất nhận vật liệu ban đầu, oxaloacetate, được tái sinh. Năng lượng được giải phóng và thu giữ bằng cách khử NAD+ hoặc FAD hoặc bằng cách tạo ra GTP. "6C," "5C," v.v. chỉ ra số lượng nguyên tử carbon trong mỗi chất trung gian trong chu trình.

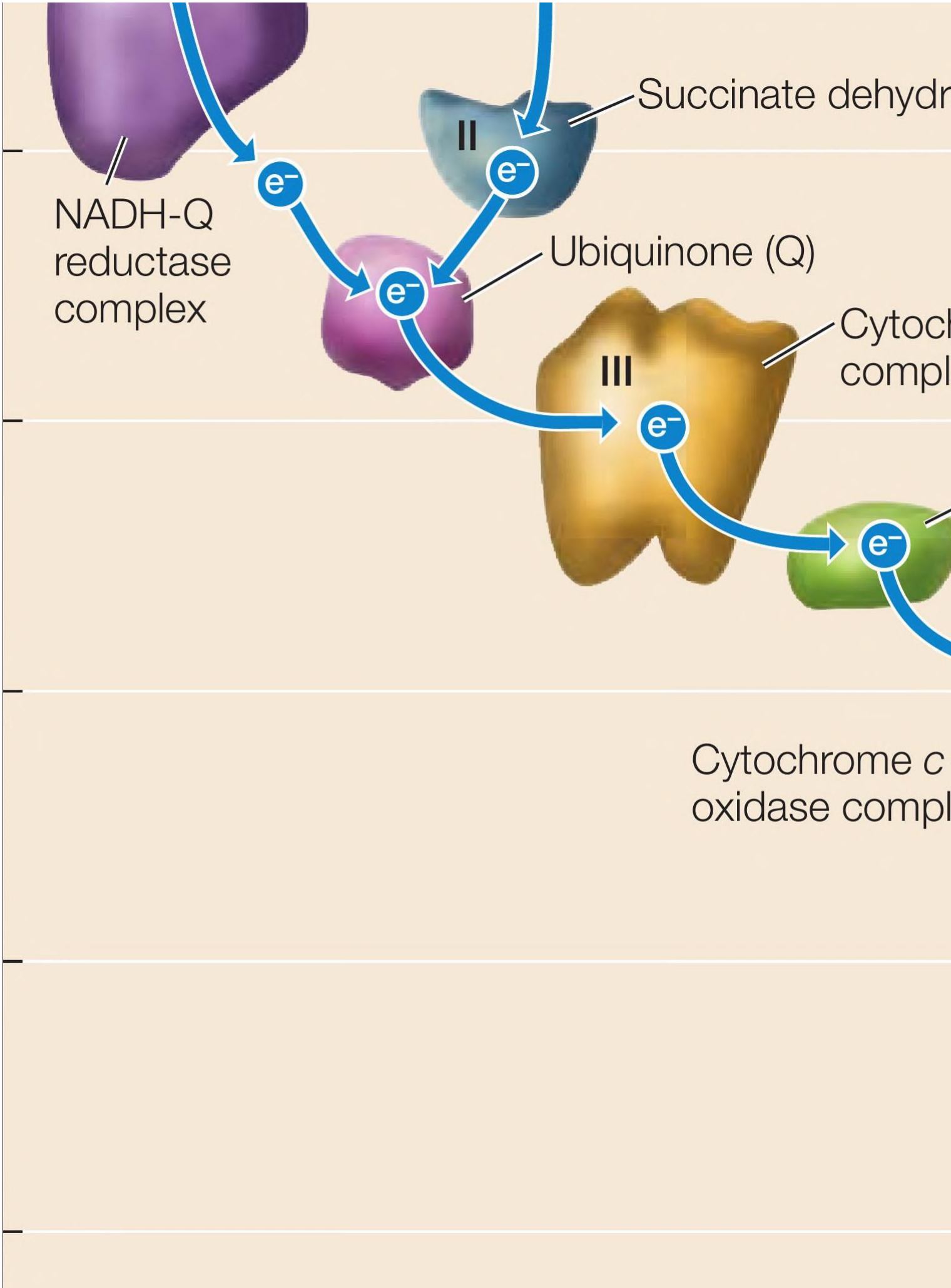


9.3 Quá trình phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? 171 like ADP.] Đây là một chu trình vì nguyên liệu ban đầu, oxaloacetate, được tái sinh ở bước cuối cùng và sẵn sàng tiếp nhận một nhóm acetate khác từ acetyl CoA. Chu trình axit citric hoạt động hai lần đối với mỗi phân tử glucose đi vào quá trình đường phân (một lần cho mỗi pyruvate đi vào ty thể). Hãy tập trung vào phản ứng cuối cùng của chu trình (Bước 8 trong Hình 9.6), làm ví dụ về loại phản ứng xảy ra: COO" I HOâ€" Câ€" H Malate dehydrogenase COO" Tôi c=o CH2 NAD+ NADH ^2 COO" COO" Malate Oxaloacetate Phản ứng oxy hóa này (xem nguyên tử carbon được đánh dấu màu xanh lam) là phản ứng sinh nhiệt và năng lượng giải phóng bị NAD+ giữ lại, tạo thành NADH. Với bốn phản ứng như vậy (FADH2 được tạo ra ở Bước 6 là một coenzym khử tương tự NADH), chu trình axit citric thu được rất nhiều năng lượng hóa học từ quá trình oxy hóa acetyl CoA. Tóm lại: • Đầu vào của chu trình axit citric là axetat (ở dạng acetyl CoA), nước, GDP và các chất mang điện tử bị oxy hóa NAD+

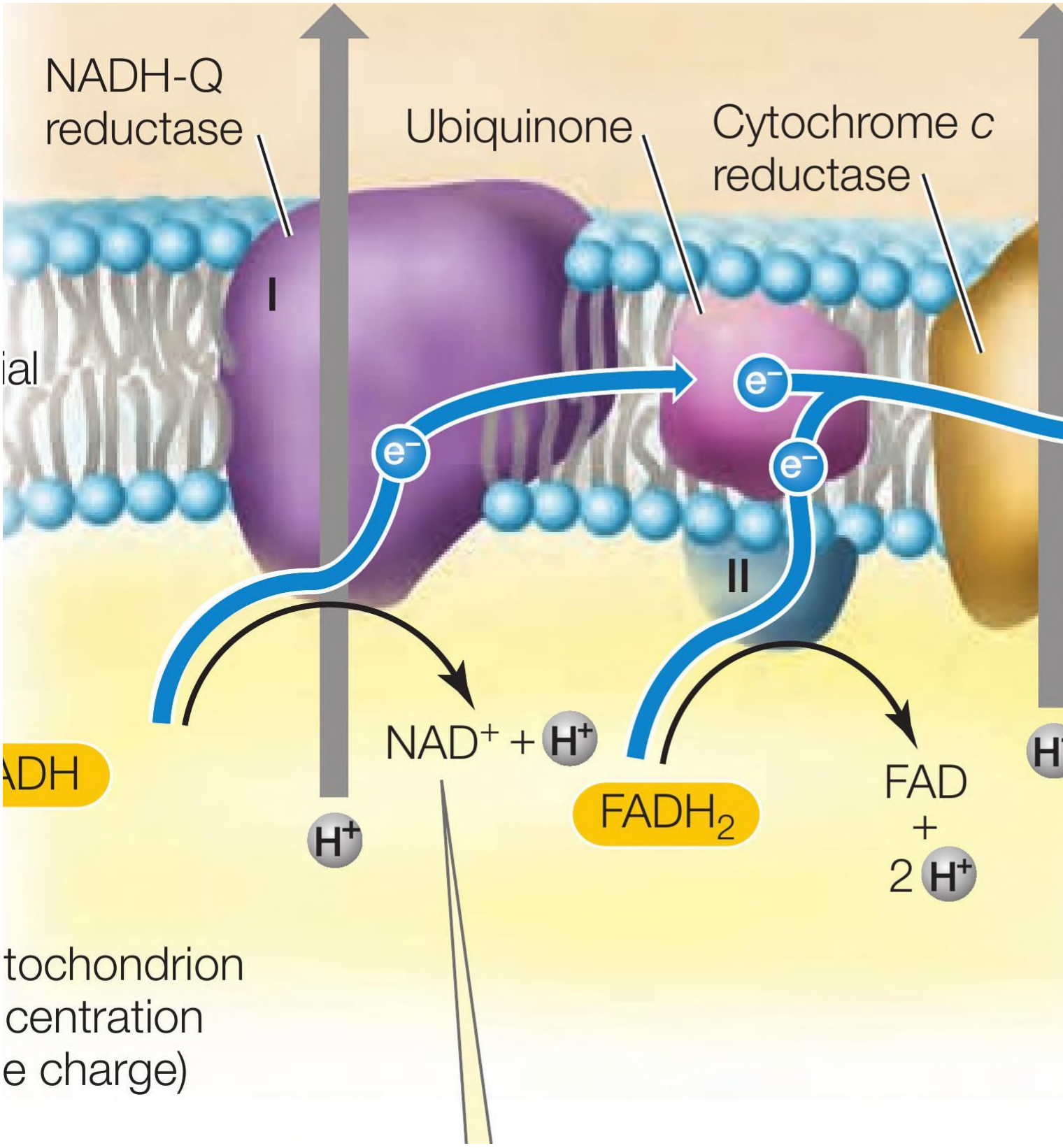
và FAD. Đầu ra là carbon dioxide, chất mang điện tử khử (NADH và FADH2) và một lượng nhỏ GTP. Năng lượng ở photphat cuối cùng của GTP được chuyển sang ATP: GTP + ADP -> ATP + GDP Do đó, chu trình axit citric giải phóng hai nguyên tử cacbon là C02 và tạo ra bốn phân tử mang điện tử khử. Nhìn chung, đối với mỗi phân tử glucose bị oxy hóa, hai phân tử pyruvate được tạo ra trong quá trình đường phân và sau quá trình oxy hóa, chúng sẽ cung cấp hai vòng của chu trình axit citric. Vì vậy quá trình oxy hóa một phân tử glucose tạo ra: 6 C02 10 NADH (2 trong quá trình đường phân, 2 trong quá trình oxy hóa pyruvate và 6 trong chu trình axit citric) Hai FADH2, 4 ATP Pyruvate oxy hóa và chu trình axit citric được điều hòa bởi nồng độ của nguyên liệu ban đầu. Chúng ta đã thấy pyruvate, một phân tử ba carbon, bị oxy hóa hoàn toàn thành C02 bởi pyruvate dehydrogenase và chu trình axit citric. Để chu trình tiếp tục, các phân tử ban đầu - acetyl CoA và chất mang điện tử bị oxy hóa - đều phải được bổ sung. Các chất mang điện tử bị khử trong chu trình axit citric và ở Bước 6 của quá trình đường phân (xem Hình 9.5) và chúng phải được oxy hóa lại: NADH NAD+ + H+ + 2 e" FADH2 -> FAD + 2 H+ + 2 e" Những phản ứng oxy hóa này xảy ra dưới dạng phản ứng oxy hóa khử kết hợp trong đó các phân tử khác bị khử. Khi có mặt, 02 là phân tử cuối cùng chấp nhận các electron này và nó bị khử thành H20. Giảm Quá trình oxy hóa glucose với sự có mặt của 02 bao gồm quá trình đường phân, oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric. Trong quá trình đường phân, glucose được chuyển thành pyruvate với một số năng lượng thu được. Pyruvate bị oxy hóa đầu tiên thành acetyl CoA bởi pyruvate dehydrogenase, sau đó đến C02 bằng chu trình axit citric, giải phóng năng lượng được thu giữ dưới dạng chất mang điện tử khử.• Hiệu suất năng lượng ròng của quá trình glycolysis tính theo năng lượng đầu tư và năng lượng thu được là bao nhiêu? Xem trang. 169 và Hình 9.5 â€¢ Quá trình oxy hóa pyruvate đóng vai trò gì liên quan đến chu trình axit citric? Xem trang. 170 â€¢ Giải thích tại sao quá trình oxy hóa lại NADH là rất quan trọng để tiếp tục chu trình axit citric. Xem trang. 171 và Hình 9.6 Quá trình oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric không thể tiếp tục hoạt động trừ khi có sẵn 02 để nhận điện tử trong quá trình oxy hóa lại các chất mang điện tử bị khử. Tuy nhiên, những electron này không được truyền trực tiếp tới 02 như bạn sẽ tìm hiểu tiếp theo. Phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? Quá trình tổng hợp ATP tổng thể do quá trình oxy hóa lại các chất mang điện tử với sự có mặt của 02 được gọi là quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. Trong phần này chúng ta mô tả quá trình phosphoryl oxy hóa xảy ra ở ty thể, nhưng quá trình tương tự cũng xảy ra ở sinh vật nhân sơ trên màng sinh chất (xem Bảng 9.1). Có thể phân biệt hai thành phần của quá trình: 1. Vận chuyển điện tử. Các electron từ NADH và FADH2 đi qua chuỗi hô hấp, một loạt các chất mang điện tử liên kết với màng. Dòng điện tử dọc theo con đường này dẫn đến sự vận chuyển tích cực các proton ra khỏi ma trận ty thể và qua màng trong ty thể, tạo ra gradient nồng độ proton. 2. Thẩm thấu hóa học. Các proton khuếch tán trở lại chất nền ty thể thông qua một kênh protein, ATP synthase, kết hợp sự khuếch tán này với quá trình tổng hợp ATP. Như chúng tôi đã đề cập trong câu chuyện mở đầu, màng trong ty thể thường không cho proton thấm qua, do đó cách duy nhất để chúng đi theo gradient nồng độ là thông qua kênh.Các proton khuếch tán trở lại chất nền ty thể thông qua một kênh protein, ATP synthase, kết hợp sự khuếch tán này với quá trình tổng hợp ATP. Như chúng tôi đã đề cập trong câu chuyện mở đầu, màng trong ty thể thường không cho proton thấm qua, do đó cách duy nhất để chúng đi theo gradient nồng độ là thông qua kênh.Các proton khuếch tán trở lại chất nền ty thể thông qua một kênh protein, ATP synthase, kết hợp sự khuếch tán này với quá trình tổng hợp ATP. Như chúng tôi đã đề cập trong câu chuyện mở đầu, màng trong ty thể thường không cho proton thấm qua, do đó cách duy nhất để chúng đi theo gradient nồng độ là thông qua kênh.

172 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học o o Trước khi chúng ta đi vào chi tiết về những con đường này, chúng ta hãy xem xét một câu hỏi quan trọng: Tại sao chuỗi hô hấp lại là một quá trình phức tạp như vậy? Tại sao các tế bào không sử dụng bước đơn sau đây? 2 NADH + 2 H+ + 02 -> 2 NAD+ + 2 H20 Câu trả lời là phản ứng này không thể điều chỉnh được. Nó cực kỳ tỏa nhiệt - và quá trình oxy hóa NADH theo cách này sẽ giống như kích hoạt một thanh thuốc nổ trong tế bào. Không có cách sinh hóa nào để thu hoạch lượng năng lượng đó một cách hiệu quả và đưa nó vào sử dụng sinh lý (nghĩa là không có phản ứng trao đổi chất nào mang tính nội sinh đến mức tiêu thụ một phần đáng kể năng lượng đó trong một bước duy nhất). Để kiểm soát sự giải phóng năng lượng trong quá trình oxy hóa glucose, các tế bào đã phát triển một chuỗi hô hấp dài: một loạt phản ứng, mỗi phản ứng giải phóng một lượng nhỏ năng lượng, từng bước một. Chuỗi hô hấp chuyển electron và proton, đồng thời giải phóng năng lượng. Chuỗi hô hấp nằm ở màng trong ty

thể. Do màng gấp nhiều nên có nhiều không gian hơn cho các protein tham gia vào chuỗi so với màng có diện tích bề mặt ít hơn. Có một số thành phần tương tác, bao gồm các protein tích hợp lớn, một protein ngoại vi nhỏ và một phân tử lipid nhỏ. Hình 9.7 biểu diễn đồ thị năng lượng tự do được giải phóng khi các electron truyền qua giữa các hạt tải điện. - Bốn phức hợp protein lớn (I, II, III và IV) chứa chất mang điện tử và các enzyme liên quan. Ở sinh vật nhân chuẩn, chúng là các protein không thể thiếu của màng trong ty thể (xem Hình 5.11), và ba loại là protein xuyên màng. ™ Cytochrome c là một protein ngoại vi nhỏ nằm trong khoang liên màng. Nó được gắn lỏng lẻo vào bề mặt bên ngoài của màng ty thể bên trong. Các electron từ NADH được NADH-Q reductase chấp nhận khi bắt đầu chuỗi vận chuyển điện tử. 50 40 30 20 10 0 Các electron cũng đến từ succinate thông qua FADH2; những electron này được chấp nhận bởi succinate dehydrogenase. Phức hợp NADH-Q reductase Succinate dehydrogenase Ubiquinone (Q) Phức hợp Cytochrome c reductase 9.7 Sự oxy hóa NADH và FADH2 trong chuỗi hô hấp Các electron từ NADH và FADH2 được truyền dọc theo chuỗi hô hấp, một loạt phức hợp protein ở màng trong ty thể có chứa electron chất mang và enzyme. Các chất mang thu được năng lượng tự do khi chúng bị khử và giải phóng năng lượng tự do khi chúng bị oxy hóa. Hình minh họa này cho thấy sự thay đổi năng lượng tự do tiêu chuẩn dọc theo chuỗi hô hấp. Chuyển đến Hoạt động 9.4 Chuỗi hô hấp Lifel 0e.com/ac9.4 chuyển chúng thành oxy. Cuối cùng xảy ra quá trình khử oxy thành H20: 02 + 4 H+ + 4 e" -> 2 H2Q – Ubiquinone (thường được gọi là coenzym Q10; viết tắt Q) là một phân tử lipid nhỏ, không phân cực, di chuyển tự do bên trong lớp kỵ nước bên trong lớp kép phospholipid của màng trong ty thể.Như minh họa trong Hình 9.7, NADH chuyển electron tới phức hợp protein I (được gọi là NADH-Q reductase), sau đó chuyển electron sang Q. Sự chuyển electron này đi kèm với sự sụt giảm lớn năng lượng tự do. Phức hợp II (succinate dehydrogenase) chuyển electron đến Q từ FADH2, được tạo ra ở Bước 6 của chu trình axit citric (xem Hình 9.6). Những electron này vào chuỗi muộn hơn so với NADH và cuối cùng sẽ tạo ra ít ATP hơn. Phức hợp III (cytochrome c reductase) nhận electron từ Q và chuyển chúng tới cytochrome c. Phức hợp IV (cytochrome c oxidase) nhận electron từ cytochrome c và lưu ý rằng bốn proton (H+) cũng bị tiêu hao trong phản ứng này. Điều này góp phần tạo ra gradient nồng độ proton qua màng trong ty thể bằng cách giảm nồng độ proton trong chất nền ty thể. Trong quá trình vận chuyển điện tử, proton cũng được vận chuyển tích cực qua màng: vận chuyển điện tử trong mỗi phức hợp trong số ba phức hợp xuyên màng (I, III và IV) dẫn đến việc chuyển proton từ chất nền sang khoảng gian màng (Hình 9.8). Cơ chế mà ba phức hợp này vận chuyển proton qua màng vẫn chưa được hiểu rõ nhưng có khả năng liên quan đến Q. Quá trình vận chuyển tạo ra sự mất cân bằng của proton, với màng ty thể bên trong không thấm nước như một rào cản. Nồng độ H+ trong khoảng gian màng cao hơn trong chất nền và gradient này đại diện cho một nguồn năng lượng tiềm năng. Sự khuếch tánvà độ dốc này đại diện cho một nguồn năng lượng tiềm năng. Sự khuếch tánvà độ dốc này đại diện cho một nguồn năng lượng tiềm năng. Sự khuếch tán

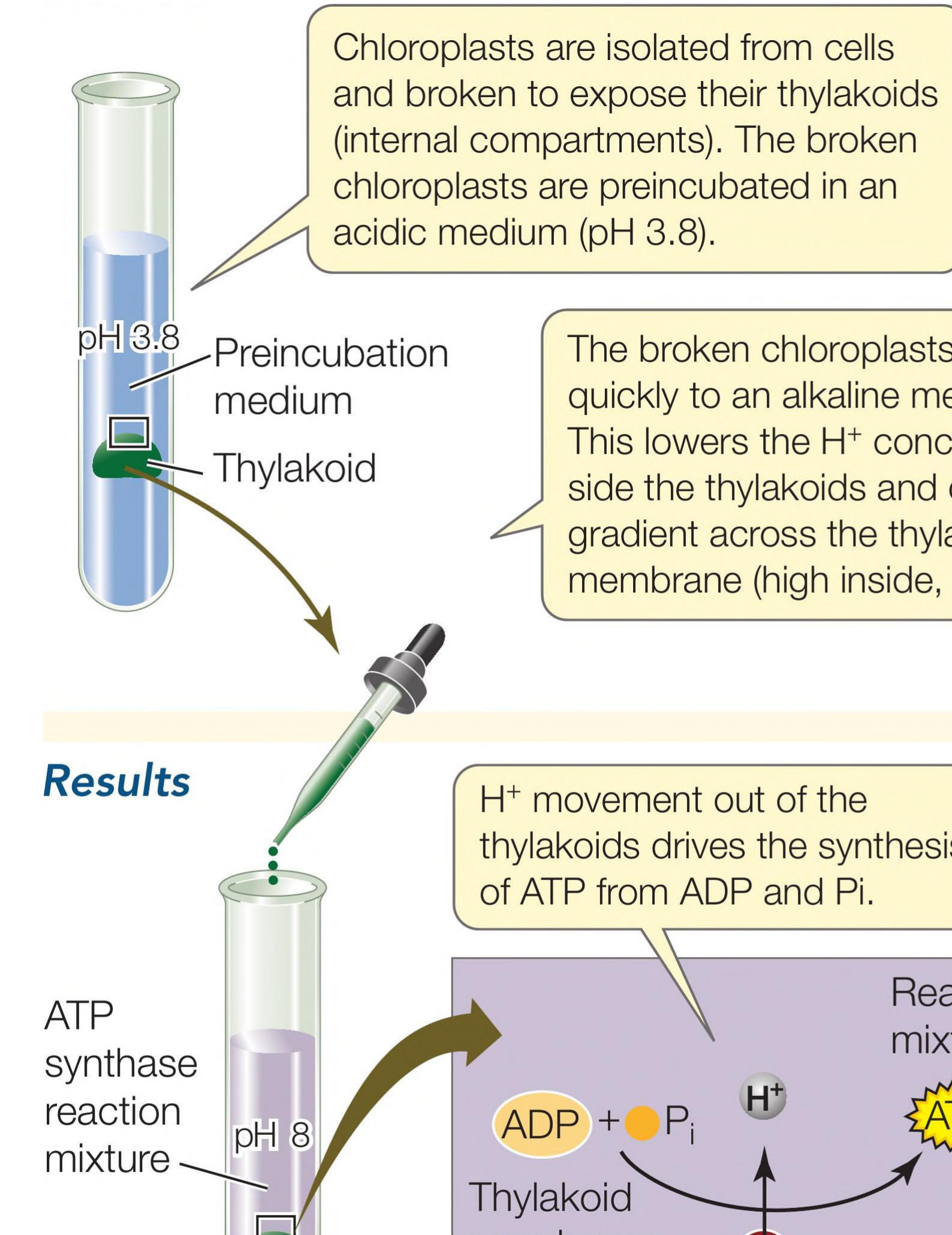

Succinate dehydr
II
e⁻
NADH-Q
reductase
complex
Ubiquinone (Q)
Cytoch
compl
III
e⁻
e⁻
Cytochrome c
oxidase compl

GLYCOLYSIS PYRUVATE OXIDATE VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ/TỔNG HỢP ATP A C02 và H20 9.3 Quá trình Phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? 173 Tế bào chất 2 nm Mitochondrion / \ Một cái nhìn phóng đại cao của màng ty thể bên trong. Các đơn vị ATP synthase F1, được tạo phức ở đây với các protein khác, chiếu vào chất nền ty thể và xúc tác quá trình tổng hợp ATP. \ _ _ _ J 9.8 Chuỗi hô hấp và ATP Synthase Sản xuất ATP bằng Cơ chế thẩm thấu hóa học Khi các electron đi qua phức hợp protein xuyên màng trong chuỗi hô hấp, các proton được chuyển từ ma trận ty thể vào khoảng gian màng. Khi các proton quay trở lại ma trận thông qua ATP synthase, ATP được hình thành. sD?he Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 9.1 Vận chuyển điện tử và tổng hợp ATP Lifel 0e.com/at9. 1 Ml Màng ngoài ty thể Khoảng gian màng (nồng độ H+ cao và điện tích r dương) NADH-Q reductase . VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ _ I _ A _ Ubiquinone J Cytochrome c Cytochrome c Màng trong ty thể TỔNG HỢP ATP ATP synthase NADH Ma trận ty thể (nồng độ H+ thấp và điện tích âm) > Đơn vị F1 a Lực đẩy proton đẩy proton trở lại ma trận thông qua kênh H+ của ATP synthase (đơn vị F0). Sự chuyển động này của proton gắn liền với sự hình thành ATP ở đơn vị F1. " _ I _ I _ / Các electron (được vận chuyển bởi NADH và FADH2) từ quá trình đường phân và chu trình axit citric “nuôi” các chất mang điện tử của màng trong ty thể, giúp chuyển proton (H+) ra khỏi ma trận vào khoảng gian màng. Sự chuyển proton tạo ra sự mất cân bằng H+ - và do đó tạo ra sự chênh lệch điện tích - giữa khoảng gian màng và chất nền. Sự mất cân bằng này là động lực của proton. của các proton qua màng kết hợp với sự hình thành ATP. Do đó, năng lượng ban đầu chứa trong glucose và các phân tử nhiên liệu khác cuối cùng được chuyển thành đồng tiền năng lượng của tế bào, ATP. Đối với mỗi cặp electron truyền dọc theo chuỗi từ NADH đến oxy, khoảng 2,5 phân tử ATP được hình thành. Quá trình oxy hóa FADH2 tạo ra khoảng 1,5 phân tử ATP. Sự khuếch tán proton kết hợp với quá trình tổng hợp ATP. Tất cả các chất mang điện tử và enzyme của chuỗi hô hấp, ngoại trừ cytochrome c, đều được gắn vào màng trong ty thể. Như chúng ta vừa thấy, hoạt động của chuỗi hô hấp dẫn đến sự vận chuyển tích cực các proton từ chất nền ty thể đến khoảng gian màng. Các phức hợp protein xuyên màng (I, III và IV) đóng vai trò là chất mang proton. và kết quả là khoảng giữa màng có tính axit cao hơn chất nền. Do điện tích dương được mang bởi một proton (H+), chuỗi hô hấp không chỉ tạo ra gradient nồng độ mà còn tạo ra sự khác biệt về điện tích qua màng trong ty thể, làm cho ma trận ty thể âm hơn khoảng gian màng. Cùng với nhau, gradient nồng độ proton và độ chênh lệch điện tích tạo thành một nguồn thế năng gọi là động lực proton.Lực này có xu hướng đẩy các proton quay trở lại màng, giống như điện tích trên pin điều khiển dòng điện tử để xả pin. Phần kỵ nước bên trong của lớp lipid kép về cơ bản là không thấm proton, do đó thế năng của lớp lipid kép là



174 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học Lực đẩy proton không thể được giải phóng bằng cách khuếch tán đơn giản proton qua màng. Tuy nhiên, proton có thể khuếch tán qua màng bằng cách đi qua một kênh proton cụ thể, được gọi là ATP synthase, kênh này kết hợp chuyển động của proton với quá trình tổng hợp ATP. Sự kết hợp giữa động lực proton và tổng hợp ATP này được gọi là cơ chế thẩm thấu hóa học - hay thẩm thấu hóa học - và được tìm thấy trong tất cả các tế bào hô hấp. CƠ CHẾ CHUYỂN ĐỘNG HÓA

ĐỂ TỔNG HỢP ATP Cơ chế thẩm thấu hóa học bao gồm một phức hợp protein xuyên màng - bao gồm kênh proton và enzyme ATP synthase - kết hợp sự khuếch tán proton với quá trình tổng hợp ATP. Thế năng của gradient H+, hay động lực của proton (được mô tả ở trên), được khai thác bởi ATP synthase. Phức hợp protein này có hai vai trò: nó hoạt động như một kênh cho phép H+ khuếch tán trở lại chất nền và nó sử dụng năng lượng của sự khuếch tán đó để tạo ra ATP từ ADP và Pi. Quá trình tổng hợp ATP là một phản ứng thuận nghịch và ATP synthase cũng có thể hoạt động như một ATPase, thủy phân ATP thành ADP và P{: ATP ^ ADP + P{ + năng lượng tự do Nếu phản ứng diễn ra theo chiều phải, năng lượng tự do được giải phóng. Trong ty thể, nó được sử dụng để chuyển H+ ra khỏi chất nền ty thể - không phải là phương thức hoạt động thông thường. Nếu phản ứng diễn ra theo chiều trái, nó sử dụng năng lượng tự do từ sự khuếch tán H+ vào chất nền để tạo ra ATP. Điều gì khiến nó thích tổng hợp ATP hơn? Có hai câu trả lời cho câu hỏi này: ATP rời khỏi chất nền ty thể để sử dụng ở nơi khác trong tế bào ngay khi nó được tạo ra, giữ nồng độ ATP trong chất nền ở mức thấp và đẩy phản ứng về phía bên trái. • Độ dốc H+ được duy trì nhờ sự vận chuyển electron và proton. Mỗi ngày một người thủy phân khoảng 1025 phân tử ATP thành ADP. Con số này lên tới 9 kg, một phần đáng kể so với toàn bộ trọng lượng cơ thể của người đó! Phần lớn ADP này được "tái chế" – được chuyển đổi trở lại thành ATP – sử dụng năng lượng tự do từ quá trình oxy hóa glucose. THÍ NGHIỆM THỰC NGHIỆM VỀ HÓA CHẤT Khi được đề xuất lần đầu tiên, ý tưởng cho rằng gradient proton là năng lượng trung gian liên kết vận chuyển điện tử với quá trình tổng hợp ATP là một sự khác biệt so với suy nghĩ thông thường vào thời đó. Các nhà khoa học cho rằng năng lượng để tổng hợp ATP đến trực tiếp từ cơ chất cung cấp nhóm photphat để tạo thành ATP (tức là từ quá trình phosphoryl hóa ở mức cơ chất; xem Phần 9.2). Tuy nhiên, không thể tìm thấy chất trung gian cho phản ứng này trong ty thể, dẫn đến giả thuyết mới rằng thẩm thấu hóa học là cơ chế của quá trình phosphoryl oxy hóa. Bằng chứng thực nghiệm là cần thiết để hỗ trợ giả thuyết này. Thí nghiệm quan trọng chứng minh rằng gradient proton (H+) xuyên qua màng có thể thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP lần đầu tiên được thực hiện bằng cách sử dụng lục lạp, các bào quan trong thực vật có chức năng chuyển đổi năng lượng dưới ánh sáng mặt trời thành năng lượng hóa học (quang hợp; xem Chương 10) (Hình 9.9). Ngay sau đó,cơ chế tương tự đã được chứng minh là có tác dụng ở ty thể. NVESTIGATINGLIFE^^^^H 9.9 Một thí nghiệm chứng minh cơ chế thẩm thấu hóa học Giả thuyết về thẩm thấu hóa học là một sự khởi đầu táo bạo so với tư duy khoa học thông thường vào thời đó. Nó đòi hỏi một ngăn còn nguyên vẹn được bao bọc bởi một lớp màng. Liệu gradient proton có thể thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP? Các thí nghiệm đầu tiên trả lời câu hỏi này đã sử dụng lục lạp, các bào quan thực vật sử dụng cơ chế tương tự như ty thể để tổng hợp ATP.a GIẢ ĐOẠN Độ dốc H+ trên màng chứa ATP synthase là đủ để thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP. Phương pháp KẾT LUẬN Độ dốc H+ qua màng chứa ATP synthase là đủ để các bào quan tổng hợp ATP. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aJagendorf, A. T. và E. Uribe. 1966. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 55: 170-177. HfiljiH Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 9.2 Hai thí nghiệm chứng minh HSES hóa thẩm thấu: Cơ chế Lifel 0e.com/at9. 2 Như chúng ta đã thấy, sự kết hợp giữa vận chuyển điện tử (tạo ra gradient proton) với thẩm thấu hóa học là rất quan trọng để thu giữ năng lượng tự do dưới dạng ATP. Protein tách rời 1 (UCP1), được tìm thấy trong ty thể của tế bào mỡ nâu (xem câu chuyện mở đầu), cho thấy tầm quan trọng của sự ghép đôi này. Bằng cách phá vỡ gradient, UCP1 cho phép năng lượng giải phóng trong quá trình vận chuyển điện tử ở dạng nhiệt, thay vì năng lượng hóa học bị giữ lại trong ATP.thay vì năng lượng hóa học bị giữ lại trong ATP.thay vì năng lượng hóa học bị giữ lại trong ATP.


Chloroplasts are isolated from cells and broken to expose their thylakoids (internal compartments). The broken chloroplasts are preincubated in an acidic medium (pH 3.8).
pH 3.8
Preincubation medium
Thylakoid
The broken chloroplasts
quickly to an alkaline me
This lowers the H+ conc
side the thylakoids and
gradient across the thyla
membrane (high inside,
Results
H+ movement out of the thylakoids drives the synthesis of ATP from ADP and Pi.
ATP synthase reaction mixture
pH 8
Rea
mix
ADP
+
Pi
H+
Thylakoid

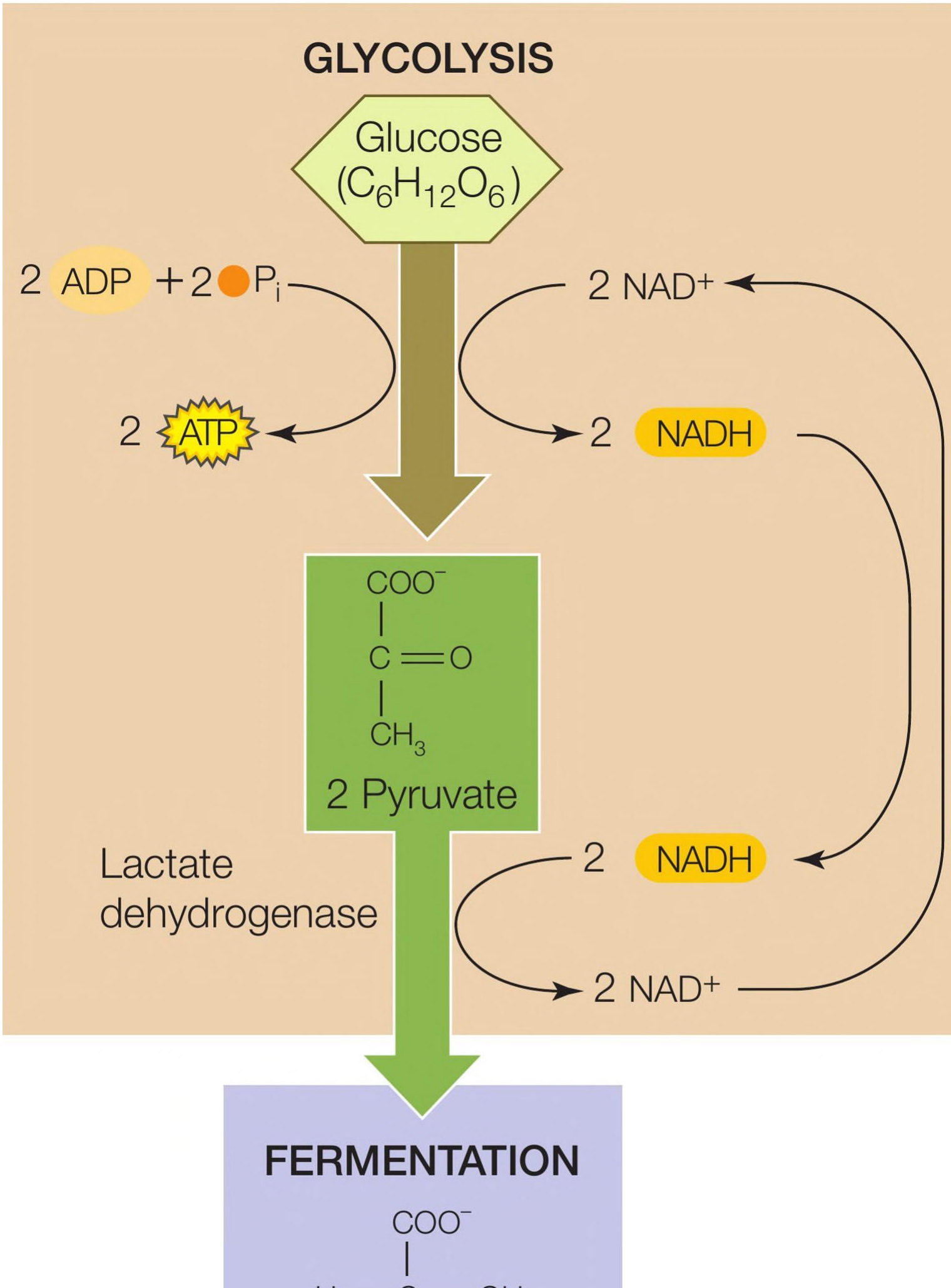
9.3 Quá trình phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? 175 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Trình diễn thực nghiệm cơ chế thẩm thấu hóa học Bài báo gốc Jagendorf, A. T. và E. Uribe. 1966. Sự hình thành ATP do quá trình chuyển đổi axit-bazơ của lục lạp rau bina. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 55: 1 70-1 77. Phân tích dữ liệu Nghiên cứu trước đây về lực thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP ở ty thể đã dẫn đến việc đưa ra giả thuyết về cơ chế thẩm thấu hóa học của Peter Mitchell. Dự đoán chính trong giả thuyết của ông là điện thế hóa học xuyên qua màng, trong trường hợp này là do sự mất cân bằng của proton (H+), có thể cung cấp năng lượng cho quá trình tổng hợp ATP từ ADP và P,. Làm việc với lục lạp – như bạn sẽ thấy trong Chương 10 cũng sử dụng cơ chế hóa thẩm để tạo ra ATP – Andre Jagendorf và Ernest Uribe tại Đại học Johns Hopkins đã thực hiện một thí nghiệm thông minh, sử dụng những thay đổi nhanh chóng về độ pH để tạo ra gradient proton trên toàn bộ lục lạp. màng và điều khiển quá trình tổng hợp ATP (xem Hình 9.9). Họ phân lập lục lạp từ tế bào thực vật, sau đó phá vỡ lục lạp. màng ngoài để lộ ra thylakoid, các ngăn có màng bên trong chứa lục lạp ATP synthase (xem Hình 10.10). Lục lạp bị vỡ được đặt trong môi trường có nồng độ H+ tương đối cao (pH axit) cho đến khi đạt được trạng thái cân bằng (phần bên trong của thylakoid trở nên có tính axit). Lục lạp bị vỡ sau đó được chuyển sang môi trường có nồng độ H+ tương đối thấp (pH kiềm). Các ion H+ di chuyển theo gradient nồng độ (ra khỏi thylakoid), thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP. Mặc dù lục lạp thường tạo ra ATP trong quá trình quang hợp dưới ánh sáng, nhưng trong những thí nghiệm này không cần ánh sáng - chỉ cần gradient H+ qua màng thylakoid. Mitchell là một nhà lý thuyết xuất sắc; Jagendorf, Uribe và những người khác đã xác nhận bằng thực nghiệm cho ý tưởng của ông, ý tưởng này đã mang lại cho Mitchell giải thưởng Nobel năm 1978. Trong thí nghiệm của Jagendorf và Uribe, thylakoid đã được ủ trước trong dung dịch có độ pH 3,8 (hoặc trong một thí nghiệm có độ pH 7) và sau đó nhanh chóng được chuyển sang hỗn hợp phản ứng ATP synthase chứa ADP và photphat vô cơ (P,) ở pH 8. Sự hình thành ATP được đo bằng hai cách. Người đầu tiên sử dụng enzyme luciferase, enzyme này xúc tác sự hình thành phân tử phát quang nếu có ATP. Loại thứ hai sử dụng molybdate để đo trực tiếp quá trình phosphoryl hóa. Bảng hiển thị dữ liệu từ bài báo. Hình thành ATP3 Giai đoạn tiền ủ pH Hỗn hợp phản ứng tổng hợp ATP (pH 8) Xét nghiệm Luciferase Xét nghiệm Molybdate 3,8 Hoàn thành 141 166 7,0 Hoàn thành 12 3 3,8 -pib 12 3 3,8 -ADP 4 3 3,8 - thylakoids 7 3 aln nmole ATP trên mg diệp lục (một sắc tố trong thylakoid). b Dấu trừ biểu thị thành phần bị loại khỏi hỗn hợp phản ứng. CÂU HỎI 1 Hai thí nghiệm nào chứng tỏ rằng gradient proton là cần thiết và đủ để kích thích sự hình thành ATP? Giải thích lý do của bạn.CÂU HỎI 2 Tại sao sản xuất ATP ít hơn khi không có Pi? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU CÁCH ATP TỔNG HỢP HOẠT ĐỘNG: MỘT ĐỘNG CƠ PHÂN TÍCH Bây giờ chúng ta đã xác định được rằng gradient H+ cần thiết cho quá trình tổng hợp ATP, vẫn còn một câu hỏi: Enzym thực sự tạo ra ATP từ ADP và P{ như thế nào? Đây chắc chắn là một câu hỏi cơ bản trong sinh học, vì nó là nền tảng cho việc thu năng lượng ở hầu hết các tế bào. Cấu trúc và cơ chế của ATP synthase, được minh họa trong Hình 9.1 0A, được chia sẻ bởi các sinh vật sống đa dạng như vi khuẩn và con người. ATP synthase là một động cơ phân tử bao gồm hai phần: đơn vị F0, vùng xuyên màng là kênh H+; và đơn vị Fa, chứa các vị trí hoạt động để tổng hợp ATP. Â¥1 bao gồm sáu tiểu đơn vị (ba tiểu đơn vị trong số hai chuỗi polypeptide), được sắp xếp giống như các đoạn của quả cam xung quanh một polypeptide trung tâm tương tác với F0 được gắn vào màng. Sự vận chuyển điện tử tạo nên gradient H+ xuyên qua màng. Độ dốc này có thế năng và khi H+ khuếch tán qua kênh, thế năng được chuyển thành động năng, làm cho polypeptide trung tâm quay. Năng lượng được truyền đến các tiểu đơn vị xúc tác của Fa, dẫn đến sự tổng hợp ATP. Những động cơ phân tử này tạo ra ATP với tốc độ lên tới 100 phân tử mỗi giây. Một thí nghiệm khéo léo đã xác nhận cơ chế động cơ quay này (Hình 9.1 0B). Masasuke Yoshida và các đồng nghiệp tại Viện Công nghệ Tokyo đã phân lập phần Fa của ATP synthase và gắn nó vào một phiến kính. Các vi chất có nhãn huỳnh quang được gắn vào peptide trung tâm và phiến kính được ủ trong dung dịch chứa ATP. Trong trường hợp này không có gradient proton để điều khiển động cơ phân tử theo hướng tổng hợp ATP. Thay vào đó, ATP bị thủy phân thành ADP và Pi. Điều này làm cho động cơ quay và chuyển động quay của vi sợi được dán nhãn có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi. Kết quả thật đáng kinh ngạc, các sợi được dán nhãn quay rõ ràng như cánh quạt. VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ CÓ THỂ ĐỘC Ôxy là chất nhận điện tử rất tốt, tạo thành nước: 02 + 4 H+ + 4 e- ^ 2 H20 (9.1) Thật không may, hậu quả của việc chuyển điện tử không hoàn toàn không hề vô hại vì các chất trung gian là độc hại: 2H+ e2H+ eo9 *o:o* V_62 A V > H202 OH* + OHâ€œ ^ V) 2 H20 *0: Oi" h:o:o:h *o:h :o:hâ€œ 2H:0:H n Superoxit Hydro

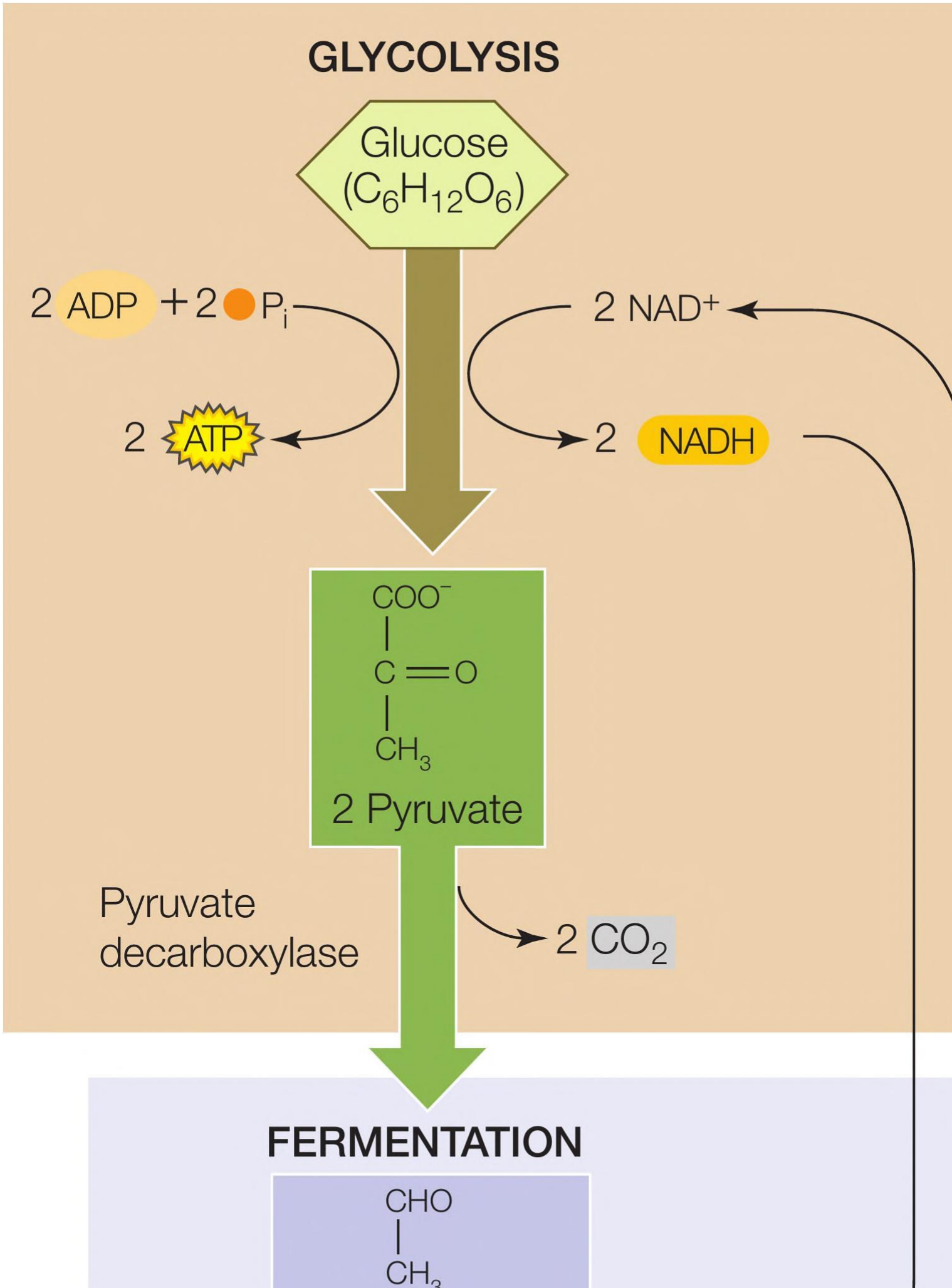
Hydroxyl Hydroxide Nước anion peroxide gốc ion (9.2)ATP synthase là một động cơ phân tử bao gồm hai phần: đơn vị F0, vùng xuyên màng là kênh H+; và đơn vị Fa, chứa các vị trí hoạt động để tổng hợp ATP. Â¥1 bao gồm sáu tiểu đơn vị (ba tiểu đơn vị trong số hai chuỗi polypeptide), được sắp xếp giống như các đoạn của quả cam xung quanh một polypeptide trung tâm tương tác với F0 được gắn vào màng. Sự vận chuyển điện tử tạo nên gradient H+ xuyên qua màng. Độ dốc này có thế năng và khi H+ khuếch tán qua kênh, thế năng được chuyển thành động năng, làm cho polypeptide trung tâm quay. Năng lượng được truyền đến các tiểu đơn vị xúc tác của Fa, dẫn đến sự tổng hợp ATP. Những động cơ phân tử này tạo ra ATP với tốc độ lên tới 100 phân tử mỗi giây. Một thí nghiệm khéo léo đã xác nhận cơ chế động cơ quay này (Hình 9.1 0B). Masasuke Yoshida và các đồng nghiệp tại Viện Công nghệ Tokyo đã phân lập phần Fa của ATP synthase và gắn nó vào một phiến kính. Các vi chất có nhãn huỳnh quang được gắn vào peptide trung tâm và phiến kính được ủ trong dung dịch chứa ATP. Trong trường hợp này không có gradient proton để điều khiển động cơ phân tử theo hướng tổng hợp ATP. Thay vào đó, ATP bị thủy phân thành ADP và Pi. Điều này làm cho động cơ quay và chuyển động quay của vi sợi được dán nhãn có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi. Kết quả thật đáng kinh ngạc, các sợi được dán nhãn quay rõ ràng như cánh quạt. VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ CÓ THỂ ĐỘC Ôxy là chất nhận điện tử rất tốt, tạo thành nước: 02 + 4 H+ + 4 e- ^ 2 H20 (9.1) Thật không may, hậu quả của việc chuyển điện tử không hoàn toàn không hề vô hại vì các chất trung gian là độc hại: 2H+ e2H+ eo9 *o:o* V_62 A V > H202 OH* + OHâ€œ ^ V) 2 H20 *0: Oi" h:o:o:h *o:h :o:hâ€œ 2H:0:H n Superoxit Hydro Hydroxyl Hydroxide Nước anion peroxid ion gốc (9.2)ATP synthase là một động cơ phân tử bao gồm hai phần: đơn vị F0, vùng xuyên màng là kênh H+; và đơn vị Fa, chứa các vị trí hoạt động để tổng hợp ATP. Â¥1 bao gồm sáu tiểu đơn vị (ba tiểu đơn vị trong số hai chuỗi polypeptide), được sắp xếp giống như các đoạn của quả cam xung quanh một polypeptide trung tâm tương tác với F0 được gắn vào màng. Sự vận chuyển điện tử tạo nên gradient H+ xuyên qua màng. Độ dốc này có thế năng và khi H+ khuếch tán qua kênh, thế năng được chuyển thành động năng, làm cho polypeptide trung tâm quay. Năng lượng được truyền đến các tiểu đơn vị xúc tác của Fa, dẫn đến sự tổng hợp ATP. Những động cơ phân tử này tạo ra ATP với tốc độ lên tới 100 phân tử mỗi giây. Một thí nghiệm khéo léo đã xác nhận cơ chế động cơ quay này (Hình 9.1 0B). Masasuke Yoshida và các đồng nghiệp tại Viện Công nghệ Tokyo đã phân lập phần Fa của ATP synthase và gắn nó vào một phiến kính. Các vi chất có nhãn huỳnh quang được gắn vào peptide trung tâm và phiến kính được ủ trong dung dịch chứa ATP. Trong trường hợp này không có gradient proton để điều khiển động cơ phân tử theo hướng tổng hợp ATP. Thay vào đó, ATP bị thủy phân thành ADP và Pi. Điều này làm cho động cơ quay và chuyển động quay của vi sợi được dán nhãn có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi. Kết quả thật đáng kinh ngạc, các sợi được dán nhãn quay rõ ràng như cánh quạt. VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ CÓ THỂ ĐỘC Ôxy là chất nhận điện tử rất tốt, tạo thành nước: 02 + 4 H+ + 4 e- ^ 2 H20 (9.1) Thật không may, hậu quả của việc chuyển điện tử không hoàn toàn không hề vô hại vì các chất trung gian là độc hại: 2H+ e2H+ eo9 *o:o* V_62 A V > H202 OH* + OHâ€œ ^ V) 2 H20 *0: Oi" h:o:o:h *o:h :o:hâ€œ 2H:0:H n Superoxit Hydro Hydroxyl Hydroxide Nước anion peroxide gốc ion (9.2)Trong trường hợp này không có gradient proton để điều khiển động cơ phân tử theo hướng tổng hợp ATP. Thay vào đó, ATP bị thủy phân thành ADP và Pi. Điều này làm cho động cơ quay và chuyển động quay của vi sợi được dán nhãn có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi. Kết quả thật đáng kinh ngạc, các sợi được dán nhãn quay rõ ràng như cánh quạt. VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ CÓ THỂ ĐỘC Ôxy là chất nhận điện tử rất tốt, tạo thành nước: 02 + 4 H+ + 4 e- ^ 2 H20 (9.1) Thật không may, hậu quả của việc chuyển điện tử không hoàn toàn không hề vô hại vì các chất trung gian là độc hại: 2H+ e2H+ eo9 *o:o* V_62 A V > H202 OH* + OHâ€œ ^ V) 2 H20 *0: Oi" h:o:o:h *o:h :o:hâ€œ 2H:0:H n Superoxit Hydro Hydroxyl Hydroxide Nước anion peroxid ion gốc (9.2)Trong trường hợp này không có gradient proton để điều khiển động cơ phân tử theo hướng tổng hợp ATP. Thay vào đó, ATP bị thủy phân thành ADP và Pi. Điều này làm cho động cơ quay và chuyển động quay của vi sợi được dán nhãn có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi. Kết quả thật đáng kinh ngạc, các sợi được dán nhãn quay rõ ràng như cánh quạt. VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ CÓ THỂ ĐỘC Ôxy là chất nhận điện tử rất tốt, tạo thành nước: 02 + 4 H+ + 4 e- ^ 2 H20 (9.1) Thật không may, hậu quả của việc chuyển điện tử không hoàn toàn không hề vô hại vì các chất trung gian là độc hại: 2H+ e2H+ eo9 *o:o* V_62 A V > H202 OH* + OHâ€œ ^ V) 2 H20 *0: Oi" h:o:o:h *o:h :o:hâ€œ 2H:0:H n Superoxit Hydro Hydroxyl Hydroxide Nước anion peroxid ion gốc (9.2)

176 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch ma trận năng lượng hóa học (A) Tiểu đơn vị này quay. Màng trong ty thể H+ khuếch tán qua kênh này. Xoay ADP +#Pj làm cho tiểu đơn vị này thay đổi hình dạng ba chiều để lộ vị trí hoạt động để tổng hợp ATP v. _ 9.10 ATP được tạo ra như thế nào (A) ATP synthase của ty thể là một động cơ quay. (B) Một thí nghiệm thông minh đã được sử dụng để hình dung động cơ quay. Đi tới Media Clip 9.1 ATP Synthase trong Motion Lifel 0e.com/mc9. 1 Bởi vì chúng có các electron chưa ghép cặp nên superoxide và gốc hydroxyl có tính phản ứng cao và "tìm kiếm" các phân tử khác phản ứng để thu hoặc mất electron và đạt được trạng thái ổn định hơn. Những phân tử này có thể bao gồm lipid và axit nucleic, những chất có đặc tính bị thay đổi đáng kể bởi những phản ứng này. Thiệt hại do superoxide có liên quan đến nhiều tình trạng ở người, từ tổn thương phổi do khí thũng đến suy thận, đột quỵ và thậm chí là lão hóa. Tế bào có enzym "làm sạch" những chất oxy hóa này trước khi chúng có thể gây hại, khử chúng thành những chất vô hại. Superoxide dismutase chuyển đổi superoxide thành peroxide, và catalase (trong peroxisomes; xem Phần 5.3) chuyển đổi peroxide thành nước: Superoxide dismutase 02- + 2 H+ – €” - â–º 02 + H202 (9.3) 2 H202 CatalaS6Â». 02 + 2 H20 (9.4) BẢNG9.2 Chất nhận điện tử được sử dụng trong chuỗi hô hấp của vi khuẩn kỵ khí Chất nhận điện tử cuối cùng Sinh vật hình thành sản phẩm S04-2 H2S Desulfovibrio desulfuricans Fe3+ Fe2+ Geobacter metallicireducens no3no2Escherichia coli co2 ch4 Methanosarcina Bareri co2 CH3COOClostridium aceticum Fumarate Succinate Wolinella succino gen Chất chống oxy hóa các vitamin như vitamin E hoạt động theo cách tương tự bằng cách giảm các phân tử có hại này. Một số vi sinh vật sử dụng chất nhận điện tử không phải 02 Một cách tổng quát hơn để mô tả phản ứng cuối cùng trong quá trình vận chuyển điện tử (Công thức 9.1, ở trên) là: ^oxidized ^ ^ ^reduced (^*^) Một phần của sự thành công đáng kinh ngạc của vi khuẩn và vi khuẩn cổ là ở chỗ chúng đã phát triển các con đường sinh hóa cho phép chúng tồn tại trong môi trường khan hiếm hoặc vắng mặt 02. Như bạn sẽ thấy trong phần tiếp theo, đối với hầu hết động vật và thực vật, quá trình dị hóa glucose theo phương pháp kỵ khí (no 02) thường tạo ra ít năng lượng hơn nhiều so với quá trình dị hóa hiếu khí. Tuy nhiên, nhiều vi khuẩn và vi khuẩn cổ lợi dụng môi trường của chúng để sử dụng các chất nhận điện tử thay thế. Điều này cho phép chúng hoàn thành chuỗi vận chuyển điện tử và tạo ra ATP ngay cả khi không có 02. Bảng 9.2 tóm tắt một số con đường này, được gọi là hô hấp kỵ khí. Lưu ý rằng một số vi khuẩn này sử dụng các ion làm chất nhận điện tử trong khi những vi khuẩn khác sử dụng các phân tử nhỏ. RECAP (9.3 Quá trình oxy hóa các chất mang điện tử khử trong chuỗi hô hấp thúc đẩy sự vận chuyển tích cực của proton qua màng trong ty thể, tạo ra động lực proton. Sự khuếch tán của proton theo gradient điện hóa của chúng thông qua ATP synthase được kết hợp với quá trình tổng hợp ATP. Vận chuyển điện tử có thể tạo thành chất trung gian độc hại.Một số vi khuẩn và vi khuẩn cổ có thể hô hấp bằng cách sử dụng chất nhận điện tử thay thế thay vì 02. â€¢ Vai trò của quá trình oxy hóa và khử trong chuỗi hô hấp là gì? Xem Hình 9.7 và 9.8 â€¢ Động lực của proton là gì và nó gây ra hiện tượng thẩm thấu hóa học như thế nào? Xem trang 173-174 â€¢ Giải thích thí nghiệm được mô tả trong Hình 9.9 thể hiện cơ chế thẩm thấu hóa học như thế nào. Xem trang 174-175 và Hình 9.9 Quá trình phosphoryl oxy hóa thu được rất nhiều năng lượng trong ATP. Nhưng nó không xảy ra nếu 02 vắng mặt. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang quá trình chuyển hóa glucose trong điều kiện kỵ khí.

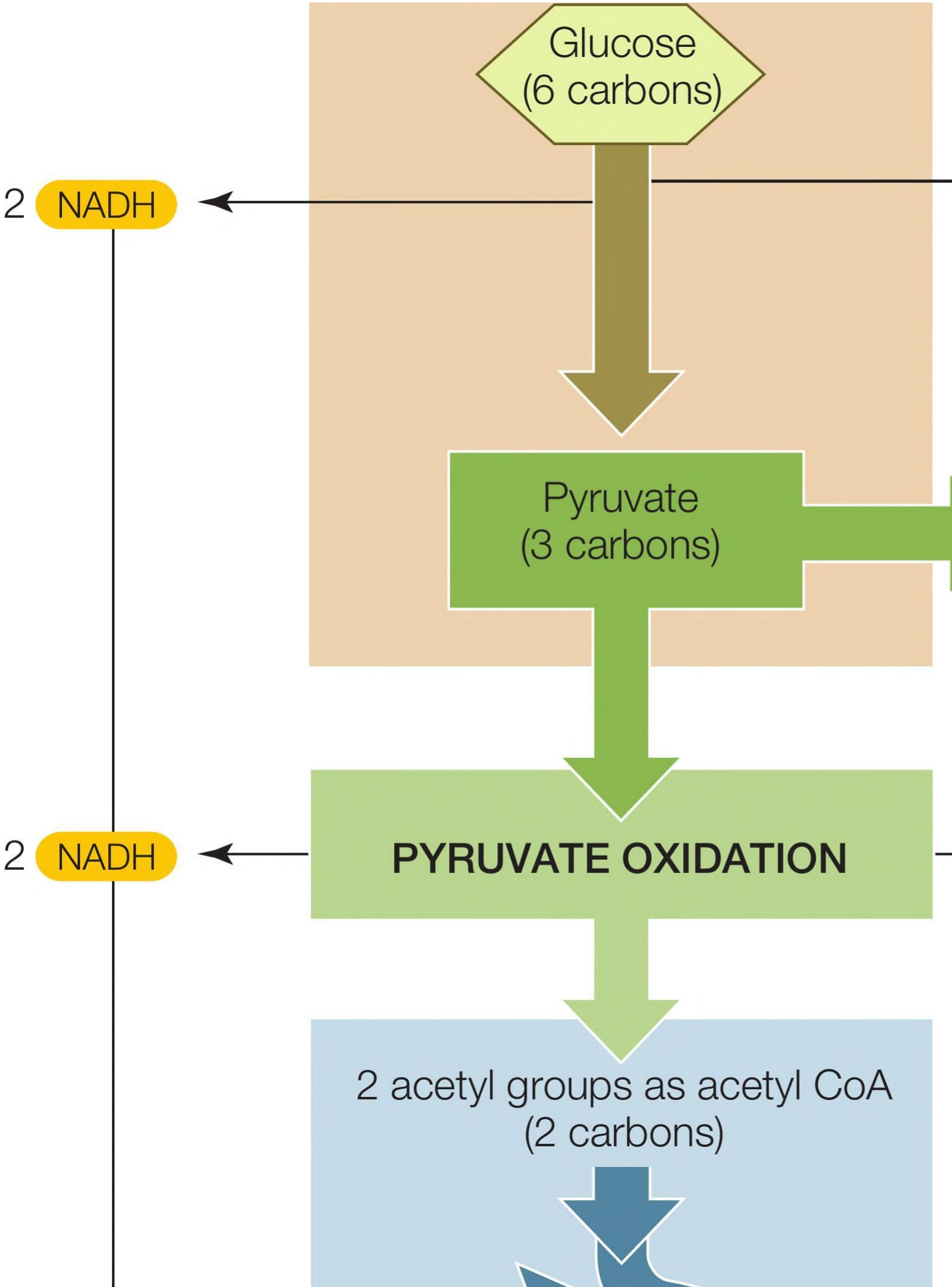
9.4 Làm thế nào để thu được năng lượng từ Glucose khi không có oxy? 177 (A) (B) 9.11 Lên men Đường phân tạo ra pyruvate, ATP và NADH từ glucose. (A) Quá trình lên men axit lactic sử dụng NADH làm chất khử để khử pyruvate thành lactate, do đó tái tạo NAD+ để duy trì quá trình đường phân. (B) Trong quá trình lên men rượu, pyruvate từ quá trình đường phân được chuyển thành acetaldehyde và C02 được giải phóng. NADH từ quá trình đường phân được sử dụng để khử acetaldehyde thành ethanol, do đó tái tạo NAD+ để duy trì hoạt động của quá trình đường phân. Tổng hợp chất phản ứng và sản phẩm: CgH-^Og + 2 ADP + 2 Pj — > 2 lactate + 2 Tóm tắt chất phản ứng và sản phẩm: C6Hi206 + 2 ADP + 2 Piâ€” > 2 etanol + 2 C02 + 2 Năng lượng được thu hoạch từ Glucose khi không có oxy như thế nào? Ở sinh vật nhân chuẩn, khi không có 02 (điều kiện kỵ khí), một lượng nhỏ ATP có thể được tạo ra bằng quá trình đường phân và lên men. Giống như quá trình đường phân, quá trình lên men xảy ra trong tế bào chất. Có nhiều loại lên men khác nhau, nhưng chúng đều hoạt động để tái tạo NAD+ để các phản ứng đường phân cần NAD+ có thể tiếp tục. Hai con đường lên men được hiểu rõ nhất được tìm thấy ở nhiều loại sinh vật, bao gồm cả sinh vật nhân chuẩn: Lên men axit lactic, sản phẩm cuối cùng là axit lactic (lactate) Lên men rượu, sản phẩm cuối cùng là rượu etylic (ethanol)

Trong quá trình lên men axit lactic, pyruvate đóng vai trò là chất nhận điện tử và lactate là sản phẩm (Hình 9.1 1 A). Quá trình này diễn ra ở nhiều vi sinh vật và sinh vật phức tạp, bao gồm cả thực vật bậc cao và động vật có xương sống. Một ví dụ đáng chú ý về quá trình lên men axit lactic xảy ra ở mô cơ của động vật có xương sống. Thông thường, động vật có xương sống lấy năng lượng để co cơ trong điều kiện hiếu khí, hệ tuần hoàn cung cấp 02 năng lượng cho cơ. Ở động vật có xương sống nhỏ, điều này hầu như luôn luôn đầy đủ: ví dụ, chim có thể bay quãng đường dài mà không cần nghỉ ngơi. Nhưng ở những động vật có xương sống lớn hơn như con người, hệ thống tuần hoàn không có nhiệm vụ cung cấp đủ 02 khi nhu cầu lớn, chẳng hạn như khi hoạt động cường độ cao. Tại thời điểm này, các tế bào cơ phân hủy glycogen (một loại polysaccharide dự trữ; xem Hình 3.18) và trải qua quá trình lên men axit lactic. Sự tích tụ Lactate trở thành một vấn đề sau thời gian dài tập luyện cường độ cao vì nó liên quan đến sự gia tăng nồng độ H+ trong tế bào, làm giảm độ pH. Điều này ảnh hưởng đến hoạt động của tế bào và gây ra chuột rút, dẫn đến đau cơ và giảm dần khi nghỉ ngơi. Lactate dehydrogenase, enzyme xúc tác phản ứng lên men, hoạt động theo cả hai hướng. Nghĩa là, khi có sẵn 02, nó có thể xúc tác quá trình oxy hóa lactate để tạo thành pyruvate, sau đó dị hóa thành C02 đồng thời giải phóng năng lượng để tạo thành ATP. Khi nồng độ lactate giảm, hoạt động của cơ có thể tiếp tục.

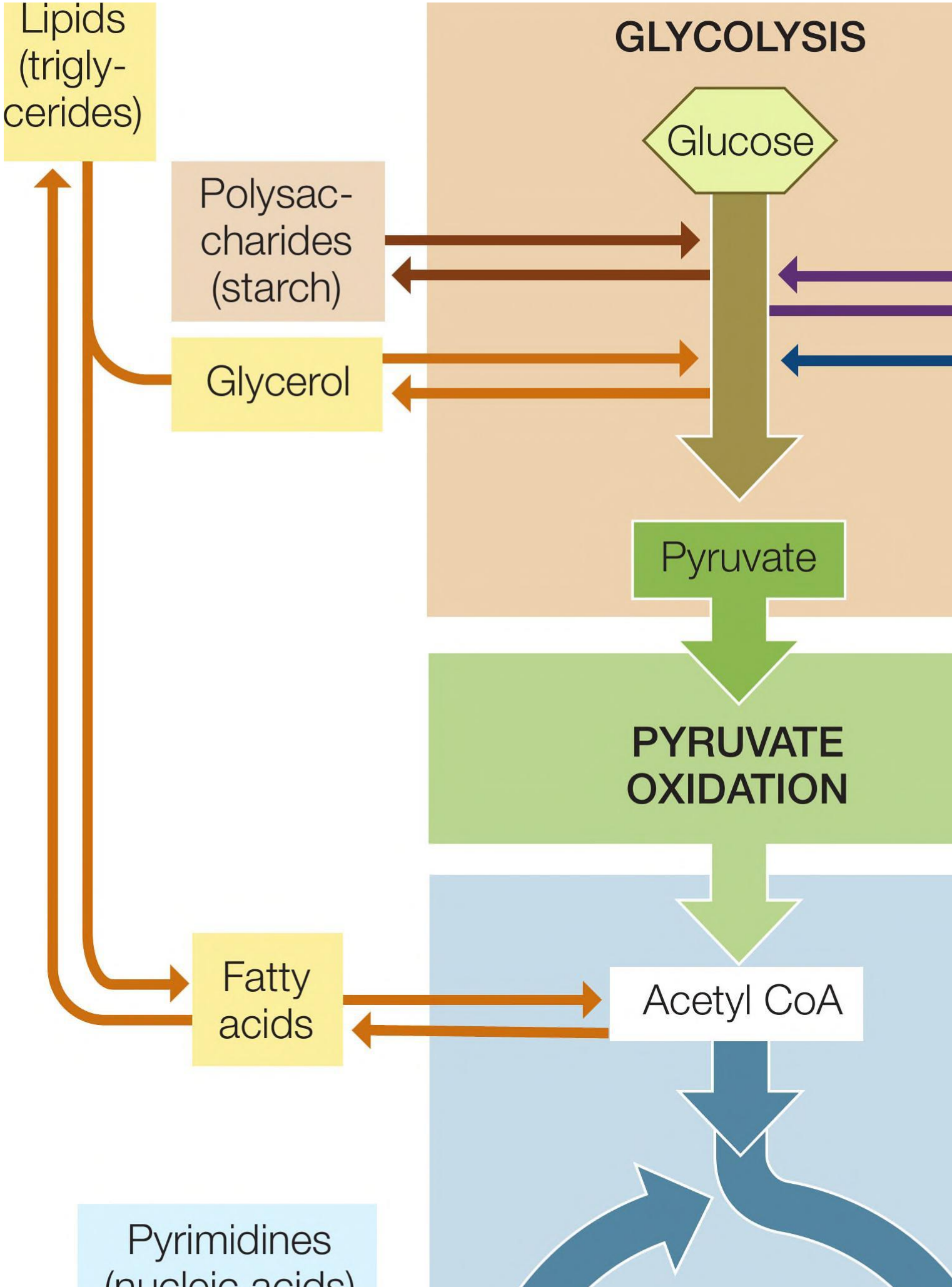

GLYCOLYSIS
Glucose
($C_6H_{12}O_6$)
2 ADP + 2 P_i
2 ATP
2 NAD^+
2 NADH
COO^-
C = O
CH_3
2 Pyruvate
Lactate
dehydrogenase
2 NADH
2 NAD^+
FERMENTATION
COO^-


GLYCOLYSIS
Glucose
($C_6H_{12}O_6$)
2 ADP + 2 P_i
2 ATP
2 NAD^+
2 NADH
COO^-
C = O
CH_3
2 Pyruvate
Pyruvate
decarboxylase
2 CO_2
FERMENTATION
CHO
CH_3

178 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học Quá trình lên men rượu diễn ra ở một số loại nấm men (vi khuẩn nhân chuẩn) và một số tế bào thực vật trong điều kiện yếm khí. Quá trình này đòi hỏi hai enzyme, pyruvate decarboxylase và rượu dehydrogenase, chuyển hóa pyruvate thành ethanol (Hình 9.1 1 B). Giống như quá trình lên men axit lactic, các phản ứng về cơ bản là thuận nghịch. Trong hàng ngàn năm, con người đã sử dụng quá trình lên men kỵ khí bằng tế bào nấm men để sản xuất đồ uống có cồn. Các tế bào sử dụng đường từ nguồn thực vật (glucose từ nho hoặc maltose từ lúa mạch) để tạo ra sản phẩm cuối cùng là ethanol trong rượu và bia. Bằng cách tái chế NAD+, quá trình lên men cho phép quá trình đường phân tiếp tục diễn ra, do đó tạo ra một lượng nhỏ ATP thông qua quá trình phosphoryl hóa ở mức cơ chất. Hiệu suất ròng của hai ATP trên mỗi phân tử glucose thấp hơn nhiều so với hiệu suất năng lượng từ quá trình hô hấp tế bào. Vì lý do này, hầu hết các sinh vật tồn tại trong môi trường kỵ khí là những vi khuẩn nhỏ phát triển tương đối chậm. Hô hấp tế bào mang lại nhiều năng lượng hơn quá trình lên men. Tổng năng lượng thu được từ quá trình đường phân cộng với quá trình lên men là hai phân tử ATP trên mỗi phân tử glucose bị oxy hóa. Sản lượng tối đa ATP có thể thu được từ một phân tử glucose thông qua quá trình đường phân sau đó là hô hấp tế bào lớn hơn nhiều - khoảng 32 phân tử ATP (Hình 9.1 2). (Xem lại các Hình 9.5, 9.6, 9.8 và trang 173 để biết tất cả các phân tử ATP đến từ đâu.) Tại sao các con đường trao đổi chất hoạt động trong môi trường hiếu khí lại tạo ra nhiều ATP hơn như vậy? Quá trình đường phân và lên men chỉ oxy hóa một phần glucose. Sản phẩm cuối cùng của quá trình lên men (axit lactic và ethanol) còn lại nhiều năng lượng hơn so với C02, sản phẩm cuối cùng của quá trình hô hấp tế bào. Trong hô hấp tế bào, chất mang (chủ yếu là NAD+) bị khử trong quá trình oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric. Sau đó, các chất mang khử bị oxy hóa bởi chuỗi hô hấp, kèm theo việc sản xuất ATP bằng phương pháp thẩm thấu hóa học (khoảng 2,5 ATP cho mỗi NADH và 1,5 ATP cho mỗi FADH2). Trong môi trường hiếu khí, một tế bào hoặc sinh vật có khả năng trao đổi chất hiếu khí sẽ có lợi thế hơn so với tế bào hoặc sinh vật bị hạn chế lên men về khả năng thu năng lượng hóa học. Hai sự kiện quan trọng trong quá trình tiến hóa của sinh vật đa bào là sự gia tăng nồng độ 02 trong khí quyển (xem Chương 1) và sự phát triển các con đường trao đổi chất để sử dụng 02 đó. Sản lượng ATP bị giảm do tính không thấm của ty thể đối với NADH. ATP từ quá trình oxy hóa một phân tử glucose thành C02 là khoảng 32. Tuy nhiên, ở nhiều sinh vật nhân chuẩn, màng trong ty thể không cho NADH thấm qua và một "phí" không thể thấm qua được. một ATP phải được trả cho mỗi phân tử NADH được tạo ra trong quá trình đường phân và phải được "chuyển đổi" vào chất nền ty thể. Vì vậy, ở những sinh vật này, năng suất ròng của ATP là 30.Hệ thống con thoi NADH chuyển các electron được thu giữ bởi quá trình đường phân lên các chất nền có khả năng di chuyển qua màng ty thể. Trong các mô cơ và gan (và GLYCOLYSIS GLYCOLYSIS AND LÊN MEN Tóm tắt các chất phản ứng và sản phẩm: C6Hi2Â°6 - > 2 lactate (hoặc 2 ethanol + 2 C02) + 2TaTP) GLYCOLYSIS VÀ Hô hấp tế bào Tóm tắt các chất phản ứng và sản phẩm: C6Hi206 + 6 02 ^ 6 C02 + 6 H20 + 32TATP1 9.12 Hô hấp tế bào mang lại nhiều năng lượng hơn quá trình lên men Chất mang điện tử bị khử trong quá trình oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric, sau đó bị oxy hóa bởi chuỗi hô hấp. Những phản ứng này tạo ra ATP thông qua quá trình thẩm thấu hóa học. Đi tới Hoạt động 9.5 Mức năng lượng Lifel 0e.com/ac9.5


Glucose
(6 carbons)
2 NADH
Pyruvate
(3 carbons)
2 NADH
PYRUVATE OXIDATION
2 acetyl groups as acetyl CoA
(2 carbons)

9.5 Các con đường trao đổi chất có liên quan với nhau và được điều hòa như thế nào? 179 chất béo màu nâu trong câu chuyện mở đầu), một con thoi quan trọng liên quan đến glycerol 3-phosphate. Trong bào tương, NADH (từ quá trình đường phân) + dihydroxyacetone phosphate (DHAP) — > NAD+ + glycerol 3-phosphate Glycerol 3-phosphate được chuyển đến bề mặt bên ngoài của màng trong ty thể. Ở bề mặt đó, FAD + glycerol 3-phosphate –€" Â» FADH2 + DHAP Các electron chuyển từ FADH2 vào chuỗi vận chuyển điện tử thông qua ubiquinone (Q) (xem Phần 9.3). DHAP có thể di chuyển trở lại bào tương, nơi có thể lặp lại quá trình này. Lưu ý rằng các electron khử được chuyển từ NADH sang FADH2. Như bạn đã biết từ Hình 9.8, năng lượng thu được dưới dạng ATP từ FADH2 thấp hơn so với NADH. Điều này làm giảm năng suất năng lượng tổng thể. RECAP Khi không có 02, quá trình lên men sử dụng NADH được hình thành bằng quá trình đường phân để khử pyruvate và tái tạo NAD+. Năng lượng thu được từ quá trình đường phân kết hợp với quá trình lên men thấp vì glucose chỉ bị oxy hóa một phần. Khi có mặt 02, các chất mang điện tử của quá trình hô hấp tế bào cho phép quá trình oxy hóa hoàn toàn glucose, do đó năng lượng thu được từ glucose cao hơn nhiều. â€¢ Tại sao việc bổ sung NAD+ lại quan trọng đối với quá trình trao đổi chất của tế bào? Xem trang 177-178 â€¢ Quá trình lên men bổ sung NAD+ như thế nào? Ôn lại Hình 9.11 â€¢ Tổng năng lượng thu được từ glucose trong tế bào người khi có mặt so với khi không có 02 là bao nhiêu? Xem trang. 178 và Hình 9.12 Bây giờ bạn đã thấy cách tế bào thu thập năng lượng, hãy xem năng lượng đó di chuyển như thế nào qua các con đường trao đổi chất khác trong tế bào. Các con đường trao đổi chất có liên quan với nhau và được điều hòa như thế nào? Đường phân và con đường hô hấp tế bào không hoạt động độc lập. Đúng hơn, có sự trao đổi của các phân tử vào và ra khỏi các con đường này, đến và đi từ các con đường trao đổi chất để tổng hợp và phân hủy các axit amin, nucleotide, axit béo và các khối xây dựng khác của sự sống (xem Hình 8.14). Các bộ xương carbon (tức là khung carbon của các phân tử hữu cơ) có thể đi vào con đường dị hóa và bị phân hủy để giải phóng năng lượng hoặc chúng có thể đi vào con đường đồng hóa để sử dụng trong quá trình hình thành các đại phân tử là thành phần chính của tế bào. Những mối quan hệ này được tóm tắt trong Hình 9.1 3. Trong phần này, chúng ta sẽ tìm hiểu xem các con đường có mối liên hệ với nhau như thế nào thông qua việc chia sẻ các phân tử trung gian, và chúng ta sẽ thấy các con đường được điều hòa như thế nào bởi các chất ức chế của các enzyme chủ chốt. Quá trình dị hóa và đồng hóa có mối liên hệ với nhau Một chiếc bánh hamburger hoặc bánh mì kẹp thịt chay trên một chiếc bánh bao chứa ba nguồn cung cấp khung carbon chính: carbohydrate, chủ yếu ở dạng tinh bột (một loại polysaccharide); lipid, chủ yếu dưới dạng triglycerid 9.13 Mối quan hệ giữa các con đường trao đổi chất chính của tế bào Lưu ý vị trí trung tâm của quá trình đường phân và chu trình axit citric trong mạng lưới các con đường trao đổi chất này. Cũng lưu ý rằng nhiều con đường về cơ bản có thể hoạt động ngược lại.(ba axit béo gắn với glycerol); và protein (polyme của axit amin). Nhìn vào Hình 9.13 để biết mỗi loại trong số ba loại đại phân tử này có thể bị thủy phân và sử dụng như thế nào trong quá trình dị hóa hoặc đồng hóa. CHUYỂN ĐỔI DỊ HÓA Polysaccharide, lipid và protein đều có thể bị phân hủy để cung cấp năng lượng: • Polysaccharide bị thủy phân thành glucose. Glucose sau đó đi qua quá trình đường phân và hô hấp tế bào, nơi năng lượng của nó được thu vào ATP. - Lipid được phân hủy thành các thành phần là glycerol và axit béo. Glycerol được chuyển thành dihydroxyacetone phosphate (DHAP), một chất trung gian trong quá trình đường phân. Axit béo là các phân tử có tính khử cao được chuyển đổi thành acetyl CoA bên trong ty thể nhờ một loạt enzyme oxy hóa, trong một quá trình được gọi là oxy hóa P. Ví dụ.


Lipids (triglycerides)
GLYCOLYSIS
Glucose
Polysaccharides (starch)
Glycerol
Pyruvate
PYRUVATE OXIDATION
Fatty acids
Acetyl CoA
Pyrimidines

180 CHƯƠNG 9 Con đường thu năng lượng hóa học (quá trình oxy hóa 3 của axit béo 16 carbon (C16) xảy ra theo một số bước: Axit béo C16 + CoA – > Acyl béo C16 CoA C16 acyl béo CoA + CoA – " >C14 acyl CoA béo + acetyl CoA Lặp lại 6 lần - > 8 acetyl CoA Sau đó, acetyl CoA có thể đi vào chu trình axit citric và được dị hóa thành C02. â€¢ Protein được thủy phân thành các khối cấu tạo axit amin của chúng. 20 loại axit amin khác nhau tham gia vào quá trình đường phân hoặc chu trình axit citric ở các điểm khác nhau được xác định bởi cấu trúc của chúng. Ví dụ, axit amin glutamate được chuyển đổi thành aketoglutarate, một chất trung gian trong chu trình axit citric (phân tử 5 carbon trong Hình 9.6).â €” Glutamate là một axit amin, v _ _ _ _ _ y COCr (\ Alpha-ketoglutarate là chất trung gian trong chu trình axit citric. _ . , _ _ 000Hâ€” C – NHA I | NAD+ NADH COO" c =o ch2 + nh4+ ch2 I SỰ CHUYỂN ĐỔI COOANABOLIC Nhiều con đường dị hóa về cơ bản có thể hoạt động theo chiều ngược lại, với một số sửa đổi. Các chất trung gian của chu trình glycolytic và axit citric, thay vì bị oxy hóa để tạo thành C02, có thể bị khử và sử dụng để tạo thành glucose trong một quá trình gọi là tân tạo glucose (có nghĩa là "sự hình thành glucose mới"). Tương tự như vậy, acetyl CoA có thể được sử dụng để tạo thành axit béo. Các axit béo phổ biến nhất có số cacbon chẵn: 14, 16 hoặc 18. Chúng được hình thành bằng cách bổ sung "đơn vị" acetyl CoA hai cacbon; từng cái một cho đến khi đạt được độ dài chuỗi thích hợp. Acetyl CoA cũng là một khối xây dựng cho các sắc tố khác nhau, chất tăng trưởng thực vật, cao su, hormone steroid và các phân tử khác. Một số chất trung gian trong chu trình axit citric là chất phản ứng trong con đường tổng hợp các thành phần quan trọng của axit nucleic. Ví dụ, a-ketoglutarate là điểm khởi đầu cho purin và oxaloacetate cho pyrimidine. Ngoài ra, a-ketoglutarate là điểm khởi đầu cho quá trình tổng hợp chất diệp lục (được sử dụng trong quá trình quang hợp; xem Chương 10) và axit amin glutamate (được sử dụng trong tổng hợp protein). Quá trình dị hóa và đồng hóa được tích hợp Một nguyên tử carbon từ protein trong bánh mì kẹp thịt của bạn có thể tạo thành DNA, chất béo hoặc C02, cùng những số phận khác. Cơ thể "quyết định" như thế nào; đi theo con đường trao đổi chất nào, ở tế bào nào? Với tất cả những khả năng chuyển đổi qua lại có thể xảy ra, bạn có thể mong đợi rằng nồng độ trong tế bào của các phân tử sinh hóa khác nhau sẽ rất khác nhau. Đáng chú ý, mức độ của các chất này trong cái được gọi là nhóm trao đổi chất - tổng cộng của tất cả các phân tử sinh hóa trong tế bào - khá ổn định. Các sinh vật điều hòa các enzyme trong các tế bào khác nhau để duy trì sự cân bằng giữa quá trình dị hóa và đồng hóa. Ví dụ, chúng ta hãy xem mức glucose được duy trì trong cơ thể như thế nào khi tập thể dục (Hình 9.1 4). Khi một người đi bộ hoặc chạy bộ, có hai cơ quan chính cần năng lượng nhất: cơ chân để vận động và cơ tim để lưu thông máu.Năng lượng đến từ quá trình dị hóa glucose bằng quá trình đường phân, chu trình axit citric và quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. Do đó, những cơ này cần rất nhiều glucose. Ở cơ chân có một số tế bào Máu Tim Tế bào cơ Ở cơ chân, quá trình dị hóa glucose giải phóng năng lượng. Glucose [Các phân tử di chuyển giữa các cơ quan qua dòng máu. C02 Lactate + H20 Tế bào gan dị hóa Glycogen Glucose giải phóng năng lượng cho nhịp tim. Trong quá trình chạy nước rút, khi 02 bị hạn chế, một số quá trình dị hóa glucose sẽ kỵ khí và tạo ra lactate. Khi 02 xuất hiện trở lại thì phản ứng xảy ra ngược lại. Ở gan, lactate từ cơ được chuyển thành pyruvate. Nhiều glucose được tạo ra bằng quá trình đồng hóa. 9.14 Tương tác giữa quá trình dị hóa và đồng hóa trong khi tập thể dục Khi chúng ta đi bộ hoặc chạy, các tế bào cơ ở chân và tim sẽ dị hóa glucose để tạo năng lượng, trong khi tế bào gan tạo ra glucose bằng quá trình đồng hóa để đáp ứng nhu cầu của cơ.

9.5 Các con đường trao đổi chất có liên quan với nhau và được điều hòa như thế nào? 181 glycogen được lưu trữ, được thủy phân thành các monome glucose. Ngoài ra, glycogen bị thủy phân ở gan, giải phóng glucose vào máu. Cả cơ tim và cơ chân đều nhận được glucose theo cách này. Khi cơ bắp hoạt động sử dụng hết glucose, gan sẽ tạo ra nhiều glucose hơn nhờ quá trình đồng hóa từ axit amin và pyruvate. Một số pyruvate được sử dụng trong quá trình đồng hóa này có nguồn gốc từ lactate được tạo ra bằng cách lên men ở cơ chân và sau đó được vận chuyển trở lại gan trong máu. Tất nhiên, tất cả glucose đều có nguồn gốc từ thực phẩm và được lưu trữ trong gan và cơ dưới dạng glycogen. Glucose được dị hóa trong tất cả các tế bào mọi lúc để cung cấp năng lượng cho chúng cho các hoạt động cơ bản của tế bào. Sự tích hợp của quá trình dị hóa và đồng hóa được trình bày ở đây ngụ ý rằng có những điểm kiểm soát trong quá trình sinh hóa. Ví dụ như gan “biết” làm sao? rằng nó nên tạo ra glucose thay vì dị hóa hoặc lưu trữ nó? Các con đường trao đổi chất là các hệ thống được điều hòa. Việc điều hòa các con đường sinh hóa liên kết với nhau là một vấn đề của sinh học hệ thống, nhằm tìm hiểu cách thức các con đường sinh hóa tương tác với nhau (xem Phần 8.5). Nó hơi giống việc cố

gắng dự đoán mô hình giao thông trong thành phố: nếu một vụ tai nạn làm tắc nghẽn giao thông trên một con đường lớn, người lái xe sẽ chọn các tuyến đường thay thế, do đó lưu lượng giao thông sẽ thay đổi. Hãy xem điều gì sẽ xảy ra với tinh bột trong chiếc bánh mì kẹp thịt của bạn. Trong hệ thống tiêu hóa, tinh bột bị thủy phân thành glucose, đi vào máu để phân phối đến phần còn lại của cơ thể. Nhưng trước khi glucose được phân phối, phải thực hiện kiểm tra điều hòa: Nếu đã có đủ glucose trong máu để cung cấp cho nhu cầu của cơ thể, lượng glucose dư thừa sẽ được chuyển thành glycogen và được lưu trữ trong gan và cơ. Nếu thức ăn không cung cấp đủ glucose, glycogen sẽ bị phân hủy hoặc các phân tử khác được sử dụng để tạo ra glucose bằng quá trình tân tạo glucose. Kết quả cuối cùng là mức độ glucose trong máu ổn định đáng kể. Làm thế nào cơ thể thực hiện được điều này? 9.15 Điều hòa bằng phản hồi tiêu cực và tích cực Điều hòa phản hồi đồng lập thể đóng một vai trò quan trọng trong quá trình trao đổi chất. Sự tích tụ của một số sản phẩm có thể làm ngừng quá trình tổng hợp của chúng hoặc có thể kích thích các con đường khác yêu cầu cùng nguyên liệu thô. Quá trình đường phân, chu trình axit citric và chuỗi hô hấp chịu sự điều hòa phân lập (xem Phần 8.5) của các enzyme chủ chốt có liên quan. Trong quá trình trao đổi chất, nồng độ cao của sản phẩm cuối cùng có thể ức chế hoạt động của một enzyme xúc tác cho phản ứng trước đó (xem Hình 8.18). Hơn nữa, sự dư thừa sản phẩm của một con đường có thể kích hoạt một enzyme ở con đường khác, đẩy nhanh tốc độ phản ứng của nó và làm chệch hướng các nguyên liệu thô khỏi quá trình tổng hợp sản phẩm đầu tiên (Hình 9.15). Các cơ chế phản hồi tiêu cực và tích cực này được sử dụng ở nhiều điểm trong lộ trình thu hoạch năng lượng và được tóm tắt trong Hình 9.16.ADP hoặc AMP kích hoạt enzyme này. ATP ức chế enzym này. ATP hoặc NADH ức chế enzyme này. GLYCOLYSIS Fructose 6-phosphate Chuyển đến Hoạt động 9.6 Điều hòa các con đường năng lượng Lifel 0e.com/ac9.6 Phosphofructokinase Fructose 1 ,6-bisphosphate PYRUVATE OXIDATION Citrate ức chế phosphofructokinase. Citrate kích hoạt enzyme tổng hợp axit béo. CITRIC m ACID Isocitrate CHU KỲ ADP Isocitrate dehydrogenase a-Ketoglutarate â– itrate inase A . ADP hoặc NAD+ kích hoạt enzyme này. hoặc NADH ATP hoặc NADH ức chế enzym này. â–¼ VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ/ TỔNG HỢP ATP 9.16 Điều hòa dị lập thể của quá trình đường phân và chu trình axit citric Điều hòa dị lập thể kiểm soát quá trình đường phân và chu trình axit xitric ở những bước đầu quan trọng, tăng hiệu quả của chúng và ngăn ngừa sự tích tụ quá mức của các chất trung gian.

 â€¢ Điểm kiểm soát chính trong quá trình đường phân là enzyme glycolytic phosphofructokinase, xúc tác cho Bước 3 trong Hình 9.5. Enzym này bị ức chế hoàn toàn bởi ATP hoặc citrate và được kích hoạt bởi ADP hoặc AMP. Trong điều kiện kỵ khí, quá trình lên men tạo ra một lượng ATP tương đối nhỏ và phosphofructokinase hoạt động ở tốc độ cao. Tuy nhiên, khi điều kiện hiếu khí, quá trình hô hấp tạo ra lượng ATP nhiều hơn 16 lần so với quá trình lên men và lượng ATP dồi dào sẽ ức chế mạnh mẽ phosphofructokinase. Vì vậy quá trình glycolysis chậm lại. • Điểm kiểm soát chính trong chu trình axit citric là enzyme isocitrate dehydrogenase (xúc tác Bước 3 trong Hình 9.6). Enzyme này được kích hoạt bằng cách tăng nồng độ cơ chất (ADP, NAD+ và isocitrate) và bị ức chế bởi các sản phẩm của chu trình axit citric: ATP và NADH. Nếu tích lũy quá nhiều ATP hoặc NADH, phản ứng sẽ chậm lại và chu trình axit citric sẽ dừng lại. • Một điểm kiểm soát khác liên quan đến acetyl Co A. Nếu mức ATP cao và chu trình axit citric dừng lại, sự tích tụ citrate sẽ kích hoạt enzyme tổng hợp axit béo, chuyển acetyl CoA sang quá trình tổng hợp axit béo để lưu trữ. Đó là lý do tại sao những người ăn quá nhiều lại tích tụ mỡ. Những axit béo này có thể được chuyển hóa sau đó để tạo ra nhiều acetyl CoA hơn. RECAP Glucose có thể được tạo ra từ các chất trung gian trong quá trình đường phân và chu trình axit citric bằng một quá trình gọi là tân tạo đường. Con đường trao đổi chất để sản xuất và phân hủy lipid và axit amin gắn liền với quá trình chuyển hóa glucose. Các sản phẩm phản ứng điều chỉnh các enzyme chủ chốt theo nhiều con đường khác nhau. - Cho ví dụ về sự chuyển hóa dị hóa của lipid và chuyển hóa đồng hóa của protein. Xem trang 179ISO và Hình 9.13 – Phosphofructokinase đóng vai trò như một điểm kiểm soát quá trình đường phân như thế nào? Xem trang 181-182 và Hình 9.16 â€¢ Mô tả điều gì sẽ xảy ra nếu không có cơ chế dị lập thể để điều chỉnh mức độ acetyl CoA. Xem trang. 182 Mỡ nâu ở người lớn có thể là mục tiêu giảm cân không? ĐÁP ÁN Yuxiang Sun và các đồng nghiệp của cô tại Đại học Y Baylor ở Houston, Texas, đã nhân giống những con chuột tạo ra nhiều UCP1 hơn khi trưởng thành. Giống như những con chuột bình thường, chúng có mỡ màu nâu để sinh nhiệt khi mới sinh. Nhưng những con chuột biến đổi gen này vẫn tiếp tục sử dụng UCP1 để tạo nhiệt khi trưởng

thành. Chúng ăn nhiều và tập thể dục nhiều như những con chuột bình thường, nhưng chúng vẫn gầy hơn bằng cách phân hủy chất béo để giải phóng nhiệt thay vì năng lượng hóa học. Bằng cách nhắm vào protein ty thể UCP1, các nhà khoa học có thể kích hoạt lò đốt mỡ nâu ở người. Quá trình oxy hóa glucose giải phóng năng lượng hóa học như thế nào? • Khi một vật liệu bị oxy hóa, các electron mà nó mất đi sẽ được chuyển sang vật liệu khác, do đó vật liệu này sẽ bị khử. Những phản ứng oxi hóa khử như vậy truyền một lượng lớn năng lượng. Ôn lại Hình 9.2 â€¢ Coenzym NAD+ là chất mang điện tử quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử sinh học. Nó tồn tại ở hai dạngmột chất bị oxy hóa (NAD+) và một chất bị khử (NADH). â€¢ Đường phân không sử dụng 02. Trong điều kiện hiếu khí, quá trình hô hấp tế bào tiếp tục quá trình phân hủy glucose. Trong điều kiện kỵ khí, quá trình lên men xảy ra. Ôn lại Hình 9.4, HOẠT ĐỘNG 9.1, 9.2 â€¢ Con đường hô hấp tế bào sau quá trình đường phân là quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric và vận chuyển điện tử/tổng hợp ATP. Con đường hiếu khí của quá trình dị hóa glucose là gì? - Đường phân thường bao gồm các phản ứng được xúc tác bởi enzyme xảy ra trong tế bào chất của tế bào. Hai phân tử pyruvate được tạo ra cho mỗi phân tử glucose bị oxy hóa một phần, cung cấp nguyên liệu ban đầu cho cả quá trình hô hấp tế bào và lên men. Ôn lại Hình 9.5 CHƯƠNG TÓM TẮT 9 â€¢ Quá trình oxy hóa pyruvate diễn ra sau quá trình đường phân và liên kết quá trình đường phân với chu trình axit citric. Con đường này chuyển đổi pyruvate thành acetyl CoA. • Acetyl CoA là điểm khởi đầu của chu trình axit citric. Nó phản ứng với oxaloacetate để tạo ra citrate. Một loạt tám phản ứng được xúc tác bằng enzyme sẽ oxy hóa citrate và tái tạo oxaloacetate, tiếp tục chu trình. Ôn lại Hình 9.6, HOẠT ĐỘNG 9.3 Quá trình Phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? ™ Quá trình oxy hóa các chất mang điện tử với sự có mặt của 02 sẽ giải phóng năng lượng có thể được sử dụng để hình thành ATP trong một quá trình gọi là quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. – NADH và FADH2 sinh ra trong quá trình đường phân, oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric bị oxy hóa bởi chuỗi hô hấp, tái tạo NAD+ và FAD. Oxy (02) là chất nhận electron và proton cuối cùng, tạo thành nước (H20). Ôn lại Hình 9.7, HOẠT ĐỘNG 9.4 â€¢ Chuỗi hô hấp không chỉ vận chuyển electron mà còn chuyển proton qua màng trong ty thể, tạo ra lực đẩy proton. Các proton được điều khiển bởi lực vận động proton có thể quay trở lại ma trận ty thể thông qua ATP synthase, một động cơ phân tử kết hợp chuyển động này của proton với quá trình tổng hợp ATP. Quá trình này được gọi là hóa thẩm thấu. Ôn tập Hình 9.8, HƯỚNG DẪN Animated 9.1, 9.2 tiếp theoNó phản ứng với oxaloacetate để tạo ra citrate. Một loạt tám phản ứng được xúc tác bằng enzyme sẽ oxy hóa citrate và tái tạo oxaloacetate, tiếp tục chu trình. Ôn lại Hình 9.6, HOẠT ĐỘNG 9.3 Quá trình Phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? ™ Quá trình oxy hóa các chất mang điện tử với sự có mặt của 02 sẽ giải phóng năng lượng có thể được sử dụng để hình thành ATP trong một quá trình gọi là quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. – NADH và FADH2 sinh ra trong quá trình đường phân, oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric bị oxy hóa bởi chuỗi hô hấp, tái tạo NAD+ và FAD. Oxy (02) là chất nhận electron và proton cuối cùng, tạo thành nước (H20). Ôn lại Hình 9.7, HOẠT ĐỘNG 9.4 â€¢ Chuỗi hô hấp không chỉ vận chuyển electron mà còn chuyển proton qua màng trong ty thể, tạo ra lực đẩy proton. Các proton được điều khiển bởi lực vận động proton có thể quay trở lại ma trận ty thể thông qua ATP synthase, một động cơ phân tử kết hợp chuyển động này của proton với quá trình tổng hợp ATP. Quá trình này được gọi là hóa thẩm thấu. Ôn tập Hình 9.8, HƯỚNG DẪN Animated 9.1, 9.2 tiếp theoNó phản ứng với oxaloacetate để tạo ra citrate. Một loạt tám phản ứng được xúc tác bằng enzyme sẽ oxy hóa citrate và tái tạo oxaloacetate, tiếp tục chu trình. Ôn lại Hình 9.6, HOẠT ĐỘNG 9.3 Quá trình Phosphoryl hóa oxy hóa hình thành ATP như thế nào? ™ Quá trình oxy hóa các chất mang điện tử với sự có mặt của 02 sẽ giải phóng năng lượng có thể được sử dụng để hình thành ATP trong một quá trình gọi là quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. – NADH và FADH2 sinh ra trong quá trình đường phân, oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric bị oxy hóa bởi chuỗi hô hấp, tái tạo NAD+ và FAD. Oxy (02) là chất nhận electron và proton cuối cùng, tạo thành nước (H20). Ôn lại Hình 9.7, HOẠT ĐỘNG 9.4 â€¢ Chuỗi hô hấp không chỉ vận chuyển electron mà còn chuyển proton qua màng trong ty thể, tạo ra lực đẩy proton. Các proton được điều khiển bởi lực vận động proton có thể quay trở lại ma trận ty thể thông qua ATP synthase, một động cơ phân tử kết hợp chuyển động này của proton với quá trình tổng hợp ATP. Quá trình này được gọi là hóa thẩm thấu. Ôn tập Hình 9.8, HƯỚNG DẪN Animated 9.1, 9.2 tiếp theo

Tóm tắt chương 183 â€¢ Sự chuyển electron không hoàn toàn có thể dẫn đến sự hình thành các superoxide độc hại và các gốc hydroxyl. Các enzyme đặc biệt loại bỏ chúng để bảo vệ tế bào khỏi bị hư hại. Làm thế nào

năng lượng được thu hoạch từ Glucose khi không có oxy? â€¢ Khi không có 02, quá trình đường phân sẽ được tiếp nối bằng quá trình lên men. Cùng với nhau, những con đường này oxy hóa một phần pyruvate và tạo ra các sản phẩm cuối cùng như axit lactic hoặc ethanol. Trong quá trình này, NAD+ được tái sinh từ NADH để quá trình đường phân có thể tiếp tục, do đó tạo ra một lượng nhỏ ATP. Ôn lại Hình 9.11 â€¢ Đối với mỗi phân tử glucose được sử dụng, quá trình đường phân cộng với quá trình lên men tạo ra hai phân tử ATP. Ngược lại, quá trình đường phân hoạt động với quá trình oxy hóa pyruvate, chu trình axit citric và chuỗi hô hấp/ATP synthase tạo ra tới 32 phân tử ATP trên mỗi phân tử glucose. Ôn lại Hình 9.1 2, HOẠT ĐỘNG 9.5 â€¢ Con đường đồng hóa sử dụng các thành phần trung gian của con đường thu năng lượng để tổng hợp chất béo, axit amin và các khối xây dựng thiết yếu khác. • Sự hình thành glucose từ các chất trung gian của quá trình glycolysis và chu trình axit citric được gọi là quá trình tạo glucose. • Tốc độ đường phân và chu trình axit citric được kiểm soát bởi sự điều hòa dị lập thể và bằng cách chuyển lượng acetyl CoA dư thừa thành quá trình tổng hợp axit béo. Các enzyme điều hòa chính bao gồm phosphofructokinase, citrate synthase, isocitrate dehydrogenase và synthase axit béo. Xem Hình 9.1 6, HOẠT ĐỘNG 9.6 Đi tới phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is9 Các con đường trao đổi chất có liên quan và được điều chỉnh với nhau như thế nào? Các con đường dị hóa để phân hủy carbohydrate, chất béo và protein sẽ đi vào con đường trao đổi chất thu năng lượng. Ôn lại Hình 9.13 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Vai trò của khí oxy trong tế bào của chúng ta là a. xúc tác các phản ứng trong quá trình đường phân. b. tạo ra C02. c. hình thành ATP. d. nhận electron từ chuỗi hô hấp. đ. phản ứng với glucose để tách nước. 2. Sự oxy hóa và khử a. kéo theo sự tăng hoặc giảm protein. b. được định nghĩa là sự mất electron. c. đều là phản ứng nội sinh. d. luôn xảy ra cùng nhau. đ. chỉ tiến hành trong điều kiện hiếu khí. 3. Đường phân a. diễn ra ở ty thể. b. không tạo ra ATP. c. là một phần của chuỗi hô hấp. d. cũng giống như quá trình lên men. đ. giảm hai phân tử NAD+ cho mỗi phân tử glucose được xử lý. 4. Lên men a. diễn ra ở ty thể. b. diễn ra ở mọi tế bào động vật. c. không yêu cầu 02. d. cần axit lactic. đ. ngăn chặn quá trình đường phân. 5. Chuỗi hô hấp a. nằm trong ma trận ty thể. b. chỉ bao gồm các protein màng ngoại vi. c. luôn tạo ra ATP. d. tái oxy hóa các coenzym đã khử. đ. hoạt động đồng thời với quá trình lên men. 6. So với quá trình đường phân kết hợp với lên men, con đường chuyển hóa glucose hiếu khí tạo ra a. nhiều ATP hơn. b. pyruvat. c. ít proton hơn để chuyển vào ty thể. d. ít C02. đ.nhiều coenzym bị oxy hóa hơn. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Hãy theo dõi trình tự các biến đổi hóa học xảy ra trong mô động vật có vú khi nguồn cung cấp oxy bị cắt. Thay đổi đầu tiên là toàn bộ cytochrome c bị giảm đi, vì các electron vẫn có thể di chuyển từ cytochrome c, nhưng không có oxy để nhận các electron từ cytochrome c oxidase. Những thay đổi còn lại là gì? 8. Bạn ăn một chiếc bánh mì kẹp thịt có chứa polysaccharides, protein và lipid. Sử dụng những gì bạn biết về sự kết hợp của các quá trình sinh hóa, hãy giải thích làm thế nào các axit amin trong protein và glucose trong polysaccharid có thể chuyển thành chất béo.

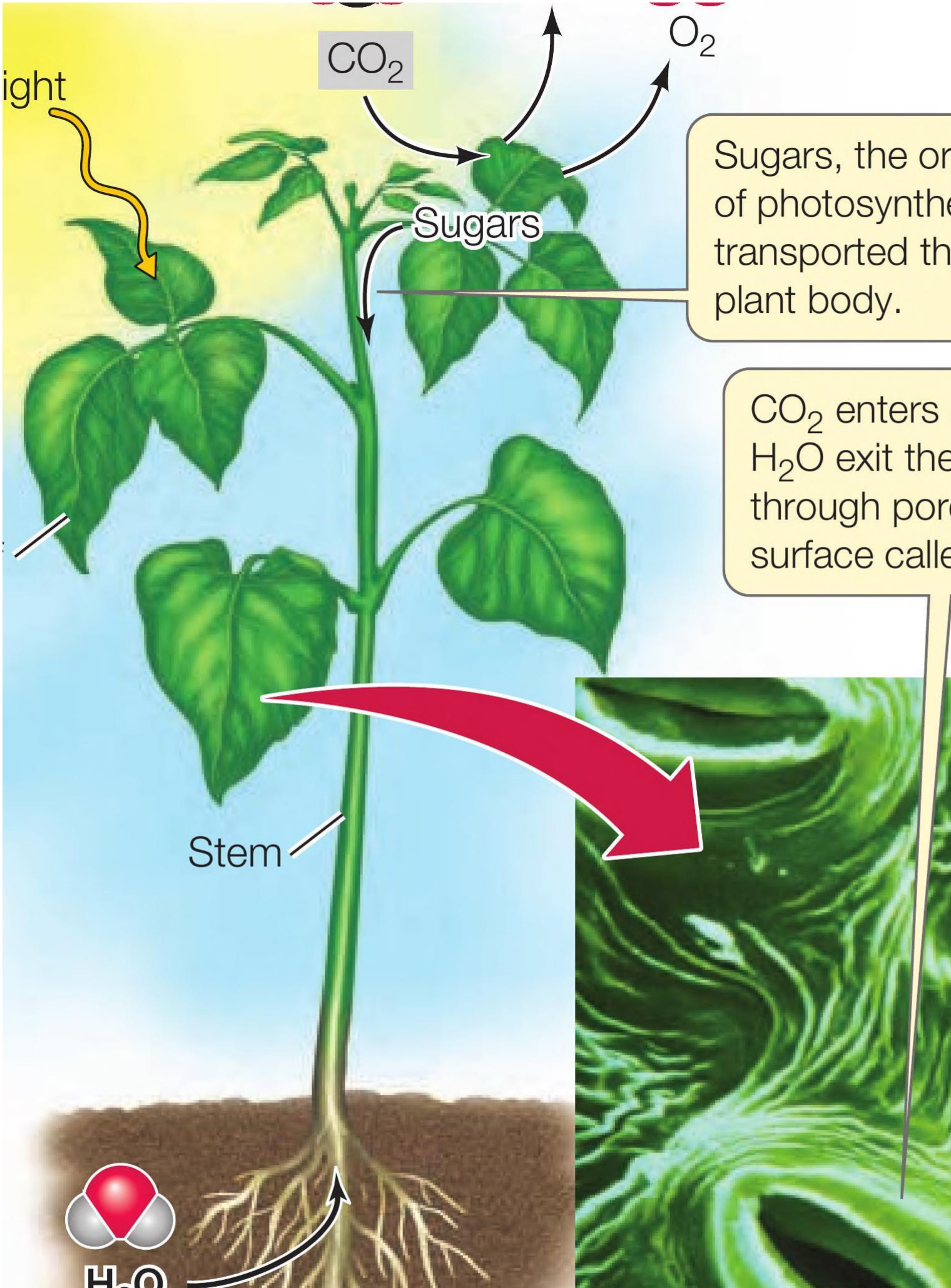
184 CHƯƠNG 9 Con đường thu hoạch năng lượng hóa học 9. Phản ứng sau đây xảy ra trong chu trình axit citric: PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 0â€œ 1 0â€œ 1 10. Một số tế bào sử dụng con đường hiếu khí của quá trình chuyển hóa glucose cũng có thể phát triển bằng cách sử dụng quá trình lên men trong điều kiện kỵ khí c=o 1 c=o 1. Với năng suất ATP thấp hơn (mỗi phân tử H-C-H 1 H-C-H H-C II - â-º c-H của glucose) trong quá trình lên men, làm thế nào các tế bào này có thể hoạt động hiệu quả như vậy trong điều kiện kỵ khí? 1 c=o 1 1 c=o 1 11. Thuốc antimycin A ngăn chặn sự vận chuyển điện tử trong ty thể. Giải thích điều gì sẽ xảy ra nếu thí nghiệm 0“0” trong Hình 9.9 được lặp lại với sự có mặt của Succinate Fumarate của loại thuốc này. Trả lời mỗi câu hỏi sau và giải thích câu trả lời của bạn: a. Phản ứng này là quá trình oxy hóa hay khử? b. Phản ứng là tỏa nhiệt hay thu nhiệt? c. Phản ứng này cần có coenzym. Loại coenzym nào? d. Điều gì xảy ra với fumarate sau khi phản ứng kết thúc? đ. Điều gì xảy ra với coenzym sau khi phản ứng kết thúc? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

A ^ \ Quang hợp: IU / Năng lượng từ ánh sáng mặt trời CHƯƠNG 10.1 Quang hợp là gì? 10.2 Quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học như thế nào? 10.3 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? 10.4 Thực vật đã thích nghi quá trình quang hợp với điều kiện

môi trường như thế nào? 10.5 Quang hợp tương tác với các con đường khác như thế nào? NẾU TẤT CẢ CÁC CARBOHYDRATE được tạo ra bởi quá trình quang hợp trong một năm đều ở dạng khối đường, thì sẽ có 300 triệu tỷ trong số đó. Như bạn có thể đã học từ các khóa học trước, các sinh vật quang hợp sử dụng carbon dioxide (C02) trong khí quyển để sản xuất carbohydrate. Phương trình đơn giản nói lên tất cả: FACE Làm giàu nồng độ không khí tự do sử dụng các đường ống để giải phóng C02 xung quanh cây trồng trên đồng ruộng, để ước tính tác động của việc tăng lượng C02 trong khí quyển đối với quá trình quang hợp và sự phát triển của thực vật. C02 + H20 Ánh sáng mặt trời) cacbohydrat + 02 Với vai trò của C02, tốc độ quang hợp có thay đổi khi nồng độ C02 trong khí quyển tăng lên không? Trong 200 năm qua, nồng độ C02 trong khí quyển đã tăng lên – từ 280 phần triệu (ppm) trong năm 1.800 lên 395 ppm vào năm 2011 – và mức tăng này có thể sẽ tiếp tục trong một thời gian. Carbon dioxide là một "khí nhà kính" giữ nhiệt trong khí quyển và mức độ C02 tăng cao được các nhà khoa học khí hậu dự đoán sẽ dẫn đến biến đổi khí hậu toàn cầu. Các nhà sinh học thực vật đang được hỏi hai câu hỏi về sự gia tăng lượng khí C02: liệu nó có dẫn đến tăng tốc độ quang hợp hay không, và nếu vậy, liệu nó có dẫn đến tăng tốc độ tăng trưởng của thực vật không? Để trả lời những câu hỏi này trong điều kiện thực tế, các nhà khoa học đã phát triển một cách để cây trồng tiếp xúc với lượng C02 cao trên đồng ruộng. Làm giàu nồng độ không khí tự do (FACE) sử dụng các vòng ống để giải phóng C02 vào không khí xung quanh thực vật trên đồng ruộng hoặc rừng. Tốc độ và hướng gió được theo dõi bởi máy tính, liên tục kiểm soát đường ống nào thải ra C02. Dữ liệu từ các thí nghiệm này xác nhận rằng tốc độ quang hợp tăng lên khi nồng độ C02 tăng lên và các phép đo này chỉ ra rằng khi C02 trong khí quyển tăng lên trên toàn cầu thì quá trình quang hợp sẽ tăng lên. Sự gia tăng quang hợp này có làm tăng sự phát triển của thực vật không? Hãy nhớ rằng thực vật, giống như tất cả các sinh vật, sử dụng carbohydrate làm nguồn năng lượng. Chúng thực hiện quá trình hô hấp tế bào với phương trình tổng quát: Carbohydrate + 02 —> Năng lượng C02 + H20 + Thách thức mà các nhà sinh học thực vật phải đối mặt là xác định sự cân bằng giữa quang hợp và hô hấp và điều này ảnh hưởng như thế nào đến tốc độ tăng trưởng của thực vật. Các thí nghiệm FACE chỉ ra rằng sự tăng trưởng của cây trồng và năng suất cây trồng tăng lên khi nồng độ C02 cao hơn, cho thấy rằng mức tăng tổng thể của quá trình quang hợp lớn hơn mức tăng của hô hấp. Những tác động nào có thể xảy ra khi lượng C02 trong khí quyển tăng lên đối với sản xuất lương thực toàn cầu? Xem câu trả lời ở trang 202.



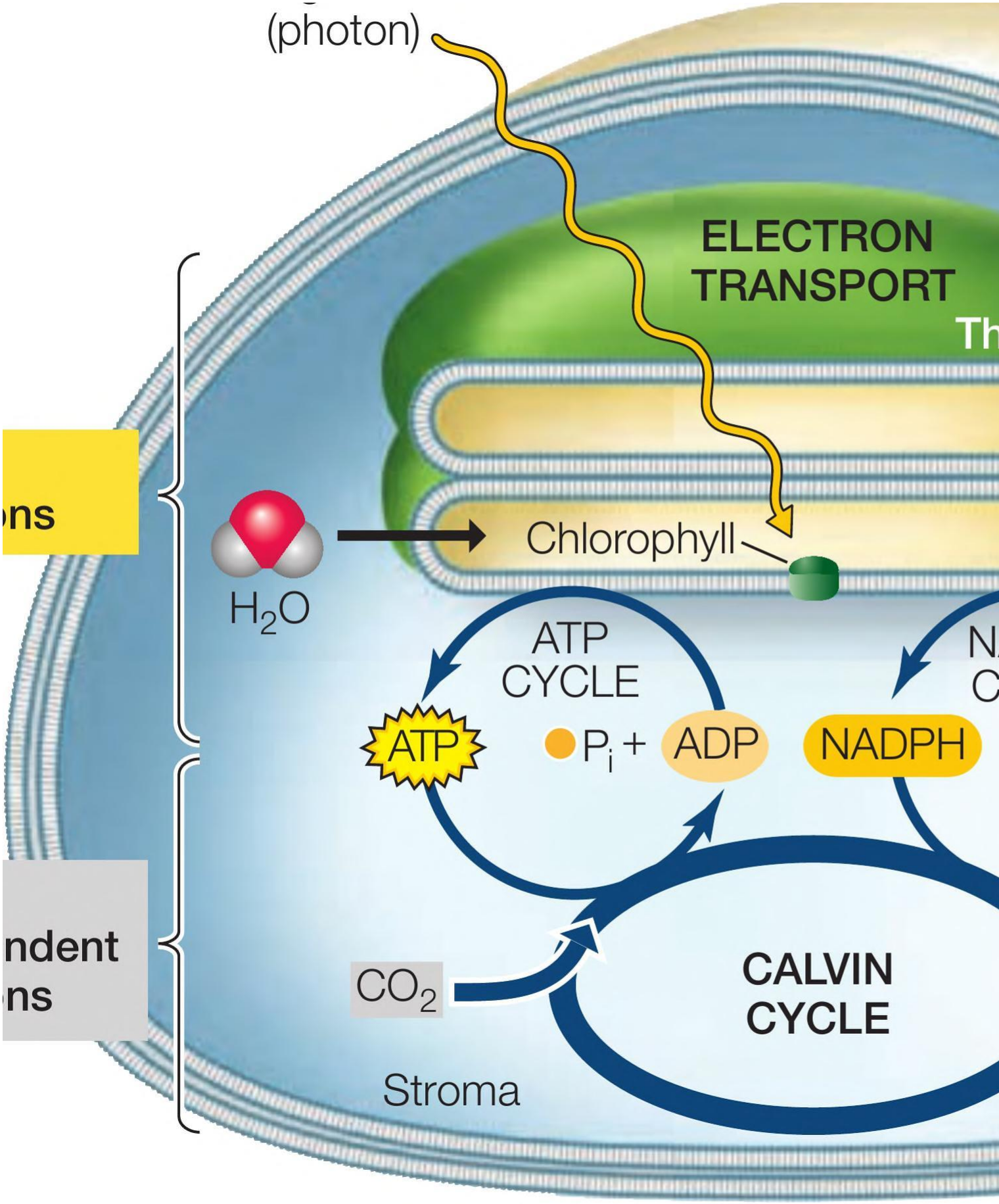
186 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời Quang hợp là gì? Năng lượng được giải phóng bằng con đường dị hóa ở hầu hết các sinh vật (ngoại trừ những sinh vật sống gần các miệng phun ở biển sâu) cuối cùng đều đến từ mặt trời. Quang hợp (nghĩa đen là "tổng hợp từ ánh sáng") là một quá trình đồng hóa trong đó năng lượng của ánh sáng mặt trời được thu giữ và sử dụng để chuyển đổi carbon dioxide (C02) thành các hợp chất chứa carbon phức tạp hơn. Thực vật, tảo và vi khuẩn lam sống trong môi trường hiếu khí và thực hiện quá trình quang hợp oxy: chuyển đổi C02 và nước (H20) thành carbohydrate (mà chúng ta sẽ biểu thị dưới dạng đường sáu carbon, C6H1206) và khí oxy (02) (Hình 10.1). 6 C02 + 6 H20 -> C6H1206 + 6 02 (10.1) Một số loại vi khuẩn sống trong môi trường yếm khí và thực hiện quá trình quang hợp thiếu oxy, trong đó năng lượng từ mặt trời được sử dụng để chuyển đổi C02 thành các phân tử phức tạp hơn mà không tạo ra 02. Chúng tôi sẽ mô tả quá trình này một chút chi tiết hơn bên dưới, nhưng trước tiên chúng ta hãy xem xét quá trình quang hợp oxy, được tóm tắt trong phương trình 10.1 ở trên. Thân lá A\C02 đi vào còn 02 và H20 thoát ra khỏi lá qua các lỗ trên bề mặt lá gọi là khí khổng. | ; | Đường, sản phẩm hữu cơ của quá trình quang hợp, được vận chuyển khắp cơ thể thực vật. 10.1 Thành phần cho quá trình quang hợp Một loại thực vật trên cạn điển hình sử dụng ánh sáng từ mặt trời, nước từ đất và carbon dioxide từ khí quyển để tạo thành các hợp chất hữu cơ bằng quá trình quang hợp. Phương trình 10.1 cho thấy một phản ứng thu năng lượng rất cao. Và mặc dù về cơ bản nó là chính xác nhưng nó lại quá chung chung để có thể hiểu thực sự về các quá trình liên quan. Một số câu hỏi được đặt ra: Các phản ứng hóa học chính xác của quá trình quang hợp là gì? Ánh sáng đóng vai trò gì trong các phản ứng này? Làm thế nào cacbon được liên kết để tạo thành cacbohydrat? Những loại carbohydrate nào được hình thành? Và khí oxy đến từ đâu: C02 hay H20? Các thí nghiệm với đồng vị cho thấy 02 có nguồn gốc từ H2O trong quá trình quang hợp oxy. Năm 1941, Samuel Ruben và Martin Kamen tại Đại học California, Berkeley đã thực hiện các thí nghiệm sử dụng các đồng vị lsO và 160 để xác định nguồn gốc của 02 được tạo ra trong quá trình quang hợp (Hình 10.2). Kết quả của họ cho thấy rằng tất cả khí oxy được tạo ra trong quá trình quang hợp đều có nguồn gốc từ nước, như được phản ánh trong phương trình cân bằng đã sửa đổi: 6 C02 + 12 H20 -> C6H1206 + 6 02 + 6 H2Q (10.2) NVESTIGATINGLIFE 10.2 Nguồn oxy được tạo ra bởi quá trình quang hợp Mặc dù rõ ràng rằng 02 được tạo ra trong quá trình quang hợp nhưng nguồn phân tử của nó vẫn chưa được biết đến. Hai khả năng là chất phản ứng, C02 và H20. Trong hai thí nghiệm riêng biệt, Samuel Ruben và Martin Kamen đã đánh dấu oxy trong các phân tử này bằng đồng vị 180, sau đó thử nghiệm 02 do một cây xanh tạo ra để tìm ra phân tử nào đóng góp oxy. hơn C02. Phương pháp Thí nghiệm 1 Thí nghiệm 2 h218o,co2 I y \ Cung cấp cho cây nước có nhãn đồng vị và không có nhãn C02. v. _ Kết quả / \ Lượng oxy thoát ra được dán nhãn. 18o2 Cung cấp cho cây C02 có nhãn đồng vị và nước không có nhãn. 09 V _ 7 _ / y n Khí oxy thoát ra không có nhãn mác. VJ KẾT LUẬN Nước là nguồn gốc của các nguyên tử oxy trong 02 được tạo ra bởi quá trình quang hợp. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aRuben, S., và cộng sự. 1941. Tạp chí của Hiệp hội Hóa học Hoa Kỳ 63: 877-879. sp0 0? Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 0.1 Nguồn oxy được tạo ra bởi quá trình quang hợp Lifel 0e.com/at1 0.1


ight
CO_2
O_2
Sugars
Sugars, the or
of photosynthe
transported th
plant body.
CO_2 enters
H_2O exit the
through pore
surface calle
Stem
H_2O

10.1 Quang hợp là gì? 187 Nước xuất hiện ở cả hai vế của phương trình vì nó vừa được sử dụng làm chất phản ứng (12 phân tử ở bên trái) vừa được giải phóng dưới dạng sản phẩm (6 phân tử mới ở bên phải). Phương trình sửa đổi này tính đến tất cả các phân tử nước cần thiết cho toàn bộ lượng khí oxy được tạo ra. Việc nhận ra rằng nước là nguồn quang hợp 02 đã dẫn đến sự hiểu biết về quang hợp dưới góc độ oxy hóa và khử. Như chúng tôi đã mô tả trong Chương 9, các phản ứng oxy hóa-khử (oxi hóa khử) có tính chất kết hợp: khi một phân tử bị oxy hóa trong một phản ứng thì một phân tử khác sẽ bị khử. Trong trường hợp này, các nguyên tử oxy ở trạng thái khử trong H20 bị oxy hóa thành 02:12 H20 -> 24 H+ + 24 e" + 6 02 (10.3) trong khi nguyên tử cacbon ở trạng thái oxy hóa trong C02 bị khử thành cacbohydrat, đồng thời tạo ra nước: 6 C02 + 24 H+ + 24 e" C6H12Q6 + 6 H2Q (10.4) Cộng các phương trình 10.3 và 10.4 (sinh viên hóa học sẽ nhận ra chúng là phản ứng nửa tế bào) sẽ được phương trình tổng thể 10.2 như trên. Như chúng ta vừa thấy, nước là chất cho proton và electron trong quá trình quang hợp oxy. Trong quá trình quang hợp thiếu oxy, các phân tử khác được sử dụng làm chất cho điện tử trong quá trình khử C02 thành carbohydrate. Ví dụ, vi khuẩn lưu huỳnh màu tím sử dụng hydro sunfua (H2S) làm chất cho điện tử: 12 H2S + 6 C02 + ánh sáng -> C6H1206 + 6 H20 + 12 S (10.5) Vi khuẩn lưu huỳnh xanh sử dụng các ion sunfua, hydro hoặc sắt sắt làm chất cho điện tử, trong khi một nhóm vi khuẩn khác sử dụng các hợp chất có nguồn gốc từ asen. Phần còn lại của chương này sẽ tập trung vào quá trình quang hợp oxy, quá trình tạo ra phần lớn carbon hữu cơ được sử dụng bởi sự sống trên Trái đất ngày nay và bổ sung lượng 02 trong bầu khí quyển của chúng ta. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Nước là nguồn oxy được tạo ra bởi quá trình quang hợp Bài viết gốc Ruben, S., M. Randall, M. D. Kamen và J. L. Hyde. 1941. Oxy nặng (1sO) làm chất đánh dấu trong nghiên cứu quang hợp. Tạp chí của Hiệp hội Hóa học Hoa Kỳ 63(3): 877-879. Phân tích dữ liệu Vào những năm 1930, Cornelius van Niel (1897-1985), khi đó là sinh viên tốt nghiệp tại Đại học Stanford, là người đầu tiên đề xuất rằng oxy giải phóng trong quá trình quang hợp không thực sự có nguồn gốc từ carbon dioxide, mà là từ các phân tử nước được tiêu thụ. trong phản ứng. Giả thuyết này được hình thành trên cơ sở phát hiện vi khuẩn kỵ khí lưu huỳnh màu tím không giải phóng oxy trong quá trình quang hợp. Thay vào đó, những sinh vật này chuyển đổi hydro sunfua (H2S) thành lưu huỳnh nguyên tố trong quá trình quang hợp của chúng (xem Công thức 10.5). Với những điểm tương đồng giữa quá trình quang hợp này và quá trình được thực hiện bởi cây xanh, van Niel đề xuất rằng trong quá trình quang hợp hiếu khí, hydro được tách ra khỏi nước và kết hợp thành glucose, khiến oxy được giải phóng dưới dạng oxy nguyên tố. Giả thuyết này sau đó đã được xác nhận bởi Samuel Ruben và Martin Kamen, những người đã sử dụng phương pháp "nặng"; đồng vị của oxy, 1sO,để theo dõi dòng oxy trong thực vật. Kết quả của họ cho thấy nước là nguồn oxy được tạo ra trong quá trình quang hợp (xem Hình 10.2). Là một phần của việc mở rộng nghiên cứu về đồng vị phóng xạ trong Thế chiến thứ hai, chính phủ Hoa Kỳ đã thành lập một phòng thí nghiệm bức xạ tại Đại học California, Berkeley. Phòng thí nghiệm này đã thực hiện các thí nghiệm quan trọng mô tả các con đường quang hợp phụ thuộc vào ánh sáng và không phụ thuộc vào ánh sáng. Trong loạt thí nghiệm này, các tế bào tảo Chlorella được tiếp xúc với nước và CC>2, chất sau có nguồn gốc từ kali cacbonat (K2COs) và kali bicarbonate (KHC03_), hòa tan trong nước tạo thành C02. Ở thí nghiệm 1 nước chứa nhiều 1sO hơn 1

188 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời Quang hợp bao gồm hai con đường Phương trình 10.2 ở trên tóm tắt toàn bộ quá trình quang hợp oxy, nhưng không tóm tắt các giai đoạn mà nó hoàn thành. Nước đóng vai trò là chất cho điện tử, nhưng có chất mang trung gian H+ và điện tử giữa các phản ứng oxy hóa và khử. Chất mang là coenzym nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP+). Giống như quá trình đường phân và các con đường trao đổi chất khác thu năng lượng trong tế bào, quang hợp là một quá trình bao gồm nhiều phản ứng. Những phản ứng này thường được chia thành hai con đường chính: • Phản ứng ánh sáng chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học dưới dạng ATP và chất mang điện tử khử NADPH. Phân tử này tương tự như NADH (xem Phần 9.1) nhưng có thêm một nhóm photphat gắn vào đường của adenosine của nó. Nói chung, NADPH hoạt động như một chất khử trong quá trình quang hợp và các phản ứng đồng hóa khác. VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ Chất diệp lục S ATP f CYCLE #P: + NADPH CYCLE NADP++ CALVIN CYCLE Stroma Tế bào thực vật Ánh sáng lục lạp (photon) 10.3 Tổng quan về quang hợp Quang hợp bao gồm hai con đường: phản ứng ánh sáng và phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng. Những phản ứng này diễn ra tương ứng trong thylakoid và chất nền của lục lạp. Xem Hình 5.12 để biết

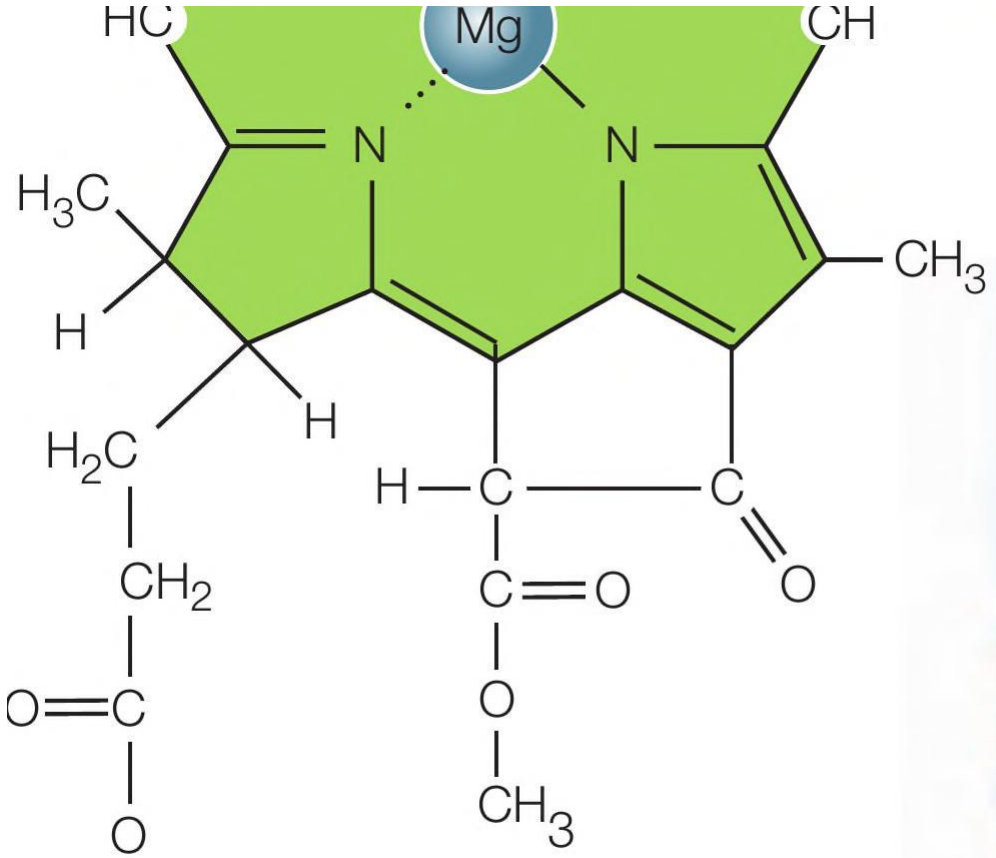
thêm về cấu trúc của lục lạp. Lục lạp Phản ứng ánh sáng Phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng Các phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng (phản ứng cố định cacbon) không sử dụng ánh sáng trực tiếp mà thay vào đó sử dụng ATP, NADPH (được tạo ra bởi các phản ứng ánh sáng) và C02 để tạo ra carbohydrate. Các phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng đôi khi được gọi là phản ứng tối vì chúng không cần trực tiếp đến năng lượng ánh sáng. Chúng còn được gọi là phản ứng cố định carbon. Tuy nhiên, ở hầu hết thực vật, các phản ứng sáng và phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng dừng lại trong bóng tối vì quá trình tổng hợp ATP và khử NADP+ cần có ánh sáng. Phản ứng của cả hai con đường đều diễn ra bên trong lục lạp, nhưng chúng xảy ra ở các phần khác nhau của bào quan đó (Hình 10.3). Khi chúng tôi mô tả hai chuỗi phản ứng này chi tiết hơn, bạn sẽ thấy rằng chúng tuân theo các nguyên tắc hóa sinh mà chúng ta đã thảo luận trong Chương 8 và 9: sự biến đổi năng lượng, quá trình oxy hóa-khử và bản chất từng bước của các quá trình sinh hóa. GIỚI THIỆU Các phản ứng ánh sáng của quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học. Các phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng sử dụng năng lượng hóa học đó để khử C02 thành carbohydrate. Trong khi hầu hết các sinh vật quang hợp sử dụng nước làm chất cho điện tử để khử C02, thì một số sinh vật lại sử dụng các phân tử khác, chẳng hạn như hydro sunfua (H2S). â€¢ Bằng chứng thực nghiệm nào cho thấy nước là nguồn gốc của 02 chất được tạo ra trong quá trình quang hợp? Xem trang. 186 và Hình 10.2 â€¢ Mối quan hệ giữa phản ứng ánh sáng và phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng của quang hợp là gì? Xem trang. 188 và Hình 10.3 Chúng ta sẽ mô tả riêng các phản ứng sáng và phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ bắt đầu thảo luận về bản chất vật lý của ánh sáng và các phân tử quang hợp cụ thể thu năng lượng của nó. Quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học như thế nào? Ánh sáng là một dạng năng lượng và nó có thể chuyển hóa thành các dạng năng lượng khác như nhiệt năng hoặc hóa năng. Trọng tâm của chúng ta ở đây sẽ là ánh sáng là nguồn năng lượng thúc đẩy sự hình thành ATP (từ ADP và P.) và NADPH (từ NADP+ và H+). Năng lượng ánh sáng được hấp thụ bởi chất diệp lục và các sắc tố khác. Ở đây sẽ rất hữu ích khi thảo luận về ánh sáng dưới góc độ quang hóa và quang sinh học của nó. HÌNH ẢNH Ánh sáng là một dạng bức xạ điện từ. Bức xạ điện từ được truyền theo sóng và lượng năng lượng trong bức xạ tỷ lệ nghịch với bước sóng của nó - bước sóng càng ngắn thì năng lượng càng lớn. Phần nhìn thấy được của phổ điện từ (Hình 10.4) bao gồm nhiều bước sóng và mức năng lượng. Ngoài việc truyền đi theo sóng, ánh sáng còn hành xử như các hạt, gọi là photon, không có khối lượng. Ở thực vật và các sinh vật quang hợp khác, các phân tử tiếp nhận sẽ hấp thụ các photon để thu năng lượng của chúng cho các quá trình sinh học. Những phân tử tiếp nhận này chỉ hấp thụ


(photon)
ELECTRON
TRANSPORT
Th
ns
Chlorophyll
H_2O
ATP
CYCLE
ATP
P_i +
ADP
NADPH
ndent
ns
CO_2
CALVIN
CYCLE
Stroma

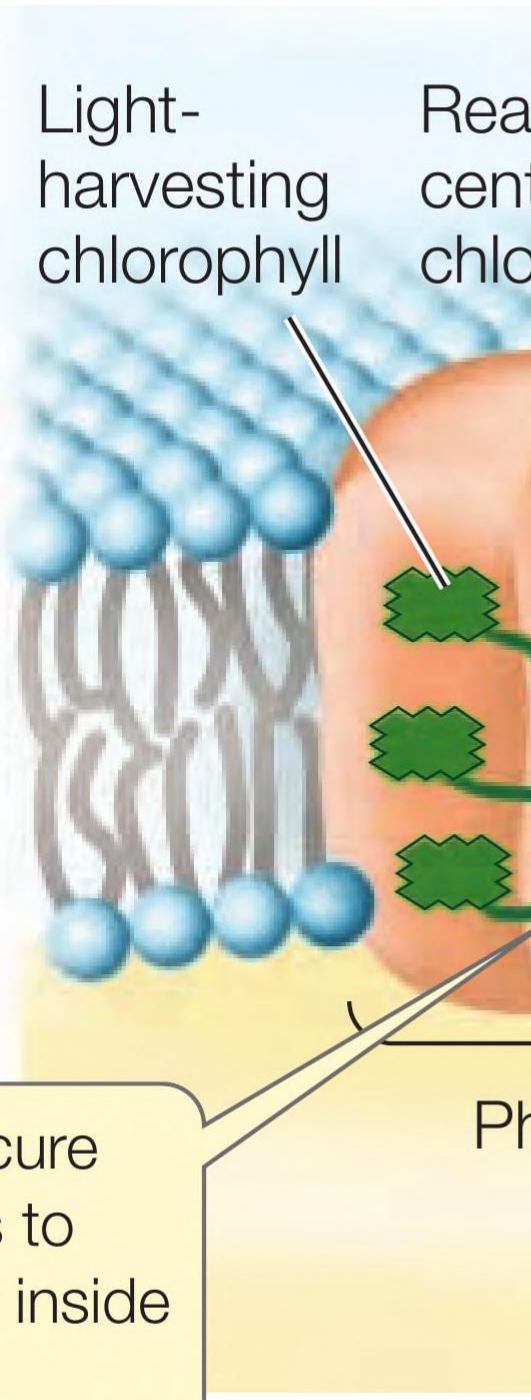
10.2 Quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học như thế nào? 189 Tia vũ trụ Tia gamma Bước sóng (nm) i I- AA/WWWWWWVAAA Tia X Bước sóng ngắn hơn có nhiều năng lượng hơn. 10 400Tia cực tím hồng ngoại (IR) 105 106 Bước sóng dài hơn sẽ ít năng lượng hơn. Vi sóng Sóng vô tuyến 10.4 Quang phổ điện từ Phần quang phổ điện từ mà con người có thể nhìn thấy dưới dạng ánh sáng được trình bày chi tiết ở bên phải. bước sóng cụ thể của ánh sáng - các photon có lượng năng lượng cụ thể. Khi một photon gặp một phân tử, một trong ba điều có thể xảy ra: “Photon có thể bật ra khỏi phân tử – nó có thể bị tán xạ hoặc phản xạ”. • Photon có thể đi qua phân tử - nó có thể được truyền đi. • Photon có thể được phân tử hấp thụ, bổ sung năng lượng cho phân tử. Cả hai kết quả đầu tiên đều không gây ra bất kỳ thay đổi nào trong phân tử. Tuy nhiên, trong trường hợp hấp thụ, photon biến mất và năng lượng của nó bị phân tử hấp thụ. Năng lượng của photon không thể biến mất, vì theo định luật nhiệt động lực học thứ nhất, năng lượng không được tạo ra cũng như không bị phá hủy. Khi phân tử thu được năng lượng của photon, nó được nâng từ trạng thái cơ bản (có năng lượng thấp hơn) lên trạng thái kích thích (có năng lượng cao hơn): Sự chênh lệch năng lượng tự do giữa trạng thái kích thích của phân tử và trạng thái cơ bản của nó xấp xỉ bằng năng lượng tự do của photon bị hấp thụ (một lượng nhỏ năng lượng bị mất thành entropy, theo định luật thứ hai của nhiệt động lực học). Sự gia tăng năng lượng đẩy một trong số các electron trong phân tử vào một lớp vỏ cách xa hạt nhân của nó hơn; Lúc này electron này được giữ kém chắc chắn hơn, làm cho phân tử không ổn định và phản ứng hóa học mạnh hơn. HÌNH ẢNH Các bước sóng cụ thể được hấp thụ bởi một phân tử cụ thể là đặc trưng của loại phân tử đó. Các phân tử hấp thụ bước sóng trong quang phổ khả kiến được gọi là sắc tố. Khi một chùm ánh sáng trắng (chứa tất cả các bước sóng của ánh sáng khả kiến) chiếu vào một sắc tố, một số bước sóng nhất định sẽ bị hấp thụ. Các bước sóng còn lại bị phân tán hoặc truyền đi và làm cho sắc tố xuất hiện với chúng ta dưới dạng màu. Ví dụ, sắc tố diệp lục hấp thụ cả ánh sáng xanh lam và đỏ, và chúng ta nhìn thấy ánh sáng còn lại, chủ yếu là màu xanh lá cây. Nếu chúng ta vẽ đồ thị ánh sáng được hấp thụ bởi sắc tố tinh khiết theo bước sóng, kết quả là phổ hấp thụ của sắc tố đó. Ngược lại với phổ hấp thụ, phổ hoạt động là biểu đồ tốc độ quang hợp được thực hiện bởi một sinh vật so với các bước sóng ánh sáng mà nó tiếp xúc. Phổ hoạt động của quá trình quang hợp có thể được xác định như sau: 1. Đặt sinh vật vào thùng kín. 2. Cho nó tiếp xúc với ánh sáng có bước sóng nhất định trong một khoảng thời gian. 3. Đo tốc độ quang hợp bằng lượng 02 chất được giải phóng. 4. Lặp lại với ánh sáng có bước sóng khác. Hình 10.5 cho thấy quang phổ hấp thụ của các sắc tố ở Anacharis, một loài thực vật thủy sinh phổ biến,và quang phổ hoạt động cho quá trình quang hợp của cây đó. Hai quang phổ này có thể được so sánh để xem sắc tố nào ở Anacharis đóng góp nhiều nhất vào việc thu ánh sáng để quang hợp.

190 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời lục lạp (A) (B) Tím Xanh lục Vàng Đỏ Bước sóng (nm) 10.5 Phổ hấp thụ và hoạt động (A) Phổ hấp thụ của các sắc tố tinh khiết từ cây thủy sinh thông thường Anacharis. (B) Phổ hoạt động của quá trình quang hợp của cây đó. Sắc tố chính được sử dụng để điều khiển các phản ứng sáng của quá trình quang hợp oxy là diệp lục a (Hình 10.6). (Trong Hình 10.5, bạn có thể thấy rằng các bước sóng mà quá trình quang hợp diễn ra cao nhất ở Anacharis cũng chính là các bước sóng mà diệp lục a hấp thụ nhiều ánh sáng nhất.) Chất diệp lục a có cấu trúc vòng phức tạp, tương tự như nhóm heme của hemoglobin, với ion magie ở trung tâm. Một hydrocarbon dài 'Đuôi" neo phân tử vào các protein trong một phức hợp đa protein lớn gọi là hệ thống quang học, trải dài qua màng thylakoid. Các phân tử diệp lục a và các sắc tố phụ khác nhau (chẳng hạn như diệp lục b và c, carotenoids và phycobilin; xem bên dưới) được sắp xếp thành các phức hợp thu hoạch ánh sáng, còn được gọi là hệ thống ăng ten. Nhiều phức hợp thu hoạch ánh sáng bao quanh một trung tâm phản ứng duy nhất trong hệ thống ảnh. Năng lượng ánh sáng được các phức hợp thu ánh sáng thu giữ và chuyển đến trung tâm phản ứng, nơi các phân tử diệp lục a tham gia vào các phản ứng oxi hóa khử dẫn đến sự chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học. Như đã đề cập ở trên, chất diệp lục hấp thụ ánh sáng xanh và đỏ ở gần hai đầu của quang phổ khả kiến (xem Hình 10.4). Các sắc tố phụ khác nhau hấp thụ ánh sáng ở các phần khác của quang phổ và do đó có chức năng mở rộng phạm vi bước sóng có thể được sử dụng cho quá trình quang hợp. Bạn có thể thấy điều này trong quang phổ hoạt động ở Hình 10.5B: Anacharis có khả năng quang hợp ở bước sóng ánh sáng mà diệp lục a không phải Thylakoid ""T ch2 CH h,c CH3 (CHO trong diệp lục b) CH Â ± CHq / CHO / Y â– â– -N ^ r a Ánh sáng bị hấp thụ bởi cấu trúc vòng phức tạp của phân tử diệp lục. Hệ thống quang học Stroma Màng thylakoid

Thylakoid lumen 10.6 Cấu trúc phân tử của diệp lục a diệp lục a bao gồm cấu trúc vòng phức tạp (vùng màu xanh lá cây) với nguyên tử magie ở trung tâm, cộng với một "đuôi" hydrocarbon. Đuôi neo phân tử vào các protein màng tích hợp trong màng thylakoid. Chất diệp lục b giống hệt nhau ngoại trừ việc thay thế nhóm metyl (-CH3) bằng nhóm aldehyd (- CHO) ở phía trên bên phải. Những sắc tố này là thành phần của phức hợp đa protein gọi là hệ thống quang học, bao trùm màng thylakoid. hấp thụ nhưng các sắc tố khác hấp thụ (ví dụ: 500 nm). Các sinh vật quang hợp khác nhau có sự kết hợp khác nhau của các sắc tố phụ. Thực vật bậc cao và tảo lục có diệp lục b (có cấu trúc và phổ hấp thụ rất giống diệp lục a) và các carotenoid như (3-carotene, hấp thụ các photon ở bước sóng xanh lam và xanh lam.được tìm thấy trong tảo đỏ và vi khuẩn lam, hấp thụ các bước sóng màu vàng lục, vàng và cam khác nhau. Sự hấp thụ ánh sáng dẫn đến sự thay đổi quang hóa. Khi một phân tử sắc tố hấp thụ ánh sáng, nó sẽ chuyển sang trạng thái kích thích. Đây là một tình trạng không ổn định và phân tử nhanh chóng trở lại trạng thái cơ bản, giải phóng phần lớn năng lượng được hấp thụ. Đây là một quá trình cực kỳ nhanh chóng - được đo bằng pico giây (phần nghìn tỷ của giây). Trong khu phức hợp thu hoạch ánh sáng



complex ring
a chlorophyll

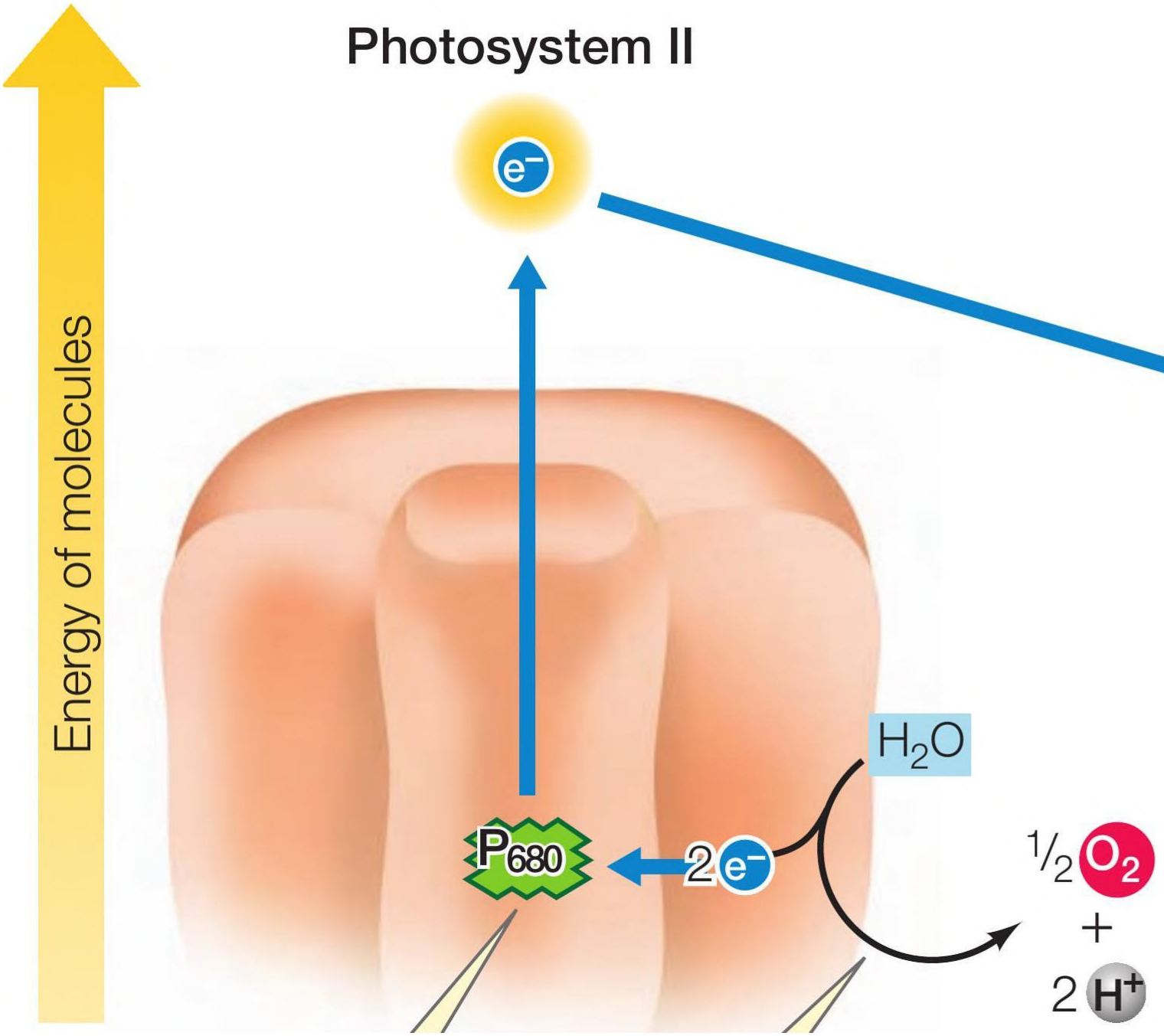


Hydrocarbon tails secure chlorophyll molecules to hydrophobic proteins inside the photosystem.

(A) 10.2 Quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học như thế nào? 191 Chất diệp lục a Chất diệp lục b Carotenoid Năng lượng ánh sáng được hấp thụ bởi các sắc tố trong phức hợp thu ánh sáng và truyền đến trung tâm phản ứng. Phân tử diệp lục Trung tâm phản ứng Protein Hệ thống quang ảnh gắn trong màng thylakoid Photon a ; \ Electron mang năng lượng từ các phân tử diệp lục có thể được chuyển sang chất nhận điện tử để khử nó. Chất nhận điện tử 10.7 Truyền năng lượng và vận chuyển điện tử (A) Cấu trúc phân tử của một phức hợp thu ánh sáng duy nhất cho thấy polypeptide có màu nâu với ba vòng xoắn trải dài qua màng thylakoid. Các phân tử sắc tố (carotenoid và diệp lục a và b) liên kết với polypeptide. (B) Hình minh họa đơn giản này về toàn bộ hệ thống quang học sử dụng các phân tử diệp lục để thể hiện các phức hợp thu ánh sáng. Năng lượng từ một photon được truyền từ phân tử sắc tố này sang phân tử sắc tố khác cho đến khi nó chạm tới phân tử diệp lục ở trung tâm phản ứng. Chất diệp lục trong một phân tử có thể nhường electron bị kích thích của nó cho chất nhận electron. (Hình 1 0.7A), năng lượng được giải phóng bởi một phân tử sắc tố (ví dụ, diệp lục b) được hấp thụ bởi các phân tử sắc tố lân cận khác. Năng lượng (không phải ở dạng electron mà ở dạng năng lượng hóa học gọi là cộng hưởng) được truyền từ phân tử này sang phân tử khác cho đến khi nó chạm tới phân tử diệp lục tại trung tâm phản ứng của hệ thống quang học (Hình 1 0.7 B). Chất diệp lục ở trạng thái cơ bản một phân tử ở trung tâm phản ứng (ký hiệu là Chi) hấp thụ năng lượng từ các chất diệp lục liền kề và trở nên bị kích thích (Chi*), nhưng để trở về trạng thái cơ bản, chất diệp lục này không truyền năng lượng cho phân tử sắc tố khác â €” một điều gì đó rất khác xảy ra. Trung tâm phản ứng chuyển đổi năng lượng ánh sáng được hấp thụ thành năng lượng hóa học. Phân tử diệp lục trong trung tâm phản ứng hấp thụ đủ năng lượng để nhường electron bị kích thích cho chất nhận hóa học: Chất nhận Chi* + — > Chl+ + chất nhận- (10.6) Khi đó, đây là hệ quả đầu tiên của sự hấp thụ ánh sáng bởi diệp lục: diệp lục trung tâm phản ứng (Chi*) mất đi electron bị kích thích trong phản ứng oxi hóa khử và trở thành Chi*. Kết quả của sự chuyển điện tử này là chất diệp lục bị oxy hóa, trong khi phân tử chất nhận bị khử. Sự khử dẫn đến hình thành ATP và NADPH Chất nhận điện tử bị khử bởi Chi* là chất đầu tiên trong chuỗi chất mang điện tử ở màng thylakoid. Các electron được truyền từ hạt tải điện này sang hạt tải điện khác theo một quá trình "xuống dốc" đầy năng lượng. dãy số khử và oxi hóa. Do đó màng thylakoid có hệ thống vận chuyển điện tử tương tự như chuỗi hô hấp của ty thể (xem Phần 9.3). Chất nhận điện tử cuối cùng là NADP+, chất này bị khử: NADP+ + H+ + 2 e- -> NADPH (10.7) Giống như ở ty thể, ATP được tạo ra bằng phương pháp thẩm thấu hóa học trong quá trình vận chuyển điện tử. Hình 10.Hình 8 cho thấy một loạt các phản ứng vận chuyển điện tử không tuần hoàn sử dụng năng lượng từ ánh sáng để tạo ra NADPH và ATP. Có hai hệ thống ảnh, mỗi hệ thống có trung tâm phản ứng riêng: Hệ thống ảnh I (chứa chất diệp lục "P700" tại trung tâm phản ứng của nó) hấp thụ năng lượng ánh sáng tốt nhất ở bước sóng 700 nanomet (nm) và truyền các electron bị kích thích của nó (thông qua các phân tử trung gian) thành NADP+, khử nó thành NADPH. Photosystem II (với chất diệp lục ở trung tâm phản ứng) hấp thụ năng lượng ánh sáng tốt nhất ở bước sóng 680 nm, oxy hóa các phân tử nước và truyền các electron mang năng lượng của nó qua một loạt chất mang để tạo ra ATP. Chúng ta hãy xem xét chi tiết hơn các hệ thống ảnh này, bắt đầu với hệ thống ảnh II. HỆ ẢNH II Sau khi chất diệp lục bị kích thích trong trung tâm phản ứng (Chi*) nhường electron mang năng lượng của nó để khử phân tử nhận hóa học, chất diệp lục thiếu electron và rất không ổn định. Nó có xu hướng "nắm bắt" mạnh mẽ. một electron từ một phân tử khác để thay thế electron bị mất - về mặt hóa học, nó là một tác nhân oxy hóa mạnh. Các electron bổ sung đến từ nước, tách các liên kết H – O – H: H20 -> V2 02 + 2 H+ + 2 e- (10.8) 2 e" + 2 Chl+ -> 2 Chi (10,9) Tổng thể: 2 Chl+ + H20 -> 2 Chi + 2 H+ + V2 02 (10.10) Chú ý nguồn 02 trong quang hợp là H20. Quay lại vấn đề chất nhận điện tử trong hệ thống vận chuyển điện tử: các electron mang năng lượng được truyền qua một loạt chất mang gắn màng đến chất nhận cuối cùng ở mức năng lượng thấp hơn.

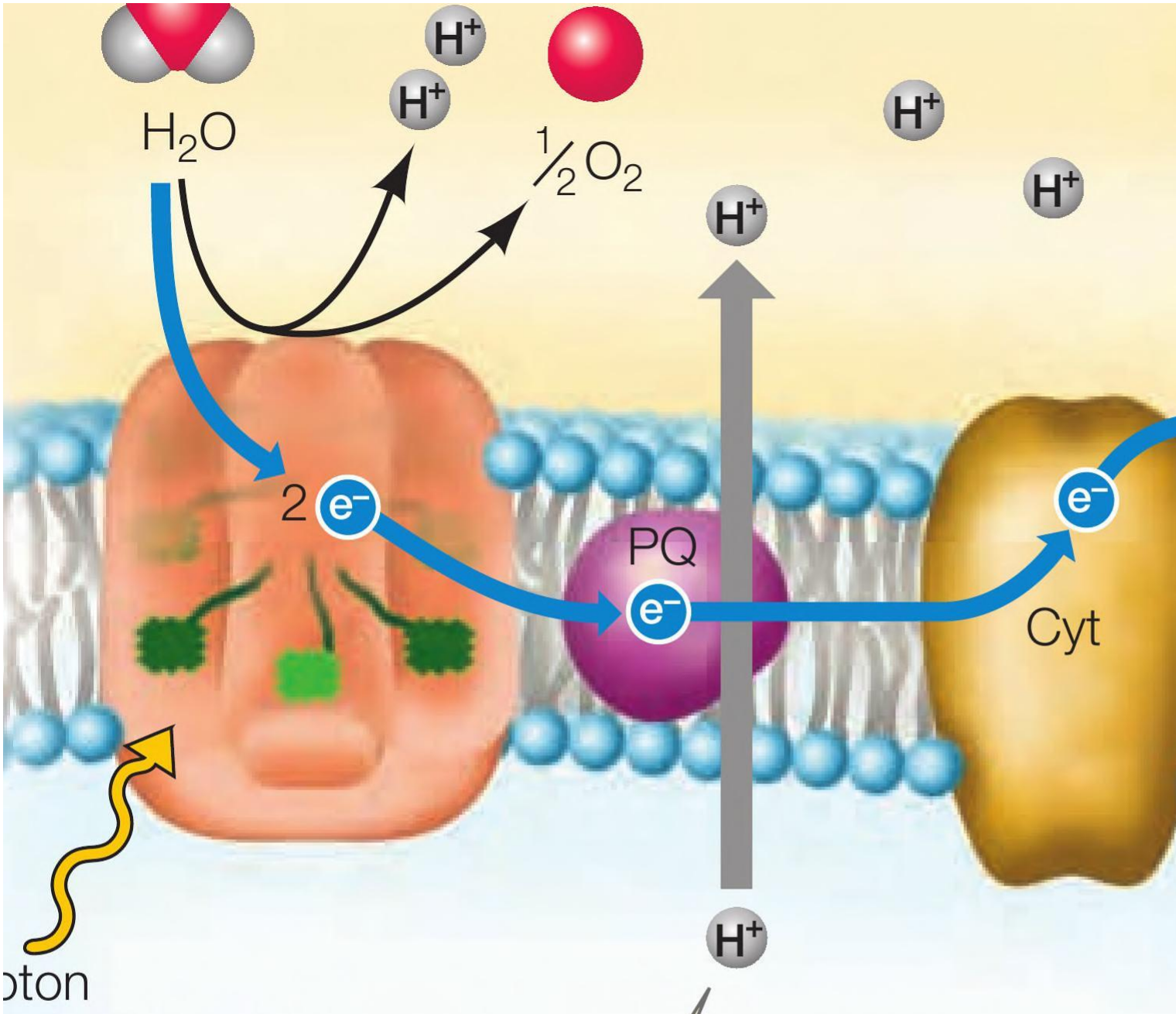
192 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ hệ thống ảnh ánh sáng I Chi trong trung tâm phản ứng của hệ thống quang II hấp thụ ánh sáng tối đa ở bước sóng 680 nm, trở thành Chi*. Nước bị oxy hóa, v _ _ _ J H+ từ H20 và vận chuyển điện tử qua chuỗi vận chuyển điện tử để thu năng lượng để tổng hợp hóa thẩm thấu ATP.] Chi trong trung tâm phản ứng của hệ thống ảnh I hấp thụ ánh sáng tối đa ở bước sóng 700 nm, trở thành Chi*. ^ j 0 Hệ thống ảnh I khử ferredoxin (Fd), từ đó khử NADP+ thành NADPH. 10.8 Vận chuyển điện tử không tuần hoàn sử dụng hai hệ thống ảnh Sự hấp thụ năng lượng ánh sáng của các phân tử diệp lục trong trung tâm phản ứng của hệ thống ảnh I và II cho phép chúng truyền electron vào một loạt phản ứng oxi hóa khử. mức

độ. Giống như trong ty thể, một gradient proton được tạo ra và được ATP synthase sử dụng để tạo ra ATP (xem bên dưới). HỆ ẢNH I Trong hệ thống ảnh I, một electron bị kích thích từ Chi* ở trung tâm phản ứng làm giảm chất nhận. Chất diệp lục bị oxy hóa (Chl+) bây giờ " nắm lấy" một electron, nhưng trong trường hợp này electron đến từ chất mang cuối cùng trong hệ thống vận chuyển điện tử. Điều này liên kết hai hệ thống ảnh về mặt hóa học. Chúng cũng được liên kết về mặt không gian, với hai hệ thống ảnh nằm cạnh nhau trong màng thylakoid. Các electron mang năng lượng từ hệ thống quang điện I đi qua một số phân tử và cuối cùng khử NADP+ thành NADPH. Tiếp theo trong quá trình thu hoạch năng lượng ánh sáng để sản xuất cacbohydrat là chuỗi phản ứng cố định cacbon. Những phản ứng này đòi hỏi nhiều ATP hơn NADPH. Nếu con đường mà chúng ta vừa mô tả - con đường tuyến tính hoặc không tuần hoàn - là tập hợp các phản ứng ánh sáng duy nhất hoạt động, thì có thể không có đủ ATP để cố định carbon. Sự vận chuyển điện tử tuần hoàn bù đắp cho sự mất cân bằng này. Con đường này sử dụng hệ thống ảnh I và hệ thống vận chuyển điện tử để tạo ra ATP chứ không phải NADPH; nó có tính tuần hoàn vì một electron được truyền từ chất diệp lục bị kích thích và tái chế trở lại cùng chất diệp lục đó (Hình 10.9). Thẩm thấu hóa học là nguồn ATP được tạo ra trong quá trình photpho hóa. Trong Chương 9, chúng tôi đã mô tả cơ chế thẩm thấu hóa học để hình thành ATP trong ty thể. Một cơ chế tương tự, được gọi là quá trình photpho hóa, hoạt động trong lục lạp, nơi vận chuyển điện tử được kết hợp với vận chuyển proton (H+) qua màng thylakoid, tạo ra gradient proton qua màng (Hình 10.10). Các chất mang điện tử trong màng thylakoid được định hướng sao cho các proton được chuyển từ chất nền vào trong lòng của thylakoid. Do đó, lòng trở nên có tính axit so với chất nền, dẫn đến một gradient điện hóa trên màng thylakoid, lớp kép của màng này không cho H+ thấm qua. Quá trình oxy hóa nước tạo ra nhiều H+ hơn trong màng thylakoid và quá trình khử NADP+ sẽ loại bỏ H+ trong chất nền. Cả hai phản ứng đều góp phần tạo ra gradient H+. Nồng độ H+ cao trong không gian thylakoid thúc đẩy sự di chuyển của H+ trở lại chất nền thông qua các kênh protein trong màng.Các kênh này là các enzyme - ATP synthase - kết hợp với chuyển động của ^ Các chất mang trong chuỗi vận chuyển điện tử lần lượt bị giảm đi. ff Chi* trong trung tâm phản ứng của hệ thống quang I chuyển electron sang chất mang điện tử, ferredoxin (Fd), để lại diệp lục tích điện dương (Chl+). Năng lượng từ dòng điện tử được thu giữ để tổng hợp ATP, o _cd o E o > Q) a3 I Chất mang điện tử bị khử cuối cùng chuyển điện tử cho chất diệp lục thiếu điện tử, cho phép các phản ứng bắt đầu lại. 10.9 Vận chuyển điện tử tuần hoàn bẫy năng lượng ánh sáng dưới dạng ATP Vận chuyển điện tử tuần hoàn tạo ra ATP nhưng không có NADPH.



Photon 10.3 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? 193 Thylakoid 10.10 Quá trình photpho hóa Trong màng thylakoid, các electron được truyền từ hệ thống quang II sang hệ thống quang I thông qua một loạt các chất mang điện tử, bao gồm plastoquinone (PQ), cytochrome (Cyt) và plastocyanin (PC). Từ hệ thống ảnh I, các electron được chuyển tới ferredoxin (Fd) và sau đó đến NADP reductase. Quá trình này dẫn đến sự chênh lệch proton trên màng, thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP. So sánh hình minh họa này với Hình 9.8, trong đó một quá trình tương tự được mô tả ở ty thể. Bên trong thylakoid (lumen) (nồng độ H+ cao) VẬN CHUYỂN ĐIỆN TỬ TỔNG HỢP ATP Photon HỆ THỐNG ẢNH II Photon Proton được vận chuyển tích cực vào trong lòng thylakoid bởi các protein trong chuỗi vận chuyển điện tử quang hợp, sử dụng năng lượng của các electron từ hệ thống quang hóa II (hoặc từ hệ thống quang hóa I trong vận chuyển điện tử tuần hoàn). HỆ ẢNH I NADP+ NADPH Stroma (nồng độ H+ ATP synthase thấp kết hợp sự hình thành ATP với sự chuyển động của các proton trở lại chất nền. + P ADP proton tạo thành ATP, giống

như chúng thực hiện trong ty thể (xem Hình 9.8). Thật vậy, lục lạp ATP synthase giống khoảng 60% với ATP synthase của ty thể con người - một điểm tương đồng đáng chú ý, vì thực vật và động vật có tổ tiên chung gần đây nhất cách đây hơn một tỷ năm. Đây là bằng chứng cho sự thống nhất tiến hóa của sự sống. của hai enzyme tương tự nhau, nhưng hướng của chúng khác nhau. Ở lục lạp, các proton di chuyển qua ATP synthase ra khỏi lòng thylakoid vào chất nền (nơi tổng hợp ATP). Ở ty thể, các proton chảy ra khỏi khoảng gian màng vào trong ty thể RECAP Sự chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học xảy ra khi các sắc tố hấp thụ các photon. Năng lượng ánh sáng được sử dụng để thúc đẩy một loạt các phản ứng oxy hóa khử liên quan đến protein trong màng thylakoid của lục lạp. – Chất diệp lục hấp thụ và truyền năng lượng ánh sáng như thế nào? Xem trang 190-191 và Hình 10.7 â€¢ Các electron được tạo ra trong hệ thống ảnh II như thế nào và chúng di chuyển đến hệ thống ảnh I như thế nào? Xem trang 191-192 và Hình 10.8. Sự vận chuyển electron tuần hoàn trong hệ thống quang I dẫn đến việc sản xuất ATP như thế nào? Xem trang. 192 và Hình 10.9 sf Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 0.2 Quá trình photpho hóa Lifel 0e.com/at1 0.2 Chúng ta đã thấy năng lượng ánh sáng thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP và NADPH trong chất nền của lục lạp như thế nào. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang các phản ứng quang hợp không phụ thuộc vào ánh sáng, sử dụng ATP và NADPH giàu năng lượng để khử C02 và tạo thành carbohydrate. Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? Hầu hết các enzyme xúc tác cho các phản ứng cố định C02 đều được hòa tan trong chất nền của lục lạp, nơi các phản ứng đó diễn ra. Các enzyme này sử dụng năng lượng trong ATP và NADPH để khử C02 thành carbohydrate. Do đó, ngoại trừ một số trường hợp ngoại lệ, quá trình cố định C02 chỉ xảy ra trong ánh sáng khi ATP và NADPH được tạo ra.Các thí nghiệm dán nhãn đồng vị phóng xạ tiết lộ các bước của chu trình Calvin. Để xác định các phản ứng trong đó carbon từ C02 kết thúc thành carbohydrate, các nhà khoa học đã tìm ra cách dán nhãn C02 để họ có thể cô lập và xác định các hợp chất được hình thành.



PHOTOSYSTEM II

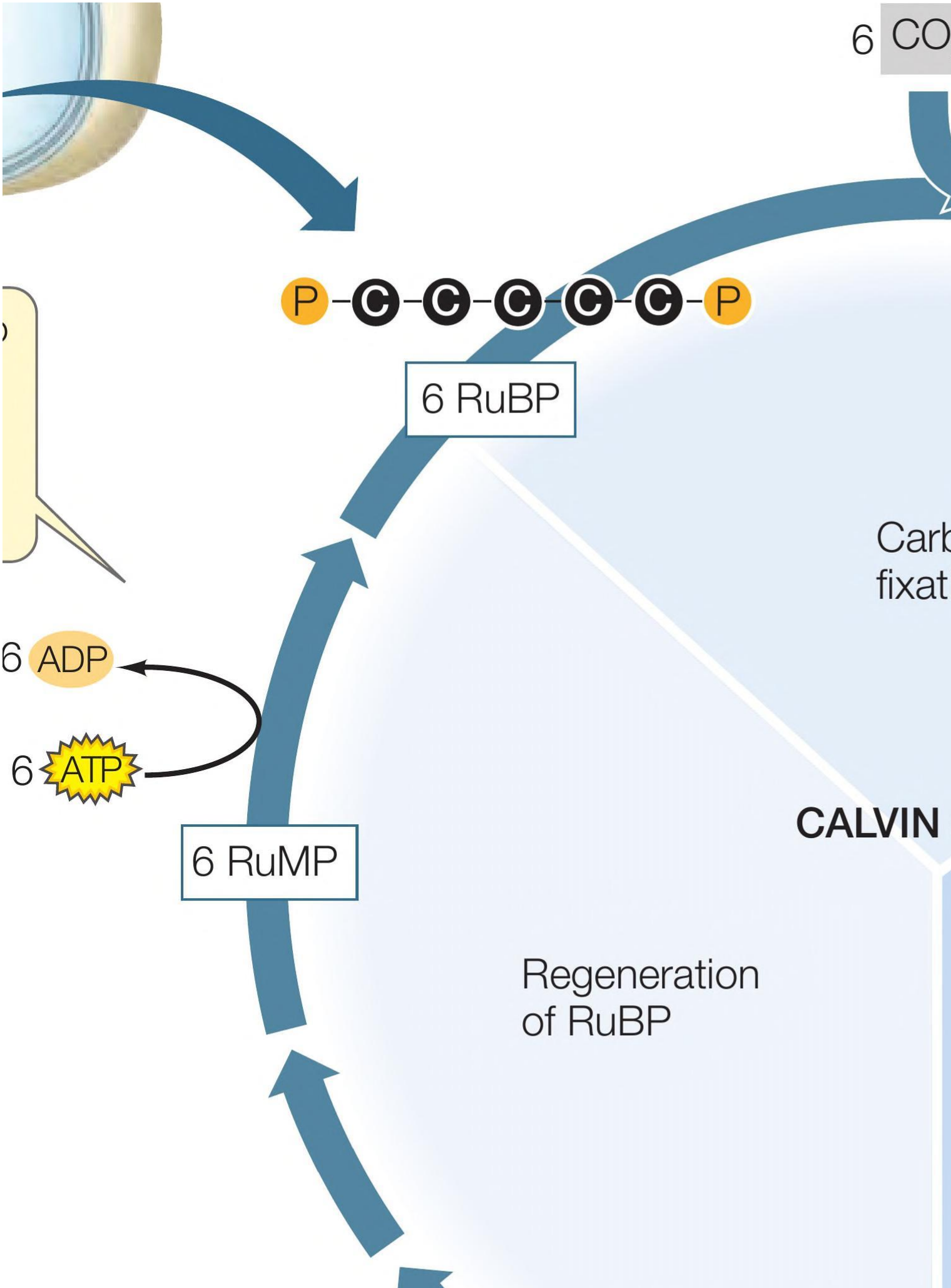
Protons are actively transported into the thylakoid lumen by proteins in the photosynthetic electron transport chain, using energy of electrons from photosystem II from photosystem I in cyclic electron tran

NVESTIGATINGLIFE^^^^^ 10.11 Truy tìm con đường của C02 Làm thế nào C02 được kết hợp vào carbohydrate trong quá trình quang hợp? Liên kết cộng hóa trị ổn định đầu tiên hình thành với carbon của C02 là gì? Melvin Calvin và các đồng nghiệp của ông đã sử dụng những phơi nhiễm ngắn với 14C02 để xác định hợp chất đầu tiên được hình thành từ C02.a GIẢ THUYẾT Sản phẩm đầu tiên của quá trình cố định C02 là phân tử 3 cacbon. 14C02 đã được tiêm vào đây. Tảo nhanh chóng bị tiêu diệt và các chất chuyển hóa được chiết xuất một phần< đưa tế bào vào đun sôi eth Phương pháp Nguồn sáng mạnh (năng lượng cho quá trình quang hợp) Bình tảo xanh mỏng Dịch chiết tảo được phát hiện ở đây và chạy theo hai hướng để tách các hợp chất ra khỏi nhau. 1 _ â– _ Sau khi tách các hợp chất, sắc ký đồ được phủ một lớp phim X-quang. Các hợp chất phóng xạ xuất hiện dưới dạng các đốm đen. Kết quả $ \ Lần chạy đầu tiên Tun thứ hai Sắc ký giấy GLUT ALA â€¢ â€¢ GLY SER â€¢ â€¢ ASP CIT â€¢ â€¢ SUC G3P Sắc ký đồ được thực hiện sau 3 giây tiếp xúc với 14C02 chỉ hiển thị 14C trong 3PG (3-phosphoglycerate). Sắc ký đồ thực hiện sau 30 giây tiếp xúc với 14C02 cho thấy 14C trong nhiều phân tử. KẾT LUẬN Sản phẩm đầu tiên của quá trình cố định C02 là 3PG. Sau đó, cacbon từ C02 kết thúc ở dạng nhiều phân tử. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBenson, A. A., và cộng sự. 1950. Tạp chí của Hiệp hội Hóa học Hoa Kỳ 72: 1710-1718. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 0.3 Truy tìm đường đi của C02 Lifel 0e.com/at1 0.3 từ nó trong quá trình quang hợp. Vào những năm 1950, Melvin Calvin, Andrew Benson và các đồng nghiệp của họ đã sử dụng C02 được đánh dấu phóng xạ trong đó một số nguyên tử cacbon là đồng vị phóng xạ 14C chứ không phải là 12C bình thường. Họ đã có thể theo dõi con đường hóa học của quá trình cố định C02 (Hình 10.11). Phân tử đầu tiên xuất hiện trong con đường này là đường photphat ba cacbon gọi là 3-phosphoglycerate (3PG) (14C được hiển thị bằng màu đỏ):

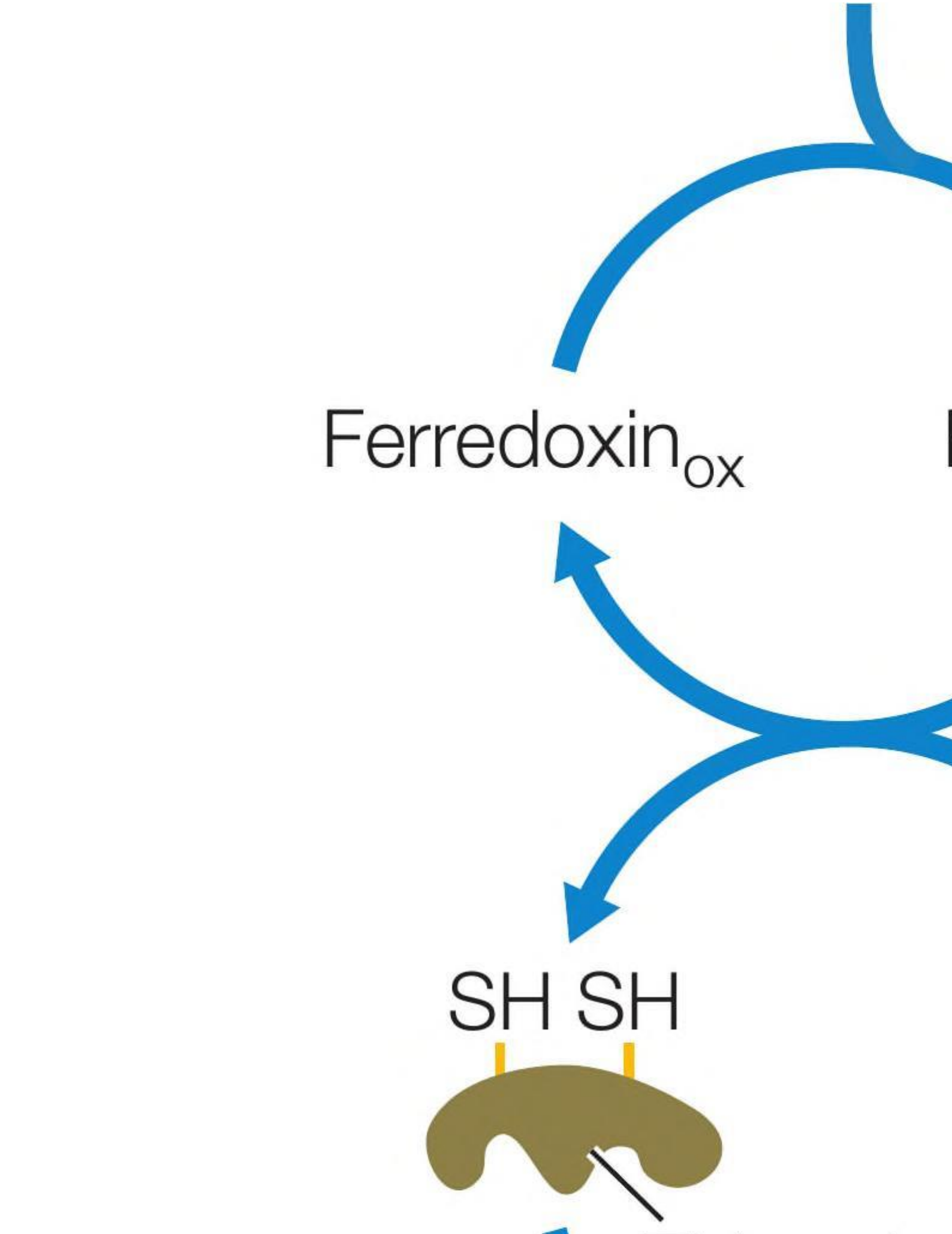
10.3 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? 195 Số phận của carbon màu đỏ. Enzyme rubisco xúc tác cho phản ứng @h2o# / â€" â–º Â©= O /Â©-Â© / âœ“ / Rubisco + CM O Â© Hâ€" OH â€" â–º Â® â€ " â–º l Carbon Hâ€" OH Â© dioxide @h2o# Â © Ribulose 1 ,5Bộ xương bisphosphate sáu carbon (RuBP) của chất trung gian phản ứng Chất trung gian phản ứng tách thành hai phân tử 3-phosphoglycerate (3PG). @H20< I HO – H I @00â€œ Sản phẩm của chu trình này là glyceraldehyd 3-phosphate (G3P), là một loại đường photphat ba cacbon, còn được gọi là triose photphat: H @=0 10.12 RuBP là chất nhận cacbon Dioxide C02 được thêm vào hợp chất có 5 cacbon, RuBP. Hợp chất sáu cacbon thu được ngay lập tức phân tách thành hai phân tử 3PG. @00â€œ I Hâ€" OH I @h20# Trong một chiếc lá điển hình, 5/6 G3P được tái chế thành RuBP. Có hai trường hợp đối với G3P còn lại, tùy thuộc vào thời gian trong ngày và nhu cầu của các bộ phận khác nhau của cây: Một phần G3P được xuất ra khỏi lục lạp đến bào tương, nơi nó được chuyển đổi thành hexose (glucose). và fructôzơ). Những phân tử này có thể được sử dụng trong quá trình đường phân và hô hấp của ty thể để cung cấp năng lượng cho hoạt động của các tế bào quang hợp (xem Chương 9) hoặc chúng có thể được chuyển hóa thành disacarit sucrose, được vận chuyển ra khỏi lá đến các cơ quan khác trong cây. Ở đó sucrose được thủy phân thành các monosaccharide cấu thành của nó, có thể được sử dụng làm nguồn năng lượng hoặc làm khối xây dựng cho các phân tử khác. Hâ€" OH I Hâ€" Oâ€" â€¢ I H Glyceraldehyd 3-phosphate (G3P) â€¢ Một số G3P được sử dụng để tổng hợp glucose bên trong lục lạp. Khi ngày trôi qua, các phân tử glucose tích tụ và liên kết với nhau để tạo thành tinh bột polysaccharide. Sau đó, lượng carbohydrate dự trữ này có thể được sử dụng vào ban đêm để các mô quang hợp có thể tiếp tục xuất sucrose đến phần còn lại của cây, ngay cả khi quá trình quang hợp không diễn ra. Ngoài ra, tinh bột đang LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Truy tìm con đường của các bài báo gốc C02 Calvin và các đồng nghiệp của ông đã mô tả các thí nghiệm của họ trong một loạt 26 bài báo có tiêu đề "Con đường của carbon trong quá trình quang hợp." Có lẽ quan trọng nhất là bài trình bày cách sắc ký giấy và dán nhãn C02 có thể được sử dụng làm chất đánh dấu: Benson, A. A., J. A. Bassham, M. Calvin, T. C. Goodale, V. A. Haas và W. Stepka. 1950. Con đường của cacbon trong quá trình quang hợp. V. Sắc ký giấy và chụp ảnh phóng xạ của sản phẩm. Tạp chí của Hiệp hội Hóa học Hoa Kỳ 72: 1710-1718. Phân tích dữ liệu Để làm sáng tỏ trình tự các phản ứng cho phép cố định carbon, Melvin Calvin và các đồng nghiệp đã cho huyền phù của tảo lục Chlorella tiếp xúc với 14C02 (xem Hình 10.11). Sau 3 giây quang hợp, 14C từ 14C02 chỉ được tìm thấy trong 3-phosphoglycerate (3PG), nhưng sau 30 giây nhiều hợp chất có tính phóng xạ.Calvin và các đồng nghiệp của ông sau đó đã mở rộng những kết quả này và có thể xác định trình tự chính xác của các phản ứng và chất trung gian phản ứng trong

chu trình Calvin bằng cách cho tế bào tiếp xúc với 14C02 trong nhiều khoảng thời gian khác nhau. Phản ứng đầu tiên trong quá trình cố định C02 có thể xảy ra trong bóng tối. Để chứng minh điều này, Calvin và các đồng nghiệp của ông đã cho tế bào Chlorella tiếp xúc với 14C02 dưới ánh đèn sáng trong 20 phút và thu hoạch tế bào. Sau đó, họ lặp lại thí nghiệm, nhưng có bổ sung thêm các khoảng thời gian tối khác nhau (30 giây, 2 phút và 5 phút) sau 20 phút có ánh sáng. Họ sử dụng các tế bào thu được để thực hiện sắc ký đồ và xác định các hợp chất được dán nhãn, sử dụng máy dò phóng xạ để định lượng lượng 14C trong mỗi hợp chất. Các dữ liệu được hiển thị trong bảng. Lượng phóng xạ tương đối sau: Hợp chất 20 phút sáng 20 phút sáng + 30 giây tối 20 phút sáng + 2 phút tối 20 phút sáng + 5 phút tối 3PG 5.500 10.100 10.000 5.200 RuBP 4.900 680 1.850 1.800 Sucrose 13.000 13.500 15.000 14 ,750 CÂU HỎI 1 Sử dụng dữ liệu trong bảng, vẽ biểu đồ phóng xạ trong 3PG theo thời gian. Dữ liệu cho thấy điều gì? CÂU HỎI 2 Tại sao lượng RuBP được đánh dấu phóng xạ lại giảm sau 30 giây ở trong bóng tối? Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA

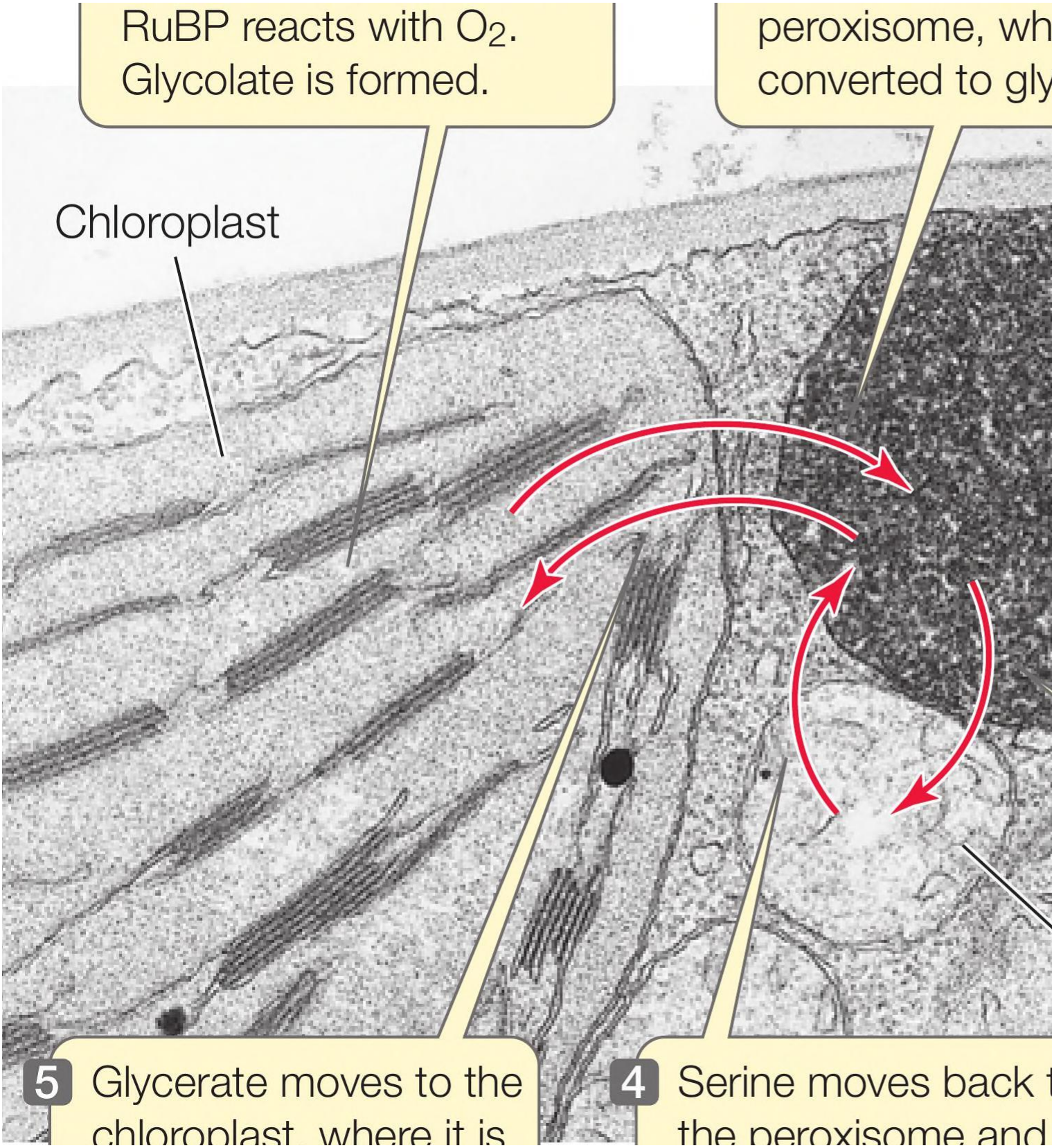
196 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời Photon Thylakoid 10.13 Chu trình Calvin Chu trình Calvin sử dụng ATP và NADPH được tạo ra trong các phản ứng ánh sáng và C02 để tạo ra carbohydrate. Sáu vòng của chu trình tạo ra lượng tương đương với một phân tử glucose, một loại đường hexose. Đi tới Hoạt động 10.1 Calvin Cycle Lifel 0e.com/ac1 0.1 START RuMP được chuyển đổi thành RuBP trong một phản ứng cần ATP. RuBP sẵn sàng tiếp nhận thêm một C02 nữa. C02 kết hợp với chất nhận nó là RuBP, tạo thành 3PG. 12iATP> 12 ADP X. 0-0-01 10 G3P 12G3P 3PG bị khử thành G3P trong phản ứng hai bước cần ATP và NADPH. @iÂ©@p i2iHij) 12NADP+ + 12^ 12#P, Năm phần sáu phân tử G3P còn lại được xử lý trong chuỗi phản ứng tạo ra RuMP. Khoảng 1/6 phân tử G3P được sử dụng để tạo ra đường – đầu ra của chu trình. Các hợp chất carbon khác (ví dụ, tinh bột) có nhiều trong các cơ quan không quang hợp như rễ, thân ngầm và hạt, nơi nó cung cấp nguồn cung cấp glucose sẵn sàng cho các hoạt động của tế bào, bao gồm cả sự phát triển của thực vật. Cây sử dụng carbohydrate được tạo ra trong quá trình quang hợp để tạo ra các hợp chất khác. Các phân tử carbon được kết hợp thành axit amin, lipid và các khối xây dựng của axit nucleic - trên thực tế là tất cả các phân tử hữu cơ trong thực vật. Các sản phẩm của chu trình Calvin có tầm quan trọng đặc biệt đối với toàn bộ sinh quyển của Trái đất. Đối với phần lớn các sinh vật sống trên Trái đất, các liên kết cộng hóa trị C – C và C – H được tạo ra bởi chu trình cung cấp gần như toàn bộ năng lượng cho sự sống. Các sinh vật quang hợp, còn được gọi là sinh vật tự dưỡng ("tự ăn"), giải phóng phần lớn năng lượng này bằng quá trình đường phân và hô hấp tế bào, đồng thời sử dụng nó để hỗ trợ sự tăng trưởng, phát triển và sinh sản của chính chúng. Nhưng thực vật còn là nguồn năng lượng cho các sinh vật khác. Phần lớn thực vật cuối cùng sẽ bị tiêu thụ bởi các sinh vật dị dưỡng ("các loài ăn khác"), chẳng hạn như động vật, vốn không thể quang hợp. Sinh vật dị dưỡng phụ thuộc vào sinh vật tự dưỡng để cung cấp cả nguyên liệu thô và năng lượng. Năng lượng tự do được giải phóng từ thức ăn bằng quá trình đường phân và hô hấp tế bào trong tế bào của sinh vật dị dưỡng. Ánh sáng kích thích chu trình Calvin Như chúng ta đã thấy, chu trình Calvin sử dụng NADPH và ATP, được tạo ra bằng năng lượng từ ánh sáng. Hai quá trình khác kết nối các phản ứng ánh sáng với con đường cố định C02 này. Cả hai kết nối đều gián tiếp nhưng có ý nghĩa: • Sự thay đổi độ pH do ánh sáng gây ra trong chất nền sẽ kích hoạt một số enzyme chu trình Calvin. Sự chuyển proton từ chất nền vào trong lòng thylakoid làm tăng độ pH của chất nền từ 7 lên 8 (nồng độ H+ giảm 10 lần). Điều này ủng hộ việc kích hoạt rubisco. • Sự vận chuyển điện tử do ánh sáng gây ra làm giảm các cầu nối disulfide trong bốn enzyme của chu trình Calvin, do đó kích hoạt chúng (Hình 10.14). Khi ferredoxin bị khử trong hệ thống quang I (xem Hình 10.8), nó chuyển một số electron sang một protein nhỏ, hòa tan được gọi là thioredoxin, và protein này


6 CO
P C C C C C P
6 RuBP
Carb
fixat
6 ADP
6 ATP
6 RuMP
CALVIN
Regeneration
of RuBP

Photon 10.4 Thực vật đã thích nghi quá trình quang hợp với điều kiện môi trường như thế nào? 197 10.14 Phản ứng quang hóa Kích thích chu trình Calvin Bằng cách khử (phá vỡ) cầu nối disulfide, các electron từ phản ứng ánh sáng sẽ kích hoạt các enzym cố định C02. chuyển electron cho bốn enzym trong con đường cố định C02. Sự khử lưu huỳnh trong các cầu nối disulfua của các enzyme này (xem Hình 3.5) tạo thành các nhóm SH và phá vỡ các cầu nối. Những thay đổi về hình dạng ba chiều của chúng sẽ kích hoạt các enzyme và tăng tốc độ hoạt động của chu trình Calvin. RECAP ATP và NADPH được tạo ra trong các phản ứng ánh sáng cung cấp năng lượng cho quá trình tổng hợp carbohydrate theo chu trình Calvin. Chu trình này cố định C02, giảm nó và tái tạo chất nhận, RuBP, để cố định thêm. • Hãy mô tả các thí nghiệm dẫn đến việc xác định 3PG là sản phẩm đầu tiên của quá trình cố định cacbon. Xem trang. 194 và Hình 10.1 1 â€¢ Ba quá trình của chu trình Calvin là gì? Xem trang. 194 và Hình 10.13 â€¢ Ánh sáng kích thích chu trình Calvin bằng những cách nào? Xem trang 196-197 và Hình 10.14 Mặc dù tất cả các cây xanh đều thực hiện chu trình Calvin, một số cây đã tiến hóa các biến thể hoặc các bước bổ sung trong các phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng. Những biến thể và bổ sung này đã cho phép thực vật thích nghi và phát triển trong những điều kiện môi trường nhất định. Chúng ta hãy xem xét những hạn chế về môi trường này và các đường vòng trao đổi chất đã phát triển để phá vỡ chúng. Làm thế nào thực vật có thể thích nghi với quá trình quang hợp với điều kiện môi trường? Ngoài việc cố định C02 trong quá trình quang hợp, rubisco còn có thể phản ứng với 02. Phản ứng này dẫn đến một quá trình gọi là quang hô hấp, làm giảm tốc độ cố định C02 chung ở một số thực vật. Sau khi xem xét vấn đề này, chúng ta sẽ xem xét một số con đường sinh hóa và đặc điểm giải phẫu thực vật bù đắp cho những hạn chế của rubisco. Rubisco xúc tác phản ứng của RuBP với 02 hoặc C02 Như tên đầy đủ của nó đã chỉ ra, rubisco (ribulose bisphosphate carboxylase/oxyase) là một oxyase cũng như một carboxylase - nó có thể thêm 02 vào phân tử nhận RuBP thay vì C02. Ái lực của rubisco đối với C02 mạnh hơn ái lực của nó với C02 khoảng mười lần. Điều này có nghĩa là bên trong một chiếc lá có sự trao đổi không khí bình thường với bên ngoài, khả năng cố định C02 được ưu tiên mặc dù nồng độ C02 trong không khí thấp hơn nhiều so với đó là của 02. Nhưng nếu nồng độ 02 trong lá thậm chí còn cao hơn thì 02 sẽ cạnh tranh với C02 và rubisco kết hợp RuBP với 02 thay vì C02. Điều này làm giảm tổng lượng C02 được chuyển hóa thành carbohydrate và có thể đóng vai trò hạn chế sự phát triển của thực vật. Khi thêm 02 vào RuBP, một trong các sản phẩm là hợp chất hai cacbon, phosphoglycolate: RuBP + 02 –> phosphoglycolate + 3-phosphoglycerate (3PG) (10.11) 3PG được hình thành bởi hoạt động oxyase của rubisco đi vào chu trình Calvin, nhưng phosphoglycolate thì không.Thực vật đã phát triển một con đường trao đổi chất có thể phục hồi một phần carbon trong phosphoglycolate. Phosphoglycolate bị thủy phân thành glycolate, khuếch tán vào peroxisome (Hình 10.15). Ở đó, một loạt phản ứng chuyển hóa nó thành axit amin glycine: Glycolate + 02 –> glycine (10.12) Sau đó, glycine khuếch tán vào ty thể, nơi hai phân tử glycine được chuyển đổi trong một loạt phản ứng thành serine axit amin, giải phóng C02: 2 Glycine -> serine + C02 (10.13) Serine di chuyển vào peroxisome, nơi nó được chuyển thành gly cerate. Sau đó glycerate di chuyển vào lục lạp, nơi nó được phosphoryl hóa để tạo thành 3PG, đi vào chu trình Calvin. Lưu ý rằng phải mất hai phân tử phosphoglycolat từ Công thức 10.11 để tạo ra hai glycine được sử dụng trong Công thức 10.13. Vậy tổng thể: 2 Phosphoglycolate (4 cacbon) + 02 -> 3PG (3 cacbon) + C02 (10.14) Do đó, con đường này thu hồi 75% cacbon từ phosphoglycolat cho chu trình Calvin. Nói cách khác, phản ứng của RuBP với 02 thay vì C02 làm giảm 25% lượng cacbon cố định trong chu trình Calvin. Con đường này được gọi là quang hô hấp vì nó tiêu thụ 02 và giải phóng C02 và vì nó chỉ xảy ra dưới ánh sáng (do các quá trình hoạt hóa enzyme tương tự đã được đề cập ở trên liên quan đến chu trình Calvin).

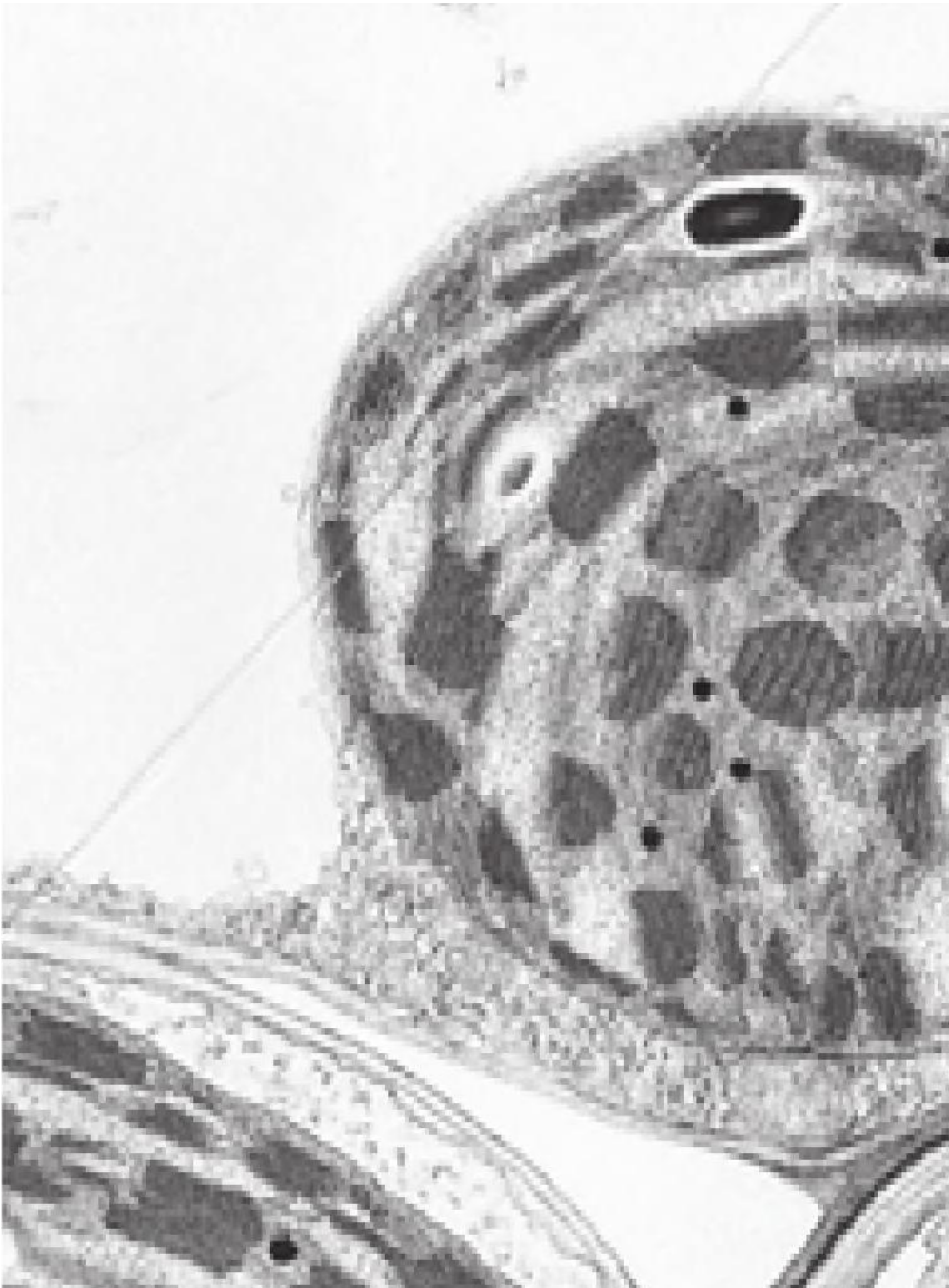

Ferredoxin$_{ox}$
SH SH

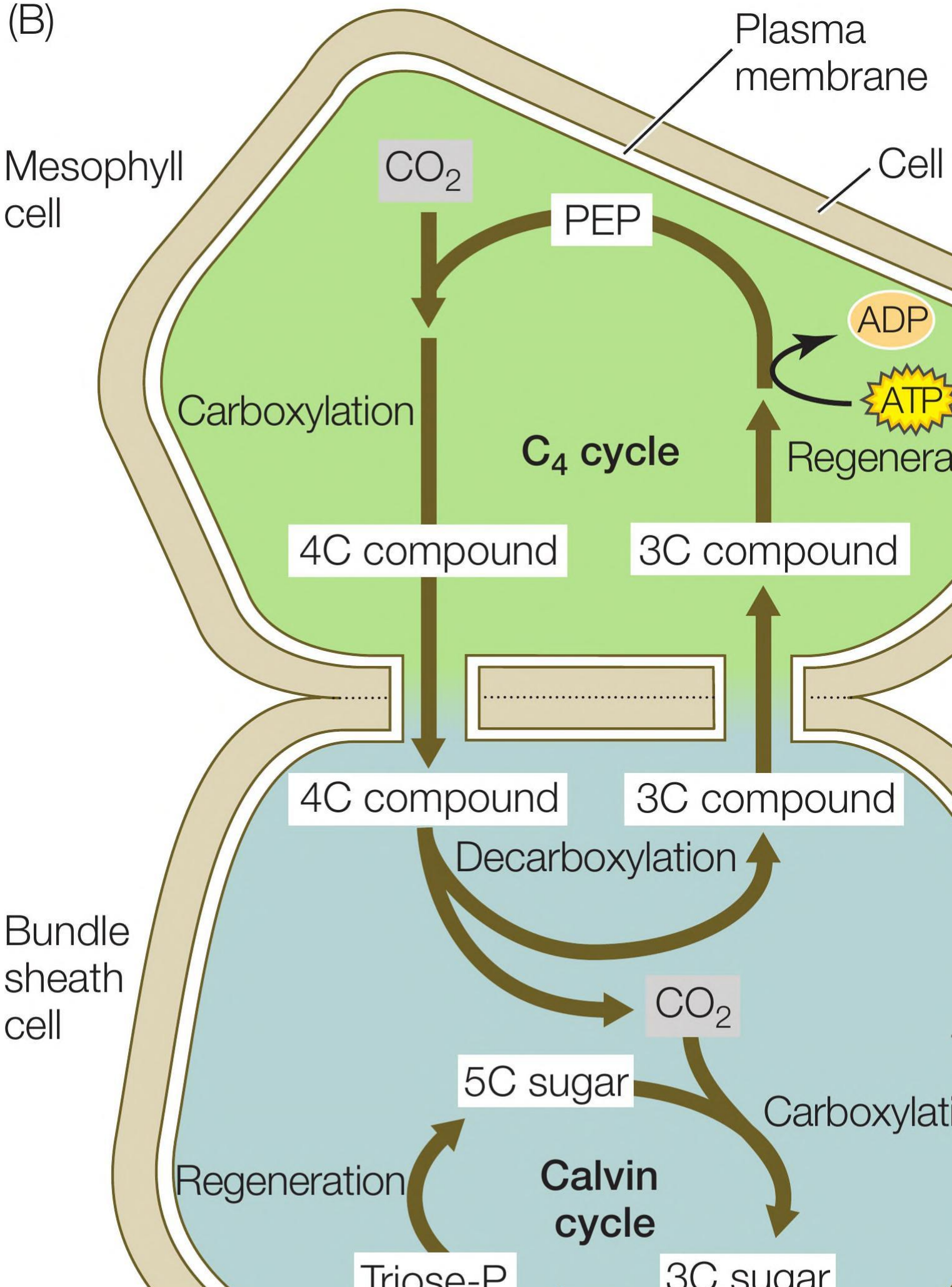
198 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời Q Trong chất nền lục lạp RuBP phản ứng với O2. Glycolate được hình thành. ^ Glycolate khuếch tán thành peroxisome, trong đó Peroxisome Glycerate di chuyển đến lục lạp, nơi nó được chuyển đổi thành 3PG và đi vào chu trình Calvin, | Serine di chuyển trở lại peroxisome và được chuyển thành glycerate. Đường ty thể CO; (cacbon thu được) (cacbon bị mất) 10.15 Các bào quan của quang hô hấp (A) Các phản ứng quang hô hấp diễn ra ở lục lạp, peroxisome và ty thể. (B) Nhìn chung, quang hô hấp tiêu thụ 02 và thải ra C02. si Tới Media Clip 10.1 Lục lạp trong cận cảnh Lifel 0e.com/mc1 0.1 Tại sao rubisco hoạt động như một oxyase cũng như một carboxylase? Một số yếu tố liên quan: ái lực của vị trí hoạt động, nồng độ của C02 và 02, và nhiệt độ: • Như đã lưu ý ở trên, rubisco có ái lực với C02 cao gấp 10 lần so với 02 và điều này tạo điều kiện cho quá trình cố định C02. â€¢ Trong lá, nồng độ tương đối của C02 và 02 khác nhau. Nếu 02 tương đối dồi dào, rubisco hoạt động như một enzyme oxyase và quá trình quang hô hấp diễn ra. Nếu C02 chiếm ưu thế, rubisco sẽ cố định nó cho chu trình Calvin. â€¢ Quang hô hấp dễ xảy ra hơn ở nhiệt độ cao. Vào những ngày khô nóng, các lỗ nhỏ trên bề mặt lá gọi là khí khổng đóng lại để ngăn nước thoát hơi khỏi lá (xem (A) Sự sắp xếp của các tế bào trong lá C3 Biểu bì trên Tế bào trung mô có rubisco và cố định C02 thành RuBP tạo thành 3PG .Tế bào bao bó có ít lục lạp và ít rubisco, không cố định được C02.Tế bào trung diệp xốp Biểu bì dưới (B) Sự sắp xếp của các tế bào trong lá C4. Tế bào bao bó có lục lạp biến đổi tập trung C02 xung quanh rubisco.f \ Tế bào trung bì có enzyme PEP carboxylase, xúc tác phản ứng của C02 và PEP tạo thành phân tử oxaloacetate 4 carbon, được chuyển hóa thành malate.V _ _ _ / Sự gần gũi cho phép C02 "bơm" từ tế bào trung diệp đến tế bào bao bó. 10.16 Giải phẫu lá của thực vật C3 và C4 Quá trình cố định carbon dioxide xảy ra ở các bào quan và tế bào khác nhau của lá ở (A) thực vật C3 và (B) thực vật C4. Các tế bào có màu xanh lam có rubisco. Chuyển đến Hoạt động 10.2 C3 và C4 Giải phẫu lá Lifel 0e.com/ac1 0.2 Hình 10.1). Nhưng điều này cũng ngăn không cho khí đi vào và rời khỏi lá. Nồng độ C02 trong lá giảm khi C02 được sử dụng hết trong các phản ứng quang hợp và nồng độ 02 tăng lên do những phản ứng tương tự. Khi tỷ lệ C02 và 02 giảm xuống, hoạt động oxy hóa của rubisco thuận lợi hơn và quá trình quang hô hấp diễn ra. Thực vật C3 trải qua quá trình hô hấp quang học nhưng thực vật C4 thì không. Thực vật khác nhau về cách chúng cố định C02 và có thể được phân biệt là thực vật C3 hay C4, dựa trên việc sản phẩm đầu tiên của quá trình cố định C02 là phân tử ba hay bốn cacbon. Ở thực vật C3 như hoa hồng, lúa mì và lúa gạo, sản phẩm đầu tiên là phân tử ba cacbon 3PG - như chúng ta vừa mô tả về chu trình Calvin. Ở những thực vật này, tế bào trung mô,tạo nên phần thân chính của lá, chứa đầy lục lạp chứa rubisco (Hình 1 0.1 6A). Vào những ngày nắng nóng, những chiếc lá này đóng khí khổng để bảo tồn nước, và kết quả là rubisco hoạt động như một enzyme oxy hóa cũng như một carboxylase và xảy ra quá trình quang hô hấp. Thực vật C4, bao gồm ngô, mía và cỏ nhiệt đới, tạo ra phân tử 4 carbon oxaloacetate là sản phẩm đầu tiên của quá trình cố định C02 (Hình 1 0.1 6 B). Vào những ngày nắng nóng, chúng đóng một phần khí khổng để bảo tồn nước, nhưng tốc độ quang hợp không giảm. Họ làm gì khác nhau?



10.4 Thực vật đã thích nghi quá trình quang hợp với điều kiện môi trường như thế nào? 199 (A) Thực vật C4 đã phát triển cơ chế làm tăng nồng độ C02 xung quanh enzyme rubisco đồng thời cô lập rubisco khỏi khí quyển 02. Do đó, ở những thực vật này, phản ứng carboxylase được ưu tiên hơn phản ứng oxyase; chu trình Calvin hoạt động nhưng quá trình quang hô hấp không xảy ra. Cơ chế này liên quan đến sự cố định ban đầu

của C02 trong tế bào trung mô và sau đó chuyển cacbon cố định (dưới dạng phân tử 4 cacbon) sang tế bào bao bó mạch, tại đó C02 cố định được giải phóng để sử dụng trong chu trình Calvin (Hình 1 0.1) 7). Các tế bào bao bó nằm ở bên trong lá, nơi có ít khí quyển hơn có thể tiếp cận chúng so với các tế bào gần bề mặt của lá. Enzim đầu tiên trong quá trình cố định carbon C4 này, được gọi là PEP carboxylase, hiện diện trong bào tương của tế bào thịt lá gần bề mặt lá. Enzim này cố định C02 thành hợp chất nhận ba cacbon, phosphoenolpyruvate (PEP), để tạo ra sản phẩm cố định bốn cacbon, oxaloacetate. PEP carboxylase có hai ưu điểm so với rubisco: – Nó không có hoạt tính oxyase. â€¢ Nó khắc phục được C02 ngay cả ở mức C02 rất thấp. Vì vậy, ngay cả trong những ngày nắng nóng khi khí khổng đóng một phần và tỷ lệ 02 trên C02 tăng lên, PEP carboxylase vẫn tiếp tục cố định C02. Oxaloacetate được chuyển thành malate, khuếch tán ra khỏi tế bào trung mô và vào trong tế bào bao bó (xem Hình 10.16B). (Một số thực vật C4 chuyển đổi oxaloacetate thành aspartate thay vì malate, nhưng chúng ta sẽ chỉ thảo luận về con đường malate ở đây.) Các tế bào bao bó chứa lục lạp đã được biến đổi được thiết kế để tập trung C02 xung quanh rubisco. Ở đó, malate bốn carbon mất đi một carbon (bị khử carboxyl), tạo thành C02 và pyruvate. Loại thứ hai di chuyển trở lại các tế bào trung mô nơi hợp chất nhận ba carbon, PEP, được tái sinh với sự tiêu tốn của ATP. Vì vậy việc "chi tiêu" ATP ở tế bào trung diệp "được bơm lên" nồng độ C02 xung quanh rubisco trong tế bào bao bó mạch để nó hoạt động như một carboxylase và bắt đầu chu trình Calvin. Trong điều kiện tương đối mát mẻ hoặc nhiều mây, thực vật C3 có lợi thế hơn thực vật C4 ở chỗ chúng không tiêu tốn năng lượng để "bơm nước"; nồng độ C02 gần rubisco. Nhưng lợi thế này bắt đầu bị mất đi trong những điều kiện thuận lợi cho quá trình quang hô hấp, chẳng hạn như mùa và khí hậu ấm hơn. Trong những điều kiện này, thực vật C4 có lợi thế hơn, đặc biệt nếu có nhiều ánh sáng để cung cấp thêm ATP cần thiết cho quá trình quang hợp C4. Ví dụ, cỏ xanh Kentucky là thực vật C3 mà PEP carboxylase trong tế bào trung diệp C4 xúc tác sự hình thành hợp chất 4-cacbon oxaloacetate. Oxaloacetate được chuyển đổi thành malate, khuếch tán qua plasmodesmata đến tế bào bao bó, tại đó nó bị khử carboxyl, giải phóng CO2.Các hạt tinh bột trong tế bào bao bó mạch cho thấy chu trình Calvin đang hoạt động và glucose (và sau đó là tinh bột) đang được sản xuất. 10.17 Giải phẫu và Hóa sinh của quá trình cố định cacbon C4 (A) CO ban đầu được cố định trong tế bào thịt lá nhưng đi vào chu trình Calvin ở tế bào bao bó. (B) Hai loại tế bào có chung một con đường sinh hóa liên kết với nhau để đồng hóa C02. phát triển mạnh trên bãi cỏ vào tháng Tư và tháng Năm. Nhưng trong cái nóng của mùa hè, điều đó không còn tốt nữa, và cỏ Bermuda, một loại cây C4, chiếm lấy bãi cỏ. Điều này cũng đúng trên quy mô toàn cầu đối với cây trồng: Cây C3 như đậu tương, lúa mì và lúa mạch đã thích nghi để sản xuất lương thực cho con người ở vùng khí hậu ôn đới, trong khi cây C4 như ngô và mía có nguồn gốc và được trồng chủ yếu ở vùng nhiệt đới.

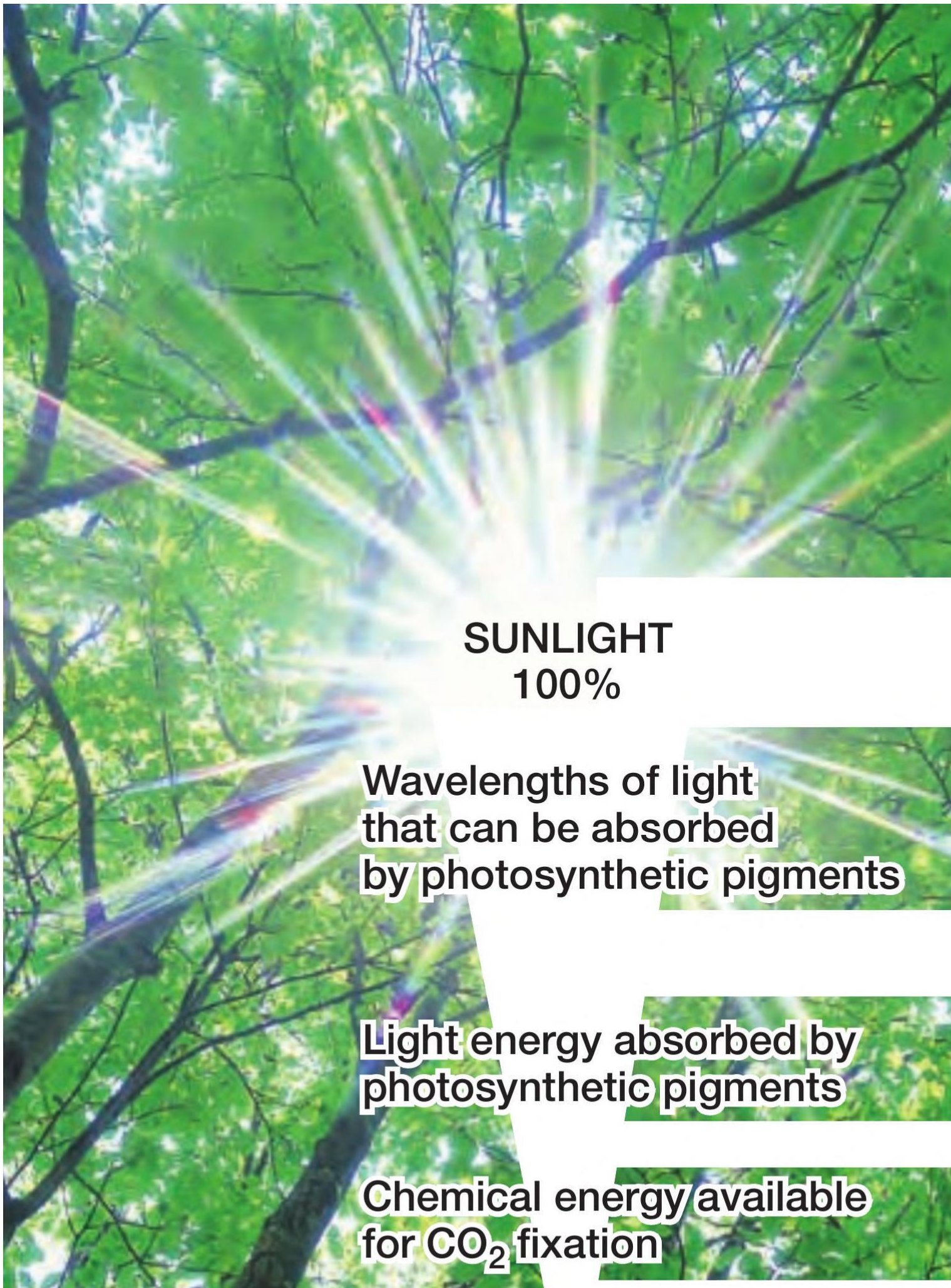



(B)
Plasma membrane
Mesophyll cell
Cell
CO_2
PEP
ADP
ATP
Carboxylation
C_4 cycle
Regenera
4C compound
3C compound
4C compound
3C compound
Decarboxylation
Bundle sheath cell
CO_2
5C sugar
Carboxylati
Regeneration
Calvin cycle
Triose-P
3C sugar

200 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời BẢNG 10.1 So sánh quá trình quang hợp ở thực vật C3/ C4 và CAM Thực vật C3 Thực vật C4 Thực vật CAM Chu trình Calvin được sử dụng? Chất nhận C02 sơ cấp Enzim cố định C02 Sản phẩm đầu tiên của quá trình cố định C02 Ái lực của carboxylase với C02 Có RuBP Rubisco 3PG (3-carbon) Trung bình Quang hợp tế bào trung mô của lá Có PEP PEP carboxylase Oxaloacetate (4-carbon) Cao thịt diệp và vỏ bó Quang hô hấp Rộng rãi Tối thiểu Có PEP PEP carboxylase Oxaloacetate (4-carbon) Mesophyll cao với không bào lớn Tối thiểu SỰ TIẾN HÓA CỦA CÁC CON ĐƯỜNG CỐ ĐỊNH C02 Thực vật C3 cổ xưa hơn thực vật C4. Trong khi quá trình quang hợp C3 dường như đã bắt đầu khoảng 2,5 tỷ năm trước thì thực vật C4 xuất hiện khoảng 12 triệu năm trước. Một yếu tố có thể dẫn đến sự xuất hiện của con đường C4 là sự suy giảm lượng C02 trong khí quyển. Khi khủng long thống trị Trái đất 100 triệu năm trước, nồng độ C02 trong khí quyển gấp 4 lần hiện nay. Khi nồng độ C02 giảm sau đó, thực vật C4 sẽ có được lợi thế hơn so với các thực vật C3 trong môi trường nhiệt độ cao, ánh sáng cao. Như chúng tôi đã mô tả trong phần mở đầu của chương này, mức độ C02 đã tăng lên trong 200 năm qua. Hiện nay, nồng độ C02 không đủ để rubisco cố định tối đa C02 nên xảy ra hiện tượng quang hô hấp làm giảm tốc độ sinh trưởng của thực vật C3. Trong điều kiện nóng, cây C4 ưa chuộng. Nhưng nếu nồng độ C02 trong khí quyển tiếp tục tăng thì điều ngược lại sẽ xảy ra và thực vật C3 sẽ có lợi thế so sánh. Tốc độ tăng trưởng chung của các loại cây trồng như lúa gạo và lúa mì sẽ tăng lên. Điều này có thể hoặc không thể chuyển thành nhiều thực phẩm hơn, vì các tác động khác của sự gia tăng C02 do con người thúc đẩy (chẳng hạn như biến đổi khí hậu toàn cầu) cũng sẽ làm thay đổi hệ sinh thái Trái đất. Thực vật CAM cũng sử dụng PEP carboxylase. Các thực vật khác ngoài thực vật C4 sử dụng PEP carboxylase để cố định và tích lũy C02. Chúng bao gồm một số loài thực vật trữ nước (mọng nước) thuộc họ Crassulaceae, nhiều xương rồng, dứa và một số loại thực vật có hoa khác. Quá trình chuyển hóa C02 của những loài thực vật này được gọi là quá trình chuyển hóa axit crassulacean, hay CAM, theo tên họ thực vật mọng nước nơi nó được phát hiện. CAM rất giống quá trình trao đổi chất của thực vật C4 ở chỗ C02 ban đầu được cố định thành hợp chất 4 cacbon. Nhưng ở thực vật CAM, quá trình cố định C02 ban đầu và chu trình Calvin bị tách biệt theo thời gian chứ không phải không gian. â € ¢ Vào ban đêm, khi trời mát hơn và lượng nước mất đi được giảm thiểu, khí khổng sẽ mở ra. C02 được cố định trong tế bào trung mô để tạo thành hợp chất oxaloacetate bốn carbon, được chuyển thành malate và được lưu trữ trong không bào. Vào ban ngày, khi khí khổng đóng lại để giảm mất nước, malate tích lũy được vận chuyển từ không bào đến lục lạp, nơi quá trình khử carboxyl của nó cung cấp C02 cho chu trình Calvin và các phản ứng ánh sáng cung cấp ATP và NADPH cần thiết. CAM mang lại lợi ích cho cây bằng cách cho phép cây đóng khí khổng vào ban ngày.Như bạn sẽ học ở Chương 35, thực vật mất phần lớn lượng nước mà chúng lấy ở rễ do bốc hơi qua lá (thoát hơi nước). Ở vùng khí hậu khô, khí khổng đóng là chìa khóa để bảo tồn và sinh tồn nước. Bảng 10.1 so sánh quá trình quang hợp ở thực vật C3, C4 và CAM. RECAP Rubisco xúc tác quá trình carboxyl hóa RuBP để tạo thành hai 3PG, và quá trình oxy hóa RuBP để tạo thành một 3PG và một phosphoglycolate. Sự chuyển hướng của rubisco sang chức năng oxyase của nó làm giảm khả năng cố định C02 ròng. Quang hợp C4 và CAM cho phép thực vật cố định C02 trong điều kiện khô, ấm khi khí khổng đóng và sự xâm nhập của C02 vào lá bị hạn chế. â€¢ Giải thích cách hô hấp quang thu hồi một số carbon được chuyển ra khỏi chu trình Calvin. Xem trang. 197 và Hình 10.15 â€¢ Dòng chảy thực vật C4 giữ nồng độ C02 xung quanh rubisco ở mức cao và tại sao? Xem trang 198-199 và Hình 10.17 – Con đường cố định C02 ở thực vật CAM là gì? Xem trang. 200 Bây giờ chúng ta đã hiểu quá trình quang hợp tạo ra carbohydrate như thế nào, hãy xem các con đường quang hợp được kết nối với các con đường trao đổi chất khác như thế nào. Quang hợp tương tác với các con đường khác như thế nào? Cây xanh là sinh vật tự dưỡng và có thể tổng hợp tất cả các phân tử chúng cần từ những nguyên liệu ban đầu đơn giản: C02, H20, photphat, sunfat, ion amoni (NH4+) và một lượng nhỏ các chất dinh dưỡng khoáng khác. NH4+ cần thiết để tổng hợp axit amin và nucleotide, và nó có nguồn gốc từ

10.5 Quang hợp tương tác với các con đường khác như thế nào? 201 / | RuBP | Lipid (triglyceride) Nucleotide Axit nucleic GLUCONEOGENESIS * Hexose-P Polysaccharides 1 (ví dụ: tinh bột) Sucrose 10.18 Tương tác trao đổi chất trong tế bào thực vật Các sản phẩm của chu trình Calvin được sử dụng trong các phản ứng hô hấp tế bào (chu trình đường phân và chu trình axit citric). Năng lượng ánh sáng được hấp thụ bởi các sắc tố quang hợp Năng lượng hóa học có sẵn cho quá trình cố định CO2tt^BWl Năng lượng hóa học/lưu trữ^ Wk i

nfca rbo h?d rateWI Các phân tử chứa nitơ trong nước trong đất hoặc từ khí N2 được cố định từ khí quyển bởi vi khuẩn, như chúng ta sẽ thấy trong Chương 36 Thực vật sử dụng carbohydrate được tạo ra trong quá trình quang hợp để cung cấp năng lượng cho các quá trình như vận chuyển tích cực và đồng hóa. Cả hô hấp tế bào và lên men đều có thể xảy ra ở thực vật, mặc dù quá trình lên men phổ biến hơn nhiều. Không giống như quá trình quang hợp, quá trình hô hấp của tế bào thực vật diễn ra liên tục cả trong điều kiện ánh sáng và bóng tối. Quang hợp và hô hấp được liên kết chặt chẽ thông qua chu trình Calvin (Hình 1 0.1 8). Sự phân chia G3P đặc biệt quan trọng: • Một số G3P từ chu trình Calvin đi vào quá trình đường phân và được chuyển thành pyruvate trong bào tương. Pyruvate này có thể được sử dụng trong quá trình hô hấp tế bào để lấy năng lượng, hoặc bộ xương carbon của nó có thể được sử dụng trong các phản ứng đồng hóa để tạo ra lipid, protein và các carbohydrate khác (xem Hình 9.13). • Một số G3P có thể đi vào con đường ngược lại với quá trình đường phân (tạo glucose; xem Phần 9.5). Trong trường hợp này, hexose phosphate (hexose P) và sau đó là sucrose được hình thành và vận chuyển đến các mô không quang hợp của cây (chẳng hạn như rễ). Năng lượng truyền từ ánh sáng mặt trời đến cacbon khử trong quá trình quang hợp, sau đó đến ATP trong hô hấp. Năng lượng cũng có thể được dự trữ trong các liên kết của các đại phân tử như polysaccharide, lipid và protein. Để cây phát triển, năng lượng 10.19 Thất thoát năng lượng trong quang hợp Con đường quang hợp bảo tồn tối đa khoảng 5% năng lượng đầu vào của mặt trời dưới dạng năng lượng hóa học trong carbohydrate. dự trữ (như cấu trúc cơ thể) phải vượt quá mức giải phóng năng lượng; nghĩa là, quá trình cố định carbon tổng thể bằng quá trình quang hợp phải vượt quá quá trình hô hấp. Nguyên tắc này là nền tảng của chuỗi thức ăn sinh thái, như chúng ta sẽ thấy ở các chương sau. Quang hợp cung cấp hầu hết năng lượng mà chúng ta cần cho sự sống. Với những điều không chắc chắn về tương lai của quá trình quang hợp (do sự thay đổi nồng độ C02 và biến đổi khí hậu), sẽ là điều khôn ngoan nếu tìm cách cải thiện hiệu quả quang hợp. Hình 10.19 cho thấy các cách khác nhau mà thực vật sử dụng hoặc mất đi năng lượng mặt trời. Về bản chất, chỉ có khoảng 5% ÁNH SÁNG MẶT TRỜI 100% 50% V Bước sóng ánh sáng ^ có thể được hấp thụ bởi các sắc tố quang hợp 30% 10% TỔN THẤT NĂNG LƯỢNG Bước sóng ánh sáng không phải là một phần của sự hấp thụ 'phổ của các sắc tố quang hợp (ví dụ: ánh sáng xanh)) Năng lượng ánh sáng không được hấp thụ do cấu trúc thực vật (ví dụ:lá không hướng về phía mặt trời) Sự kém hiệu quả của phản ứng ánh sáng chuyển đổi ánh sáng thành năng lượng hóa học Sự kém hiệu quả của con đường cố định C02


SUNLIGHT
100%
Wavelengths of light that can be absorbed by photosynthetic pigments
Light energy absorbed by photosynthetic pigments
Chemical energy available for CO_2 fixation

202 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ Ánh sáng mặt trời chiếu tới Trái đất được chuyển hóa thành sự phát triển của thực vật. Sự kém hiệu quả của quá trình quang hợp liên quan đến hóa học và vật lý cơ bản (một số năng lượng ánh sáng không được hấp thụ bởi các sắc tố quang hợp) cũng như sinh học (giải phẫu thực vật và sự tiếp xúc của lá, phản ứng oxyase của rubisco và sự kém hiệu quả trong quá trình trao đổi chất). Mặc dù khó có thể thay đổi hóa học và vật lý nhưng các nhà sinh học có thể sử dụng kiến thức về thực vật để cải thiện cơ chế sinh học cơ bản của quá trình quang hợp. Điều này có thể dẫn đến việc sử dụng tài nguyên hiệu quả hơn và sản xuất lương thực tốt hơn. TÓM TẮT Các sản phẩm của quá trình quang hợp được sử dụng trong quá trình đường phân và chu trình axit citric, cũng như trong quá trình tổng hợp lipid, protein và các phân tử lớn khác. • Làm thế nào các chất trung gian phổ biến liên kết các quá trình đường phân, chu trình axit xitric và quang hợp? Xem trang. 201 và Hình 10.18 â€¢ Tại sao chỉ có 5% bức xạ mặt trời tới Trái đất được thực vật hấp thụ? Xem trang 201-202 và Hình 10.19. Việc tăng lượng C02 trong khí quyển sẽ gây ra những tác động gì đối với sản xuất lương thực toàn cầu? TRẢ LỜI Cây trồng có thể bị ảnh hưởng bởi lượng C02 trong khí quyển tăng theo nhiều cách. Mức C02 cao hơn thường dẫn đến tăng cường quang hợp. Điều này đặc biệt đúng đối với thực vật C3, vốn nhạy cảm hơn thực vật C4 với nồng độ C02. Vì quá trình quang hợp tăng lên dẫn đến thực vật phát triển mạnh hơn nên cây trồng C3 như lúa mì và lúa gạo sẽ có xu hướng phát triển nhiều hơn. Tuy nhiên, vẫn chưa rõ liệu sự tăng trưởng này sẽ diễn ra ở các bộ phận sinh dưỡng của cây (thân và lá) hay ở bộ phận chúng ta ăn (ngũ cốc). Để làm phức tạp thêm vấn đề, sự gia tăng tăng trưởng thực vật như vậy có thể bị phản tác dụng bởi tác động của lượng CO2 tăng lên đối với khí hậu. Ví dụ, nhiệt độ tăng sẽ làm tăng tốc độ quang hợp và kéo dài mùa sinh trưởng nhưng có thể làm thay đổi lượng mưa. Ở một số khu vực trên thế giới có thể có ít mưa hơn và điều này có thể hạn chế sự phát triển của thực vật. Nhìn chung, mặc dù sẽ có những khác biệt đáng kể theo vùng nhưng các nhà sinh học ước tính rằng lượng CO2 tăng lên sẽ dẫn đến sản lượng lương thực tăng vừa phải. 10.1 Quang hợp là gì? • Trong quá trình quang hợp, năng lượng của ánh sáng mặt trời được thu giữ và sử dụng để chuyển hóa C02 thành các hợp chất chứa cacbon phức tạp hơn. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 10.1 â€¢ Thực vật, tảo và vi khuẩn lam sống trong môi trường hiếu khí và thực hiện quá trình quang hợp oxy: chuyển đổi C02 và H20 thành carbohydrate. â€¢ Một số vi khuẩn sống trong môi trường kỵ khí thực hiện quá trình quang hợp thiếu oxy, trong đó năng lượng từ mặt trời được sử dụng để cố định C02 mà không cần sử dụng H20 và tạo ra 02. â€¢ Phản ứng ánh sáng của quá trình quang hợp chuyển năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học năng lượng. Chúng tạo ra ATP và khử NADP+ thành NADPH. Ôn lại Hình 10.3 â€¢ Các phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng không sử dụng ánh sáng trực tiếp mà sử dụng ATP và NADPH để khử C02, tạo thành cacbohydrat.Quang hợp chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học như thế nào? Ánh sáng là một dạng bức xạ điện từ. Nó được phát ra dưới dạng các gói giống hạt gọi là photon nhưng có đặc tính giống sóng. - Các phân tử hấp thụ ánh sáng trong quang phổ khả kiến được gọi là sắc tố. Các sinh vật quang hợp có một số sắc tố, đáng chú ý nhất là chất diệp lục, nhưng cũng có các sắc tố phụ như carotenoid và phycobilin. • Sự hấp thụ photon 5 đưa electron của phân tử sắc tố vào trạng thái kích thích có nhiều năng lượng hơn trạng thái cơ bản của nó. - Mỗi sắc tố có phổ hấp thụ đặc trưng. Quang phổ phản ánh tốc độ quang hợp được thực hiện bởi sinh vật quang hợp ở bước sóng ánh sáng nhất định. Ôn lại Hình 10.5 CHƯƠNG TÓM TẮT 10 â€¢ Các sắc tố trong sinh vật quang hợp được sắp xếp thành các phức hợp thu ánh sáng, hấp thụ năng lượng từ ánh sáng và chuyển năng lượng này đến diệp lục phân tử ở trung tâm phản ứng của hệ thống quang hợp. Chất diệp lục có thể hoạt động như một chất khử, chuyển các electron bị kích thích sang các phân tử khác. Ôn lại Hình 10.7 â€¢ Vận chuyển điện tử không tuần hoàn sử dụng hệ thống quang I và II để tạo ra ATP, NADPH và 02. Vận chuyển điện tử tuần hoàn chỉ sử dụng hệ thống quang I và chỉ tạo ra ATP. Cả hai hệ thống đều tạo ra ATP thông qua chuỗi vận chuyển điện tử. Ôn lại Hình 10.8, 10.9 â€¢ Thẩm thấu hóa học là cơ chế sản xuất ATP trong quá trình photpho hóa. Ôn lại Hình 10.10, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 10.2 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? â€¢ Chu trình Calvin tạo ra carbohydrate từ C02. Chu trình này bao gồm ba quá trình: cố định C02, khử và sản xuất carbohydrate và tái tạo RuBP. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 10.3 â€¢ RuBP là chất nhận C02 ban đầu và 3PG là sản phẩm ổn định đầu tiên của quá trình cố định C02. Enzim rubisco xúc tác phản ứng của C02 và RuBP tạo thành 3PG. Ôn lại Hình 10.12 â€¢ ATP và NADPH được hình thành bởi các phản ứng ánh sáng được sử dụng trong quá trình khử 3PG để tạo thành G3P. Ôn lại Hình 10.13, HOẠT ĐỘNG 10.1 â€¢ Ánh sáng kích thích các enzyme trong chu trình Calvin, tích hợp hơn nữa các con đường phụ

thuộc vào ánh sáng và không phụ thuộc vào ánh sáng. Xem lại Hình 10.14 tiếp theo5 CHƯƠNG TÓM TẮT 10 – Các sắc tố trong sinh vật quang hợp được sắp xếp thành các phức hợp thu ánh sáng, hấp thụ năng lượng từ ánh sáng và chuyển năng lượng này đến diệp lục phân tử ở trung tâm phản ứng của hệ thống quang hợp. Chất diệp lục có thể hoạt động như một chất khử, chuyển các electron bị kích thích sang các phân tử khác. Ôn lại Hình 10.7 â€¢ Vận chuyển điện tử không tuần hoàn sử dụng hệ thống quang I và II để tạo ra ATP, NADPH và 02. Vận chuyển điện tử tuần hoàn chỉ sử dụng hệ thống quang I và chỉ tạo ra ATP. Cả hai hệ thống đều tạo ra ATP thông qua chuỗi vận chuyển điện tử. Ôn lại Hình 10.8, 10.9 â€¢ Thẩm thấu hóa học là cơ chế sản xuất ATP trong quá trình photpho hóa. Ôn lại Hình 10.10, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 10.2 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? â€¢ Chu trình Calvin tạo ra carbohydrate từ C02. Chu trình này bao gồm ba quá trình: cố định C02, khử và sản xuất carbohydrate và tái tạo RuBP. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 10.3 â€¢ RuBP là chất nhận C02 ban đầu và 3PG là sản phẩm ổn định đầu tiên của quá trình cố định C02. Enzim rubisco xúc tác phản ứng của C02 và RuBP tạo thành 3PG. Ôn lại Hình 10.12 â€¢ ATP và NADPH được hình thành bởi các phản ứng ánh sáng được sử dụng trong quá trình khử 3PG để tạo thành G3P. Ôn lại Hình 10.13, HOẠT ĐỘNG 10.1 â€¢ Ánh sáng kích thích các enzyme trong chu trình Calvin, tích hợp hơn nữa các con đường phụ thuộc vào ánh sáng và không phụ thuộc vào ánh sáng. Xem lại Hình 10.14 tiếp theo5 CHƯƠNG TÓM TẮT 10 – Các sắc tố trong sinh vật quang hợp được sắp xếp thành các phức hợp thu ánh sáng, hấp thụ năng lượng từ ánh sáng và chuyển năng lượng này đến diệp lục phân tử ở trung tâm phản ứng của hệ thống quang hợp. Chất diệp lục có thể hoạt động như một chất khử, chuyển các electron bị kích thích sang các phân tử khác. Ôn lại Hình 10.7 â€¢ Vận chuyển điện tử không tuần hoàn sử dụng hệ thống quang I và II để tạo ra ATP, NADPH và 02. Vận chuyển điện tử tuần hoàn chỉ sử dụng hệ thống quang I và chỉ tạo ra ATP. Cả hai hệ thống đều tạo ra ATP thông qua chuỗi vận chuyển điện tử. Ôn lại Hình 10.8, 10.9 â€¢ Thẩm thấu hóa học là cơ chế sản xuất ATP trong quá trình photpho hóa. Ôn lại Hình 10.10, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 10.2 Năng lượng hóa học được sử dụng như thế nào để tổng hợp carbohydrate? â€¢ Chu trình Calvin tạo ra carbohydrate từ C02. Chu trình này bao gồm ba quá trình: cố định C02, khử và sản xuất carbohydrate và tái tạo RuBP. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 10.3 â€¢ RuBP là chất nhận C02 ban đầu và 3PG là sản phẩm ổn định đầu tiên của quá trình cố định C02. Enzim rubisco xúc tác phản ứng của C02 và RuBP tạo thành 3PG. Ôn lại Hình 10.12 â€¢ ATP và NADPH được hình thành bởi các phản ứng ánh sáng được sử dụng trong quá trình khử 3PG để tạo thành G3P. Ôn lại Hình 10.13, HOẠT ĐỘNG 10.1 â€¢ Ánh sáng kích thích các enzyme trong chu trình Calvin, tích hợp hơn nữa các con đường phụ thuộc vào ánh sáng và không phụ thuộc vào ánh sáng. Xem lại Hình 10.14 tiếp theo

Tóm tắt chương 203 Thực vật đã thích nghi với quá trình quang hợp với điều kiện môi trường như thế nào? ™ Rubisco có thể xúc tác cho phản ứng giữa 02 và RuBP bên cạnh phản ứng giữa C02 và RuBP. Ở nhiệt độ cao và nồng độ C02 thấp, chức năng oxyase của rubisco được ưa chuộng hơn chức năng carboxylase của nó. ™ Phản ứng oxyase được xúc tác bởi rubisco làm giảm đáng kể hiệu quả của quá trình quang hợp. Các phản ứng tiếp theo của quang hô hấp sẽ thu hồi một số cacbon cố định mà nếu không sẽ bị mất đi. Ôn lại Hình 10.15 â€¢ Ở thực vật C4, C02 phản ứng với phosphoenolpyruvate (PEP) để tạo thành chất trung gian 4 carbon trong tế bào thịt lá. Sản phẩm 4cacbon giải phóng C02 của nó thành rubisco trong các tế bào bao bó ở mặt trong của lá. Ôn lại Hình 10.16# 10.17# HOẠT ĐỘNG 10.2 â€¢ Thực vật CAM hoạt động giống như thực vật C4, nhưng quá trình cố định C02 ban đầu của chúng bằng PEP carboxylase bị tách biệt tạm thời khỏi chu trình Calvin, thay vì tách biệt về mặt không gian như ở thực vật C4. Quang hợp tương tác với các con đường khác như thế nào? • Quang hợp và hô hấp tế bào được liên kết thông qua chu trình Calvin, chu trình axit citric và quá trình đường phân. Ôn lại Hình 10.18 â€¢ Để tồn tại, thực vật phải quang hợp nhiều hơn lượng hô hấp. ™ Quang hợp chỉ sử dụng một phần nhỏ năng lượng của ánh sáng mặt trời. Xem lại Hình 10.19 Sr-SS Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is10 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Trong quá trình vận chuyển điện tử quang hợp không tuần hoàn, nước được sử dụng để a. kích thích diệp lục. b. thủy phân ATP. c. giảm Pt. d. oxy hóa NADPH. đ. giảm chất diệp lục. 2. Trong quá trình vận chuyển điện tử tuần hoàn, a. khí oxi thoát ra. b. ATP được hình thành. c. nước cho electron và proton. d. dạng NADPH. đ. C02 phản ứng với RuBP. 3. Ở lục lạp, a. ánh sáng dẫn đến dòng proton thoát ra khỏi thylakoid. b. ATP được hình thành khi các proton chảy vào lòng thylakoid. c. ánh sáng

làm cho lòng thylakoid trở nên ít axit hơn so với chất nền. d. các proton tích cực quay trở lại chất nền thông qua các kênh protein. đ. chuyển proton cần ATP. 4. Câu nào nói về diệp lục là không đúng? Một. Chất diệp lục hấp thụ ánh sáng ở gần cả hai đầu của quang phổ khả kiến. b. Chất diệp lục có thể nhận năng lượng từ các sắc tố khác, chẳng hạn như carotenoid. c. Chất diệp lục bị kích thích có thể khử một chất khác hoặc giải phóng năng lượng ánh sáng. d. Chất diệp lục bị kích thích không thể là tác nhân oxy hóa. đ. Chất diệp lục có chứa magiê. 5. Phát biểu nào về chu trình Calvin là không đúng? Một. C02 phản ứng với RuBP tạo thành 3PG. b. RuBP hình thành do quá trình chuyển hóa của 3PG. c. ATP và NADPH hình thành khi 3PG bị khử. d. Nồng độ 3PG tăng lên nếu đèn tắt. đ. Rubisco xúc tác cho phản ứng của C02 và RuBP. 6. Quá trình quang hợp ở cây xanh chỉ diễn ra vào ban ngày. Quá trình hô hấp ở thực vật diễn ra a. chỉ vào ban đêm. b. chỉ khi có đủ ATP. c. chỉ trong ngày. d. mọi lúc. đ.trong lục lạp sau quá trình quang hợp. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Cả quá trình vận chuyển electron quang hợp và chu trình Calvin đều dừng lại trong bóng tối. Phản ứng cụ thể nào dừng lại đầu tiên? Điểm dừng tiếp theo là gì? Tiếp tục trả lời câu hỏi " Điểm dừng tiếp theo là gì?" cho đến khi bạn giải thích được tại sao cả hai con đường đều dừng lại. 8. Phân biệt sự vận chuyển điện tử tuần hoàn và không tuần hoàn theo (a) sản phẩm và (b) nguồn điện tử để khử chất diệp lục bị oxy hóa. 9. Vẽ đường đi của cacbon được cố định bởi C02 trong quá trình quang hợp thành nguyên tử cacbon trong protein.

204 CHƯƠNG 10 Quang hợp: Năng lượng từ ánh sáng mặt trời PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Nếu nước có nhãn lsO được thêm vào huyền phù của lục lạp quang hợp, thì hợp chất nào sau đây sẽ được gắn nhãn lsO: ATP, NADPH, 02, hoặc 3PG? Nếu thêm nước có nhãn 3H vào thì hợp chất nào sẽ có tính phóng xạ đầu tiên? Cái nào sẽ là đầu tiên nếu C02 có nhãn 14C được thêm vào? Lục lạp nhẹ 11. Tàu Viking I Lander đến sao Hỏa vào năm 1976 để phát hiện dấu hiệu của sự sống. Giải thích lý do đằng sau các thí nghiệm sau đây mà tàu thăm dò không người lái này đã thực hiện: a. Một muỗng chất bẩn được cho vào thùng chứa và thêm 14C02 vào. Sau một thời gian trong ngày sao Hỏa, 14C02 được loại bỏ và chất bẩn được nung nóng đến nhiệt độ cao. Các nhà khoa học theo dõi thí nghiệm trên Trái đất đã tìm kiếm sự giải phóng 14C02 như một dấu hiệu của sự sống. b. Thí nghiệm tương tự đã được thực hiện, ngoại trừ việc chất bẩn được đun nóng đến nhiệt độ cao trong 30 phút và sau đó để nguội đến nhiệt độ sao Hỏa ngay sau khi xúc và trước khi thêm 14C02. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

PHẦN BỐN Gen và sự di truyền Tế bào và sự phân chia tế bào CHƯƠNG 11.1 Tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn phân chia như thế nào? 11.2 Sự phân chia tế bào nhân chuẩn được kiểm soát như thế nào? 11.3 Điều gì xảy ra trong quá trình nguyên phân? 11.4 Sự phân chia tế bào đóng vai trò gì trong vòng đời tình dục? 11.5 Điều gì xảy ra trong quá trình giảm phân? 11.6 Trong cơ thể sống, tế bào chết như thế nào? 11.7 Sự phân chia tế bào không được kiểm soát dẫn đến ung thư như thế nào? Henrietta Lacks và HeLa Cells Lacks' tế bào khối u đã tồn tại lâu hơn cái chết đau buồn của cô vì bệnh ung thư. Chúng sinh sản nhanh chóng trên bề mặt môi trường rắn. Chúng được nuôi cấy trong phòng thí nghiệm kể từ khi bà qua đời vào năm 1951. NGÀY 29 THÁNG 1 NĂM 1951, Henrietta Lacks, 30 tuổi, đến thăm Bệnh viện Johns Hopkins gần đó ở Baltimore, Maryland vì cô bị chảy máu bất thường sau khi sinh đứa con cuối cùng. Bác sĩ tìm ra nguyên nhân gây chảy máu: một khối u có kích thước bằng một phần tư trên cổ tử cung của cô. Một mảnh khối u đã được gửi đến một nhà nghiên cứu bệnh học trong phòng thí nghiệm lâm sàng, người này đã báo cáo rằng khối u là ác tính. Một tuần sau, Lacks trở lại bệnh viện, nơi các bác sĩ điều trị khối u của cô bằng bức xạ để cố gắng tiêu diệt nó. Nhưng trước khi quá trình điều trị bắt đầu, họ đã lấy một mẫu tế bào nhỏ và gửi đến phòng thí nghiệm nghiên cứu của George và Margaret Gey, hai nhà khoa học tại bệnh viện đã cố gắng suốt 20 năm để kích thích tế bào của con người sống và nhân lên bên ngoài cơ thể. Họ nghĩ rằng nếu làm được như vậy thì họ có thể tìm ra cách chữa khỏi bệnh ung thư. The Geys đã thành công với Lacks' tế bào; chúng phát triển mạnh mẽ hơn bất kỳ tế bào nào chúng từng thấy. Thật không may, họ cũng phát triển nhanh chóng ở Lacks' cơ thể, và trong vài tháng chúng đã lan đến hầu hết các cơ quan của cô. Vào ngày bà qua đời, ngày 4 tháng 10 năm 1951, Tiến sĩ George Gey xuất hiện trên truyền hình quốc gia với một ống nghiệm chứa tế bào của bà mà ông gọi là tế bào HeLa. "Có thể, từ một nghiên cứu cơ bản như thế này, chúng ta sẽ ... tìm ra cách để có thể loại bỏ hoàn toàn bệnh ung thư," anh ấy nói. Nhờ khả năng sinh sản mạnh mẽ, tế bào HeLa nhanh chóng trở thành đối tượng

chính trong nghiên cứu sinh học tế bào. Trong những môi trường được kiểm soát, chúng có thể bị nhiễm vi-rút và chúng là công cụ phát triển nguồn cung cấp vi-rút bại liệt dẫn đến vắc-xin đầu tiên chống lại căn bệnh đáng sợ đó. Kể từ đó, tế bào HeLa đã được sử dụng cho các nghiên cứu cơ bản và ứng dụng quan trọng. Mặc dù Lacks chưa bao giờ ra khỏi Virginia và Maryland, nhưng tế bào của cô đã di chuyển khắp thế giới và thậm chí bay vào vũ trụ trên tàu con thoi. Trong 60 năm qua, hàng chục nghìn bài báo nghiên cứu đã được xuất bản sử dụng thông tin thu được từ Lacks' tế bào. Các tế bào của cô phát triển tốt trong phòng thí nghiệm đến nỗi đôi khi chúng bị ô nhiễm và chiếm lấy tế bào nuôi cấy của các loại tế bào khác. Nếu không cẩn thận, các nhà nghiên cứu cho rằng họ đang nghiên cứu có thể thay vào đó là tế bào thận đang nghiên cứu tế bào HeLa.Hiểu được chu kỳ phân chia tế bào và sự kiểm soát của nó rõ ràng là một chủ đề quan trọng để hiểu về bệnh ung thư. Nhưng sự phân chia tế bào không chỉ quan trọng trong y học. Nó làm nền tảng cho sự tăng trưởng, phát triển và sinh sản của mọi sinh vật. Điều gì khiến tế bào HeLa sinh sản tốt như vậy trong phòng thí nghiệm? Xem câu trả lời ở trang 229.



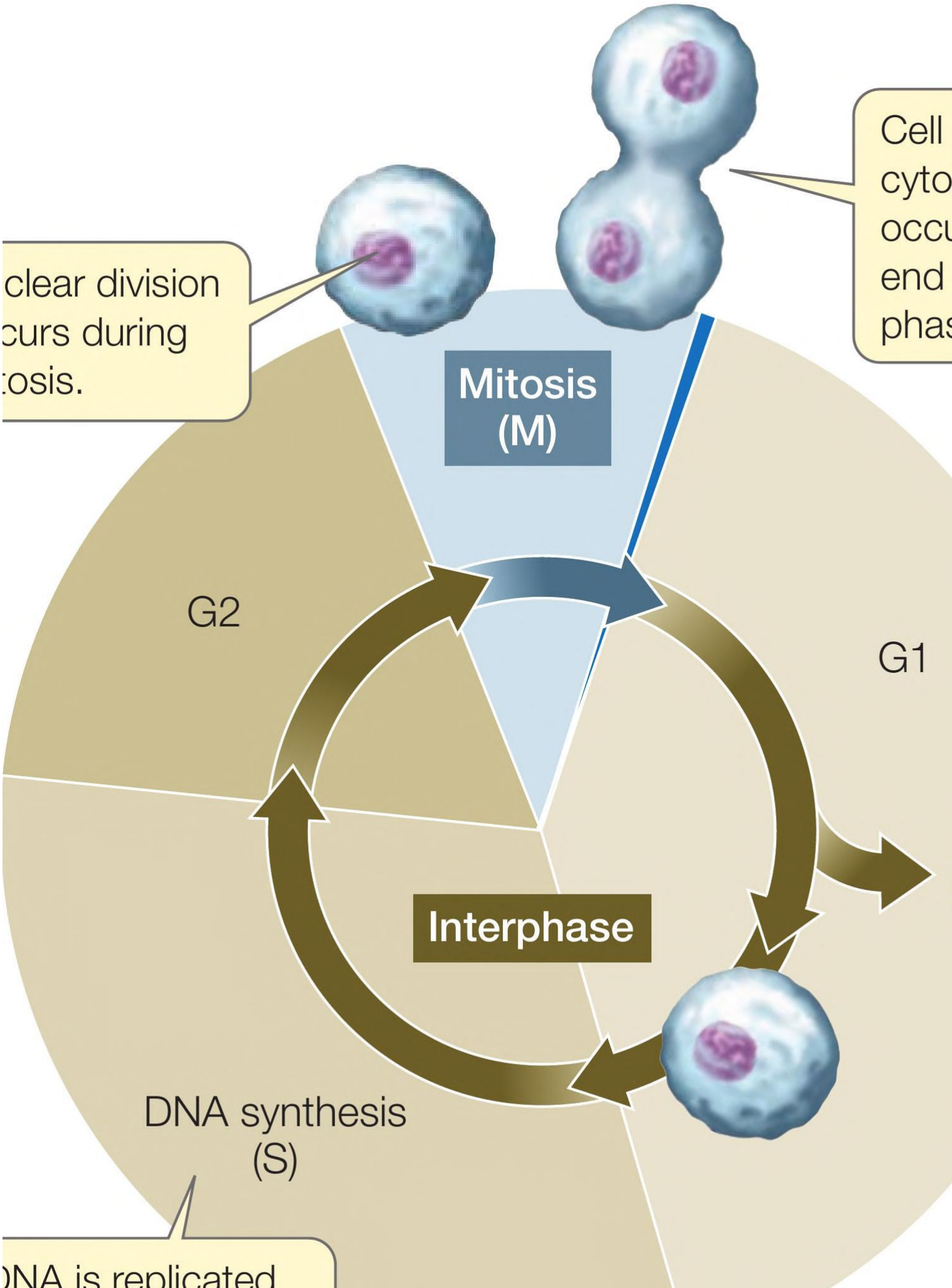
206 CHƯƠNG 11 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào 11.1 Hậu quả quan trọng của sự phân chia tế bào Sự phân chia tế bào là cơ sở cho (A) sinh sản, (B) tăng trưởng và (C) sửa chữa và tái tạo các mô. Sự phân chia tế bào góp phần tái tạo đuôi thằn lằn. \ _ (A) Sinh sản Những tế bào nấm men này phân chia bằng cách nảy chồi. \ _ _ _ (— \ Sự phân chia tế bào góp phần vào sự phát triển của mô rễ này. v _ _ _ / Tế bào nhân sơ và nhân thực phân chia như thế nào? Vòng đời của một sinh vật, từ khi sinh ra cho đến khi chết, có mối liên hệ mật thiết với tế bào Sự phân chia tế bào đóng vai trò quan trọng trong sự phát triển và sửa chữa các mô ở sinh vật đa bào, cũng như trong quá trình sinh sản của mọi sinh vật (Hình 11.1). Để bất kỳ tế bào nào có thể phân chia, bốn sự kiện phải xảy ra: â€¢ Phải có là một tín hiệu sinh sản. Tín hiệu này bắt đầu sự phân chia tế bào và có thể bắt nguồn từ bên trong hoặc bên ngoài tế bào. â€¢ Sự sao chép DNA (vật liệu di truyền) phải xảy ra để mỗi tế bào trong số hai tế bào mới sẽ có một bộ DNA hoàn chỉnh, giống hệt nhau. gen. â€¢ Tế bào phải phân phối DNA sao chép cho mỗi tế bào trong số hai tế bào mới. Quá trình này được gọi là sự phân chia. â€¢ Enzyme và bào quan cho các tế bào mới phải được tổng hợp và vật liệu mới phải được thêm vào màng sinh chất (và thành tế bào, ở những sinh vật có thành tế bào), để tách hai tế bào mới bằng một quá trình gọi là phân chia tế bào. Bốn sự kiện này diễn ra hơi khác nhau ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Prokaryote phân chia bằng phân hạch nhị phân Ở prokaryote, sự phân chia tế bào dẫn đến sự sinh sản của toàn bộ sinh vật đơn bào. Tế bào tăng kích thước, sao chép DNA của nó, sau đó tách tế bào chất và DNA thành hai tế bào mới bằng một quá trình gọi là phân hạch nhị phân. TÍN HIỆU SINH SẢN Các yếu tố bên ngoài như điều kiện môi trường và nồng độ chất dinh dưỡng là những tín hiệu chung cho sự bắt đầu phân chia tế bào ở sinh vật nhân sơ. Vi khuẩn Escherichia coli, được sử dụng rộng rãi trong nghiên cứu di truyền, là một "cỗ máy phân chia tế bào". Nếu có sẵn nguồn carbohydrate và chất dinh dưỡng khoáng dồi dào, nó có thể phân chia thường xuyên cứ sau 20 phút. Một loại vi khuẩn khác. Bacillus subtilis không chỉ làm chậm sự tăng trưởng khi mức dinh dưỡng thấp mà còn ngừng phân chia hoàn toàn và sau đó tiếp tục phân chia khi điều kiện được cải thiện. SAO CHÉP DNA Như chúng ta đã thấy ở Phần 5.3, nhiễm sắc thể bao gồm một phân tử DNA dài và mỏng có các protein gắn vào nó. Khi một tế bào phân chia, tất cả các nhiễm sắc thể chứa thông tin di truyền của sinh vật phải được sao chép và một bản sao của mỗi nhiễm sắc thể phải tìm đường vào hai tế bào mới. Hầu hết các sinh vật nhân sơ chỉ có một nhiễm sắc thể chính - một phân tử DNA dài duy nhất với các protein liên quan. Ở E. coli, các đầu của phân tử DNA được nối với nhau để tạo thành nhiễm sắc thể hình tròn. Nếu DNA của E. coli được trải thành một vòng tròn thực sự, nó sẽ có đường kính khoảng 500 micromet (pm).Bản thân vi khuẩn chỉ dài khoảng 2 giờ chiều và đường kính 1 giờ chiều. Do đó, nếu DNA của vi khuẩn được mở rộng hoàn toàn, nó sẽ tạo thành một vòng tròn lớn hơn tế bào hơn 200 lần! Để phù hợp với tế bào, DNA của vi khuẩn phải được nén chặt. DNA tự gấp lại và các protein tích điện dương (cơ bản) liên kết với DNA tích điện âm (có tính axit) góp phần vào việc gấp nếp này. Hai vùng của nhiễm sắc thể nhân sơ đóng vai trò chức năng trong quá trình sinh sản tế bào: – ori : nơi bắt đầu sao chép của nhiễm sắc thể tròn (điểm khởi đầu của quá trình sao chép) – ter : nơi kết thúc quá trình sao chép (điểm cuối của quá trình sao chép) Nhiễm sắc thể quá trình sao chép diễn ra khi DNA được xâu chuỗi qua một "phức hợp sao chép" protein ở gần trung tâm tế bào. Quá trình sao chép bắt đầu ở vị trí ori và di chuyển về phía vị trí ter. Trong khi DNA sao chép, quá trình trao đổi chất đồng hóa diễn ra tích cực và tế bào phát triển. Khi quá trình sao chép hoàn tất, hai phân tử DNA con tách ra và phân ly với nhau ở hai đầu đối diện của tế bào. Ở các sinh vật nhân sơ phân chia nhanh chóng, quá trình sao chép DNA chiếm toàn bộ thời gian giữa các lần phân chia tế bào.

11.1 Tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn phân chia như thế nào? 207 11.2 Phân chia tế bào nhân sơ (A) Quá trình phân chia tế bào ở vi khuẩn. (B) Hai tế bào này của vi khuẩn Pseudomonas aeruginosa đã gần như hoàn thành quá trình phân chia tế bào. PHÂN TÍCH CÁC PHÂN TỬ DNA Quá trình sao chép bắt đầu ở gần trung tâm tế bào và khi nó diễn ra, các vùng ori di chuyển về phía các đầu đối diện của tế bào (Hình 1 1 .2A). Các chuỗi DNA liền kề với vùng ori liên kết với các protein cần thiết cho sự phân chia này. Đây là một quá trình tích cực vì các protein liên kết sẽ thủy phân ATP. CYTOKINESIS Ngay sau khi quá trình sao chép nhiễm sắc thể kết thúc, quá trình phân chia tế bào bắt đầu. Lúc đầu, màng plasma co lại tạo thành một vòng sợi tương tự như dây ví. Thành phần chính của những sợi này là một loại protein có liên quan đến tubulin nhân chuẩn (tạo nên các vi ống; xem Hình 5.14). Khi màng chèn vào, vật liệu thành tế bào mới được lắng đọng, cuối cùng tách hai tế bào ra (Hình 1 1 .2B). Tế bào nhân chuẩn phân chia bằng nguyên phân hoặc giảm phân, sau đó là phân

chia tế bào Giống như ở sinh vật nhân sơ, quá trình sinh sản tế bào ở sinh vật nhân chuẩn đòi hỏi các tín hiệu sinh sản, sao chép DNA, phân chia và phân chia tế bào. Tuy nhiên, các chi tiết lại khá khác nhau: • Tín hiệu sinh sản: Không giống như sinh vật nhân sơ, tế bào nhân chuẩn không liên tục phân chia bất cứ khi nào có điều kiện môi trường thích hợp. Trên thực tế, hầu hết các tế bào nhân chuẩn là một phần của cơ thể đa bào và đã trở nên chuyên biệt hiếm khi phân chia. Ở sinh vật nhân chuẩn, tín hiệu phân chia tế bào thường không liên quan đến môi trường của một tế bào mà liên quan đến chức năng của toàn bộ sinh vật. â€¢ Sao chép: Trong khi hầu hết các sinh vật nhân sơ có một nhiễm sắc thể chính thì sinh vật nhân chuẩn thường có nhiều nhiễm sắc thể (con người có 46). Do đó, quá trình sao chép và phân chia ở sinh vật nhân chuẩn phức tạp hơn ở sinh vật nhân sơ. Ở sinh vật nhân chuẩn, quá trình sao chép DNA thường bị giới hạn trong một khoảng thời gian giữa các lần phân chia tế bào. Sự phân chia: Ở sinh vật nhân chuẩn, các nhiễm sắc thể mới được sao chép liên kết chặt chẽ với nhau (do đó chúng được gọi là các nhiễm sắc thể chị em) và một cơ chế gọi là nguyên phân sẽ phân tách chúng thành hai nhân mới. ™ Quá trình vận động tế bào: Quá trình vận động tế bào diễn ra khác nhau ở tế bào thực vật (có thành tế bào) so với tế bào động vật (không có thành tế bào). Các tế bào được tạo ra từ quá trình nguyên phân giống hệt tế bào bố mẹ về số lượng và loại DNA mà chúng chứa. Điều này trái ngược với cơ chế phân chia hạt nhân thứ hai, bệnh teo cơ. Giảm phân là quá trình phân chia hạt nhân xảy ra trong các tế bào liên quan đến sinh sản hữu tính. Trong khi hai sản phẩm của quá trình nguyên phân giống hệt nhau về mặt di truyền với tế bào đã tạo ra chúng - cả hai đều có cùng DNA - thì các sản phẩm của quá trình nguyên phân thì không. Như chúng ta sẽ thấy ở Phần 11.5, quá trình giảm phân tạo ra sự đa dạng bằng cách xáo trộn vật liệu di truyền, tạo ra các tổ hợp gen mới. Giảm phân đóng một vai trò quan trọng trong vòng đời tình dục mà chúng ta sẽ thảo luận ở Phần 11.4.(A) (B) Màng huyết tương nhiễm sắc thể đã hình thành hoàn toàn, tách tế bào chất của tế bào này ra khỏi tế bào kia. Chỉ còn lại một khoảng trống nhỏ của thành tế bào cần được lấp đầy.

208 CHƯƠNG 11 TỔNG HỢP Chu trình tế bào và phân chia tế bào Bốn sự kiện cần thiết cho quá trình phân chia tế bào: tín hiệu sinh sản, sao chép vật liệu di truyền (DNA), phân tách DNA sao chép và tách hai tế bào con (cytokinesis). Prokaryote thường chỉ có một nhiễm sắc thể và sự phân chia tế bào có thể diễn ra nhanh chóng. Sinh vật nhân chuẩn thường có nhiều nhiễm sắc thể và quá trình phân chia tế bào phức tạp hơn, liên quan đến nguyên phân hoặc giảm phân. â€¢ Tín hiệu sinh sản nào khiến vi khuẩn Bacillus subtilis phân chia? Xem trang. 206 â€¢ Giải thích tại sao DNA phải được sao chép và phân tách trước khi tế bào có thể phân chia. Xem trang. 206 â€¢ Mô tả các bước chính trong quá trình phân hạch nhị phân. Xem trang 206-207 và Hình 11.2 Điều gì quyết định liệu một tế bào nhân chuẩn có phân chia hay không? Làm thế nào quá trình nguyên phân dẫn đến các tế bào giống hệt nhau và quá trình phân bào dẫn đến sự đa dạng? Tại sao hầu hết các sinh vật nhân chuẩn sinh sản hữu tính? Trong các phần tiếp theo, chúng tôi sẽ mô tả chi tiết về quá trình nguyên phân và giảm phân cũng như thảo luận về vai trò của chúng trong sự phát triển và tiến hóa. Sự phân chia tế bào nhân chuẩn được kiểm soát như thế nào? Như bạn sẽ thấy trong suốt cuốn sách này, các tế bào khác nhau có tốc độ phân chia tế bào khác nhau. Một số tế bào, chẳng hạn như những tế bào ở phôi thai sớm, phân chia nhanh chóng và liên tục. Những tế bào khác, chẳng hạn như tế bào thần kinh trong não, không hề phân chia. Rõ ràng, các đường truyền tín hiệu để tế bào phân chia được kiểm soát chặt chẽ. Khoảng thời gian từ lần phân chia tế bào này đến lần phân chia tế bào tiếp theo được gọi là chu kỳ tế bào. Chu kỳ tế bào có thể được chia thành nguyên phân/tế bào học và xen kẽ. Trong kỳ trung gian, nhân tế bào có thể nhìn thấy được và các chức năng tế bào điển hình xảy ra, bao gồm cả quá trình sao chép DNA. Giai đoạn này của chu kỳ tế bào bắt đầu khi quá trình phân chia tế bào hoàn tất và kết thúc khi quá trình nguyên phân (M) bắt đầu (Hình 1 1 .3). Trong phần này chúng ta sẽ mô tả các sự kiện của kỳ trung gian, đặc biệt là những sự kiện gây ra nguyên phân. Thời gian của chu kỳ tế bào thay đổi đáng kể ở các loại tế bào khác nhau. Ở phôi giai đoạn đầu, chu kỳ tế bào có thể chỉ khoảng 30 phút, trong khi các tế bào phân chia nhanh chóng ở người trưởng thành thường hoàn thành chu kỳ trong khoảng 24 giờ. Và như đã đề cập ở trên, nhiều loại tế bào trong cơ thể trưởng thành không hề phân chia. Nói chung, tế bào dành phần lớn thời gian ở kỳ trung gian. Vì vậy, nếu chúng ta chụp ảnh nhanh qua kính hiển vi của một quần thể tế bào, chỉ một số ít ở trạng thái nguyên phân hoặc phân chia tế bào tại bất kỳ thời điểm nào. Kỳ trung gian có ba pha phụ gọi là Gl, S và G2. Trong chu kỳ tế bào kéo dài 24 giờ, các giai đoạn phụ này thường kéo dài trong 11 giờ (Gl), 8 giờ (S) và 4 giờ (G2), với 1 giờ còn lại dành cho

quá trình nguyên phân. ™ Pha Gl. Trong Gl, mỗi nhiễm sắc thể là một phân tử DNA đơn lẻ, không thể nhân bản với các protein liên kết. Sự biến đổi về thời gian của Gl giải thích phần lớn sự biến đổi về độ dài của chu kỳ tế bào ở các loại tế bào khác nhau. Một số tế bào phôi phân chia nhanh chóng hoàn toàn loại bỏ nó. Các tế bào không phân chia thường bị giữ lại trong Gl. Sự phân chia hạt nhân xảy ra trong quá trình nguyên phân.Sự phân chia tế bào - phân chia tế bào - xảy ra vào cuối pha M. Tổng hợp DNA (S)/j^DNA được sao chép trong pha S. 11.3 Chu kỳ tế bào nhân chuẩn Chu kỳ tế bào bao gồm một giai đoạn phân bào (M), trong đó quá trình nguyên phân và phân chia tế bào diễn ra và một giai đoạn tăng trưởng dài được gọi là kỳ trung gian. Kỳ trung gian có ba kỳ phụ (Gl, S và G2) trong các tế bào phân chia. trong khi các tế bào khác có thể tồn tại trong Gl hàng tuần hoặc thậm chí nhiều năm. Trong nhiều trường hợp, các tế bào này bước vào giai đoạn nghỉ ngơi gọi là GO. Cần có các tín hiệu đặc biệt bên trong và bên ngoài để nhắc tế bào rời khỏi GO và quay lại chu kỳ tế bào ở Gl. â€¢ Quá trình chuyển đổi Gl-to-S. Ở quá trình chuyển đổi Gl-to-S, cam kết được thực hiện đối với việc sao chép DNA và phân chia tế bào tiếp theo. ™ Pha S. Sự sao chép DNA xảy ra trong pha S (xem Phần 13.3 để biết mô tả chi tiết về quá trình sao chép DNA). Mỗi nhiễm sắc thể được nhân đôi và sau đó bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em (sản phẩm của quá trình sao chép DNA). Các sắc tố chị em vẫn liên kết với nhau cho đến khi nguyên phân, khi chúng phân chia thành hai tế bào con. ™ Pha G2. Trong giai đoạn G2, tế bào chuẩn bị cho quá trình nguyên phân - ví dụ, bằng cách tổng hợp và lắp ráp các cấu trúc di chuyển các nhiễm sắc thể đến các đầu đối diện của tế bào đang phân chia. Việc bắt đầu, kết thúc và hoạt động của các giai đoạn này được điều chỉnh bởi các tín hiệu cụ thể. Các sự kiện kích hoạt các sự kiện kích hoạt các tín hiệu bên trong cụ thể trong chu kỳ tế bào Các thí nghiệm tổng hợp tế bào được sử dụng để tiết lộ sự tồn tại của các tín hiệu bên trong kiểm soát sự chuyển đổi giữa các giai đoạn của chu kỳ tế bào. Ví dụ, một thí nghiệm liên quan đến sự hợp nhất của các tế bào HeLa (các tế bào được mô tả trong câu chuyện mở đầu) ở các giai đoạn khác nhau của chu kỳ tế bào cho thấy rằng một tế bào ở pha S tạo raViệc bắt đầu, kết thúc và hoạt động của các giai đoạn này được điều chỉnh bởi các tín hiệu cụ thể. Các sự kiện kích hoạt các sự kiện kích hoạt các tín hiệu bên trong cụ thể trong chu kỳ tế bào Các thí nghiệm tổng hợp tế bào được sử dụng để tiết lộ sự tồn tại của các tín hiệu bên trong kiểm soát sự chuyển đổi giữa các giai đoạn của chu kỳ tế bào. Ví dụ, một thí nghiệm liên quan đến sự hợp nhất của các tế bào HeLa (các tế bào được mô tả trong câu chuyện mở đầu) ở các giai đoạn khác nhau của chu kỳ tế bào cho thấy rằng một tế bào ở pha S tạo raViệc bắt đầu, kết thúc và hoạt động của các giai đoạn này được điều chỉnh bởi các tín hiệu cụ thể. Các sự kiện kích hoạt các sự kiện kích hoạt các tín hiệu bên trong cụ thể trong chu kỳ tế bào Các thí nghiệm tổng hợp tế bào được sử dụng để tiết lộ sự tồn tại của các tín hiệu bên trong kiểm soát sự chuyển đổi giữa các giai đoạn của chu kỳ tế bào. Ví dụ, một thí nghiệm liên quan đến sự hợp nhất của các tế bào HeLa (các tế bào được mô tả trong câu chuyện mở đầu) ở các giai đoạn khác nhau của chu kỳ tế bào cho thấy rằng một tế bào ở pha S tạo ra


clear division
curs during
tosis.
Cell
cyto
occu
end
phas
Mitosis
(M)
G2
G1
Interphase
DNA synthesis
(S)
DNA is replicated

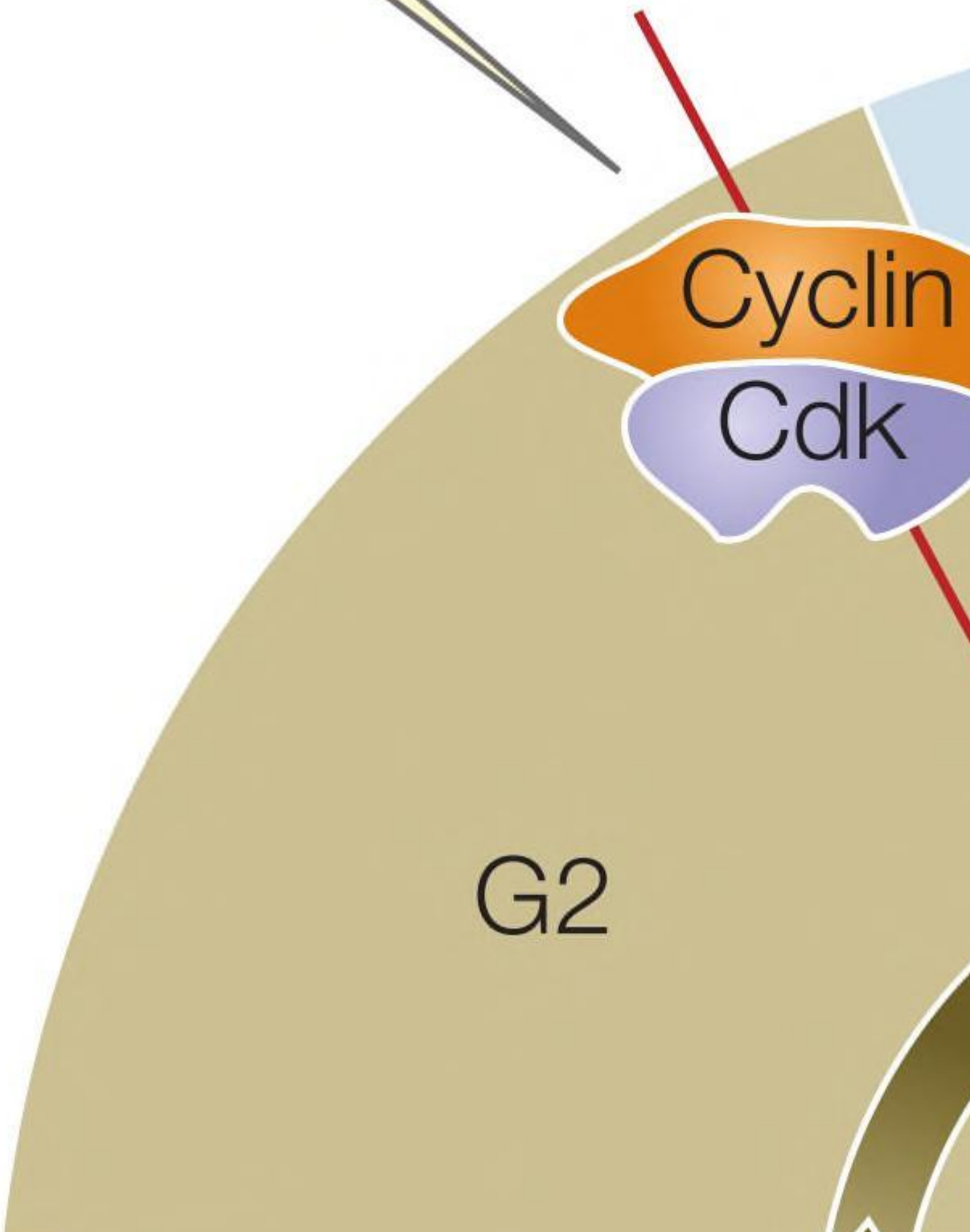
NVESTIGATINGLIFE^^^^^ 11.4 Sự điều hòa chu kỳ tế bào Hạt nhân ở G1 không trải qua quá trình sao chép DNA nhưng hạt nhân ở pha S thì có. Để xác định xem có tín hiệu nào đó trong tế bào S kích thích tế bào G1 sao chép DNA của chúng hay không, Rao và Johnson đã hợp nhất các tế bào ở pha G1 và S với nhau, tạo ra các tế bào có cả đặc tính G1 và S.3 GIẢ THUYẾT Một tế bào ở pha S chứa một chất kích hoạt sao chép DNA. sao chép sao chép KẾT LUẬN Tế bào pha S chứa một chất khuếch tán đến nhân G1 và kích hoạt quá trình sao chép DNA. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aRao, P. N. và R. T. Johnson. 1970. Thiên nhiên 225: 159-164. một chất kích hoạt sự sao chép DNA (Hình 1 1.4). Các thí nghiệm tương tự chỉ ra sự tồn tại của các tín hiệu kiểm soát sự đi vào pha M. Như bạn sẽ thấy, các tín hiệu kiểm soát tiến trình trong chu kỳ tế bào hoạt động thông qua các protein kinase. Sự tiến triển trong chu kỳ tế bào phụ thuộc vào hoạt động của các kinase phụ thuộc cyclin, hay còn gọi là Cdk. Nhớ lại Phần 7.2 rằng protein kinase là một enzyme xúc tác sự chuyển nhóm photphat từ ATP sang protein mục tiêu; quá trình chuyển photphat này được gọi là quá trình phosphoryl hóa. Protein kinase Protein + ATP - â–º protein-P + ADP (Không hoạt động) (Hoạt động) Bằng cách xúc tác quá trình phosphoryl hóa của một số protein mục tiêu, Cdk đóng vai trò quan trọng ở nhiều điểm khác nhau trong chu kỳ tế bào. Việc phát hiện ra rằng sự phân chia tế bào của Cdk là một ví dụ điển hình về cách nghiên cứu về các sinh vật khác nhau và các loại tế bào khác nhau có thể hội tụ vào một cơ chế duy nhất. Một nhóm các nhà khoa học, dẫn đầu bởi James Mailer tại Đại học Colorado, đang nghiên cứu trứng nhím biển chưa trưởng thành, cố gắng tìm hiểu xem chúng được kích thích phân chia và cuối cùng hình thành trứng trưởng thành như thế nào. Một protein được gọi là yếu tố thúc đẩy trưởng thành đã được tinh chế từ trứng trưởng thành, chính protein này đã thúc đẩy các tế bào trứng chưa trưởng thành phân chia. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Quy định về chu kỳ tế bào Giấy gốc Rao, P. N. và R. T. Johnson. 1970. Phản ứng tổng hợp tế bào động vật có vú: Nghiên cứu về sự điều hòa tổng hợp DNA và nguyên phân. Thiên nhiên 225: 159-164. Phân tích dữ liệu Sự hợp nhất của màng tế bào là một quá trình tự nhiên; nó xảy ra trong quá trình nhập bào và xuất bào, và trong quá trình thụ tinh (sự hợp nhất của giao tử). Phản ứng tổng hợp màng cũng xảy ra khi virus có màng bao bọc lây nhiễm vào tế bào chủ của chúng. Đôi khi, những virus này cũng tạo ra sự hợp nhất của các tế bào vật chủ lân cận, tạo ra một tế bào đa nhân. Quan sát này đã dẫn đến việc sử dụng virus Sendai, một loại virus hô hấp có màng bao bọc ở chuột, làm công cụ trong phòng thí nghiệm để hợp nhất các tế bào trong thí nghiệm. Rao và Johnson đã sử dụng chiến lược này để nghiên cứu sự điều hòa chu kỳ tế bào (xem Hình 1 1.4). Trong thí nghiệm của họ, Rao và Johnson đã sử dụng tế bào HeLa, chúng phân chia liên tục (xem câu chuyện mở đầu chương này). Đầu tiên, họ đã đồng bộ hóa các quần thể tế bào riêng biệt ở pha G1 hoặc S. Trước khi hợp nhất,các tế bào ở pha S được tiếp xúc với thành phần DNA được đánh dấu phóng xạ (thymidine). Chất phóng xạ được tích hợp vào các tế bào này. DNA mới được sao chép, đánh dấu nhân của chúng. Sau đó, các tế bào S và G1 được hợp nhất bằng vi rút Sendai (dẫn đến sự dung hợp G1/S) và một lần nữa cho tiếp xúc với thymidine được đánh dấu. Tại những thời điểm khác nhau sau khi hợp nhất, các nhà khoa học đã tính toán phần trăm hạt nhân chưa được đánh dấu (G1) trước đó đã được gắn nhãn mới (tức là đã sao chép DNA của chúng) (Hình A). Trong loạt thí nghiệm thứ hai, các tế bào S và G2 được hợp nhất theo nhiều cách kết hợp khác nhau và sau đó số lượng tế bào trong quá trình nguyên phân được đếm và biểu thị dưới dạng phần trăm của tất cả các tế bào trong quần thể (Hình B). CÂU HỎI 1 Theo Hình A, mất bao lâu để tất cả các hạt nhân G1 trong tế bào G1/S được đánh dấu? CÂU HỎI 2 Kiểm tra dữ liệu về các ô G1/G1 được hợp nhất và các ô G1 không được hợp nhất trong Hình A. Giải thích lý do tại sao đây là các biện pháp kiểm soát thích hợp cho các thử nghiệm. Khi nào những hạt nhân này được dán nhãn? So sánh những thời điểm này với nhau và với hạt nhân G1/S và thảo luận. CÂU HỎI 3 Xem xét dữ liệu trong Hình B. Tại sao các tế bào ở pha S bắt đầu nguyên phân mất nhiều thời gian hơn so với các tế bào ở pha G2? CÂU HỎI 4 Theo Hình B, sự kết hợp với tế bào G2 có làm thay đổi thời gian nguyên phân trong nhân tế bào S không? Giải thích điều này có ý nghĩa gì về mặt kiểm soát chu kỳ tế bào. HÌNH A HÌNH B Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU

 11.5 Liên kết cyclin Kích hoạt Liên kết Cdk Sự liên kết của cyclin làm thay đổi cấu trúc ba chiều của Cdk không hoạt động, khiến nó trở thành protein kinase hoạt động. Mỗi phức hợp cyclin-Cdk phosphoryl hóa một protein mục tiêu cụ thể trong chu trình tế bào. Trong khi đó, Leland Hartwell tại Đại học Washington đang nghiên cứu chu kỳ tế bào ở nấm men (một sinh vật nhân

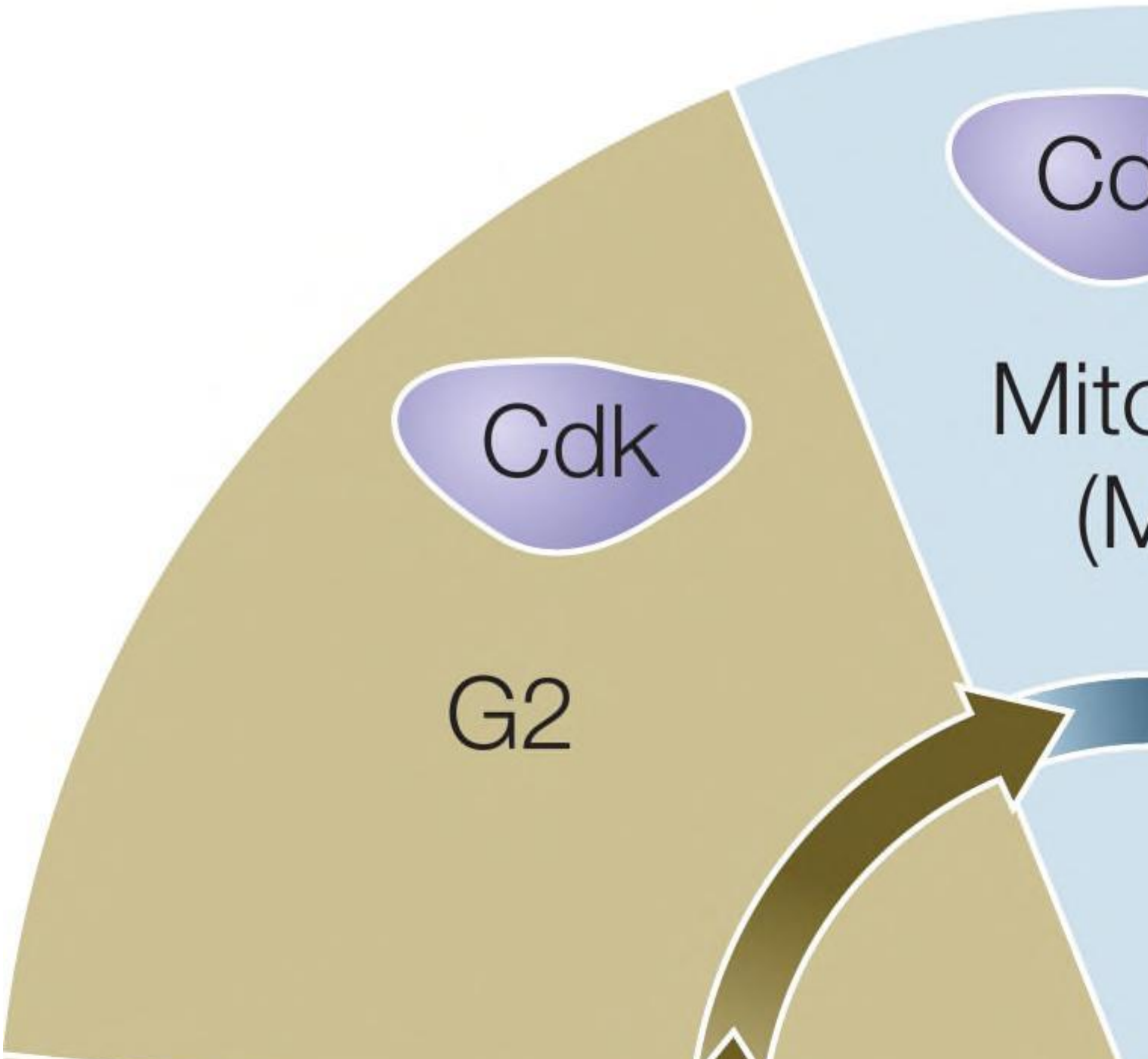
chuẩn đơn bào; xem Hình 11.1 A) và phát hiện ra một chủng bị đình trệ ở ranh giới Gl-S vì nó thiếu Cdk. Hóa ra loại men Cdk này và yếu tố thúc đẩy sự trưởng thành của nhím biển có những đặc tính tương tự nhau, và nghiên cứu sâu hơn đã xác nhận rằng protein nhím biển thực sự là một Cdk. Các Cdk tương tự đã sớm được phát hiện có khả năng kiểm soát quá trình chuyển đổi Gl-to-S ở nhiều sinh vật khác, bao gồm cả con người. Điểm kiểm soát này trong chu kỳ tế bào hiện được gọi là điểm hạn chế (R). Các Cdk khác được phát hiện có vai trò kiểm soát các phần khác của chu kỳ tế bào. Cdk không tự hoạt động. Đúng như tên gọi của chúng, các kinase phụ thuộc cyclin cần được kích hoạt bằng cách liên kết với loại protein thứ hai, được gọi là cyclin. Sự ràng buộc này - một ví dụ về quy định allosteric (xem Phần 8.5) - kích hoạt Cdk bằng cách thay đổi hình dạng của trang hoạt động của nó (Hình 1 1.5). Cyclin-Cdk điều khiển quá trình chuyển từ pha G1 sang pha S không phải là phức hợp duy nhất liên quan đến việc điều hòa chu kỳ tế bào nhân chuẩn. Có nhiều phức hợp cyclin-Cdk khác nhau, bao gồm nhiều cyclin và Cdk khác nhau, hoạt động ở các giai đoạn khác nhau của chu kỳ (Hình 1 1.6). Chi tiết về cách thức hình thành và chức năng của các phức hợp này khác nhau giữa các sinh vật nhân chuẩn, nhưng ở đây chúng ta sẽ tập trung vào các phức hợp được tìm thấy trong tế bào động vật có vú. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn phức hợp cyclin-Cdk điều khiển quá trình chuyển đổi Gl-to-S. Cyclin-Cdk xúc tác quá trình phosphoryl hóa một loại protein gọi là protein nguyên bào võng mạc (RB, được đặt tên vì vai trò của nó trong bệnh ung thư; xem Phần 11.7). Trong nhiều tế bào, RB hoặc một loại protein tương tự hoạt động như một chất ức chế chu kỳ tế bào tại điểm R. Để bắt đầu 11.6 Kinase phụ thuộc cyclin Điều hòa tiến trình trong chu kỳ tế bào Bằng cách tác động tại các điểm kiểm tra (đường màu đỏ), các phức hợp cyclin-Cdk khác nhau điều chỉnh trình tự các sự kiện trong chu kỳ tế bào. Pha S, tế bào phải đi qua khối RB. Đây là nơi cyclinCdk xuất hiện: nó xúc tác quá trình phosphoryl hóa ở nhiều vị trí trên phân tử RB. Điều này gây ra sự thay đổi cấu trúc ba chiều của RB, do đó làm bất hoạt nó. Khi không còn RB, chu kỳ tế bào có thể tiếp tục. Tóm lại: Cyclin-Cdk RB - - - â–º RB-P (Hoạt động – chặn chu kỳ tế bào) (Không hoạt động – cho phép chu kỳ tế bào) Tiến trình trong chu kỳ tế bào được điều hòa bởi hoạt động của Cdk' , và do đó việc điều chỉnh chúng là chìa khóa để điều chỉnh sự phân chia tế bào. Một cách hiệu quả để điều chỉnh Cdk là điều chỉnh sự hiện diện hay vắng mặt của cyclin (Hình 1 1.7). Nói một cách đơn giản, nếu không có cyclin thì đối tác Cdk của nó không hoạt động. Như tên gọi của chúng cho thấy, cyclin tồn tại theo chu kỳ:chúng chỉ được thực hiện vào những thời điểm nhất định trong chu kỳ tế bào. Các cyclin-Cdk khác nhau hoạt động tại các điểm kiểm tra chu kỳ tế bào, truyền tín hiệu để điều chỉnh tiến trình của chu kỳ tế bào. Ví dụ, nếu DNA của tế bào bị tổn hại đáng kể do bức xạ hoặc hóa chất độc hại, tế bào có thể bị ngăn cản hoàn thành thành công chu kỳ tế bào. Trong kỳ trung gian, có ba điểm kiểm tra, với điểm kiểm tra thứ tư trong quá trình nguyên phân (xem Hình 11.6; Bảng 11.1). Bảng liệt kê các yếu tố kích hoạt sẽ khiến chu kỳ tế bào tạm dừng tại mỗi điểm. Hãy xem xét điểm kiểm tra G1 (R). Nếu DNA bị phá hủy do bức xạ trong quá trình Gl, một đường dẫn tín hiệu sẽ tạo ra một loại protein có tên là p21. (P là viết tắt của "protein" và 21 là viết tắt của trọng lượng phân tử của nó - khoảng 21.000.) P21

Cdk protein is always present, but its active site is not exposed.

The G2–M cyclin–Cdk regulates entry into M.



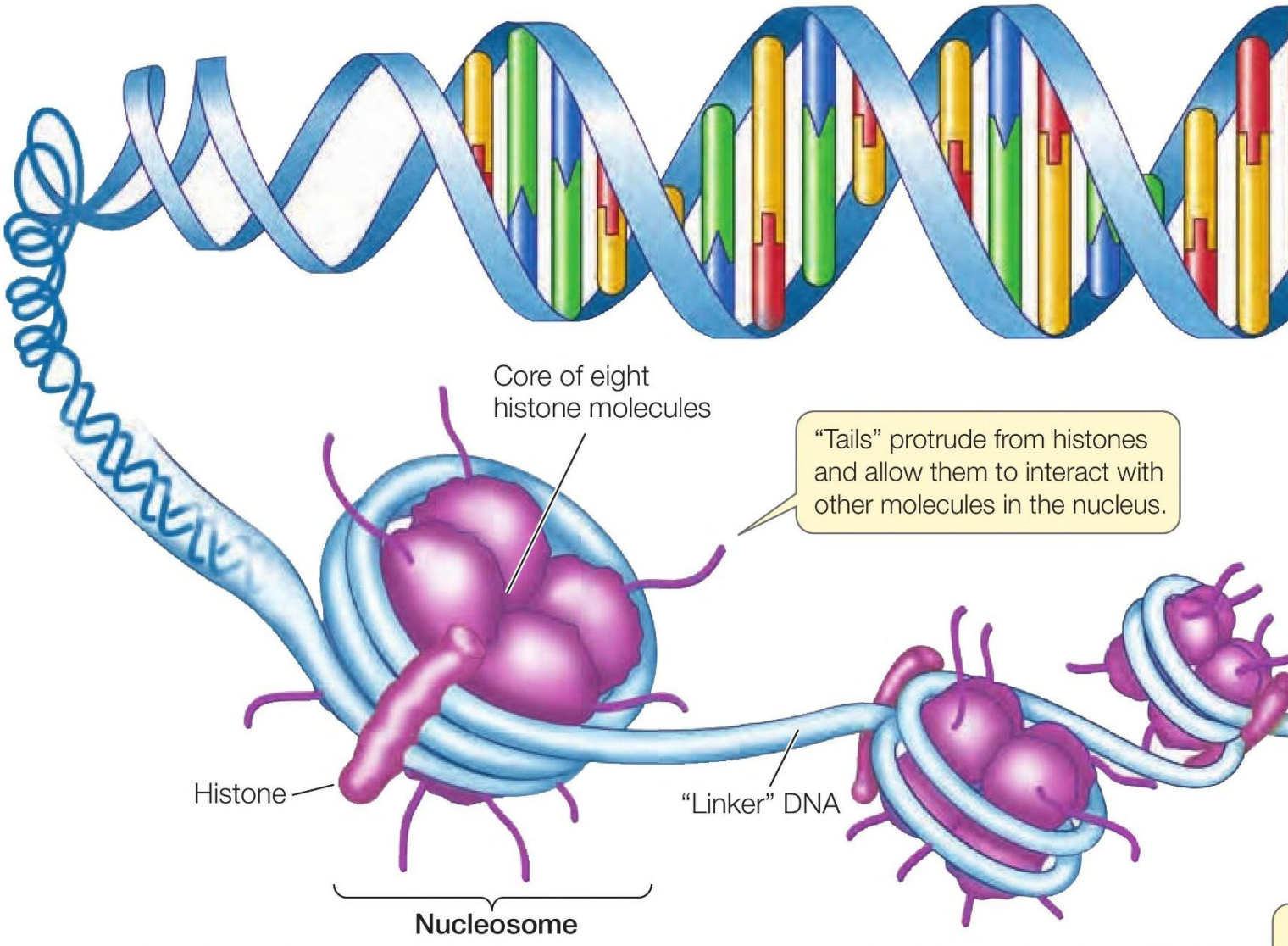
11.3 Điều gì xảy ra trong quá trình nguyên phân? 211 11.7 Cydin tồn tại tạm thời trong tế bào Cyde Cydin được tạo ra tại một thời điểm cụ thể và sau đó bị phân hủy. Trong trường hợp này, cyclin hiện diện trong G1 và kích hoạt Cdk tại thời điểm đó. protein có thể liên kết với Gl-S Cdk, ngăn chặn sự kích hoạt của nó bằng cyclin. Vì vậy, chu kỳ tế bào dừng lại trong khi việc sửa chữa DNA được thực hiện (bạn sẽ tìm hiểu thêm về việc sửa chữa DNA trong Phần 13.4). Khi con đường phá hủy DNA không còn hoạt động nữa, p21 bị phá vỡ, cho phép cyclin-Cdk hoạt động và chu kỳ tế bào tiếp tục. Nếu tổn thương DNA nghiêm trọng và không thể sửa chữa được, tế bào sẽ trải qua quá trình chết theo chương trình (apoptosis, chúng ta sẽ thảo luận sau trong chương này). Những biện pháp kiểm soát như vậy ngăn cản các tế bào khiếm khuyết sinh sôi nảy nở và có khả năng gây hại cho sinh vật. Các yếu tố tăng trưởng có thể kích thích tế bào phân chia Cyclin-Cdk cung cấp cho tế bào sự kiểm soát bên trong về sự tiến triển của chúng trong chu kỳ tế bào, nhưng chu kỳ tế bào cũng bị ảnh hưởng bởi các tín hiệu bên ngoài. Không phải tất cả các tế bào trong cơ thể đều trải qua chu kỳ tế bào một cách thường xuyên. Một số tế bào không còn trải qua chu kỳ tế bào và bước vào GO nữa, hoặc trải qua nó một cách chậm rãi và phân chia không thường xuyên. Nếu các tế bào như vậy được phân chia. BẢNG11.1 Điểm kiểm tra chu kỳ tế bào Điểm kiểm tra giai đoạn chu kỳ tế bào Kích hoạt G1 Thiệt hại DNA S Sao chép không hoàn chỉnh hoặc tổn thương DNA G2 Thiệt hại DNA M Nhiễm sắc thể không gắn vào trục chính, chúng phải được kích thích bởi các tín hiệu hóa học bên ngoài gọi là yếu tố tăng trưởng: â€¢ Nếu bạn tự cắt mình và chảy máu, các mảnh tế bào chuyên biệt gọi là tiểu cầu tập trung tại vết thương để bắt đầu quá trình đông máu. Tiểu cầu sản xuất và giải phóng một loại protein gọi là yếu tố tăng trưởng có nguồn gốc từ tiểu cầu, khuếch tán đến các tế bào lân cận trên da và kích thích chúng phân chia và chữa lành vết thương. Các tế bào hồng cầu và bạch cầu có thời gian sống hạn chế và phải được thay thế thông qua sự phân chia của các tiền thân tế bào máu chưa trưởng thành, chưa chuyên biệt trong tủy xương. Hai loại yếu tố tăng trưởng, interleukin và erythropoietin, lần lượt kích thích sự phân chia và chuyên môn hóa của các tế bào tiền thân của bạch cầu và hồng cầu. Trong các ví dụ này và các ví dụ khác, các yếu tố tăng trưởng liên kết với các thụ thể cụ thể trên tế bào đích và kích hoạt các con đường truyền tín hiệu kết thúc bằng quá trình tổng hợp cyclin, từ đó kích hoạt Cdk và chu trình tế bào. Chu kỳ tế bào nhân chuẩn nằm dưới sự kiểm soát của cả bên ngoài và bên trong. Cdk kiểm soát chu kỳ tế bào nhân chuẩn và bản thân chúng được kiểm soát bởi cyclin. Các tín hiệu bên ngoài như yếu tố tăng trưởng có thể bắt đầu chu kỳ tế bào. • Vẽ sơ đồ chu trình tế bào thể hiện các giai đoạn khác nhau của kỳ trung gian. Xem trang. 208 và Hình 11.3 â€¢ cyclin-Cdk kiểm soát tiến trình của chu kỳ tế bào như thế nào? Xem trang 209-210 và Hình 11.6 â€¢ Các yếu tố tăng trưởng là gì và chúng hoạt động như thế nào để kiểm soát chu kỳ tế bào? Xem trang. 211 RECAP (rL2) Điều gì xảy ra trong quá trình nguyên phân? Sự phân chia DNA sao chép xảy ra trong quá trình nguyên phân. Trước khi phân chia,các phân tử DNA và các protein liên kết của chúng trong mỗi nhiễm sắc thể trở nên cô đặc lại thành các cấu trúc nhỏ gọn hơn. Sau khi phân chia bằng nguyên phân, tế bào phân tách hai tế bào. Bây giờ chúng ta hãy xem xét các bước này kỹ hơn. 0^0 Vj m Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 11.1 Nguyên phân Lifel 0e.com/at1 1 .1 Trước khi nguyên phân, DNA của sinh vật nhân chuẩn được đóng gói thành các nhiễm sắc thể rất nhỏ gọn. Một nhiễm sắc thể của sinh vật nhân chuẩn bao gồm một hoặc hai phân tử DNA sợi đôi, dài, tuyến tính liên kết với nhau với nhiều protein (phức hợp DNA và protein được gọi là chất nhiễm sắc). Trước pha S, mỗi nhiễm sắc thể chỉ chứa một phân tử DNA sợi đôi. Tuy nhiên, sau khi nó sao chép trong pha S, có hai phân tử DNA sợi đôi: các sắc tố chị em (Hình 1 1.8). Trong suốt G2, các sắc tố chị em được liên kết với nhau dọc theo chiều dài của chúng bằng một phức hợp protein gọi là


Cdk
G2

212 CHƯƠNG 11 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào Trong tế bào pha M, DNA và protein trong mỗi nhiễm sắc thể tạo thành những cấu trúc rất nhỏ gọn. Nhiễm sắc thể chị em 0,5 giờ chiều Trong nhân xen kẽ, nhiễm sắc thể là những cấu trúc dạng sợi phân bố khắp nhân. Ở cuối S, các nhiễm sắc thể được giữ với nhau ở tâm động. Trong kỳ trung gian, DNA được sao chép. Chỉ một phần nhỏ của một nhiễm sắc thể trong số nhiều nhiễm sắc thể được hiển thị. 11.8 Nhiễm sắc thể, nhiễm sắc thể và nhiễm sắc thể DNA trong nhân xen kẽ khuếch tán và trở nên cô đặc khi quá trình nguyên phân bắt đầu. cohesin. Khi nguyên phân hầu hết các cohesin bị loại bỏ, ngoại trừ ở một vùng gọi là tâm động, nơi các nhiễm sắc thể vẫn được giữ lại với nhau. Vào cuối giai đoạn G2 và bắt đầu quá trình nguyên phân, nhóm protein thứ hai gọi là ngưng tụ bao phủ các phân tử DNA và làm cho chúng nhỏ gọn hơn. Nếu tất cả DNA trong một tế bào điển hình của con người được nối liền nhau thì nó sẽ dài gần 2 mét. Tuy nhiên, hạt nhân chỉ có đường kính 5 giờ chiều (0,000005 mét). Vì vậy DNA của sinh vật nhân chuẩn được đóng gói rộng rãi theo cách có tổ chức cao (Hình 1 1.9). Việc đóng gói này đạt được phần lớn nhờ các protein gọi là histones (histones, "web" hoặc "loom"), tích điện dương ở pH tế bào do chúng có hàm lượng cao các axit amin cơ bản lysine và arginine. Các nhóm R tích điện trên các axit amin này liên kết với các nhóm phốt phát tích điện âm trên DNA bằng lực hút ion. Những tương tác DNA-histone này, cũng như tương tác histone-histone, dẫn đến sự hình thành các đơn vị dạng hạt gọi là nucleosome (xem Hình 11.9). Trong kỳ trung gian, chất nhiễm sắc tạo nên mỗi nhiễm sắc thể được đóng gói ít mật độ hơn và bao gồm các phân tử DNA đơn lẻ chạy xung quanh một số lượng lớn các nhiễm sắc thể giống như các hạt trên một chuỗi. Trong giai đoạn này của chu kỳ tế bào, DNA có thể tiếp cận được với các protein liên quan đến quá trình sao chép và phiên mã. Một khi nhiễm sắc thể phân bào được hình thành, bản chất nhỏ gọn của nó khiến nó không thể tiếp cận được với các yếu tố sao chép và phiên mã, do đó các quá trình này không thể xảy ra. Sự cuộn dây tiếp theo của chất nhiễm sắc tiếp tục cho đến khi các nhiễm sắc thể bắt đầu tách ra. Tổng quan: Nguyên phân phân tách các bản sao thông tin di truyền Trong nguyên phân, một nhân đơn lẻ tạo ra hai nhân giống hệt nhau về mặt di truyền và với nhân bố mẹ. Nguyên phân (pha M của chu kỳ tế bào) đảm bảo sự phân chia chính xác của nhiều nhiễm sắc thể của tế bào nhân chuẩn thành nhân con. Mặc dù nguyên phân là một quá trình liên tục trong đó mỗi sự kiện diễn ra suôn sẻ sang sự kiện tiếp theo, nhưng thật thuận tiện khi chia nó thành một loạt các giai đoạn: tiên tri, prometaphase, metaphase, anaphase và telophase (Hình 1 1 .1 0). € ¢ Tiên tri. Khi bắt đầu nguyên phân, chất nhiễm sắc trở nên cô đặc và các nhiễm sắc thể riêng biệt có thể nhìn thấy được qua kính hiển vi quang học. ™ Giai đoạn Prometa. Lớp vỏ nhân bị phá vỡ và các nhiễm sắc thể được nén lại, mỗi nhiễm sắc thể gồm hai nhiễm sắc thể,gắn vào bộ máy trục chính (xem bên dưới). € ¢ Metaphase. Các nhiễm sắc thể xếp hàng ở đường giữa của tế bào (vị trí xích đạo). â€¢ Anaphase. Các crômatit tách ra và di chuyển xa nhau về các cực đối diện. € ¢ Telophase. Một lớp vỏ hạt nhân hình thành xung quanh mỗi bộ nhiễm sắc thể, các hạt nhân xuất hiện và các nhiễm sắc thể trở nên kém chặt chẽ hơn. Trục quay biến mất. Kết quả là có hai nhân mới trong một tế bào. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn hai cấu trúc tế bào góp phần vào sự phân chia có trật tự của các nhiễm sắc thể trong quá trình nguyên phân - trung thể và trục chính. Các centrosome xác định mặt phẳng phân chia tế bào Bộ máy trục chính (còn gọi là trục phân bào hoặc đơn giản là trục chính) là cấu trúc động giúp di chuyển các nhiễm sắc thể chị em ra xa nhau trong quá trình nguyên phân. Nó được tạo thành từ các vi ống. Trước khi trục chính có thể hình thành, hướng của nó phải được xác định. Điều này được thực hiện bởi trung thể ("cơ thể trung tâm"), một cơ quan trong tế bào chất gần nhân. Ở nhiều sinh vật, trung thể bao gồm một cặp trung thể, mỗi trung thể là một ống rỗng được hình thành bởi chín bộ ba vi ống. Hai ống vuông góc với nhau. Trong pha S, trung thể nhân đôi và khi bắt đầu kỳ đầu, hai trung thể tách ra khỏi nhau, di chuyển về hai đầu đối diện của vỏ nhân. Chúng xác định các "cực" nhiễm sắc thể di chuyển về phía nào trong kỳ sau. Các tế bào của thực vật và nấm thiếu trung thể, nhưng các trung tâm tổ chức vi ống riêng biệt ở mỗi đầu của tế bào đóng vai trò tương tự.Chúng xác định các "cực" nhiễm sắc thể di chuyển về phía nào trong kỳ sau. Các tế bào của thực vật và nấm thiếu trung thể, nhưng các trung tâm tổ chức vi ống riêng biệt ở mỗi đầu của tế bào đóng vai trò tương tự.Chúng xác định các "cực" nhiễm sắc thể di chuyển về phía nào trong kỳ sau. Các tế bào của thực vật và nấm thiếu trung thể, nhưng các trung tâm tổ chức vi ống riêng biệt ở mỗi đầu của tế bào đóng vai trò tương tự.

11.3 Điều gì xảy ra trong quá trình nguyên phân? 213 Chuỗi xoắn kép DNA Histone Nucleosome 11.9 DNA được đóng gói thành một nhiễm sắc thể phân bào Nuclesome, được hình thành bởi DNA và histone, là khối

xây dựng thiết yếu trong cấu trúc có độ nén cao này. Vị trí của các trung thể xác định mặt phẳng mà tế bào sẽ phân chia; do đó chúng xác định mối quan hệ không gian giữa hai ô mới. Mối quan hệ này có thể ít gây hậu quả đối với các tế bào sống tự do đơn lẻ như nấm men, nhưng nó rất quan trọng đối với các tế bào trong cơ thể đa bào. Ví dụ, trong quá trình phát triển từ trứng được thụ tinh đến phôi, các tế bào con từ một số phân chia phải được định vị chính xác để nhận tín hiệu hình thành các mô mới. Các trung tử được bao quanh bởi nồng độ cao các dimer tubulin, và các protein này tập hợp lại để tạo thành các vi ống tạo nên bộ máy trục chính. Trục chính bắt đầu hình thành trong kỳ đầu Trong kỳ trung gian, chỉ có vỏ hạt nhân, nhân (xem Phần 5.3) và một mớ nhiễm sắc khó nhận thấy được có thể nhìn thấy dưới kính hiển vi ánh sáng. Sự xuất hiện của nhân thay đổi khi tế bào bước vào kỳ đầu. Ở giai đoạn này, hầu hết các cohesin giữ hai sản phẩm sao chép DNA lại với nhau kể từ pha S bị loại bỏ, do đó các nhiễm sắc thể riêng lẻ sẽ lộ rõ. Chúng vẫn được giữ với nhau bởi một lượng nhỏ cohesin ở tâm động. Vào cuối kỳ đầu tiên, các cấu trúc ba lớp chuyên biệt gọi là kinetochores phát triển ở vùng tâm động, mỗi cấu trúc trên mỗi nhiễm sắc thể. Những cấu trúc này sẽ rất quan trọng cho sự di chuyển của nhiễm sắc thể. Mỗi trung thể trong số hai trung thể, lúc này nằm ở hai phía đối diện của nhân, đóng vai trò như một trung tâm phân bào, hoặc một cực, mà các nhiễm sắc thể nhiễm sắc thể Phân bào sẽ di chuyển về phía đó (Hình 1 1 .1 1 A). Trong thời gian tiên tri và prometaphase, các vi ống hình thành giữa các cực và nhiễm sắc thể để tạo nên trục chính. Trục chính đóng vai trò như một cấu trúc để các nhiễm sắc thể gắn vào và làm khung giữ cho hai cực tách rời nhau. Mỗi nửa trục phát triển khi các dimer tubulin tập hợp lại từ xung quanh các trung thể và tạo thành các sợi dài kéo dài vào vùng giữa của tế bào. Các

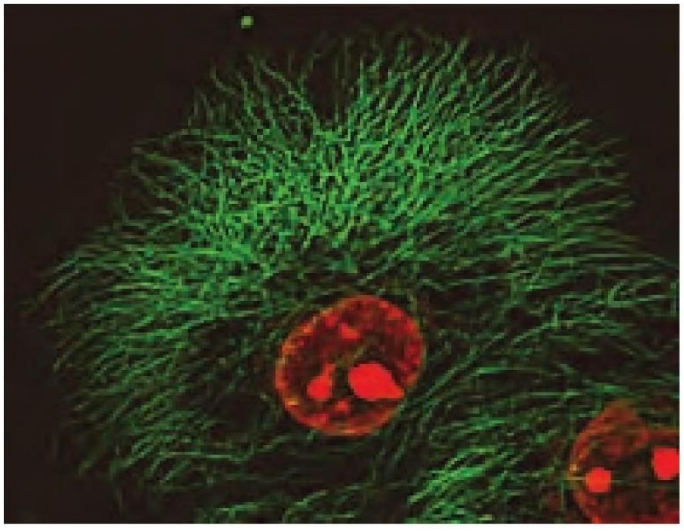


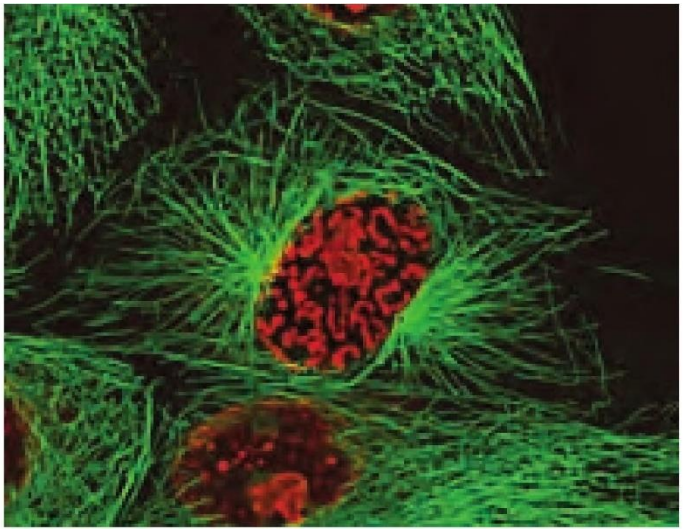
11.9 DNA is Packed into a Mitotic Chromosome
The nucleosome, formed by DNA and histones, is the essential building block in this highly compacted structure.

The positions of the centrosomes determine the plane at which the cell will divide; therefore they determine the spatial relationship between the two new cells. This relationship may be of little consequence to single free-living cells such as yeasts, but it is important for cells in a multicellular organism. For example, during development from a fertilized egg to an embryo, the daughter cells from some divisions must be positioned correctly to receive signals to form new tissues.

The centrioles are surrounded by high concentrations of tubulin dimers, and these proteins aggregate to form the microtubules that make up the spindle apparatus.

214 CHƯƠNG 1 1 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào Interphase Prophase Prometaphase Lớp vỏ hạt nhân Vi ống Kinetochore Phát triển trục chính Trong pha S của kỳ trung gian, nhân sao chép DNA và centrosome của nó. df Các cuộn nhiễm sắc và siêu xoắn ngày càng trở nên nhỏ gọn hơn và ngưng tụ thành các nhiễm sắc thể có thể nhìn thấy được. Các nhiễm sắc thể bao gồm các nhiễm sắc thể chị em giống hệt nhau, ghép cặp được hình thành ở pha S. Centrosome di chuyển về các cực đối diện. 11.10 Các giai đoạn của Nguyên phân Nguyên phân tạo ra hai hạt nhân mới giống hệt nhau về mặt di truyền và giống với hạt nhân nơi chúng được hình thành. Trong ảnh vi mô, thuốc nhuộm màu xanh lá cây nhuộm các vi ống (và do đó là trục quay); thuốc nhuộm màu đỏ nhuộm các nhiễm sắc thể. Các nhiễm sắc thể trong sơ đồ được cách điệu để nhấn mạnh số phận của từng nhiễm sắc thể. Kinetochore Â £) Lớp vỏ hạt nhân bị phá vỡ. Các vi ống kinetochore xuất hiện và nối các kinetochore với các cực. V _ / Tới Hoạt động 11.1 Hình ảnh về Nguyên phân Lifel 0e.com/ac1 1 .1 [â– JjrÂ£j0 Tới Media Clip 11.1 Nguyên phân: Trực tiếp và Cận cảnh Lifel Oe.com/mcl 1 .1 Centrosome Vỏ hạt nhân Nhiễm sắc thể của Nhiễm sắc thể Các vi ống Nucleus Nucleolus ban đầu không ổn định, liên tục hình thành và phân rã, cho đến khi chúng tiếp xúc với các thể động hoặc vi ống từ nửa trục chính còn lại và trở nên ổn định hơn. Có hai loại vi ống trong trục chính: • Các vi ống cực tạo thành khung của trục chính và chạy từ cực này sang cực kia. • Các vi ống kinetochore, hình thành sau này, gắn vào kinetochore trên nhiễm sắc thể. Hai nhiễm sắc thể chị em trong mỗi cặp nhiễm sắc thể được gắn vào các vi ống kinetochore ở hai nửa đối diện của trục chính (Hình 11.1 IB). Điều này đảm bảo rằng hai nhiễm sắc thể cuối cùng sẽ di chuyển về các cực đối diện. Sự chuyển động của nhiễm sắc thể là đặc điểm trung tâm của quá trình nguyên phân. Nó hoàn thành sự phân chia cần thiết cho sự phân chia tế bào và hoàn thành chu trình tế bào. Kỳ đầu chuẩn bị cho chuyển động này và sự phân chia thực tế diễn ra trong ba giai đoạn nguyên phân tiếp theo. Sự phân tách và di chuyển của nhiễm sắc thể có tính tổ chức cao Trong ba giai đoạn tiếp theo của quá trình nguyên phân - tiền kỳ, kỳ giữa và kỳ sau - những thay đổi mạnh mẽ diễn ra trong tế bào và nhiễm sắc thể (xem ở trên và Hình 11.10). Trong prometaphase, lớp vỏ hạt nhân bị phá vỡ và quá trình hình thành trục chính được hoàn thành. Trong kỳ giữa, các nhiễm sắc thể xếp hàng ở vị trí xích đạo của tế bào. Bây giờ chúng ta hãy xem xét hai quá trình chính của kỳ sau: tách các nhiễm sắc thể và cơ chế chuyển động thực sự của chúng về phía các cực. TÁCH CHROMATID Sự phân tách các nhiễm sắc thể xảy ra vào lúc bắt đầu của phản vệ. Nó được điều khiển bởi cyclin-Cdk pha M (xem Hình 11.6), kích hoạt một phức hợp protein khác gọi là phức hợp thúc đẩy phản vệ (APC). Sự phân tách xảy ra do một tiểu đơn vị của protein cohesin giữ các nhiễm sắc thể chị em lại với nhau bị thủy phân

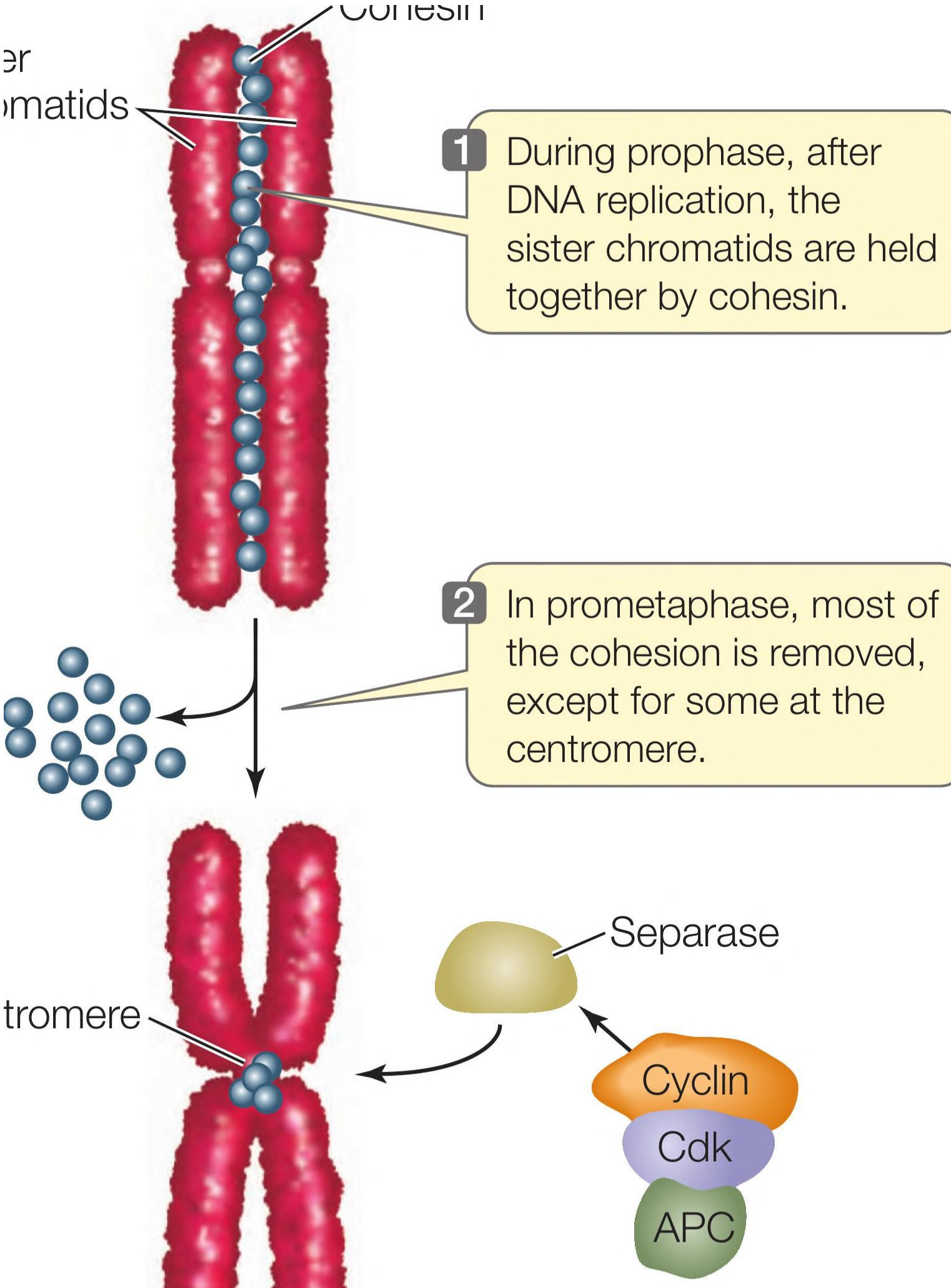




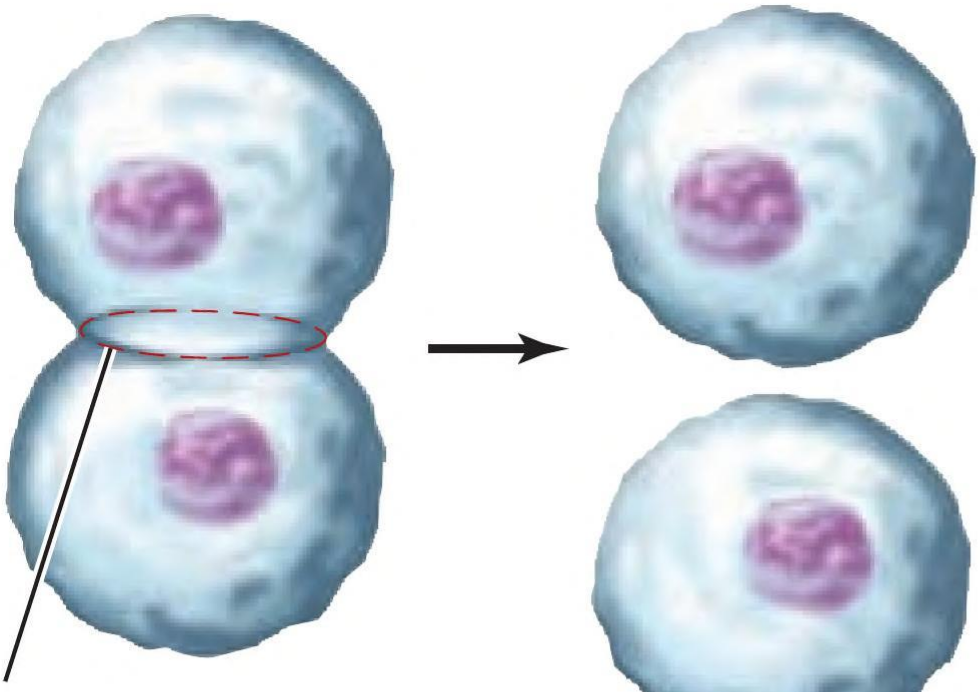
Metaphase 11.3 Anaphase Điều gì xảy ra trong quá trình nguyên phân? 215 Kỳ cuối ' mm â– 'â– , â€˜ r ' -F \ '-1'- . â– --â€¢ : /

216 CHƯƠNG 1 1 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào Cohesin Nhiễm sắc thể chị em Tâm động Trong kỳ đầu tiên, sau khi sao chép DNA, các nhiễm sắc thể chị em được giữ với nhau bằng cohesin. Trong

prometaphase, hầu hết sự gắn kết bị loại bỏ, ngoại trừ một số ở tâm động. -Separase Vào cuối metaphase, phức hợp cyclin-Cdk kích hoạt phức hợp thúc đẩy phản vệ (APC), phức hợp này kích hoạt separase, dẫn đến loại bỏ phần cohesin còn lại. 11.12 Gắn và tách các nhiễm sắc thể Phức hợp protein cohesin giữ các nhiễm sắc thể chị em lại với nhau ở tâm động. Enzim separase thủy phân cohesin vào cuối kỳ giữa, cho phép các nhiễm sắc thể tách thành nhiễm sắc thể con. CHUYỂN ĐỘNG CHROMOSOME Sự di chuyển của hai bộ nhiễm sắc thể con đến các cực của tế bào là một quá trình tích cực và có tổ chức cao. Hai cơ chế hoạt động để di chuyển các nhiễm sắc thể. Đầu tiên, kinetochores chứa các protein vận động phân tử, bao gồm kinesin và dynein tế bào chất (xem Hình 5.18 và 5.19), sử dụng năng lượng từ quá trình thủy phân ATP để thực hiện công việc di chuyển nhiễm sắc thể dọc theo vi ống. Thứ hai, các vi ống kinetochore rút ngắn lại từ các cực, kéo các nhiễm sắc thể về phía chúng. Giai đoạn cuối cùng của quá trình nguyên phân là telophase, khi trục chính biến mất và một lớp vỏ nhân hình thành xung quanh mỗi bộ nhiễm sắc thể (xem Hình 11.10). Cuối cùng, tế bào chất của hai tế bào con tách ra trong quá trình phân chia tế bào: giai đoạn cuối của quá trình phân chia tế bào. tách tế bào chất của hai tế bào con này, mặc dù bề mặt của chúng vẫn tiếp xúc với nhau. 11.13 Sự vận động tế bào khác nhau ở tế bào động vật và thực vật (A) Hợp tử của nhím biển (trứng được thụ tinh) vừa hoàn thành quá trình phân chia tế bào vào cuối quá trình phân chia tế bào đầu tiên của quá trình phát triển thành phôi. (B) Một tế bào thực vật đang phân chia ở kỳ cuối. Tế bào thực vật phân chia khác với tế bào động vật vì tế bào thực vật có thành tế bào. Cytokinesis là sự phân chia của tế bào chất. Cytokinesis phân chia tế bào chất của tế bào sau khi phân chia hạt nhân trong quá trình nguyên phân. Có sự khác biệt đáng kể giữa quá trình này ở tế bào động vật và thực vật. Ở tế bào động vật, quá trình phân bào bắt đầu bằng sự nhăn nheo của màng sinh chất, như thể có một sợi dây vô hình đang buộc chặt tế bào chất giữa hai nhân (Hình 11.13A). Vòng co bóp này bao gồm các vi sợi Actin và myosin (xem Hình 5.15), tạo thành một vòng trên bề mặt tế bào chất của màng sinh chất. Hai protein này tương tác với nhau để tạo ra sự co lại, chia đôi tế bào. Các vi sợi tập hợp nhanh chóng từ các monome Actin có trong khung tế bào ở kỳ trung gian. Sự lắp ráp của chúng chịu sự kiểm soát của các ion canxi được giải phóng từ các nơi lưu trữ ở trung tâm tế bào. Tế bào chất của tế bào thực vật phân chia khác nhau vì thực vật có thành tế bào cứng. Ở tế bào thực vật, khi trục chính bị phá vỡ sau quá trình nguyên phân, các túi màng có nguồn gốc từ bộ máy Golgi xuất hiện dọc theo mặt phẳng phân chia tế bào,khoảng giữa hai hạt nhân con. Các túi được đẩy dọc theo các vi ống nhờ protein vận động kinesin và hợp nhất để tạo thành màng plasma mới. Đồng thời họ


matids
1 During prophase, after DNA replication, the sister chromatids are held together by cohesin.
2 In prometaphase, most of the cohesion is removed, except for some at the centromere.
tromere
Separase
Cyclin
Cdk
APC

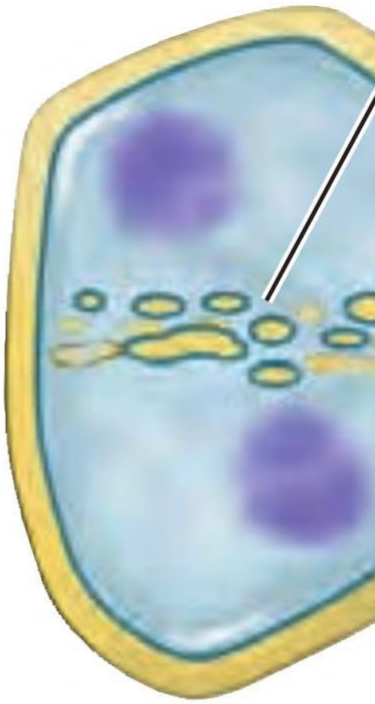
(A)



Contractile ring

(B)

C





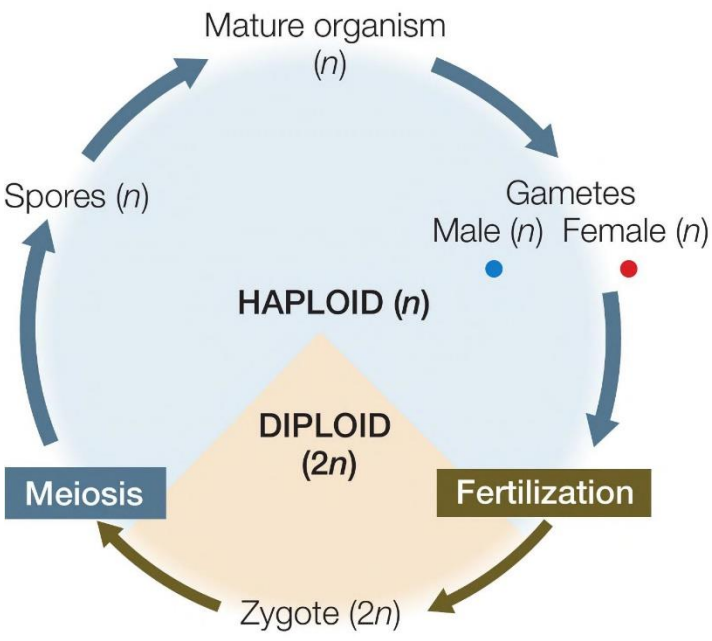
This row
form a c
cell abov



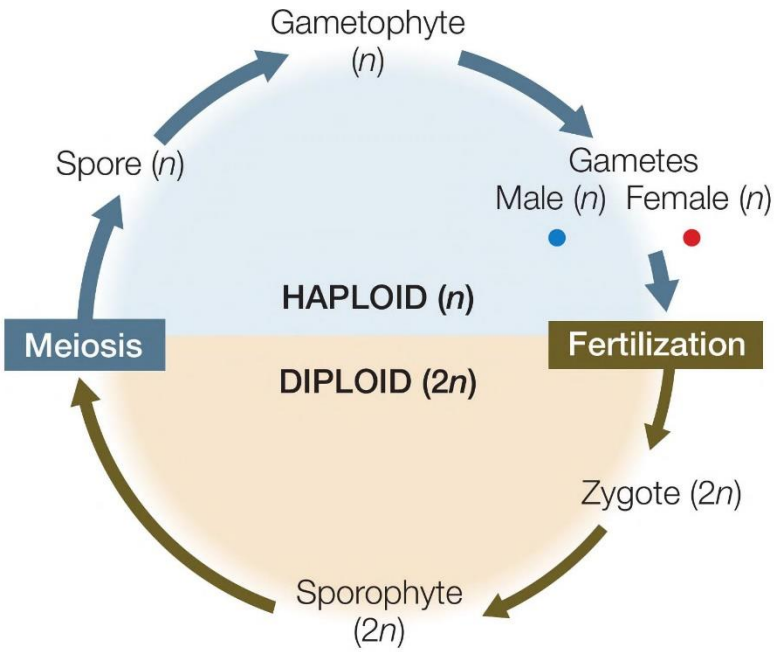
11.4 Sự phân chia tế bào đóng vai trò gì trong vòng đời tình dục? 217 BẢNG 11.2 Tóm tắt các Sự kiện của Chu kỳ Tế bào Các Sự kiện Giai đoạn Interphase: Tăng trưởng G1; điểm hạn chế ở đầu S Sự sao chép DNA G2 Quá trình tổng hợp trục chính bắt đầu; chuẩn bị cho quá trình nguyên phân Nguyên phân: Kỳ đầu ngưng tụ của nhiễm sắc thể; cụm trục chính Prometaphase Phá vỡ vỏ hạt nhân; gắn nhiễm sắc thể vào trục chính Metaphase Sự sắp xếp của các nhiễm sắc thể ở tấm xích đạo Anaphase Tách các nhiễm sắc thể; di chuyển đến các cực Telophase Nhiễm sắc thể giải mã; vỏ hạt nhân tái hình thành tế bào Phân tách tế bào; Sự hình thành màng tế bào và/hoặc thành tế bào đóng góp nội dung của chúng vào tấm tế bào, đây là sự khởi đầu của thành tế bào mới (Hình 1 1 .1 3B). Sau quá trình phân chia tế bào, mỗi tế bào con chứa tất cả các thành phần của một tế bào hoàn chỉnh. Sự phân bố chính xác của nhiễm sắc thể được đảm bảo bằng quá trình nguyên phân. Ngược lại, các bào quan như ribosome, ty thể và lục lạp không cần phải phân bổ đều giữa các tế bào con, miễn là mỗi tế bào đều có một số bào quan. Theo đó, không có cơ chế nào có độ chính xác có thể so sánh được với cơ chế nguyên phân để đảm bảo sự phân bổ đồng đều của chúng cho các tế bào con. Như chúng ta sẽ thấy trong Chương 19, sự phân bố không đồng đều của các thành phần tế bào chất trong quá trình phát triển có thể có ý nghĩa chức năng đối với hai tế bào mới. Bảng 11.2 tóm tắt những sự kiện chính của chu kỳ tế bào. RECAP Nguyên phân là sự phân chia có trật tự của nhân tế bào nhân chuẩn thành hai nhân có bộ nhiễm sắc thể giống hệt nhau. Quá trình nguyên phân, mặc dù diễn ra liên tục, nhưng có thể được xem như một chuỗi các sự kiện (kỳ đầu, kỳ đầu, kỳ giữa, kỳ sau và kỳ cuối). Khi hai nhân đã hình thành, tế bào sẽ phân chia thành hai tế bào bằng quá trình phân chia tế bào. â€¢ Sự khác biệt giữa nhiễm sắc thể, nhiễm sắc thể và nhiễm sắc thể con gái là gì? Xem Hình 1 1 .8, 11.10 â€¢ Các cấp độ "đóng gói" khác nhau là gì? nhờ đó thông tin di truyền chứa trong DNA tuyến tính được cô đọng trong kỳ đầu? Xem trang. 212 và Hình 11.9 â€¢ Mô tả cách các nhiễm sắc thể di chuyển trong quá trình nguyên phân. Xem trang. 216 và Hình 11.10 â€¢ Sự khác biệt về quá trình phân chia tế bào giữa tế bào thực vật và tế bào động vật là gì? Xem trang 216-217 và Hình 11.13 Quá trình nguyên phân phức tạp tạo ra hai tế bào giống hệt nhau về mặt di truyền. Nhưng như chúng tôi đã đề cập trước đó, có một quá trình phân chia tế bào nhân chuẩn khác, được gọi là giảm phân, dẫn đến sự đa dạng di truyền. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ thảo luận về vai trò của nguyên phân và giảm phân trong sinh sản hữu tính, sau đó chuyển sang chi tiết về giảm phân ở Phần 11.5. Sự phân chia tế bào đóng vai trò gì trong vòng đời tình dục? Chu kỳ tế bào phân bào lặp lại và bằng quá trình này, một tế bào có thể tạo ra nhiều tế bào có DNA nhân giống hệt nhau. Ngược lại, giảm phân chỉ tạo ra bốn tế bào con. Nguyên phân và giảm phân đều tham gia vào quá trình sinh sản nhưng theo những cách khác nhau: sinh sản vô tính chỉ liên quan đến nguyên phân,trong khi đó chu kỳ sinh sản hữu tính bao gồm cả nguyên phân và giảm phân. Sinh sản vô tính bằng nguyên phân dẫn đến sự ổn định di truyền. Sinh sản vô tính, đôi khi được gọi là sinh sản sinh dưỡng, dựa trên sự phân chia nguyên phân của nhân. Một sinh vật sinh sản vô tính có thể là đơn bào như nấm men, tự sinh sản theo từng chu kỳ tế bào, hoặc có thể là đa bào như cây dương trong một khu rừng ở dãy núi Wasatch thuộc bang Utah (Hình 1 1 .1 4). Aspen có thể sinh sản hữu tính, với cây đực và cây cái, nhưng ở nhiều cây dương, tất cả các cây đều có cùng giới tính và các phân tích DNA đã chỉ ra rằng chúng là bản sao của một sinh vật bố mẹ; con cái có kiểu gen giống bố mẹ. Ở những khu vực như vậy, một hệ thống rễ rộng lớn lan rộng khắp đất và thỉnh thoảng những thân cây mới mọc lên và phát triển thành cây. Bất kỳ biến thể di truyền nào giữa các cây rất có thể là do những thay đổi nhỏ trong DNA gây ra bởi môi trường. Như bạn sẽ thấy, lượng biến thể nhỏ này trái ngược với sự biến đổi lớn có thể có ở các sinh vật sinh sản hữu tính. 11.14 Sinh sản vô tính trên quy mô lớn Trong khu rừng này, những cây dương mọc lên từ một cây duy nhất bằng cách sinh sản vô tính. Chúng hầu như giống hệt nhau về mặt di truyền.

218 CHƯƠNG 11 Chu kỳ tế bào và phân chia tế bào Nấm (Rhizopus oligosporus) (sinh vật đơn bội) Dương xỉ (Humata tyermanii) (bào tử lưỡng bội) Đại bàng cá châu Phi (Haliaeetus vocifer) (sinh vật lưỡng bội) Giao tử 11.15 Sự thụ tinh và giảm phân xen kẽ trong sinh sản hữu tính Trong sinh sản hữu tính , các tế bào hoặc sinh vật đơn bội (n) xen kẽ với các tế bào hoặc sinh vật lưỡng bội (2 n). Đến Hoạt động 1 1 .3 Vòng đời hữu tính Vòng đời 0e.com/ac1 1 .3 Sinh sản hữu tính bằng giảm phân dẫn đến đa dạng di truyền Không giống như sinh sản vô tính, sinh sản hữu tính dẫn đến một sinh vật không giống với bố mẹ của nó. Sinh sản hữu tính đòi hỏi giao tử được tạo ra bởi bệnh teo cơ; hai bố mẹ mỗi người đóng góp một giao tử cho mỗi con cái của họ. Giảm phân có thể tạo ra các giao tử - và do đó là con cái - khác biệt về mặt di truyền với nhau và với bố mẹ.

Do biến thể di truyền này, một số con cái có thể thích nghi tốt hơn những con khác để tồn tại và sinh sản trong một môi trường cụ thể. Do đó, quá trình giảm phân tạo ra sự đa dạng di truyền là nguyên liệu thô cho quá trình chọn lọc và tiến hóa tự nhiên. Ở hầu hết các sinh vật đa bào, các tế bào cơ thể không chuyên biệt để sinh sản, được gọi là tế bào soma, mỗi tế bào chứa hai bộ nhiễm sắc thể, được tìm thấy theo cặp. Một nhiễm sắc thể của mỗi cặp đến từ hai bố mẹ của sinh vật; ví dụ, ở người có 46 nhiễm sắc thể, 23 nhiễm sắc thể đến từ mẹ và 23 nhiễm sắc thể từ cha. Các thành viên của một cặp tương đồng như vậy có kích thước và hình dáng tương tự nhau. Ngoại lệ là nhiễm sắc thể giới tính được tìm thấy ở một số loài. Hai nhiễm sắc thể trong một cặp tương đồng (được gọi là tương đồng) mang thông tin di truyền tương ứng, mặc dù không giống nhau. Ví dụ, một cặp nhiễm sắc thể tương đồng ở thực vật có thể mang các phiên bản khác nhau của gen quy định hình dạng hạt. Một loại tương đồng có thể mang phiên bản dành cho hạt nhăn trong khi loại tương đồng khác có thể mang phiên bản dành cho hạt trơn. Không có mối quan hệ đơn giản giữa kích thước của một sinh vật và số lượng nhiễm sắc thể của nó. Ruồi nhà có 5 cặp nhiễm sắc thể và ngựa có 32 cặp, nhưng cá chép nhỏ hơn (cá) có 52 cặp. Có lẽ số lượng nhiễm sắc thể cao nhất trong bất kỳ sinh vật nào là ở dương xỉ Ophioglossum reticulatum, có 1.260 (630 cặp)! Ngược lại với tế bào soma, giao tử chỉ chứa một bộ nhiễm sắc thể duy nhất - nghĩa là mỗi cặp có một nhiễm sắc thể tương đồng. Số lượng nhiễm sắc thể trong giao tử được ký hiệu là n và tế bào được gọi là đơn bội. Trong quá trình sinh sản, hai giao tử đơn bội hợp nhất để tạo thành hợp tử trong một quá trình gọi là thụ tinh. Do đó, hợp tử có hai bộ nhiễm sắc thể, giống như tế bào soma. Số lượng nhiễm sắc thể của nó được ký hiệu là In và hợp tử được cho là lưỡng bội. Tùy thuộc vào cơ thể sinh vật, hợp tử có thể phân chia theo nguyên phân hoặc nguyên phân. Dù bằng cách nào, một sinh vật trưởng thành mới phát triển có khả năng sinh sản hữu tính. Tất cả các vòng đời sinh dục đều liên quan đến quá trình phân bào để tạo ra các tế bào đơn bội. Hình 11.15 trình bày ba loại.Trong một số chu kỳ sống, các sản phẩm của quá trình giảm phân trải qua quá trình phân chia tế bào để tạo thành cơ thể trưởng thành.



In the **haplontic life cycle**, the mature organism is haploid and the zygote is the only diploid stage.



In **alternation of generations**, the organism passes through haploid and diploid stages that are both multicellular.

11.5 Điều gì xảy ra trong quá trình giảm phân? 219 với các tế bào đơn bội. Các tế bào chuyên biệt ở những sinh vật này trở thành giao tử. Trong các chu kỳ sống khác, giao tử hình thành trực tiếp từ các sản phẩm của quá trình giảm phân. Trong mọi trường hợp, giao tử hợp nhất để tạo ra hợp tử, bắt đầu giai đoạn lưỡng bội của vòng đời. Kể từ nguồn gốc của sinh sản hữu tính, quá trình tiến hóa đã tạo ra nhiều phiên bản khác nhau của

vòng đời hữu tính. Bản chất của sinh sản hữu tính là sự lựa chọn ngẫu nhiên một nửa bộ nhiễm sắc thể lưỡng bội để tạo ra giao tử đơn bội, sau đó là sự kết hợp của hai giao tử đơn bội để tạo ra một tế bào lưỡng bội. Cả hai bước này đều góp phần làm xáo trộn thông tin di truyền trong quần thể, sao cho không có hai cá thể nào có cấu trúc di truyền giống hệt nhau (trừ khi họ là cặp song sinh giống hệt nhau). Sự đa dạng do sinh sản hữu tính mang lại mở ra những cơ hội to lớn cho sự tiến hóa. GIỚI THIỆU Giảm phân là cần thiết cho quá trình sinh sản hữu tính, trong đó các giao tử đơn bội kết hợp với nhau để tạo ra hợp tử lưỡng bội. Sinh sản hữu tính làm tăng tính đa dạng di truyền, nguyên liệu thô của quá trình tiến hóa. â€¢ Sự khác biệt về mặt di truyền giữa sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính là gì? Xem trang 217-218 â€¢ Quá trình thụ tinh tạo ra sinh vật lưỡng bội như thế nào? Xem trang. 218 â€¢ Tất cả các vòng đời tình dục đều có những đặc điểm chung nào? Xem trang 21 8-21 9 và Hình 11.15 Giảm phân, không giống như nguyên phân, dẫn đến các tế bào con khác biệt về mặt di truyền với tế bào bố mẹ. Bây giờ chúng ta sẽ xem xét chi tiết về quá trình giảm phân để xem sự xáo trộn di truyền này xảy ra như thế nào. Điều gì xảy ra trong quá trình giảm phân? Trong phần trước chúng ta đã mô tả vai trò và tầm quan trọng của giảm phân trong sinh sản hữu tính. Bây giờ chúng ta sẽ xem làm thế nào quá trình giảm phân hoàn thành việc tạo ra các tế bào đơn bội một cách có trật tự và chính xác. Giảm phân bao gồm hai bộ phận hạt nhân cùng nhau làm giảm số lượng nhiễm sắc thể thành số đơn bội, để chuẩn bị cho sinh sản hữu tính. Mặc dù nhân phân chia hai lần trong quá trình giảm phân nhưng DNA chỉ được sao chép một lần. Không giống như các sản phẩm của quá trình nguyên phân, các sản phẩm của quá trình giảm phân có sự khác biệt về mặt di truyền với nhau và với tế bào bố mẹ. Để hiểu quá trình giảm phân và các chi tiết cụ thể của nó, cần ghi nhớ các chức năng tổng thể của giảm phân: â€¢ Giảm số lượng nhiễm sắc thể từ lưỡng bội sang đơn bội â€¢ Đảm bảo rằng mỗi sản phẩm đơn bội có một bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh. bộ nhiễm sắc thể â€¢ Để tạo ra sự đa dạng di truyền giữa các sản phẩm. Các sự kiện của quá trình giảm phân được minh họa trong Hình 1 1 .1 6. Trong phần này chúng ta sẽ thảo luận về một số đặc điểm chính giúp phân biệt giữa giảm phân và nguyên phân. 0!W0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 1 .2 Giảm phân HittlS; Life10e.com/at1 1.2 Sự phân chia giảm nhiễm làm giảm số lượng nhiễm sắc thể Như đã nói ở trên, giảm phân bao gồm hai lần phân chia hạt nhân, giảm phân I và giảm phân II. Hai đặc điểm độc đáo đặc trưng cho bệnh teo cơ I. Các nhiễm sắc thể tương đồng kết hợp với nhau để ghép dọc theo toàn bộ chiều dài của chúng. Không có sự ghép đôi như vậy xảy ra trong quá trình nguyên phân. â€¢ Các cặp nhiễm sắc thể tương đồng tách ra,nhưng các nhiễm sắc thể riêng lẻ, mỗi nhiễm sắc thể gồm hai nhiễm sắc thể chị em, vẫn còn nguyên vẹn. (Các nhiễm sắc thể sẽ phân tách trong quá trình giảm phân II.) Giống như nguyên phân, giảm phân I diễn ra trước một kỳ trung gian với pha S, trong đó mỗi nhiễm sắc thể được sao chép. Kết quả là mỗi nhiễm sắc thể bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em, được liên kết với nhau bằng các protein cohesin. Vào cuối quá trình giảm phân I, hai hạt nhân hình thành, mỗi hạt nhân có một nửa số nhiễm sắc thể ban đầu (một thành viên của mỗi cặp tương đồng). Vì tâm động không tách rời nên các nhiễm sắc thể này vẫn bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em. Các sắc tố chị em được tách ra trong quá trình giảm phân II, không xảy ra trước quá trình sao chép DNA. Kết quả là sản phẩm của giảm phân I và II là bốn tế bào, mỗi tế bào chứa số lượng nhiễm sắc thể đơn bội. Nhưng bốn tế bào này không giống nhau về mặt di truyền. Trao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I tạo ra sự đa dạng di truyền Giảm phân I bắt đầu bằng kỳ đầu dài I (ba phần đầu tiên của Hình 11.16), trong đó các nhiễm sắc thể thay đổi rõ rệt. Các nhiễm sắc thể tương đồng kết đôi bằng cách bám chặt dọc theo chiều dài của chúng trong một quá trình gọi là khớp thần kinh. (Điều này thường không xảy ra trong quá trình nguyên phân.) Quá trình ghép đôi này kéo dài từ kỳ đầu I đến hết kỳ giữa I. Bốn nhiễm sắc thể của mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng tạo thành một tứ giác hoặc hóa trị hai. Ví dụ, trong một tế bào người ở cuối kì đầu I có 23 nhiễm sắc thể, mỗi nhiễm sắc thể gồm 4 nhiễm sắc thể. Bốn nhiễm sắc thể đến từ hai đối tác trong mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Trong suốt kỳ đầu I và metaphase I, chất nhiễm sắc tiếp tục cuộn và nén lại, do đó nhiễm sắc thể có vẻ dày hơn bao giờ hết. Tại một thời điểm nhất định, các nhiễm sắc thể tương đồng dường như đẩy nhau, đặc biệt là ở gần tâm động, nhưng chúng vẫn được giữ với nhau bằng các liên kết vật lý qua trung gian là các chất kết dính. Ở giai đoạn sau của kỳ tiên tri, các vùng có những phần đính kèm này có dạng hình chữ X (Hình 1 1 .1 7) và được gọi là chiasmata (chiasma số ít, "cross"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao

đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ởmỗi nhiễm sắc thể bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em, được liên kết với nhau bằng protein cohesin. Vào cuối quá trình giảm phân I, hai hạt nhân hình thành, mỗi hạt nhân có một nửa số nhiễm sắc thể ban đầu (một thành viên của mỗi cặp tương đồng). Vì tâm động không tách rời nên các nhiễm sắc thể này vẫn bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em. Các sắc tố chị em được tách ra trong quá trình giảm phân II, không xảy ra trước quá trình sao chép DNA. Kết quả là sản phẩm của giảm phân I và II là bốn tế bào, mỗi tế bào chứa số lượng nhiễm sắc thể đơn bội. Nhưng bốn tế bào này không giống nhau về mặt di truyền. Trao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I tạo ra sự đa dạng di truyền Giảm phân I bắt đầu bằng kì đầu dài I (ba phần đầu tiên của Hình 11.16), trong đó các nhiễm sắc thể thay đổi rõ rệt. Các nhiễm sắc thể tương đồng kết đôi bằng cách bám chặt dọc theo chiều dài của chúng trong một quá trình gọi là khớp thần kinh. (Điều này thường không xảy ra trong quá trình nguyên phân.) Quá trình ghép đôi này kéo dài từ kỳ đầu I đến hết kỳ giữa I. Bốn nhiễm sắc thể của mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng tạo thành một tứ giác hoặc hóa trị hai. Ví dụ, trong một tế bào người ở cuối kì đầu I có 23 nhiễm sắc thể, mỗi nhiễm sắc thể gồm 4 nhiễm sắc thể. Bốn nhiễm sắc thể đến từ hai đối tác trong mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Trong suốt kỳ đầu I và metaphase I, chất nhiễm sắc tiếp tục cuộn và nén lại, do đó nhiễm sắc thể có vẻ dày hơn bao giờ hết. Tại một thời điểm nhất định, các nhiễm sắc thể tương đồng dường như đẩy nhau, đặc biệt là ở gần tâm động, nhưng chúng vẫn được giữ với nhau bằng các liên kết vật lý qua trung gian là các chất kết dính. Ở giai đoạn sau của kỳ tiên tri, các vùng có những phần đính kèm này có dạng hình chữ X (Hình 1 1 .1 7) và được gọi là chiasmata (chiasma số ít, "cross"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ởmỗi nhiễm sắc thể bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em, được liên kết với nhau bằng protein cohesin. Vào cuối quá trình giảm phân I, hai hạt nhân hình thành, mỗi hạt nhân có một nửa số nhiễm sắc thể ban đầu (một thành viên của mỗi cặp tương đồng). Vì tâm động không tách rời nên các nhiễm sắc thể này vẫn bao gồm hai nhiễm sắc thể chị em. Các sắc tố chị em được tách ra trong quá trình giảm phân II, không xảy ra trước quá trình sao chép DNA. Kết quả là sản phẩm của giảm phân I và II là bốn tế bào, mỗi tế bào chứa số lượng nhiễm sắc thể đơn bội. Nhưng bốn tế bào này không giống nhau về mặt di truyền. Trao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I tạo ra sự đa dạng di truyền Giảm phân I bắt đầu bằng kì đầu dài I (ba phần đầu tiên của Hình 11.16), trong đó các nhiễm sắc thể thay đổi rõ rệt. Các nhiễm sắc thể tương đồng kết đôi bằng cách bám chặt dọc theo chiều dài của chúng trong một quá trình gọi là khớp thần kinh. (Điều này thường không xảy ra trong quá trình nguyên phân.) Quá trình ghép đôi này kéo dài từ kỳ đầu I đến hết kỳ giữa I. Bốn nhiễm sắc thể của mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng tạo thành một tứ giác hoặc hóa trị hai. Ví dụ, trong một tế bào người ở cuối kì đầu I có 23 nhiễm sắc thể, mỗi nhiễm sắc thể gồm 4 nhiễm sắc thể. Bốn nhiễm sắc thể đến từ hai đối tác trong mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Trong suốt kỳ đầu I và metaphase I, chất nhiễm sắc tiếp tục cuộn và nén lại, do đó nhiễm sắc thể có vẻ dày hơn bao giờ hết. Tại một thời điểm nhất định, các nhiễm sắc thể tương đồng dường như đẩy nhau, đặc biệt là ở gần tâm động, nhưng chúng vẫn được giữ với nhau bằng các liên kết vật lý qua trung gian là các chất kết dính. Ở giai đoạn sau của kỳ tiên tri, các vùng có những phần đính kèm này có dạng hình chữ X (Hình 1 1 .1 7) và được gọi là chiasmata (chiasma số ít, "cross"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn

thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ởTrao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I tạo ra sự đa dạng di truyền Giảm phân I bắt đầu bằng kỳ đầu dài I (ba phần đầu tiên của Hình 11.16), trong đó các nhiễm sắc thể thay đổi rõ rệt. Các nhiễm sắc thể tương đồng kết đôi bằng cách bám chặt dọc theo chiều dài của chúng trong một quá trình gọi là khớp thần kinh. (Điều này thường không xảy ra trong quá trình nguyên phân.) Quá trình ghép đôi này kéo dài từ kỳ đầu I đến hết kỳ giữa I. Bốn nhiễm sắc thể của mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng tạo thành một tứ giác hoặc hóa trị hai. Ví dụ, trong một tế bào người ở cuối kì đầu I có 23 nhiễm sắc thể, mỗi nhiễm sắc thể gồm 4 nhiễm sắc thể. Bốn nhiễm sắc thể đến từ hai đối tác trong mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Trong suốt kỳ đầu I và metaphase I, chất nhiễm sắc tiếp tục cuộn và nén lại, do đó nhiễm sắc thể có vẻ dày hơn bao giờ hết. Tại một thời điểm nhất định, các nhiễm sắc thể tương đồng dường như đẩy nhau, đặc biệt là ở gần tâm động, nhưng chúng vẫn được giữ với nhau bằng các liên kết vật lý qua trung gian là các chất kết dính. Ở giai đoạn sau của kỳ tiên tri, các vùng có các phần đính kèm này có dạng hình chữ X (Hình 1 1 .1 7) và được gọi là chiasmata (chiasma số ít, "cross"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ởTrao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I tạo ra sự đa dạng di truyền Giảm phân I bắt đầu bằng kì đầu dài I (ba phần đầu tiên của Hình 11.16), trong đó các nhiễm sắc thể thay đổi rõ rệt. Các nhiễm sắc thể tương đồng kết đôi bằng cách bám chặt dọc theo chiều dài của chúng trong một quá trình gọi là khớp thần kinh. (Điều này thường không xảy ra trong quá trình nguyên phân.) Quá trình ghép đôi này kéo dài từ kỳ đầu I đến hết kỳ giữa I. Bốn nhiễm sắc thể của mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng tạo thành một tứ giác hoặc hóa trị hai. Ví dụ, trong một tế bào người ở cuối kì đầu I có 23 nhiễm sắc thể, mỗi nhiễm sắc thể gồm 4 nhiễm sắc thể. Bốn nhiễm sắc thể đến từ hai đối tác trong mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Trong suốt kỳ đầu I và metaphase I, chất nhiễm sắc tiếp tục cuộn và nén lại, do đó nhiễm sắc thể có vẻ dày hơn bao giờ hết. Tại một thời điểm nhất định, các nhiễm sắc thể tương đồng dường như đẩy nhau, đặc biệt là ở gần tâm động, nhưng chúng vẫn được giữ với nhau bằng các liên kết vật lý qua trung gian là các chất kết dính. Ở giai đoạn sau của kỳ tiên tri, các vùng có những phần đính kèm này có dạng hình chữ X (Hình 1 1 .1 7) và được gọi là chiasmata (chiasma số ít, "cross"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ở"chéo"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ở"chéo"). Chiasma phản ánh sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng chị em trên các nhiễm sắc thể tương đồng - điều mà các nhà di truyền học gọi là trao đổi chéo (Hình 11.18). Các nhiễm sắc thể thường

bắt đầu trao đổi vật chất ngay sau khi khớp thần kinh bắt đầu, nhưng chiasmata không thể hiện rõ cho đến sau này, khi các nhiễm sắc thể tương đồng đẩy nhau. Việc trao đổi chéo tạo ra các nhiễm sắc thể tái tổ hợp và nó làm tăng sự biến đổi di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân bằng cách xáo trộn thông tin di truyền giữa các cặp tương đồng. Trong Chương 12 chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về hậu quả di truyền của việc lai chéo. Quá trình nguyên phân hiếm khi mất hơn một hoặc hai giờ, nhưng quá trình nguyên phân có thể mất nhiều thời gian hơn. Ở con người nam giới, các tế bào ở

MEIOSIS I Kỳ đầu sớm I Chất nhiễm sắc bắt đầu ngưng tụ sau kỳ trung gian. MEIOSIS II Tiên tri II Tiên tri giữa I Metaphase II Tiên tri muộn l-Prometaphase Â £) Các nhiễm sắc thể tiếp tục cuộn lại và rút ngắn. Chiasmata phản ánh sự trao đổi chéo, sự trao đổi vật liệu di truyền giữa các nhiễm sắc thể không cùng loại trong một cặp tương đồng. Trong prometaphase, lớp vỏ hạt nhân bị phá vỡ. Anaphase II Các nhiễm sắc thể ngưng tụ lại, sau một kỳ trung gian ngắn trong đó DNA không sao chép. Các tâm động của các nhiễm sắc thể xếp thành hàng dọc theo các tấm xích đạo của mỗi tế bào. pfr Các nhiễm sắc thể cuối cùng tách ra, trở thành nhiễm sắc thể theo đúng nghĩa của chúng và di chuyển về các cực đối diện. Do sự trao đổi chéo và phân li độc lập nên mỗi tế bào mới sẽ có cấu trúc di truyền khác nhau. I _ 1 _) tinh hoàn trải qua quá trình giảm phân mất khoảng một tuần cho kỳ đầu I và khoảng một tháng cho toàn bộ chu kỳ giảm phân. Ở phụ nữ, tiên tri I bắt đầu rất lâu trước khi người phụ nữ sinh ra, trong quá trình phát triển ban đầu của bào thai và kết thúc nhiều thập kỷ sau đó, trong chu kỳ buồng trứng hàng tháng (xem Chương 43). Trong quá trình giảm phân, các nhiễm sắc thể tương đồng được phân tách độc lập. Một sinh vật lưỡng bội có hai bộ nhiễm sắc thể (2n): một bộ có nguồn gốc từ bố mẹ là nam và bộ kia là từ bố mẹ là nữ. Khi cơ thể sinh trưởng và phát triển, các tế bào của nó trải qua

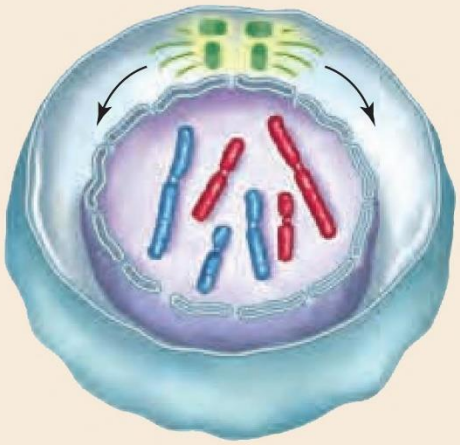
Metaphase I Anaphase I Các cặp tương đồng xếp hàng trên tấm xích đạo (metaphase). > Các nhiễm sắc thể tương đồng (mỗi nhiễm sắc thể có hai nhiễm sắc thể) di chuyển về hai cực đối diện của tế bào. ?Các nhiễm sắc thể tập hợp lại thành nhân và tế bào ban đầu phân chia. 11.16 Giảm phân: Tạo ra các tế bào đơn bội Trong giảm phân, bốn nhân con được tạo ra, mỗi nhân có số nhiễm sắc thể bằng một nửa so với tế bào ban đầu. Bốn tế bào đơn bội là kết quả của hai lần phân chia hạt nhân liên tiếp. Các ảnh vi mô cho thấy bệnh teo cơ ở cơ quan sinh sản đực của hoa huệ; sơ đồ thể hiện các giai đoạn tương ứng trong tế bào động vật. (Vì mục đích giảng dạy, các nhiễm sắc thể từ bố hoặc mẹ này có màu xanh lam và các nhiễm sắc thể từ bố hoặc mẹ kia có màu đỏ.) Đi tới Hoạt động 1 1 .4 Hình ảnh về Giảm phân Lifel 0e.com/ac1 1 .4 f Các nhiễm sắc thể tập hợp thành nhân và các tế bào phân chia. f Mỗi tế bào trong số bốn tế bào có một nhân với số lượng nhiễm sắc thể đơn bội. sự phân chia phân bào. Trong nguyên phân, mỗi nhiễm sắc thể hoạt động độc lập với nhiễm sắc thể tương đồng của nó và hai nhiễm sắc thể của nó được gửi đến các cực đối diện trong quá trình phản vệ. Mỗi hạt nhân con có 2n nhiễm sắc thể. Trong giảm phân, mọi thứ rất khác nhau. Hình 11.19 so sánh hai quá trình. Trong giảm phân I, các nhiễm sắc thể có nguồn gốc từ mẹ kết hợp với các nhiễm sắc thể tương đồng của cha trong quá trình khớp thần kinh. Sự ghép đôi này không xảy ra trong quá trình nguyên phân. Sự phân chia các thể tương đồng trong kỳ giảm phân I đảm bảo rằng mỗi tế bào mới hình thành nhận được một thành viên của mỗi cặp tương đồng (xem các bước 4-6 của Hình 11.16). Ví dụ, vào cuối kỳ giảm phân I ở người, mỗi nhân con chứa 23 trong số 46 nhiễm sắc thể ban đầu. Bằng cách này, số lượng nhiễm sắc thể giảm từ lưỡng bội sang đơn bội. Hơn nữa, giảm phân I đảm bảo rằng mỗi nhân con gái có được một bộ nhiễm sắc thể đầy đủ.

222 CHƯƠNG 1 1 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào 11.17 Chiasmata: Bằng chứng về sự trao đổi di truyền giữa các nhiễm sắc thể Ảnh vi mô này cho thấy một cặp nhiễm sắc thể tương đồng, mỗi nhiễm sắc thể có hai nhiễm sắc thể, trong kì đầu I của giảm phân ở kỳ nhông. Hai chiasmata có thể nhìn thấy được. Trao đổi chéo là một lý do tạo nên sự đa dạng di truyền giữa các sản phẩm của quá trình giảm phân; một cái khác là phân loại độc lập. Việc thành viên nào của cặp tương đồng sẽ đến tế bào con nào ở kỳ sau I là tình cờ. Ví dụ, hãy tưởng tượng có hai cặp nhiễm sắc thể tương đồng trong nhân bố mẹ lưỡng bội. Một hạt nhân con cụ thể có thể nhận nhiễm sắc thể 1 của bố và nhiễm sắc thể 2 của mẹ. Hoặc nó có thể nhận nhiễm sắc thể 2 của bố và nhiễm sắc thể 1 của mẹ, hoặc cả hai của mẹ, hoặc cả hai của bố. Tất cả phụ thuộc vào cách các cặp tương đồng xếp hàng ở kỳ giữa I. Hiện tượng này được gọi là sự phân loại độc lập. Lưu ý rằng trong số bốn tổ hợp

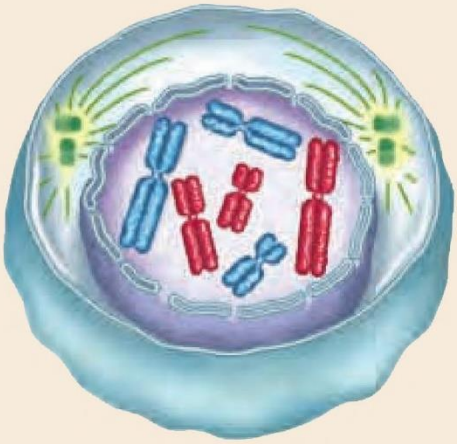
nhiễm sắc thể vừa được mô tả, chỉ có hai tổ hợp tạo ra nhân con với đầy đủ bộ nhiễm sắc thể của bố hoặc mẹ (ngoài vật chất được trao đổi bằng cách trao đổi chéo). Số lượng nhiễm sắc thể càng lớn thì khả năng tổ hợp bố mẹ ban đầu được thiết lập lại càng ít và khả năng đa dạng di truyền càng lớn. Hầu hết các loài sinh vật lưỡng bội có nhiều hơn hai cặp nhiễm sắc thể. Ở người, với 23 cặp nhiễm sắc thể, có thể tạo ra 223 (8.388.608) tổ hợp khác nhau chỉ bằng cơ chế phân loại độc lập. Nếu tính đến sự xáo trộn di truyền bổ sung được tạo ra bằng cách lai chéo, số lượng các kết hợp có thể thực sự là rất lớn. Lai tạo và phân ly độc lập, cùng với các quá trình dẫn đến đột biến, mang lại sự đa dạng di truyền cần thiết cho sự tồn tại và sinh sản khác biệt của các cá thể đa dạng - cơ sở của quá trình tiến hóa bằng chọn lọc tự nhiên. Chúng ta đã thấy quá trình giảm phân I về cơ bản khác với quá trình nguyên phân như thế nào. Ngược lại, giảm phân II tương tự như nguyên phân Nhiễm sắc thể chị em Trong kỳ đầu I, > nhiễm sắc thể tương đồng, mỗi nhiễm sắc thể có một cặp nhiễm sắc thể chị em, xếp thành một bộ tứ. v. _ Nhiễm sắc thể tương đồng Chiasma Các nhiễm sắc thể liền kề của các nhiễm sắc thể tương đồng khác nhau đứt ra và nối lại. Bởi vì vẫn còn sự gắn kết giữa các nhiễm sắc thể chị em nên hình thành chiasma. * Chiasma đã được giải quyết. Nhiễm sắc thể tái tổ hợp chứa vật liệu di truyền từ các chất tương đồng khác nhau. t Nhiễm sắc thể tái tổ hợp 11.18 Trao đổi chéo với các dạng Nhiễm sắc thể đa dạng về mặt di truyền Việc trao đổi vật liệu di truyền bằng cách trao đổi chéo dẫn đến sự kết hợp thông tin di truyền mới trên nhiễm sắc thể tái tổ hợp. Hai màu sắc khác nhau giúp phân biệt các nhiễm sắc thể do bố mẹ nam và nữ đóng góp. trong đó nó liên quan đến việc tách các nhiễm sắc tử chị em thành các nhân con (xem các bước 7-11 trong Hình 11.16). Tuy nhiên, do trao đổi chéo trong quá trình giảm phân I, các nhiễm sắc thể chị em không nhất thiết phải giống hệt nhau như khi chúng đang trong quá trình nguyên phân.Sự phân loại ngẫu nhiên của các nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân II góp phần hơn nữa vào sự đa dạng di truyền của các sản phẩm giảm phân. Sản phẩm cuối cùng của giảm phân I và giảm phân II là bốn tế bào con đơn bội, mỗi tế bào có một bộ (n) nhiễm sắc thể. Các lỗi giảm phân dẫn đến cấu trúc và số lượng nhiễm sắc thể bất thường. Trong các quá trình nguyên phân và giảm phân phức tạp, đôi khi có sự cố xảy ra. Trong giảm phân I, một cặp nhiễm sắc thể tương đồng có thể không phân tách được và trong nguyên phân hoặc giảm phân II, các nhiễm sắc thể chị em có thể không phân tách được. Ngược lại, các nhiễm sắc thể tương đồng có thể không tồn tại cùng nhau trong kỳ giữa I của giảm phân, và sau đó cả hai có thể di chuyển đến cùng một cực trong kỳ sau I. Đây đều là những ví dụ về sự không phân ly, dẫn đến việc tạo ra các tế bào lệch bội. Dị bội là tình trạng trong đó một hoặc nhiều nhiễm sắc thể bị thiếu hoặc thừa. Nếu xảy ra hiện tượng không phân ly

11.5 Điều gì xảy ra trong quá trình giảm phân? 223 MEIOSIS MITOSIS Tế bào cha mẹ (2 n) 11.19 Nguyên phân và giảm phân: A So sánh Giảm phân khác với nguyên phân chủ yếu ở sự ghép đôi của các thể tương đồng và do tâm động không thể phân tách ở cuối kỳ giữa I. Tế bào cha mẹ (2 n) Kỳ đầu I Metaphase I Telophase I Meiosis II Centromeres không tách rời; các nhiễm sắc thể chị em vẫn ở cùng nhau trong kỳ sau; tương đồng riêng biệt; DNA không sao chép trước kỳ đầu II. Prophase Các cặp tương đồng Ghép cặp và vượt qua các tương đồng. Metaphase Anaphase Hai tế bào con (mỗi tế bào 2 n) Meiosis II tạo ra bốn tế bào đơn bội con đơn bội khác biệt về mặt di truyền. Do đó, tế bào con giảm phân là một cơ chế tạo ra sự đa dạng. n Các nhiễm sắc thể riêng lẻ thẳng hàng ở tấm xích đạo. Anaphase I Centromeres tách biệt. Các nhiễm sắc thể chị em tách ra trong kỳ sau, trở thành nhiễm sắc thể con gái. (â€" ~\ Kết thúc telophase I, hai hạt nhân tương đồng được phân tách với nhau, v _ _ _ / Tương đồng các cặp thẳng hàng ở tấm xích đạo, không có cặp nhiễm sắc thể tương đồng.

ent cell (2*n*)

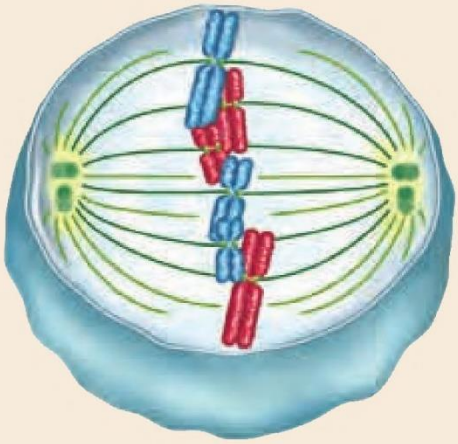


phase



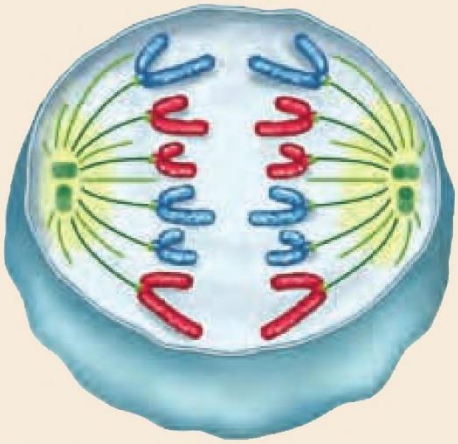
1 No pairing of homologous chromosomes.

taphase



2 Individual chromosomes align at the equatorial plate.

aphase

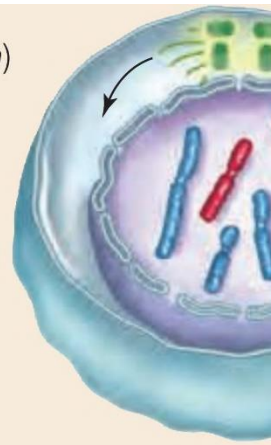


3 Centromeres separate. Sister chromatids separate during anaphase, becoming daughter chromosomes.

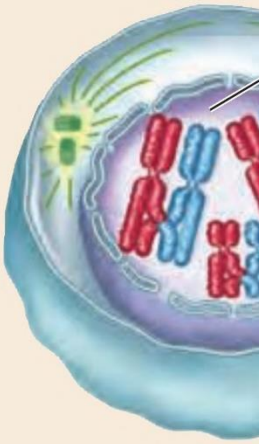
daughter cells (each 2*n*)



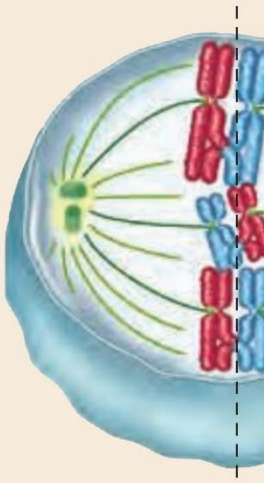
Parent cell (2*n*)



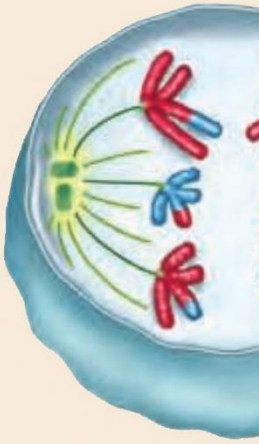
Prophase I



Metaphase I



Anaphase I



Telophase I



224 CHƯƠNG 1 1 Chu trình tế bào và sự phân chia tế bào Chỉ nhấn mạnh một cặp nhiễm sắc thể 9 \ tương đồng, p Ở người có tổng cộng 22 cặp nhiễm sắc thể khác. r Giảm phân I Không phân ly có thể xảy ra nếu, trong kỳ sau của giảm phân I, cả hai thể tương đồng đều đi về cùng một cực. \ '7 Thiếu nhiễm sắc thể x iri N 1 k Meiosis II ,\ 1 i : in i'lii Nhiễm sắc thể từ giao tử bình thường Monosomy Trisomy 11.20 Không phân ly dẫn đến dị bội. Không phân ly xảy ra nếu các nhiễm sắc thể tương đồng không phân tách trong quá trình giảm phân I, như minh họa ở đây, hoặc nếu các nhiễm sắc thể không phân tách được trong quá trình nguyên phân hoặc giảm phân II. Trường hợp đầu tiên được hiển thị ở đây. Kết quả là lệch bội: một hoặc nhiều nhiễm sắc thể bị thiếu hoặc thừa. Nói chung, sự lệch bội có thể gây tử vong cho phôi đang phát triển. trong quá trình giảm phân, nó có thể dẫn đến thế hệ con cháu có quá nhiều hoặc quá ít một nhiễm sắc thể trong tất cả các tế bào của chúng (Hình 11.20). Có nhiều nguyên nhân khác nhau gây ra hiện tượng lệch bội, nhưng một nguyên nhân có thể là do sự phá vỡ các chất kết dính giữ cho các nhiễm sắc thể chị em và các nhiễm sắc thể bốn liên kết với nhau trong kỳ đầu. Ví dụ, những protein này và các protein khác đảm bảo rằng khi các nhiễm sắc thể xếp hàng ở tấm xích đạo ở kỳ giữa I, chẳng hạn, một chất tương đồng sẽ hướng về một cực và chất tương đồng còn lại sẽ hướng về cực kia. Nếu các chất kết dính bị phá vỡ không đúng lúc, cả hai chất tương đồng có thể chuyển về một cực. Sự lệch bội do sự không phân ly trong quá trình giảm phân thường gây tử vong cho con cái bị ảnh hưởng. Trong một số trường hợp, con cái bị ảnh hưởng vẫn sống sót nhưng có thể có những bất thường nhất định. Một ví dụ ở người là hội chứng Down, xảy ra khi một giao tử có hai bản sao của nhiễm sắc thể 21. Ví dụ, nếu một quả trứng có hai trong số các nhiễm sắc thể này được thụ tinh bởi một tinh trùng bình thường thì hợp tử tạo thành sẽ có ba bản sao của nhiễm sắc thể: nhiễm sắc thể 21 sẽ có trisomic. Trẻ mắc hội chứng Down bị suy giảm khả năng trí tuệ ở mức độ nhẹ đến trung bình; những bất thường đặc trưng của bàn tay, lưỡi và mí mắt; và tăng tính nhạy cảm với các bất thường về tim. Khoảng 1 trong 800 trẻ sinh ra mắc hội chứng Down. Nếu một quả trứng không nhận được nhiễm sắc thể 21 được thụ tinh bởi một tinh trùng bình thường thì hợp tử sẽ chỉ có một bản sao: nó sẽ là nhiễm sắc thể đơn thể đối với nhiễm sắc thể 21 và điều này gây chết người. Thể ba nhiễm sắc thể và các thể đơn bội tương ứng phổ biến một cách đáng ngạc nhiên ở hợp tử của con người, với 10-30% tổng số trường hợp thụ thai có biểu hiện lệch bội. Nhưng hầu hết các phôi phát triển từ những hợp tử như vậy đều không tồn tại cho đến khi sinh ra và những phôi thường chết trước 1 tuổi (các trường hợp tam bội nhiễm sắc thể 21 là một ngoại lệ khả thi). Ít nhất 1/5 số ca mang thai được công nhận đều bị chấm dứt tự nhiên (sẩy thai) trong 2 tháng đầu, phần lớn là do tam nhiễm và đơn nhiễm. Tỷ lệ thực tế của các trường hợp mang thai bị chấm dứt tự nhiên chắc chắn cao hơn, bởi vì những trường hợp mang thai sớm nhất thường không được phát hiện. Các sự kiện nhiễm sắc thể bất thường khác cũng có thể xảy ra. Trong một quá trình gọi là chuyển vị,một đoạn nhiễm sắc thể có thể tách ra và gắn vào một nhiễm sắc thể khác. Ví dụ, một phần lớn cụ thể của một nhiễm sắc thể 21 có thể được chuyển sang nhiễm sắc thể khác. Những cá nhân thừa hưởng mảnh chuyển vị này cùng với hai bản sao nhiễm sắc thể 21 bình thường cũng sẽ mắc hội chứng Down. Số lượng, hình dạng và kích thước của các nhiễm sắc thể ở kỳ giữa tạo nên kiểu nhân. Khi các tế bào đang ở kỳ giữa của nguyên phân, thường có thể đếm và mô tả đặc điểm các nhiễm sắc thể riêng lẻ của chúng. Nếu chụp ảnh vi mô toàn bộ bộ nhiễm sắc thể, hình ảnh của từng nhiễm sắc thể có thể được xử lý để ghép chúng và sắp xếp chúng theo trật tự. Máy chụp ảnh hiển vi được sắp xếp lại như vậy sẽ tiết lộ số lượng, hình dạng và kích thước của các nhiễm sắc thể trong một tế bào, tất cả các nhiễm sắc thể này cùng nhau tạo thành kiểu nhân của nó (Hình 1 1 .21). Ở người, kiểu nhiễm sắc thể có thể hỗ trợ chẩn đoán các bất thường về nhiễm sắc thể như trisomy hoặc chuyển đoạn, và điều này đã dẫn đến sự ra đời của toàn bộ ngành y học gọi là di truyền học tế bào. Tuy nhiên, như bạn sẽ thấy trong Chương 15, phân tích nhiễm sắc thể bằng kính hiển vi trong một số trường hợp được thay thế bằng phân tích trực tiếp DNA. Các thể đa bội có nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh Như đã đề cập ở Phần 11.4, các sinh vật trưởng thành thường là lưỡng bội (ví dụ, hầu hết các loài động vật) hoặc đơn bội (ví dụ, hầu hết các loại nấm). Trong một số trường hợp, các hạt nhân tam bội (3 n), tứ bội (An) hoặc bậc đa bội có thể hình thành. Mỗi cấp độ bội thể này thể hiện sự gia tăng số lượng bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh hiện có. Nếu tất cả các nhiễm sắc thể không phân ly trong quá trình giảm phân I (xem ở trên), giao tử lưỡng bội sẽ hình thành. Điều này có thể dẫn tới hiện tượng 01/fopolyploidy sau khi thụ tinh. Thể tự bội và thể tứ bội đóng vai trò quan trọng trong một số trường hợp trong quá trình hình thành loài. Hạt nhân lưỡng bội có thểCác thể đa bội có nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh Như đã đề cập ở Phần 11.4, các sinh vật trưởng thành thường là lưỡng bội (ví dụ, hầu hết các loài động vật) hoặc đơn bội

(ví dụ, hầu hết các loại nấm). Trong một số trường hợp, các hạt nhân tam bội (3 n), tứ bội (An) hoặc bậc đa bội có thể hình thành. Mỗi cấp độ bội thể này thể hiện sự gia tăng số lượng bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh hiện có. Nếu tất cả các nhiễm sắc thể không phân ly trong quá trình giảm phân I (xem ở trên), giao tử lưỡng bội sẽ hình thành. Điều này có thể dẫn tới hiện tượng 01/fopolyploidy sau khi thụ tinh. Thể tự bội và thể tứ bội đóng vai trò quan trọng trong một số trường hợp trong quá trình hình thành loài. Hạt nhân lưỡng bội có thểCác thể đa bội có nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh Như đã đề cập ở Phần 11.4, các sinh vật trưởng thành thường là lưỡng bội (ví dụ, hầu hết các loài động vật) hoặc đơn bội (ví dụ, hầu hết các loại nấm). Trong một số trường hợp, các hạt nhân tam bội (3 n), tứ bội (An) hoặc bậc đa bội có thể hình thành. Mỗi cấp độ bội thể này thể hiện sự gia tăng số lượng bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh hiện có. Nếu tất cả các nhiễm sắc thể không phân ly trong quá trình giảm phân I (xem ở trên), giao tử lưỡng bội sẽ hình thành. Điều này có thể dẫn tới hiện tượng 01/fopolyploidy sau khi thụ tinh. Thể tự bội và thể tứ bội đóng vai trò quan trọng trong một số trường hợp trong quá trình hình thành loài. Hạt nhân lưỡng bội có thể

11.6 Trong cơ thể sống, tế bào chết như thế nào? 225/ Centromeres (mũi tên) chiếm vị trí đặc trưng trên nhiễm sắc thể tương đồng. . a 1 Â «â€¢> Aâ– (B) II II 1 Â» /111 1 2 3 4 5 i \ Con người có 23 cặp nhiễm sắc thể U it M *â€¢ M II >1 il, bao gồm cả nhiễm sắc thể giới tính. Giới tính của người phụ nữ này 6 7 8 9 10 11 12 nhiễm sắc thể là X và ii n :i II X; một người đàn ông sẽ có nhiễm sắc thể X r * M 1 và Y. J 13 14 15 16 17 18 Â'Â` SI â€¢ â€¢ *â€¢ K 19 20 21 22 X 11.21 Nhiễm sắc thể kiểu nhân (A) của con người từ tế bào người trong kỳ giữa. DNA của mỗi cặp nhiễm sắc thể có một trình tự nucleotide cụ thể được nhuộm bằng một loại thuốc nhuộm có màu cụ thể, do đó các nhiễm sắc thể trong cặp tương đồng có chung một màu đặc biệt. Mỗi nhiễm sắc thể ở giai đoạn này bao gồm hai nhiễm sắc thể, nhưng chúng không thể phân biệt được. Ở phía trên bên phải là một hạt nhân xen kẽ. (B) Nhân đồ này, được tạo ra bằng cách phân tích hình ảnh bên trái bằng máy tính, cho thấy các cặp tương đồng xếp cùng nhau và được đánh số, cho thấy rõ ràng kiểu nhân của cá nhân. trải qua quá trình phân bào bình thường vì có hai bộ nhiễm sắc thể tạo thành các cặp tương đồng, chúng tách ra trong kỳ sau I. Tương tự, một nhân tứ bội có số lượng chẵn mỗi loại nhiễm sắc thể nên mỗi nhiễm sắc thể có thể ghép đôi với nhiễm sắc thể tương đồng của nó. Tuy nhiên, nhân tam bội không thể trải qua quá trình phân bào bình thường vì một phần ba số nhiễm sắc thể sẽ thiếu bạn tình. Các cá thể tam bội thường vô sinh. Bởi vì nhân đa bội có nhiều bộ nhiễm sắc thể hơn nên tế bào của chúng có xu hướng lớn hơn. Điều này đã dẫn đến việc sử dụng các cây đa bội trong nông nghiệp. Chuối lưỡng bội nhỏ hơn và tạo ra hạt không ăn được; chuối tam bội to hơn và không có hạt. Hiện tượng tương tự cũng được thấy ở dưa hấu không hạt tam bội. Có lẽ cây trồng đa bội được biết đến nhiều nhất và chắc chắn là quan trọng nhất là lúa mì. Trong trường hợp này, quá trình lai xảy ra giữa các loài, hình thành các loài ^//opolyploid mới: • Giao tử đơn bội từ hai loài (A và B) giao phối với nhau để tạo thành hợp tử lưỡng bội (nhiễm sắc thể AB). • Sự không phân ly của tất cả các nhiễm sắc thể xảy ra trong quá trình nguyên phân ở trứng được thụ tinh, tạo ra thể tứ bội (A ABB). â€¢ Cá thể tứ bội lớn lên thành một cá thể trưởng thành có khả năng sinh sản. Lúa mì làm bánh mì hiện đại là kết quả của hai sự kiện như vậy, xảy ra khoảng 8.000 đến 10.000 năm trước, dẫn đến sự hình thành lục bội (Hình 1 1.22). Do đó, đặc tính hình thành hạt và thích ứng với môi trường của lúa mì đến từ ba loài tổ tiên khác nhau. Các loại cây trồng dị bội khác bao gồm bông, yến mạch và mía. RECAP Giảm phân tạo ra bốn tế bào con trong đó số lượng nhiễm sắc thể giảm từ lưỡng bội xuống đơn bội. Do sự phân loại độc lập của các nhiễm sắc thể và sự trao đổi chéo của các nhiễm sắc thể tương đồng, nên bốn sản phẩm của quá trình giảm phân không giống nhau về mặt di truyền. Các lỗi giảm phân, chẳng hạn như việc một cặp nhiễm sắc thể tương đồng không thể tách rời, có thể dẫn đến số lượng nhiễm sắc thể bất thường. Một số cây trồng quan trọng, chẳng hạn như lúa mì, là loài đa bội.â€¢ Làm thế nào việc lai chéo và phân li độc lập tạo ra các hạt nhân con duy nhất? Xem trang 219-222 và Hình 11.16, 11.18. Sự khác biệt giữa giảm phân và nguyên phân là gì? Xem trang 221-222 và Hình 11.19 â€¢ Dị bội là gì và nó có thể phát sinh như thế nào từ sự không phân ly trong quá trình giảm phân? Xem trang 222-224 và Hình 11.20 Vai trò thiết yếu của sự phân chia tế bào ở sinh vật nhân chuẩn phức tạp là thay thế các tế bào chết. Nguyên nhân nào khiến tế bào chết? Trong cơ thể sống, tế bào chết như thế nào? Các tế bào trong cơ thể sống có thể chết theo một trong hai cách. Loại chết tế bào đầu tiên, hoại tử, xảy ra khi các tế bào và mô bị tổn thương do các phương tiện cơ học hoặc chất độc, hoặc bị thiếu oxy hoặc chất dinh dưỡng. Những tế bào này thường sưng lên và vỡ ra, giải phóng nội dung của chúng ra môi trường ngoại

bào. Quá trình này thường dẫn đến viêm (xem Phần 42.2). Một loại tế bào chết khác xảy ra trong quá trình phát triển bình thường. Apoptosis (tiếng Hy Lạp, "sụp đổ") là một chuỗi các sự kiện được lập trình dẫn đến chết tế bào. Tại sao tế bào lại bắt đầu quá trình apoptosis, về cơ bản là tế bào tự sát? Ở động vật, có hai nguyên nhân có thể xảy ra:

226 CHƯƠNG 1 1 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào Thế hệ F-i Sự không phân ly của tất cả các nhiễm sắc thể trong quá trình nguyên phân dẫn đến thể tứ bội có khả năng sinh sản. > 1 (A 1 Hai loài lưỡng bội giao phối để tạo thành cây lai lưỡng bội. Bộ gen AB (2 n = 14) Lúa mì Emmer không phân ly phân bào (Triticum turgidum) Bộ gen AA BB (4 n = 28) (2n = 14) Thế hệ F2 S J Lai The tứ bội giao phối với một lưỡng bội, tạo thành một thể tam bội. Bộ gen A B D (3/1 = 21) Lúa mì bánh mì không phân ly phân bào (Triticum aestivum) Sự không phân ly của thể tam bội dẫn đến một lục bội. Bộ gen AA BB DD (6/1 = 42) 11.22 Thể đa bội và Nguồn gốc của lúa mì làm bánh mì Ba loài và hai sự kiện không phân chia phân bào đã dẫn đến lúa mì hiện đại. â€¢ Cơ thể không còn cần tế bào nữa. Ví dụ, trước khi sinh ra, bào thai con người có bàn tay giống như mạng lưới, với mô liên kết giữa các ngón tay. ngón tay. Khi quá trình phát triển diễn ra, mô không cần thiết này sẽ biến mất khi các tế bào trải qua quá trình apoptosis để đáp ứng với các tín hiệu cụ thể. â€¢ Tế bào sống càng lâu thì chúng càng dễ bị tổn thương di truyền có thể dẫn đến ung thư. Điều này đặc biệt đúng với các tế bào biểu mô trên bề mặt của sinh vật, có thể tiếp xúc với bức xạ hoặc các chất độc hại. Những tế bào như vậy thường chết chỉ sau vài ngày hoặc vài tuần và được thay thế bằng các tế bào mới. Các sự kiện bên ngoài của quá trình chết rụng tế bào cũng tương tự ở nhiều sinh vật. Tế bào trở nên tách ra khỏi các tế bào lân cận và chất nhiễm sắc của nó bị tiêu hóa bởi các enzym cắt DNA (giữa các nhiễm sắc thể) thành các đoạn khoảng 180 cặp bazơ. Tế bào hình thành các thùy màng, hay còn gọi là "khối khí" vỡ thành các mảnh tế bào (Hình 11.23A). Trong một ví dụ đáng chú ý về tính kinh tế của tự nhiên, các tế bào sống xung quanh thường ăn phần còn lại của tế bào chết bằng quá trình thực bào. Các tế bào lân cận tiêu hóa nội dung tế bào apoptotic trong lysosome của chúng và các thành phần được tiêu hóa được tái chế. Apoptosis cũng được tế bào thực vật sử dụng trong một cơ chế bảo vệ quan trọng được gọi là phản ứng quá nhạy cảm. Thực vật có thể tự bảo vệ mình khỏi bệnh tật bằng cách trải qua quá trình apoptosis tại vị trí bị nhiễm nấm hoặc vi khuẩn. Không có mô sống để phát triển, sinh vật xâm lấn không thể lây lan sang các bộ phận khác của cây. Do có thành tế bào cứng nên tế bào thực vật không hình thành các bong bóng như tế bào động vật. Thay vào đó, chúng tiêu hóa nội dung tế bào của chính mình trong không bào và sau đó giải phóng các thành phần được tiêu hóa vào hệ thống mạch máu. Bất chấp những khác biệt giữa tế bào thực vật và động vật, chúng có nhiều đường dẫn truyền tín hiệu dẫn đến apoptosis. Nhiều tín hiệu khác nhau, từ bên ngoài hoặc từ bên trong tế bào, có thể dẫn đến chết tế bào theo chương trình (Hình 1 1 .23B). Những tín hiệu như vậy bao gồm hormone, yếu tố tăng trưởng, nhiễm virus, một số chất độc hoặc tổn thương DNA trên diện rộng. Những tín hiệu này kích hoạt các thụ thể cụ thể, từ đó kích hoạt các đường dẫn truyền tín hiệu dẫn đến apoptosis. Một số con đường apoptotic nhắm vào ty thể, ví dụ,bằng cách tăng tính thấm của màng ty thể. Tế bào sẽ nhanh chóng chết nếu ty thể của nó không thể thực hiện quá trình hô hấp tế bào. Một loại enzyme quan trọng gọi là caspase được kích hoạt trong quá trình apoptosis. Những enzym này là các protease thủy phân các phân tử mục tiêu theo một chuỗi các sự kiện. Tế bào chết khi caspase thủy phân protein của vỏ nhân, nucleosome và màng sinh chất. RECAP Sự chết tế bào có thể xảy ra do hoại tử hoặc do apoptosis. Apoptosis được điều chỉnh bởi sự kiểm soát phân tử chính xác. â€¢ Một số khác biệt giữa apoptosis và hoại tử là gì? Xem trang. 225 â€¢ Trong những tình huống nào thì apoptosis cần thiết? Xem trang. 226 â€¢ Quá trình apoptosis được điều hòa như thế nào? Xem Hình 1 1.23

11.7 Sự phân chia tế bào không được kiểm soát dẫn đến ung thư như thế nào? 227 Các tín hiệu bên trong có thể liên kết với ty thể, giải phóng các tín hiệu khác. _ _ _ / ft) Caspase không hoạt động sẽ thay đổi cấu trúc của nó để trở thành hoạt động. Caspase thủy phân protein hạt nhân, nucleosome, v.v., dẫn đến apoptosis, 11.23 Apoptosis: Cái chết tế bào được lập trình (A) Nhiều tế bào được lập trình để "tự hủy" khi chúng không còn cần thiết nữa hoặc khi chúng đã sống đủ lâu để tích lũy gánh nặng tổn hại DNA có thể gây hại cho sinh vật. (B) Cả tín hiệu bên ngoài và bên trong đều kích thích caspase, các enzyme phá vỡ các thành phần tế bào cụ thể, dẫn đến hiện tượng apoptosis. Các tín hiệu bên ngoài có thể liên kết với một protein thụ thể. Một tế bào trong quá trình chết rụng tế bào hiển thị nhiều màng tế bào. Nguyên phân thêm tế bào vào sinh vật và quá

trình apoptosis sẽ loại bỏ chúng. Trong những trường hợp bình thường, các quá trình này được cân bằng để mang lại lợi ích cho toàn bộ cơ thể. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét điều gì sẽ xảy ra khi sự cân bằng này bị xáo trộn và quá trình sản xuất tế bào mất kiểm soát. Sự phân chia tế bào không được kiểm soát dẫn đến ung thư như thế nào? Có lẽ không có căn bệnh nào ảnh hưởng đến con người ở thế giới công nghiệp hóa lại gây ra nỗi sợ hãi nhiều hơn ung thư, và hầu hết mọi người đều nhận ra rằng nó liên quan đến sự gia tăng số lượng tế bào không phù hợp. Cứ ba người Mỹ thì có một người sẽ mắc một dạng ung thư nào đó trong đời và hiện tại, cứ bốn người thì có một người sẽ chết vì căn bệnh này. Với 1,5 triệu ca mắc mới và nửa triệu ca tử vong ở Hoa Kỳ hàng năm, ung thư đứng thứ hai chỉ sau bệnh tim với tư cách là kẻ giết người. Tế bào ung thư khác với tế bào bình thường Tế bào ung thư khác với tế bào bình thường mà chúng bắt nguồn theo hai cách: • Tế bào ung thư mất kiểm soát trong việc phân chia tế bào. “Tế bào ung thư có thể di chuyển đến các vị trí khác trong cơ thể. Hầu hết các tế bào trong cơ thể chỉ phân chia nếu chúng tiếp xúc với các tín hiệu ngoại bào như các yếu tố tăng trưởng. Các tế bào ung thư không đáp ứng với những sự kiểm soát này mà thay vào đó phân chia ít nhiều liên tục, cuối cùng hình thành các khối u (khối tế bào lớn). Vào thời điểm bác sĩ có thể sờ thấy khối u hoặc nhìn thấy khối u trên phim X-quang hoặc quét CAT, nó đã chứa hàng triệu tế bào. Các khối u có thể lành tính hoặc ác tính. Các khối u lành tính giống với mô mà chúng xuất phát, phát triển chậm và vẫn còn cục bộ ở nơi chúng phát triển. Ví dụ, lipoma là một khối u lành tính của các tế bào mỡ có thể phát sinh ở nách và tồn tại ở đó. Các khối u lành tính không phải là ung thư, nhưng chúng phải được loại bỏ nếu chúng chạm vào một cơ quan, cản trở chức năng của nó. Các khối u ác tính trông không giống mô mẹ của chúng chút nào. Một tế bào biểu mô phẳng, chuyên biệt trong thành phổi có thể biến thành một tế bào ung thư phổi ác tính, tròn, không có đặc điểm gì (Hình 1 1 .24). Các tế bào ác tính thường có cấu trúc không đều, chẳng hạn như kích thước và hình dạng nhân thay đổi. Đặc điểm này được sử dụng để xác định các tế bào ở Henrietta Lacks' khối u ác tính (xem câu chuyện mở đầu của chương này).Đặc điểm thứ hai và đáng sợ nhất của tế bào ung thư là khả năng xâm lấn các mô xung quanh và lan sang các bộ phận khác của cơ thể bằng cách di chuyển qua đường máu hoặc ống bạch huyết. Khi các tế bào ác tính cư trú ở một phần xa nào đó của cơ thể, chúng sẽ tiếp tục phân chia và phát triển, tạo thành khối u ở vị trí mới đó. Sự lây lan này, được gọi là di căn, dẫn đến suy các cơ quan và khiến bệnh ung thư trở nên rất khó điều trị. 11.24 Một tế bào ung thư với các tế bào lân cận bình thường của nó Tế bào ung thư phổi này (màu vàng-xanh) khá khác biệt so với các tế bào phổi bình thường xung quanh nó. Tế bào ung thư có thể phân chia nhanh hơn so với các tế bào bình thường và có thể lan sang các cơ quan khác. Dạng ung thư tế bào nhỏ này gây chết người với tỷ lệ sống sót sau 5 năm chỉ là 10%. Hầu hết các trường hợp là do hút thuốc lá.

228 CHƯƠNG 11 Chu kỳ tế bào và phân chia tế bào Tế bào ung thư mất khả năng kiểm soát chu kỳ tế bào và quá trình chết theo chương trình. Ở phần trước của chương này, bạn đã học về các protein điều chỉnh tiến trình của tế bào nhân chuẩn trong chu kỳ tế bào: â€¢ Các chất điều chỉnh tích cực như các yếu tố tăng trưởng kích thích chu kỳ tế bào: chúng giống như "bàn đạp ga." â€¢Các chất điều chỉnh tiêu cực như protein u nguyên bào võng mạc (RB) ức chế chu kỳ tế bào: chúng giống như những chiếc “phanh”. Giống như việc lái xe ô tô cần phải nhấn bàn đạp ga và nhả phanh, một tế bào sẽ chỉ trải qua chu kỳ phân chia nếu bộ điều chỉnh dương hoạt động và bộ điều chỉnh âm không hoạt động. Ở hầu hết các tế bào, hai hệ thống điều hòa đảm bảo rằng các tế bào chỉ phân chia khi cần thiết. Trong tế bào ung thư, hai quá trình này là bất thường. “Các protein gây ung thư là chất điều chỉnh tích cực trong tế bào ung thư. Chúng có nguồn gốc từ các chất điều hòa tích cực bình thường đã bị đột biến để hoạt động quá mức hoặc hiện diện quá mức và chúng kích thích các tế bào ung thư phân chia thường xuyên hơn. Các sản phẩm gen gây ung thư có thể là các yếu tố tăng trưởng, các thụ thể của chúng hoặc các thành phần khác trong đường dẫn truyền tín hiệu (xem Chương 7) kích thích sự phân chia tế bào. Một ví dụ về protein gây ung thư là thụ thể yếu tố tăng trưởng trong tế bào ung thư vú (Hình 1 1 .25A). Các tế bào vú bình thường có số lượng thụ thể yếu tố tăng trưởng biểu bì HER2 tương đối thấp. Vì vậy, các tế bào vú thường không được kích thích để nhân lên khi có yếu tố tăng trưởng này. Trong khoảng 25% trường hợp ung thư vú, sự thay đổi DNA dẫn đến tăng sản xuất thụ thể HER2. Điều này dẫn đến sự kích thích tích cực của chu kỳ tế bào và sự tăng sinh nhanh chóng của các tế bào có DNA bị biến đổi. Thuốc ức chế khối u là chất điều hòa tiêu cực ở cả tế bào ung thư và tế bào bình thường, nhưng ở tế bào ung thư chúng không hoạt động. Một ví dụ là protein RB, khi hoạt động sẽ tác động tại R (điểm hạn chế) ở G1 để chặn chu trình tế

bào (xem Hình 11.6). Ở một số tế bào ung thư, RB không hoạt động, cho phép chu kỳ tế bào tiếp tục. Một số protein của virus có thể làm bất hoạt các chất ức chế khối u. Ví dụ, papillomavirus ở người lây nhiễm vào các tế bào của cổ tử cung và tạo ra một loại protein có tên là E7. E7 liên kết với protein RB và ngăn nó ức chế chu kỳ tế bào (Hình 1 1 .25 B). Một chất ức chế khối u quan trọng khác là p53, một yếu tố phiên mã có liên quan đến con đường điểm kiểm tra chu kỳ tế bào và quá trình tự hủy. Tầm quan trọng của p53 như một chất ức chế khối u được minh họa bằng thực tế là hơn 50% khối u ở người có đột biến gen mã hóa p53. Việc phát hiện ra apoptosis (xem Phần 11.6) đã thay đổi cách các nhà sinh học nghĩ về bệnh ung thư. Trong một quần thể tế bào, mức tăng thực tế về số lượng tế bào theo thời gian (tốc độ tăng trưởng) là hàm số của các tế bào được thêm vào (tỷ lệ phân chia tế bào) và các tế bào bị mất đi (tỷ lệ apoptosis):Tốc độ tăng trưởng của _ tốc độ tế bào của quá trình apoptosis phân chia quần thể tế bào (A) Có rất ít bản sao của thụ thể yếu tố tăng trưởng HER2 trên tế bào vú bình thường. / \ Trong bệnh ung thư vú, những thay đổi trong DNA có thể dẫn đến nhiều thụ thể, khiến tế bào nhạy cảm với sự kích thích của yếu tố tăng trưởng. HER2 T \ Trong bệnh ung thư cổ tử cung, vi-rút tạo ra một loại protein (E7) làm bất hoạt RB, do đó chu kỳ tế bào có thể tiếp tục. Ở các tế bào cổ tử cung bình thường, protein RB có tác dụng ức chế sự khởi đầu chu kỳ tế bào. 11.25 Những thay đổi phân tử trong tế bào ung thư Trong bệnh ung thư, các protein gen gây ung thư trở nên hoạt động (A) và các protein ức chế khối u trở nên không hoạt động (B). Trong các mô không phát triển bình thường, tốc độ phân chia tế bào bằng tốc độ apoptosis, do đó toàn bộ quần thể tế bào không phát triển. Các tế bào ung thư bị khiếm khuyết trong việc điều hòa chu kỳ tế bào, dẫn đến tốc độ phân chia tế bào tăng lên. Ngoài ra, các tế bào ung thư có thể mất khả năng đáp ứng với các chất điều hòa tích cực của quá trình apoptosis (xem Hình 11.23), và điều này dẫn đến tỷ lệ chết tế bào thấp hơn. Cả hai khiếm khuyết này đều góp phần làm tăng tốc độ tăng trưởng của quần thể tế bào ung thư. Phương pháp điều trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào Phương pháp điều trị ung thư thành công và được sử dụng rộng rãi nhất là phẫu thuật. Mặc dù việc loại bỏ khối u bằng phương pháp vật lý là tối ưu nhưng bác sĩ phẫu thuật thường khó lấy được tất cả các tế bào khối u. (Một khối u có đường kính khoảng 1 cm đã có một tỷ tế bào!) Các khối u thường bám vào các mô bình thường. Thêm vào đó là khả năng các tế bào của khối u có thể bị vỡ ra và lan sang các cơ quan khác. Điều này khiến cho việc phẫu thuật cục bộ khó có thể chữa khỏi bệnh. Vì vậy, các phương pháp khác được áp dụng để điều trị hoặc chữa khỏi bệnh ung thư và chúng thường nhắm vào chu kỳ tế bào (Hình 1 1 .26). Mục tiêu là giảm tỷ lệ phân chia tế bào và/hoặc tăng tỷ lệ apoptosis để giảm số lượng tế bào ung thư. Một ví dụ về loại thuốc trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào là 5fluorouracil, chất này ngăn chặn sự tổng hợp thymine, một trong bốn bazơ trong DNA. Thuốc paclitaxel ngăn cản hoạt động của các vi ống trong trục phân bào. Cả hai loại thuốc này đều ức chế chu kỳ tế bào và apoptosis làm khối u co lại. Kịch tính hơn làtế bào ung thư có thể mất khả năng đáp ứng với các chất điều hòa tích cực của quá trình apoptosis (xem Hình 11.23), và điều này dẫn đến tỷ lệ chết tế bào thấp hơn. Cả hai khiếm khuyết này đều góp phần làm tăng tốc độ tăng trưởng của quần thể tế bào ung thư. Phương pháp điều trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào Phương pháp điều trị ung thư thành công và được sử dụng rộng rãi nhất là phẫu thuật. Mặc dù việc loại bỏ khối u bằng phương pháp vật lý là tối ưu nhưng bác sĩ phẫu thuật thường khó lấy được tất cả các tế bào khối u. (Một khối u có đường kính khoảng 1 cm đã có một tỷ tế bào!) Các khối u thường bám vào các mô bình thường. Thêm vào đó là khả năng các tế bào của khối u có thể bị vỡ ra và lan sang các cơ quan khác. Điều này khiến cho việc phẫu thuật cục bộ khó có thể chữa khỏi bệnh. Vì vậy, các phương pháp khác được áp dụng để điều trị hoặc chữa khỏi bệnh ung thư và chúng thường nhắm vào chu kỳ tế bào (Hình 1 1 .26). Mục tiêu là giảm tỷ lệ phân chia tế bào và/hoặc tăng tỷ lệ apoptosis để giảm số lượng tế bào ung thư. Một ví dụ về loại thuốc trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào là 5fluorouracil, chất này ngăn chặn sự tổng hợp thymine, một trong bốn bazơ trong DNA. Thuốc paclitaxel ngăn cản hoạt động của các vi ống trong trục phân bào. Cả hai loại thuốc này đều ức chế chu kỳ tế bào và apoptosis làm khối u co lại. Kịch tính hơn làtế bào ung thư có thể mất khả năng đáp ứng với các chất điều hòa tích cực của quá trình apoptosis (xem Hình 11.23), và điều này dẫn đến tỷ lệ chết tế bào thấp hơn. Cả hai khiếm khuyết này đều góp phần làm tăng tốc độ tăng trưởng của quần thể tế bào ung thư. Phương pháp điều trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào Phương pháp điều trị ung thư thành công và được sử dụng rộng rãi nhất là phẫu thuật. Mặc dù việc loại bỏ khối u bằng phương pháp vật lý là tối ưu nhưng bác sĩ phẫu thuật thường khó lấy được tất cả các tế bào khối u. (Một khối u có đường kính khoảng 1 cm đã có một tỷ tế bào!) Các khối u thường bám vào các mô bình thường. Thêm vào đó là khả năng các tế bào của khối u có thể bị vỡ ra và lan sang các cơ quan khác.

Điều này khiến cho việc phẫu thuật cục bộ khó có thể chữa khỏi bệnh. Vì vậy, các phương pháp khác được áp dụng để điều trị hoặc chữa khỏi bệnh ung thư và chúng thường nhắm vào chu kỳ tế bào (Hình 1 1 .26). Mục tiêu là giảm tỷ lệ phân chia tế bào và/hoặc tăng tỷ lệ apoptosis để giảm số lượng tế bào ung thư. Một ví dụ về loại thuốc trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào là 5fluorouracil, chất này ngăn chặn sự tổng hợp thymine, một trong bốn bazơ trong DNA. Thuốc paclitaxel ngăn cản hoạt động của các vi ống trong trục phân bào. Cả hai loại thuốc này đều ức chế chu kỳ tế bào và apoptosis làm khối u co lại. Kịch tính hơn là

11.7 Sự phân chia tế bào không được kiểm soát dẫn đến ung thư như thế nào? 229 11.26 Điều trị Ung thư và Chu kỳ Tế bào Để ngăn chặn tế bào ung thư phân chia, các bác sĩ sử dụng kết hợp các liệu pháp tấn công chu kỳ tế bào ở các điểm khác nhau. điều trị bằng bức xạ, trong đó chùm tia bức xạ năng lượng cao tập trung vào khối u. Thiệt hại DNA rất lớn và điểm kiểm tra chu kỳ tế bào để sửa chữa DNA bị quá tải. Kết quả là tế bào trải qua quá trình apoptosis. Một vấn đề lớn với các phương pháp điều trị này là chúng nhắm vào các tế bào bình thường cũng như các tế bào khối u. Những phương pháp điều trị này gây độc cho các mô có số lượng lớn tế bào phân chia bình thường như các tế bào trong ruột, da và tủy xương (nơi sản sinh ra tế bào máu). Một nỗ lực lớn trong nghiên cứu ung thư là tìm ra phương pháp điều trị chỉ nhắm vào tế bào ung thư. Một ví dụ đầy hứa hẹn gần đây là Herceptin, nhắm vào thụ thể yếu tố tăng trưởng HER2 xuất hiện ở mức độ cao trên bề mặt của một số tế bào ung thư vú (xem Hình 11. 25 A). Herceptin liên kết đặc biệt với thụ thể HER2 nhưng không kích thích nó. Điều này ngăn cản yếu tố tăng trưởng tự nhiên liên kết và do đó các tế bào không được kích thích để phân chia. Kết quả là khối u co lại vì tỷ lệ apoptosis vẫn giữ nguyên. Nhiều phương pháp điều trị như vậy đang được tiến hành. Tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn phân chia như thế nào? - Sự phân chia tế bào là cần thiết cho sự sinh sản, tăng trưởng và sửa chữa của sinh vật. • Sự phân chia tế bào phải được bắt đầu bằng tín hiệu sinh sản. Trước khi một tế bào có thể phân chia, vật liệu di truyền (DNA) phải được sao chép và phân tách thành các phần riêng biệt của tế bào. Cytokinesis sau đó phân chia tế bào chất thành hai tế bào. â € ¢ Ở sinh vật nhân sơ, hầu hết DNA của tế bào là một phân tử đơn lẻ, thường ở dạng nhiễm sắc thể tròn. Prokaryote sinh sản bằng cách phân đôi. Ôn lại Hình 11.2 â€¢ Ở sinh vật nhân chuẩn, tế bào phân chia theo nguyên phân hoặc giảm phân. Sự phân chia tế bào nhân chuẩn tuân theo mô hình chung giống như phân hạch nhị phân, nhưng có những khác biệt đáng kể. Ví dụ, một tế bào nhân chuẩn có một nhân riêng biệt có nhiễm sắc thể phải được sao chép trước khi tách hai tế bào con. RECAP Tế bào ung thư khác với tế bào bình thường về khả năng phân chia tế bào nhanh chóng và khả năng lây lan (di căn). Nhiều protein điều hòa chu kỳ tế bào theo hướng tích cực (gen gây ung thư) hoặc tiêu cực (ức chế khối u). Trong bệnh ung thư, một trong những protein này bị biến đổi theo một cách nào đó, khiến hoạt động của nó trở nên bất thường. Bức xạ và nhiều loại thuốc trị ung thư nhắm vào các protein liên quan đến chu kỳ tế bào. • Các protein gây ung thư và protein ức chế khối u liên quan như thế nào đến việc kiểm soát chu kỳ tế bào ở tế bào bình thường và tế bào ung thư? Xem lại trang. 228 và Hình 11.25 â€¢ Điều trị ung thư nhắm vào chu kỳ tế bào như thế nào? Xem lại trang 228-229 và Hình 11.26 Bây giờ chúng ta đã xem xét chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào bằng phân hạch nhị phân, nguyên phân và giảm phân. Chúng tôi đã mô tả chu kỳ tế bào bình thường và sự điều hòa của nó bị gián đoạn như thế nào trong bệnh ung thư.Chúng ta đã thấy quá trình giảm phân tạo ra các tế bào đơn bội trong chu kỳ sống hữu tính như thế nào. Trong các chương tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét tính di truyền, gen và DNA. Điều gì khiến tế bào HeLa sinh sản tốt như vậy trong phòng thí nghiệm? ĐÁP ÁN Ở các mô bình thường, tốc độ phân chia tế bào được bù đắp bằng tốc độ tế bào chết. Không giống như hầu hết các tế bào bình thường, tế bào HeLa tiếp tục phát triển vì chúng có sự mất cân bằng di truyền, thiên về sinh sản tế bào hơn là tế bào chết. Henrietta Lacks bị nhiễm vi rút u nhú ở người, loại vi rút này kích thích sự phân chia tế bào ở tế bào cổ tử cung. Ngoài ra, một loại enzyme gọi là telomerase, có tác dụng giữ DNA nguyên vẹn và ngăn ngừa sự chết của tế bào, lại được biểu hiện quá mức trong tế bào HeLa. Sự kết hợp các đặc điểm này - tăng sự phân chia tế bào cộng với giảm quá trình chết theo chương trình - dẫn đến tốc độ tăng trưởng phi thường của tế bào HeLa. CHƯƠNG TÓM TẮT 11 Sự phân chia tế bào nhân chuẩn được kiểm soát như thế nào? â € ¢ Chu kỳ tế bào nhân chuẩn có hai giai đoạn chính: xen kẽ, trong đó các tế bào không phân chia và DNA đang sao chép, và nguyên phân hoặc pha M, khi các tế bào đang phân chia. • Trong hầu hết chu kỳ tế bào nhân chuẩn, tế bào ở kỳ trung gian, được chia thành ba giai đoạn phụ: S, G1 và G2. DNA được sao chép trong pha S. Nguyên phân (pha M) và phân chia tế bào theo sau. Xem lại Hình 11.3 – Phức hợp Cyclin-Cdk điều chỉnh sự di chuyển của

tế bào thông qua các điểm kiểm tra trong chu kỳ tế bào. Protein u nguyên bào võng mạc (RB) ức chế chu kỳ tế bào tại điểm hạn chế. Cyclin-Cdk hoạt động bằng cách vô hiệu hóa RB và cho phép chu trình tế bào diễn ra. Ôn lại Hình 11.5, 11.6 â€¢ Các yếu tố kiểm soát bên ngoài như yếu tố tăng trưởng có thể kích thích tế bào bắt đầu chu kỳ phân chia. tiếp tụcProtein u nguyên bào võng mạc (RB) ức chế chu kỳ tế bào tại điểm hạn chế. Cyclin-Cdk hoạt động bằng cách vô hiệu hóa RB và cho phép chu trình tế bào diễn ra. Ôn lại Hình 11.5, 11.6 â€¢ Các yếu tố kiểm soát bên ngoài như yếu tố tăng trưởng có thể kích thích tế bào bắt đầu chu kỳ phân chia. tiếp tụcProtein u nguyên bào võng mạc (RB) ức chế chu kỳ tế bào tại điểm hạn chế. Cyclin-Cdk hoạt động bằng cách vô hiệu hóa RB và cho phép chu trình tế bào diễn ra. Ôn lại Hình 11.5, 11.6 â€¢ Các yếu tố kiểm soát bên ngoài như yếu tố tăng trưởng có thể kích thích tế bào bắt đầu chu kỳ phân chia. tiếp tục

Some
the fu



230 CHƯƠNG 11 Chu kỳ tế bào và sự phân chia tế bào Điều gì xảy ra trong quá trình nguyên phân? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 1 1.1 â€¢ Trong quá trình nguyên phân, một hạt nhân đơn lẻ tạo ra hai hạt nhân giống hệt nhau về mặt di truyền và với hạt nhân mẹ. – DNA được bọc quanh các protein gọi là histones, tạo thành các đơn vị dạng hạt gọi là nucleosome. Một nhiễm sắc thể nhân chuẩn chứa các chuỗi nucleosome liên kết với protein trong một phức hợp gọi là nhiễm sắc thể. Ôn lại Hình 11.9 â€¢ Tại quá trình nguyên phân, các nhiễm sắc thể sao chép (các nhiễm sắc thể chị em) được giữ cùng nhau ở tâm động. Mỗi nhiễm sắc thể bao gồm một phân tử DNA sợi đôi. Trong quá trình nguyên phân, các sắc tố chị em, được gắn bởi cohesin, xếp hàng ở tấm xích đạo và gắn vào bộ máy trục chính. Các nhiễm sắc thể tách ra (trở thành nhiễm sắc thể con) và di chuyển đến hai đầu đối diện của tế bào. Ôn lại Hình 1 1 .10# 11.11, HOẠT ĐỘNG 1 1.1 , 11.2 â€¢ Nguyên phân có thể được chia thành nhiều giai đoạn gọi là tiên tri, prometaphase, metaphase, anaphase và telophase. â € ¢ Sự phân chia hạt nhân thường được theo sau bởi quá trình phân chia tế bào. Tế bào chất của tế bào động vật phân chia thông qua một vòng co lại được tạo thành từ các vi sợi Actin và myosin. Ở tế bào thực vật, quá trình phân chia tế bào được thực hiện bằng các túi kết hợp lại để tạo thành tấm tế bào. Ôn lại Hình 11.13 â€¢ Trong giảm phân I, toàn bộ nhiễm sắc thể, mỗi nhiễm sắc thể có hai nhiễm sắc thể, di chuyển về các cực. Trong giảm phân II, các nhiễm sắc tử chị em tách ra. • Trong kỳ đầu tiên I, các nhiễm sắc thể tương đồng trải qua quá trình khớp thần kinh để tạo thành các cặp trong bộ tứ. Các nhiễm sắc thể có thể hình thành các mối nối gọi là chiasmata và vật liệu di truyền có thể được trao đổi giữa hai thể tương đồng bằng cách trao đổi chéo. Ôn lại Hình 11.17, 11.18 â€¢ Cả sự trao đổi chéo trong kỳ đầu I và sự phân loại độc lập của các thể tương đồng khi chúng phân tách trong kỳ sau anaphase I đều đảm bảo rằng các giao tử rất đa dạng về mặt di truyền. Ở trạng thái không phân ly, hai thành viên của một cặp nhiễm sắc thể tương đồng sẽ đi về cùng một cực trong quá trình giảm phân I, hoặc hai nhiễm sắc thể đi về cùng một cực trong quá trình giảm phân II hoặc nguyên phân. Điều này dẫn đến một giao tử có thêm một nhiễm sắc thể và một giao tử khác thiếu nhiễm sắc thể đó. Ôn lại Hình 11.20 â€¢ Sự kết hợp giữa một giao tử có số lượng nhiễm sắc thể bất thường và một giao tử đơn bội bình thường dẫn đến hiện tượng lệch bội. Những bất thường về di truyền như vậy có thể gây hại hoặc gây tử vong cho sinh vật. • Số lượng, hình dạng và kích thước của nhiễm sắc thể metaphase tạo thành kiểu nhân của một sinh vật. ™ Các thể đa bội có nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể đơn bội. Đôi khi những bộ này đến từ các loài khác nhau. Xem lại Hình 11.22 Sự phân chia tế bào đóng vai trò gì trong vòng đời sinh dục? ™ Sinh sản vô tính tạo ra các bản sao, các sinh vật mới giống hệt về mặt di truyền với bố mẹ. Bất kỳ biến thể di truyền nào cũng là kết quả của sự thay đổi gen. â € ¢ Trong sinh sản hữu tính, hai giao tử đơn bội - một từ mỗi bố mẹ - kết hợp trong quá trình thụ tinh để tạo thành hợp tử lưỡng bội, độc đáo về mặt di truyền. Vòng đời tình dục có thể đơn bội, lưỡng bội hoặc liên quan đến sự luân phiên của các thế hệ. Xem lại Hình 11.15,HOẠT ĐỘNG 11.3 â€¢ Ở các sinh vật sinh sản hữu tính không đơn bội, một số tế bào ở cơ thể trưởng thành trải qua quá trình phân bào, một quá trình trong đó một tế bào lưỡng bội tạo ra các giao tử đơn bội. Mỗi giao tử chứa một trong mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng từ bố mẹ. Điều gì xảy ra trong quá trình giảm phân? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 1 1 .2 â€¢ Giảm phân bao gồm hai phân chia hạt nhân, giảm phân I và giảm phân II, chúng cùng nhau làm giảm số lượng nhiễm sắc thể từ lưỡng bội sang đơn bội. Giảm phân đảm bảo rằng mỗi tế bào đơn bội chứa một thành viên của mỗi cặp nhiễm sắc thể và tạo ra bốn tế bào đơn bội đa dạng về mặt di truyền, thường là giao tử. Ôn lại Hình 11.16, HOẠT ĐỘNG 11.4 Ở cơ thể sống, tế bào chết như thế nào? “Một tế bào có thể chết do hoại tử hoặc có thể tự hủy do apoptosis, một chuỗi các sự kiện được lập trình về mặt di truyền bao gồm sự phân mảnh DNA nhân của nó. ™ Apoptosis được điều chỉnh bởi các tín hiệu bên ngoài và bên trong. Những tín hiệu này dẫn đến việc kích hoạt một loại enzyme gọi là caspase có tác dụng thủy phân protein trong tế bào. Xem lại Hình 11.23 Sự phân chia tế bào không được kiểm soát dẫn đến ung thư như thế nào? “Tế bào ung thư phân chia nhanh hơn tế bào bình thường và có thể di căn, lan đến các cơ quan ở xa trong cơ thể. Ung thư có thể là kết quả của những thay đổi ở một trong hai loại protein điều hòa chu kỳ tế bào. Protein oncogene kích thích sự phân chia tế bào và được kích hoạt trong bệnh ung thư. Các protein ức chế khối u thường ức chế chu kỳ tế bào, nhưng trong bệnh ung thư chúng không hoạt động. Ôn lại Hình 11.25 â€¢ Điều trị ung thư thường nhắm vào chu kỳ tế bào trong tế bào khối u. Xem lại Hình 11.26 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động. Life10e.com/is1 1Protein oncogene kích thích sự phân chia tế bào và được kích hoạt trong bệnh ung thư. Các protein ức chế khối u thường ức chế chu kỳ tế bào, nhưng trong bệnh ung thư chúng không hoạt động. Ôn lại Hình 11.25 â€¢

Điều trị ung thư thường nhắm vào chu kỳ tế bào trong tế bào khối u. Xem lại Hình 11.26 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động. Life10e.com/is1 1Protein oncogene kích thích sự phân chia tế bào và được kích hoạt trong bệnh ung thư. Các protein ức chế khối u thường ức chế chu kỳ tế bào, nhưng trong bệnh ung thư chúng không hoạt động. Ôn lại Hình 11.25 â€¢ Điều trị ung thư thường nhắm vào chu kỳ tế bào trong tế bào khối u. Xem lại Hình 11.26 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động. Life10e.com/is1 1

Tóm tắt chương 231 ÔN TẬP CHƯƠNG NHỚ 1. Phát biểu nào về nhiễm sắc thể ở sinh vật nhân chuẩn là không đúng? Một. Đôi khi chúng bao gồm hai nhiễm sắc thể. b. Đôi khi chúng chỉ bao gồm một nhiễm sắc thể duy nhất. c. Họ thường sở hữu một tâm động duy nhất. d. Chúng chỉ bao gồm các protein. đ. Trong kỳ giữa, chúng có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi ánh sáng. 2. Phát biểu nào về chu kỳ tế bào là không đúng? Một. Nó bao gồm xen kẽ, nguyên phân và phân bào. b. DNA của tế bào sao chép trong quá trình Gl. c. Một tế bào có thể tồn tại trong Gl hàng tuần hoặc lâu hơn. d. DNA không được sao chép trong G2. đ. Các tế bào bước vào chu kỳ tế bào nhờ các tín hiệu bên trong hoặc bên ngoài. 3. Phát biểu nào về nguyên phân là không đúng? Một. Một hạt nhân đơn lẻ tạo ra hai hạt nhân con giống hệt nhau. b. Hạt nhân con có kiểu gen giống hạt nhân mẹ. c. Các tâm động tách ra khi bắt đầu phản vệ. d. Nhiễm sắc thể tương đồng khớp thần kinh ở kỳ đầu. đ. Các centrosome tổ chức các vi ống của sợi trục chính. 4. Apoptosis a. xảy ra ở mọi tế bào. b. liên quan đến sự hình thành màng sinh chất. c. không xảy ra ở phôi. d. là một chuỗi các sự kiện được lập trình dẫn đến chết tế bào. đ. cũng giống như hoại tử. 5. Trong quá trình giảm phân, a. meiosis II làm giảm số lượng nhiễm sắc thể từ lưỡng bội sang đơn bội. b. DNA sao chép giữa giảm phân I và giảm phân II. c. các nhiễm sắc thể tạo nên nhiễm sắc thể trong giảm phân II giống hệt nhau. d. mỗi nhiễm sắc thể ở kỳ đầu I bao gồm bốn nhiễm sắc thể. đ. các nhiễm sắc thể tương đồng tách ra khỏi nhau ở kỳ sau I. 6. Câu nào về tế bào chất là đúng? Một. Ở động vật, một tấm tế bào hình thành. b. Ở thực vật, quá trình này được bắt đầu bằng việc tạo rãnh ở màng. c. Nó ngay lập tức theo sau giai đoạn Gl của chu kỳ tế bào. d. Trong tế bào động vật, Actin và myosin đóng vai trò quan trọng. đ. Đó là sự phân chia của hạt nhân. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Một con vật có số nhiễm sắc thể lưỡng bội là 12. Tế bào trứng của con vật đó có 5 nhiễm sắc thể. Lời giải thích hợp lý nhất là a. nguyên phân bình thường. b. giảm phân bình thường. c. không phân ly trong giảm phân I. d. không phân ly ở giảm phân I hoặc II. đ. không phân ly trong nguyên phân. 8. Số lượng nhiễm sắc thể con trong tế bào người (lưỡng bội số 46) ở kỳ sau giảm phân II là a. 2. b. 23. c. 46. d. 69. e. 92. 9. So sánh kỳ đầu phân bào và kỳ đầu I của giảm phân. So sánh anaphase phân bào và anaphase I của bệnh teo cơ. 10. Chất ức chế khối u p53 thường hoạt động bằng cách kích thích sự biểu hiện của p21. Giải thích tại sao mất chức năng p53 sẽ dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 11. Các loại thuốc chống ung thư thường được dùng kết hợp để nhắm vào một số giai đoạn khác nhau của chu kỳ tế bào. Tại sao đây có thể là một cách tiếp cận tốt hơn so với một loại thuốc duy nhất? 12. Việc nghiên cứu chu kỳ tế bào sẽ dễ dàng hơn nhiều nếu các tế bào đang được nghiên cứu đồng bộ - tất cả đều ở cùng một giai đoạn của chu kỳ tế bào. Một số quần thể tế bào có tính đồng bộ tự nhiên.Bao phấn (cơ quan sinh dục đực) của cây hoa huệ chứa các tế bào trở thành hạt phấn hoa (giao tử đực). Khi bao phấn phát triển trong hoa, chiều dài của chúng tương quan chính xác với giai đoạn của chu kỳ phân bào trong các tế bào đó. Ví dụ, một bao phấn dài 1,5 mm chứa các tế bào ở kỳ đầu I. Bạn sẽ sử dụng bao phấn hoa huệ để nghiên cứu vai trò của cyclin và Cdk trong chu kỳ tế bào giảm nhiễm như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Di truyền, gen và nhiễm sắc thể Di truyền của quỷ Tasmanian Devil (Sarcophilus harrisii) đang có nguy cơ tuyệt chủng vì cấu trúc di truyền khiến nó dễ bị ung thư. CHƯƠNG NỘI DUNG 12.1 Các định luật thừa kế Mendel là gì? 12.2 Các alen tương tác như thế nào? 12.3 Các gen tương tác như thế nào? 12.4 Mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể là gì? 12.5 Tác dụng của các gen bên ngoài nhân là gì? 12.6 Tế bào nhân sơ truyền gen như thế nào? QUỶ TASMANIAN (Sarcophilus harrisii) không xứng đáng với danh tiếng đi kèm với biệt danh của nó và chắc chắn không xứng đáng với những gì đã xảy ra với nguồn gen của nó. Là loài thú có túi (một loại động vật có vú sinh con non) có nguồn gốc từ lục địa Úc, ác quỷ trông giống một con chó nhỏ màu đen với những mảng lông trắng. Nói chung là tốt bụng và vui tươi, nó ăn nhiều loại động vật chết. Nó vô

hại với con người và ngược lại, được mô tả trong phim hoạt hình, nó không ăn thịt thỏ sống. Khi giật mình, ma quỷ thường nhe răng và la hét để xua đuổi kẻ săn mồi; đây là cách những người định cư châu Âu đặt tên chung cho sinh vật này. Qua nhiều năm, số lượng quỷ ngày càng giảm do săn bắn và bệnh tật; gần đây hơn, nó đã tăng trở lại từ một số ít cá thể sống sót. Mối quan hệ gần gũi của các cá thể trong quần thể hiện tại đã được xác nhận bằng cách giải trình tự bộ gen của hai con quỷ từ hai đầu đối diện của đảo Tasmania. Trong số 3 tỷ nucleotide trong bộ gen của quỷ, có ít hơn một triệu điểm khác biệt; con người thể hiện sự biến đổi nhiều gấp bốn lần. Nhờ những nỗ lực bảo tồn trong thế kỷ trước, số lượng loài quỷ Tasmania hoang dã đã tăng lên khoảng 100.000 con vào năm 1996. Nhưng ẩn giấu bên trong nhiễm sắc thể của chúng là một "quả bom hẹn giờ di truyền". Năm đó, các nhà sinh vật học nhận thấy một khối u đặc biệt khủng khiếp ảnh hưởng đến mặt và cổ của quỷ. Căn bệnh ung thư khiến chúng không thể ăn uống và luôn gây chết người. Nó đã khiến số lượng quỷ dữ giảm mạnh và với tốc độ lây lan hiện tại, loài này có thể bị tuyệt chủng trong một vài năm tới. Lúc đầu, các nhà sinh học nghi ngờ có một loại virus truyền nhiễm gây ung thư, nhưng họ không thể tìm ra. Thay vào đó, họ phát hiện ra rằng chính các tế bào ung thư sẽ chuyển từ một con quỷ bị ảnh hưởng sang một con không bị ảnh hưởng khi chúng cắn nhau trong quá trình giao phối hoặc kiếm ăn; khối u sau đó phát triển ở con vật thứ hai. Điều này rất bất thường. Nếu bạn vô tình nhận tế bào ung thư từ một người không liên quan, sự khác biệt di truyền giữa hai bạn sẽ dẫn đến việc hệ thống miễn dịch của bạn nhận ra các tế bào đến là "không phải của chính mình". và họ sẽ bị từ chối và tiêu diệt. Nhưng ma quỷ có quan hệ di truyền rất chặt chẽ nên sự đào thải này không xảy ra. Một nỗ lực lớn nhằm bảo tồn quần thể quỷ Tasmania còn lại đang được tiến hành. Nhưng bài học từ di truyền học rất rõ ràng: Các cá nhân có quan hệ họ hàng có chung hầu hết gen và sự đa dạng di truyền rất quan trọng trong khả năng kháng bệnh.Làm thế nào kiến thức về di truyền có thể được sử dụng để cứu quỷ Tasmania? Xem câu trả lời ở trang 255.



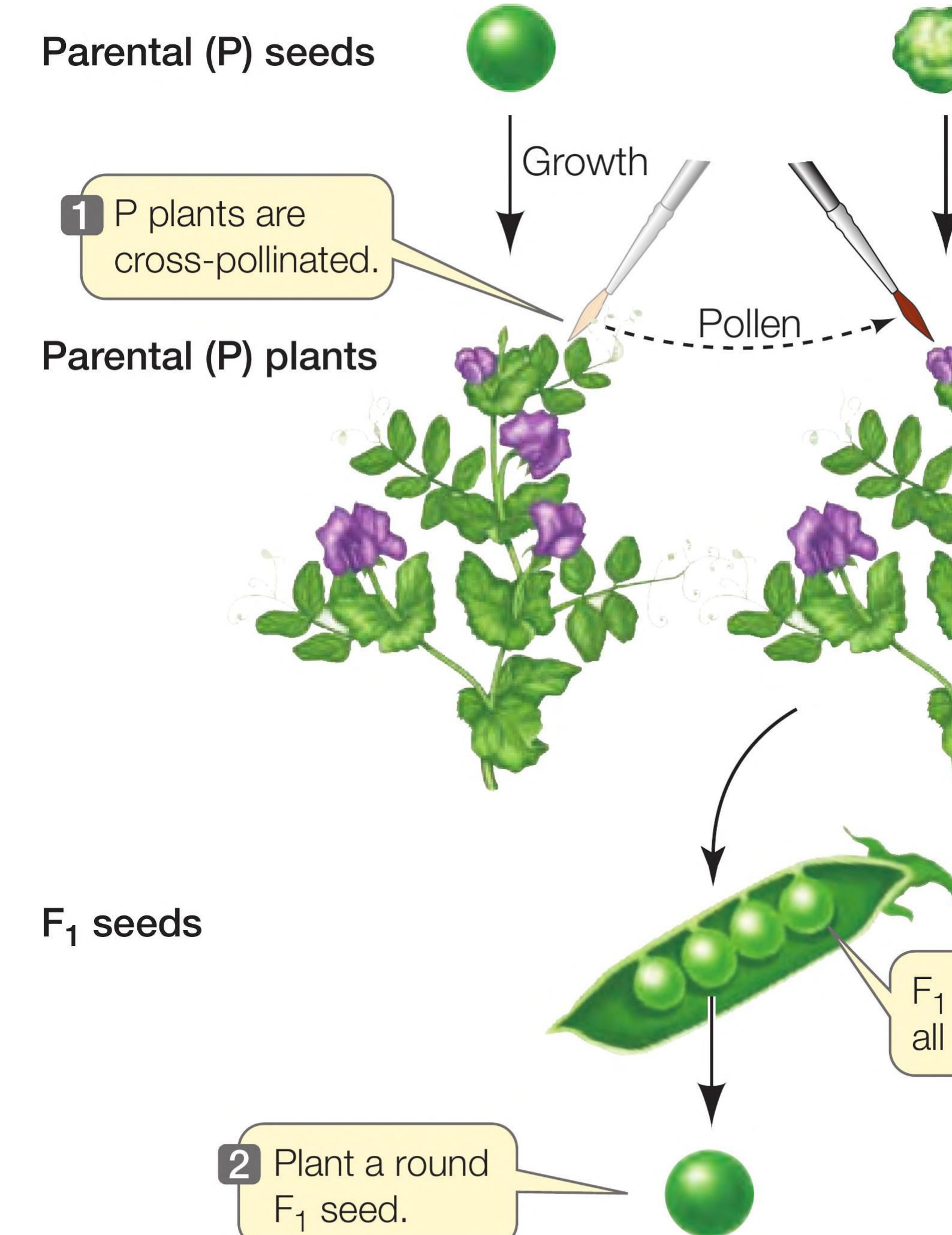
1 2.1 Định luật thừa kế Mendel là gì? 233 Định luật thừa kế Mendel là gì? Di truyền học, lĩnh vực sinh học liên quan đến di truyền, có lịch sử lâu đời. Có bằng chứng rõ ràng cho thấy con người đã cố tình nhân giống động vật (ngựa) và thực vật (cây chà là) để có những đặc tính mong muốn từ cách đây 5.000 năm. Ý tưởng chung là kiểm tra sự biến đổi tự nhiên giữa các cá thể trong một loài và "nhân giống những con tốt nhất đến mức tốt nhất và hy vọng điều tốt nhất." Đây là một phương pháp ăn thua - đôi khi con cái sinh ra có tất cả những đặc điểm tốt của bố mẹ, nhưng thường thì chúng không có. Vào giữa thế kỷ 19, hai lý thuyết đã xuất hiện để giải thích kết quả của các thí nghiệm nhân giống: “Lý thuyết di truyền pha trộn đề xuất rằng giao tử chứa các yếu tố di truyền (cái mà ngày nay chúng ta gọi là gen) hòa trộn khi giao tử hợp nhất trong quá trình thụ tinh. Giống như các loại mực có màu sắc khác nhau, hai yếu tố quyết định khác nhau mất đi tính chất riêng sau khi hòa trộn và không bao giờ có thể tách rời. Ví dụ, nếu một cây có hạt tròn, nhẵn được lai (nhân giống) với một cây có hạt nhăn, thì cây con sẽ là trung gian giữa hai cây và các yếu tố quyết định hai đặc tính của bố mẹ sẽ bị mất. â€¢ Lý thuyết về sự kế thừa hạt đề xuất rằng mỗi yếu tố quyết định có một bản chất vật lý riêng biệt; khi giao tử hợp nhất trong quá trình thụ tinh, các yếu tố quyết định vẫn còn nguyên. Theo lý thuyết này, nếu lai một cây có hạt tròn với cây có hạt nhăn thì cây con (bất kể hạt có hình dạng như thế nào) vẫn chứa các yếu tố quyết định hai tính trạng đó. Câu chuyện về cách các lý thuyết cạnh tranh này được thử nghiệm cung cấp một ví dụ tuyệt vời về cách phương pháp khoa học có thể được sử dụng để hỗ trợ một lý thuyết và bác bỏ một lý thuyết khác. Trong các phần sau, chúng ta sẽ xem xét chi tiết các thí nghiệm được thực hiện vào những năm 1860 bởi một tu sĩ và nhà khoa học người Áo, Gregor Mendel, công trình của ông đã hỗ trợ rõ ràng cho lý thuyết hạt. Mendel đã sử dụng phương pháp khoa học để kiểm tra giả thuyết của mình Sau khi bước vào chức linh mục tại một tu viện ở Brno, nơi ngày nay là Cộng hòa Séc, Gregor Mendel được gửi đến Đại học Vienna, nơi ông nghiên cứu sinh học, vật lý và toán học. Ông trở lại tu viện vào năm 1853 để giảng dạy. Vị trụ trì phụ trách đã lập một mảnh đất nhỏ để làm thí nghiệm với thực vật và khuyến khích Mendel tiếp tục với chúng (Hình 12.1). Trong bảy năm, Mendel đã lai tạo hàng nghìn cây. Phân tích dữ liệu được thu thập tỉ mỉ của ông cho thấy rằng sự kế thừa là do các yếu tố hạt. Mendel trình bày lý thuyết của mình trong hai bài giảng công khai vào năm 1865 và một ấn phẩm chi tiết vào năm 1866, nhưng công trình của ông đã bị các nhà khoa học chính thống bỏ qua cho đến năm 1900. Vào thời điểm đó, việc phát hiện ra nhiễm sắc thể đã gợi ý cho các nhà sinh học rằng gen có thể được mang trên nhiễm sắc thể.Khi họ đọc công trình của Mendel về di truyền hạt, các nhà sinh học đã kết nối các điểm giữa gen và nhiễm sắc thể. Mendel chọn nghiên cứu cây đậu vườn thông thường vì tính dễ trồng và tính khả thi của việc lai có kiểm soát. Hoa đậu có cả cơ quan sinh dục đực và cái: nhị hoa và nhụy hoa, lần lượt tạo ra các giao tử chứa trong phấn hoa và noãn. Phấn hoa Nhụy hoa Noãn Nhị Hoa đậu Hà Lan thường tự thụ tinh. Tuy nhiên, các bộ phận sinh dục đực có thể được loại bỏ khỏi một bông hoa để nó có thể được thụ tinh thủ công bằng phấn hoa của một bông hoa khác. 0&J0 0F Chuyển đến Clip truyền thông 12.1 Những khám phá của Mendel Lifel Oe.com/mcl 2.1 12.1 Gregor Mendel và Khu vườn của ông Tu sĩ người Áo Gregor Mendel (trái) đã thực hiện những thí nghiệm đột phá về di truyền học trong một khu vườn ở tu viện ở Brno, ở nơi ngày nay là Cộng hòa Séc.





234 CHƯƠNG 12 Di truyền, gen và nhiễm sắc thể Có rất nhiều giống cây đậu với những đặc điểm dễ nhận biết. Một ký tự là một đặc điểm vật lý có thể quan sát được, chẳng hạn như hình dạng hạt giống. Tính trạng là một dạng đặc biệt của một tính trạng, chẳng hạn như hạt tròn hoặc hạt nhăn. Mendel đã nghiên cứu bảy cặp giống có những đặc điểm tương phản nhau như hình dạng hạt, màu hạt và màu hoa. Những giống này là giống thuần chủng: nghĩa là khi ông lai một cây tạo ra hạt nhăn với một cây khác cùng giống, tất cả các cây con đều

tạo ra hạt nhăn. Như chúng ta sẽ thấy, Mendel đã phát triển một loạt giả thuyết để giải thích sự di truyền của những tính trạng cụ thể của hạt đậu, và sau đó thiết kế các thí nghiệm lai để kiểm tra giả thuyết của mình. Anh ta thực hiện việc lai giống của mình theo cách sau: “Anh ta loại bỏ nhị hoa khỏi những bông hoa (đã bị suy nhược) của một giống bố mẹ để nó không thể tự thụ tinh. Sau đó, ông thu thập phấn hoa từ một giống bố mẹ khác và đặt nó lên nhụy hoa của những bông hoa đã bị héo. Những cây cung cấp và nhận phấn hoa là thế hệ bố mẹ, được gọi là P. â€¢ Theo thời gian, hạt giống hình thành và được gieo trồng. Những hạt giống và cây mới tạo thành tạo thành thế hệ hiếu thảo đầu tiên, hay F1. (Từ "hiếu thảo" dùng để chỉ mối quan hệ giữa con cái và cha mẹ, từ tiếng Latin /z7zzzs, "son."). Mendel đã kiểm tra từng cây Fa để xem nó mang những đặc điểm nào và sau đó ghi lại số lượng cây Fa biểu hiện mỗi cây Fa. đặc điểm. â€¢ Trong một số thí nghiệm, cây Fa được phép tự thụ phấn và tạo ra thế hệ hiếu thảo thứ hai, hay F2. Một lần nữa, mỗi cây F2 được đặc trưng và đếm. Các thí nghiệm đầu tiên của Mendel liên quan đến lai đơn bội. Thuật ngữ "lai"; đề cập đến con cái của các con lai giữa các sinh vật khác nhau về một hoặc nhiều đặc điểm. Trong các thí nghiệm đầu tiên của Mendel, ông đã lai các giống bố mẹ (P) với các đặc điểm tương phản để tạo ra một tính trạng đơn lẻ, tạo ra các cá thể đơn nhân (từ các cá thể đơn tính trong tiếng Hy Lạp, "đơn") ở thế hệ Fx. Sau đó, anh ấy đã gieo hạt giống Pháp và cho phép cây tự thụ phấn để tạo ra thế hệ F2. Kỹ thuật này được gọi là lai đơn bội. Mendel đã thực hiện thí nghiệm tương tự với bảy nhân vật hạt đậu. Phương pháp của ông được minh họa trong Hình 1 2.2, sử dụng hình dạng hạt giống làm ví dụ. Khi ông lai một dòng tạo hạt tròn với dòng tạo hạt nhăn, tất cả các hạt F1 đều tròn - như thể đặc điểm hạt nhăn đã biến mất hoàn toàn. Tuy nhiên, khi cây Pháp được tự thụ phấn để tạo ra hạt F2 thì khoảng 1/4 số hạt bị nhăn. Những quan sát này là chìa khóa để phân biệt hai lý thuyết nêu trên: “Con cái Pháp không phải là sự pha trộn giữa hai đặc điểm của cha mẹ. Chỉ có một trong những đặc điểm hiện diện (trong trường hợp này là hạt tròn). â€¢ Một số con F2 có hạt nhăn nheo. Đặc điểm này không biến mất do sự pha trộn.Những quan sát này đã dẫn đến sự bác bỏ lý thuyết pha trộn di truyền và cung cấp sự hỗ trợ cho lý thuyết hạt. NVESTIGATINGLIFEI 12.2 Các thí nghiệm đơn bội của Mendel Mendel đã tiến hành lai giống với cây đậu và phân tích cẩn thận các kết quả để chỉ ra rằng các yếu tố quyết định di truyền là dạng hạt.3 GIẢ ĐOÀN Khi hai chủng đậu Hà Lan có các đặc điểm tương phản được lai tạo, các đặc tính của chúng được pha trộn không thể đảo ngược ở các thế hệ tiếp theo. Phương pháp Trồng hạt tròn thuần chủng Trồng hạt nhăn thuần chủng Hạt bố mẹ (P) Kết quả Hạt F2 từ F-, cây f Hạt F2: 2/4 hạt tròn, V4 nhăn (tỷ lệ 3:1). KẾT LUẬN Giả thuyết bị bác bỏ. Không có sự pha trộn không thể đảo ngược của các đặc điểm và đặc điểm lặn có thể xuất hiện trở lại ở các thế hệ tiếp theo. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aXem www.mendelweb.org/Mendel.plain.html Bây giờ chúng ta biết rằng các yếu tố quyết định di truyền thực ra không phải là "hạt"; nhưng chúng là những thực thể khác biệt về mặt vật lý: các chuỗi DNA được mang trên nhiễm sắc thể.


Parental (P) seeds
Growth
1 P plants are cross-pollinated.
Pollen
Parental (P) plants
F1 seeds
F1 all
2 Plant a round F1 seed.

12.1 Định luật thừa kế Mendel là gì? 235 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: â– Bài báo gốc về thí nghiệm monohybrid của Mendel Phiên bản gốc tiếng Đức của bài báo của Mendel, Versuche uber Pflanzen-Hybriden, với bản dịch tiếng Anh và các ghi chú giải thích mở rộng, có sẵn trực tuyến: www.mendelweb. org/ Mendel.plain.html. Phân tích dữ liệu Các phép lai đơn bội của Mendel là chìa khóa để ông bác bỏ lý thuyết di truyền pha trộn (xem Hình 12.2). Một trong những cây lai đơn bội của ông là giữa cây đậu xanh và đậu hạt vàng thuần chủng. Ông quan sát thấy rằng tất cả các cây đậu' Thế hệ F1 có hạt màu vàng. Mendel sau đó cho phép cây F1 tự thụ phấn và màu sắc hạt giống của thế hệ F2 được phân tích. Bảng này trình bày dữ liệu thực tế từ từng cây ở thế hệ F2 như đã trình bày trong bài báo của Mendel. Mendel đã thực hiện các phép tính toán học và trong phần sau của bài báo, ông đã chỉ ra các tỷ lệ tổng thể của hai tính trạng này. Tuy nhiên, ông không thực hiện phân tích thống kê để xác định liệu các biến thể trong dữ liệu có phản ánh một mô hình di truyền chung hay chỉ đơn giản là do ngẫu nhiên. CÂU 1 Sử dụng giả thuyết tỉ lệ hạt vàng và hạt xanh ở thế hệ F2 là 3:1 và thực hiện phép kiểm chi bình phương để phân tích kết quả cho từng cây trong bảng (tham khảo Phụ lục B để biết thông tin về chi- phép thử hình vuông). Bạn có thể kết luận gì về giả thuyết này từ từng cây riêng lẻ? Có bao nhiêu cây thánh giá có giá trị P > 0,05? CÂU HỎI 2 Bây giờ hãy tổng hợp dữ liệu từ tất cả các nhà máy và chạy lại phân tích chi bình phương. Bạn có thể kết luận gì? Phân tích của bạn chỉ ra điều gì về nhu cầu sử dụng số lượng lớn sinh vật trong nghiên cứu di truyền? Màu hạt thực vật Vàng Xanh lục 1 25 11 2 32 7 3 14 5 4 70 27 5 24 13 6 20 6 7 32 13 8 44 9 9 50 14 10 44 18 Đi tới BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Tất cả bảy phép lai giữa các giống với độ tương phản các đặc điểm cho cùng loại dữ liệu (Bảng 1 2.1). Ở thế hệ Pháp, chỉ có một trong hai đặc điểm được nhìn thấy, nhưng đặc điểm còn lại xuất hiện trở lại ở khoảng 1/4 số con ở thế hệ F2. Mendel gọi tính trạng xuất hiện ở Pháp và có nhiều ở F2 là tính trạng trội, còn tính trạng còn lại là tính trạng lặn. Ở thế hệ F2, tỉ lệ tính trạng trội và tính trạng lặn là khoảng 3:1. (Để tính các tỉ số ở Bảng 12.1, ta lấy số cây F2 mang tính trạng trội chia cho số cây có tính trạng lặn.) Bạn có thể thấy ở Bảng 12.1 với mỗi tính trạng, Mendel đếm được hàng trăm, thậm chí hàng nghìn hạt F2 hoặc thực vật đến BẢNG 12.1 Kết quả của Mendel từ các phép lai đơn sắc Kiểu hình thế hệ bố mẹ Kiểu hình thế hệ F2 Tính trội Tính lặn Tính trội Tính lặn Tổng tỷ lệ Hạt tròn x Hạt nhăn 5.474 1.850 7.324 2,96:1 Hạt vàng x Hạt xanh 6.022 2.001 8.023 3,01:1 Hoa màu tím x Hoa trắng 705 224 929 3,15:1 Quả phồng x Quả bó 882 299 1.181 2,95:1 Quả xanh x Quả vàng 428 152 580 2,82:1 Hoa hướng trục x Hoa đầu cuối 651 207 858 3,14:1 Thân cao x Thân lùn (1 m) (0,3 m) 787 111 1.064 2,84:1

236 CHƯƠNG 12 Sự kế thừa, gen và nhiễm sắc thể xem có bao nhiêu mang mỗi tính trạng. Như chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn dưới đây, xác suất một cây kế thừa một tính trạng cụ thể không phụ thuộc vào xác suất một cây khác thừa hưởng tính trạng tương tự. Nếu Mendel chỉ quan sát một số con cháu F2 thuộc thế hệ “tròn x nhăn”; chéo, có thể tình cờ anh ta chỉ tìm thấy những hạt tròn. Hoặc có thể anh ta đã tìm thấy tỷ lệ hạt nhăn cao hơn anh ta. Để khám phá các mô hình tuần hoàn và phát triển các quy luật di truyền của mình, Mendel đã sử dụng số lượng rất lớn thực vật. Mendel tiếp tục mở rộng lý thuyết hạt. Ông đề xuất rằng các yếu tố quyết định di truyền - ở đây chúng ta sẽ gọi chúng là gen, mặc dù Mendel không sử dụng thuật ngữ đó - xảy ra theo cặp và phân ly (riêng biệt) với nhau trong quá trình hình thành giao tử. Ông kết luận rằng mỗi cây đậu có hai gen cho mỗi đặc tính (chẳng hạn như hình dạng hạt), một gen được thừa hưởng từ bố hoặc mẹ. Bây giờ chúng tôi sử dụng thuật ngữ lưỡng bội để mô tả trạng thái có hai bản sao của mỗi gen; đơn bội chỉ có một bản sao duy nhất. Mendel kết luận rằng trong khi mỗi giao tử chứa một bản sao của mỗi gen thì hợp tử thu được lại chứa hai bản sao, bởi vì nó được tạo ra bởi sự kết hợp của hai giao tử. Hơn nữa, những đặc điểm khác nhau phát sinh từ các dạng gen khác nhau (nay gọi là alen) cho một tính cách cụ thể. Ví dụ, Mendel đã nghiên cứu hai alen quy định hình dạng hạt: một alen gây ra hạt tròn và alen kia gây ra hạt nhăn. Một sinh vật đồng hợp tử về một gen có hai alen giống nhau (ví dụ, hai bản sao của alen đối với hạt tròn). Một sinh vật dị hợp tử về một gen có hai alen khác nhau (ví dụ, một alen cho hạt tròn và một alen cho hạt nhăn). Ở một dị hợp tử, một trong hai alen có thể là trội (chẳng hạn như tròn, R) và alen còn lại là lặn (nhăn, r). Theo quy ước, các alen trội được ký hiệu bằng chữ in hoa và các alen lặn bằng chữ thường. Hình dáng bên ngoài của một sinh vật là kiểu hình của nó. Mendel đề xuất rằng kiểu hình là kết quả của kiểu gen, hay cấu tạo di truyền của sinh vật có kiểu hình. Hạt tròn và hạt nhăn là hai kiểu hình do ba kiểu gen có thể có: kiểu hình hạt nhăn được tạo ra bởi kiểu gen rr, trong khi kiểu hình hạt tròn được tạo ra bởi một trong hai kiểu gen RR hoặc Rr (vì alen R chiếm ưu thế

so với r). alen). rr Thế hệ bố mẹ (P) cf j x 9 ^ A A R R Giao tử r \ Tinh trùng R R thế hệ r 9 Rr 9 Rr tggs r 9 Rr 9 Rr Rr Rr 9 x 9 A A R r Giao tử R \ Tinh trùng R r F2 thế hệ Â'9 9 RR Rr Trứng 9 Q Rr rr f\ _ Kiểu hình hạt giống xuất hiện với tỷ lệ 3:1. Một cây đồng hợp tử về R được lai với một cây đồng hợp tử về r. Các giao tử của bố mẹ kết hợp với nhau để tạo ra cây F1 có kiểu gen Rr và kiểu hình hạt tròn. Cây F1 dị hợp tử tạo ra giao tử đơn bội và tự thụ phấn.Sự kết hợp khác nhau của các alen từ bố và mẹ tạo ra hai kiểu hình hạt giống khác nhau ở thế hệ F2. 12.3 Giải thích của Mendelf về sự kế thừa Mendel kết luận rằng sự kế thừa phụ thuộc vào các yếu tố riêng biệt từ mỗi bố mẹ và không hòa quyện vào con cái. Các tổ hợp alen tạo ra từ quá trình lai có thể được dự đoán bằng cách sử dụng phương pháp bình phương Punnett, một phương pháp được nhà di truyền học người Anh Reginald Punnett nghĩ ra vào năm 1905. Thiết bị này đảm bảo rằng chúng tôi xem xét tất cả các tổ hợp giao tử có thể có khi tính toán tần số kiểu gen dự kiến của thế hệ con. Một hình vuông Punnett trông như thế này: Giao tử đực R r Định luật thứ nhất của Mendel phát biểu rằng hai bản sao của một gen phân ly. Các lý thuyết của Mendel giải thích tỷ lệ các tính trạng ở thế hệ Fa và F2 của cá thể lai của ông như thế nào chéo? Định luật đầu tiên của Mendel - định luật phân ly - quy định rằng khi bất kỳ cá thể nào tạo ra giao tử, hai bản sao của một gen sẽ tách ra, sao cho mỗi giao tử chỉ nhận được một bản sao. Như vậy các giao tử từ bố mẹ có kiểu gen RR đều sẽ mang R; giao tử từ bố mẹ rr đều sẽ mang r; và thế hệ con cháu lai giữa các bố mẹ này đều sẽ là Rr, tạo ra hạt có kiểu hình tròn (Hình 1 2.3). Bây giờ hãy xem xét thành phần của thế hệ F2. Bởi vì các alen phân ly nên một nửa số giao tử do thế hệ Fa tạo ra sẽ có alen R và nửa còn lại sẽ có alen r. Khi các giao tử này kết hợp với nhau để tạo thành thế hệ tiếp theo (F2) thì kiểu gen nào được tạo ra? Con cái ^ giao tử r Đó là một lưới đơn giản với tất cả các kiểu gen của giao tử đực (tinh trùng đơn bội) có thể có được hiển thị dọc theo phía trên và tất cả các kiểu gen của giao tử cái (trứng đơn bội) có thể có dọc theo phía bên trái. Lưới được hoàn thành bằng cách điền vào mỗi ô vuông kiểu gen lưỡng bội có thể được tạo ra từ mỗi tổ hợp giao tử. Trong ví dụ này, để điền vào ô vuông trên cùng bên phải, chúng ta nhập R từ giao tử cái (tế bào trứng) và r từ giao tử đực (tế bào tinh trùng trong ống phấn hoa), thu được Rr. Khi ô vuông Punnett được điền vào, chúng ta có thể dễ dàng thấy rằng có bốn tổ hợp alen có thể có ở thế hệ F2: RR, Rr, rR và rr (xem Hình 12.3). Vì R là trội nên có 3 cách để thu được hạt tròn ở thế hệ F2Giao tử đực R r Định luật thứ nhất của Mendel phát biểu rằng hai bản sao của một gen phân ly. Làm thế nào để các lý thuyết của Mendel giải thích tỷ lệ các tính trạng được thấy ở thế hệ Fa và F2 của các con lai đơn nhân của ông? Định luật đầu tiên của Mendel - định luật phân ly - quy định rằng khi bất kỳ cá thể nào tạo ra giao tử, hai bản sao của một gen sẽ tách ra, sao cho mỗi giao tử chỉ nhận được một bản sao. Như vậy các giao tử từ bố mẹ có kiểu gen RR đều sẽ mang R; giao tử từ bố mẹ rr đều sẽ mang r; và thế hệ con cháu lai giữa các bố mẹ này đều sẽ là Rr, tạo ra hạt có kiểu hình tròn (Hình 1 2.3). Bây giờ hãy xem xét thành phần của thế hệ F2. Bởi vì các alen phân ly nên một nửa số giao tử do thế hệ Fa tạo ra sẽ có alen R và nửa còn lại sẽ có alen r. Khi các giao tử này kết hợp với nhau để tạo thành thế hệ tiếp theo (F2) thì kiểu gen nào được tạo ra? Con cái ^ giao tử r Đó là một lưới đơn giản với tất cả các kiểu gen của giao tử đực (tinh trùng đơn bội) có thể có được hiển thị dọc theo phía trên và tất cả các kiểu gen của giao tử cái (trứng đơn bội) có thể có dọc theo phía bên trái. Lưới được hoàn thành bằng cách điền vào mỗi ô vuông kiểu gen lưỡng bội có thể được tạo ra từ mỗi tổ hợp giao tử. Trong ví dụ này, để điền vào ô vuông trên cùng bên phải, chúng ta nhập R từ giao tử cái (tế bào trứng) và r từ giao tử đực (tế bào tinh trùng trong ống phấn hoa), thu được Rr. Khi ô vuông Punnett được điền vào, chúng ta có thể dễ dàng thấy rằng có bốn tổ hợp alen có thể có ở thế hệ F2: RR, Rr, rR và rr (xem Hình 12.3). Vì R là trội nên có 3 cách để thu được hạt tròn ở thế hệ F2Giao tử đực R r Định luật thứ nhất của Mendel phát biểu rằng hai bản sao của một gen phân ly. Làm thế nào để các lý thuyết của Mendel giải thích tỷ lệ các tính trạng được thấy ở thế hệ Fa và F2 của các con lai đơn nhân của ông? Định luật đầu tiên của Mendel - định luật phân ly - quy định rằng khi bất kỳ cá thể nào tạo ra giao tử, hai bản sao của một gen sẽ tách ra, sao cho mỗi giao tử chỉ nhận được một bản sao. Như vậy các giao tử từ bố mẹ có kiểu gen RR đều sẽ mang R; giao tử từ bố mẹ rr đều sẽ mang r; và thế hệ con cháu lai giữa các bố mẹ này đều sẽ là Rr, tạo ra hạt có kiểu hình tròn (Hình 1 2.3). Bây giờ hãy xem xét thành phần của thế hệ F2. Bởi vì các alen phân ly nên một nửa số giao tử do thế hệ Fa tạo ra sẽ có alen R và nửa còn lại sẽ có alen r. Khi các giao tử này kết hợp với nhau để tạo thành thế hệ tiếp theo (F2) thì kiểu gen nào được tạo ra? Con cái ^ giao tử r Đó là một lưới đơn giản với tất cả các kiểu gen của giao tử đực (tinh trùng đơn bội) có thể có được hiển thị dọc theo phía trên và tất cả các kiểu gen của giao tử cái (trứng đơn bội) có thể có dọc theo phía bên trái. Lưới được hoàn thành bằng cách điền vào mỗi ô vuông kiểu gen lưỡng

bội có thể được tạo ra từ mỗi tổ hợp giao tử. Trong ví dụ này, để điền vào ô vuông trên cùng bên phải, chúng ta nhập R từ giao tử cái (tế bào trứng) và r từ giao tử đực (tế bào tinh trùng trong ống phấn hoa), thu được Rr. Khi ô vuông Punnett được điền vào, chúng ta có thể dễ dàng thấy rằng có bốn tổ hợp alen có thể có ở thế hệ F2: RR, Rr, rR và rr (xem Hình 12.3). Vì R là trội nên có 3 cách để thu được hạt tròn ở thế hệ F2Khi ô vuông Punnett được điền vào, chúng ta có thể dễ dàng thấy rằng có bốn tổ hợp alen có thể có ở thế hệ F2: RR, Rr, rR và rr (xem Hình 12.3). Vì R là trội nên có 3 cách để thu được hạt tròn ở thế hệ F2Khi ô vuông Punnett được điền vào, chúng ta có thể dễ dàng thấy rằng có bốn tổ hợp alen có thể có ở thế hệ F2: RR, Rr, rR và rr (xem Hình 12.3). Vì R là trội nên có 3 cách để thu được hạt tròn ở thế hệ F2

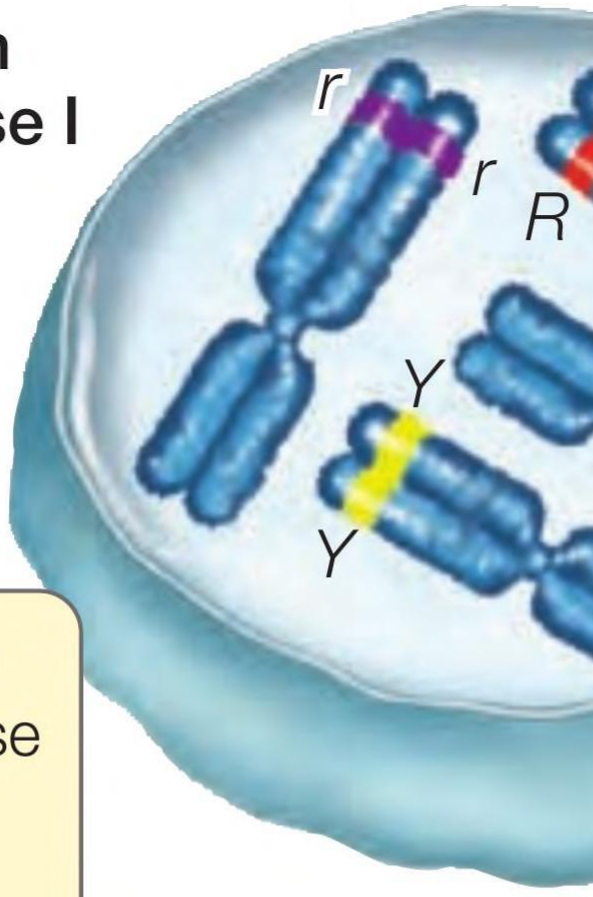
Cha mẹ lưỡng bội Rr 12.1 | Vị trí này trên nhiễm sắc thể là vị trí của gen có các alen R và r quy định hình dạng hạt. (4 Trước giảm phân I, mỗi nhiễm sắc thể tương đồng sẽ sao chép. Khi kết thúc giảm phân I, hai nhiễm sắc thể này được phân tách thành các tế bào con riêng biệt. Giảm phân II ^ R r Bốn giao tử đơn bội Vào cuối giảm phân II, mỗi giao tử đơn bội chứa một thành viên của mỗi cặp nhiễm sắc thể tương đồng, và do đó có một alen cho mỗi gen.12.4 Giảm phân giải thích cho sự phân chia các alen Mặc dù Mendel không có kiến thức về nhiễm sắc thể hoặc giảm phân, nhưng ngày nay chúng ta biết rằng một cặp alen cư trú trên các nhiễm sắc thể tương đồng, và các alen đó phân ly trong quá trình giảm phân (kiểu gen RR, Rr hoặc rR), nhưng chỉ có một cách để thu được hạt nhăn (kiểu gen rr). Do đó, chúng tôi dự đoán tỷ lệ 3:1 của các kiểu hình này ở thế hệ F2, rất gần với tỷ lệ Mendel tìm thấy bằng thực nghiệm đối với tất cả các tính trạng mà ông so sánh (xem Bảng 12.1). Mendel đã không còn sống để thấy lý thuyết của mình được đặt trên một nền tảng vật lý vững chắc với những khám phá về nhiễm sắc thể và DNA. Các gen ngày nay được biết đến là những chuỗi DNA tương đối ngắn (vài nghìn cặp bazơ) được tìm thấy trên các phân tử DNA dài hơn nhiều tạo nên nhiễm sắc thể (thường là Định luật di truyền Mendel là gì? dài 237 triệu cặp bazơ). Ngày nay chúng ta có thể hình dung các alen khác nhau của một gen phân ly khi các nhiễm sắc thể tách ra trong quá trình giảm phân I (Hình 1 2.4). Hiện nay chúng ta cũng biết rằng các gen xác định kiểu hình chủ yếu bằng cách tạo ra các protein có chức năng cụ thể, chẳng hạn như enzyme. Trong nhiều trường hợp, gen trội được biểu hiện (phiên mã và dịch mã) để tạo ra protein chức năng, trong khi gen lặn bị đột biến khiến nó không còn được biểu hiện hoặc mã hóa cho protein đột biến không có chức năng. Ví dụ, kiểu hình hạt nhăn của đậu Hà Lan là do thiếu enzyme gọi là enzyme phân nhánh tinh bột 1 (SBE1), enzyme này rất cần thiết cho quá trình tổng hợp tinh bột. Với ít tinh bột hơn, hạt đang phát triển có nhiều sucrose hơn và điều này gây ra dòng nước chảy vào do thẩm thấu. Khi hạt trưởng thành và khô đi, nước bị mất đi, để lại hạt bị teo lại. Một bản sao duy nhất của alen R tạo ra đủ chức năng SBE1 để ngăn chặn kiểu hình nhăn, điều này giải thích sự thống trị của R so với r. Mendel xác minh giả thuyết của mình bằng cách thực hiện phép lai thử nghiệm Như đã đề cập ở trên, Mendel đi đến định luật thừa kế bằng cách phát triển một loạt giả thuyết và sau đó thiết kế các thí nghiệm để kiểm tra chúng. Một giả thuyết như vậy là có thể có hai tổ hợp alen (RR hoặc Rr) đối với các hạt có kiểu hình tròn. Mendel đã xác minh giả thuyết này bằng cách thực hiện lai thử nghiệm với hạt Fa có nguồn gốc từ nhiều giống lai khác. Phép lai thử nghiệm được sử dụng để xác định xem một cá thể biểu hiện tính trạng trội là đồng hợp tử hay dị hợp tử. Cá thể được đề cập được lai với cá thể đồng hợp tử về tính trạng lặn - dễ xác định,vì tất cả các cá thể có kiểu hình lặn đều đồng hợp tử về tính trạng đó. Thể đồng hợp lặn về gen hình hạt có hạt nhăn và kiểu gen rr. Cá thể được kiểm tra ban đầu có thể được mô tả là R_ vì chúng ta chưa biết danh tính của alen thứ hai. Chúng ta có thể dự đoán hai kết quả có thể xảy ra: • Nếu cá thể được kiểm tra là đồng hợp tử trội (RR), tất cả con cái của phép lai kiểm tra sẽ là Rr và biểu hiện tính trạng trội (hạt tròn) (Hình 1 2.5, bên trái). • Nếu cá thể được kiểm tra là dị hợp tử (Rr), thì khoảng một nửa số con của con lai thử nghiệm sẽ dị hợp tử và biểu hiện tính trạng trội (Rr), và nửa còn lại sẽ đồng hợp tử về tính trạng lặn (rr) (Hình 12.5, bên phải). Mendel thu được kết quả phù hợp với cả hai dự đoán này; do đó giả thuyết của ông đã dự đoán chính xác kết quả của phép lai thử nghiệm của ông. Định luật thứ hai của Mendel phát biểu rằng các bản sao của các gen khác nhau phân loại độc lập. Hãy xem xét một sinh vật dị hợp tử về hai gen (RrYy). Trong ví dụ này, các alen R và Y trội đến từ một bố mẹ và các alen lặn r và y đến từ bố mẹ kia. Khi sinh vật này tạo ra giao tử, các alen R và Y luôn đi cùng nhau trong một giao tử, còn r và y

238 CHƯƠNG 12 Di truyền, gen và nhiễm sắc thể NĂM SÓC CUỘC SỐNG ^^ ^^ ^^^H 12.5 Đồng hợp tử hay dị hợp tử? Một cá thể có kiểu hình trội có thể có kiểu gen đồng hợp tử hoặc dị hợp tử. Phép lai thử nghiệm xác định cái nào.3 GIẢ THUYẾT Con cháu của phép lai thử nghiệm có thể tiết lộ liệu một sinh vật là đồng hợp tử hay dị hợp tử. Thế hệ bố mẹ (P) F-, Phương pháp thế hệ tKiểm tra những hạt đậu tròn có kiểu gen không xác định.. R_ rr â€¢ Q ..bằng cách lai chúng với những hạt đậu nhăn có kiểu gen đã biết (đồng hợp tử lặn). ^ Nếu cây đang được thử nghiệm Â £3*1 Nếu cây đang được thử nghiệm ^ là đồng hợp tử... ^ là dị hợp tử... RR Rr Q X^X X^X Q X^X X^X R R r r Giao tử R r r r Kết quả R Trứng R Tinh trùng Tinh trùng 9 Rr 9 Rr R Trứng r 9 Rr 9 Rr 9 9 Q Q Rr Rr rr rr / I Khi cây F1 tự thụ phấn, các giao tử kết hợp ngẫu nhiên để tạo ra thế hệ F2 có bốn kiểu hình theo tỷ lệ 9:3:3:1. - - T _ A Tinh trùng thế hệ F2 RY RY Ry rY ry 9 9 9 9 RRYY RRYy RrYY RrYy Ry 9 9 9 9 Trứng rY RRYy Rryy RrYy Rryy 9 9 RrYY RrYy rrYY rrYy ry 9 9 Q RrYy Rryy rrYy rryy 12.6 Phân loại độc lập The 16 tổ hợp giao tử có thể có trong phép lai chéo này tạo ra 9 kiểu gen khác nhau. Vì R và Y lần lượt là trội so với r và y nên chín kiểu gen tạo ra bốn kiểu hình với tỷ lệ 9:3:3:1 . Kết quả này cho thấy hai gen phân ly độc lập. â– .khi đó tất cả con cháu sẽ mang kiểu hình trội (tròn). v j 3 . . .khi đó một nửa số hạt thập tự sẽ nhăn nheo, và một nửa sẽ tròn. v j KẾT LUẬN KẾT LUẬN Cây đang khảo nghiệm là Cây đang khảo nghiệm có khả năng là cây đồng hợp tử. dị hợp tử. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aXem www.mendelweb.org/Mendel.plain.html Tới Hoạt động 12.1 Đồng hợp tử hay dị hợp tử? Các alen Lifel Oe.com/acl 2.1 ở một alen khác? Hoặc một giao tử có thể nhận được một alen lặn và một alen trội (R và y hoặc r và Y) không? Mendel đã thực hiện một loạt thí nghiệm khác để trả lời những câu hỏi này. Ông bắt đầu với những hạt đậu có hai đặc điểm khác nhau: hình dạng hạt và màu sắc hạt. Một giống bố mẹ chỉ tạo ra hạt tròn, màu vàng (RRYY) và giống bố mẹ kia chỉ tạo ra hạt xanh, nhăn nheo (rryy). Phép lai giữa hai giống này tạo ra thế hệ T1 trong đó tất cả các cây đều là RrYy. Bởi vì các alen R và Y chiếm ưu thế nên các hạt ¥1 đều có hình tròn và màu vàng. Mendel tiếp tục thí nghiệm này ở thế hệ F2 bằng cách thực hiện phép lai hai con lai - phép lai giữa các cá thể dị hợp tử kép giống hệt nhau. Trong trường hợp này, ông chỉ đơn giản cho phép các cây T1, tất cả đều là cây dị hợp tử kép, tự thụ phấn. Tùy thuộc vào việc các alen của hai gen được di truyền cùng nhau hay riêng biệt, có hai kết quả có thể xảy ra, như Mendel đã thấy: 1. Các alen có thể duy trì các mối liên kết mà chúng có trong thế hệ cha mẹ - chúng có thể được liên kết với nhau. Nếu đúng như vậy thì cây Â1 sẽ tạo ra hai loại giao tử (RY và ry).Thế hệ con cháu F2 do sự tự thụ phấn của những cây T1 này sẽ bao gồm hai kiểu hình: màu vàng tròn và màu lục nhăn với tỷ lệ 3:1, giống như ở cây lai đơn bội. 2. Sự phân tách R khỏi r có thể độc lập với sự phân tách Y khỏi y - hai gen có thể không liên kết với nhau. Trong trường hợp này, bốn loại giao tử sẽ được tạo ra với số lượng bằng nhau: RY, Ry, rY và ry. Các giao tử này khi kết hợp ngẫu nhiên sẽ tạo ra thế hệ F2 có 4 kiểu hình (vàng tròn, xanh tròn, vàng nhăn, xanh nhăn). Đưa những khả năng này vào một ô vuông Punnett, chúng ta có thể dự đoán rằng bốn kiểu hình này sẽ xuất hiện với tỷ lệ 9:3:3: 1. Việc lai hai giống Mendel đã củng cố cho dự đoán thứ hai: bốn kiểu hình khác nhau xuất hiện ở thế hệ F2 vào năm tỷ lệ khoảng 9:3:3:1 (Hình 12.6). Trên cơ sở những thí nghiệm như vậy, Mendel đã đề xuất định luật thứ hai của mình - định luật

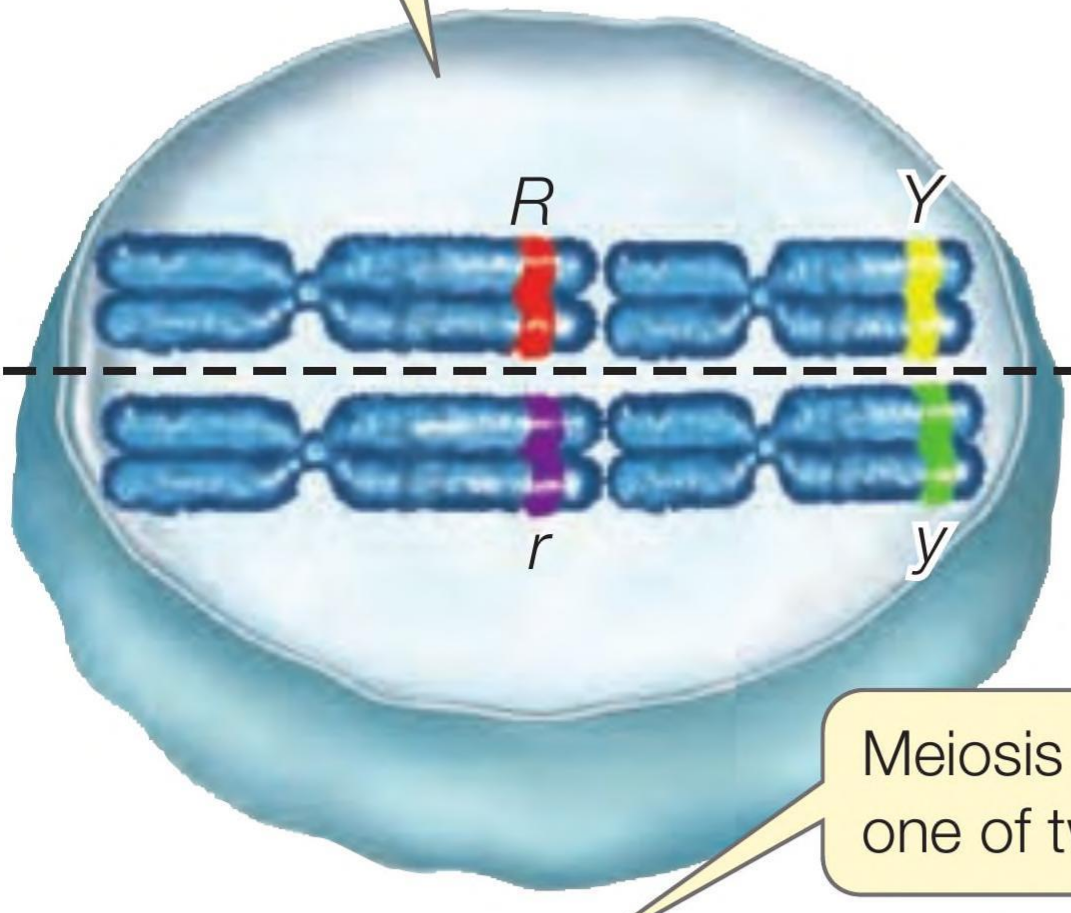
12.1 Định luật thừa kế Mendel là gì? Phân li độc lập: các alen của các gen khác nhau phân li độc lập với nhau trong quá trình hình thành giao tử. Trong ví dụ trên, sự phân ly của các alen R và r không phụ thuộc vào sự phân chia của các alen Y và y. Như bạn sẽ thấy ở phần sau của chương này, quy luật này không phổ biến như quy luật phân ly vì nó không áp dụng cho các gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể. Tuy nhiên, thật đúng khi nói rằng các nhiễm sắc thể phân ly độc lập trong quá trình hình thành giao tử, và hai gen bất kỳ nằm trên các cặp nhiễm sắc thể riêng biệt cũng vậy (Hình 1 2.7). Xác suất có thể được sử dụng để dự đoán sự kế thừa Một chìa khóa dẫn đến thành công của Mendel là việc ông sử dụng cỡ mẫu lớn. Bằng cách đếm số lượng con cháu từ mỗi con lai, ông đã quan sát được những mô hình rõ ràng cho phép ông xây dựng lý thuyết của mình. Sau khi công trình của ông được công nhận rộng rãi, các nhà di truyền học bắt đầu sử dụng các phép tính xác suất đơn giản để dự đoán tỷ lệ kiểu gen và kiểu hình ở thế hệ con cháu của một con lai hoặc giao phối nhất định. Họ sử dụng số liệu thống kê để xác định xem kết quả thực tế có khớp với dự đoán hay không (xem Làm việc với Dữ liệu, trang 235). Bạn có thể nghĩ đến xác suất bằng cách xem xét việc tung đồng xu. Các quy ước cơ bản về xác suất rất đơn giản: â€¢ Nếu một sự kiện hoàn toàn chắc chắn xảy ra thì xác suất của nó là 1.

â€¢ Nếu nó không thể xảy ra thì xác suất của nó là 0. â€¢ Tất cả các sự kiện khác đều có xác suất nằm trong khoảng từ 0 và 1. Có hai kết quả có thể xảy ra khi tung đồng xu và cả hai đều có khả năng xảy ra như nhau, vì vậy xác suất ra mặt ngửa là 1/2 - cũng như xác suất ra mặt sấp. Nếu tung hai đồng xu (ví dụ một xu và một xu), mỗi đồng xu sẽ hoạt động độc lập với nhau (Hình 12.8). Xác suất để cả hai đồng xu đều ngửa là bao nhiêu? Trong một nửa số lần tung đồng xu, đồng xu ngửa, và trong một nửa số đó, đồng xu ngửa. Xác suất để cả hai đồng xu đều ngửa là 1/2 x 1/2 = 1/4. Nói chung, xác suất để hai kết quả độc lập xảy ra cùng nhau được tìm thấy bằng cách nhân hai xác suất riêng lẻ đó. Điều này có thể được áp dụng cho cây lai đơn bội (xem Hình 12.3). Sau khi cây Rr F1 tự thụ phấn, xác suất cây F2 có kiểu gen RR là 1/2 x 1/2 = 1/4, vì khả năng tinh trùng mang kiểu gen R là 1/2 và khả năng trứng có kiểu gen R cũng là 1/2. Tương tự, xác suất sinh ra con rr cũng là 1/4. Xác suất cũng có thể được sử dụng để dự đoán tỷ lệ kiểu hình trong phép lai hai con lai. Hãy xem thử nghiệm này diễn ra như thế nào trong Hình 12.6. Sử dụng các nguyên tắc mô tả ở trên, chúng ta có thể tính xác suất để hạt F2 tròn. Điều này được tìm thấy bằng cách cộng xác suất của dị hợp tử Rr (1/2) với xác suất của đồng hợp tử RR (1/4): tổng cộng là 3/4. Với lý luận tương tự, xác suất để hạt có màu vàng cũng là 3/4. Hai tính trạng được xác định bởi các gen riêng biệt và độc lập với nhau,vì vậy: â€¢ Xác suất chung cho cả hình tròn và màu vàng là 3/4 x 3/4 = 9/l6. Xác suất để hạt F2 vừa nhăn vừa vàng là bao nhiêu? Xác suất RY ry Ry rY Bốn kiểu gen giao tử đơn bội RY, Ry, Ry, RY 12.7 Giảm phân giải thích cho sự phân loại độc lập của các alen Hiện nay chúng ta biết rằng các bản sao của gen trên các nhiễm sắc thể khác nhau được phân tách độc lập trong kỳ giữa I của giảm phân. Như vậy, bố mẹ có kiểu gen RrYy có thể tạo ra giao tử có bốn kiểu gen khác nhau. SMhH Tới phần Hướng dẫn hoạt hình 1 2.1 Phân loại độc lập của các alen Lifel Oe.com/atl 2.1

Diploid parent in meiotic Prophase I
RrYy



1 When homologs line up on either side of the metaphase plate during metaphase I, where *R* and *r* go…



Meiosis contin
one of two ori

240 CHƯƠNG 12 Sự kế thừa, gen và nhiễm sắc thể R r Vì có hai cách để đạt được một dị hợp tử, nên chúng tôi cộng xác suất của hai kết quả riêng lẻ: V4 + 1/4 = V2 (quy tắc cộng). \ : d 12.8 Sử dụng các phép tính xác suất trong di truyền học Giống như kết quả của việc tung đồng xu, xác suất của bất kỳ sự kết hợp nào của các alen xuất hiện ở con cái của một con lai có thể thu được bằng cách nhân xác suất của mỗi sự kiện. Vì một dị hợp tử có thể được hình thành theo hai cách nên hai xác suất này được cộng lại với nhau. màu vàng lại là 3/4; xác suất bị nhăn là V2 x V2 = i/4, vì vậy: • Xác suất chung của cả nhăn và vàng là 1/4 X 3/4 = 3/16. Với lý do tương tự: â€¢ Xác suất chung của cả vòng (3/4) và vòng xanh (V4) cũng là 3/16. Cuối cùng: â€¢ Xác suất chung của cả nhăn và xanh là 1/4 X i/4 = Vl6. Nhìn vào tất cả bốn kiểu hình, chúng ta thấy rằng chúng được dự đoán sẽ xuất hiện theo tỷ lệ 9:3:3: 1. Có thể sử dụng hình vuông Punnett hoặc những phép tính xác suất đơn giản này để xác định tỷ lệ dự kiến sinh ra con cái có kiểu hình cụ thể. Trong phép lai hai giống đã thảo luận ở trên, khoảng 1/16 số hạt F2 được cho là sẽ nhăn và có màu xanh. Nhưng điều này không có nghĩa là trong số 16 hạt F2 sẽ luôn có đúng một hạt xanh, nhăn nheo. Đối với bất kỳ lần tung đồng xu nào, xác suất mặt ngửa không phụ thuộc vào những gì đã xảy ra trong tất cả các lần tung đồng xu trước đó. Ngay cả khi bạn nhận được ba mặt ngửa liên tiếp, cơ hội xuất hiện mặt ngửa ở lần tung tiếp theo vẫn là V2, và hoàn toàn có khả năng tung đồng xu bốn lần và nhận được bốn mặt ngửa. Nhưng nếu bạn tung đồng xu nhiều lần, khả năng cao bạn sẽ nhận được mặt ngửa trong khoảng một nửa số lần tung. Nếu Mendel chỉ kiểm tra một vài con cháu trong mỗi con lai của mình thì khó có khả năng ông ấy đã quan sát được các tỷ lệ kiểu hình mà ông ấy đã quan sát được. Chính cỡ mẫu lớn đã cho phép ông xác định được các mô hình di truyền cơ bản. Định luật Mendel có thể được quan sát thấy trong phả hệ của con người. Quy luật di truyền của Mendel được áp dụng như thế nào đối với con người? Mendel đã tìm ra định luật của mình bằng cách thực hiện nhiều phép lai theo kế hoạch và đếm nhiều con cháu. Cả hai cách tiếp cận này đều không thể thực hiện được với con người, vì vậy các nhà di truyền học con người dựa vào phả hệ: cây phả hệ cho thấy sự xuất hiện của kiểu hình (và các alen) ở một số thế hệ cá thể có quan hệ họ hàng với nhau. Bởi vì con người có số lượng con cái ít như vậy nên phả hệ của con người không thể hiện tỷ lệ rõ ràng về kiểu hình mà Mendel đã thấy ở cây đậu của mình. Ví dụ, khi một người đàn ông và một người phụ nữ đều dị hợp tử về một alen lặn (chẳng hạn như Aa) có con với nhau, thì mỗi đứa trẻ đều có xác suất V4 là đồng hợp tử lặn {aa). Nếu cặp vợ chồng này có hàng chục đứa con thì khoảng 1/4 trong số đó sẽ là đồng hợp tử lặn. Nhưng con cái của một cặp vợ chồng có lẽ là quá ít để thể hiện tỷ lệ chính xác là 1/4. Ví dụ, trong một gia đình chỉ có hai con, cả hai đều có thể dễ dàng là aa (hoặc Aa,hoặc AA). Các nhà di truyền học ở người có thể muốn biết liệu một alen hiếm cụ thể gây ra kiểu hình bất thường là trội hay lặn. Hình 12.9A là sơ đồ phả hệ thể hiện kiểu di truyền của một alen trội hiếm. Sau đây là những đặc điểm chính cần tìm trong một phả hệ như vậy: • Mỗi người bị ảnh hưởng đều có cha/mẹ bị ảnh hưởng. â€¢ Khoảng một nửa số con của cha mẹ bị ảnh hưởng cũng bị ảnh hưởng. (Điều này dễ quan sát nhất trong số 12 anh em họ ở thế hệ III.) So sánh mô hình này với mô hình trong Hình 12.9B, điển hình cho sự di truyền của một alen lặn hiếm gặp: â€¢ Những người bị ảnh hưởng có thể có cả cha và mẹ đều là không bị ảnh hưởng. â€¢ Chỉ một tỷ lệ nhỏ người dân bị ảnh hưởng: khoảng 1/4 số trẻ em có cha mẹ đều là dị hợp tử. Trong những gia đình có những cá thể có kiểu hình lặn hiếm gặp, việc tìm thấy cuộc hôn nhân của hai người thân là điều không hiếm. Quan sát này là kết quả của sự hiếm có của các alen lặn làm phát sinh các kiểu hình bất thường. Để hai bố mẹ có kiểu hình bình thường sinh ra một đứa con bị bệnh (aa), cả bố và mẹ đều phải dị hợp tử (Aa). Nếu một alen lặn cụ thể hiếm gặp trong dân số nói chung thì khả năng hai người kết hôn với nhau đều mang alen đó là khá thấp. Tuy nhiên, nếu alen đó hiện diện trong một gia đình thì hai anh em họ có thể có chung alen đó (xem Hình 12.9B). Vì lý do này, các nghiên cứu về các nhóm dân cư bị cô lập về mặt văn hóa (theo tôn giáo, như người Amish ở Hoa Kỳ) hoặc về mặt địa lý (như trên các đảo) đều cực kỳ có giá trị 0| Kết quả này là kết quả của hai sự kiện độc lập. Xác suất chung là V2 x V2 = V4 (quy tắc nhân).nếu alen đó hiện diện trong một gia đình thì hai anh em họ có thể có chung alen đó (xem Hình 12.9B). Vì lý do này, các nghiên cứu về các nhóm dân cư bị cô lập về mặt văn hóa (theo tôn giáo, như người Amish ở Hoa Kỳ) hoặc về mặt địa lý (như trên các đảo) đều cực kỳ có giá trị 0| Kết quả này là kết quả của hai sự kiện độc lập. Xác suất chung là V2 x V2 = V4 (quy tắc nhân).nếu alen đó hiện diện trong một gia đình thì hai anh em họ có thể có chung alen đó (xem Hình 12.9B). Vì lý do này, các nghiên cứu về các nhóm dân cư bị cô lập về mặt văn hóa (theo tôn giáo, như người Amish ở Hoa Kỳ) hoặc về mặt địa lý (như trên các đảo) đều cực kỳ có giá trị 0| Kết quả này là kết quả của hai sự kiện độc lập. Xác suất chung là V2 x V2 = V4 (quy tắc nhân).

12.2 Các alen tương tác như thế nào? 241 12.9 Phân tích phả hệ và kế thừa (A) Phả hệ này đại diện cho một gia đình bị ảnh hưởng bởi bệnh Huntington, do một alen trội hiếm gặp gây ra. Tất cả những người thừa hưởng alen này đều bị ảnh hưởng. (B) Gia đình trong phả hệ này mang alen bạch tạng, một đặc điểm lặn. Vì tính trạng này là tính trạng lặn nên các cá thể dị hợp tử không có kiểu hình bạch tạng nhưng chúng có thể truyền alen này cho con cái. Trong gia đình này, ở thế hệ III, bố mẹ dị hợp tử là anh em họ; tuy nhiên, kết quả tương tự có thể xảy ra nếu bố mẹ không có quan hệ họ hàng nhưng dị hợp tử. 0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 2.2 Phân tích phả hệ 5 Lifel Oe.com/atl 2.2 (A) Thừa kế chiếm ưu thế Thế hệ I (cha mẹ) Hoặc* Mỗi cá nhân bị ảnh hưởng đều có cha mẹ bị ảnh hưởng. Thế hệ I Thế hệ I '61 Anh chị em lớn tuổi nhất Y (B) Di truyền lặn Thế hệ I (cha mẹ) Thế hệ II Thế hệ I ' Một phụ huynh là dị hợp tử. . . J ...và alen lặn được truyền cho khoảng V2 của thế hệ con cháu không bị ảnh hưởng về kiểu hình. Â£5^ Thế hệ IV 6 Sự giao phối của bố mẹ có gen lặn dị hợp tử có thể sinh ra con cái có gen lặn đồng hợp tử (bị ảnh hưởng). Â¥ *51* Khoảng V2 của con cái (của cả hai giới) của cha hoặc mẹ bị ảnh hưởng đều bị ảnh hưởng. KEY Không bị ảnh hưởng Con cái (^) Con đực giao phối (SHE Giao phối giữa C^)=| họ hàng Dị hợp tử (kiểu hình không bị ảnh hưởng) a đối với các nhà di truyền học ở người. Những người trong các nhóm này có nhiều khả năng gặp phải những biến chứng này hơn, bắt đầu bằng sự tương tác giữa những người họ hàng kết hôn có thể mang cùng một alen lặn hiếm gặp. alen. RECAP Mendel đã chỉ ra rằng các yếu tố quyết định di truyền ở dạng hạt và không "pha trộn"; khi các gen của hai giao tử kết hợp với nhau. Định luật di truyền đầu tiên của Mendel phát biểu rằng hai bản sao của một gen sẽ phân ly trong quá trình hình thành giao tử. Định luật thứ hai của ông phát biểu rằng các gen phân ly độc lập trong quá trình hình thành giao tử. Tần số mà các tổ hợp alen khác nhau sẽ được biểu hiện ở con cái có thể được tính bằng bình phương Punnett hoặc sử dụng lý thuyết xác suất. â € ¢ Những kết quả nào được thấy ở thế hệ F1 và F2 của các thí nghiệm lai đơn bội của Mendel đã bác bỏ lý thuyết kết hợp về di truyền? Xem trang. 234, Hình 12.2, 12.3 và Bảng 12.1 â€¢ Các sự kiện trong quá trình giảm phân giải thích kết quả lai đơn bội của Mendel như thế nào? Xem trang. 237 và Hình 12.4 â€¢ Các sự kiện trong quá trình giảm phân giải thích sự phân loại độc lập của các alen trong các thí nghiệm lai chéo của Mendel như thế nào? Xem trang. 239 và Hình 12.6, 12.7 â€¢ Vẽ sơ đồ phả hệ ở người về kiểu di truyền trội và lặn. Xem trang. 240 và Hình 12.9 Định luật thừa kế của Mendel vẫn còn hiệu lực cho đến ngày nay; những khám phá của ông đã đặt nền móng cho tất cả các nghiên cứu về di truyền học trong tương lai. Tuy nhiên, chắc chắn chúng ta đã học được rằng mọi thứ phức tạp hơn lúc đầu. Chúng ta hãy xem một số Alen tương tác như thế nào? Theo thời gian, các gen tích lũy những thay đổi, tạo ra các alen mới. Vì vậy có thể có nhiều alen cho một nhân vật.Ngoài ra, các alen không phải lúc nào cũng thể hiện mối quan hệ trội-lặn đơn giản. Hơn nữa, một alen đơn lẻ có thể có nhiều hiệu ứng kiểu hình. Các alen mới phát sinh do đột biến Các gen có thể bị đột biến, là những thay đổi ổn định, được di truyền trong vật liệu di truyền. Nói cách khác, một alen có thể biến đổi để trở thành một alen khác. Ví dụ, bạn có thể tưởng tượng rằng tại một thời điểm tất cả các cây đậu đều cao và có alen chiều cao T. Một đột biến xảy ra ở alen đó dẫn đến một alen mới, t (tạo ra kiểu hình ngắn). Nếu đột biến này xảy ra trong một tế bào trải qua quá trình phân bào để hình thành giao tử thì một số giao tử thu được sẽ mang alen t và một số cây con của cây đậu này sẽ mang alen t. Đột biến sẽ được thảo luận chi tiết hơn ở Chương 15. Bằng cách tạo ra sự đa dạng, đột biến cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình tiến hóa. Các nhà di truyền học thường xác định một alen cụ thể của gen là kiểu hoang dã; alen này là alen hiện diện ở hầu hết các cá thể trong tự nhiên ("hoang dã") và tạo ra một đặc điểm hoặc kiểu hình dự kiến. Các alen khác của gen đó, thường được gọi là đột biến

242 CHƯƠNG 12 Sự di truyền, gen và nhiễm sắc thể Các kiểu gen có thể CC, Ccchd, Cch, Cc Cchdcchd cchdC chch, chc cc Kiểu hình Chinchilla xám đậm Điểm bạch tạng bị hạn chế 12.10 Nhiều alen quy định màu lông ở thỏ Những bức ảnh này cho thấy kiểu hình do bốn alen của loài này quy định Gen C quy định màu lông ở thỏ. Sự kết hợp khác nhau của hai alen sẽ tạo ra màu lông và sự phân bố sắc tố khác nhau. % , ' 4 alen V Y, có thể tạo ra kiểu hình khác nhau. Các alen kiểu hoang dã và đột biến cư trú tại cùng một locus di truyền, đó là vị trí cụ thể của chúng trên nhiễm sắc thể. Một locus di truyền với một alen kiểu hoang dã xuất hiện ít hơn 99% thời gian (phần còn lại của các alen bị đột biến) được cho là đa hình (tiếng Hy Lạp poly, "nhiều"; morph, "hình dạng"). Nhiều gen có nhiều alen Do đột biến ngẫu nhiên, nhiều hơn hai alen của một gen nhất định có thể tồn tại trong một nhóm cá thể. Bất kỳ một cá thể nào cũng chỉ có hai alen - một từ mẹ và

một từ cha. Nhưng trong số nhiều cá thể có thể có nhiều alen khác nhau. Trên thực tế, có rất nhiều ví dụ về nhiều alen như vậy và chúng thường thể hiện sự phân cấp ưu thế. Một ví dụ là màu lông ở thỏ, được xác định bởi nhiều alen của gen C: – C xác định màu xám đen – cchd xác định chinchilla, màu xám nhạt hơn – ch xác định Himalayan, nơi sắc tố bị giới hạn ở các chi (điểm bị hạn chế) â€¢ c xác định bệnh bạch tạng. Thứ bậc ưu thế của các alen này là C > Cchd , Ch > c. Bất kỳ con thỏ nào có alen C (kết hợp với chính nó hoặc bất kỳ alen nào khác) đều có màu xám đen và thỏ cc là bạch tạng. Các màu trung gian là kết quả của sự kết hợp các alen khác nhau, như trong Hình 1 2.1 0. Như ví dụ này minh họa, nhiều alen có thể làm tăng số lượng kiểu hình có thể có. Tính trội không phải lúc nào cũng hoàn toàn Trong các cặp alen được Mendel nghiên cứu, tính trội hoàn toàn ở các cá thể dị hợp tử. Nghĩa là cá thể Rr luôn biểu hiện kiểu hình R. Tuy nhiên, nhiều gen có các alen không trội hoặc lặn với nhau. Thay vào đó, các dị hợp tử biểu hiện một kiểu hình trung gian - thoạt nhìn, giống như kiểu hình được dự đoán bởi lý thuyết di truyền pha trộn cũ. Ví dụ, nếu một cây cà tím thuần chủng tạo ra quả màu tím quen thuộc được lai với một cây cà tím trắng thuần chủng, thì tất cả các cây Pháp đều tạo ra quả màu tím, một dạng trung gian giữa hai cây bố mẹ. Tuy nhiên, những phép lai xa hơn cho thấy hiện tượng hòa trộn rõ ràng này vẫn có thể được giải thích theo phương diện di truyền Mendel (Hình 1 2.1 1). Các alen tím và trắng không biến mất mà những màu đó xuất hiện trở lại khi cây V1 được lai giống. Thế hệ bố mẹ (P) Quả tím Quả trắng O Khi lai các cây thuần chủng tạo ra cà tím hoặc cà tím trắng, PP l F1 đều có màu tím,k _ A s P P F-| thế hệ Quả tím Thụ tinh Quả tím a-fl 4 Pp A pP A Cây dị hợp tạo ra quả tím vì alen quy định màu tím trội không hoàn toàn so với alen quy định màu trắng. P p Giao tử p p Thụ tinh 12.11 Tính trội không hoàn toàn tuân theo định luật Mendel Một kiểu hình trung gian có thể xảy ra ở các dị hợp tử khi cả hai alen đều không trội. Kiểu hình dị hợp tử (ở đây là quả màu tím) có thể mang lại vẻ ngoài của một đặc điểm pha trộn, nhưng các đặc điểm của thế hệ bố mẹ sẽ xuất hiện trở lại ở dạng ban đầu ở các thế hệ tiếp theo, như được dự đoán bởi quy luật di truyền của Mendel.

12.2 Các alen tương tác như thế nào? 243 12.12 Phản ứng máu ABO rất quan trọng trong truyền máu Bảng này trình bày kết quả trộn hồng cầu nhóm A, B, AB và O với huyết thanh chứa kháng thể kháng A hoặc kháng B. Khi bạn nhìn xuống các cột, hãy lưu ý rằng mỗi loại, khi được trộn riêng với kháng thể A và kháng thể B, sẽ cho một cặp kết quả duy nhất; đây là phương pháp cơ bản để phân loại máu. Những người có nhóm máu O là những người hiến máu tốt vì tế bào O không phản ứng với kháng thể kháng A hoặc kháng thể B. Những người có nhóm máu AB là những người tiếp nhận tốt vì họ không tạo ra loại kháng thể nào. Khi truyền máu không tương thích, phản ứng (hồng cầu vón cục) có thể gây hậu quả bất lợi nghiêm trọng cho người nhận. Nhóm máu của tế bào Kiểu gen Loại tế bào máu mà cơ thể đào thải Phản ứng với kháng thể được thêm vào Anti-A Anti-B A IT hoặc T B *> Â» * â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ f Các tế bào hồng cầu không phản ứng với kháng thể vẫn phân tán đều, v y B lBlB hoặc lBlÂ° A . * â€¢ â€¢ â€¢ â€¢â€¢ â€¢ â€¢ * â€¢â€¢ â€¢ %v AB IT Cả A và B 9 Jit * *â™¦ â€¢ V*i [Các tế bào hồng cầu phản ứng với khối kháng thể lại với nhau (xuất hiện lốm đốm). 0 lÂ°lÂ° A, B và AB * . MỘT". â€¢ * â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ Khi các cá thể dị hợp tử biểu hiện một kiểu hình là trung gian giữa hai gen đồng hợp tử, gen được cho là bị chi phối bởi sự thống trị không hoàn toàn. Nói cách khác, cả hai alen đều không trội. Sự thống trị không hoàn toàn là phổ biến trong tự nhiên; trên thực tế, nghiên cứu của Mendel về các tính trạng ở cây đậu là khác thường ở chỗ tất cả các tính trạng đều được đặc trưng bởi tính trạng trội hoàn toàn. Trong đồng trội, cả hai alen tại một locus đều được biểu hiện. Đôi khi, hai alen tại một locus tạo ra hai kiểu hình khác nhau, cả hai đều xuất hiện ở dạng dị hợp tử, một hiện tượng được gọi là đồng trội. Lưu ý rằng điều này khác với tính trạng trội không hoàn toàn, trong đó kiểu hình của dị hợp tử là sự pha trộn giữa các kiểu hình của bố mẹ. Một ví dụ điển hình về đồng trội được thấy trong hệ thống nhóm máu ABO ở người (đây cũng là một ví dụ về nhiều alen). Những nỗ lực truyền máu ban đầu thường giết chết bệnh nhân. Khoảng năm 1900, nhà khoa học người Áo Karl Landsteiner đã trộn tế bào máu và huyết thanh (máu đã được loại bỏ tế bào) từ các cá thể khác nhau. Ông phát hiện ra rằng chỉ có một số sự kết hợp nhất định giữa máu và huyết thanh là tương thích. Trong các kết hợp khác, hồng cầu từ một cá thể sẽ kết tụ lại khi có huyết thanh từ cá thể kia. Khám phá này đã giúp chúng tôi có khả năng thực hiện việc truyền máu tương thích mà không gây tử vong cho người nhận. Sự hình thành các khối xảy ra do hệ thống miễn dịch có chức năng bảo vệ cơ thể khỏi sự xâm nhập của các tác nhân "vô ngã"; phân tử hoặc sinh vật. (Khả năng nhận biết các tế bào không phải của chính mình là lý do tại sao con người

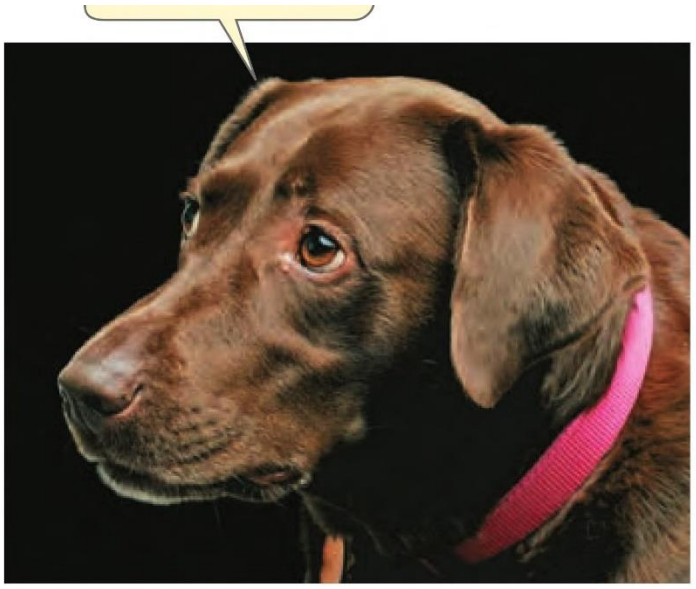
không "bắt" ung thư như những con quỷ Tasmania trong câu chuyện mở đầu.) Con người tạo ra các protein cụ thể trong huyết thanh, được gọi là kháng thể,phản ứng với các phân tử hoặc hạt lạ. Phần cụ thể của phân tử được kháng thể nhận biết được gọi là kháng nguyên. Oligosacarit trên bề mặt tế bào hồng cầu có thể hoạt động như kháng nguyên. Ví dụ, những người có nhóm máu A tạo ra kháng nguyên A và những người có nhóm B tạo ra kháng nguyên B: những kháng nguyên này là các oligosacarit cụ thể trên bề mặt tế bào hồng cầu của họ. Nếu một người có nhóm máu A được truyền máu từ người có nhóm máu B, hệ thống miễn dịch của họ sẽ nhận diện kháng nguyên B là không phải của mình và tạo ra kháng thể chống lại nó (Hình 1 2.1 2). Tương tự như vậy, người có nhóm máu B sẽ tạo ra kháng thể chống lại kháng nguyên A. Tuy nhiên, người có nhóm máu AB trội tạo ra cả kháng nguyên A và B và sẽ không tạo ra kháng thể chống lại kháng nguyên nào. Người có nhóm máu O không tạo ra kháng nguyên A hay kháng nguyên B (xem Hình 12.12). Các oligosacarit trên bề mặt tế bào hồng cầu được tạo ra bởi các enzym xúc tác hình thành liên kết giữa các loại đường cụ thể. Locus di truyền ABO mã hóa một enzyme như vậy và có ba alen lA, IB và 1Â°, mỗi alen tạo ra một phiên bản enzyme khác nhau. Sản phẩm của alen IA thêm N-acetylgalactosamine vào cuối chuỗi oligosaccharide tồn tại trước đó, tạo ra kháng nguyên A. Sản phẩm của alen IB thêm galactose vào cùng chuỗi, tạo thành kháng nguyên B. Alen 1° mã hóa một protein không có hoạt tính enzyme: lA alen k _ l , N- Acetylgalactosamine r lB alen A Kháng nguyên i Kháng nguyên O - i Kháng nguyên D-Galactose T B Vì con người thừa hưởng một alen từ mỗi bố và mẹ nên họ có thể có bất kỳ alen nào sự kết hợp của các alen này: IAIB, JAJÂ°, IAlA, v.v. Các alen IA và IB là đồng trội vì một người có cả hai alen tạo ra cả kháng nguyên A và B, và cả hai loại oligosaccharide đều xuất hiện trên tế bào hồng cầu của họ. Chúng ta sẽ tìm hiểu thêm về chức năng của kháng thể và kháng nguyên trong Chương 42. Một số alen có nhiều tác động đến kiểu hình Các nguyên tắc của Mendel được mở rộng hơn nữa khi người ta phát hiện ra rằng một alen đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến nhiều kiểu hình. Trong trường hợp như vậy, chúng ta nói rằng alen đó là pleiotropic. Một ví dụ kinh điển là bệnh phenylketon niệu có thể di truyền ở người, gây chậm phát triển trí tuệ và giảm sắc tố da và tóc. Bệnh xảy ra ở những người có đột biến gen men gan chuyển đổi axit aminhệ thống miễn dịch của chúng sẽ nhận ra kháng nguyên B là không phải của chính mình và tạo ra kháng thể chống lại nó (Hình 1 2.1 2). Tương tự như vậy, người có nhóm máu B sẽ tạo ra kháng thể chống lại kháng nguyên A. Tuy nhiên, người có nhóm máu AB trội tạo ra cả kháng nguyên A và B và sẽ không tạo ra kháng thể chống lại kháng nguyên nào. Người có nhóm máu O không tạo ra kháng nguyên A hay kháng nguyên B (xem Hình 12.12). Các oligosacarit trên bề mặt tế bào hồng cầu được tạo ra bởi các enzym xúc tác hình thành liên kết giữa các loại đường cụ thể. Locus di truyền ABO mã hóa một enzyme như vậy và có ba alen lA, IB và 1Â°, mỗi alen tạo ra một phiên bản enzyme khác nhau. Sản phẩm của alen IA thêm N-acetylgalactosamine vào cuối chuỗi oligosaccharide tồn tại trước đó, tạo ra kháng nguyên A. Sản phẩm của alen IB thêm galactose vào cùng chuỗi, tạo thành kháng nguyên B. Alen 1° mã hóa một protein không có hoạt tính enzyme: lA alen k _ l , N- Acetylgalactosamine r lB alen A Kháng nguyên i Kháng nguyên O - i Kháng nguyên D-Galactose T B Vì con người thừa hưởng một alen từ mỗi bố và mẹ nên họ có thể có bất kỳ alen nào sự kết hợp của các alen này: IAIB, JAJÂ°, IAlA, v.v. Các alen IA và IB là đồng trội vì một người có cả hai alen tạo ra cả kháng nguyên A và B, và cả hai loại oligosaccharide đều xuất hiện trên tế bào hồng cầu của họ. Chúng ta sẽ tìm hiểu thêm về chức năng của kháng thể và kháng nguyên trong Chương 42. Một số alen có nhiều tác động đến kiểu hình Các nguyên tắc của Mendel được mở rộng hơn nữa khi người ta phát hiện ra rằng một alen đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến nhiều kiểu hình. Trong trường hợp như vậy, chúng ta nói rằng alen đó là pleiotropic. Một ví dụ kinh điển là bệnh phenylketon niệu có thể di truyền ở người, gây chậm phát triển trí tuệ và giảm sắc tố da và tóc. Bệnh xảy ra ở những người có đột biến gen men gan chuyển đổi axit aminhệ thống miễn dịch của chúng sẽ nhận ra kháng nguyên B là không phải của chính mình và tạo ra kháng thể chống lại nó (Hình 1 2.1 2). Tương tự như vậy, người có nhóm máu B sẽ tạo ra kháng thể chống lại kháng nguyên A. Tuy nhiên, người có nhóm máu AB trội tạo ra cả kháng nguyên A và B và sẽ không tạo ra kháng thể chống lại kháng nguyên nào. Người có nhóm máu O không tạo ra kháng nguyên A hay kháng nguyên B (xem Hình 12.12). Các oligosacarit trên bề mặt tế bào hồng cầu được tạo ra bởi các enzym xúc tác hình thành liên kết giữa các loại đường cụ thể. Locus di truyền ABO mã hóa một enzyme như vậy và có ba alen lA, IB và 1Â°, mỗi alen tạo ra một phiên bản enzyme khác nhau. Sản phẩm của alen IA thêm N-acetylgalactosamine vào cuối chuỗi oligosaccharide tồn tại trước đó, tạo ra kháng nguyên A. Sản phẩm của alen IB thêm galactose vào cùng chuỗi, tạo thành kháng nguyên B.

Alen 1° mã hóa một protein không có hoạt tính enzyme: lA alen k _ l , N- Acetylgalactosamine r lB alen A Kháng nguyên i Kháng nguyên O - i Kháng nguyên D-Galactose T B Vì con người thừa hưởng một alen từ mỗi bố và mẹ nên họ có thể có bất kỳ alen nào sự kết hợp của các alen này: IAIB, JAJÂ°, IAlA, v.v. Các alen IA và IB là đồng trội vì một người có cả hai alen tạo ra cả kháng nguyên A và B, và cả hai loại oligosaccharide đều xuất hiện trên tế bào hồng cầu của họ. Chúng ta sẽ tìm hiểu thêm về chức năng của kháng thể và kháng nguyên trong Chương 42. Một số alen có nhiều tác động đến kiểu hình Các nguyên tắc của Mendel được mở rộng hơn nữa khi người ta phát hiện ra rằng một alen đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến nhiều kiểu hình. Trong trường hợp như vậy, chúng ta nói rằng alen đó là pleiotropic. Một ví dụ kinh điển là bệnh phenylketon niệu có thể di truyền ở người, gây chậm phát triển trí tuệ và giảm sắc tố da và tóc. Bệnh xảy ra ở những người có đột biến gen men gan chuyển đổi axit aminN- Acetylgalactosamine r lB alen A Kháng nguyên i Kháng nguyên O - i Kháng nguyên D-Galactose T B Vì con người thừa hưởng một alen từ cha và mẹ nên họ có thể có bất kỳ sự kết hợp nào của các alen này: IAIB, JAJÂ°, IAlA, v.v. Các alen IA và IB là đồng trội vì một người có cả hai alen tạo ra cả kháng nguyên A và B, và cả hai loại oligosaccharide đều xuất hiện trên tế bào hồng cầu của họ. Chúng ta sẽ tìm hiểu thêm về chức năng của kháng thể và kháng nguyên trong Chương 42. Một số alen có nhiều tác động đến kiểu hình Các nguyên tắc của Mendel được mở rộng hơn nữa khi người ta phát hiện ra rằng một alen đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến nhiều kiểu hình. Trong trường hợp như vậy, chúng ta nói rằng alen đó là pleiotropic. Một ví dụ kinh điển là bệnh phenylketon niệu có thể di truyền ở người, gây chậm phát triển trí tuệ và giảm sắc tố da và tóc. Bệnh xảy ra ở những người có đột biến gen men gan chuyển đổi axit aminN- Acetylgalactosamine r lB alen A Kháng nguyên i Kháng nguyên O - i Kháng nguyên D-Galactose T B Vì con người thừa hưởng một alen từ cha và mẹ nên họ có thể có bất kỳ sự kết hợp nào của các alen này: IAIB, JAJÂ°, IAlA, v.v. Các alen IA và IB là đồng trội vì một người có cả hai alen tạo ra cả kháng nguyên A và B, và cả hai loại oligosaccharide đều xuất hiện trên tế bào hồng cầu của họ. Chúng ta sẽ tìm hiểu thêm về chức năng của kháng thể và kháng nguyên trong Chương 42. Một số alen có nhiều tác động đến kiểu hình Các nguyên tắc của Mendel được mở rộng hơn nữa khi người ta phát hiện ra rằng một alen đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến nhiều kiểu hình. Trong trường hợp như vậy, chúng ta nói rằng alen đó là pleiotropic. Một ví dụ kinh điển là bệnh phenylketon niệu có thể di truyền ở người, gây chậm phát triển trí tuệ và giảm sắc tố da và tóc. Bệnh xảy ra ở những người có đột biến gen men gan chuyển đổi axit amin

(i \ Con chó có alen bb và E có màu nâu. Con chó có alen B và E có màu đen. a ; ; | Con chó có alen ee có màu vàng, bất kể các alen Bb của nó. Đen {B_E_) Sô cô la {bbE_) Vàng (__ee) BbEe BbEe Tinh trùng BE Be be Be BE Đen Đen Đen Đen BBEE BBee BbEE BbEe Be Đen Vàng Đen Vàng BBee BBee BbEe Bbee bE Đen Đen Nâu Nâu BbEE BbEe bbEE bbEe đen Vàng Nâu Vàng BbEe Bbee bbEe bbee phenylalanine đến tyrosine. Nếu không có dạng chức năng của enzyme này, phenylalanine sẽ tích tụ trong cơ thể đến mức độc hại và điều này ảnh hưởng đến sự phát triển theo nhiều cách khác nhau. Với những gì chúng ta biết hiện nay về gen và chức năng của chúng, không có gì đáng ngạc nhiên khi một gen có vai trò trao đổi chất quan trọng như vậy lại có tác dụng đa hướng. Các ví dụ khác về tính đa năng bao gồm các gen thực vật và động vật có sản phẩm ảnh hưởng đến mức độ hormone, vì nhiều hormone đóng nhiều vai trò trong cơ thể. RECAP (l 2.2 Các gen có thể bị đột biến ngẫu nhiên làm phát sinh các alen mới; do đó nhiều gen có nhiều hơn hai alen trong quần thể. Tính trội không nhất thiết là hiện tượng tất cả hoặc không có gì. Một số gen có nhiều ảnh hưởng đến kiểu hình. â €¢ Làm thế nào các phép lai trong Hình 12.1 1 thể hiện tính trội không hoàn toàn? Xem trang 242-243 â€¢ Giải thích tại sao nhóm máu AB lại có được từ sự đồng trội. Xem trang 243 và Hình 12.12 Cho đến nay chúng ta đã thảo luận về các đặc điểm kiểu hình bị ảnh hưởng bởi Tuy nhiên, trong nhiều trường hợp, một số gen có thể tương tác biểu sinh xảy ra khi một gen làm thay đổi tác động kiểu hình của một gen khác.Ở chó tha mồi Labrador, gen Ee xác định sự biểu hiện của gen Bb, tương tác để xác định kiểu hình. Mọi chuyện còn phức tạp hơn nữa, môi trường vật lý có thể tương tác với cấu tạo di truyền của một cá thể trong việc xác định kiểu hình. Nếu bạn xem xét hầu hết các kiểu hình phức tạp, chẳng hạn như chiều cao của con người, bạn sẽ nhận ra rằng chúng chịu ảnh hưởng bởi sản phẩm của nhiều gen. Bây giờ chúng ta chuyển sang di truyền học của những tương tác gen như vậy. Epistocation ("Đứng vững") xảy ra khi sự biểu hiện kiểu hình của một gen bị ảnh hưởng bởi một gen khác. Ví dụ, hai gen (B và E) mã hóa các protein quyết định màu lông ở chó tha mồi Labrador: – Allele B (sắc tố đen) trội so với b (nâu). – Alen E (sự lắng đọng sắc tố ở tóc) trội hơn alen

e (không lắng đọng nên tóc có màu vàng). Một con chó EE hoặc Ee có BB hoặc Bb có màu đen và một con có bb có màu nâu. Chó ee có màu vàng bất kể có alen gen B hay không (Hình 1 2.1 3). Vì vậy, sản phẩm của alen E là cần thiết cho sự biểu hiện của cả alen B và alen b, và E được cho là có tính biểu hiện đối với B. Sức sống lai là kết quả của sự kết hợp và tương tác gen mới. Năm 1876, Charles Darwin đã báo cáo rằng khi ông lai giống hai giống ngô thuần chủng, di truyền đồng hợp tử khác nhau,con cái cao hơn 25% so với dòng bố mẹ. Quan sát của Darwin phần lớn bị bỏ qua trong 30 năm tiếp theo. Năm 1908, George Shull "tái khám phá"; ý tưởng này, báo cáo rằng không chỉ chiều cao cây mà cả trọng lượng của hạt ngô được tạo ra cũng cao hơn đáng kể ở thế hệ con (Hình 1 2.1 4). Các nhà khoa học nông nghiệp đã lưu ý và bài báo của Shull đã có tác động lâu dài đến lĩnh vực di truyền ứng dụng. Nông dân đã biết từ hàng thế kỷ nay rằng việc giao phối giữa những người họ hàng gần (được gọi là cận huyết) có thể sinh ra con cái.





12.3 Các gen tương tác như thế nào? 245 B73 Hybrid Mol 7 12.14 Sức sống lai ở ngô Hai dòng ngô bố mẹ đồng hợp tử, B73 và Mol 7, được lai để tạo ra dòng lai mạnh mẽ hơn. có chất lượng thấp hơn so với giao phối giữa các cá thể không liên quan. Các nhà khoa học nông nghiệp gọi đây là trầm cảm cận huyết. (Đây là một trong những mối quan tâm khác của các nhà bảo tồn khi làm việc với quỷ Tasmania trong câu chuyện mở đầu.) Các vấn đề về cận huyết nảy sinh vì họ hàng gần có xu hướng có cùng các alen lặn, một số trong đó có thể có hại. Sự "sức sống lai" sau khi lai các dòng cận huyết được gọi là dị hợp tử (viết tắt của dị hợp tử). Việc trồng ngô lai lan rộng nhanh chóng ở Hoa Kỳ và khắp nơi trên thế giới, khiến sản lượng ngũ cốc tăng gấp bốn lần. Việc thực hành lai tạo đã lan rộng sang nhiều loại cây trồng và vật nuôi khác được sử dụng trong nông nghiệp. Ví dụ, bò thịt được lai tạo sẽ lớn hơn và sống lâu hơn bò được lai tạo cùng dòng di truyền của chính chúng. Đã có nhiều tranh cãi về cơ chế hoạt động của dị hợp tử. Giả thuyết trội cho rằng tất cả sự tăng trưởng thêm ở các giống lai có thể được giải thích là do không có hiện tượng suy giảm cận huyết, vì các giống lai khó có thể đồng hợp tử về các alen lặn, có hại. Giả thuyết trội hơn cho rằng ở các giống lai, sự kết hợp mới của các alen từ các dòng bố mẹ tương tác với nhau, dẫn đến những tính trạng ưu việt không thể xuất hiện ở dòng bố mẹ. Nhiều đặc điểm được đề cập được điều khiển bởi nhiều gen (xem bên dưới) và từ các nghiên cứu gần đây, có vẻ như cả ưu thế và vượt trội đều có thể góp phần tạo ra sự dị hợp ở các ký tự cụ thể. Môi trường ảnh hưởng đến hoạt động của gen Kiểu hình của một cá thể không chỉ xuất phát từ kiểu gen của nó. Kiểu gen và môi trường tương tác với nhau để xác định kiểu hình của sinh vật. Điều này đặc biệt quan trọng cần nhớ trong kỷ nguyên giải trình tự bộ gen (xem Chương 17). Khi trình tự bộ gen của con người được hoàn thành vào năm 2003, nó được ca ngợi là “cuốn sách của cuộc sống”. và kỳ vọng của công chúng về lợi ích thu được từ kiến thức này đã (và đang) cao. Nhiệt độ ở các chi thấp hơn và cho phép biểu hiện gen màu lông đen. Nhiệt độ của phần lớn cơ thể quá cao để biểu hiện gen màu lông đen. 12.15 Môi trường ảnh hưởng đến biểu hiện gen Thỏ và mèo biểu hiện một kiểu lông gọi là "điểm hạn chế." Kiểu gen của chúng quy định tóc/lông sẫm màu, nhưng

enzyme tạo màu sẫm không hoạt động ở nhiệt độ cơ thể bình thường, vì vậy chỉ có các chi - vùng mát nhất của cơ thể - mới biểu hiện kiểu hình. Nhưng kiểu "thuyết quyết định di truyền" là sai. Kiến thức thông thường cho chúng ta biết rằng các biến số môi trường như ánh sáng, nhiệt độ và dinh dưỡng có thể ảnh hưởng đến sự biểu hiện kiểu hình của kiểu gen.Một ví dụ quen thuộc về hiện tượng này liên quan đến "hạn chế điểm" các kiểu lông được tìm thấy ở mèo Xiêm và một số giống thỏ (Hình 1 2.1 5). Những con vật này mang một alen đột biến của gen kiểm soát sự phát triển của bộ lông sẫm màu trên khắp cơ thể. Kết quả của đột biến này là enzyme do gen mã hóa không hoạt động ở nhiệt độ trên một điểm nhất định (thường là khoảng 35°C). Các loài động vật duy trì nhiệt độ cơ thể trên điểm này, và do đó bộ lông của chúng hầu như có màu sáng. Tuy nhiên, các chi - bàn chân, tai, mũi và đuôi - mát hơn, khoảng 25°C, do đó lông ở những vùng này có màu sẫm. Những con vật này khi mới sinh ra đều có màu trắng vì tứ chi được giữ ấm trong bụng mẹ. Một thí nghiệm đơn giản cho thấy bộ lông sẫm màu phụ thuộc vào nhiệt độ. Nếu cắt bỏ một mảng lông trắng trên lưng thỏ bị hạn chế và chườm một túi nước đá lên vùng da có mảng lông đó thì lông mọc lại sẽ có màu sẫm. Điều này chỉ ra rằng mặc dù gen quy định lông sẫm màu đã được biểu hiện ngay từ đầu nhưng môi trường đã ức chế hoạt động của enzyme đột biến. Hai thông số mô tả tác động của gen và môi trường lên kiểu hình: â€¢ Sự thâm nhập là tỷ lệ các cá thể trong một nhóm có kiểu gen nhất định thực sự biểu hiện kiểu hình mong đợi. Ví dụ, nhiều người thừa hưởng alen đột biến của gen BRCA1 sẽ phát triển ung thư vú. Nhưng vì lý do nào đó mà một số người bị đột biến thì không. Vì vậy, alen BRCA1 được cho là có khả năng xâm nhập không hoàn toàn.

The temperature of the extremities is lower and allows expression of the black coat color gene.



The temperature of most of the body is too high for the expression of the

246 CHƯƠNG 12 Di truyền, gen và nhiễm sắc thể 12.16 Biến đổi định lượng Biến dị định lượng được tạo ra bởi sự tương tác của các gen ở nhiều locus và môi trường. Những học sinh này (nữ [áo trắng] thấp hơn; nam [áo xanh] cao hơn) cho thấy sự thay đổi liên tục về chiều cao là kết quả của sự tương tác giữa nhiều gen và môi trường. • Tính biểu hiện là mức độ biểu hiện của một kiểu gen ở một cá thể. Ví dụ, một phụ nữ có alen BRCA1 đột biến có thể phát triển cả ung thư vú và ung thư buồng trứng như một phần của kiểu hình, nhưng một phụ nữ khác có cùng đột biến chỉ có thể phát triển ung thư vú. Vì vậy, alen đột biến được cho là có khả năng biểu hiện thay đổi. Hầu hết các kiểu hình phức tạp được xác định bởi nhiều gen và môi trường. Một số đặc điểm đơn giản nhất định, chẳng hạn như những đặc điểm mà Mendel đã nghiên cứu ở đậu Hà Lan, khác nhau theo những cách rời rạc và định tính. Mendel đã sử dụng những cây đậu bố mẹ thuần chủng có kích thước thấp hoặc cao, có hoa màu tím hoặc trắng hoặc có hạt tròn hoặc nhăn. Nhưng đối với hầu hết các đặc điểm phức tạp, chẳng hạn như chiều cao ở người, kiểu hình ít nhiều thay đổi liên tục trong một phạm vi. Một số người thấp, những người khác cao và nhiều người ở giữa hai thái cực. Sự biến đổi như vậy trong một quần thể được gọi là biến thể định lượng hoặc liên tục (Hình 12.16). Đôi khi sự biến đổi này phần lớn là do các alen mà một cá thể sở hữu. Ví dụ, phần lớn màu mắt của con người là kết quả của một số gen kiểm soát sự tổng hợp và phân phối sắc tố melanin sẫm màu. Mắt đen có rất nhiều, mắt nâu ít hơn, mắt xanh lục, xám và xanh lam thậm chí còn ít hơn. Trong những trường hợp sau, sự phân bố của các sắc tố khác trong mắt là yếu tố quyết định độ phản xạ ánh sáng và màu sắc. Tuy nhiên, trong hầu hết các trường hợp, sự biến đổi về số lượng là do cả gen và môi trường. Chiều cao ở con người chắc chắn thuộc loại này. Nếu nhìn vào các gia đình, bạn thường thấy cha mẹ và con cái đều có xu hướng cao hoặc thấp. Tuy nhiên, dinh dưỡng cũng đóng một vai trò quan trọng đối với chiều cao: Thanh niên Mỹ 18 tuổi ngày nay cao hơn khoảng 20% so với ông cố của họ ở cùng độ tuổi. Ba thế hệ không đủ thời gian để những đột biến có sức ảnh hưởng lớn như vậy lan rộng ra toàn bộ dân số nói chung, nên sự chênh lệch chiều cao chắc hẳn là do yếu tố môi trường. Các nhà di truyền học gọi các gen cùng nhau xác định các đặc điểm phức tạp như vậy là locus đặc điểm định lượng. Việc xác định các locus này là một thách thức lớn và là một thách thức quan trọng. Ví dụ, lượng hạt mà một loại lúa tạo ra trong một mùa sinh trưởng được xác định bởi nhiều yếu tố di truyền tương tác. Các nhà nhân giống cây trồng đã làm việc chăm chỉ để giải mã các yếu tố này nhằm tạo ra các giống lúa có năng suất cao hơn. Theo cách tương tự, các đặc điểm của con người như tính nhạy cảm với bệnh tật và hành vi được gây ra một phần bởi các locus đặc điểm số lượng. Gần đây, một trong nhiều gen liên quan đến chiều cao của con người đã được xác định. Gen HMGA2,có một alen dường như có khả năng tăng thêm 4 mm chiều cao của con người. RECAP Trong epistark, một gen ảnh hưởng đến sự biểu hiện của gen khác. Có lẽ vấn đề thách thức nhất đối với di truyền học là việc giải thích các kiểu hình phức tạp gây ra bởi nhiều gen và môi trường tương tác. – Giải thích sự khác biệt giữa tính xuyên thấu và tính biểu cảm. Xem trang 245-246 “Biến thể định lượng khác với biến thể định tính như thế nào? Xem trang. 246 Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem việc phát hiện ra các gen chiếm các vị trí cụ thể trên nhiễm sắc thể đã giúp Mendel phát triển như thế nào.


4:10
5:0
5:1
5:2
5:3
5:4
5:5
5:6
5:7
5:8
5:9
5:10
5:11



12.4 Mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể là gì? 247 người kế vị để đưa ra lời giải thích vật lý cho mô hình thừa kế của ông và đưa ra lời giải thích cho những trường hợp mà định luật thứ hai của Mendel không áp dụng được. Mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể là gì? Có nhiều gen hơn nhiễm sắc thể. Các nghiên cứu về các gen khác nhau được liên kết vật lý trên cùng một nhiễm sắc thể cho thấy các kiểu di truyền không phải của Mendel. Những mẫu này rất hữu ích trong việc xác định các gen được liên kết với nhau và xác định khoảng cách giữa chúng trên nhiễm sắc thể. Liên kết di truyền lần đầu tiên được phát hiện ở ruồi giấm Drosophila melanogaster. Kích thước nhỏ, dễ nhân giống, số lượng nhiễm sắc thể ít và thời gian thế hệ ngắn khiến loài động vật này trở thành một đối tượng thí nghiệm hấp dẫn. Bắt đầu từ năm 1909, Thomas Hunt Morgan và các sinh viên của ông tại Đại học Columbia đã đi tiên phong trong nghiên cứu về Drosophila và ngày nay nó vẫn là một sinh vật mẫu rất quan trọng cho các nghiên cứu về di truyền học. Đến phần Hướng dẫn hoạt hình 1 2.3 Các alen không phân ly độc lập Lifel Oe.com/atl 2.3 Các gen trên cùng một nhiễm sắc thể được liên kết với nhau Một số phép lai mà Morgan thực hiện với ruồi giấm mang lại tỷ lệ kiểu hình không phù hợp với tỷ lệ kiểu hình được Mendel dự đoán định luật phân li độc lập. Morgan lai Drosophila với các kiểu gen đã biết ở hai locus B và Vg: B (thân xám kiểu dại) trội hơn b (thân đen). â€¢ Vg (cánh hoang dã) chiếm ưu thế so với vg (cánh di tích, cánh rất nhỏ). Morgan lần đầu tiên tạo ra thế hệ B1 bằng cách lai ruồi BBVgVg đồng hợp tử trội với ruồi đồng hợp tử lặn (bbvgvg). Sau đó, ông thực hiện phép lai thử nghiệm với ruồi F1: BbVgvg x bbvgvg .* Morgan kỳ vọng sẽ thấy bốn kiểu hình với tỷ lệ 1:1:1:1, nhưng đó không phải là điều ông quan sát được. Gen màu sắc cơ thể và gen kích thước cánh không phân ly độc lập; đúng hơn, chúng thường được kế thừa cùng nhau (Hình 12.17). Những kết quả này trở nên dễ hiểu đối với Morgan khi ông xem xét khả năng hai locus nằm trên cùng một nhiễm sắc thể - nghĩa là chúng có thể được liên kết với nhau. Giả sử locus B và Vg thực sự nằm trên cùng một nhiễm sắc thể. Tại sao không phải tất cả ruồi Fa của Morgan đều có kiểu hình bố mẹ - tức là tại sao phép lai của nó không dẫn đến - Bạn có nhận ra kiểu lai này không? Nó là phép lai thử nghiệm của hai cặp gen; xem Hình 12.5. NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 12.17 Một số alen không

phân ly độc lập Các nghiên cứu của Morgan cho thấy các gen quy định màu sắc cơ thể và kích thước cánh ở Drosophila được liên kết với nhau, do đó các alen của chúng không phân ly độc lập.3 GIẢ THUYẾT Các alen cho những đặc tính khác nhau luôn phân li độc lập. Phương pháp BbVgvg (thân xám, cánh bình thường) 9 Kết quả Cá thể dị hợp tử này được tạo ra từ tổ hợp lai BBVgVg x bbvgvg. bbvgvg (thân đen, cánh vết tích) cf / X Đây là những kết quả được mong đợi từ định luật thứ hai Mendel (phân loại độc lập)..._ _ J Kiểu gen BbVgvg Xám, bbvgvg bình thường Đen, vết tích Bbvgvg Xám, vết tích bbVgvg Đen, bình thường Kiểu hình dự kiến nếu phân li độc lập 575 575 575 575 Kiểu hình quan sát được (số lượng cá thể) 965 944 206 185 Kiểu hình bố mẹ Kiểu hình tái tổ hợp KẾT LUẬN Giả thuyết bị bác bỏ. Hai gen này không phân ly độc lập mà liên kết với nhau (trên cùng một nhiễm sắc thể). ...nhưng kết quả thực tế lại trái với quy định của pháp luật. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. "Morgan, T. H. 1912. Khoa học 36: 719-720. ruồi xám có cánh bình thường và ruồi đen có cánh tàn tích, theo tỷ lệ 1:1? Nếu sự liên kết là tuyệt đối - nghĩa là, nếu nhiễm sắc thể luôn được giữ nguyên và không thay đổi - thì chúng ta sẽ chỉ thấy hai loại con cháu đó. Tuy nhiên, điều này không phải lúc nào cũng xảy ra. Các gen có thể được trao đổi giữa các nhiễm sắc thể và được ánh xạ. Nếu liên kết là tuyệt đối, định luật phân loại độc lập của Mendel sẽ chỉ áp dụng cho các locus trên các nhiễm sắc thể khác nhau. Thay vào đó, các gen ở các locus khác nhau trên cùng một nhiễm sắc thể đôi khi tách ra khỏi nhau trong quá trình phân bào. Các gen có thể kết hợp lại khi hai nhiễm sắc thể tương đồng trao đổi các đoạn tương ứng về mặt vật lý

248 CHƯƠNG 12 Sự di truyền, gen và nhiễm sắc thể LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Một số alen không phân ly độc lập. Bài báo gốc Morgan, T. H. 1912. Liên kết hoàn chỉnh trong nhiễm sắc thể thứ hai của Drosophila. Khoa học 36: 719-720. Phân tích dữ liệu Công trình của Mendel được "khám phá lại" 40 năm sau ngày xuất bản. Vào thời điểm đó, các nhà sinh học bắt đầu tìm ra một số ngoại lệ đối với các quy luật di truyền mà Mendel đã đề xuất. Thomas Hunt Morgan và các đồng nghiệp của ông đã thực hiện các phép lai thử nghiệm dihybrid ở ruồi giấm. Họ đề xuất rằng cách rõ ràng nhất để kiểm tra mối liên kết không phải là xem xét các sai lệch ở tỷ lệ kiểu hình 9:3:3:1 được mong đợi từ con lai F1 x F1, mà là kiểm tra các sai lệch ở tỷ lệ 1: 1: 1: 1 được mong đợi. từ cây lai thử nghiệm lặn đồng hợp tử F1 x (xem Hình 12.5). Nhóm của Morgan sau đó đưa ra giả thuyết rằng sự liên kết có cơ sở vật lý, cụ thể là các gen được liên kết với nhau trên nhiễm sắc thể và sự trao đổi chéo hiếm gặp trong quá trình phân bào sẽ dẫn đến các kiểu hình ít gặp hơn. Việc kiểm tra các hiện tượng nhiễm sắc thể thực tế đã xác nhận điều này. CÂU HỎI 1 Morgan lần đầu tiên thực hiện phép lai giữa ruồi đen, cánh bình thường (bbVgVg) và ruồi cánh xám (BBvgvg). Ruồi F1 được lai với nhau, thu được kiểu hình F2 như trình bày trong bảng (Thí nghiệm 1). So sánh những dữ liệu này với dữ liệu dự kiến theo tỷ lệ 9:3:3:1 bằng cách sử dụng phép kiểm tra chi bình phương (xem Phụ lục B để biết thông tin về phép kiểm tra chi bình phương). Có sự khác biệt nào không và chúng có đáng kể không? CÂU HỎI 2 Để định lượng mối liên kết, Morgan đã lai giữa con cái màu đen đồng hợp tử, cánh bình thường với con đực màu xám đồng hợp tử, cánh cụt. Sau đó, ông lai con cái F1 với con đực màu đen có cánh. (Bạn nên lưu ý rằng đây không phải là phép lai thử nghiệm giống như trong Hình 12.17. Trong trường hợp đó, bố mẹ ban đầu là BBVgVg và bbvgvg.) Kết quả của phép lai thử nghiệm này được thể hiện trong bảng (Thí nghiệm 2). Những gen này có liên kết với nhau không? Nếu chúng được liên kết thì khoảng cách bản đồ giữa các gen là bao nhiêu? Giải thích tại sao những dữ liệu này lại khác với dữ liệu được hiển thị trong Hình 12.17. CÂU HỎI 3 Trong thí nghiệm thứ ba, Morgan lai hai dòng ruồi có gen đồng hợp tử về màu sắc cơ thể và gen cánh. Ruồi F1 đều có màu xám và có cánh bình thường, chúng được lai giống với nhau. Kết quả được thể hiện trong bảng (Thí nghiệm 3). Kiểu gen và kiểu hình của bố mẹ ban đầu tạo ra F^ Số lượng con cháu thể hiện từng kiểu hình Thí nghiệm Xám, Đen bình thường, Xám bình thường, Đen vết tích, vết tích 1 2.316 1.146 737 0 2 578 1.413 1.117 307 3 246 9 65 18 Go tới BioPortal cho tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU trong giai đoạn tiên tri I của bệnh teo cơ - nghĩa là bằng cách vượt qua (Hình 1 2.1 8). Như được mô tả trong Phần 11.2, DNA được sao chép trong pha S, do đó ở kỳ đầu I, khi các cặp nhiễm sắc thể tương đồng kết hợp với nhau tạo thành bộ tứ, mỗi nhiễm sắc thể bao gồm hai nhiễm sắc thể. Lưu ý rằng sự kiện trao đổi chỉ liên quan đến hai trong số bốn nhiễm sắc thể trong một bộ tứ,một từ mỗi thành viên của cặp tương đồng và có thể xảy ra ở bất kỳ điểm nào dọc theo chiều dài của nhiễm sắc thể. Các đoạn nhiễm sắc thể liên quan được trao đổi qua lại, do đó cả hai nhiễm sắc thể tham gia quá trình trao đổi chéo đều trở thành tái tổ hợp (nghĩa là mỗi nhiễm sắc thể kết

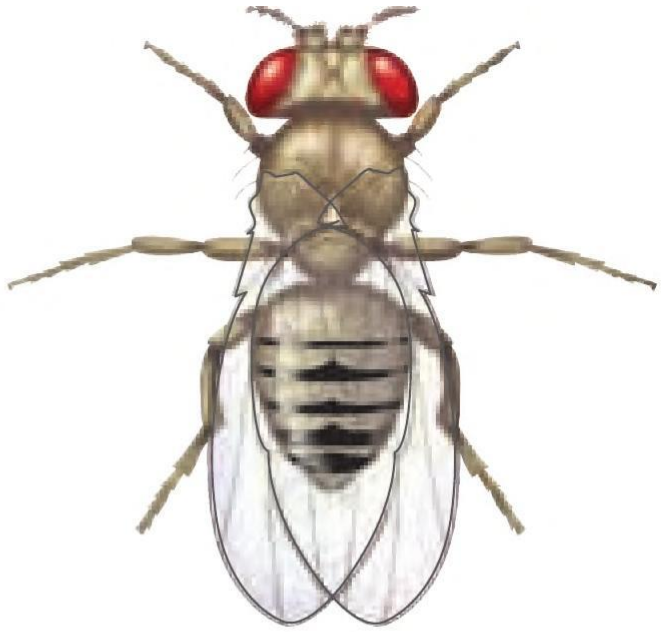
thúc với các gen từ cả bố và mẹ của sinh vật). Thông thường một số sự kiện trao đổi xảy ra dọc theo chiều dài của mỗi cặp tương đồng. Khi việc trao đổi chéo diễn ra giữa hai gen liên kết với nhau, không phải tất cả con cháu của con lai đều có kiểu hình của bố mẹ. Thay vào đó, các thế hệ con tái tổ hợp cũng xuất hiện, như chúng đã xảy ra trong phép lai thử nghiệm của Morgan (xem Hình 12.17). Chúng xuất hiện theo tỷ lệ gọi là tần số tái tổ hợp, được tính bằng cách chia số lượng con cháu tái tổ hợp cho tổng số con cháu (Hình 12.19). Tần số tái tổ hợp sẽ lớn hơn đối với các locus ở xa nhau trên nhiễm sắc thể hơn so với các locus ở gần nhau hơn vì sự trao đổi có nhiều khả năng xảy ra giữa các gen ở xa nhau. Bằng cách tính toán tần số tái tổ hợp, các nhà di truyền học có thể suy ra vị trí của các gen dọc theo nhiễm sắc thể và tạo ra bản đồ di truyền. Dưới đây là bản đồ hiển thị năm gen trên nhiễm sắc thể ruồi giấm được xây dựng bằng cách sử dụng tần số tái tổ hợp được tạo ra bởi các phép lai thử nghiệm liên quan đến các cặp gen khác nhau: Vàng trắng đỏ son thô sơ thu nhỏ 01 31 34 58 Trong nhiễm sắc thể trình bày ở trên, tần số tái tổ hợp giữa y và w là thấp nên chúng gần nhau trên bản đồ. Sự tái hợp giữa y và v xảy ra thường xuyên hơn nên chúng cách xa nhau hơn. Tần số tái hợp được chuyển đổi thành đơn vị bản đồ (còn gọi là centimorgans, cM); một đơn vị bản đồ tương đương với tần số tái hợp trung bình là 0,01 (1%).Dưới đây là bản đồ hiển thị năm gen trên nhiễm sắc thể ruồi giấm được xây dựng bằng cách sử dụng tần số tái tổ hợp được tạo ra bởi các phép lai thử nghiệm liên quan đến các cặp gen khác nhau: Vàng trắng đỏ son thô sơ thu nhỏ 01 31 34 58 Trong nhiễm sắc thể trình bày ở trên, tần số tái tổ hợp giữa y và w là thấp nên chúng gần nhau trên bản đồ. Sự tái hợp giữa y và v xảy ra thường xuyên hơn nên chúng cách xa nhau hơn. Tần số tái hợp được chuyển đổi thành đơn vị bản đồ (còn gọi là centimorgans, cM); một đơn vị bản đồ tương đương với tần số tái hợp trung bình là 0,01 (1%).Dưới đây là bản đồ hiển thị năm gen trên nhiễm sắc thể ruồi giấm được xây dựng bằng cách sử dụng tần số tái tổ hợp được tạo ra bởi các phép lai thử nghiệm liên quan đến các cặp gen khác nhau: Vàng trắng đỏ son thô sơ thu nhỏ 01 31 34 58 Trong nhiễm sắc thể trình bày ở trên, tần số tái tổ hợp giữa y và w là thấp nên chúng gần nhau trên bản đồ. Sự tái hợp giữa y và v xảy ra thường xuyên hơn nên chúng cách xa nhau hơn. Tần số tái hợp được chuyển đổi thành đơn vị bản đồ (còn gọi là centimorgans, cM); một đơn vị bản đồ tương đương với tần số tái hợp trung bình là 0,01 (1%).

12.4 Mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể là gì? 249 Nhiễm sắc thể tương đồng Giảm phân I * Nhiễm sắc thể tứ bội tái tổ hợp Nhiễm sắc thể chéo Các gen ở các locus khác nhau trên cùng một nhiễm sắc thể có thể tái tổ hợp và phân tách bằng cách trao đổi chéo. | Giảm phân II Kết quả là hai giao tử tái tổ hợp từ mỗi lần trao đổi chéo. 12.18 Kết quả lai trong tái tổ hợp di truyền Tái tổ hợp giải thích tại sao các alen liên kết không phải lúc nào cũng được di truyền cùng nhau. Các alen ở các locus khác nhau trên cùng một nhiễm sắc thể có thể được kết hợp lại bằng cách trao đổi chéo và tách ra khỏi nhau. Sự tái tổ hợp như vậy xảy ra trong kỳ đầu I của bệnh teo cơ. Kỷ nguyên của giải trình tự gen đã khiến việc lập bản đồ trở nên ít quan trọng hơn trong một số lĩnh vực nghiên cứu di truyền. Tuy nhiên, lập bản đồ vẫn là một cách để xác minh rằng một chuỗi DNA cụ thể có tương ứng với một kiểu hình cụ thể hay không. Sự liên kết đã cho phép các nhà sinh học phân lập gen và xác định các dấu hiệu di truyền liên kết với các gen quan trọng. Điều này rất quan trọng trong việc nhân giống các loại cây trồng và vật nuôi mới cho nông nghiệp cũng như để xác định những người mang đột biến có ý nghĩa về mặt y tế. Mối liên kết được tiết lộ qua các nghiên cứu về nhiễm sắc thể giới tính. Trong công trình của Mendel, phép lai tương hỗ luôn cho kết quả tương tự nhau; việc một alen trội được đóng góp bởi bố mẹ là nữ hay bố mẹ nam không quan trọng. Nhưng trong một số trường hợp, nguồn gốc của nhiễm sắc thể từ cha mẹ lại đóng vai trò quan trọng. Ví dụ, nam giới thừa hưởng chứng rối loạn chảy máu gọi là bệnh máu khó đông từ mẹ chứ không phải từ cha. Để hiểu các kiểu di truyền trong đó nguồn gốc bố mẹ của một alen là quan trọng, chúng ta phải xem xét cách thức xác định giới tính ở các loài khác nhau. XÁC ĐỊNH GIỚI TÍNH BẰNG Nhiễm sắc thể Ở ngô, mọi con trưởng thành lưỡng bội đều có cấu trúc sinh sản đực và cái. Các mô trong hai loại cấu trúc này giống hệt nhau về mặt di truyền, cũng như rễ và lá giống hệt nhau về mặt di truyền. Các sinh vật như ngô, trong đó cùng một cá thể tạo ra cả giao tử đực và giao tử cái, được cho là sinh vật đơn tính cùng gốc (tiếng Hy Lạp, "một ngôi nhà"). Các sinh vật khác, chẳng hạn như cây chà là, cây sồi và hầu hết các loài động vật, đều lưỡng tính ("hai ngôi nhà"), nghĩa là một số cá thể chỉ có thể tạo ra giao tử đực và những cá thể khác chỉ có thể tạo ra giao tử cái. Nói cách khác, ở các sinh vật lưỡng tính, các giới tính khác nhau là những cá thể khác nhau. Ở động vật có vú và chim, giới tính được xác định bởi sự khác biệt trong

nhiễm sắc thể, nhưng sự xác định như vậy hoạt động theo những cách khác nhau ở các nhóm sinh vật khác nhau. Ví dụ, ở nhiều loài động vật, bao gồm cả động vật có vú, giới tính được xác định bởi một cặp nhiễm sắc thể giới tính khác nhau. Các nhiễm sắc thể còn lại, được gọi là nhiễm sắc thể thường, xuất hiện theo cặp ở nam và nữ. Ví dụ, ở người có 22 cặp nhiễm sắc thể thường ở nam và nữ và 1 cặp nhiễm sắc thể giới tính. Cơ sở nhiễm sắc thể để xác định giới tính ở các nhóm động vật khác nhau được tóm tắt trong Bảng 12.2.Nhiễm sắc thể giới tính của động vật có vú cái bao gồm một cặp nhiễm sắc thể X. Ngược lại, động vật có vú đực có một nhiễm sắc thể X và một nhiễm sắc thể giới tính không có ở con cái, nhiễm sắc thể Y. Nữ có thể được ký hiệu là XX và nam là XY. ĐỘNG VẬT CÓ THỂ SẢN XUẤT HAI LOẠI TRÒ CHƠI Mỗi giao tử do động vật có vú đực tạo ra có một bộ nhiễm sắc thể hoàn chỉnh, nhưng một nửa số giao tử mang nhiễm sắc thể X và BẢNG 12.2 Xác định giới tính ở động vật Cơ chế nhóm động vật Con đực là đơn bội, con cái là lưỡng bội Quả ruồi Bay là con cái nếu tỷ lệ nhiễm sắc thể X trên các bộ nhiễm sắc thể thường là 1 hoặc nhiều Chim Con đực ZZ (đồng giao tử), con cái WZ (dị giao tử) Động vật có vú Con đực XY (dị giao tử), con cái XX (đồng giao tử)

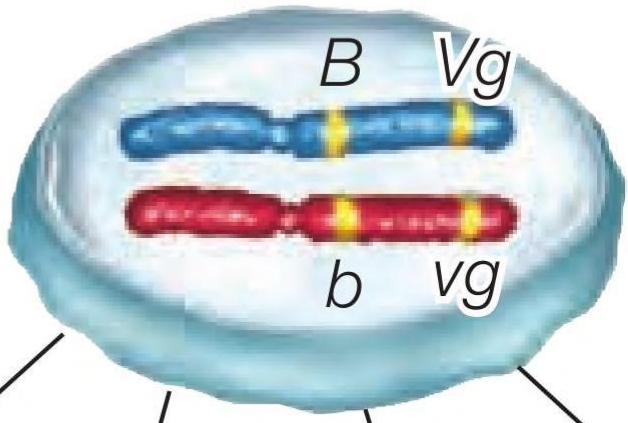
250 CHƯƠNG 12 Di truyền, gen và nhiễm sắc thể J3 Vg B vg ___ J? vg 1-rx.MP b vg b vg b vg b vg Đen, Xám hoang dã, Đen, loại vết tích vết tích bình thường 944 965 206 185 Numl inrlivif 12.19 Tần số tái tổ hợp Tần số của con cái tái tổ hợp (những con có kiểu hình khác với bố hoặc mẹ) có thể được tính toán. XO chỉ có một nhiễm sắc thể giới tính (X). Các cá thể XO ở người là những phụ nữ có mức độ bất bình thường ở mức độ vừa phải về thể chất nhưng tinh thần lại bình thường; thông thường chúng cũng vô trùng. Tình trạng XO ở người được gọi là hội chứng Turner. Đây là trường hợp duy nhất được biết đến trong đó một người có thể sống sót với chỉ một thành viên của cặp nhiễm sắc thể (ở đây là cặp XY), mặc dù hầu hết các thụ thai XO đều tự chấm dứt sớm trong quá trình phát triển. Các cá thể XXY cũng xuất hiện; Tình trạng này ảnh hưởng đến nam giới, được gọi là hội chứng Klinefelter và dẫn đến chân tay quá dài và vô sinh. Những quan sát này cho thấy gen kiểm soát tính đực nằm trên nhiễm sắc thể Y. Việc quan sát những người có các loại bất thường về nhiễm sắc thể khác đã giúp các nhà nghiên cứu xác định chính xác vị trí của gen đó: Một số phụ nữ có gen XY nhưng thiếu một phần nhỏ nhiễm sắc thể Y. â € ¢ Một số đàn ông có gen XX nhưng có một đoạn nhỏ nhiễm sắc thể Y gắn với một nhiễm sắc thể khác. Y Y Kiểu hình Tái tổ hợp của bố mẹ (không phải của bố mẹ) Tần số tái tổ hợp = 391 tái tổ hợp 2.300 tổng số con cái = 0,1 7 nửa còn lại mang Y. Khi tinh trùng mang X thụ tinh với trứng, hợp tử XX thu được là con cái; khi tinh trùng mang Y thụ tinh với trứng, hợp tử XY thu được là con đực. CÁC BẤT THƯỜNG TRONG NỘI DUNG GIỚI TÍNH TIẾT LỘ GEN XÁC ĐỊNH GIỚI TÍNH Chúng ta có thể xác định nhiễm sắc thể X hoặc Y nào mang gen xác định giới tính và có thể xác định được gen đó không? Một cách để xác định nguyên nhân (ví dụ: sự hiện diện của gen trên nhiễm sắc thể Y) và hậu quả (ví dụ: nam tính) là xem xét các trường hợp lỗi sinh học, trong đó kết quả mong đợi không xảy ra. Chúng ta có thể tìm hiểu điều gì đó về chức năng của nhiễm sắc thể X và Y từ sự sắp xếp nhiễm sắc thể giới tính bất thường do không phân ly trong quá trình phân bào hoặc nguyên phân (xem Phần 11.5). Như bạn sẽ nhớ lại, hiện tượng không phân ly xảy ra khi một cặp nhiễm sắc thể tương đồng (trong giảm phân I) hoặc các nhiễm sắc thể chị em (trong nguyên phân hoặc giảm phân II) không thể tách rời. Kết quả là giao tử có thể có quá ít hoặc quá nhiều nhiễm sắc thể. Nếu giao tử này kết hợp với một giao tử khác có bộ nhiễm sắc thể đơn bội đầy đủ thì con cái sinh ra sẽ là thể lệch bội, có ít hoặc nhiều nhiễm sắc thể hơn bình thường. Ở người đôi khi xuất hiện cá thể XO. Chữ O chỉ ra rằng một nhiễm sắc thể bị thiếu - nghĩa là các cá thể có các đoạn Y tương ứng bị thiếu và hiện diện trong hai trường hợp này giống nhau và chứa gen xác định tính đực, được đặt tên là SRY (vùng xác định giới tính trên nhiễm sắc thể Y). Gen SRY mã hóa một loại protein liên quan đến việc xác định giới tính cơ bản - nghĩa là,việc xác định loại giao tử mà một cá thể sẽ tạo ra và các cơ quan tạo ra chúng (tuyến sinh dục nam và nữ). Với sự hiện diện của protein SRY chức năng, phôi sẽ phát triển tinh hoàn sản xuất tinh trùng. (Lưu ý rằng kiểu in nghiêng được sử dụng cho tên của một gen, nhưng kiểu roman được sử dụng cho tên của một loại protein.) Nếu phôi không có nhiễm sắc thể Y thì gen SRY không có và do đó protein SRY không được tạo ra. Khi không có protein SRY, phôi sẽ phát triển buồng trứng sản xuất trứng. Trong trường hợp này, một gen trên nhiễm sắc thể X có tên DAX1 tạo ra yếu tố kháng tinh hoàn. Vì vậy, vai trò của SRY ở nam giới là ức chế chất ức chế nam tính được mã hóa bởi DAX1. Protein SRY thực hiện điều này trong tế bào nam giới, nhưng vì nó không có ở tế bào nữ giới nên DAX1 có thể hoạt động để ức chế nam

tính. Một chức năng của tuyến sinh dục là sản xuất hormone (chẳng hạn như testosterone và estrogen) gửi tín hiệu đến phần còn lại của cơ thể và kiểm soát sự phát triển của các đặc điểm giới tính thứ cấp. Đây là những biểu hiện bên ngoài của nam tính và nữ tính, chẳng hạn như sự khác biệt về hình dáng cơ thể, sự phát triển của ngực, lông trên cơ thể và giọng nói. Các đặc điểm giới tính thứ cấp phân biệt nam và nữ nhưng không trực tiếp là một phần của hệ thống sinh sản.



♀

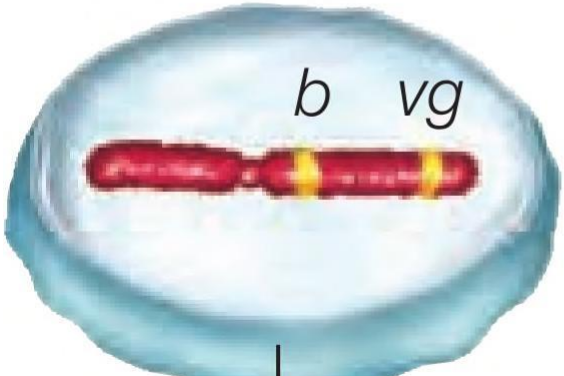
Gray, normal (wild type)

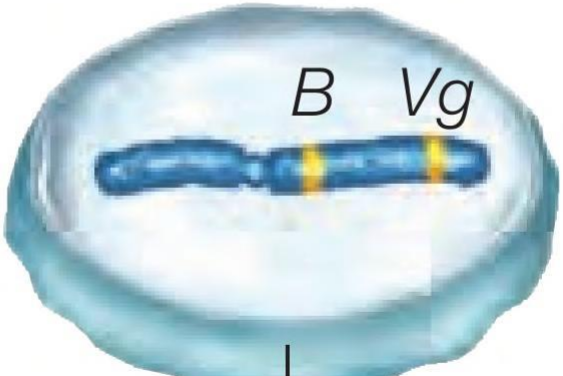


Recombinat

Parental genotypes

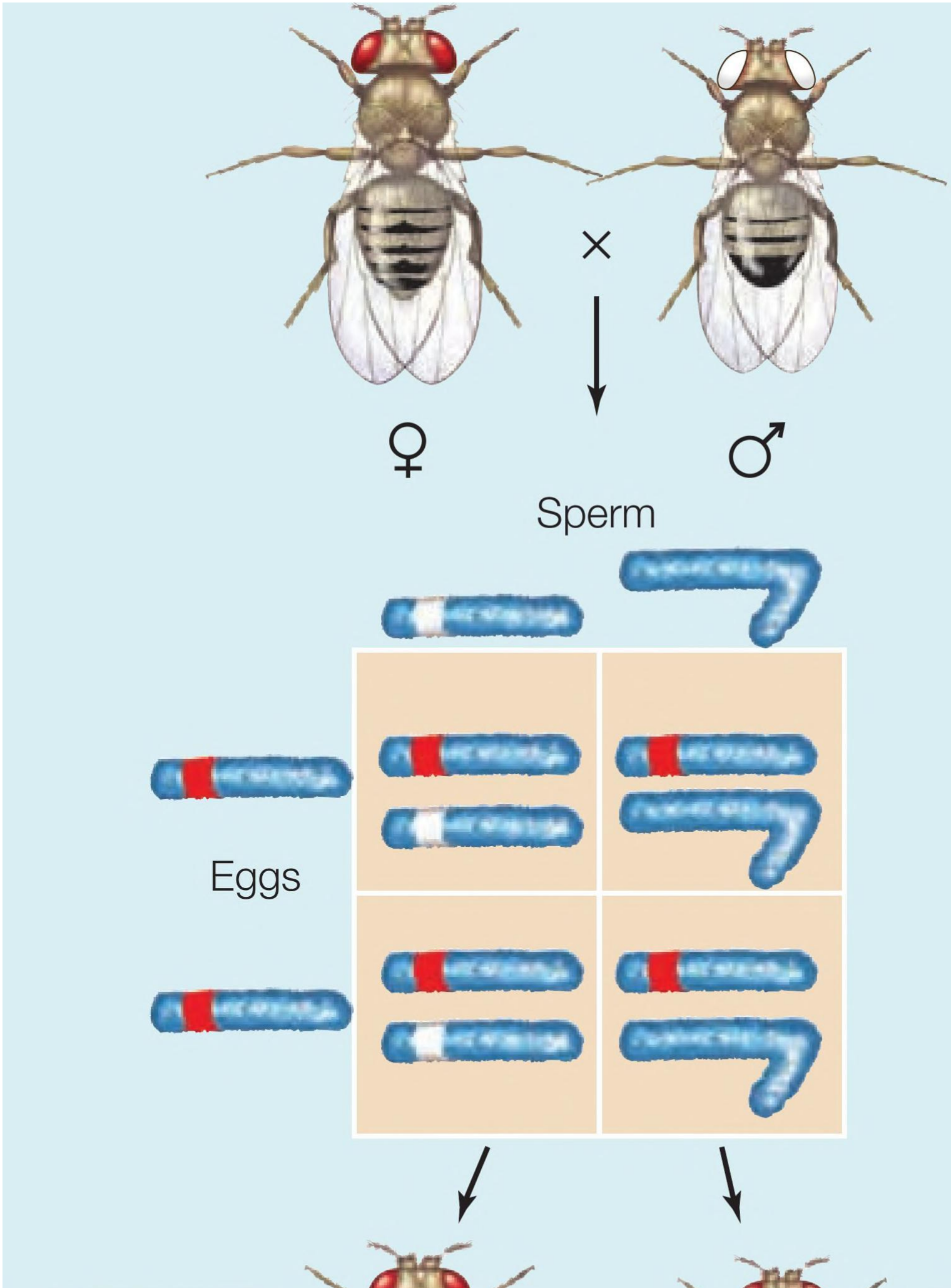
Recomb



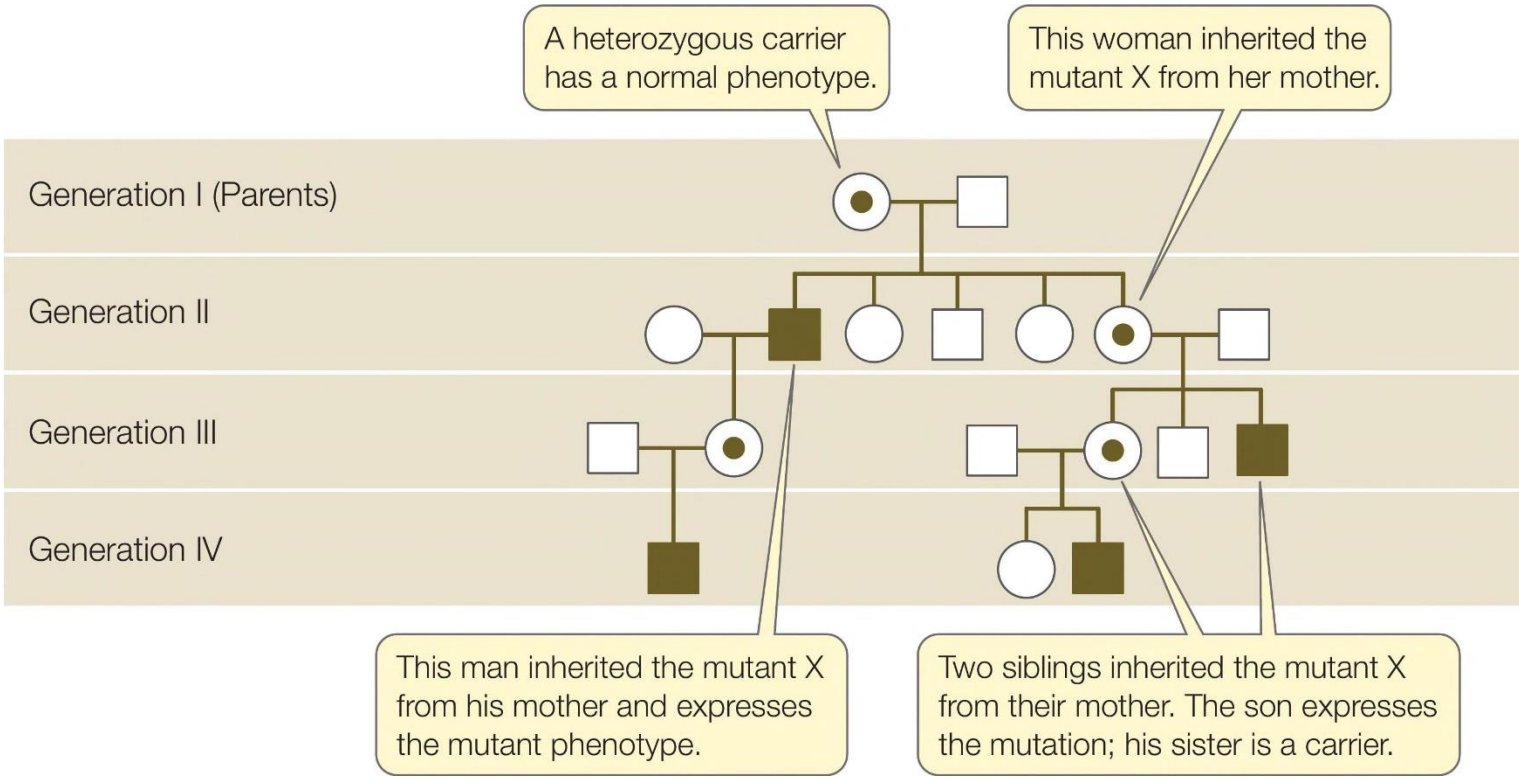




Allele kiểu hoang dã (A) Con cái mắt đỏ đồng hợp tử H x* Allele quy định mắt trắng â€¢ Không có alen nào cả Con đực mắt trắng xuất huyết (B) Con cái mắt trắng đồng hợp tử X* r Con đực mắt đỏ xuất huyết 12,20 Màu mắt Là một đặc điểm liên kết giới tính ở Drosophila Morgan đã chứng minh rằng một alen đột biến gây ra mắt trắng ở Drosophila được mang trên nhiễm sắc thể X. Lưu ý rằng trong trường hợp này, các phép lai nghịch đảo không có kết quả giống nhau. SỰ Kế thừa LIÊN KẾT GIỚI TÍNH Ở RUỒI TRÁI CÂY Như đã nêu trong Bảng 12.2, việc xác định giới tính ở ruồi giấm dựa trên tỷ lệ nhiễm sắc thể giới tính, vì số lượng nhiễm sắc thể này có thể khác nhau. Nhưng thông thường nhất, bộ gen của ruồi giấm có bốn cặp nhiễm sắc thể: ba cặp nhiễm sắc thể thường (màu xanh lam) và (như ở người) một cặp nhiễm sắc thể giới tính (màu xanh lá cây) có kích thước khác nhau: X Y XX Nam Nữ Trong trường hợp này, ruồi cái có hai nhiễm sắc thể X và con đực chỉ có một, con còn lại là nhiễm sắc thể Y - vì vậy con cái là XX và con đực là XY. Giống như ở các sinh vật khác, nhiễm sắc thể X và Y không thực sự tương đồng với nhau: nhiều gen trên nhiễm sắc thể X không có trên nhiễm sắc thể Y. Nhiễm sắc thể X của Drosophila là một trong những nhiễm sắc thể đầu tiên được gán các gen cụ thể cho nó. Thomas Morgan đã xác định được gen liên kết giới tính kiểm soát màu mắt ở Drosophila. Alen kiểu hoang dã của gen quy định mắt đỏ, trong khi alen đột biến lặn quy định mắt trắng. Các cuộc lai thử nghiệm của Morgan đã chứng minh rằng locus màu mắt này nằm trên nhiễm sắc thể X. Nếu viết tắt các alen màu mắt là R (mắt đỏ) và r (mắt trắng) thì sự hiện diện của các alen trên nhiễm sắc thể X được ký hiệu là XR và Xr. Morgan lai cá cái mắt đỏ đồng hợp tử (XRXR) với cá đực mắt trắng. Con đực được chỉ định là XrY vì nhiễm sắc thể Y không mang bất kỳ alen nào của gen này. (Bất kỳ gen nào hiện diện dưới dạng một bản sao duy nhất trong sinh vật lưỡng bội đều được gọi là xuất huyết.) Tất cả con trai và con gái từ con lai này đều có mắt đỏ, vì kiểu hình màu đỏ là trội so với màu trắng và tất cả thế hệ con cháu đều thừa hưởng gen X hoang dã. nhiễm sắc thể (XR) từ mẹ (Hình 1 2.20A). Kết quả kiểu hình này sẽ xảy ra ngay cả khi gen R hiện diện trên nhiễm sắc thể thường chứ không phải trên nhiễm sắc thể giới tính. Trong trường hợp đó, con đực sẽ bị đồng hợp tử lặn - rr. Khi Morgan thực hiện phép lai đối ứng, trong đó con cái mắt trắng (XrXr) được giao phối với con đực mắt đỏ (XRY), kết quả thật bất ngờ: tất cả con trai đều mắt trắng.


×
♀
♂
Sperm
Eggs

252 CHƯƠNG 12 Di truyền, Gen và Nhiễm sắc thể và tất cả con gái đều có mắt đỏ (Hình 12.20B). Những đứa con trai từ phép lai tương hỗ được thừa hưởng nhiễm sắc thể X duy nhất từ người mẹ mắt trắng và do đó bị xuất huyết về alen trắng. Tuy nhiên, con gái nhận nhiễm sắc thể X mang alen trắng từ mẹ và nhiễm sắc thể X mang alen đỏ từ cha; do đó chúng là những cá thể dị hợp tử mắt đỏ. Khi những con cái dị hợp tử này giao phối với những con đực mắt đỏ, một nửa con trai của chúng có mắt trắng nhưng tất cả con gái của chúng đều có mắt đỏ. Cùng với nhau, những kết quả này cho thấy màu mắt được truyền trên nhiễm sắc thể X chứ không phải trên nhiễm sắc thể Y. Những thí nghiệm này và các thí nghiệm khác đã dẫn đến thuật ngữ di truyền liên kết giới tính: sự di truyền của một gen được mang trên nhiễm sắc thể giới tính. (Thuật ngữ này hơi gây hiểu nhầm vì sự di truyền "liên kết với giới tính" không thực sự liên quan đến giới tính của sinh vật - xét cho cùng, cả con đực và con cái đều mang nhiễm sắc thể X.) Ở động vật có vú, nhiễm sắc thể X lớn hơn và mang nhiều nhiễm sắc thể hơn gen hơn Y. Vì lý do này, hầu hết các ví dụ về di truyền liên kết giới tính đều liên quan đến các gen nằm trên nhiễm sắc thể X. Nhiều loài sinh sản hữu tính, bao gồm cả con người, có nhiễm sắc thể giới tính. Như ở hầu hết ruồi giấm, con đực là XY, con cái là XX, và tương đối ít gen hiện diện trên nhiễm sắc thể X hiện diện trên Y. Các phân tích phả hệ về kiểu hình lặn liên kết với X như trong Hình 1 2.21 tiết lộ các mẫu sau (so sánh với phả hệ của các kiểu hình không liên kết với X trong Hình 12.9): â€¢ Kiểu hình xuất hiện thường xuyên hơn ở nam giới so với nữ giới, vì chỉ cần một bản sao của alen hiếm để biểu hiện ở nam giới , trong khi đó phải có hai bản sao ở con cái. â € ¢ Một người đàn ông bị đột biến chỉ có thể truyền nó cho con gái của mình; tất cả các con trai của ông đều nhận được nhiễm sắc thể Y. â€¢ Con gái nhận được một đột biến liên kết với X là những người mang gen dị hợp tử. Chúng có kiểu hình bình thường, nhưng chúng có thể truyền alen đột biến cho con trai hoặc con gái của chúng. Trung bình, một nửa số con của họ sẽ thừa hưởng alen đột biến vì một nửa nhiễm sắc thể X của chúng mang alen bình thường. â € ¢ Kiểu hình đột biến có thể bỏ qua một thế hệ nếu đột biến truyền từ con đực sang con gái của nó (con gái sẽ có kiểu hình bình thường) và sau đó sang con trai của cô ấy. RECAP Tỷ lệ Mendel đơn giản không được quan sát thấy khi các gen được liên kết trên cùng một nhiễm sắc thể. Sự liên kết dẫn đến tần số kiểu hình không điển hình ở thế hệ con từ phép lai thử nghiệm. Liên kết giới tính ở người đề cập đến các gen trên một nhiễm sắc thể giới tính (thường là X) không có bản sao trên nhiễm sắc thể giới tính kia. • Khái niệm liên kết là gì và ý nghĩa của nó đối với kết quả của các phép lai di truyền là gì? Xem trang. 247 và Hình 12.17, 12.19 â€¢ Một gen liên kết với giới tính hoạt động khác nhau như thế nào trong các phép lai di truyền từ một gen trên nhiễm sắc thể thường? Xem trang 251-252 và Hình 1 2.20 Các gen mà chúng ta đã thảo luận trong chương này đều nằm trong nhân tế bào.Nhưng các bào quan khác, bao gồm ty thể và lục lạp, cũng mang gen. Những gen này là gì và chúng được di truyền như thế nào? Tác dụng của các gen bên ngoài hạt nhân là gì? Nhân không phải là cơ quan duy nhất trong tế bào nhân chuẩn mang vật liệu di truyền. Như được mô tả trong Phần 5.5, ty thể và lục lạp chứa một số lượng nhỏ gen, là tàn dư của toàn bộ bộ gen của sinh vật nhân sơ nội cộng sinh mà cuối cùng đã tạo ra các bào quan này. Ví dụ, ở người có khoảng 21.000 gen mã hóa protein trong bộ gen hạt nhân và 37 gen trong bộ gen ty thể. Bộ gen của plastid lớn hơn khoảng năm lần so với bộ gen của ty thể. Sự di truyền của các gen cơ quan khác với gen hạt nhân vì một số lý do: â € ¢ Ở hầu hết các sinh vật, ty thể và lạp thể chỉ được di truyền từ mẹ. Như bạn sẽ học ở Chương 43, trứng chứa rất nhiều tế bào chất và bào quan, nhưng phần duy nhất của tinh trùng sống sót để tham gia vào sự kết hợp của các giao tử đơn bội là nhân. Vậy là bạn đã thừa hưởng ty thể của mẹ bạn (cùng với gen của họ), chứ không phải của bố bạn.



Cây phấn hoa trắng (cT) Xanh lục 12.22 Di truyền tế bào chất Ở cây bốn giờ, màu lá chỉ được di truyền qua cây cái. Màu lá trắng là do đột biến lục lạp xảy ra trong quá trình sống của cây mẹ; những chiếc lá hình thành trước khi đột biến xảy ra có màu xanh lục. Đột biến được truyền đến tế bào mầm và con cái thừa hưởng đột biến hoàn toàn có màu trắng. “Có thể có hàng trăm ty thể hoặc lạp thể trong một tế bào. Vì vậy, một tế bào không phải là lưỡng bội đối với các gen của cơ quan. • Các gen của cơ quan có xu hướng đột biến với tốc độ nhanh hơn nhiều so với gen hạt nhân, vì vậy các gen của cơ quan thường có nhiều alen. Một số gen được vận chuyển bởi các bào quan tế bào chất rất quan trọng đối với sự lắp ráp và chức năng của các bào quan, và sự đột biến của các gen này có thể có tác động sâu sắc đến sinh vật. Các kiểu hình do các đột biến như vậy tạo ra phản ánh các bào quan; các vai trò. Ví dụ, ở thực vật và một số sinh vật nguyên sinh quang hợp, một số đột biến gen plastid nhất định ảnh hưởng đến các protein tập hợp các phân tử diệp lục thành hệ thống quang ảnh. Những đột biến này dẫn đến kiểu hình về cơ bản là màu trắng thay vì xanh lục. Sự di truyền của kiểu hình này theo kiểu mẹ, không phải Mendel (Hình 12.22). Đột biến gen ty thể ảnh hưởng đến chuỗi hô hấp dẫn đến sản xuất ATP ít hơn. Ở động vật, những đột biến này có tác động đặc biệt rõ rệt ở các mô có nhu cầu năng lượng cao, chẳng hạn như hệ thần kinh, cơ và thận. GIỚI THIỆU Các gen trong bộ gen của các bào quan, đặc biệt là lạp thể và ty thể, không hoạt động theo kiểu Mendel. â € ¢ Tại sao các gen mang trong bào quan thường chỉ được di truyền từ mẹ? Xem trang. 252 Mendel và những người theo sau ông tập trung vào sinh vật nhân chuẩn, với các sinh vật lưỡng bội và giao tử đơn bội. Nửa thế kỷ sau khi phát hiện lại công trình của Mendel, một quá trình cho phép tái tổ hợp di truyền cũng được phát hiện ở sinh vật nhân sơ. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang quá trình đó. 12.6 Tế bào nhân sơ truyền gen như thế nào? 253 Làm thế nào để Prokaryote truyền gen? Như đã mô tả ở Chương 5, tế bào nhân sơ không có nhân; chúng chứa vật liệu di truyền chủ yếu dưới dạng nhiễm sắc thể đơn ở vùng trung tâm của tế bào. Prokaryote sinh sản vô tính bằng phân hạch nhị phân, một quá trình tạo ra thế hệ con cháu gần như giống hệt nhau về mặt di truyền. Nghĩa là, con của quá trình sinh sản tế bào ở sinh vật nhân sơ tạo thành một bản sao (xem Chương 11). Do đó, bạn có thể cho rằng không có cách nào để các cá thể của những sinh vật này trao đổi gen, như trong sinh sản hữu tính. Vậy thì prokaryote tiến hóa như thế nào? Đột biến xảy ra ở sinh vật nhân sơ giống như ở sinh vật nhân chuẩn và kết quả là các alen mới làm tăng tính đa dạng di truyền. Ngoài ra, hóa ra là sinh vật nhân sơ có quá trình sinh dục để chuyển gen giữa các tế bào. Cùng với đột biến, quá trình này mang lại sự đa dạng di truyền giữa các sinh vật nhân sơ.Vi khuẩn trao đổi gen bằng cách liên hợp Để minh họa loại thí nghiệm dẫn đến việc phát hiện ra sự chuyển

DNA của vi khuẩn, chúng ta hãy xem xét hai chủng vi khuẩn E. coli với các alen khác nhau cho mỗi gen trong số sáu gen. Một vết mang các alen trội (loại hoang dã) cho ba gen và các alen lặn (đột biến) cho các gen khác. Tình trạng này lại bị đảo ngược ở chủng kia. Nói một cách đơn giản, hai chủng này có kiểu gen sau (hãy nhớ rằng vi khuẩn là đơn bội): ABCdef và abcDEF trong đó chữ in hoa biểu thị các alen kiểu hoang dã và chữ thường biểu thị các alen đột biến. Khi hai chủng này được nuôi cùng nhau trong phòng thí nghiệm, hầu hết các tế bào đều tạo ra các dòng vô tính. Nghĩa là hầu hết các tế bào phát triển đều có kiểu gen ban đầu. Tuy nhiên, trong số hàng triệu vi khuẩn, một số ít có kiểu gen ABCDEF. Làm thế nào những vi khuẩn hoàn toàn hoang dã này có thể phát sinh? Một khả năng có thể xảy ra là đột biến: ở vi khuẩn abcDEF, alen a có thể bị đột biến thành A, alen b thành B và alen c thành C. Vấn đề với cách giải thích này là một đột biến ở bất kỳ điểm cụ thể nào trong cơ thể sinh vật. trình tự DNA của nó là một sự kiện rất hiếm. Xác suất xảy ra cả ba sự kiện trong cùng một tế bào là cực kỳ thấp - thấp hơn nhiều so với tỷ lệ xuất hiện thực tế của các tế bào có kiểu gen ABCDEF. Vì vậy, các tế bào đột biến phải thu được các gen kiểu hoang dã theo cách khác - và điều này hóa ra là sự chuyển DNA giữa các tế bào. Kính hiển vi điện tử cho thấy sự chuyển gen giữa các vi khuẩn có thể xảy ra thông qua tiếp xúc vật lý giữa các tế bào (Hình 1 2.23A). Sự tiếp xúc được bắt đầu bằng một hình chiếu mỏng gọi là pilus giới tính (pili số nhiều), kéo dài từ một tế bào (người cho), gắn vào một tế bào khác (người nhận) và kéo hai tế bào lại với nhau. Vật liệu di truyền sau đó có thể truyền từ tế bào cho sang tế bào nhận thông qua một cầu nối tế bào chất mỏng gọi là ống liên hợp. Không có sự chuyển DNA qua lại từ người nhận sang người cho. Quá trình này được gọi là liên hợp vi khuẩn.alen b thành B và alen c thành C. Vấn đề với cách giải thích này là đột biến ở bất kỳ điểm cụ thể nào trong trình tự DNA của sinh vật là một hiện tượng rất hiếm. Xác suất xảy ra cả ba sự kiện trong cùng một tế bào là cực kỳ thấp - thấp hơn nhiều so với tỷ lệ xuất hiện thực tế của các tế bào có kiểu gen ABCDEF. Vì vậy, các tế bào đột biến phải thu được các gen kiểu hoang dã theo cách khác - và điều này hóa ra là sự chuyển DNA giữa các tế bào. Kính hiển vi điện tử cho thấy sự chuyển gen giữa các vi khuẩn có thể xảy ra thông qua tiếp xúc vật lý giữa các tế bào (Hình 1 2.23A). Sự tiếp xúc được bắt đầu bằng một hình chiếu mỏng gọi là pilus giới tính (pili số nhiều), kéo dài từ một tế bào (người cho), gắn vào một tế bào khác (người nhận) và kéo hai tế bào lại với nhau. Vật liệu di truyền sau đó có thể truyền từ tế bào cho sang tế bào nhận thông qua một cầu nối tế bào chất mỏng gọi là ống liên hợp. Không có sự chuyển DNA qua lại từ người nhận sang người cho. Quá trình này được gọi là liên hợp vi khuẩn.alen b thành B và alen c thành C. Vấn đề với cách giải thích này là đột biến ở bất kỳ điểm cụ thể nào trong trình tự DNA của sinh vật là một hiện tượng rất hiếm. Xác suất xảy ra cả ba sự kiện trong cùng một tế bào là cực kỳ thấp - thấp hơn nhiều so với tỷ lệ xuất hiện thực tế của các tế bào có kiểu gen ABCDEF. Vì vậy, các tế bào đột biến phải thu được các gen kiểu hoang dã theo cách khác - và điều này hóa ra là sự chuyển DNA giữa các tế bào. Kính hiển vi điện tử cho thấy sự chuyển gen giữa các vi khuẩn có thể xảy ra thông qua tiếp xúc vật lý giữa các tế bào (Hình 1 2.23A). Sự tiếp xúc được bắt đầu bằng một hình chiếu mỏng gọi là pilus giới tính (pili số nhiều), kéo dài từ một tế bào (người cho), gắn vào một tế bào khác (người nhận) và kéo hai tế bào lại với nhau. Vật liệu di truyền sau đó có thể truyền từ tế bào cho sang tế bào nhận thông qua một cầu nối tế bào chất mỏng gọi là ống liên hợp. Không có sự chuyển DNA qua lại từ người nhận sang người cho. Quá trình này được gọi là liên hợp vi khuẩn.

Seed plant (♀)



White

(A) Một plasmid có nguồn gốc (ori) sao chép DNA và các gen đảm nhận các chức năng khác. (B) DNA từ tế bào cho được tích hợp vào nhiễm sắc thể của tế bào nhận thông qua quá trình trao đổi chéo. DNA (từ nhiễm sắc thể của người cho) Các vị trí trao đổi chéo Trình tự ABc trở thành một phần cố định trong kiểu gen của người nhận. Phân chia Đoạn abC đối ứng, không được liên kết với điểm gốc sao chép, sẽ bị mất. v _ _ _ Nhiễm sắc thể của tế bào nhận 12.23 Liên hợp và tái tổ hợp vi khuẩn (A) Pili giới tính hút hai vi khuẩn tiếp xúc gần nhau để hình thành ống liên hợp tế bào chất. DNA được chuyển từ tế bào này sang tế bào khác thông qua ống liên hợp. (B) DNA từ tế bào cho có thể được tích hợp vào nhiễm sắc thể của tế bào nhận thông qua quá trình trao đổi chéo. Khi DNA của người hiến tặng nằm trong tế bào người nhận, nó có thể kết hợp lại với bộ gen của tế bào người nhận. Cũng giống như cách các nhiễm sắc thể ghép đôi, gen với gen, trong kỳ đầu I của bệnh teo cơ, DNA của người cho có thể xếp hàng bên cạnh các gen tương đồng của nó ở người nhận và việc trao đổi chéo có thể xảy ra. Một số gen từ người cho có thể được tích hợp vào bộ gen của người nhận, do đó làm thay đổi cấu trúc di truyền của người nhận (Hình 12.23B). Khi các tế bào nhận sinh sôi nảy nở, các gen hiến tặng tích hợp sẽ được truyền cho tất cả các tế bào con cháu. j Vi khuẩn có plasmid Vi khuẩn không có plasmid Các plasmid trở thành một phần của bộ gen của tế bào nhận. Ống liên hợp Khi vi khuẩn liên hợp, plasmid có thể đi qua ống liên hợp đến vi khuẩn nhận. 12.24 Chuyển gen bằng Plasmid Khi plasmid xâm nhập vào tế bào thông qua liên hợp, gen của chúng có thể được biểu hiện trong tế bào nhận. Sự liên hợp của vi khuẩn được kiểm soát bởi các plasmid. Ngoài nhiễm sắc thể chính, nhiều vi khuẩn còn chứa thêm các phân tử DNA tròn, nhỏ hơn gọi là plasmid, chúng sao chép độc lập với nhiễm sắc thể chính. Plasmid thường chứa nhiều nhất vài chục gen, có thể rơi vào một trong nhiều loại sau: – Gen có khả năng trao đổi chất bất thường. Ví dụ, vi khuẩn mang plasmid có khả năng phân hủy hydrocarbon có thể được sử dụng để làm sạch các vụ tràn dầu. ™ Gen kháng kháng sinh. Plasmid mang các gen như vậy được gọi là yếu tố R và vì chúng có thể được truyền giữa các vi khuẩn thông qua liên hợp nên chúng là mối đe dọa lớn đối với sức khỏe con người. ™ Các gen tạo ra khả năng tạo ra lông sinh dục. Trong quá trình liên hợp vi khuẩn, thường là các plasmid được truyền từ vi khuẩn này sang vi khuẩn khác (Hình 12. 2 4). Một chuỗi plasmid của người cho được chuyển đến người nhận và sau đó tổng hợp chuỗi DNA bổ sung sẽ tạo ra hai chuỗi.

12.6 Tế bào nhân sơ truyền gen như thế nào? 255 bản sao hoàn chỉnh của plasmid, một ở người cho và một ở người nhận. Plasmid có thể sao chép độc lập với nhiễm sắc thể chính, nhưng đôi khi chúng được tích hợp vào nhiễm sắc thể. Khi điều này xảy ra, các gen liên hợp vẫn được biểu hiện và DNA plasmid có thể được chuyển giữa các tế bào. Nhưng vì plasmid là một phần của nhiễm sắc thể chính nên DNA từ nhiễm sắc thể được chuyển cùng với DNA plasmid. Lượng DNA nhiễm sắc thể có thể được chuyển theo cách này phụ thuộc vào thời gian tiếp xúc của tế bào vi khuẩn; ví dụ, phải mất khoảng 100 phút để toàn bộ nhiễm sắc thể E. coli được chuyển giao bằng cách liên hợp. RECAP 12.6 Mặc dù chúng đơn bội và sinh sản vô tính, nhưng sinh vật nhân sơ có khả năng chuyển gen từ tế bào này sang tế bào khác. Những gen này thường được vận chuyển trên các phân tử DNA tròn, nhỏ gọi là plasmid, nhưng DNA nhiễm sắc thể đôi khi cũng được chuyển giao. â€¢ Quá trình chuyển gen và tái tổ hợp ở sinh vật nhân sơ được phát hiện như thế nào? Xem trang. 253 â€¢ Sự khác biệt giữa tái tổ hợp sau khi liên hợp ở sinh vật nhân sơ và tái tổ hợp trong quá trình giảm phân ở sinh vật nhân chuẩn là gì? mw Làm thế nào kiến thức về di truyền học có thể được sử dụng để cứu quỷ Tasmania? TRẢ LỜI Dự án Bộ gen Quỷ Tasmania, có trụ sở tại Hoa Kỳ nhưng có sự tham gia của các nhà sinh vật học từ Úc và các quốc gia khác, nhằm bảo tồn loài này bằng cách xác định sự đa dạng di truyền của càng nhiều quỷ càng tốt. Việc giao phối được lên kế hoạch giữa các cá thể đa dạng về mặt di truyền nhất trong tự nhiên để tối đa hóa khả năng dị hợp tử. (Điều này không dễ thực hiện như cách viết!) Ngoài ra, một "nhóm bảo hiểm" bị giam cầm; từ một khu vực nơi ma quỷ không bị ung thư đang được phát triển. Những động vật này cũng đang được xác định kiểu gen với hy vọng tạo ra một quần thể không bị nhiễm bệnh lớn hơn. Luật thừa kế Mendel là gì? â€¢ Các đặc điểm vật lý của sinh vật hoặc ký tự có thể tồn tại ở các dạng hoặc đặc điểm khác nhau. Đặc điểm di truyền là đặc điểm có thể truyền từ bố mẹ sang con cái. Kiểu hình là hình dáng bên ngoài của một sinh vật; kiểu gen là cấu tạo di truyền của cơ thể. â€¢ Các dạng khác nhau của một gen được gọi là alen. Các sinh vật có hai alen giống hệt nhau về một tính trạng được gọi là đồng hợp tử; những sinh vật có hai alen khác nhau về một tính trạng được gọi là dị hợp tử. Một gen cư trú tại một vị trí cụ thể trên nhiễm sắc thể được gọi là locus. Các thí nghiệm của Mendel bao gồm các phép lai tương hỗ và phép lai đơn bội giữa các cây đậu thuần chủng.

Việc phân tích dữ liệu được lập bảng tỉ mỉ của ông đã khiến Mendel đề xuất một lý thuyết di truyền hạt cho rằng các đơn vị riêng biệt (nay gọi là gen) chịu trách nhiệm di truyền các đặc điểm cụ thể mà cả bố và mẹ đều đóng góp như nhau. Định luật đầu tiên của Mendel, định luật phân ly, phát biểu rằng khi bất kỳ cá thể nào tạo ra giao tử, hai bản sao của một gen sẽ tách ra,sao cho mỗi giao tử chỉ nhận được một thành viên trong cặp. Do đó, mỗi cá nhân trong F1 kế thừa một bản sao từ mỗi cha mẹ. Ôn lại hình 12.3, 12.4 â€¢ Mendel sử dụng phép lai thử nghiệm để tìm hiểu xem cá thể mang kiểu hình trội là đồng hợp tử hay dị hợp tử. Ôn lại Hình 12.5, HOẠT ĐỘNG 12.1 – Việc Mendel sử dụng các phép lai chéo để nghiên cứu sự di truyền của hai tính trạng đã dẫn đến định luật thứ hai của ông: quy luật phân li độc lập. Sự phân loại độc lập của các gen trong giảm phân dẫn đến sự kết hợp các kiểu hình không có nguồn gốc từ bố mẹ ở con cái của một phép lai hai giống. Ôn lại Hình 12.6, 12.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 12.1 CHƯƠNG TÓM TẮT12 â€¢ Tính toán xác suất và phả hệ giúp các nhà di truyền học theo dõi các kiểu di truyền Mendel. Ôn lại Hình 12.8, 12.9, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 12.2 Các alen tương tác như thế nào? - Các alen mới xuất hiện do đột biến ngẫu nhiên. Nhiều gen có nhiều alen. Một alen kiểu hoang dã làm phát sinh dạng tính trạng chiếm ưu thế. Khi alen kiểu hoang dã hiện diện ở một locus ít hơn 99% thời gian thì locus đó được cho là đa hình. Ôn lại Hình 12.10 â€¢ Trong trường hợp trội không hoàn toàn, cả hai alen đều không trội. Kiểu hình dị hợp tử là trung gian giữa các kiểu hình đồng hợp tử. Ôn lại Hình 12.11 – Tính đồng trội tồn tại khi hai alen tại một locus tạo ra hai kiểu hình khác nhau và cả hai đều xuất hiện ở dạng dị hợp tử. “Một alen ảnh hưởng đến nhiều hơn một tính trạng được gọi là pleiotropic. Các gen tương tác như thế nào? â€¢ Trong epistark, một gen ảnh hưởng đến sự biểu hiện của gen khác. Ôn lại Hình 12.13 â€¢ Điều kiện môi trường có thể ảnh hưởng đến sự biểu hiện của kiểu gen. • Mức độ thâm nhập là tỷ lệ các cá thể trong một nhóm có kiểu gen nhất định biểu hiện kiểu hình mong đợi. Tính biểu cảm là mức độ biểu hiện kiểu gen ở một cá thể. Các biến thể về kiểu hình có thể là định tính (riêng biệt) hoặc định lượng (tăng dần, liên tục). Hầu hết các tính trạng số lượng là kết quả của tác động của một số gen và môi trường. Các gen cùng quy định các đặc điểm số lượng được gọi là locus tính trạng số lượng. tiếp tụcMột alen kiểu hoang dã làm phát sinh dạng tính trạng chiếm ưu thế. Khi alen kiểu hoang dã hiện diện ở một locus ít hơn 99% thời gian thì locus đó được cho là đa hình. Ôn lại Hình 12.10 â€¢ Trong trường hợp trội không hoàn toàn, cả hai alen đều không trội. Kiểu hình dị hợp tử là trung gian giữa các kiểu hình đồng hợp tử. Ôn lại Hình 12.11 – Tính đồng trội tồn tại khi hai alen tại một locus tạo ra hai kiểu hình khác nhau và cả hai đều xuất hiện ở dạng dị hợp tử. “Một alen ảnh hưởng đến nhiều hơn một tính trạng được gọi là pleiotropic. Các gen tương tác như thế nào? â€¢ Trong epistark, một gen ảnh hưởng đến sự biểu hiện của gen khác. Ôn lại Hình 12.13 â€¢ Điều kiện môi trường có thể ảnh hưởng đến sự biểu hiện của kiểu gen. • Mức độ thâm nhập là tỷ lệ các cá thể trong một nhóm có kiểu gen nhất định biểu hiện kiểu hình mong đợi. Tính biểu cảm là mức độ biểu hiện kiểu gen ở một cá thể. Các biến thể về kiểu hình có thể là định tính (riêng biệt) hoặc định lượng (tăng dần, liên tục). Hầu hết các tính trạng số lượng là kết quả của tác động của một số gen và môi trường. Các gen cùng quy định các đặc điểm số lượng được gọi là locus tính trạng số lượng. tiếp tụcMột alen kiểu hoang dã làm phát sinh dạng tính trạng chiếm ưu thế. Khi alen kiểu hoang dã hiện diện ở một locus ít hơn 99% thời gian thì locus đó được cho là đa hình. Ôn lại Hình 12.10 â€¢ Trong trường hợp trội không hoàn toàn, cả hai alen đều không trội. Kiểu hình dị hợp tử là trung gian giữa các kiểu hình đồng hợp tử. Ôn lại Hình 12.11 – Tính đồng trội tồn tại khi hai alen tại một locus tạo ra hai kiểu hình khác nhau và cả hai đều xuất hiện ở dạng dị hợp tử. “Một alen ảnh hưởng đến nhiều hơn một tính trạng được gọi là pleiotropic. Các gen tương tác như thế nào? â€¢ Trong epistark, một gen ảnh hưởng đến sự biểu hiện của gen khác. Ôn lại Hình 12.13 â€¢ Điều kiện môi trường có thể ảnh hưởng đến sự biểu hiện của kiểu gen. • Mức độ thâm nhập là tỷ lệ các cá thể trong một nhóm có kiểu gen nhất định biểu hiện kiểu hình mong đợi. Tính biểu cảm là mức độ biểu hiện kiểu gen ở một cá thể. Các biến thể về kiểu hình có thể là định tính (riêng biệt) hoặc định lượng (tăng dần, liên tục). Hầu hết các tính trạng số lượng là kết quả của tác động của một số gen và môi trường. Các gen cùng quy định các đặc điểm số lượng được gọi là locus tính trạng số lượng. tiếp tục

256 CHƯƠNG 12 Di truyền, gen và nhiễm sắc thể 8 Mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể là gì? Xem HƯỚNG DẪN Animated 12.3 â€¢ Mỗi nhiễm sắc thể mang nhiều gen. Các gen trên cùng một nhiễm sắc thể được gọi là nhóm liên kết. “Các gen trên cùng một nhiễm sắc thể có thể kết hợp lại bằng cách trao đổi chéo. Các nhiễm sắc thể tái tổ hợp thu được có sự kết hợp mới của các alen. Ôn lại Hình 12.18, 12.19 â€¢ Nhiễm

sắc thể giới tính mang các gen quyết định cơ thể sinh ra giao tử đực hay giao tử cái. Tất cả các nhiễm sắc thể khác được gọi là nhiễm sắc thể thường. Các chức năng cụ thể của nhiễm sắc thể giới tính khác nhau giữa các nhóm sinh vật khác nhau. â€¢ Việc xác định giới tính cơ bản ở động vật có vú thường là chức năng của sự hiện diện hay vắng mặt của gen SRY. Đặc điểm giới tính thứ cấp là những biểu hiện bên ngoài của nam tính và nữ tính. â € ¢ Ở ruồi giấm và động vật có vú, nhiễm sắc thể X mang nhiều gen, nhưng nhiễm sắc thể Y chỉ có một số gen. Con đực chỉ có một alen (là xuất huyết) quy định các gen liên kết với X, do đó các đột biến lặn liên kết với giới tính được biểu hiện về mặt kiểu hình thường xuyên hơn ở con đực so với con cái. Con cái có thể là người mang các alen như vậy mà không bị ảnh hưởng. Ôn lại Hình 12.21 Tác dụng của các gen bên ngoài nhân là gì? Các bào quan tế bào chất như lạp thể và ty thể chứa một số lượng nhỏ gen. Ở nhiều sinh vật, gen tế bào chất chỉ được di truyền từ mẹ vì giao tử đực chỉ đóng góp nhân của nó (tức là không có tế bào chất) cho hợp tử khi thụ tinh. Xem lại Hình 12.22 Tế bào nhân sơ truyền gen như thế nào? â € ¢ Prokaryote sinh sản chủ yếu là vô tính nhưng có thể trao đổi gen trong một quá trình tình dục gọi là liên hợp. Ôn lại Hình 12.23 â€¢ Plasmid là những nhiễm sắc thể nhỏ, bổ sung ở vi khuẩn mang các gen tham gia vào các quá trình trao đổi chất quan trọng và có thể được truyền từ tế bào này sang tế bào khác. Xem lại Hình 12.24 Xem CÁC HOẠT ĐỘNG 12.2, 12.3 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is12 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ 1. Trong phép lai đơn nhân Mendelian đơn giản, các cây cao và thấp thuần chủng được lai với nhau, và các cây Fx, tất cả đều cao, được phép tự thụ phấn. Tỉ lệ thế hệ F2 vừa cao vừa dị hợp tử là bao nhiêu? Một. l/8 b. i/4 C- 1/3 d- % e. 1/2 2. Kiểu hình của cá thể a. phụ thuộc ít nhất một phần vào kiểu gen. b. là đồng hợp tử hoặc dị hợp tử. c. quyết định kiểu gen của cá thể. d. là cấu tạo di truyền của cơ thể. đ. là monohybrid hoặc dihybrid. 3. Phát biểu nào về cá thể đồng hợp tử về một alen là không đúng? Một. Mỗi tế bào của nó sở hữu hai bản sao của alen đó. b. Mỗi giao tử của nó chứa một bản sao của alen đó. c. Đó là sự nhân giống thực sự đối với alen đó. d. Cha mẹ của nó nhất thiết phải đồng hợp tử về alen đó. đ. Nó có thể truyền alen đó cho con cái của nó. 4. Phát biểu nào về cây lai thử nghiệm đơn bội là không đúng? Một.Nó kiểm tra xem một cá thể có kiểu gen chưa biết là đồng hợp tử hay dị hợp tử. b. Cá thể thử nghiệm được lai với cá thể đồng hợp lặn. c. Nếu cá thể thử nghiệm dị hợp tử thì thế hệ con cháu sẽ có tỷ lệ kiểu hình 1:1. d. Nếu cá thể thử nghiệm là đồng hợp tử thì đời con sẽ có tỷ lệ kiểu hình là 3:1. đ. Kết quả thử nghiệm chéo phù hợp với mô hình di truyền của Mendel. 5. Các gen liên kết a. phải liền kề nhau trên nhiễm sắc thể. b. có các alen phân li độc lập với nhau. c. không bao giờ hiển thị vượt qua. d. nằm trên cùng một nhiễm sắc thể. đ. luôn có nhiều alen. 6. Giới tính di truyền của con người được xác định bởi a. thể bội, con đực là đơn bội. b. nhiễm sắc thể Y. c. Nhiễm sắc thể X và Y, con đực là XX. d. số lượng nhiễm sắc thể X, con đực là XO. đ. Nhiễm sắc thể Z và W, con đực là ZZ. 7. Trong thư tín a. kiểu hình không thay đổi qua các thế hệ. b. một gen ảnh hưởng đến sự biểu hiện của gen khác. c. một phần nhiễm sắc thể bị xóa. d. một phần nhiễm sắc thể bị đảo ngược. đ. hành vi của hai gen là hoàn toàn độc lập.

Tóm Tắt Chương 257 HIỂU & ÁP DỤNG 8. Nhóm máu ABO ở người được xác định bởi hệ thống đa alen trong đó IA và P là đồng trội và đều trội ở 1°. Trẻ sơ sinh thuộc nhóm máu A. Mẹ thuộc nhóm máu O. Các kiểu hình có thể có của người bố là a. A, B hoặc AB. b. A, B hoặc O. c. Ô chỉ d. A hoặc AB. đ. AorO. 9. Ở người, răng đốm là do gen trội liên kết với giới tính gây ra. Một người đàn ông có hàm răng đốm có bố răng bình thường kết hôn với một người phụ nữ có hàm răng bình thường. Vì vậy a. tất cả con gái của họ sẽ có hàm răng bình thường. b. tất cả con gái của họ sẽ có răng đốm. c. tất cả con cái của họ sẽ có răng đốm. d. một nửa số con trai của họ sẽ có răng đốm. đ. tất cả con trai của họ sẽ có răng đốm. 10. Ở chuột lang, màu sắc cơ thể màu đen (B) trội hoàn toàn so với màu cơ thể bạch tạng (b). Đối với các phép lai dưới đây, hãy cho biết kiểu gen của bố mẹ: Bố mẹ bạch tạng đen Kiểu hình của bố mẹ và con cái Kiểu gen của con cái? Đen x bạch tạng 12 0 Bạch tạng x bạch tạng 0 12 Đen x bạch tạng 5 7 Đen x đen 9 3 11. Trong phép lai di truyền AaBbCcDdEE x AaBBCcDdEe, tỷ lệ con cái sẽ dị hợp tử về tất cả các gen này (. AaBbCcDdEe)? Giả sử tất cả các gen đều không liên kết. 12. Phả hệ dưới đây thể hiện sự di truyền của một kiểu hình đột biến hiếm gặp ở người là bệnh đục thủy tinh thể bẩm sinh (ký hiệu màu đen). Một. Đục thủy tinh thể có được di truyền như một đặc điểm trội trên nhiễm sắc thể thường không? Tính trạng lặn tự phát? Tính trội liên kết với X? tính trạng lặn liên kết với X? b. Người thứ 5 ở thế hệ thứ hai kết hôn với một người đàn ông không bị đục thủy tinh thể. Hai trong số bốn đứa con của họ, một trai và một gái, bị đục thủy tinh thể. Khả năng đứa con tiếp

theo của họ sẽ là gái bị đục thủy tinh thể là bao nhiêu? 13. Ở mèo, bộ lông màu đen (Â£>) đồng trội với màu vàng (b). Gen màu lông nằm trên nhiễm sắc thể X. Mèo Calico có bộ lông có các mảng màu đen và vàng là dị hợp tử về các alen màu lông. Một. Tại sao hầu hết mèo tam thể đều là mèo cái? b. Một phụ nữ hoa. Pickle sinh một lứa với một con đực màu vàng, hai con đực màu đen, hai con cái màu vàng và ba con cái màu hoa. bố có kiểu gen và kiểu hình như thế nào? 14. Ở Drosophila, ba gen nhiễm sắc thể thường có các alen như sau: Màu cơ thể xám (G) là trội so với màu đen (y). Cánh bình thường (A) chiếm ưu thế so với cánh vết tích (a). Mắt đỏ (R) trội hơn nâu đỏ (r). Hai phép lai đã được thực hiện, với kết quả như sau: Phép lai I: Bố mẹ: đỏ dị hợp tử, bình thường x nâu đỏ, vết tích Con cái: 131 đỏ, bình thường 120 nâu đỏ, vết tích 122 đỏ, vết tích 127 nâu đỏ, bình thường Chữ thập II: Bố mẹ: xám dị hợp tử, bình thường x đen, vết tích Con cái: 236 màu xám, 253 màu đen bình thường, vết tích 50 màu xám, vết tích 61 màu đen, bình thường Có gen nào trong số ba gen liên kết trên cùng một nhiễm sắc thể không? Nếu vậy, khoảng cách giữa các gen liên kết (tính theo đơn vị bản đồ) là bao nhiêu? 15. Ở một loài thực vật cụ thể, hai alen quy định màu hoa, có thể là vàng, xanh hoặc trắng. Sự lai của những cây này tạo ra những đứa con sau:Kiểu hình của bố mẹ Kiểu hình của con cái (tỷ lệ) Vàng x vàng Tất cả màu vàng Xanh lam x vàng Xanh lam hoặc vàng (1 :1) Xanh lam x trắng Xanh lam hoặc trắng (1 :1) Trắng x trắng Tất cả màu trắng Kiểu hình và tỷ lệ của thế hệ sau sẽ như thế nào? con lai của con lai xanh x xanh? 16. Ở Drosophila, alen lặn p, khi đồng hợp tử, sẽ xác định mắt màu hồng. Pp hoặc PP tạo ra màu mắt hoang dã. Một gen khác trên nhiễm sắc thể khác có alen lặn, sw, tạo ra đôi cánh ngắn khi đồng hợp tử. Xét phép lai giữa con cái có kiểu gen PPSwSw và con đực có kiểu gen ppswsw. Nêu đặc điểm kiểu hình, kiểu gen của thế hệ F1 và F2, được tạo ra khi cho các con E1 giao phối với nhau.

258 CHƯƠNG 12 Di truyền, gen và nhiễm sắc thể 17. Trên cùng một nhiễm sắc thể của Drosophila mang locus p (mắt hồng), có một locus khác ảnh hưởng đến cánh. Các cá thể lặn đồng hợp tử, hyby, có đôi cánh phồng rộp, trong khi alen trội By tạo ra các loại cánh hoang dã. Các locus P và By rất gần nhau trên nhiễm sắc thể; nghĩa là hai locus được liên kết chặt chẽ. Khi trả lời Câu hỏi 1 7a và 17b, giả sử rằng không xảy ra trao đổi chéo và thế hệ F2 được tạo ra bằng cách lai giống Fx. Một. Đối với phép lai PPByBy x ppbyby, hãy cho biết kiểu hình, kiểu gen của thế hệ Fx và F2. b. Đối với phép lai PPbyby x ppByBy, hãy cho biết kiểu hình và kiểu gen của thế hệ Fx và F2. c. Đối với phép lai ở Câu hỏi 1 7b, những kiểu hình nào sẽ xuất hiện ở thế hệ F2 nếu xảy ra lai chéo? d. Vẽ một nhân trải qua quá trình giảm phân ở giai đoạn xảy ra sự trao đổi chéo (Câu hỏi 17c). Sự trao đổi chéo này diễn ra ở thế hệ nào (P, Fv hoặc F2)? 18. Ở gà, khi các alen trội của các gen mồng hoa (R) và mồng đậu (A) hiện diện cùng nhau (R_A_), kết quả là gà có mồng dâu. Gà đồng hợp lặn về cả hai gen sẽ tạo ra một mồng. Một con gà mồng lá hoa hồng giao phối với một con gà mồng óc chó và sinh ra con theo tỷ lệ: % quả óc chó : % hoa hồng : Vs hạt đậu : Vs đơn lẻ. Kiểu gen của bố mẹ là gì? Lược hoa hồng Lược đậu Lược đậu Walnut lược đơn 19. Ở Drosophila, trắng (w), eosin (we), và đỏ dại (w+) là nhiều alen tại một locus quy định màu mắt. Locus này nằm trên nhiễm sắc thể X. Một con cái có mắt eosin (màu cam nhạt) được lai với một con đực có đôi mắt hoang dã. Tất cả con cái đều có mắt đỏ; một nửa con đực có mắt eosin và một nửa có mắt trắng. Giả sử nữ có hai nhiễm sắc thể X và nam có một nhiễm sắc thể X và một nhiễm sắc thể Y. a. Thứ tự trội của các alen này như thế nào? b. Kiểu gen của bố mẹ và con cháu là gì? 20. Ở người, bệnh mù màu đỏ-lục được xác định bởi một alen lặn liên kết với X (a), trong khi màu mắt được xác định bởi một gen nhiễm sắc thể thường, trong đó màu nâu (Â£>) là trội so với màu xanh lam (b). Một. Những giao tử nào có thể được hình thành từ các gen này ở con đực dị hợp tử, mắt nâu, mù màu? b. Nếu một người mẹ mắt xanh, thị lực bình thường sinh ra con trai mắt nâu, mù màu và con gái mắt xanh, mù màu, thì kiểu gen của cả bố và mẹ đều như thế nào? 21. Nếu alen trội A cần thiết cho thính giác ở người, và một alen khác, B, nằm trên một nhiễm sắc thể khác, dẫn đến bệnh điếc cho dù có các gen khác hiện diện thì bao nhiêu phần trăm con cái của cặp hôn nhân aaBb x Aabb sẽ bị điếc à? 22. Bệnh Bệnh thần kinh thị giác Leber là do đột biến gen mang DNA ty thể.Kiểu hình của đứa con đầu lòng của họ sẽ như thế nào nếu người đàn ông mắc bệnh này kết hôn với một người phụ nữ không mắc bệnh? Kết quả sẽ như thế nào nếu vợ mắc bệnh còn chồng thì không? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 23. Đôi khi các nhà khoa học gặp may mắn. Hãy xem xét phép lai kép của Mendel trong Hình 12.6. Đậu Hà Lan có số lượng đơn bội gồm bảy nhiễm sắc thể, vì vậy nhiều gen của chúng được liên kết với nhau. Kết quả của Mendel sẽ như thế nào nếu các gen quy định màu sắc và hình dạng hạt được liên kết với khoảng cách bản đồ là 10 đơn vị? Bây giờ, hãy xem xét loài ruồi giấm của Morgan (xem

Hình 12.19). Giả sử các gen quy định màu sắc cơ thể và hình dạng cánh không liên kết với nhau? Morgan sẽ thu được kết quả gì? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

DNA và vai trò của nó trong di truyền CHƯƠNG 13.1 Bằng chứng nào cho thấy gen là DNA? 13.2 Cấu trúc của DNA là gì? 13.3 DNA được sao chép như thế nào? 13.4 Các lỗi trong DNA được sửa chữa như thế nào? 13.5 Phản ứng chuỗi Polymerase khuếch đại DNA như thế nào? o TRƯỚC MỘT THẾ KỶ, nhà vi trùng học vĩ đại người Pháp Louis Pasteur đã nói "cơ hội chỉ đến với những người có sự chuẩn bị sẵn sàng". Ý của ông là những khám phá vĩ đại không chỉ đến từ một cái nhìn sâu sắc mà còn từ những quan sát cẩn thận được thực hiện bởi những người có kiến thức nền tảng khiến họ sẵn sàng diễn giải những quan sát của mình theo một cách mới. Những "tâm trí đã chuẩn bị sẵn" như vậy đã thúc đẩy sự phát triển của nhiều loại thuốc trị ung thư mới. Ung thư tinh hoàn xảy ra mà không có cảnh báo trước với sự phân chia tế bào nhanh chóng của tế bào mầm. Nó thường lan sang các cơ quan khác, chẳng hạn như phổi và não. Với nguy cơ mắc bệnh trong đời khoảng 1 trên 250 nam giới, căn bệnh này thường tấn công nam giới ở độ tuổi 20 và là loại ung thư phổ biến nhất ở nam giới trẻ tuổi. Mặc dù có khả năng gây tử vong nhưng ung thư tinh hoàn là một trong số ít các khối u ở người trưởng thành có khả năng chữa khỏi cao. Việc chữa khỏi bệnh chủ yếu nhờ vào một loại thuốc gọi là cisplatin. Tiến sĩ Barnett Rosenberg, một nhà khoa học tại Đại học bang Michigan, tò mò về cách điện trường có thể ảnh hưởng đến tế bào. Ông đưa vi khuẩn vào môi trường phát triển có điện cực bạch kim nối với pin. Kết quả thật đáng kinh ngạc: vi khuẩn ngừng phân chia. Nghĩ rằng mình đang trên đường tiến tới một khám phá lớn về điện từ và tế bào, Rosenberg đã thử lại thí nghiệm, lần này sử dụng các điện cực đồng và kẽm. (Bạn có thể quen thuộc với hệ thống Cu/Zn nếu bạn đã tham gia một khóa học về hóa học.) Lần này vi khuẩn tiếp tục phân chia mà không có tác dụng phụ nào. Chỉ có điện cực bạch kim mới ức chế được sự phân chia tế bào. Dựa trên dữ liệu, Rosenberg đã sửa đổi giả thuyết của mình để đề xuất rằng có thứ gì đó đã rò rỉ từ các điện cực bạch kim vào môi trường, và rằng "thứ gì đó" này đang hoạt động. ngăn chặn sự phân chia tế bào. Anh ấy đã xác nhận giả thuyết của mình bởi – Ki. â– â€˜ r , f â– 1 ' || cLy)e . H.la – Wt M. Quan sát, hiểu biết sâu sắc và khám phá Những quan sát và "chuẩn bị đầu óc" của Louis Pasteur; dẫn đến những hiểu biết độc đáo và những đột phá khoa học vào cuối thế kỷ 19. Mô hình nghiên cứu này tiếp tục thúc đẩy doanh nghiệp khoa học, dẫn đến những khám phá như thuốc cisplatin. xử lý vi khuẩn bằng môi trường mà các điện cực bạch kim đã được đưa vào; vi khuẩn không phân chia. Nhận thấy rằng các tế bào ung thư có sự phân chia tế bào không kiểm soát được, ông đã lặp lại thí nghiệm của mình với các tế bào khối u trong đĩa thí nghiệm. Điều này dẫn đến sự cô lập và phát triển của cisplatin. Loại thuốc này rất thành công với bệnh ung thư tinh hoàn và nó cũng đã được sử dụng thành công trên các khối u khác. Một sự kiện thiết yếu cho sự phân chia tế bào là sự sao chép đầy đủ và chính xác của vật liệu di truyền, DNA. Hai chuỗi DNA tách ra và tách ra, mỗi chuỗi đóng vai trò là khuôn mẫu để xây dựng chuỗi mới.Có thể tách sợi vì hai sợi được giữ với nhau bằng lực yếu, bao gồm cả liên kết hydro. Cisplatin hình thành liên kết cộng hóa trị với các nucleotide trên các chuỗi đối diện của DNA, liên kết chéo hai chuỗi với nhau một cách không thể đảo ngược. Kết quả là các chuỗi DNA không thể tách rời để sao chép hoặc biểu hiện. Với sự tổn hại nghiêm trọng đến DNA của nó, tế bào sau đó sẽ trải qua quá trình chết tế bào theo chương trình. m Cisplatin hoạt động như thế nào? Xem câu trả lời ở trang 278.

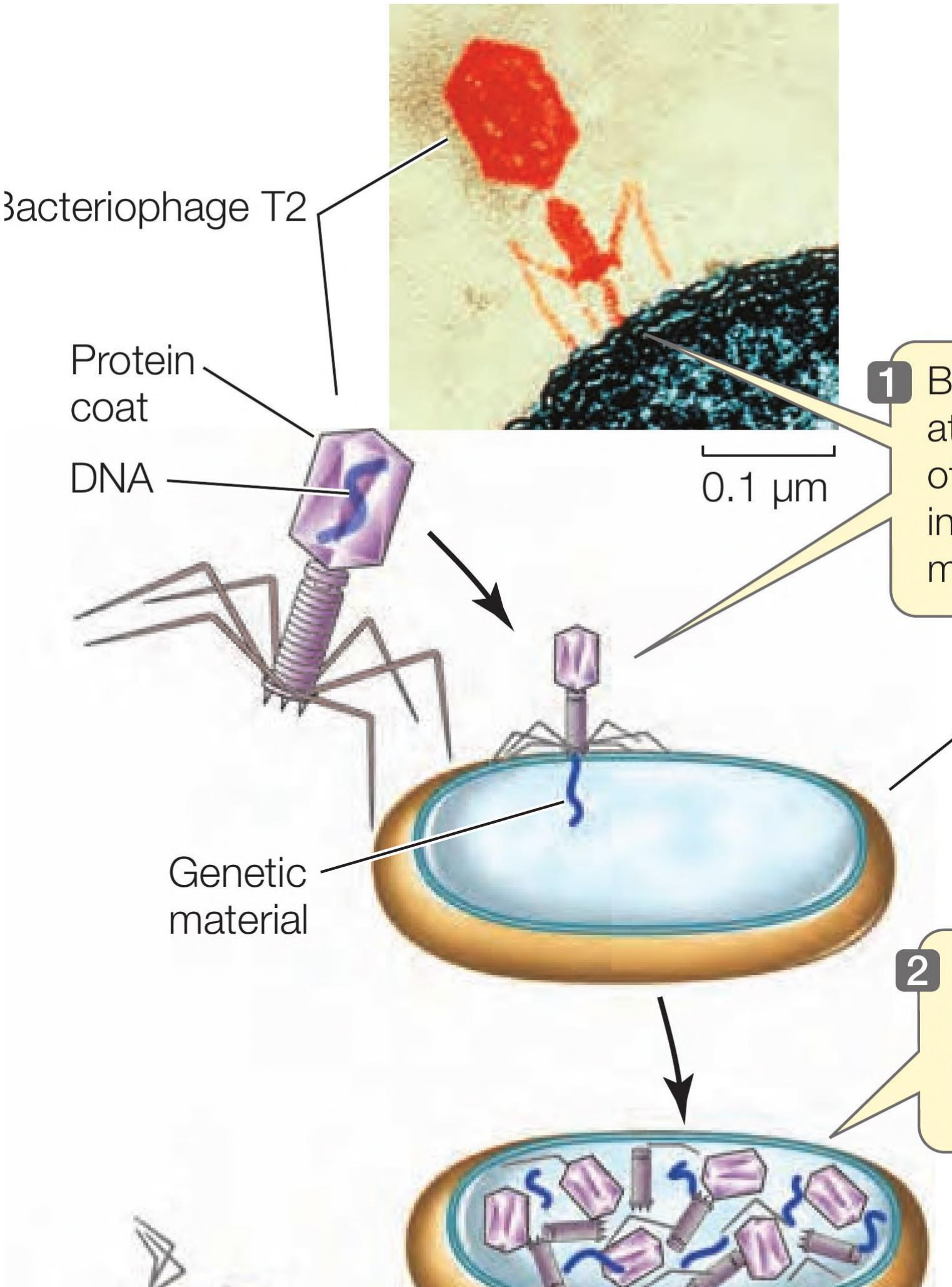


NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 13.1 Biến đổi di truyền Các thí nghiệm của Griffith đã chứng minh rằng một thứ gì đó trong chủng phế cầu khuẩn S độc lực có thể biến đổi vi khuẩn chủng R không độc lực thành dạng gây chết người, ngay cả khi vi khuẩn chủng S đã bị tiêu diệt bởi nồng độ cao. nhiệt độ.3 Phương pháp GIẢ THUYẾT Chất liệu trong tế bào vi khuẩn chết có thể biến đổi gen các tế bào vi khuẩn sống. Tiêu diệt vi khuẩn chủng S độc hại bằng cách đun nóng. 0 0 Trộn các tế bào chủng S đã chết với vi khuẩn chủng R còn sống, không có độc lực. Chủng S sống (có độc lực) Chủng R sống (không có độc lực) * /I \

13.1 Bằng chứng nào cho thấy gen là DNA? 261 một số tế bào loại R sống đã được biến đổi thành tế bào S có độc lực. Những tế bào này có thể phát triển trong cơ thể chuột, gây viêm phổi và nhân lên trong máu. Việc các tế bào loại S này sinh sản để tạo ra nhiều tế bào loại S hơn cho thấy sự thay đổi từ loại R sang loại S là do di truyền. Sự biến đổi này của vi khuẩn có phụ thuộc vào điều gì đó xảy ra trong cơ thể chuột không? Không. Sự biến đổi tương tự có thể đạt được trong ống nghiệm bằng cách trộn các tế bào R sống với các tế bào S bị khử nhiệt, hoặc thậm chí bằng chiết xuất không chứa tế bào của các tế bào S bị khử nhiệt. (Một chiết xuất không có tế bào chứa tất cả nội dung của các tế bào bị vỡ, nhưng không có tế bào nguyên vẹn.) Những kết quả này chứng minh rằng một số chất từ các tế bào phế cầu khuẩn S đã chết có thể gây ra một sự thay đổi có thể di truyền trong các tế bào R bị ảnh hưởng. Oswald Avery và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Rockefeller ngày nay đã xác định chất gây ra sự biến đổi của vi khuẩn theo hai cách: “Loại bỏ các khả năng khác”. Các chất chiết xuất không có tế bào chứa chất biến nạp được xử lý bằng các enzyme phá hủy các ứng cử viên cho vật liệu di truyền, chẳng hạn như protein, RNA và DNA. Khi các mẫu được xử lý được kiểm tra, những mẫu được xử lý bằng RNase và protease (tiêu diệt RNA và protein tương ứng) vẫn có thể biến vi khuẩn loại R thành loại S. Nhưng hoạt động biến đổi đã bị mất trong dịch chiết được xử lý bằng DNase (phá hủy DNA) (Hình 13.2). ™ Thử nghiệm tích cực. Họ đã phân lập DNA gần như tinh khiết từ dịch chiết không chứa tế bào có chứa chất biến đổi. Chỉ riêng DNA đã gây ra sự biến đổi của vi khuẩn. Bây giờ chúng ta biết rằng gen mã hóa enzym xúc tác quá trình tổng hợp vỏ polysaccharide, làm cho khuẩn lạc vi khuẩn trông "mịn màng". được chuyển vào tế bào R trong quá trình biến nạp. NVESTIGATINGLIFE^^^^^^H 13.2 Sự biến đổi gen bằng thí nghiệm DNA của Avery và các cộng sự đã chỉ ra rằng DNA từ chủng phế cầu khuẩn S độc lực là nguyên nhân gây ra sự biến đổi trong thí nghiệm của Griffith (xem Hình 13.1) . 3 GIẢ THUYẾT Bản chất hóa học của chất biến đổi từ phế cầu khuẩn là DNA. Phương pháp Chủng S (đã bị tiêu diệt) f Tiêu diệt vi khuẩn chủng S có độc lực bằng nhiệt, đồng nhất và lọc. ii dịch lọc chủng S (độc) | Xử lý mẫu bằng enzyme phá hủy RNA, protein hoặc DNA. \ RNase (phá hủy RNA) \ \ Protease (phá hủy protein) DNase (phá hủy DNA) I Thêm các mẫu đã xử lý vào môi trường nuôi cấy vi khuẩn chủng R. Chủng R (không có độc lực) / Mi â€¢w.Results '9aÂ£y â–¡ Nuôi cấy Chủng S độc hại và vi khuẩn chủng R _ l | Các chủng vi khuẩn được xử lý bằng chiết xuất vi khuẩn được xử lý bằng RNase hoặc protease có chứa vi khuẩn biến nạp chủng S... t V| \ |Wv *â– Vi khuẩn chủng R chỉ k . . .nhưng môi trường nuôi cấy được xử lý bằng DNase thì không. KẾT LUẬN Vì chỉ có DNase phá hủy chất biến nạp nên chất biến nạp chính là DNA.Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aAvery, O. T. và cộng sự. 1944. Tạp chí Y học Thực nghiệm 79: 137-158. Các thí nghiệm lây nhiễm virus đã xác nhận rằng DNA là vật liệu di truyền Ngay cả với các thí nghiệm biến đổi vi khuẩn, nhiều nhà sinh học vẫn không bị thuyết phục rằng DNA là vật liệu di truyền. Một vấn đề là DNA, chỉ được tạo thành từ bốn nucleotide đơn giản (xem Phần 4.1), dường như là một chất quá đồng nhất để có thể đảm nhiệm tất cả các chức năng và sự đa dạng của sự sống. Khả năng vẫn là các protein, với tất cả sự đa dạng về cấu trúc và hóa học của chúng, đã hoàn thành vai trò đó. Các thí nghiệm với virus được thiết kế để phân biệt giữa các lựa chọn thay thế này. Alfred Hershey và Martha Chase thuộc Phòng thí nghiệm Cold Spring Harbor ở New York đã nghiên cứu thể thực khuẩn T2 (phage T2), lây nhiễm vi khuẩn Escherichia coli. Phage T2 bao gồm lõi DNA được bọc bên trong lớp vỏ protein (Hình 1 3.3). Khi nó tấn công vi khuẩn, một phần (nhưng không phải tất cả) virus sẽ xâm nhập vào

262 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền Thực khuẩn thể T2 Vỏ protein DNA Thực khuẩn thể T2 bám vào bề mặt vi khuẩn và tiêm vật liệu di truyền của nó vào. Vật liệu di truyền Các gen của virus tiếp quản bộ máy của vật chủ để tổng hợp các loại virus mới. Vi khuẩn bùng nổ, giải phóng khoảng 200 virus. 13.3 Thể thực khuẩn T2: Chu kỳ sinh sản Thể thực khuẩn T2 ký sinh trên vi khuẩn E. coli, tùy theo vi khuẩn

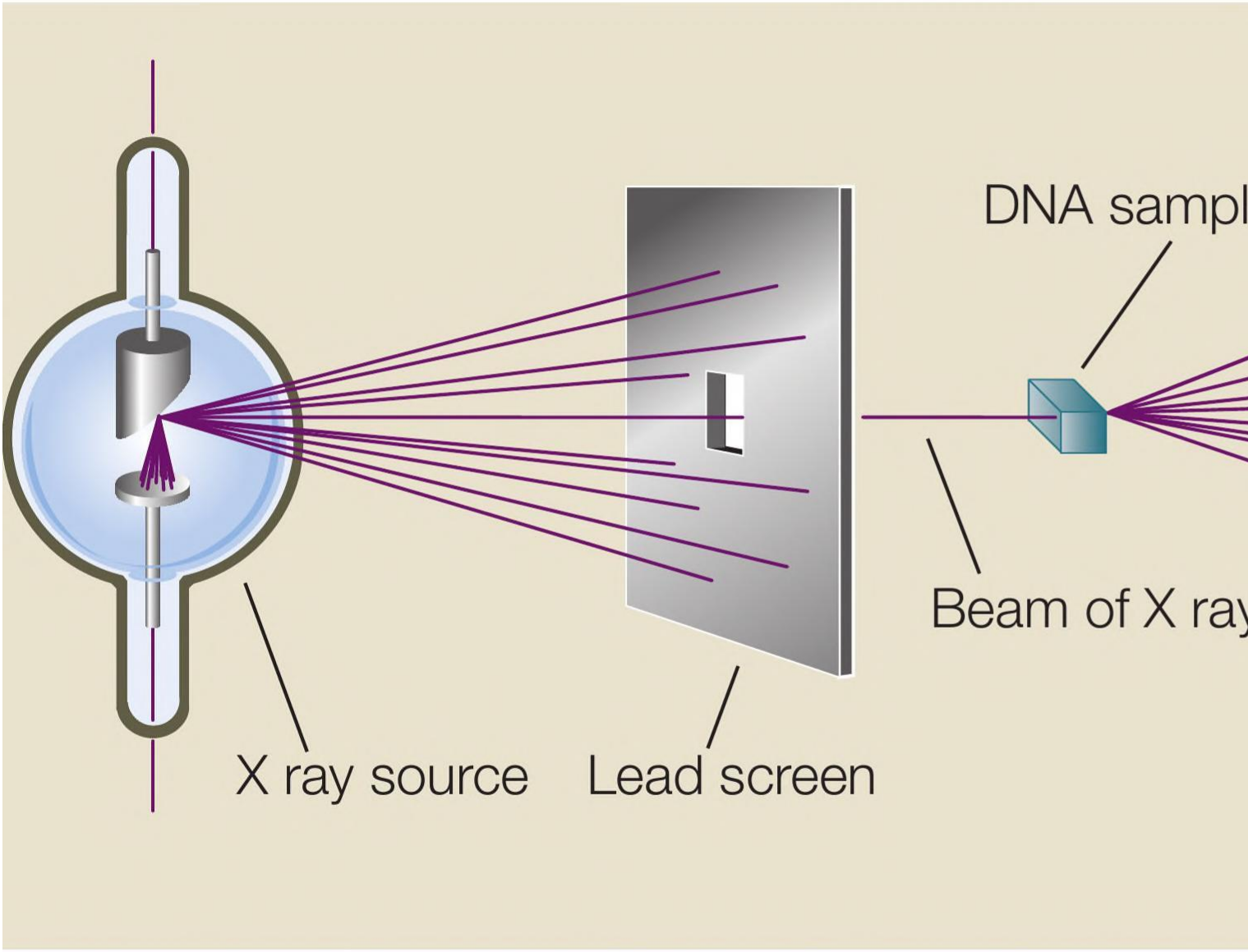
mà sản sinh ra virus mới. Cấu trúc bên ngoài của thực khuẩn thể T2 bao gồm hoàn toàn là protein và DNA được chứa bên trong lớp vỏ protein. Khi virus lây nhiễm vào tế bào E. coli, vật liệu di truyền của nó sẽ được tiêm vào vi khuẩn chủ. tế bào vi khuẩn. Khoảng 20 phút sau, tế bào vỡ ra, giải phóng hàng chục hạt gần giống với hạt virus lây nhiễm. Rõ ràng là bằng cách nào đó virus có thể chuyển đổi tế bào chủ từ chương trình di truyền của chính nó thành một cỗ máy sao chép virus. Hershey và Chase bắt đầu xác định phần nào của virus - DNA hoặc protein - xâm nhập vào tế bào chủ để gây ra sự thay đổi di truyền này. Để theo dõi hai thành phần của virus trong vòng đời của nó, các nhà khoa học đã dán nhãn cho mỗi thành phần bằng một đồng vị phóng xạ cụ thể: “Các protein được dán nhãn bằng lưu huỳnh phóng xạ. Protein có chứa một số lưu huỳnh (trong axit amin cysteine và methionine), nhưng DNA thì không. Lưu huỳnh có đồng vị phóng xạ 35S. Hershey và Chase đã phát triển thể thực khuẩn T2 trong môi trường nuôi cấy vi khuẩn với sự có mặt của 35S, do đó protein của các vi rút thu được được dán nhãn (chứa) đồng vị phóng xạ. NGHIÊN CỨU CUỘC SỐNG 13.4 Thí nghiệm Hershey-Chase Khi Hershey và Chase lây nhiễm các tế bào vi khuẩn bằng thực khuẩn thể T2 được đánh dấu phóng xạ, chỉ có DNA được đánh dấu được tìm thấy trong vi khuẩn.3 Các tế bào bị nhiễm bệnh được khuấy trộn để loại bỏ lớp vỏ virus khỏi vi khuẩn và sau đó được ly tâm thành từng viên vi khuẩn. Protein được dán nhãn vẫn còn ở phần nổi phía trên. Điều này cho thấy DNA, chứ không phải protein, mới là vật chất di truyền. GIẢ THUYẾT Một trong hai thành phần của thực khuẩn thể - DNA hoặc protein - có thể là vật liệu di truyền xâm nhập vào tế bào vi khuẩn để chỉ đạo sự lắp ráp các virus mới. Phương pháp Thí nghiệm 1 Nhãn phage. P là một nguyên tố trong DNA, nhưng không có trong protein. Thí nghiệm 2 > Nhãn phage. S là một nguyên tố trong protein nhưng không có trong DNA. Lây nhiễm vi khuẩn bằng virus được dán nhãn. DNA có vỏ protein 32P với 35S **> Kết quả vi khuẩn Tôi khuấy trong máy xay để tách virus khỏi tế bào vi khuẩn. Ly tâm để ép tế bào vi khuẩn xuống đáy ống, tạo thành dạng viên. Chất lỏng nổi trên mặt có chứa virus. i Hầu hết 32P nằm trong viên chứa vi khuẩn. 3 Hầu hết 35S nằm trong chất lỏng phía trên có lớp vỏ virus. Chất lỏng nổi trên bề mặt KẾT LUẬN DNA, không phải protein, xâm nhập vào tế bào vi khuẩn và chỉ đạo sự tổng hợp của virus mới. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. “DNA được dán nhãn phốt pho phóng xạ.DNA chứa nhiều phốt pho (trong khung deoxyribose-phosphate - xem Hình 4.4), trong khi protein chứa ít hoặc không chứa. Phốt pho cũng có đồng vị phóng xạ 32P. Các nhà nghiên cứu đã nuôi một mẻ T2 khác trong môi trường nuôi cấy vi khuẩn có sự hiện diện của 32P, do đó dán nhãn DNA của virus là 32P. aHershey, A. D. và M. Chase. 1952. Tạp chí Sinh lý học đại cương 36: 39-56. Hershey và Chase đã sử dụng những virus được đánh dấu phóng xạ này trong các thí nghiệm của họ (Hình 13.4). Trong một thí nghiệm, họ cho phép thực khuẩn thể có nhãn 32P lây nhiễm vi khuẩn; trong cái khác.


Bacteriophage T2
Protein coat
DNA
0.1 μm
1
Genetic material
2

13.1 Bằng chứng nào cho thấy gen là DNA? 263 vi khuẩn bị nhiễm thể thực khuẩn có nhãn 35S. Sau vài phút, họ khuấy mạnh từng hỗn hợp trong máy xay nhà bếp, loại bỏ những phần vi rút chưa xâm nhập vào vi khuẩn mà không làm vi khuẩn bị tiêu diệt. Sau đó, họ tách vi khuẩn ra khỏi phần còn lại của vật liệu (phần còn lại của virus) trong máy ly tâm. Kết quả là các tế bào vi khuẩn trong viên ly tâm chứa hầu hết 32P (và do đó là DNA của virus), và chất lỏng phía trên chứa phần còn lại của virus chứa hầu hết 35S (và do đó là protein của virus). Những kết quả này chỉ ra rằng chính DNA đã được chuyển vào vi khuẩn và DNA là phân tử chịu trách nhiệm chuyển hướng chương trình di truyền của tế bào vi khuẩn. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 3.1 Thí nghiệm Hershey-Chase Lifel Oe.com/atl 3.1 Tế bào nhân chuẩn cũng có thể được biến đổi gen bằng DNA Sự biến đổi gen của tế bào nhân chuẩn bằng DNA thường được gọi là sự biến đổi gen. Điều này có thể được chứng minh bằng cách sử dụng dấu hiệu di truyền, một gen có sự hiện diện trong tế bào nhận tạo ra kiểu hình có thể quan sát được. Khi biến đổi cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, các nhà nghiên cứu thường sử dụng gen kháng kháng sinh hoặc gen đánh dấu dinh dưỡng, cho phép các tế bào biến đổi phát triển nhưng không cho phép các tế bào không biến đổi phát triển. Một dấu hiệu phổ biến trong các thí nghiệm chuyển gen ở động vật có vú là một gen có khả năng kháng thuốc kháng sinh neomycin (Hình 13.5). Có nhiều phương pháp để truyền máu, bao gồm cả phương pháp xử lý hóa học cho phép tế bào hấp thụ DNA. Bất kỳ tế bào nào cũng có thể được chuyển hóa, kể cả tế bào trứng. Trong trường hợp này, có thể tạo ra một sinh vật biến đổi gen hoàn toàn mới; một sinh vật như vậy được gọi là biến đổi gen. Sự biến đổi ở sinh vật nhân chuẩn là bằng chứng cuối cùng cho thấy DNA là vật liệu di truyền. RECAP Các thí nghiệm trên vi khuẩn và virus đã chứng minh rằng DNA là vật liệu di truyền. Vào thời điểm Griffith thực hiện các thí nghiệm vào những năm 1920, bằng chứng cụ thể nào gợi ý cho các nhà khoa học rằng DNA có thể là vật liệu di truyền? Xem trang. 260 â € ¢ Làm thế nào các thí nghiệm của Avery và các đồng nghiệp của ông cung cấp thêm bằng chứng cho thấy DNA là vật liệu di truyền? Xem trang. 261 và Hình 13.2 â€¢ Những thuộc tính nào của thể thực khuẩn T2 là chìa khóa cho các thí nghiệm Hershey-Chase chứng minh rằng DNA, chứ không phải protein, là vật liệu di truyền? Xem trang 261-262 và Hình 13.4 Các thí nghiệm biến đổi và lây nhiễm virus đã thuyết phục các nhà sinh học rằng vật chất di truyền là DNA. Trong nhiều thập kỷ, người ta đã biết rằng về mặt hóa học, DNA là một polyme của các nucleotide. Tiếp theo, các nhà khoa học chuyển sang cấu trúc ba chiều chính xác của DNA. NVESTIGATINGLIFE^^^^H 13.5 Sự biến đổi trong tế bào nhân chuẩn Một phân tử DNA có thể được xử lý hóa học để nó được các tế bào động vật có vú hấp thụ từ dung dịch.3 Việc đưa vào một gen đánh dấu cho thấy rằng các tế bào đã được biến đổi gen bởi quá trình ADN.GIẢ THUYẾT DNA có thể biến đổi tế bào nhân chuẩn. Phương pháp | Phân lập tế bào động vật có vú thiếu gen kháng kháng sinh neomycin. Chúng không thể phát triển nếu có neomycin trong môi trường tăng trưởng. @3 Bổ sung DNA chứa gen kháng neomycin. m Thêm DNA đối chứng không có gen kháng neomycin. DNA được xử lý trước bằng canxi photphat để tế bào có thể hấp thụ. Kết quả Tế bào mang gen kháng neomycin phát triển trong môi trường chứa neomycin. 9 Các tế bào không có gen kháng neomycin sẽ bị neomycin tiêu diệt. KẾT LUẬN Các tế bào được biến đổi bởi DNA. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBacchetti, S. và F. L. Graham. 1977. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 74: 1590-1594.

264 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền (A) 13.6 Tinh thể học tia X giúp tiết lộ cấu trúc của DNA (A) Vị trí của các nguyên tử trong một chất hóa học kết tinh có thể được suy ra bằng mô hình nhiễu xạ của tia X truyền qua nó . Mô hình của DNA vừa có tính đều đặn vừa có tính lặp lại. (B) Tinh thể học của Rosalind Franklin và "bức ảnh 51" của cô ấy (hiển thị) đã giúp các nhà khoa học hình dung cấu trúc xoắn ốc của phân tử DNA. 13.2 Cấu trúc của DNA là gì? Khi xác định cấu trúc của DNA, các nhà khoa học hy vọng tìm ra câu trả lời cho hai câu hỏi: (1) DNA được sao chép như thế nào giữa các lần phân chia tế bào và (2) nó chỉ đạo quá trình tổng hợp các protein cụ thể như thế nào? Cấu trúc của DNA chỉ được giải mã sau khi nhiều loại bằng chứng thực nghiệm được xem xét cùng nhau trong khuôn khổ lý thuyết. Watson và Crick đã sử dụng mô hình để suy ra cấu trúc của DNA. Khi các sợi DNA tinh khiết có thể được phân lập, các nhà lý sinh và hóa sinh đã kiểm tra DNA để tìm gợi ý về cấu trúc của nó. Bằng chứng cuối cùng được sử dụng để giải quyết cấu trúc của DNA bao gồm dữ liệu quan trọng thu được bằng phương pháp tinh thể học tia X và đặc tính kỹ lưỡng về thành phần hóa học của DNA. BẰNG CHỨNG VẬT LÝ TỪ NHIỄU XẠ TIA X Một số

chất hóa học, khi chúng được cô lập và tinh chế, có thể được tạo thành dạng tinh thể. Vị trí của các nguyên tử trong một chất kết tinh có thể được suy ra từ hình ảnh nhiễu xạ của tia X truyền qua chất đó. Vào đầu những năm 1950, nhà sinh lý học gốc New Zealand Maurice Wilkins đã phát hiện ra cách tạo ra các sợi DNA có trật tự cao phù hợp cho các nghiên cứu nhiễu xạ tia X. Các mẫu của ông được phân tích bởi nhà tinh thể học tia X Rosalind Franklin ở Kings College, London (Hình 1 3.6). Dữ liệu của Franklin gợi ý rằng DNA là một chuỗi xoắn kép (hai chuỗi) với 10 nucleotide trong mỗi vòng đầy đủ và mỗi vòng đầy đủ có chiều dài 3,4 nanomet (nm). Đường kính của phân tử là 2 nm cho thấy rằng khung đường-phosphate của mỗi sợi DNA phải nằm ở bên ngoài chuỗi xoắn. BẰNG CHỨNG HÓA HỌC TỪ THÀNH PHẦN CƠ SỞ Các nhà hóa sinh biết rằng DNA là một polyme của các nucleotide. Mỗi nucleotide bao gồm một phân tử đường deoxyribose, một nhóm photphat và một bazơ chứa nitơ (xem Hình 4.1). Sự khác biệt duy nhất giữa bốn nucleotide của DNA là các bazơ nitơ của chúng: purin adenine (A) và guanine (G), và pyrimidines cytosine (C) và thymine (T). Vào đầu những năm 1950, nhà hóa sinh Erwin Char gaff và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Columbia đã báo cáo rằng DNA từ nhiều loài khác nhau - và từ các nguồn khác nhau trong cùng một sinh vật - thể hiện những quy luật nhất định. Điều này dẫn đến quy luật sau: Trong bất kỳ mẫu DNA nào, lượng adenine bằng lượng thymine (A = T), và lượng guanine bằng lượng cytosine (G = C). Kết quả là, tổng lượng purin (A + G) bằng tổng lượng pyrimidine (T + C):= Pyrimidines Điều này cung cấp manh mối quan trọng về cách sắp xếp các bazơ trong chuỗi xoắn kép DNA. Chargeaff và các đồng nghiệp phát hiện ra rằng quy luật này đúng với mọi sinh vật mà họ kiểm tra. Tuy nhiên, độ phong phú tương đối của A + T so với G + C thay đổi đôi chút giữa các sinh vật; ở người tỷ lệ phần trăm là A= T = 30 phần trăm và G = C = 20 phần trăm. MÔ HÌNH WATSON VÀ CRICK#S Nếu bạn đã tham gia các khóa học hóa học, bạn có thể quen với việc xây dựng mô hình, trong đó các quả bóng (nguyên tử) và que (liên kết) được sử dụng để tập hợp các phân tử lại với nhau dựa trên các tính chất vật lý và hóa học đã biết cũng như các góc liên kết. Nhà vật lý Francis Crick và nhà di truyền học James D. Watson (Hình 1 3.7A), lúc đó đang làm việc tại Phòng thí nghiệm Cavendish của Đại học Cambridge, đã sử dụng việc xây dựng mô hình để giải quyết cấu trúc của DNA. Họ sử dụng bằng chứng vật lý và hóa học mà chúng tôi vừa mô tả: “Để phù hợp với hình ảnh nhiễu xạ tia X của Franklin, mô hình của Watson và Crick có các bazơ nucleotide ở bên trong hai sợi, với đường photphat



X-Ray Crystallography Helped Reveal the Stru

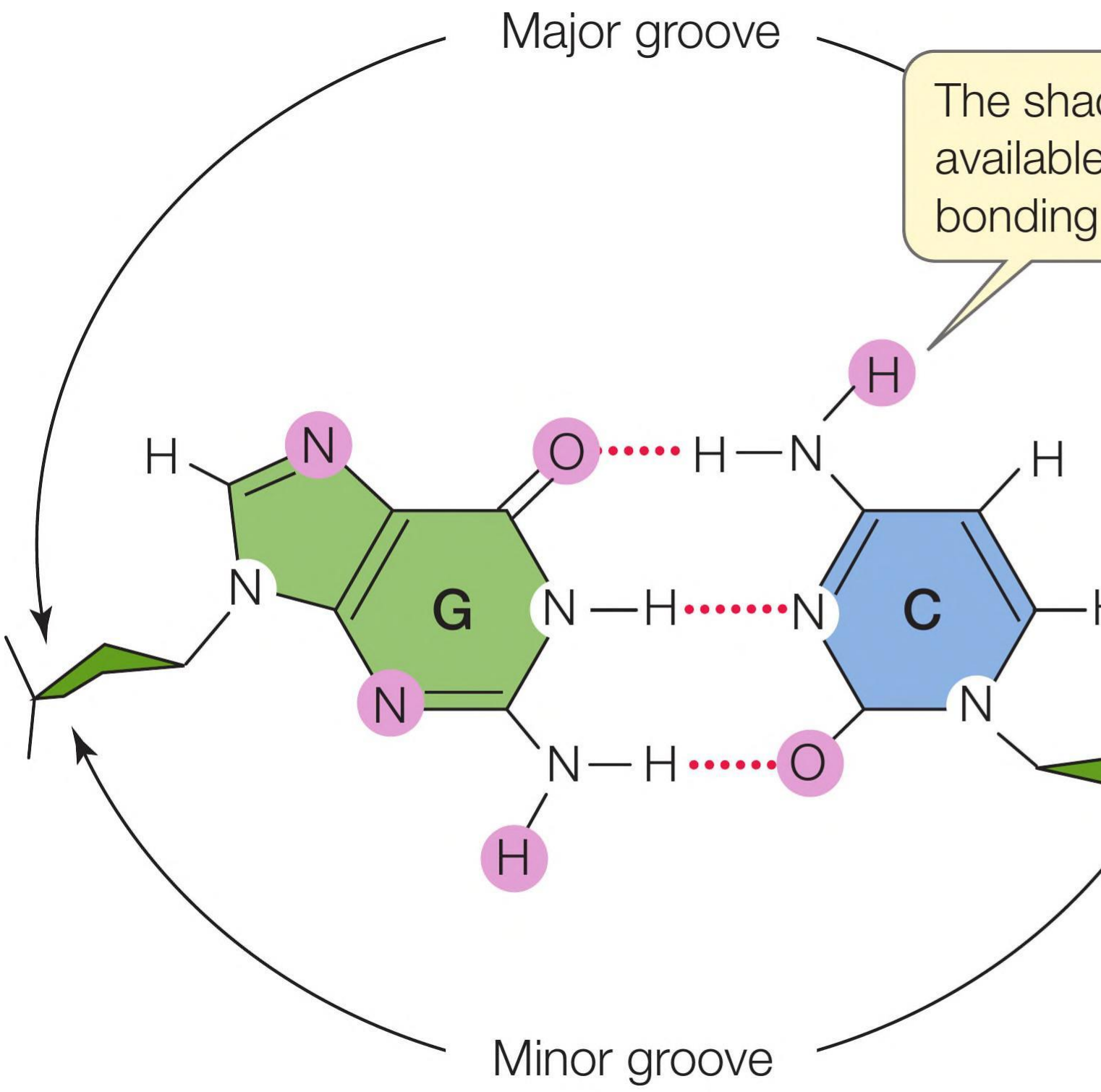
(B) Dải màu xanh tượng trưng cho hai trục đường photphat chạy ngược chiều nhau: 3' 5' 5' 3' 1 1 "xương sống" ở bên ngoài. Ngoài ra, hai chuỗi DNA chạy ngược chiều nhau, nghĩa là chúng phản song song. Nếu không thì hai sợi sẽ không khớp với nhau: 1 3.2 Cấu trúc của DNA là gì? 265 Phốt pho Carbon trong đường phốt phát chính Hydro Oxy ^3,4 nm P t \^/B B/^\ r j \^/B B/^\ r 1 \^/B không â€¢ Để thỏa mãn quy tắc Chargaff (A = T và G = C), mô hình của Watson và Crick luôn ghép một purine trên một chuỗi với một pyrimidine trên chuỗi đối diện. Các cặp bazơ này (A-T và G-C) có cùng chiều rộng dọc theo chuỗi xoắn kép, tính đồng nhất cũng được xác nhận bằng nhiễu xạ tia X: không phải Rãnh chính J^Rãnh phụ Cơ sở 13.7 DNA là một chuỗi xoắn kép (A) James Watson (trái)) và Francis Crick (phải) đề xuất rằng phân tử DNA có cấu trúc xoắn kép. (B) Các nhà hóa sinh hiện có thể xác định chính xác vị trí của mọi nguyên tử trong phân tử DNA. Để thấy rằng các đặc điểm cơ bản của mô hình Watson-Crick ban đầu đã được xác minh, hãy quan sát các chuỗi xoắn kép của các nhóm đường photphat và lưu ý các bậc ngang của các bazơ. Đi tới Media Clip

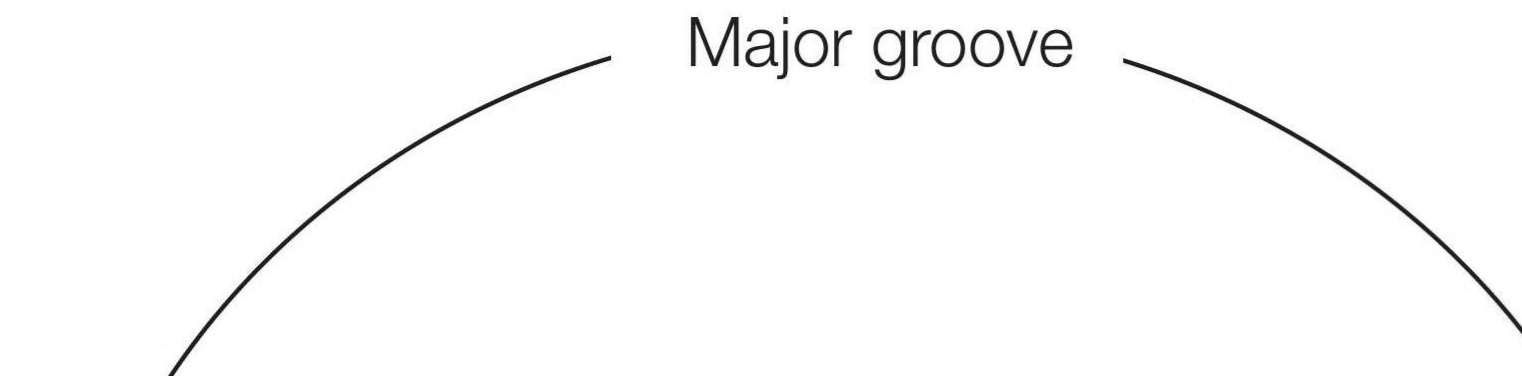
13.1 Khám phá chuỗi xoắn kép Oe.com/mcl 3.1 Crick và Watson đã xây dựng mô hình DNA bằng thiếc của họ vào cuối tháng 2 năm 1953. Cấu trúc này giải thích tất cả các tính chất hóa học đã biết của DNA và nó mở ra cánh cửa cho sự hiểu biết về nó. các chức năng sinh học. Đã có những sửa đổi nhỏ đối với cấu trúc được xuất bản đầu tiên đó, nhưng các đặc điểm chính của nó vẫn không thay đổi. Bốn đặc điểm chính xác định cấu trúc DNA Bốn đặc điểm tóm tắt cấu trúc phân tử của phân tử DNA (Hình 13.7B): DNA là một chuỗi xoắn kép, với khung trục đường-phosphate ở bên ngoài và các cặp base xếp thành hàng ở bên trong . ¢ DNA thường là một chuỗi xoắn thuận tay phải. Nếu bạn uốn cong các ngón tay của bàn tay phải và hướng ngón tay cái lên trên, đường cong của chuỗi xoắn sẽ theo hướng của các ngón tay và nó uốn cong lên theo hướng ngón cái của bạn. â € ¢ DNA là đối kháng (hai chuỗi chạy ngược chiều nhau). DNA có các rãnh lớn và rãnh nhỏ trong đó các cạnh bên ngoài của bazơ nitơ lộ ra.

266 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền HELIX Xương sống đường-phosphate của chuỗi polynucleotide tạo thành một cuộn dây bao quanh bên ngoài chuỗi xoắn và các bazơ nitơ hướng về phía trung tâm. Các chuỗi được giữ với nhau bởi hai lực hóa học: 1. Liên kết hydro giữa các cặp bazơ cụ thể. Phù hợp với quy tắc Char gaff, adenine (A) kết hợp với thymine (T) bằng cách tạo thành hai liên kết hydro, và guanine (G) kết hợp với cytosine (C) bằng cách tạo thành ba liên kết hydro: Mỗi cặp bazơ gồm một purine (A hoặc G) và một pyrimidine (T hoặc C). Mô hình này được gọi là ghép cặp cơ sở bổ sung. 2. Lực Van der Waals giữa các căn cứ liền kề trên cùng một sợi dây. Khi các vòng đế đến gần nhau, chúng có xu hướng xếp chồng lên nhau như những quân bài poker vì lực hấp dẫn yếu này. CHUỖI ANTIPARALLEL Khung xương sống của mỗi chuỗi DNA chứa các đơn vị lặp lại của deoxyribose monosacarit 5 carbon: Nhóm photphat gắn vào đầu 5&39; carbon. A OH H2C A OH H A \ Nhóm photphat của nucleotide tiếp theo gắn vào 3' carbon, v _ y Bazơ gắn vào carbon T. Số theo sau là số nguyên tố (') biểu thị vị trí của nguyên tử cacbon trong phân tử đường này. Trong khung đường phốt phát của DNA, các nhóm phốt phát được kết nối với đầu 3' carbon của một phân tử deoxyribose và 5' carbon tiếp theo, liên kết các loại đường liên tiếp với nhau. Do đó, hai đầu của chuỗi polynucleotide khác nhau. Ở một đầu của chuỗi là một nucleotide tự do (không được kết nối với một nucleotide khác) 5' nhóm photphat (– 0P03~); cái này được gọi là 5' kết thúc. Ở đầu bên kia là 3' nhóm hydroxyl (– OH); cái này được gọi là 3' kết thúc. Trong chuỗi xoắn kép DNA, 5' đầu của một sợi được ghép với đầu 3' đầu của sợi kia và ngược lại. Nói cách khác, nếu bạn vẽ một mũi tên cho mỗi sợi chạy từ 5' đến 3', các mũi tên sẽ chỉ theo hướng ngược nhau (xem thêm Hình 4.4 A). TIẾP XÚC ĐẾ TRONG CÁC RÃNH Nhìn lại Hình 13. 7B và lưu ý các rãnh chính và rãnh phụ trong đường xoắn ốc. Những rãnh này tồn tại do xương sống của hai sợi ở một bên của chuỗi xoắn kép (tạo thành rãnh phụ) gần nhau hơn ở phía bên kia (tạo thành rãnh chính). Hình 13.8 cho thấy bốn cấu hình có thể có của các cặp bazơ phẳng, liên kết hydro trong các rãnh chính và rãnh phụ. Các cạnh bên ngoài lộ ra của các cặp bazơ có thể tiếp cận được để tạo thêm liên kết hydro. Lưu ý rằng sự sắp xếp của các nguyên tử và nhóm chưa ghép cặp khác nhau theo cặp A-T và G-C. Do đó, bề mặt của các cặp bazơ A-T và C-G khác biệt về mặt hóa học, cho phép các phân tử khác như protein nhận ra các trình tự cặp bazơ cụ thể và liên kết với chúng. Sự liên kết của protein với các chuỗi cặp bazơ cụ thể là chìa khóa cho tương tác protein-DNA, cần thiết cho sự sao chép và biểu hiện thông tin di truyền trong DNA.Cấu trúc xoắn kép của DNA rất cần thiết cho chức năng của nó. Vật liệu di truyền thực hiện bốn chức năng quan trọng và cấu trúc DNA do Watson và Crick đề xuất rất phù hợp với ba chức năng đó. “Vật liệu di truyền lưu trữ thông tin di truyền của sinh vật. Với hàng triệu nucleotide, trình tự cơ sở của phân tử DNA có thể mã hóa và lưu trữ một lượng thông tin khổng lồ. Các biến thể trong trình tự DNA có thể giải thích cho sự khác biệt về loài và cá thể. DNA rất phù hợp với vai trò này. â€¢ Vật liệu di truyền dễ bị đột biến (thay đổi vĩnh viễn) trong thông tin mà nó mã hóa. Đối với DNA, đột biến có thể là những thay đổi đơn giản trong trình tự tuyến tính của các cặp bazơ. â€¢ Vật liệu di truyền được sao chép một cách chính xác trong chu trình phân chia tế bào. Sự sao chép có thể được thực hiện bằng cách ghép đôi bazơ bổ sung, A với T và G với C. Trong công bố đầu tiên về những phát hiện của họ vào năm 1953, Watson và Crick đã rụt rè chỉ ra rằng, "Chúng tôi không thể thoát khỏi sự lưu ý rằng sự ghép đôi cụ thể mà chúng tôi đã đưa ra ngay lập tức. gợi ý một cơ chế sao chép có thể có đối với vật liệu di truyền.” • Vật liệu di truyền (thông tin được mã hóa trong DNA) được biểu hiện dưới dạng kiểu hình. Chức năng này không rõ ràng trong cấu trúc của DNA. Tuy nhiên, như chúng ta sẽ thấy trong chương tiếp theo, trình tự nucleotide của DNA được sao chép vào RNA, RNA sử dụng thông

tin được mã hóa để xác định trình tự tuyến tính của các axit amin - một protein. Các dạng gấp nếp của protein quyết định nhiều kiểu hình của sinh vật. RECAP DNA là một chuỗi xoắn kép được tạo thành từ hai chuỗi polynucleotide đối song song. Hai chuỗi được nối với nhau bằng liên kết hydro giữa các bazơ nucleotide, cặp này đặc biệt là: A với T và G với C. Các nhóm hóa học trên các bazơ lộ ra trong các rãnh của chuỗi xoắn có sẵn để liên kết hydro với các phân tử khác, chẳng hạn như như protein. Những phân tử này có thể nhận ra trình tự cụ thể của các bazơ nucleotide. â€¢ Hãy mô tả bằng chứng cho thấy Watson và Crick đã sử dụng để đưa ra mô hình xoắn kép cho DNA. Xem trang 264-265 “Cấu trúc xoắn kép của DNA liên quan đến chức năng của nó như thế nào? Xem trang. 266 và Hình 13.7, 13.8Trong lần xuất bản đầu tiên về những phát hiện của họ vào năm 1953, Watson và Crick đã chỉ ra một cách rụt rè: “Chúng tôi không khỏi chú ý rằng sự ghép đôi cụ thể mà chúng tôi đã đưa ra ngay lập tức gợi ý một cơ chế sao chép khả dĩ cho vật liệu di truyền”. • Vật liệu di truyền (thông tin được mã hóa trong DNA) được biểu hiện dưới dạng kiểu hình. Chức năng này không rõ ràng trong cấu trúc của DNA. Tuy nhiên, như chúng ta sẽ thấy trong chương tiếp theo, trình tự nucleotide của DNA được sao chép vào RNA, RNA sử dụng thông tin được mã hóa để xác định trình tự tuyến tính của các axit amin - một protein. Các dạng gấp nếp của protein quyết định nhiều kiểu hình của sinh vật. RECAP DNA là một chuỗi xoắn kép được tạo thành từ hai chuỗi polynucleotide đối song song. Hai chuỗi được nối với nhau bằng liên kết hydro giữa các bazơ nucleotide, cặp này đặc biệt là: A với T và G với C. Các nhóm hóa học trên các bazơ lộ ra trong các rãnh của chuỗi xoắn có sẵn để liên kết hydro với các phân tử khác, chẳng hạn như như protein. Những phân tử này có thể nhận ra trình tự cụ thể của các bazơ nucleotide. â€¢ Hãy mô tả bằng chứng cho thấy Watson và Crick đã sử dụng để đưa ra mô hình xoắn kép cho DNA. Xem trang 264-265 “Cấu trúc xoắn kép của DNA liên quan đến chức năng của nó như thế nào? Xem trang. 266 và Hình 13.7, 13.8Trong lần xuất bản đầu tiên về những phát hiện của họ vào năm 1953, Watson và Crick đã chỉ ra một cách rụt rè: “Chúng tôi không khỏi chú ý rằng sự ghép đôi cụ thể mà chúng tôi đã đưa ra ngay lập tức gợi ý một cơ chế sao chép khả dĩ cho vật liệu di truyền”. • Vật liệu di truyền (thông tin được mã hóa trong DNA) được biểu hiện dưới dạng kiểu hình. Chức năng này không rõ ràng trong cấu trúc của DNA. Tuy nhiên, như chúng ta sẽ thấy trong chương tiếp theo, trình tự nucleotide của DNA được sao chép vào RNA, RNA sử dụng thông tin được mã hóa để xác định trình tự tuyến tính của các axit amin - một protein. Các dạng gấp nếp của protein quyết định nhiều kiểu hình của sinh vật. RECAP DNA là một chuỗi xoắn kép được tạo thành từ hai chuỗi polynucleotide đối song song. Hai chuỗi được nối với nhau bằng liên kết hydro giữa các bazơ nucleotide, cặp này đặc biệt là: A với T và G với C. Các nhóm hóa học trên các bazơ lộ ra trong các rãnh của chuỗi xoắn có sẵn để liên kết hydro với các phân tử khác, chẳng hạn như như protein. Những phân tử này có thể nhận ra trình tự cụ thể của các bazơ nucleotide. â€¢ Hãy mô tả bằng chứng cho thấy Watson và Crick đã sử dụng để đưa ra mô hình xoắn kép cho DNA. Xem trang 264-265 “Cấu trúc xoắn kép của DNA liên quan đến chức năng của nó như thế nào? Xem trang. 266 và Hình 13.7, 13.8

1 3.3 DNA được sao chép như thế nào? 267 13.8 Các cặp bazơ trong DNA có thể tương tác với các phân tử khác Các sơ đồ này cho thấy bốn cấu hình có thể có của các cặp bazơ trong chuỗi xoắn kép. Các nguyên tử được tô màu tím có sẵn để liên kết hydro với các phân tử khác, chẳng hạn như protein. Có thể xuất hiện ba phương thức sao chép DNA Một khi đã hiểu được cấu trúc của DNA, người ta có thể nghiên cứu cách thức DNA tự sao chép. Tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét các thí nghiệm đã dạy chúng ta cách thức hoạt động của quy trình tinh tế này. DNA được sao chép như thế nào? Cơ chế sao chép DNA mà Watson và Crick tự gợi ý đã sớm được xác nhận. Đầu tiên, các nhà nghiên cứu chỉ ra rằng DNA có thể được sao chép trong ống nghiệm chứa chất nền đơn giản và một loại enzyme. Một nghiên cứu tiếp theo cho thấy rằng mỗi sợi trong số hai sợi của chuỗi xoắn kép có thể đóng vai trò là khuôn mẫu cho một sợi DNA mới. 0SJ!0 của Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 1 3.2 Sao chép và trùng hợp DNA Lifel Oe.com/atl 3.2 Các phân tử DNA mới có trình tự bazơ giống như phân tử ban đầu có thể được tổng hợp trong ống nghiệm chứa các chất sau: â€¢ Deoxyribonucleoside triphosphate dATP, dCTP, dGTP và dTTP. Đây là những monome mà từ đó các polyme DNA được hình thành. • Các phân tử DNA của một trình tự cụ thể đóng vai trò là khuôn mẫu để định hướng trình tự nucleotide trong các phân tử mới. ™ Một enzyme DNA polymerase để xúc tác cho phản ứng trùng hợp. • Muối và chất đệm pH, để tạo môi trường hóa học thích hợp cho DNA polymerase. Việc DNA có thể được tổng hợp trong ống nghiệm đã khẳng định rằng phân tử DNA chứa đựng thông tin cần thiết


Major groove
The shad
available
bonding
H
H
N
O
H—N
H
N
G
N—H
N
C
N
N
N—H
O
H
Minor groove

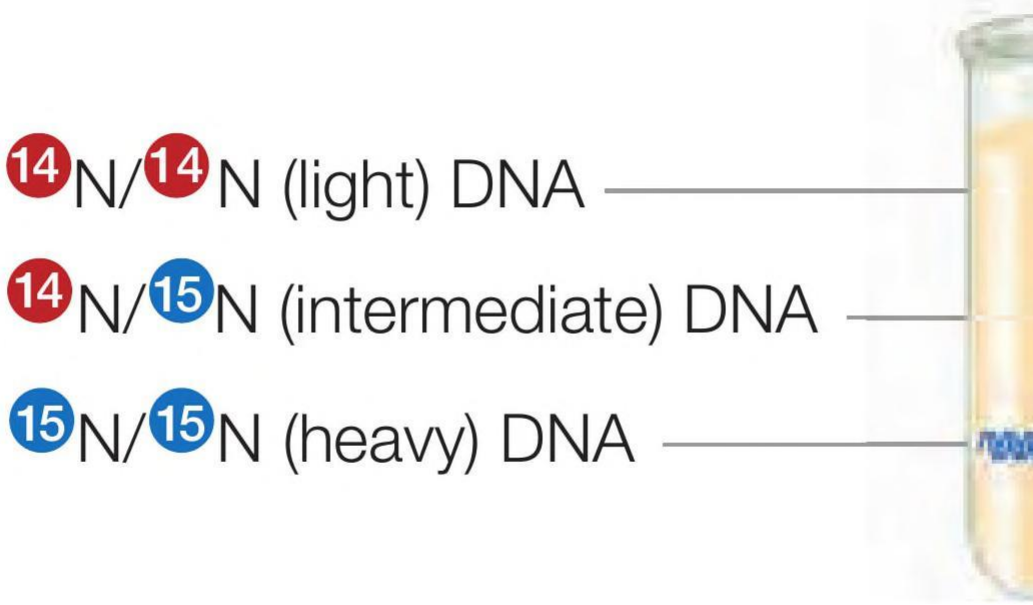

Major groove

268 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền (A) DNA gốc Sau một vòng sao chép yxya : YAYA YAYA (\ Sao chép bán bảo toàn sẽ tạo ra các phân tử có cả DNA cũ và DNA mới, nhưng mỗi phân tử sẽ chứa một chuỗi cũ hoàn chỉnh và một chuỗi mới một. v _ _ _ _ _ " (B) YAYA YAYA YAY7v f \ Sự sao chép bảo toàn sẽ bảo toàn phân tử ban đầu và tạo ra một phân tử hoàn toàn mới. (C) YAYA : YAYA YAYA a | Sự sao chép phân tán sẽ tạo ra hai phân tử có cũ và cũ DNA mới xen kẽ dọc theo mỗi sợi. 13.9 Ba mô hình sao chép DNA Trong mỗi mô hình, DNA ban đầu được hiển thị bằng màu xanh lam và DNA mới được tổng hợp có màu đỏ. Thử thách tiếp theo là xác định mô hình nào trong ba mô hình sao chép có thể xảy ra xảy ra trong quá trình sao chép DNA: • Sao chép bán bảo toàn, trong đó mỗi sợi bố mẹ đóng vai trò là khuôn mẫu cho một sợi mới, và hai phân tử DNA mới, mỗi phân tử có một sợi cũ và một sợi mới (Hình 13.9A) – Sao chép bảo thủ, trong đó chuỗi xoắn kép ban đầu đóng vai trò là khuôn mẫu nhưng không đóng góp vào chuỗi xoắn kép mới (Hình 1 3.9B) – Sao chép phân tán, trong đó các đoạn của phân tử DNA ban đầu đóng vai trò là khuôn mẫu để lắp ráp hai phân tử mới , mỗi phần chứa các phần cũ và mới, có lẽ là ngẫu nhiên (Hình 13.9C) Bài báo gốc của Watson và Crick cho rằng sự sao chép DNA là bán bảo toàn, nhưng cách trình diễn ống nghiệm được mô tả ở trên không cung cấp cơ sở cho việc lựa chọn giữa ba mô hình này . Một thí nghiệm tinh tế đã chứng minh rằng sự sao chép DNA là bán bảo toàn. Năm 1958, Matthew Meselson và Franklin Stahl tại Viện Công nghệ California đã thuyết phục cộng đồng khoa học rằng DNA được sao chép bằng cách sao chép bán bảo toàn. Họ đã sử dụng nhãn mật độ để phân biệt giữa các chuỗi DNA gốc và các chuỗi mới được sao chép. Chìa khóa cho thí nghiệm của họ là việc sử dụng một vật liệu "nặng" đồng vị của nitơ. Nitơ nặng (15N) là một đồng vị hiếm, không phóng xạ, làm cho các phân tử chứa nó đậm đặc hơn các phân tử giống hệt về mặt hóa học chứa đồng vị thông thường 14N. Hai chủng vi khuẩn E. coli được nuôi cấy qua nhiều thế hệ, một trong môi trường chứa 15N và một trong môi trường chứa 14N. Khi chiết xuất DNA từ hai môi trường nuôi cấy được kết hợp và ly tâm trong dung dịch Caesium clorua, tạo thành gradient mật độ khi ly tâm, hai dải DNA riêng biệt được hình thành trong ống ly tâm. DNA từ môi trường nuôi cấy 15N nặng hơn DNA từ môi trường nuôi cấy 14N, do đó nó tạo thành một dải ở vị trí khác trong gradient mật độ. Tiếp theo, Meselson và Stahl nuôi cấy một loại E. coli khác trong môi trường 15N, sau đó chuyển vi khuẩn sang môi trường 14N bình thường và để chúng tiếp tục phát triển (Hình 13.10). Các tế bào sao chép DNA của chúng và phân chia cứ sau 20 phút. Meselson và Stahl đã thu thập một số vi khuẩn theo từng khoảng thời gian và tách DNA từ các mẫu.Bạn có thể theo dõi kết quả của họ trong hai thế hệ đầu tiên trong Hình 13.10. Các kết quả này chỉ có thể được giải thích bằng mô hình sao chép DNA bán bảo toàn. Những quan sát quan trọng chứng minh mô hình này là tất cả DNA ở cuối thế hệ thứ nhất đều có mật độ trung gian, trong khi ở cuối thế hệ thứ hai có hai dải riêng biệt: một dải DNA trung gian và một dải DNA nhẹ. Nếu mô hình bảo thủ là đúng thì sẽ không có DNA mật độ trung gian. Nếu mô hình phân tán là chính xác thì tất cả DNA sẽ ở trạng thái trung gian trong vài thế hệ đầu tiên, với dải trung gian duy nhất ngày càng trở nên nhẹ hơn. Có hai bước trong quá trình sao chép DNA. Sao chép DNA bán bảo toàn trong tế bào liên quan đến một số enzyme và protein khác nhau. Quá trình này diễn ra theo hai bước chung: • Chuỗi xoắn kép DNA được tháo ra để tách hai chuỗi mẫu và sẵn sàng cho việc ghép đôi bazơ mới (đây là bước mà cisplatin ngăn cản; xem câu chuyện mở đầu). • Khi các nucleotide mới tạo thành các cặp bazơ bổ sung với DNA mẫu, chúng liên kết cộng hóa trị với nhau bằng liên kết phosphodiester, tạo thành một polyme có trình tự bazơ bổ sung với các bazơ trong chuỗi mẫu. Các nucleotide tạo nên DNA là deoxyribonucleoside monophosphate vì chúng chứa deoxyribose và một nhóm phosphate (xem Hình 4.1). Các monome tự do được kết hợp với nhau để tạo thành DNA có ba nhóm phốt phát. Chúng là deoxyribonucleoside triphosphate dATP, dTTP, dCTP và dGTP, được gọi chung là dNTP. CácCác nucleotide tạo nên DNA là deoxyribonucleoside monophosphate vì chúng chứa deoxyribose và một nhóm phosphate (xem Hình 4.1). Các monome tự do được kết hợp với nhau để tạo thành DNA có ba nhóm phốt phát. Chúng là deoxyribonucleoside triphosphate dATP, dTTP, dCTP và dGTP, được gọi chung là dNTP. CácCác nucleotide tạo nên DNA là deoxyribonucleoside monophosphate vì chúng chứa deoxyribose và một nhóm phosphate (xem Hình 4.1). Các monome tự do được kết hợp với nhau để tạo thành DNA có ba nhóm phốt phát. Chúng là deoxyribonucleoside triphosphate dATP, dTTP, dCTP và dGTP, được gọi chung là dNTP. Các

1 3.3 DNA được sao chép như thế nào? 269 NVESTIGATINGLI 13.10 Thí nghiệm Meselson-Stahl Một máy ly tâm được sử dụng để tách các phân tử DNA được đánh dấu bằng các đồng vị có mật độ khác nhau. Thí

nghiệm này cho thấy một mô hình hỗ trợ mô hình sao chép DNA bán bảo toàn.3 GIẢ THUYẾT DNA sao chép bán bảo toàn. Phương pháp m/\T chuyển một số vi khuẩn sang môi trường Â©N (ánh sáng); sự phát triển của vi khuẩn tiếp tục. Lấy mẫu sau 20 phút Lấy mẫu sau 40 phút Lấy mẫu sau 0 phút, 20 phút (sau một lượt sao chép) và 40 phút (sau hai lượt sao chép). KẾT LUẬN Kiểu mẫu này chỉ có thể được quan sát thấy nếu mỗi phân tử DNA chứa một chuỗi mẫu từ DNA bố mẹ; do đó sự sao chép DNA là bán bảo toàn. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aMeselson, M. và F. Stahl. 1958. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 44: 671-682. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 3.3 Thí nghiệm Meselson-Stahl QfcSSb Lifel 0e.com/at1 3.3 ba nhóm phốt phát được gắn vào nhóm 5' carbon trên đường deoxyribose (xem trang 266). Một quan sát quan trọng liên quan đến quá trình sao chép DNA là các nucleotide được thêm vào chuỗi mới đang phát triển ở vị trí 3' kết thúc - điểm cuối mà chuỗi DNA có nhóm hydroxyl tự do (-OH) trên đầu 3' carbon của deoxyribose cuối cùng của nó. Trong quá trình hình thành liên kết phosphodiester (phản ứng ngưng tụ), hai trong số các nhóm photphat trên dNTP đi vào sẽ bị loại bỏ [dưới dạng pyrophosphate (PPj)], và photphat còn lại được liên kết với nhóm 3' carbon ở đầu deoxyribose (Hình 13.11; xem thêm Hình 4.2). Giống như năng lượng được giải phóng khi ATP bị thủy phân thành AMP (sau đó là quá trình thủy phân PP{thành hai photphat), năng lượng được giải phóng bằng quá trình thủy phân dNTP và năng lượng này được sử dụng để thúc đẩy phản ứng ngưng tụ. DNA polymerase thêm nucleotide vào chuỗi đang phát triển Quá trình sao chép DNA bắt đầu bằng việc liên kết một phức hợp protein lớn (phức hợp tiền sao chép) vào một vị trí cụ thể trên phân tử DNA. Phức hợp này chứa một số protein khác nhau, bao gồm enzyme DNA polymerase, xúc tác cho việc bổ sung nucleotide khi chuỗi DNA mới phát triển. Tất cả các nhiễm sắc thể đều có ít nhất một vùng gọi là điểm khởi đầu sao chép (hoặc/), nơi mà phức hợp tiền sao chép liên kết với nó. Sự liên kết xảy ra khi các protein trong phức hợp nhận ra các trình tự DNA cụ thể trong nguồn gốc. NGUỒN GỐC SỰ SAO CHÉP Nhiễm sắc thể tròn đơn của vi khuẩn E. coli có 4 x 106 cặp base (bp) DNA.

Results



Pa
(all h

Interpretation

Before the bacteria reproduce for the first time in the light medium (at 0 minutes), all DNA (parental) is heavy.

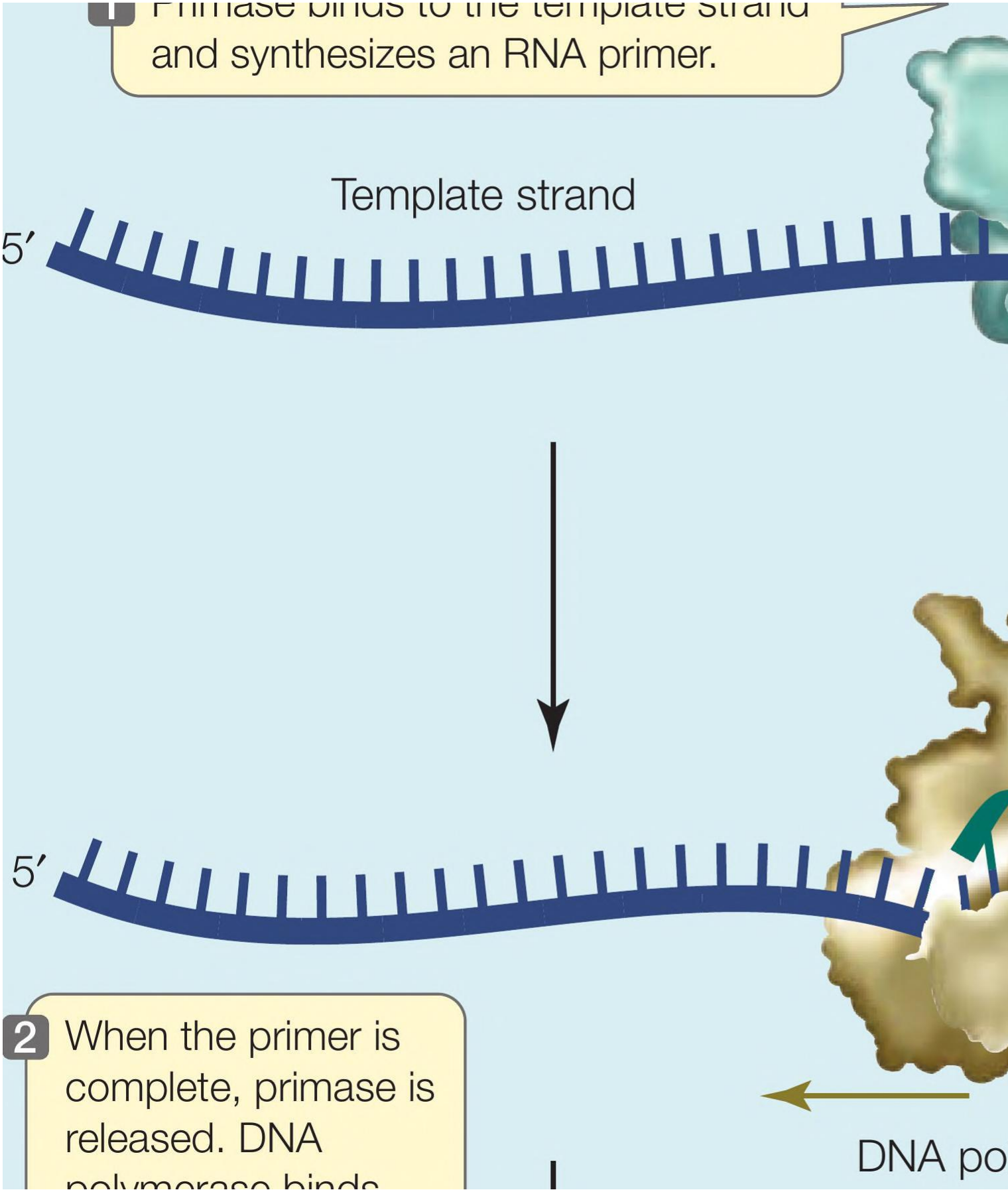


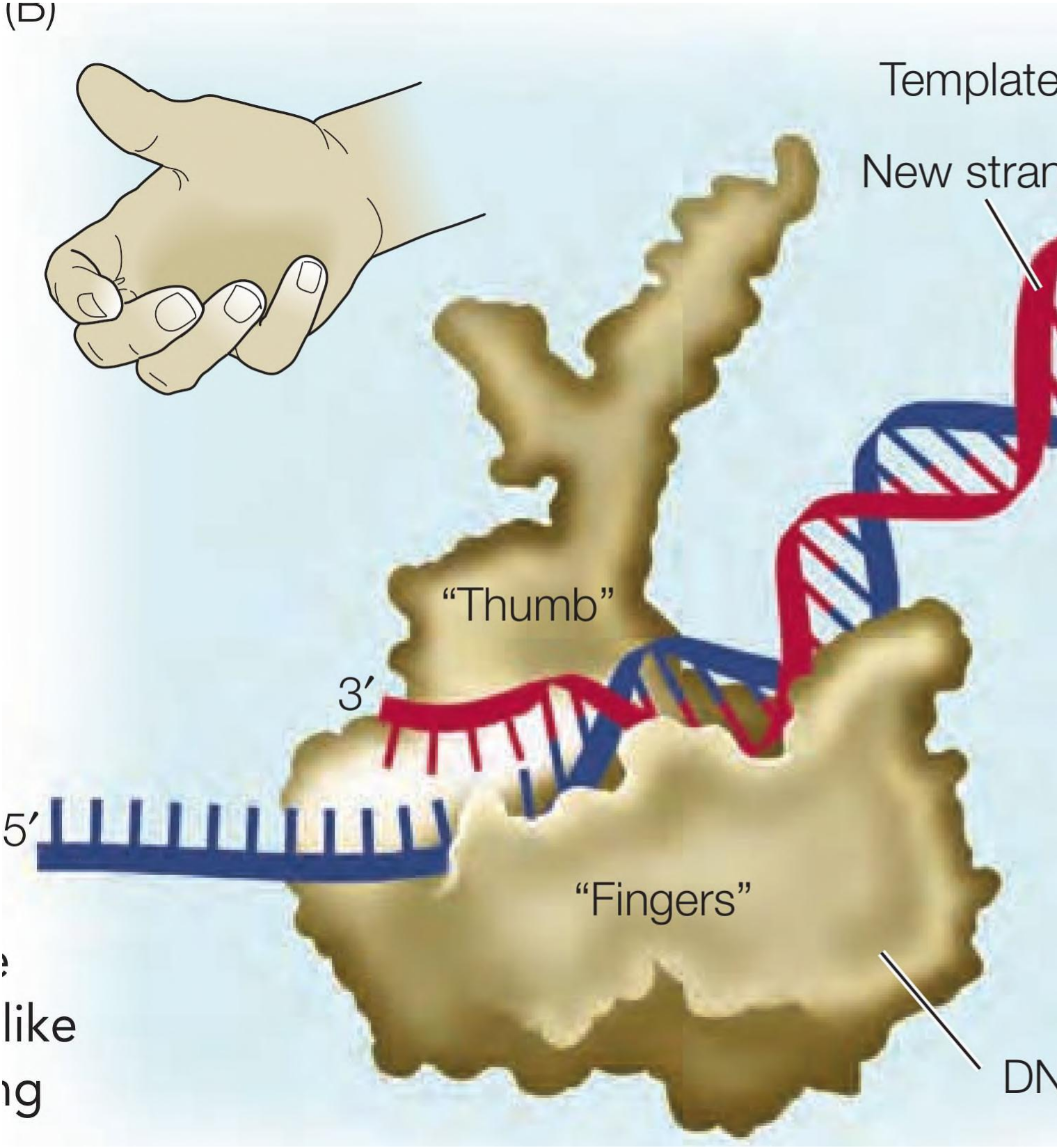
LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Bài báo gốc về Thí nghiệm Meselson-Stahl Meselson, M. và F. Stahl. 1958. Sự sao chép DNA ở Escherichia coli. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 44: 671-682. Phân tích dữ liệu Thí nghiệm Meselson-Stahl được gọi là "thí nghiệm đẹp nhất trong sinh học" vì tính đơn giản cơ bản của nó. Meselson và Stahl đã sử dụng gradient mật độ để kiểm tra cách các phân tử DNA sao chép (xem Hình 13.10). Phương pháp thí nghiệm quan trọng là tách DNA chứa 14N (DNA "nhẹ") khỏi DNA chứa 15N (DNA "nặng"), sử dụng máy siêu ly tâm để tạo ra gradient mật độ của Caesium clorua. Các phân tử DNA lơ lửng trong xêsi clorua tạo thành các dải trong gradient, với mật độ riêng của chúng (Hình A). HÌNH B thể hiện kết quả của thí nghiệm. Mỗi mẫu chứa cùng một số lượng vi khuẩn, do đó tổng lượng DNA trong mỗi bảng là như nhau. Các bức ảnh cho thấy các dải DNA trong ống sau khi ly tâm và các sơ đồ thể hiện phân tích định lượng của các dải, trong đó chiều cao biểu thị lượng DNA. CÂU HỎI 2 Dữ liệu sẽ như thế nào nếu vi khuẩn được phép phân chia thêm ba thế hệ nữa? CÂU HỎI 3 Nếu Meselson và Stahl thực hiện thí nghiệm của họ bắt đầu với DNA nhẹ và sau đó thêm 15N cho các thế hệ tiếp theo thì các dải sẽ trông như thế nào? Vẽ chúng cùng với dữ liệu thực tế ở trên. CÂU HỎI 4 Dữ liệu sẽ trông như thế nào nếu sao chép thận trọng là mô hình chính xác? Dữ liệu sẽ trông như thế nào nếu sao chép phân tán là chính xác? Vẽ những điều này cùng với dữ liệu thực tế ở trên. CÂU HỎI 1 Sử dụng độ cao của các pic để ước tính phần trăm tổng số DNA nặng, trung bình và nhẹ ở mỗi giai đoạn thế hệ. Tạo một bảng tóm tắt các tính toán này và thảo luận xem chúng có hỗ trợ các tác giả hay không? kết luận. HÌNH B 1.0 1.9 3.0 4.1 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Sợi phát triển Sợi mẫu 5' kết thúc 3' Nucleotide gốc đường photphat cuối cùng được thêm vào 3' kết thúc. 13.11 Mỗi sợi DNA mới phát triển từ số 5' Kết thúc phần 3' Kết thúc Chuỗi DNA bên phải (màu xanh) là khuôn mẫu để tổng hợp chuỗi bổ sung đang phát triển ở bên trái (màu hồng). Ở đây dCTP (khoanh tròn) đang được thêm vào. Sợi đang phát triển 5' kết thúc Chuỗi mẫu 3' end Enzym DNA polymerase bổ sung deoxyribonucleotide tiếp theo vào nhóm "OH ở vị trí 3' cuối sợi đang phát triển và giải phóng pyrophosphate. DNA polymerase 5' ion pyrophosphate cuối o o Các ion photphat Liên kết liên kết các nhóm photphat bị phá vỡ, giải phóng năng lượng để thúc đẩy phản ứng. 5' kết thúc

1 3.3 DNA được sao chép như thế nào? 271 (A) Sinh vật nhân sơ (B) Sinh vật nhân chuẩn ^ Bắt đầu sao chép Có nhiều nguồn gốc của sự sao chép. 13.12 Nguồn gốc của quá trình sao chép DNA (A) Nhiễm sắc thể ở sinh vật nhân sơ thường có một nguồn gốc duy nhất nơi quá trình sao chép DNA bắt đầu và diễn ra theo cả hai hướng. (B) Nhiễm sắc thể nhân chuẩn thường lớn hơn nhiều thường có nhiều nguồn gốc sao chép. Trình tự 245 bp ori nằm ở một vị trí cụ thể trên nhiễm sắc thể. Khi phức hợp tiền sao chép liên kết với nó, DNA sẽ được tháo ra và quá trình sao chép diễn ra theo cả hai hướng xung quanh vòng tròn, tạo thành hai nhánh sao chép (Hình 1 3.1 2A). Tốc độ sao chép ở E. coli là khoảng 1.000 bp mỗi giây, do đó phải mất khoảng 40 phút để sao chép hoàn toàn nhiễm sắc thể (với hai nhánh sao chép). Các tế bào E. coli phân chia nhanh chóng cứ sau 20 phút. Trong các tế bào này, các vòng sao chép mới bắt đầu ở điểm khởi đầu của mỗi nhiễm sắc thể mới trước khi nhiễm sắc thể đầu tiên được sao chép hoàn toàn. Bằng cách này, các tế bào có thể phân chia thường xuyên hơn thời gian cần thiết để hoàn thành quá trình sao chép nhiễm sắc thể ban đầu. Nhiễm sắc thể của sinh vật nhân chuẩn thường dài hơn nhiều so với nhiễm sắc thể của sinh vật nhân sơ - lên tới một tỷ bp - và có dạng tuyến tính chứ không phải hình tròn. Nếu sự sao chép xảy ra từ một ori duy nhất với hai nhánh mọc cách xa nhau, thì sẽ mất vài tuần để sao chép hoàn toàn một nhiễm sắc thể. Như vậy nhiễm sắc thể nhân thực có nhiều điểm khởi đầu sao chép, nằm rải rác với khoảng cách từ 10.000 đến 40.000 bp (Hình 1 3.1 2B). SỰ SAO CHÉP DNA BẮT ĐẦU BẰNG Mồi DNA polymerase kéo dài chuỗi polynucleotide bằng cách liên kết cộng hóa trị các nucleotide mới với chuỗi có sẵn. Tuy nhiên, nó không thể bắt đầu quá trình này nếu không có một đoạn "khởi động" ngắn. sợi, gọi là mồi. Ở hầu hết các sinh vật, mồi này là một chuỗi RNA ngắn (Hình 13.13), nhưng ở một số sinh vật nó là DNA. Mồi bổ sung cho mẫu DNA và được tổng hợp từng nucleotide một bởi enzyme gọi là primase. DNA polymerase sau đó thêm nucleotide vào vùng 3' đoạn cuối của đoạn mồi và tiếp tục cho đến khi quá trình sao chép hoàn tất đoạn DNA đó. Sau đó, mồi RNA bị phân hủy, DNA được thêm vào vị trí của nó và các đoạn DNA thu được được kết nối với nhau nhờ hoạt động của các enzym khác. Khi quá trình sao chép DNA hoàn tất, mỗi chuỗi mới chỉ bao gồm DNA. DNA POLYMERAS LÀ LỚN Các DNA polymerase lớn hơn nhiều so với cơ chất của chúng (dNTP) và DNA mẫu rất mỏng. Mô hình phân tử của phức hợp enzyme-cơ chất từ vi khuẩn cho thấy enzyme có hình dạng giống bàn tay phải mở với lòng bàn

tay, ngón cái và các ngón khác (Hình 1 3.1 4). Trong "lòng bàn tay" là vị trí hoạt động của enzyme, nơi tập hợp từng cơ chất dNTP và khuôn mẫu. "ngón tay"; các vùng có hình dạng chính xác có thể nhận biết các hình dạng khác nhau của bốn bazơ nucleotide. Chúng liên kết với các bazơ bằng liên kết hydro và quay vào trong.Hầu hết các tế bào đều chứa nhiều loại DNA polymerase, nhưng chỉ một trong số chúng chịu trách nhiệm sao chép DNA nhiễm sắc thể. Những người khác tham gia vào việc loại bỏ mồi và sửa chữa DNA. Mười lăm DNA polymerase đã được xác định ở người, trong khi vi khuẩn E. coli có năm DNA polymerase.

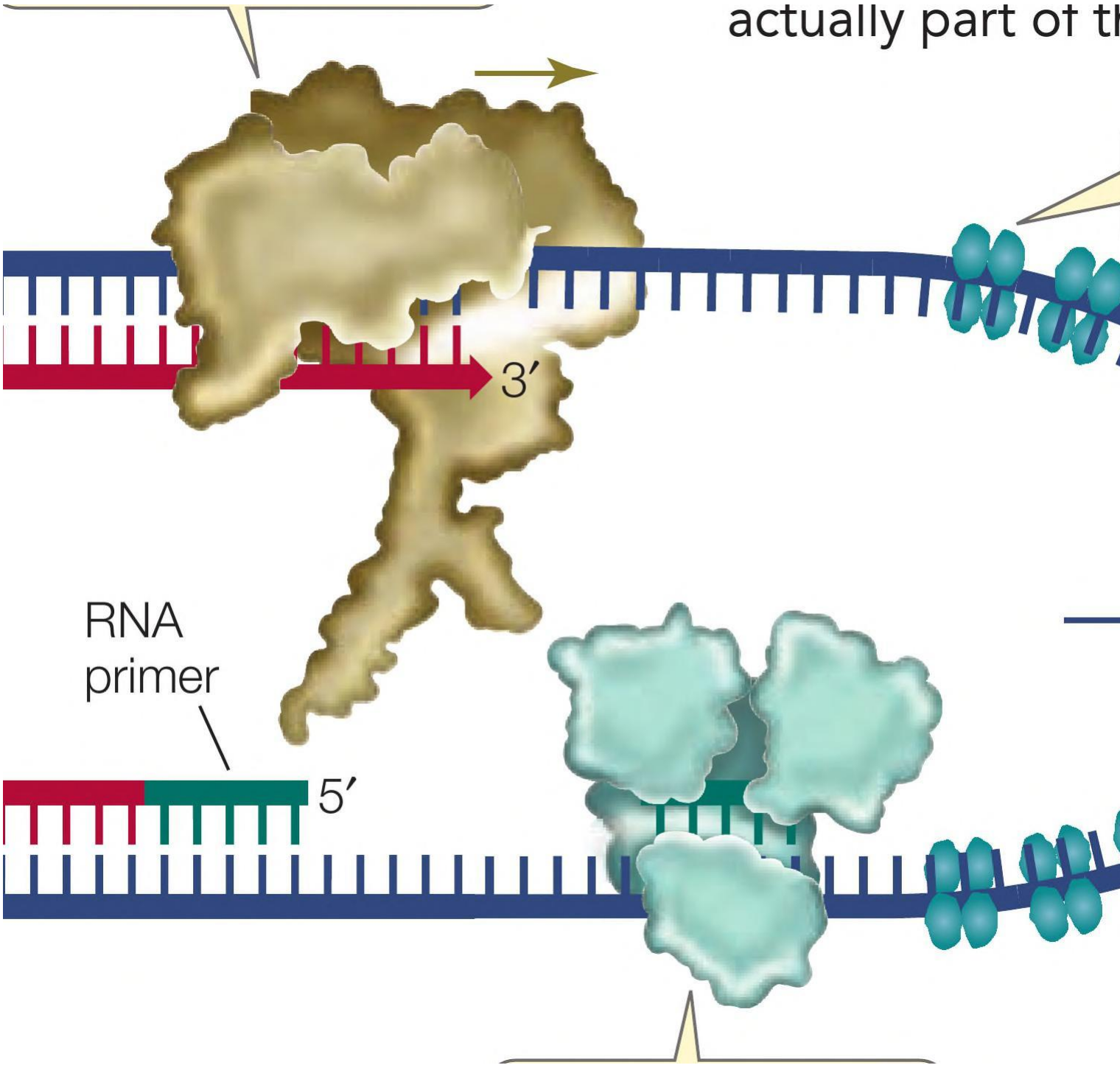
272 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền | Primase liên kết với chuỗi mẫu và tổng hợp mồi RNA. Primase | Khi quá trình mồi hoàn tất, primase sẽ được giải phóng. DNA polymerase liên kết và tổng hợp DNA mới. DNA polymerase Nhiều protein khác hỗ trợ quá trình trùng hợp DNA. Nhiều protein khác đóng vai trò trong các nhiệm vụ sao chép khác; một số trong số này được thể hiện trong Hình 13. 15. Sự kiện đầu tiên tại thời điểm bắt đầu sao chép là sự tháo gỡ và tách cục bộ. Chuỗi mới khác (sợi trễ) được định hướng sao cho khi nhánh rẽ mở ra, nó lộ ra 3& #39; phần cuối ngày càng rời xa ngã ba và một khoảng trống không thể lặp lại được hình thành. Khoảng cách này sẽ ngày càng lớn hơn nếu không có cơ chế đặc biệt để khắc phục vấn đề này. Quá trình tổng hợp chuỗi trễ đòi hỏi phải tổng hợp các đoạn DNA tương đối nhỏ, không liên tục (100-200 nucleotide ở sinh vật nhân chuẩn; 1.000-2.000 nucleotide ở sinh vật nhân sơ). Những đoạn không liên tục này được tổng hợp giống như các Dạng DNA 13.13 có mồi DNA polymerase cần có một đoạn mồi — một "khởi động" chuỗi DNA hoặc RNA mà chúng có thể thêm các nucleotide mới vào. (biến tính) của sợi DNA. Như chúng ta đã thảo luận ở Phần 13.2, hai sợi được giữ với nhau bằng liên kết hydro và lực Van der Waals. Một enzyme có tên là DNA helicase sử dụng năng lượng từ quá trình thủy phân ATP để tháo và tách các chuỗi, đồng thời các protein liên kết chuỗi đơn liên kết với các chuỗi không liên kết để giữ chúng không liên kết lại thành chuỗi xoắn kép. Quá trình này làm cho mỗi chuỗi trong số hai chuỗi mẫu có sẵn để ghép cặp bazơ bổ sung. Hai chuỗi DNA phát triển khác nhau ở ngã ba sao chép. DNA ở ngã ba sao chép - nơi DNA tháo ra để lộ các bazơ để chúng có thể hoạt động như khuôn mẫu - mở ra giống như một dây kéo theo một hướng. Nghiên cứu Hình 13.16 và thử tưởng tượng xem điều gì đang xảy ra trong một khoảng thời gian ngắn. Hãy nhớ rằng hai chuỗi DNA phản song song; nghĩa là, 3' đầu của một sợi được ghép với đầu 5' đầu kia. • Một sợi mới sao chép (chuỗi dẫn đầu) được định hướng để nó có thể phát triển liên tục ở tốc độ 3'; kết thúc khi ngã ba mở ra. DNA DNA polymerase 13.14 DNA Polymerase liên kết với sợi mẫu (A) Enzyme DNA polymerase (màu xanh) lớn hơn nhiều so với phân tử DNA (màu đỏ và trắng). (B) DNA polymerase có hình dạng giống như một bàn tay, và ở góc nhìn từ bên này, "ngón tay" của nó; có thể được nhìn thấy cuộn quanh DNA. Những "ngón tay" này có thể nhận ra hình dạng đặc biệt của bốn căn. DNA polymerase 3 5


and synthesizes an RNA primer.
Template strand
5′
5′
2 When the primer is complete, primase is released. DNA
DNA po



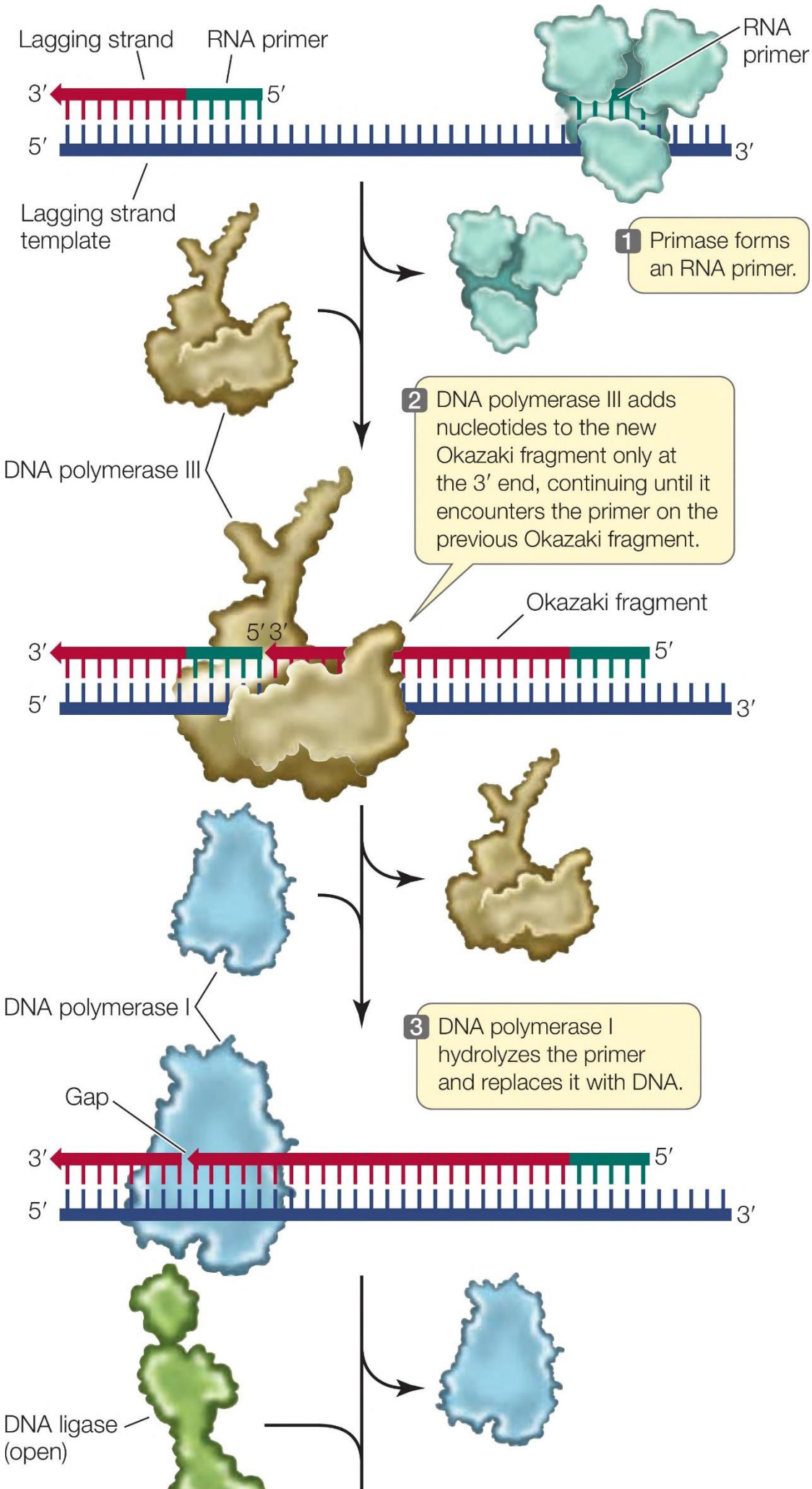
1 3.3 DNA được sao chép như thế nào? 273 DNA polymerase kéo dài cả hai sợi. 13.15 Nhiều protein cộng tác trong phức hợp sao chép Một số protein ngoài DNA polymerase còn tham gia vào quá trình sao chép DNA. Hai phân tử DNA polymerase được trình bày ở đây thực chất là một phần của cùng một phức hợp. Mẫu sợi dẫn đầu ^ 3' Tôi tôi tôi

tôi tôi tôi



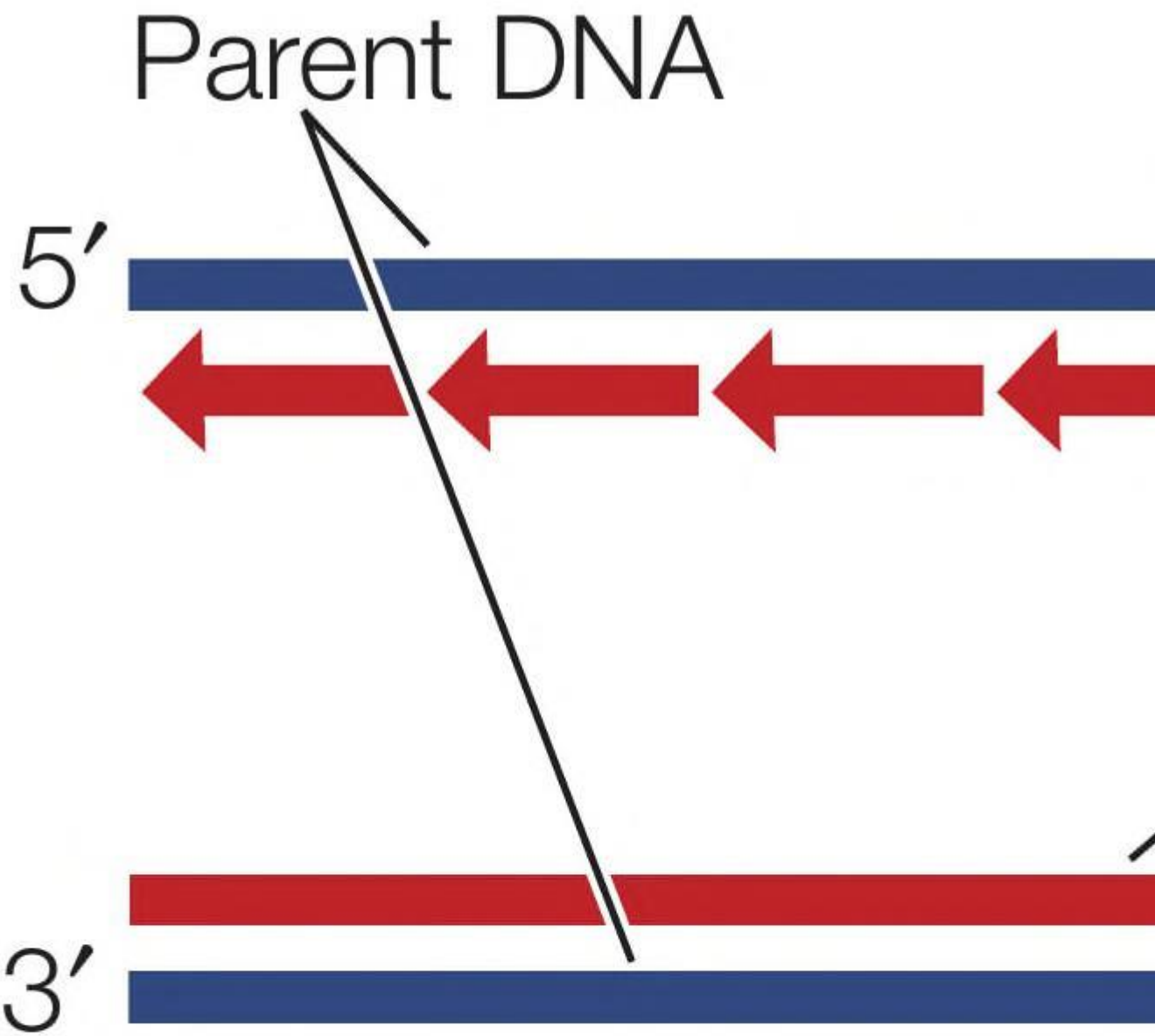
274 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền Mồi RNA sợi trễ . \ / 3'#******m R5' Primase ^RNA mồi DNA ligase (đóng) Q DNA ligase sau đó xúc tác cho sự hình thành liên kết phosphodiester cuối cùng nối hai đoạn Okazaki. 13.17 Câu chuyện về sợi trễ Ở vi khuẩn, DNA polymerase I và DNA ligase hợp tác với DNA polymerase III để hoàn thành nhiệm vụ phức tạp là tổng hợp chuỗi trễ. Kẹp DNA trượt 3'4 I I I I

I I I I I I I I 5' - . lllllllllll. f| DNA polymerase liên kết với phức hợp kẹpDNA. 3

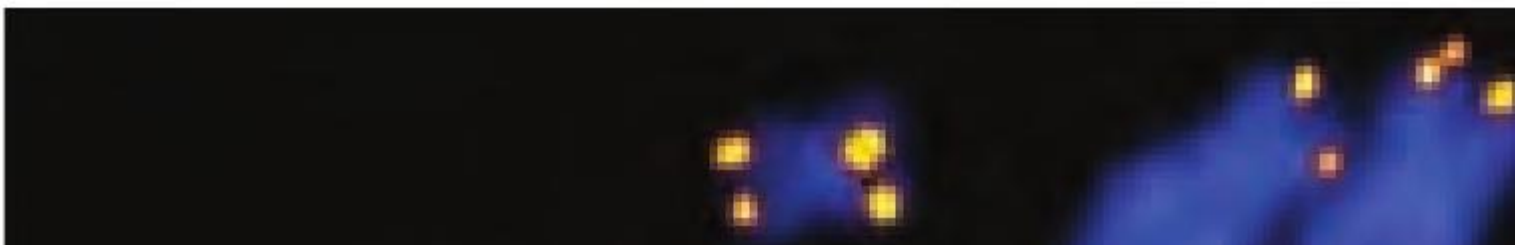

Lagging strand
RNA primer
3′
5′
5′
3′
RNA primer
Lagging strand template
1 Primase forms an RNA primer.
2 DNA polymerase III adds nucleotides to the new Okazaki fragment only at the 3′ end, continuing until it encounters the primer on the previous Okazaki fragment.
DNA polymerase III
Okazaki fragment
5′ 3′
3′
5′
5′
3′
DNA polymerase I
3 DNA polymerase I hydrolyzes the primer and replaces it with DNA.
Gap
3′
5′
5′
3′
DNA ligase (open)

1 3.3 DNA được sao chép như thế nào? 275 5' 3' Telomere 3' < 5'i 3' Â « 5' tôi 3' 5' tôi 3' 5' tôi 3' 1 1 1 1 1 1 1 .1111111111 . . . 1 1 1 1 1 1 1 H 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 . 1 1 1 1 1 1 1 1 1 . 1 1 1 1 1 1 1 1 1 J 1 1 1 1 1 1 1 1 Trong hầu hết các tế bào, các nucleotide cuối cùng không được sao chép sẽ bị loại bỏ và nhiễm sắc thể bị ngắn lại. Mẫu telomerase / RNA 3' / 1 1 1 1 1 1 1 1 Trong tế bào gốc, enzyme telomerase sử dụng mẫu RNA để mở rộng telomere. 3' 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 Telomerase di chuyển đến đầu mới và DNA polymerase lấp đầy khoảng trống. Quá trình này có thể được lặp lại nhiều lần để kéo dài telomere. 13.19 Telomere và Telomerase (A) Ở hầu hết các tế bào, nhiễm sắc thể ngắn lại sau mỗi lần sao chép vì DNA không sao chép ở vị trí 3' phần cuối của DNA mẫu bị loại bỏ. Tuy nhiên, trong tế bào gốc, telomerase sử dụng mẫu RNA để mở rộng telomere và ngăn ngừa sự rút ngắn nhiễm sắc thể. (B) Nhuộm huỳnh quang sáng đánh dấu các vùng telomeric trên nhiễm sắc thể người nhuộm màu xanh lam này. Phổ biến nhất ở sinh vật nhân chuẩn là các phức hợp sao chép dường như đứng yên, gắn vào các vị trí cụ thể trên ma trận hạt nhân: một mạng lưới năng động gồm các sợi protein bên trong nhân. Chính DNA di chuyển, về cơ bản là trượt vào phức hợp sao chép dưới dạng một phân tử sợi đôi và nổi lên thành hai phân tử sợi đôi. Telomere không được sao chép hoàn toàn và có xu hướng sửa chữa Như chúng ta sẽ thảo luận ở Phần 13.4, DNA có thể bị hư hỏng do bức xạ hoặc hóa chất. Khi điều này xảy ra, cơ chế sửa chữa DNA được kích hoạt và các đoạn DNA bị đứt được nối lại thông qua sự kết hợp giữa tổng hợp DNA và hoạt động ligase DNA. Vì vậy, các đầu của nhiễm sắc thể là một vấn đề tiềm ẩn: hệ thống sửa chữa DNA có thể nhận ra các đầu bị đứt và nối hai nhiễm sắc thể lại với nhau. Điều này sẽ tạo ra sự tàn phá đối với tính toàn vẹn của bộ gen. Ở nhiều sinh vật nhân chuẩn, có những chuỗi lặp đi lặp lại ở hai đầu nhiễm sắc thể gọi là telomere. Ở người, trình tự telomere là TTAGGG và được lặp lại khoảng 2.500 lần ở mỗi đầu nhiễm sắc thể. Những lần lặp lại này liên kết các protein đặc biệt ngăn hệ thống sửa chữa DNA nhận ra các đầu nhiễm sắc thể bị đứt. Ngoài ra, các đoạn lặp lại có thể tạo thành các vòng lặp có vai trò bảo vệ tương tự. Nhưng có một vấn đề khác với đầu nhiễm sắc thể. Như chúng ta đã thảo luận, sự sao chép của chuỗi trễ xảy ra bằng cách bổ sung các đoạn Okazaki vào đoạn mồi RNA. Khi đoạn mồi RNA cuối cùng bị loại bỏ, không thể tổng hợp được DNA để thay thế vì không có đoạn 3' kết thúc để mở rộng. Trong hầu hết các tế bào, đoạn DNA sợi đơn ngắn ở mỗi đầu của nhiễm sắc thể bị loại bỏ. Do đó nhiễm sắc thể trở nên ngắn hơn một chút sau mỗi lần phân chia tế bào (Hình 13.19). Mỗi nhiễm sắc thể của con người có thể mất từ 50 đến 200 cặp DNA telomeric cơ bản sau mỗi vòng sao chép DNA và phân chia tế bào. Sau nhiều lần phân chia tế bào, các gen ở gần đầu nhiễm sắc thể có thể bị mất và tế bào chết.Hiện tượng này phần nào giải thích tại sao nhiều dòng tế bào không tồn tại trong suốt cuộc đời của sinh vật: telomere của chúng bị mất. Các tế bào phân chia liên tục, chẳng hạn như tế bào gốc tủy xương và tế bào sản xuất giao tử, có cơ chế đặc biệt để duy trì DNA telomeric của chúng. Một enzyme có tên là telomerase xúc tác cho việc bổ sung bất kỳ chuỗi telomeric nào bị mất trong các tế bào này (xem Hình 13.19). Telomerase chứa một chuỗi RNA hoạt động như một khuôn mẫu cho chuỗi lặp lại DNA telomeric. Telomerase được biểu hiện ở hơn 90% bệnh ung thư ở người và có thể là yếu tố quan trọng trong khả năng phân chia liên tục của tế bào ung thư. Vì hầu hết các tế bào bình thường không có khả năng này nên telomerase là mục tiêu hấp dẫn của các loại thuốc được thiết kế để tấn công các khối u một cách đặc biệt. Ngoài ra còn có mối quan tâm đến telomerase và sự lão hóa. Khi tế bào người được nuôi cấy được biến đổi gen telomerase được biểu hiện ở mức độ cao, telomere của chúng không bị ngắn lại. Thay vì sống 20 đến 30 thế hệ tế bào rồi chết đi, các tế bào sẽ trở nên bất tử. Vẫn còn phải xem phát hiện này liên quan như thế nào đến sự lão hóa của toàn bộ sinh vật.

(A)



(B)



(A) DNA polymerase III kiểm tra DNA | Trong quá trình sao chép DNA, một nucleotide không chính xác có thể được thêm vào chuỗi đang phát triển. (B) Sửa chữa không khớp IIIIIIIIIIIIUIIIIIIIIIIIII Trong quá trình sao chép DNA, một nucleotide bị bắt cặp sai và bị bỏ sót trong quá trình hiệu đính. (C) Sửa chữa cắt bỏ lllllllllfljftlllllllllll â– â– â– â– imni/immmnm t Một nucleotide trong DNA bị hỏng. Các protein của phức hợp sao chép ngay lập tức loại bỏ nucleotide không chính xác. r im luiiiiiui ^ Các protein sửa chữa không khớp sẽ loại bỏ nucleotide không khớp và một số nucleotide lân cận. nTTTTTn llllllll m Các protein sửa chữa cắt bỏ sẽ loại bỏ nucleotide bị hư hỏng và một số nucleotide lân cận. DNA polymerase thêm nucleotide chính xác và tiến hành sao chép. -DNA polymerase I^iimimiiiiiimiiiimii. . | DNA polymerase thêm các nucleotide chính xác. 11 V/ r 1 Ở bước cuối cùng, DNA ligase sửa chữa vết cắt còn lại. V TIM 21 Y â€ž iiiiiiiiiii * mm iiiiiiiniiiiii UimiUL 13 DNA polymerase Tôi thêm các nucleotide chính xác theo thứ tự 5'-to-3' sao chép chuỗi ngắn. RECAP Meselson và Stahl đã chỉ ra rằng sự sao chép DNA có tính chất bán bảo toàn: mỗi chuỗi DNA gốc đóng vai trò làm khuôn mẫu cho một chuỗi mới. Một phức hợp protein, đặc biệt là DNA polymerase, tham gia vào quá trình sao chép. DNA mới chỉ được polyme hóa theo một hướng và vì hai chuỗi phản song song nên một chuỗi được tạo ra liên tục và chuỗi kia được tổng hợp thành các đoạn Okazaki ngắn mà cuối cùng được nối lại với nhau. • Thí nghiệm Meselson-Stahl đã phân biệt ba mô hình sao chép DNA như thế nào? Xem trang. 268 và Hình 13.9# 13.10 â€¢ Kể tên 5 enzyme cần thiết cho quá trình sao chép DNA. Vai trò của họ là gì? Xem trang 271-274 và Hình 13.13-13.17 â€¢ Tại sao chuỗi DNA dẫn đầu được sao chép liên tục trong khi chuỗi DNA muộn hơn phải được sao chép thành từng đoạn? Xem trang 272-273 và Hình 13.16 Quá trình sao chép DNA phức tạp có độ chính xác đáng kinh ngạc, nhưng nó không hoàn hảo. Điều gì xảy ra khi mọi thứ đi sai hướng? Các lỗi trong DNA được sửa chữa như thế nào? DNA phải được sao chép chính xác và duy trì một cách trung thực. Điều này cần thiết cho hoạt động bình thường của mọi tế bào, cho dù là tế bào nhân sơ hay tế bào trong cơ chế sửa chữa DNA đa bào, phức tạp 13.20. Các protein của phức hợp sao chép hoạt động trong cơ chế sửa chữa DNA, làm giảm tỷ lệ lỗi trong DNA sao chép. Một cơ chế khác (sửa chữa cắt bỏ) sửa chữa những hư hỏng ở các phân tử DNA hiện có. sinh vật. Tuy nhiên, quá trình sao chép DNA không hoàn toàn chính xác và DNA có thể bị phá hủy bởi hóa chất và các tác nhân môi trường khác. Trước những mối đe dọa này, làm sao cuộc sống lại có thể kéo dài lâu đến vậy? Cơ chế sửa chữa DNA giúp bảo tồn sự sống. DNA polymerase ban đầu mắc một số lỗi đáng kể trong quá trình lắp ráp các chuỗi polynucleotide. Nếu không sửa chữa DNA, tỷ lệ lỗi quan sát được là cứ 105 bazơ được sao chép thì có một lỗi sẽ dẫn đến khoảng 60.000 đột biến mỗi khi tế bào người phân chia. May mắn thay,tế bào của chúng ta có thể sửa chữa các nucleotide bị hư hỏng và sửa lỗi sao chép DNA. Tế bào có ít nhất ba cơ chế sửa chữa DNA tùy ý sử dụng: - Cơ chế hiệu đính sửa chữa các lỗi trong quá trình sao chép do DNA polymerase tạo ra. • Một cơ chế sửa chữa không khớp sẽ quét DNA ngay sau khi nó được sao chép và sửa chữa bất kỳ sự không khớp cặp bazơ nào. â€¢ Cơ chế sửa chữa cắt bỏ sẽ loại bỏ các bazơ bất thường được hình thành do tổn thương hóa học và thay thế chúng bằng các bazơ chức năng. Hầu hết các DNA polymerase thực hiện chức năng hiệu đính mỗi lần chúng đưa một nucleotide mới vào DNA đang phát triển.

13.5 Phản ứng chuỗi Polymerase khuếch đại DNA như thế nào? 277 sợi (Hình 13.20A). Khi DNA polymerase nhận ra sự bắt cặp sai của các bazơ, nó sẽ loại bỏ nucleotide được đưa vào không đúng cách và thử lại. (Các protein khác trong phức hợp sao chép cũng đóng vai trò trong việc hiệu đính.) Tỷ lệ lỗi của quá trình này chỉ khoảng 1 trên 10.000 cặp cơ sở được sửa chữa và nó làm giảm tỷ lệ lỗi tổng thể khi sao chép xuống còn khoảng một lỗi trên mỗi 1010 cơ sở được sao chép. Sau khi DNA được sao chép, bộ protein thứ hai sẽ khảo sát phân tử mới được sao chép và tìm kiếm các cặp bazơ không khớp đã bị bỏ sót trong quá trình hiệu đính (Hình 13.20B). Ví dụ: cơ chế sửa chữa không khớp này có thể phát hiện cặp bazơ A-C thay vì cặp A-T. Hệ thống sửa chữa có thể đưa ra lựa chọn chính xác trong số hai lựa chọn: loại bỏ C và thay thế bằng T hoặc loại bỏ A và thay thế bằng G. Khi việc sửa chữa không khớp không thành công, trình tự DNA sẽ bị thay đổi. Một dạng ung thư ruột kết phát sinh một phần do sự thất bại trong việc sửa chữa không khớp. Các phân tử DNA cũng có thể bị hư hỏng trong suốt vòng đời của tế bào (ví dụ khi nó ở trạng thái Gl). Bức xạ năng lượng cao, hóa chất từ môi trường và các phản ứng hóa học tự phát ngẫu nhiên đều có thể làm hỏng DNA. Ví dụ, khi các thymine liền kề trên cùng một chuỗi DNA hấp thụ ánh sáng cực tím (ở khoảng 260 nm), chúng tạo thành liên kết cộng hóa trị giữa các bazơ, tạo ra thymine dimer. Những bộ điều chỉnh độ sáng này cản trở việc ghép cặp

bazơ trong quá trình sao chép, dẫn đến đột biến. Đây là nguyên nhân chính gây ung thư da ở người. Cơ chế sửa chữa cắt bỏ xử lý các loại hư hỏng này (Hình 1 3.20C). Những người mắc phải tình trạng gọi là xeroderma sắc tố thiếu cơ chế sửa chữa cắt bỏ để khắc phục những tổn thương do bức xạ tia cực tím gây ra. Họ có thể phát triển bệnh ung thư da sau khi tiếp xúc ngắn với ánh sáng mặt trời. Sự sao chép DNA RECAP không hoàn hảo. Ngoài ra, DNA có thể bị thay đổi hoặc hư hỏng do các yếu tố môi trường. Cơ chế sửa chữa phát hiện và sửa chữa DNA không khớp hoặc bị hỏng. • Giải thích vai trò của việc hiệu đính DNA, sửa chữa sự không khớp và sửa chữa cắt bỏ. Xem Hình 13.20 Việc hiểu cách DNA được sao chép và sửa chữa đã cho phép các nhà khoa học phát triển các kỹ thuật nghiên cứu gen. Tiếp theo chúng ta sẽ chỉ xem xét một trong những kỹ thuật đó. Phản ứng chuỗi polymerase khuếch đại DNA như thế nào? Các nguyên tắc cơ bản trong quá trình sao chép DNA trong tế bào đã được sử dụng để phát triển một kỹ thuật thí nghiệm quan trọng, có ý nghĩa sống còn trong việc phân tích gen và hệ gen. Kỹ thuật này cho phép các nhà nghiên cứu tạo ra nhiều bản sao của chuỗi DNA ngắn. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 3.5 Phản ứng chuỗi Polymerase Lifel 0e.com/at1 3.5 Phản ứng chuỗi polymerase tạo ra nhiều bản sao của trình tự DNA Để nghiên cứu DNA và thực hiện các thao tác di truyền, thường cần phải tạo ra nhiều bản sao của một trình tự DNA. Điều này là cần thiết vì lượng DNA phân lập từ mẫu sinh học thường quá nhỏ để có thể xử lý được.Kỹ thuật phản ứng chuỗi polymerase (PCR) về cơ bản tự động hóa quá trình sao chép này bằng cách sao chép một đoạn DNA ngắn nhiều lần trong ống nghiệm. Quá trình này được gọi là khuếch đại DNA. Hỗn hợp phản ứng PCR chứa: • một mẫu DNA sợi đôi từ mẫu sinh học, đóng vai trò làm mẫu; • hai đoạn mồi ngắn, được tổng hợp nhân tạo, bổ sung cho các đầu của trình tự cần khuếch đại; ™ bốn dNTP (dATP, dTTP, dCTP và dGTP); ™ DNA polymerase có thể chịu được nhiệt độ cao mà không bị phân hủy; và • muối và chất đệm để duy trì độ pH gần như trung tính. Khuếch đại PCR là một quá trình tuần hoàn trong đó một chuỗi các bước được lặp đi lặp lại nhiều lần (Hình 1 3.21): Bước đầu tiên bao gồm việc đun nóng hỗn hợp phản ứng đến gần điểm sôi, để tách (làm biến tính) hai sợi của khuôn mẫu ADN. • Sau đó, phản ứng được làm nguội để cho phép các mồi liên kết (hoặc ủ) với các sợi mẫu. Tiếp theo, phản ứng được làm ấm đến nhiệt độ tối ưu để DNA polymerase xúc tác quá trình sản xuất các chuỗi mới bổ sung. Một chu kỳ đơn lẻ mất vài phút để tạo ra hai bản sao của chuỗi DNA mục tiêu, để lại DNA mới ở trạng thái chuỗi kép. Việc lặp lại chu kỳ nhiều lần dẫn đến số lượng bản sao của chuỗi DNA tăng theo cấp số nhân. Kỹ thuật PCR yêu cầu các trình tự bazơ ở vị trí 3' điểm cuối của mỗi chuỗi DNA mục tiêu đã được biết, do đó các đoạn mồi bổ sung, thường dài từ 15 đến 30 bazơ, có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Do tính chất duy nhất của trình tự DNA, một cặp mồi có chiều dài này thường sẽ chỉ liên kết với một vùng DNA duy nhất trong bộ gen của sinh vật. Tính đặc hiệu này, bất chấp sự đa dạng đáng kinh ngạc của trình tự DNA, là chìa khóa cho sức mạnh của PCR. Một vấn đề ban đầu với PCR là yêu cầu về nhiệt độ. Để làm biến tính DNA, nó phải được đun nóng đến hơn 90°C - nhiệt độ có thể phá hủy hầu hết các DNA polymerase. Khi kỹ thuật PCR lần đầu tiên được phát triển, enzyme mới phải được thêm vào sau khi biến tính trong mỗi chu kỳ, điều này khiến kỹ thuật này không thể áp dụng rộng rãi. Vấn đề này đã được giải quyết một cách tự nhiên: trong các suối nước nóng ở Công viên Quốc gia Yellowstone, cũng như ở những địa điểm có nhiệt độ cao khác, có một loại vi khuẩn được gọi một cách thích hợp là Thermus Aquas ("nước nóng"). Cách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chấtcác mồi được tổng hợp nhân tạo bổ sung cho các đầu của trình tự cần khuếch đại; ™ bốn dNTP (dATP, dTTP, dCTP và dGTP); ™ DNA polymerase có thể chịu được nhiệt độ cao mà không bị phân hủy; và • muối và chất đệm để duy trì độ pH gần như trung tính. Khuếch đại PCR là một quá trình tuần hoàn trong đó một chuỗi các bước được lặp đi lặp lại nhiều lần (Hình 1 3.21): Bước đầu tiên bao gồm việc đun nóng hỗn hợp phản ứng đến gần điểm sôi, để tách (làm biến tính) hai sợi của khuôn mẫu ADN. • Sau đó, phản ứng được làm nguội để cho phép các mồi liên kết (hoặc ủ) với các sợi mẫu. Tiếp theo, phản ứng được làm ấm đến nhiệt độ tối ưu để DNA polymerase xúc tác sản xuất các chuỗi mới bổ sung. Một chu kỳ đơn lẻ mất vài phút để tạo ra hai bản sao của chuỗi DNA mục tiêu, để lại DNA mới ở trạng thái chuỗi kép. Việc lặp lại chu kỳ nhiều lần dẫn đến số lượng bản sao của chuỗi DNA tăng theo cấp số nhân. Kỹ thuật PCR yêu cầu các trình tự bazơ ở vị trí 3' điểm cuối của mỗi chuỗi DNA mục tiêu đã được biết, do đó các đoạn mồi bổ sung, thường dài từ 15 đến 30 bazơ, có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Do tính chất duy nhất của trình tự DNA, một cặp mồi có chiều dài này thường sẽ chỉ liên kết với một vùng DNA duy nhất trong bộ gen của sinh vật. Tính đặc hiệu này, bất chấp sự

đa dạng đáng kinh ngạc của trình tự DNA, là chìa khóa cho sức mạnh của PCR. Một vấn đề ban đầu với PCR là yêu cầu về nhiệt độ. Để làm biến tính DNA, nó phải được đun nóng đến hơn 90°C - nhiệt độ có thể phá hủy hầu hết các DNA polymerase. Khi kỹ thuật PCR lần đầu tiên được phát triển, enzyme mới phải được thêm vào sau khi biến tính trong mỗi chu kỳ, điều này khiến kỹ thuật này không thể áp dụng rộng rãi. Vấn đề này đã được giải quyết một cách tự nhiên: trong các suối nước nóng ở Công viên Quốc gia Yellowstone, cũng như ở những địa điểm có nhiệt độ cao khác, có một loại vi khuẩn được gọi một cách thích hợp là Thermus Aquas ("nước nóng"). Cách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chấtcác mồi được tổng hợp nhân tạo bổ sung cho các đầu của trình tự cần khuếch đại; ™ bốn dNTP (dATP, dTTP, dCTP và dGTP); ™ DNA polymerase có thể chịu được nhiệt độ cao mà không bị phân hủy; và • muối và chất đệm để duy trì độ pH gần như trung tính. Khuếch đại PCR là một quá trình tuần hoàn trong đó một chuỗi các bước được lặp đi lặp lại nhiều lần (Hình 1 3.21): Bước đầu tiên bao gồm việc đun nóng hỗn hợp phản ứng đến gần điểm sôi, để tách (làm biến tính) hai sợi của khuôn mẫu ADN. • Sau đó, phản ứng được làm nguội để cho phép các mồi liên kết (hoặc ủ) với các sợi mẫu. Tiếp theo, phản ứng được làm ấm đến nhiệt độ tối ưu để DNA polymerase xúc tác sản xuất các chuỗi mới bổ sung. Một chu kỳ đơn lẻ mất vài phút để tạo ra hai bản sao của chuỗi DNA mục tiêu, để lại DNA mới ở trạng thái chuỗi kép. Việc lặp lại chu kỳ nhiều lần dẫn đến số lượng bản sao của chuỗi DNA tăng theo cấp số nhân. Kỹ thuật PCR yêu cầu các trình tự bazơ ở vị trí 3' điểm cuối của mỗi chuỗi DNA mục tiêu đã được biết, do đó các đoạn mồi bổ sung, thường dài từ 15 đến 30 bazơ, có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Do tính chất duy nhất của trình tự DNA, một cặp mồi có chiều dài này thường sẽ chỉ liên kết với một vùng DNA duy nhất trong bộ gen của sinh vật. Tính đặc hiệu này, bất chấp sự đa dạng đáng kinh ngạc của trình tự DNA, là chìa khóa cho sức mạnh của PCR. Một vấn đề ban đầu với PCR là yêu cầu về nhiệt độ. Để làm biến tính DNA, nó phải được đun nóng đến hơn 90°C - nhiệt độ có thể phá hủy hầu hết các DNA polymerase. Khi kỹ thuật PCR lần đầu tiên được phát triển, enzyme mới phải được thêm vào sau khi biến tính trong mỗi chu kỳ, điều này khiến kỹ thuật này không thể áp dụng rộng rãi. Vấn đề này đã được giải quyết một cách tự nhiên: trong các suối nước nóng ở Công viên Quốc gia Yellowstone, cũng như ở những địa điểm có nhiệt độ cao khác, có một loại vi khuẩn được gọi một cách thích hợp là Thermus Aquas ("nước nóng"). Cách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chấtphản ứng được làm ấm đến nhiệt độ tối ưu để DNA polymerase xúc tác sản xuất các chuỗi mới bổ sung. Một chu kỳ đơn lẻ mất vài phút để tạo ra hai bản sao của chuỗi DNA mục tiêu, để lại DNA mới ở trạng thái chuỗi kép. Việc lặp lại chu kỳ nhiều lần dẫn đến số lượng bản sao của chuỗi DNA tăng theo cấp số nhân. Kỹ thuật PCR yêu cầu các trình tự bazơ ở vị trí 3' điểm cuối của mỗi chuỗi DNA mục tiêu đã được biết, do đó các đoạn mồi bổ sung, thường dài từ 15 đến 30 bazơ, có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Do tính chất duy nhất của trình tự DNA, một cặp mồi có chiều dài này thường sẽ chỉ liên kết với một vùng DNA duy nhất trong bộ gen của sinh vật. Tính đặc hiệu này, bất chấp sự đa dạng đáng kinh ngạc của trình tự DNA, là chìa khóa cho sức mạnh của PCR. Một vấn đề ban đầu với PCR là yêu cầu về nhiệt độ. Để làm biến tính DNA, nó phải được đun nóng đến hơn 90°C - nhiệt độ có thể phá hủy hầu hết các DNA polymerase. Khi kỹ thuật PCR lần đầu tiên được phát triển, enzyme mới phải được thêm vào sau khi biến tính trong mỗi chu kỳ, điều này khiến kỹ thuật này không thể áp dụng rộng rãi. Vấn đề này đã được giải quyết một cách tự nhiên: trong các suối nước nóng ở Công viên Quốc gia Yellowstone, cũng như ở những địa điểm có nhiệt độ cao khác, có một loại vi khuẩn được gọi một cách thích hợp là Thermus Aquas ("nước nóng"). Cách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chấtphản ứng được làm ấm đến nhiệt độ tối ưu để DNA polymerase xúc tác sản xuất các chuỗi mới bổ sung. Một chu kỳ đơn lẻ mất vài phút để tạo ra hai bản sao của chuỗi DNA mục tiêu, để lại DNA mới ở trạng thái chuỗi kép. Việc lặp lại chu kỳ nhiều lần dẫn đến số lượng bản sao của chuỗi DNA tăng theo cấp số nhân. Kỹ thuật PCR yêu cầu các trình tự bazơ ở vị trí 3' điểm cuối của mỗi chuỗi DNA mục tiêu đã được biết, do đó các đoạn mồi bổ sung, thường dài từ 15 đến 30 bazơ, có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Do tính chất duy nhất của trình tự DNA, một cặp mồi có chiều dài này thường sẽ chỉ liên kết với một vùng DNA duy nhất trong bộ gen của sinh vật. Tính đặc hiệu này, bất chấp sự đa dạng đáng kinh ngạc của trình tự

DNA, là chìa khóa cho sức mạnh của PCR. Một vấn đề ban đầu với PCR là yêu cầu về nhiệt độ. Để làm biến tính DNA, nó phải được đun nóng đến hơn 90°C - nhiệt độ có thể phá hủy hầu hết các DNA polymerase. Khi kỹ thuật PCR lần đầu tiên được phát triển, enzyme mới phải được thêm vào sau khi biến tính trong mỗi chu kỳ, điều này khiến kỹ thuật này không thể áp dụng rộng rãi. Vấn đề này đã được giải quyết một cách tự nhiên: trong các suối nước nóng ở Công viên Quốc gia Yellowstone, cũng như ở những địa điểm có nhiệt độ cao khác, có một loại vi khuẩn được gọi một cách thích hợp là Thermus Aquas ("nước nóng"). Cách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chấtCách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chấtCách thức giúp sinh vật này tồn tại ở nhiệt độ lên tới 95°C đã được Thomas Brock và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Wisconsin, Madison nghiên cứu. Họ phát hiện ra rằng T. Aquatus có toàn bộ cơ chế trao đổi chất

278 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền CÁC CÔNG TRÌNH NGHIÊN CỨU 13.21 Phản ứng chuỗi Polymerase Các bước trong quá trình sản xuất đoạn DNA theo chu kỳ này. Điều này làm cho lượng DNA đủ để phân tích hóa học được lặp đi lặp lại nhiều lần để tạo ra nhiều bản sao giống hệt nhau và các thao tác di truyền. 0 Phân tử DNA có trình tự đích cần sao chép sẽ được làm nóng đến 90°C để làm biến tính nó. 0 Khi hỗn hợp nguội đi, các mồi được tổng hợp nhân tạo sẽ liên kết với DNA sợi đơn. 0 DNA polymerase chịu nhiệt sử dụng dNTP để tổng hợp hai chuỗi DNA mới. 0Quá trình này được lặp lại, tăng gấp đôi số lượng DNA. Primer DNA mới m\ 0 Bằng cách lặp lại quá trình này, nhiều bản sao của DNA ban đầu có thể được tạo ra trong một thời gian ngắn. máy có khả năng chịu nhiệt, bao gồm DNA polymerase không bị biến tính ở những nhiệt độ cao này. Các nhà khoa học đang cân nhắc vấn đề sao chép DNA bằng PCR đọc các bài nghiên cứu cơ bản của Brock và nảy ra một ý tưởng thông minh: tại sao không sử dụng DNA polymerase của T. Aquas trong kỹ thuật PCR? Nó có thể chịu được nhiệt độ biến tính 90°C và không cần phải thêm vào trong mỗi chu kỳ. Ý tưởng này đã thành công và mang về cho nhà hóa sinh Kary Mullis giải thưởng Nobel. PCR đã có tác động rất lớn đến nghiên cứu di truyền. Một số ứng dụng nổi bật nhất của nó sẽ được mô tả trong Chương 15-18. Cisplatin này liên kết với hai guanine, liên kết chéo hai chuỗi DNA và làm biến dạng chuỗi xoắn kép. các ứng dụng bao gồm từ khuếch đại DNA để xác định một cá nhân hoặc sinh vật cho đến phát hiện bệnh tật. RECAP Kiến thức về cơ chế sao chép DNA đã dẫn đến sự phát triển của kỹ thuật tạo ra nhiều bản sao của trình tự DNA. â€¢ Vai trò của mồi trong PCR là gì? Xem trang. 277 và Hình 13.21 Cisplatin hoạt động như thế nào? ĐÁP ÁN Cisplatin chứa một nguyên tử bạch kim liên kết với hai nhóm amino và hai nguyên tử clo (Hình 13.22). Trong các thí nghiệm của Rosenberg, hợp chất này được hình thành khi điện cực bạch kim phản ứng với muối trong dung dịch xung quanh. Liên kết giữa nguyên tử bạch kim và nguyên tử clo yếu và nguyên tử clo có thể bị thay thế bởi các chất giàu electron (bạn có thể biết từ hóa học rằng chúng được gọi là nucleophile). Trong DNA, một trong các nguyên tử nitơ của guanine (xem Hình 4.1) thay thế một trong các nguyên tử clo, tạo thành liên kết cộng hóa trị mạnh. Nếu có một guanine gần đó trên sợi DNA đối diện, nó sẽ thay thế clo khác và DNA trở thành liên kết ngang. Loại tổn thương DNA này không được sửa chữa bởi bất kỳ cơ chế sửa chữa DNA thông thường nào của tế bào. 13.22 Cisplatin: Một phân tử nhỏ nhưng gây chết người

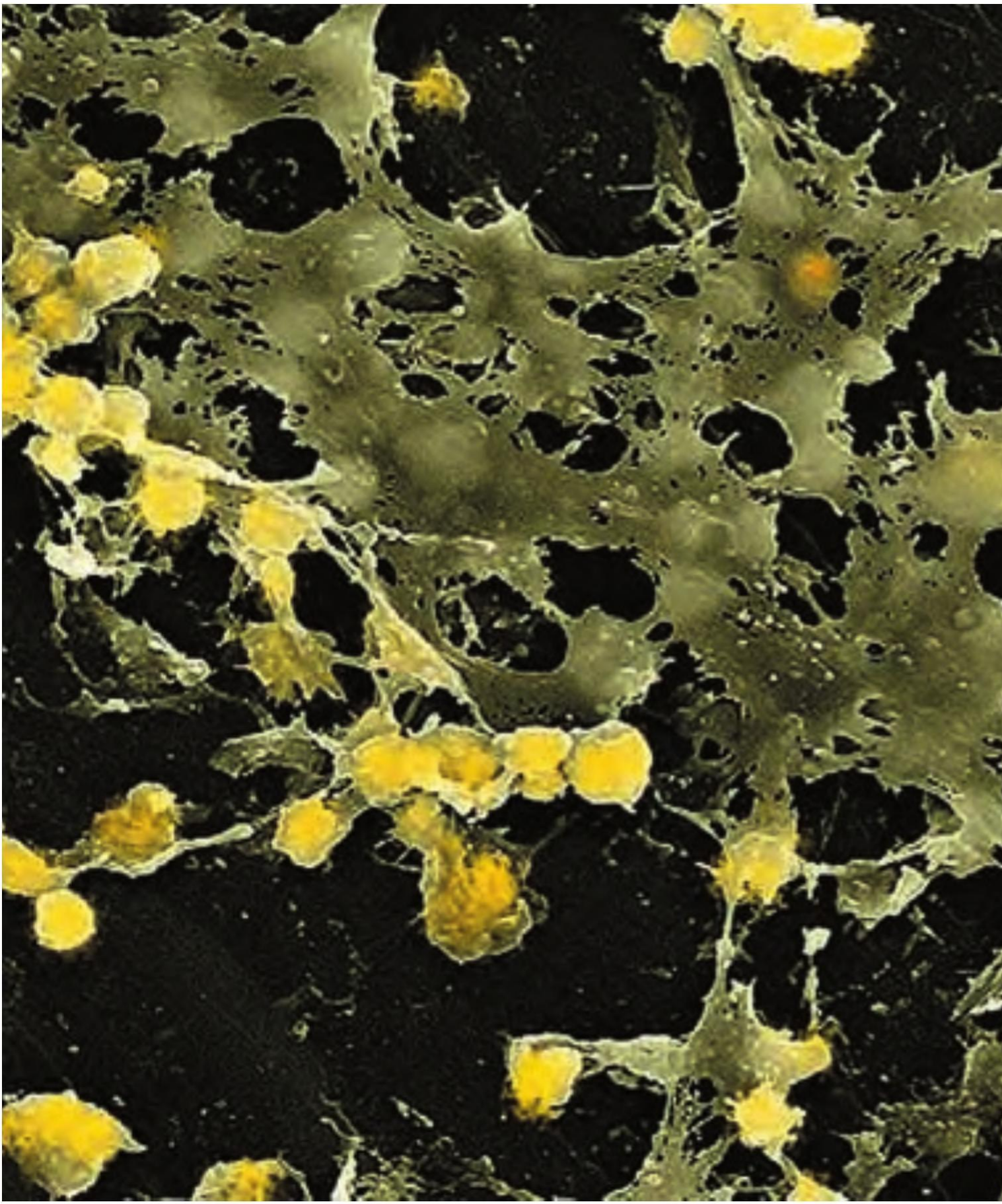
Tóm tắt chương 279 Bằng chứng nào cho thấy gen là DNA? Các thí nghiệm của Griffith vào những năm 1920 đã chứng minh rằng một số chất trong tế bào có thể gây ra những thay đổi di truyền ở các tế bào khác. Ôn lại Hình 13.1 â€¢ Vị trí và số lượng DNA trong tế bào cho thấy DNA có thể là vật liệu di truyền. Avery và các đồng nghiệp đã phân lập được nguyên lý biến đổi từ vi khuẩn và xác định nó là DNA. Xem lại Hình 13.2 â€¢ Các thí nghiệm Hershey-Chase đã khẳng định một cách thuyết phục rằng DNA (chứ không phải protein) là vật liệu di truyền, bằng cách truy tìm DNA của các virus được đánh dấu phóng xạ mà chúng lây nhiễm vào tế bào vi khuẩn. Ôn lại Hình 13.4# HƯỚNG DẪN Animated 13.1 â€¢ Sự biến đổi gen của tế bào nhân chuẩn thường được gọi là sự biến đổi gen. Sự biến đổi và chuyển nhiễm có thể được nghiên cứu với sự trợ giúp của gen đánh dấu di truyền mang lại kiểu hình đã biết và có thể quan sát được. Ôn lại Hình 13.5 Cấu trúc của DNA là gì? “Quy tắc Chargeaff phát biểu rằng lượng adenine trong DNA bằng lượng thymine, và lượng

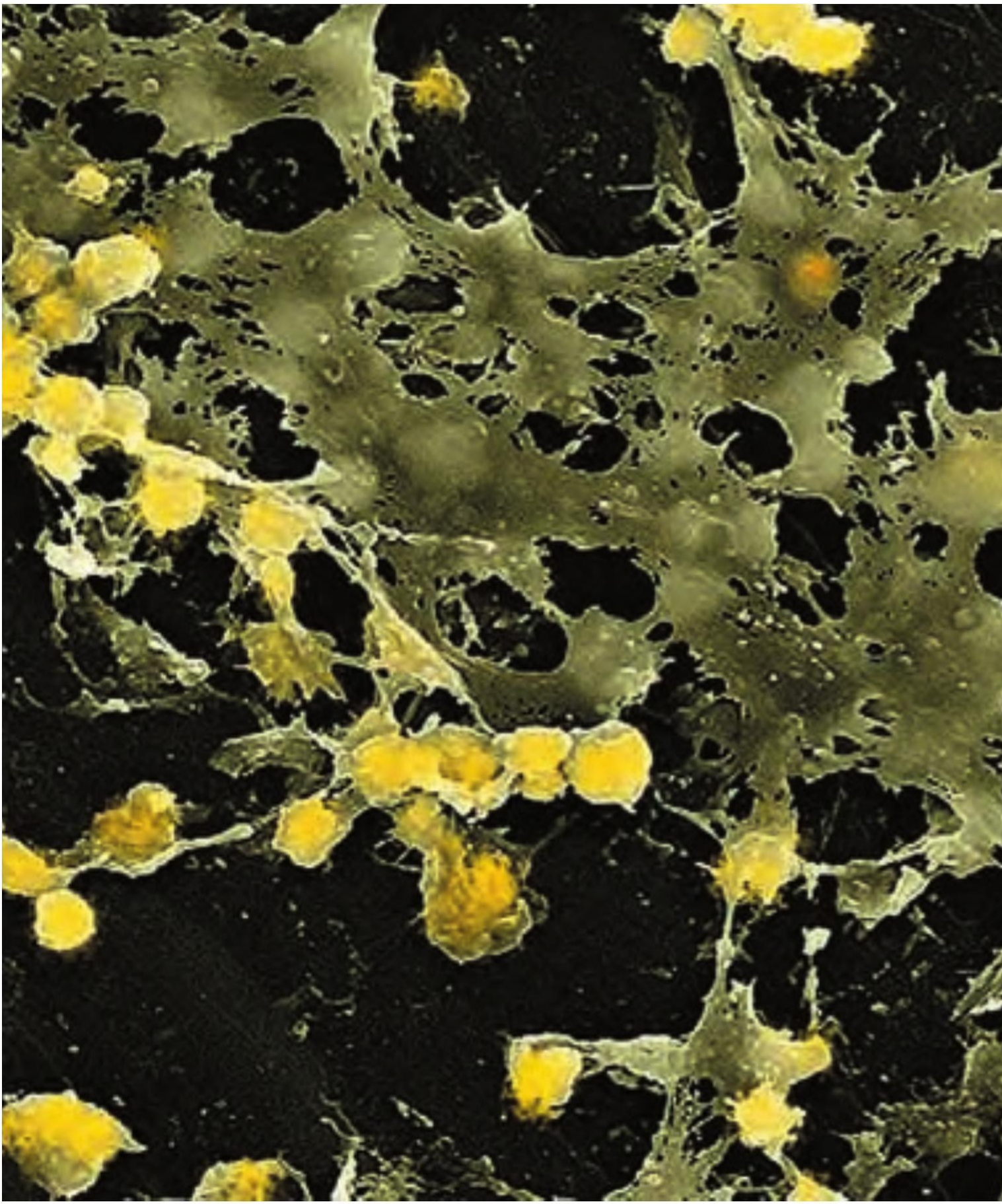
guanine bằng lượng cytosine; do đó tổng lượng purin (A + G) bằng tổng lượng pyrimidine (T + C). “Kết quả tinh thể học bằng tia X cho thấy phân tử DNA là một chuỗi xoắn kép. Watson và Crick đề xuất rằng hai sợi trong DNA là phản song song. Xem lại Hình 13.7 – Cặp base bổ sung giữa A và T và giữa G và C giải thích cho quy tắc Chargeaff. Các bazơ được giữ với nhau bằng liên kết hydro. Các nhóm phản ứng được thể hiện trong các cặp bazơ, cho phép các phân tử khác như protein nhận biết. Ôn lại Hình 13.8 CHƯƠNG TÓM TẮT 13 â€¢ Phức hợp tiền sao chép là một phức hợp protein khổng lồ gắn vào nhiễm sắc thể tại điểm bắt đầu sao chép (hoặc/). • Quá trình sao chép bắt đầu từ điểm gốc của quá trình sao chép trên cả hai chuỗi trong chuỗi 5'-đến-3'; hướng, tạo thành một nhánh sao chép. Ôn lại Hình 13.12 â€¢ Primase xúc tác quá trình tổng hợp mồi RNA ngắn mà các nucleotide được thêm vào bởi DNA polymerase. Ôn lại Hình 13.13 â€¢ Nhiều protein hỗ trợ quá trình sao chép DNA. DNA helicase tách các sợi và các protein liên kết chuỗi đơn giữ cho các sợi không liên kết lại. Ôn lại Hình 1 3.1 5# HOẠT ĐỘNG 13.1 â€¢ Mạch dẫn đầu được tổng hợp liên tục và mạch sau được tổng hợp thành từng đoạn gọi là đoạn Okazaki. Các đoạn được nối với nhau bằng DNA ligase. Ôn lại Hình 1 3.1 6, 1 3.1 7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 13.4 â€¢ Tốc độ tiến hành quá trình trùng hợp DNA là do tính chất xử lý của DNA polymerase, có thể xúc tác cho nhiều phản ứng trùng hợp cùng một lúc. Kẹp DNA trượt giúp đảm bảo tính ổn định của quá trình này. Ôn lại Hình 1 3.1 8 â€¢ Ở phần cuối của nhiễm sắc thể nhân chuẩn là các vùng có trình tự DNA lặp đi lặp lại được gọi là telomere. Trừ khi có enzyme telomerase, một đoạn ngắn ở cuối mỗi telomere sẽ bị mất mỗi khi DNA được sao chép. Sau nhiều chu kỳ tế bào,các telomere rút ngắn đủ để gây mất ổn định nhiễm sắc thể và chết tế bào. Xem lại Hình 13.19 13.4 Các lỗi trong DNA được sửa chữa như thế nào? • DNA polymerase mắc khoảng một lỗi trong 105 bazơ được sao chép. DNA cũng chịu sự thay đổi tự nhiên và hư hỏng hóa học. DNA có thể được sửa chữa bằng ít nhất ba cơ chế khác nhau, bao gồm hiệu đính, sửa chữa không khớp và sửa chữa cắt bỏ. Xem lại Hình 13.20 DNA được sao chép như thế nào? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 13.2 – Meselson và Stahl đã chỉ ra rằng DNA trải qua quá trình sao chép bán bảo toàn. Mỗi chuỗi gốc đóng vai trò như một khuôn mẫu để tổng hợp chuỗi mới; do đó, hai phân tử DNA sao chép, mỗi phân tử chứa một chuỗi gốc và một chuỗi mới được tổng hợp. Ôn lại Hình 13.10# HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 13.3 â€¢ Trong quá trình sao chép DNA, enzyme DNA polymerase xúc tác việc bổ sung các nucleotide vào chuỗi 3' cuối mỗi sợi. Những nucleotide nào được thêm vào được xác định bằng cách ghép cặp bazơ bổ sung với chuỗi mẫu. Ôn lại Hình 1 3.1 1 Phản ứng chuỗi Polymerase khuếch đại DNA như thế nào? • Kỹ thuật phản ứng chuỗi polymerase sử dụng DNA polymerase để tạo ra nhiều bản sao DNA trong phòng thí nghiệm. Xem lại Hình 13.21# HƯỚNG DẪN Animated 13.5 0^0 m Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is13

280 CHƯƠNG 1 3 DNA và vai trò của nó trong di truyền CHƯƠNG NHỚ NHỚ 1. Trong thí nghiệm Hershey-Chase, a. DNA từ các thể thực khuẩn bố mẹ xuất hiện ở các thể thực khuẩn thế hệ con cháu. b. hầu hết DNA của phage không bao giờ xâm nhập vào vi khuẩn. c. hơn 3/4 protein của phage xuất hiện ở các phage thế hệ con cháu. d. DNA được dán nhãn bằng lưu huỳnh phóng xạ. đ. DNA hình thành nên lớp vỏ của thực khuẩn. 2. Phát biểu nào về cặp bazơ bổ sung là không đúng? Một. Việc ghép cặp bazơ bổ sung đóng vai trò trong quá trình sao chép DNA. b. Trong DNA, T cặp với A. c. Purin kết hợp với purin và pyrimidine kết hợp với pyrimidine. d. Trong DNA, C ghép đôi với G. e. Các cặp bazơ có độ dài bằng nhau. 3. Trong quá trình sao chép bán bảo toàn của DNA, a. chuỗi xoắn kép ban đầu vẫn còn nguyên và chuỗi xoắn kép mới được hình thành. b. các sợi của chuỗi xoắn kép tách ra và đóng vai trò làm khuôn mẫu cho các sợi mới. c. quá trình trùng hợp được xúc tác bởi RNA polymerase. d. quá trình trùng hợp được xúc tác bởi enzyme xoắn kép. đ. DNA được tổng hợp từ các axit amin. 4. Mồi dùng để sao chép ADN a. là một chuỗi RNA ngắn được thêm vào chuỗi 3' kết thúc. b. chỉ cần một lần trên sợi dẫn đầu. c. vẫn còn trên DNA sau khi sao chép. d. đảm bảo rằng sẽ có 5' đầu mà các nucleotide có thể được thêm vào. đ. chỉ được thêm vào một trong hai chuỗi mẫu. 5. Vai trò của DNA ligase trong quá trình sao chép DNA là a. thêm nhiều nucleotide vào sợi đang phát triển cùng một lúc. b. mở hai chuỗi DNA để lộ chuỗi mẫu. c. bazơ nối với đường thành photphat trong một nucleotide. d. liên kết các đoạn Okazaki với nhau. đ. loại bỏ các căn cứ được ghép nối không chính xác. 6. Thứ tự đúng của các sự kiện sau đây trong quá trình sửa chữa cắt bỏ DNA là gì? (1) DNA polymerase I thêm các nucleotide chính xác theo tỷ lệ 5'-to-3' nhân rộng; (2) các nucleotide bị hư hỏng được nhận biết; (3) DNA ligase gắn mạch mới vào DNA hiện có; (4) một phần của sợi đơn bị cắt bỏ. Một. 1,2, 3, 4 b. 2, 1, 3, 4 c. 2, 4,

1, 3 d. 3, 4, 2, 1 đ. 4, 2, 3, 1 HIỂU & amp; ÁP DỤNG 7. Một mạch ADN có trình tự 5'-ATTCCG-3' Chuỗi bổ sung cho điều này là a. 5'-TAAGGC-3' b. 5'-ATTCCG-3' c. 5'-ACCTTA-3' d. 5'-CGGAAT-3' đ. 5'-GCCTTA-3' 8. Sử dụng thông tin sau, hãy tính số điểm khởi đầu sao chép DNA trên nhiễm sắc thể người: DNA polymerase thêm nucleotide với tốc độ 3.000 cặp bazơ mỗi phút theo một hướng; sao chép là hai chiều; Giai đoạn S kéo dài 300 phút; có 120 triệu cặp bazơ trên mỗi nhiễm sắc thể. Trong một nhiễm sắc thể điển hình dài 3 micromet (pm), có bao nhiêu nguồn gốc trên mỗi micromet? 9. Thuốc dideoxycytidine, dùng để điều trị một số bệnh nhiễm trùng do virus, là một nucleotide được tạo ra từ 2'3'-dideoxyribose. Đường này thiếu - nhóm OH ở cả hai vị trí 2' và 3' các vị trí. Giải thích tại sao thuốc này ngăn chặn sự phát triển của chuỗi DNA khi thêm vào DNA. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10.Giả sử Meselson và Stahl tiếp tục thí nghiệm về sao chép DNA cho mười thế hệ vi khuẩn khác. Liệu có còn DNA lai 14N-15N nào hiện diện không? Liệu nó có còn xuất hiện trong ống ly tâm không? Giải thích. 11. Hãy phác thảo một loạt thí nghiệm sử dụng đồng vị phóng xạ (như 32P và 35S) để chứng tỏ rằng trong quá trình liên hợp của vi khuẩn, chính DNA chứ không phải protein di chuyển từ tế bào cho sang tế bào nhận và chịu trách nhiệm biến nạp vi khuẩn. Dideoxycytidine Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và đánh giá khác.

Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen CHƯƠNG 14.1 Bằng chứng nào cho thấy gen mã hóa protein? 14.2 Thông tin truyền từ gen đến protein như thế nào? 14.3 Nội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? 14.4 DNA của sinh vật nhân chuẩn được phiên mã và xử lý RNA như thế nào? 14.5 RNA được chuyển hóa thành protein như thế nào? 14.6 Điều gì xảy ra với polypeptide sau khi dịch mã? Tụ cầu vàng kháng MRSA Methicillin, nguyên nhân chính gây bệnh nghiêm trọng và tử vong ở Hoa Kỳ và Châu Âu, được điều trị bằng kháng sinh nhắm vào biểu hiện gen của nó. Ở TUỔI 87, Janet tận hưởng cuộc sống của mình tại Nhà nghỉ dưỡng Người cao tuổi Sunshine. Vấn đề y tế duy nhất của cô là mất kiểm soát bàng quang định kỳ, nhưng điều này đã giảm bớt khi y tá của cô đặt một ống nhựa gọi là ống thông vào bàng quang của cô bằng một chiếc túi bên ngoài kín đáo. Mọi chuyện diễn ra tốt đẹp cho đến một ngày, Janet không hề hay biết, một số vi khuẩn Staphylococcus Aureus từ môi trường đã xâm nhập vào túi và ống thông. Tìm thấy môi trường hiếu khách trên bề mặt bên trong của nhựa, vi khuẩn bám vào nó thông qua các polysaccharide ngoại bào. Dần dần, chúng phân chia và hình thành một đàn, chiêu mộ các tế bào S. Aureus sống tự do khác tình cờ đi ngang qua. Trong vòng vài tuần, một lớp phủ đầy vi khuẩn nhầy nhụa gọi là màng sinh học (tương tự mảng bám răng) đã hình thành. Theo thời gian, một số vi khuẩn từ màng sinh học xâm nhập vào cơ thể Janet và bắt đầu sinh sản. Tuổi cao và hệ thống miễn dịch yếu đã khiến bàng quang và phổi của bà bị nhiễm trùng nặng. Sốt, ớn lạnh, khó thở và cơn suy thận bắt đầu hoành hành trong cơ thể cô. Chạy đua tìm cách điều trị, đầu tiên bác sĩ của cô lấy mẫu vi khuẩn mà Janet ho ra và gửi đến phòng thí nghiệm bệnh lý để xét nghiệm bằng kháng sinh. Cơ sở chính của việc điều trị "Staph" là một loại kháng sinh liên quan đến penicillin, methicillin, liên kết với một loại protein vi khuẩn cần thiết để tạo thành tế bào mới sau khi phân chia tế bào. Thật không may, vi khuẩn có đột biến khiến protein mục tiêu kháng lại kháng sinh. Phòng thí nghiệm đã đưa ra chẩn đoán MRSA: S. vàng kháng methicillin. Những "siêu vi khuẩn" này hiện nay phổ biến ở các bệnh viện và viện dưỡng lão và gây ra khoảng 20.000 ca tử vong mỗi năm ở Hoa Kỳ. Cuối cùng, bác sĩ của Janet đã thử dùng kháng sinh tetracycline. Phân tử này ngăn chặn sự biểu hiện gen ở S.ureus và nhiều vi khuẩn khác, nhưng không ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen ở tế bào nhân chuẩn. Nó có tính đặc hiệu này vì nó liên kết với một protein đặc hiệu của vi khuẩn trong ribosome, ngăn chặn sự gắn kết của RNA vận chuyển mang axit amin đến ribosome để tổng hợp protein. Ribosome của sinh vật nhân chuẩn không có vị trí gắn kết với tetracycline. May mắn thay, loại kháng sinh này đã tiêu diệt vi khuẩn MRSA gây nhiễm trùng bàng quang và phổi của Janet, giúp cô ấy vui vẻ và khỏe mạnh. Nhưng có những chủng MRSA đã phát triển khả năng kháng tetracycline và các loại kháng sinh khác.Các nhà khoa học hiện đang nỗ lực tìm ra những cách mới để chống lại vấn đề rất nghiêm trọng này. Các phương pháp điều trị mới tập trung vào biểu hiện gen có thể kiểm soát MRSA không? Xem câu trả lời ở trang 301 .





282 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen Bằng chứng nào cho thấy gen mã hóa protein? Chương 4 đã giới thiệu DNA và vai trò của nó trong sự biểu hiện gen. Chương 13 đã mô tả cách DNA mang thông tin di truyền và cách DNA được sao chép. Ở đây chúng ta sẽ tập trung vào bằng chứng cho thấy protein là sản phẩm chính của sự biểu hiện gen và chúng ta sẽ mô tả cách thức một gen được biểu hiện dưới dạng protein. Cơ sở phân tử của kiểu hình thực sự đã được phát hiện trước khi người ta biết rằng DNA là vật liệu di truyền. Các nhà khoa học đã nghiên cứu sự khác biệt về mặt hóa học giữa các cá thể mang các alen hoang dã và đột biến ở các sinh vật đa dạng như con người và nấm mốc bánh mì. Họ phát hiện ra rằng sự khác biệt lớn về kiểu hình là do sự khác biệt về các protein cụ thể. Các quan sát ở người dẫn đến đề xuất rằng gen quyết định enzyme. Việc xác định sản phẩm gen là protein bắt đầu bằng một đột biến. Vào đầu thế kỷ XX, bác sĩ người Anh Archibald Garrod đã gặp một số trẻ em mắc một căn bệnh hiếm gặp. Một triệu chứng của bệnh là nước tiểu chuyển sang màu nâu sẫm khi tiếp xúc với không khí. Điều này đặc biệt đáng chú ý ở trẻ sơ sinh; tã lót. Căn bệnh này được đặt tên mô tả là alkaptonuria ("nước tiểu đen"). Garrod nhận thấy rằng căn bệnh này phổ biến nhất ở những đứa trẻ có cha mẹ là anh em họ. Di truyền học Mendel vừa được "khám phá lại" và Garrod nhận ra rằng bởi vì những người anh em họ đầu tiên có chung Vs alen trung bình của họ, nên con cái của những người anh em họ đầu tiên có thể thừa hưởng một alen đột biến hiếm từ cả bố và mẹ. Ông đề xuất rằng alkapton niệu là một kiểu hình do một alen đột biến, lặn gây ra. Garrod tiến hành phân tích sâu hơn bằng cách xác định những bất thường về sinh hóa ở những đứa trẻ bị ảnh hưởng. Ông đã phân lập được từ chúng một chất bất thường, axit homogentisic, chất này tích tụ trong máu, khớp (nơi nó kết tinh và gây đau dữ dội) và nước tiểu (nơi nó chuyển sang màu đen). Cấu trúc hóa học của axit homogentisic tương tự như cấu trúc của axit amin tyrosine: OH Axit Homogentisic Tyrosine Enzyme là chất xúc tác sinh học vừa được phát hiện. Garrod đề xuất rằng axit homogentisic là sản phẩm phân hủy của tyrosine. Thông thường, axit homogentisic sẽ được chuyển thành sản phẩm vô hại. Theo Garrod, có một alen bình thường ở người quy định sự tổng hợp một loại enzyme xúc tác quá trình chuyển đổi này: Allele bình thường j Enzym hoạt động i Tyrosine – â– ºhomogentisic acid - â–°sản phẩm vô hại Khi alen bị đột biến, enzyme này bị biến đổi thay vào đó, axit không hoạt động và axit homogentisic được tích lũy: Alen đột biến Enzym không hoạt động i Tyrosine — â–º homogentisic acid - â–º (HA tích lũy) Do đó, Garrod đã liên hệ một gen với một enzyme và đặt ra thuật ngữ "lỗi trao đổi chất bẩm sinh" để mô tả căn bệnh sinh hóa được xác định về mặt di truyền này. Nhưng giả thuyết của ông cần được xác nhận trực tiếp bằng cách xác định loại enzyme cụ thể và đột biến gen cụ thể liên quan.Điều này không xảy ra cho đến khi enzyme homogentisic acid oxidase được mô tả là có hoạt tính ở người khỏe mạnh và không hoạt động ở bệnh nhân alkapton niệu vào năm 1958, và đột biến DNA cụ thể được mô tả vào năm 1996. Để liên hệ giữa gen và enzyme một cách tổng quát hơn, các nhà sinh học đã chuyển sang các sinh vật đơn giản hơn. có thể được thao tác trong phòng thí nghiệm. Các thí nghiệm trên khuôn bánh mì đã chứng minh rằng gen quyết định enzyme. Khi chúng hoạt động để giải thích các nguyên tắc chi phối sự sống, các nhà sinh học thường chuyển sang các sinh vật dễ thao tác bằng thí nghiệm. Những sinh vật mẫu như vậy có những đặc điểm nhất định khiến chúng trở thành đối tượng thí nghiệm hấp dẫn. Ví dụ: â€¢ Chúng rất dễ trồng trong phòng thí nghiệm hoặc nhà kính. â€¢ Chúng có thời gian thế hệ ngắn. â€¢ Chúng rất dễ bị thao túng về mặt di truyền, bằng cách lai hoặc bằng các phương pháp khác. â€¢ Chúng thường sinh ra số lượng lớn con cháu. Các nhà sinh học đã sử dụng các sinh vật mẫu để phát triển các nguyên tắc di truyền mà sau đó có thể áp dụng rộng rãi hơn cho các sinh vật khác. Bạn đã thấy một số sinh vật này trong các chương trước: • Cây đậu (Pisum sativum) đã được Mendel sử dụng trong các thí nghiệm di truyền của ông. â€¢ Ruồi giấm (Drosophila) được Morgan sử dụng trong các thí nghiệm di truyền của ông. “Escherichia coli đã được Meselson và Stahl sử dụng để nghiên cứu quá trình sao chép DNA. Bây giờ chúng tôi thêm khuôn bánh mì Neurospora vào danh sách này. Neurospora là một loại nấm ascomycete (xem Chương 30). Loại nấm mốc này ở trạng thái đơn bội trong phần lớn thời gian tồn tại của nó, do đó không có các alen trội hoặc lặn: tất cả các alen đều được biểu hiện theo kiểu hình và không bị che lấp bởi tình trạng dị hợp tử. Neurospora dễ trồng trong phòng thí nghiệm. Các nhà sinh học tại Đại học Stanford do George Beadle và Edward Tatum dẫn đầu đã tiến hành các nghiên cứu để xác định về mặt sinh hóa các kiểu hình ở Neurospora. Giống như Garrod, Beadle và Tatum đưa ra giả thuyết rằng sự biểu hiện của một gen cụ thể dẫn đến hoạt động của một enzyme cụ thể. Bây giờ, họ bắt đầu kiểm tra giả thuyết này một cách trực tiếp. Họ trồng Neurospora trên môi trường dinh dưỡng có chứa sucrose, khoáng chất và biotin, đây là loại vitamin duy nhất cóCác nhà sinh học đã sử dụng các sinh

vật mẫu để phát triển các nguyên tắc di truyền mà sau đó có thể áp dụng rộng rãi hơn cho các sinh vật khác. Bạn đã thấy một số sinh vật này trong các chương trước: • Cây đậu (Pisum sativum) đã được Mendel sử dụng trong các thí nghiệm di truyền của ông. â€¢ Ruồi giấm (Drosophila) được Morgan sử dụng trong các thí nghiệm di truyền của ông. “Escherichia coli đã được Meselson và Stahl sử dụng để nghiên cứu quá trình sao chép DNA. Bây giờ chúng tôi thêm khuôn bánh mì Neurospora vào danh sách này. Neurospora là một loại nấm ascomycete (xem Chương 30). Loại nấm mốc này ở trạng thái đơn bội trong phần lớn thời gian tồn tại của nó, do đó không có các alen trội hoặc lặn: tất cả các alen đều được biểu hiện theo kiểu hình và không bị che lấp bởi tình trạng dị hợp tử. Neurospora dễ trồng trong phòng thí nghiệm. Các nhà sinh học tại Đại học Stanford do George Beadle và Edward Tatum dẫn đầu đã tiến hành các nghiên cứu để xác định về mặt sinh hóa các kiểu hình ở Neurospora. Giống như Garrod, Beadle và Tatum đưa ra giả thuyết rằng sự biểu hiện của một gen cụ thể dẫn đến hoạt động của một enzyme cụ thể. Bây giờ, họ bắt đầu kiểm tra giả thuyết này một cách trực tiếp. Họ trồng Neurospora trên môi trường dinh dưỡng có chứa sucrose, khoáng chất và biotin, đây là loại vitamin duy nhất cóCác nhà sinh học đã sử dụng các sinh vật mẫu để phát triển các nguyên tắc di truyền mà sau đó có thể áp dụng rộng rãi hơn cho các sinh vật khác. Bạn đã thấy một số sinh vật này trong các chương trước: • Cây đậu (Pisum sativum) đã được Mendel sử dụng trong các thí nghiệm di truyền của ông. â€¢ Ruồi giấm (Drosophila) được Morgan sử dụng trong các thí nghiệm di truyền của ông. “Escherichia coli đã được Meselson và Stahl sử dụng để nghiên cứu quá trình sao chép DNA. Bây giờ chúng tôi thêm khuôn bánh mì Neurospora vào danh sách này. Neurospora là một loại nấm ascomycete (xem Chương 30). Loại nấm mốc này ở trạng thái đơn bội trong phần lớn thời gian tồn tại của nó, do đó không có các alen trội hoặc lặn: tất cả các alen đều được biểu hiện theo kiểu hình và không bị che lấp bởi tình trạng dị hợp tử. Neurospora dễ trồng trong phòng thí nghiệm. Các nhà sinh học tại Đại học Stanford do George Beadle và Edward Tatum dẫn đầu đã tiến hành các nghiên cứu để xác định về mặt sinh hóa các kiểu hình ở Neurospora. Giống như Garrod, Beadle và Tatum đưa ra giả thuyết rằng sự biểu hiện của một gen cụ thể dẫn đến hoạt động của một enzyme cụ thể. Bây giờ, họ bắt đầu kiểm tra giả thuyết này một cách trực tiếp. Họ trồng Neurospora trên môi trường dinh dưỡng có chứa sucrose, khoáng chất và biotin, đây là loại vitamin duy nhất có

14.1 Bằng chứng nào cho thấy gen mã hóa protein? 283 NVESTIGATINGLIFEI 14.1 Một gen, Một enzyme Srb và Horowitz có một số chủng Neurospora đột biến không thể tạo ra arginine (arg). Một số hợp chất cần thiết cho quá trình tổng hợp arginine. Bằng cách kiểm tra các hợp chất này trong môi trường phát triển để tìm các chủng đột biến, các nhà nghiên cứu đã suy luận rằng mỗi chủng đột biến bị thiếu một enzyme trong quá trình sinh hóa.3 GIẢ THUYẾT Mỗi gen quyết định một enzyme trong quá trình sinh hóa. Phương pháp Đặt bào tử (các tế bào đơn phân chia để tạo ra các khuẩn lạc nấm mốc) của từng chủng đột biến arg trên môi trường dinh dưỡng tối thiểu có và không có chất bổ sung. Kết quả Bổ sung được thêm vào môi trường tối thiểu Không có Ornithine + Loại hoang dã phát triển trên tất cả các môi trường; nó có thể tự tổng hợp arginine. Loại Citrulline hoang dã I m Arginine + m Chủng đột biến 1 chỉ phát triển trên arginine. Nó không thể chuyển đổi citrulline hoặc Mutant ornithine thành arginine. chủng 1 Q Chủng đột biến 2 phát triển trên arginine hoặc citrulline. Nó có thể chuyển citrulline thành arginine, nhưng không thể chuyển ornithine thành citrulline. Q Chủng đột biến 2 Chủng đột biến 3 phát triển khi thêm bất kỳ một trong ba chất bổ sung nào vào. Nó có thể chuyển đổi ornithine thành citrulline và citrulline thành arginine. Q Dị Nhân ' chủng 3 Q Â§i Q a P' Tất cả Phiên dịch Q Alt Căng thẳng 3 đều bị chặn ở đây. Chủng 2 bị chặn ở đây. Chủng 1 bị chặn ở đây. Gene a l Enzyme A -Z-N â€” ~ Gene b Tiền chất â– -Ornithine\ Enzyme B -Citrulline Gene c Enzyme C ^Arginine Nếu một sinh vật không thể chuyển đổi một hợp chất cụ thể này sang hợp chất khác, có lẽ nó thiếu enzyme cần thiết cho quá trình chuyển đổi và đột biến xảy ra ở gen mã hóa enzym đó. KẾT LUẬN Mỗi gen quy định một enzyme cụ thể. Truy cập BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan về tất cả các số liệu TÔI ĐIỀU TRA CUỘC SỐNG. aSrb, A. M. và N. H. Horowitz. 1944. Tạp chí Hóa sinh học 154: 129-139. Neurospora loại hoang dã không thể tự tổng hợp được. Sử dụng môi trường tối thiểu này, các enzyme của Neurospora loại hoang dã có thể xúc tác cho tất cả các phản ứng trao đổi chất cần thiết cho sự tăng trưởng. Sau đó, các nhà khoa học đã xử lý Neurospora loại hoang dã bằng tia X, có chức năng như một chất gây đột biến. Chất gây đột biến là thứ làm tổn hại DNA, gây đột biến: những thay đổi có thể di truyền trong trình tự DNA. Sau khi xử lý bằng tia X, một số chủng Neurospora không thể phát triển được nữa trên môi trường tối

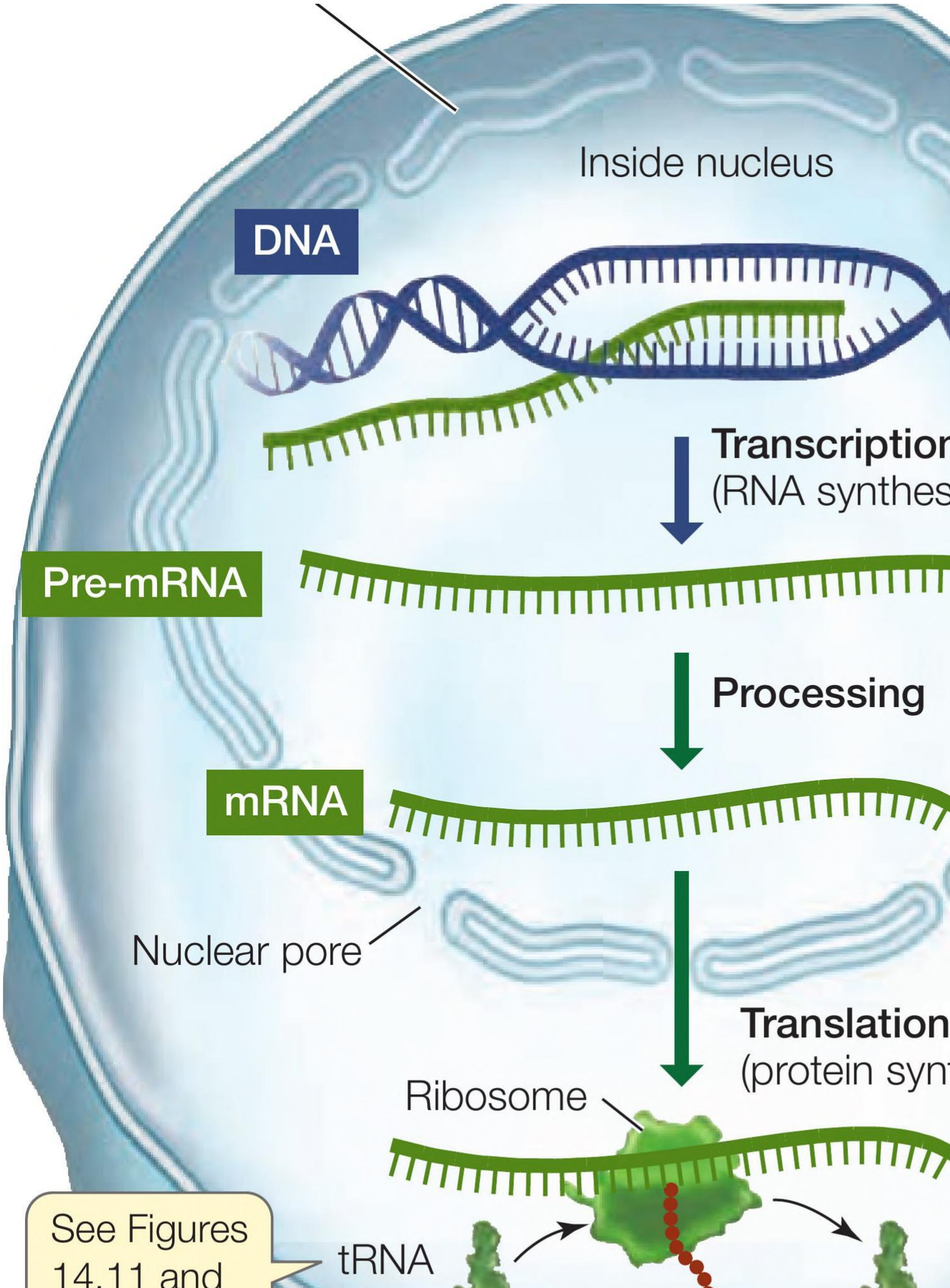
thiểu. Những chủng đột biến này chỉ phát triển nếu chúng được cung cấp các chất dinh dưỡng bổ sung cụ thể, chẳng hạn như các loại vitamin cụ thể. Beadle và Tatum đưa ra giả thuyết rằng những chủng di truyền này có đột biến gen mã hóa sản xuất enzyme cần thiết để tổng hợp các chất dinh dưỡng bổ sung. Đối với mỗi chủng đột biến, các nhà khoa học có thể tìm thấy một hợp chất duy nhất mà khi thêm vào môi trường tối thiểu sẽ hỗ trợ sự phát triển của chủng đó. Những kết quả này cho thấy các đột biến có những tác động đơn giản và mỗi đột biến chỉ gây ra khiếm khuyết ở một enzyme trong quá trình trao đổi chất. Những kết luận này đã xác nhận gen đơn của Garrod,giả thuyết về một enzym Đột biến cung cấp một cách mạnh mẽ để xác định nguyên nhân và kết quả trong sinh học. Không nơi nào điều này được thể hiện rõ ràng hơn việc làm sáng tỏ các con đường sinh hóa. Những con đường như vậy bao gồm các sự kiện tuần tự (phản ứng hóa học) trong đó mỗi sự kiện phụ thuộc vào sự xuất hiện của sự kiện trước đó. Lý luận chung như sau: ■ Quan sát. Một gen cụ thể (a) hiện diện và một phản ứng cụ thể được xúc tác bởi một enzyme cụ thể (A) xảy ra; cả hai đều có mối tương quan. ™ Giả thuyết. Gen a quyết định sự tổng hợp enzyme A. â€¢ Kiểm tra giả thuyết. Đột biến gen a. Dự đoán: không có enzyme chức năng nào được tạo ra và phản ứng không xảy ra. Hai đồng nghiệp của Beadle và Tatum, Adrian Srb và Norman Horowitz, đã sử dụng phương pháp thử nghiệm này để phân lập các đột biến Neurospora không thể tồn tại nếu không có axit amin arginine trong môi trường phát triển của chúng. Bằng cách thêm các hợp chất cụ thể vào môi trường, Srb và Horowitz có thể xác định một loạt các bước trong quá trình sinh hóa dẫn đến tổng hợp arginine (Hình 1 4.1). Một gen quyết định một polypeptide Mối quan hệ một gen, một enzyme đã trải qua nhiều sửa đổi dựa trên kiến thức hiện tại của chúng ta về sinh học phân tử. Nhiều protein, bao gồm nhiều enzyme, được tạo thành từ nhiều hơn một chuỗi polypeptide hoặc tiểu đơn vị (nghĩa là chúng có cấu trúc bậc bốn; xem Phần 3.2). Hãy xem hình minh họa của hemoglobin ở hình 3.11.

284 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Một gen, Một enzyme Bài báo gốc Srb, A. M. và N. H. Horowitz. 1944. Chu trình ornithine ở Neurospora và sự kiểm soát di truyền của nó. Tạp chí Hóa sinh học 154: 129-139. Phân tích Dữ liệu Neurospora là đơn bội trong hầu hết vòng đời của nó, ngoại trừ sự hình thành tế bào lưỡng bội khi nó trải qua quá trình giao phối; sau đó tế bào trải qua quá trình phân bào để hình thành bào tử đơn bội. Beadle và Tatum đã sử dụng tia X để gây đột biến gen ở Neurospora. Họ đã phân lập các chủng đột biến không thể phát triển trên môi trường tối thiểu nhưng có thể phát triển nếu môi trường được bổ sung các hợp chất cụ thể. Các đồng nghiệp của họ là Adrian Srb và Norman Horowitz đã phân tích 15 chủng đột biến (đột biến arg) không thể tổng hợp arginine nhưng có thể phát triển trên môi trường được bổ sung arginine. Các nhà khoa học đã thử nghiệm nhiều hợp chất khác nhau và tìm thấy hai hợp chất, ornithine và citrulline, có thể được sử dụng thay thế arginine để hỗ trợ sự phát triển của một số chủng đột biến (xem Hình 14.1). Srb và Horowitz kết luận rằng ornithine và citrulline là chất trung gian trong con đường sinh hóa dẫn đến sự tổng hợp arginine. Các chủng arg khác nhau có đột biến gen mã hóa các enzyme xúc tác các bước khác nhau trong con đường này. Kết quả của thí nghiệm này và các thí nghiệm tương tự đã ủng hộ quan điểm "một gen, một enzyme" giả thuyết. Mười lăm chủng đột biến cần arginine để tăng trưởng đã được kiểm tra khả năng tăng trưởng khi có mặt các chất khác. Kết quả của ba chủng được thể hiện ở ba hàng đầu tiên của bảng, với sự tăng trưởng được biểu thị bằng trọng lượng khô của nguyên liệu nấm sau khi tăng trưởng trong 5 ngày. CÂU HỎI 1 Dựa vào con đường sinh hóa tổng hợp arginine được trình bày trong Hình 14.1, enzyme nào (A, B hoặc C) bị đột biến ở mỗi chủng? CÂU HỎI 2 Tại sao chủng 34105 và 33442 lại có sự tăng trưởng ngay cả khi không bổ sung môi trường tăng trưởng? CÂU HỎI 3 Mười chín axit amin khác đã được thử nghiệm làm chất thay thế cho arginine trong ba chủng này. Trong mọi trường hợp, không có sự tăng trưởng. Giải thích những kết quả này. CÂU HỎI 4 Sinh sản hữu tính ở Neurospora được sử dụng để tạo ra các thể đột biến kép mang đột biến từ cả hai dòng bố mẹ. Một đột biến kép có nguồn gốc từ chủng 33442 và 36703 có đặc điểm tăng trưởng được thể hiện ở hàng cuối cùng của bảng. Giải thích những dữ liệu này về mặt gen, đột biến và con đường sinh hóa. Chủng Arginine đã thêm Citrulline đã thêm Ornithine Không bổ sung 34105 33,2 30,0 25,5 1,1 33442 43,8 42,7 2,5 2,3 36703 20,4 0,0 0,0 0,0 Đột biến kép 22,0 0,0 0,0 0,0 Đi tới BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA Protein này có bốn polypeptide - hai a và hai (3 tiểu đơn vị, và các tiểu đơn vị khác nhau được mã hóa bởi các gen riêng biệt. Như vậy sẽ đúng hơn khi nói về mối quan hệ một gen, một polypeptide. Cho đến nay chúng ta đã thấy rằng về mặt tổng hợp protein, chức năng của gen là quy định việc sản xuất một đĩa đơn,polypeptide cụ

thể. Nhưng không phải tất cả các gen đều mã hóa cho polypeptide. Như chúng ta sẽ thấy bên dưới và trong Chương 16, có nhiều trình tự DNA được phiên mã thành các phân tử RNA nhưng không được dịch mã thành polypeptide mà thay vào đó có các chức năng khác. RECAP Các nghiên cứu về đột biến ở người và nấm mốc bánh mì đã giúp chúng ta hiểu rõ hơn về mối quan hệ một gen, một polypeptide. Trong hầu hết các trường hợp, chức năng của gen là mã hóa một polypeptide cụ thể. â€¢ Sinh vật mẫu là gì và tại sao Neurospora lại là mô hình tốt để nghiên cứu di truyền sinh hóa? Xem trang. 282 â€¢ Các thí nghiệm trên Neurospora được thiết lập như thế nào để xác định thứ tự các bước trong quá trình sinh hóa? Xem trang 282-283 và Hình 14.1 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa các cụm từ "một gen, một enzyme" và "một gen, một polypeptide." Xem trang 283-284 Bây giờ chúng ta đã thiết lập được mối quan hệ một gen, một polypeptide, nó hoạt động như thế nào? Tức là, thông tin được mã hóa trong DNA được sử dụng như thế nào để tạo ra một polypeptide cụ thể? Thông tin chảy từ gen đến protein như thế nào? Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 13 và Phần 14.1, hai trong số những khám phá sinh học vĩ đại nhất của thế kỷ 20 là DNA là vật chất di truyền và DNA mã hóa cho protein. Bây giờ chúng ta biết rằng bộ gen của con người chứa khoảng 21.000 gen mã hóa protein cùng với hàng nghìn gen khác được phiên mã thành các phân tử RNA không mã hóa, bản thân chúng có nhiều chức năng khác nhau trong tế bào. Trong phần còn lại của chương này chúng ta sẽ tập trung vào các quá trình xảy ra khi một gen mã hóa protein được biểu hiện. Bạn sẽ thấy rằng một số RNA không mã hóa nhất định có vai trò quan trọng trong quá trình này. Biểu hiện gen đã được trình bày ngắn gọn ở Phần 4.1. Để xem lại, quá trình này xảy ra theo hai bước chính: • Trong quá trình phiên mã, thông tin trong trình tự DNA (gen) được sao chép thành trình tự RNA bổ sung. • Trong quá trình dịch mã, trình tự RNA này được sử dụng để tạo ra trình tự axit amin của một polypeptide.Thông tin được mã hóa trong DNA được sử dụng như thế nào để tạo ra một polypeptide cụ thể? Thông tin chảy từ gen đến protein như thế nào? Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 13 và Phần 14.1, hai trong số những khám phá sinh học vĩ đại nhất của thế kỷ 20 là DNA là vật chất di truyền và DNA mã hóa cho protein. Bây giờ chúng ta biết rằng bộ gen của con người chứa khoảng 21.000 gen mã hóa protein cùng với hàng nghìn gen khác được phiên mã thành các phân tử RNA không mã hóa, bản thân chúng có nhiều chức năng khác nhau trong tế bào. Trong phần còn lại của chương này chúng ta sẽ tập trung vào các quá trình xảy ra khi một gen mã hóa protein được biểu hiện. Bạn sẽ thấy rằng một số RNA không mã hóa nhất định có vai trò quan trọng trong quá trình này. Biểu hiện gen đã được trình bày ngắn gọn ở Phần 4.1. Để xem lại, quá trình này xảy ra theo hai bước chính: • Trong quá trình phiên mã, thông tin trong trình tự DNA (gen) được sao chép thành trình tự RNA bổ sung. • Trong quá trình dịch mã, trình tự RNA này được sử dụng để tạo ra trình tự axit amin của một polypeptide.Thông tin được mã hóa trong DNA được sử dụng như thế nào để tạo ra một polypeptide cụ thể? Thông tin chảy từ gen đến protein như thế nào? Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 13 và Phần 14.1, hai trong số những khám phá sinh học vĩ đại nhất của thế kỷ 20 là DNA là vật chất di truyền và DNA mã hóa cho protein. Bây giờ chúng ta biết rằng bộ gen của con người chứa khoảng 21.000 gen mã hóa protein cùng với hàng nghìn gen khác được phiên mã thành các phân tử RNA không mã hóa, bản thân chúng có nhiều chức năng khác nhau trong tế bào. Trong phần còn lại của chương này chúng ta sẽ tập trung vào các quá trình xảy ra khi một gen mã hóa protein được biểu hiện. Bạn sẽ thấy rằng một số RNA không mã hóa nhất định có vai trò quan trọng trong quá trình này. Biểu hiện gen đã được trình bày ngắn gọn ở Phần 4.1. Để xem lại, quá trình này xảy ra theo hai bước chính: • Trong quá trình phiên mã, thông tin trong trình tự DNA (gen) được sao chép thành trình tự RNA bổ sung. • Trong quá trình dịch mã, trình tự RNA này được sử dụng để tạo ra trình tự axit amin của một polypeptide.

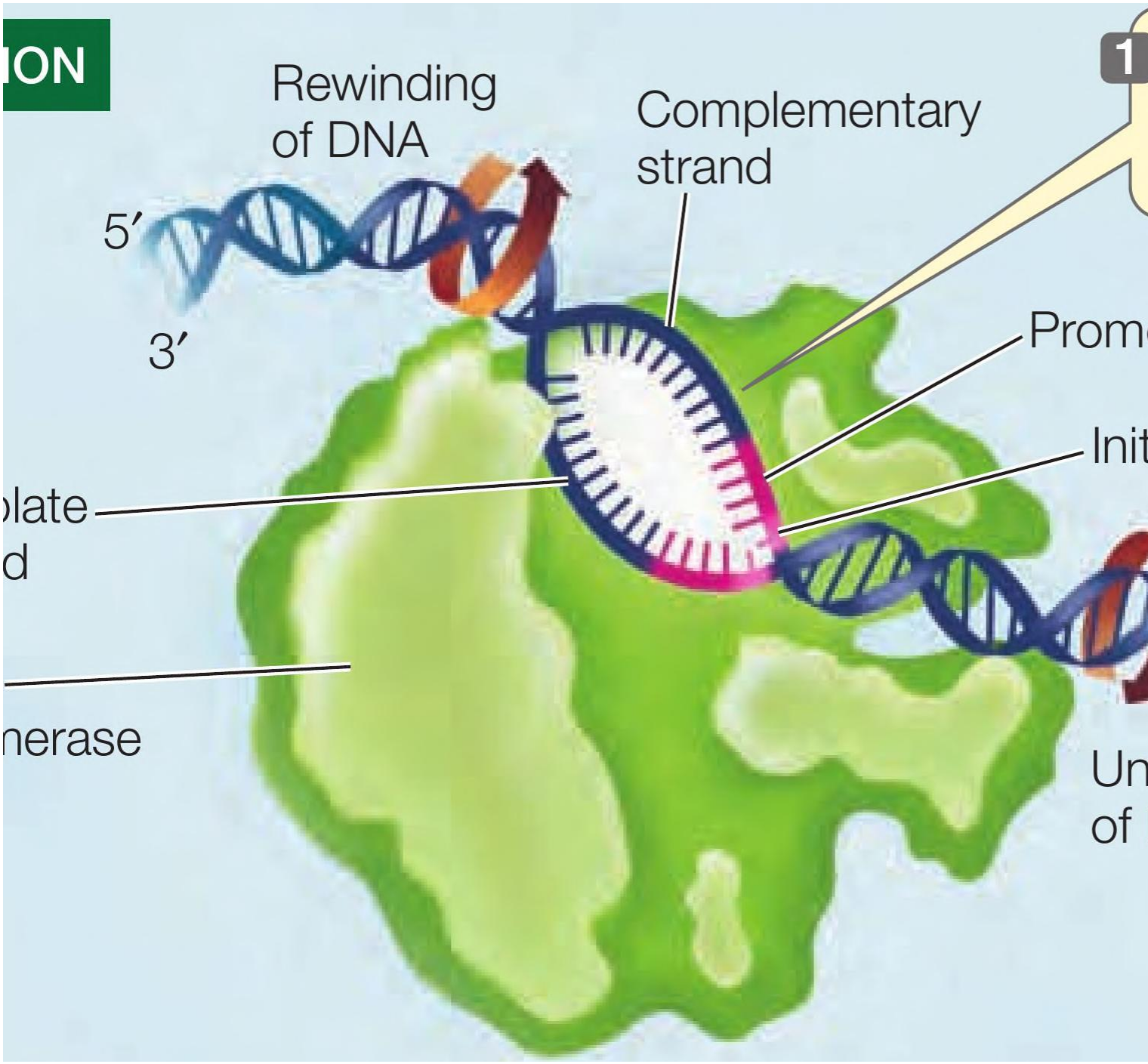
Bản dịch Polypeptide phiên mã vỏ hạt nhân Francis Crick và James Watson đã giải mã cấu trúc của DNA vào năm 1953 (xem Phần 13.2), và chính họ là người đầu tiên đề xuất mô hình biểu hiện gen này. Họ đã đưa khái niệm này đi xa hơn bằng cách đề xuất rằng sự biểu hiện gen chỉ có thể đi theo một hướng: DNA có thể được sử dụng để tạo ra protein, nhưng protein không bao giờ có thể được sử dụng để tạo ra DNA. Vào thời điểm đó. Crick gọi đây là "giáo điều trung tâm của sinh học phân tử." Ba loại RNA có vai trò trong luồng thông tin từ DNA đến protein. Có rất nhiều loại RNA. Ba trong số chúng có vai trò quan trọng trong việc biểu hiện gen. RNA thông tin và phiên mã Khi một gen cụ thể được biểu hiện, một trong hai chuỗi DNA trong gen đó được phiên mã để tạo ra chuỗi RNA bổ sung, sau đó được xử lý để tạo ra RNA thông tin (mRNA). Ở tế bào nhân chuẩn, mRNA di chuyển từ nhân đến tế bào chất, nơi nó được dịch thành polypeptide (Hình 14.2). Trình tự

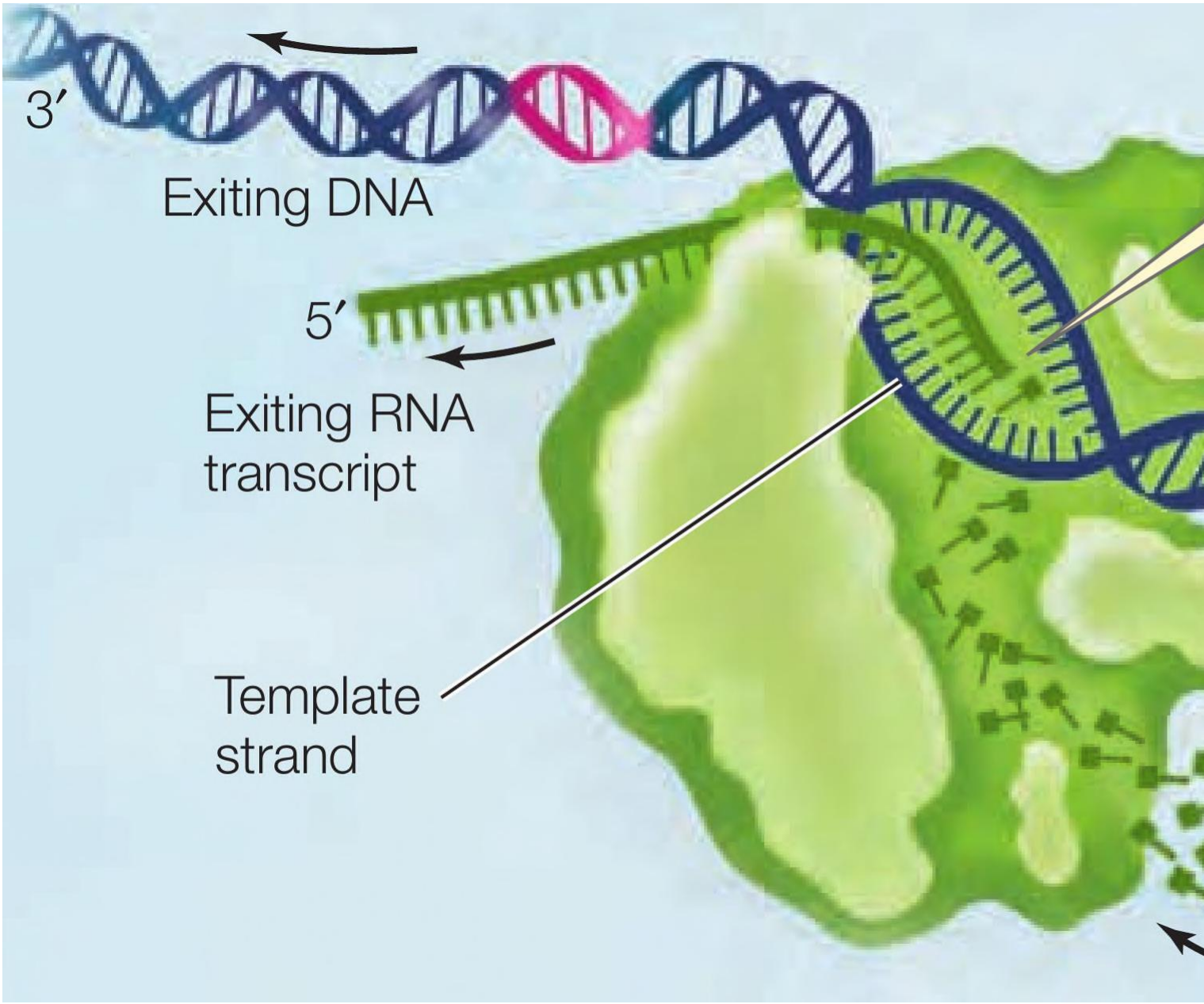
nucleotide của mRNA xác định trình tự sắp xếp của các axit amin trong chuỗi polypeptide, được xây dựng bởi ribosome. RNA ribosome và dịch mã Ribosome về cơ bản là một nhà máy tổng hợp protein bao gồm nhiều protein và một số RNA ribosome (rRNA). Một trong các rRNA xúc tác sự hình thành liên kết peptide giữa các axit amin để tạo thành một polypeptide. RNA chuyển giao trung gian giữa mRNA và protein Một RNA khác, được gọi là RNA chuyển (tRNA), vừa có thể liên kết với một axit amin cụ thể vừa nhận biết các trình tự nucleotide cụ thể trong mRNA. Chính tRNA sẽ nhận biết axit amin nào nên được thêm vào bên cạnh chuỗi polypeptide đang phát triển (xem Hình 14.2). Đi tới Media Clip 14.1 Tổng hợp protein: Một bản anh hùng ca ở cấp độ tế bào Lifel Oe.com/mcl 4.1 Trong một số trường hợp, RNA xác định trình tự DNA Một số loại virus có ngoại lệ đối với quá trình biểu hiện gen chung được nêu ở trên. Như chúng ta đã thấy ở Phần 13.1, vi-rút là một hạt truyền nhiễm phi tế bào sinh sản bên trong tế bào. Nhiều loại virus, chẳng hạn như virus khảm thuốc lá, virus cúm và virus bại liệt, có vật liệu di truyền là RNA chứ không phải DNA. Với trình tự nucleotide của mình, RNA có khả năng hoạt động như một chất mang thông tin và được biểu hiện dưới dạng protein. Nhưng nếu RNA thường là chuỗi đơn thì những virus này sao chép như thế nào? Chúng thường giải quyết vấn đề này bằng cách phiên mã từ RNA sang RNA, tạo ra chuỗi RNA bổ sung cho bộ gen của chúng. Điều này "ngược lại" sau đó sợi này được sử dụng để tạo ra nhiều bản sao của bộ gen virus bằng cách phiên mã: 4 3 Bên trong nhân Phiên mã (tổng hợp RNA) mRNA Lỗ nhân tRNA Xử lý amiiinmiiiimiuiHrmu, I) Xem Hình 14.8-14.10. I Dịch mã Ribosome tế bào chất"-^ Xem Fl9ures (tổng hợp protein) 1 14.14 14.16.^ Xem Hình 14.11 và 14.12. ii 14.2 Từ gen đến protein Sơ đồ này tóm tắt các quá trình biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn. Đi tới Hoạt động 14.1 Biểu hiện gen nhân thực Lifel 0e.com/ac1 4.1 Virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV) và một số loại virus gây khối u hiếm gặp cũng có bộ gen là RNA, nhưng không sao chép bằng cách phiên mã từ RNA sang RNA. Thay vào đó, sau khi lây nhiễm vào tế bào chủ, virus như vậy sẽ tạo một bản sao DNA của bộ gen của nó, bản sao này sẽ được tích hợp vào bộ gen của vật chủ. Virus dựa vào bộ máy phiên mã của tế bào chủ để tạo ra nhiều RNA hơn. RNA này có thể được dịch mã để tạo ra protein virut hoặc được kết hợp làm bộ gen của virut thành các hạt virut mới. Sự tổng hợp DNA từ RNA được gọi là phiên mã ngược, và không có gì ngạc nhiên khi những virus như vậy được gọi là retrovirus. DNA RNA Polypeptide RECAP Khi các gen mã hóa protein được biểu hiện, mã DNA được sử dụng để tạo ra RNA và trình tự RNA xác định thứ tự các axit amin trong một polypeptide. Phiên mã là quá trình sao chép thông tin trong DNA vào RNA. Dịch thuật là quá trình thông tin này được chuyển đổi thành chuỗi polypeptide. â€¢ Giáo điều trung tâm của sinh học phân tử là gì? Xem trang. 285 â€¢ Vai trò của mRNA, rRNA và tRNA trong biểu hiện gen là gì? Xem trang. 285 và Hình 14.2 RNA RNA Polypeptide


Inside nucleus
DNA
Transcription
(RNA synthes
Pre-mRNA
Processing
mRNA
Nuclear pore
Translation
(protein syn
Ribosome
See Figures
14.11 and
tRNA

286 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen Hiểu biểu hiện gen là điều cần thiết để hiểu cách thức các sinh vật hoạt động ở cấp độ phân tử. Sự hiểu biết này là chìa khóa cho việc ứng dụng sinh học vào phúc lợi con người trong các lĩnh vực như nông nghiệp và y học. Phần lớn phần còn lại của cuốn sách này bằng cách này hay cách khác sẽ liên quan đến DNA và protein. Hãy bắt đầu bằng cách mô tả cách thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA. Nội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? Ở tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn, quá trình tổng hợp RNA được chỉ đạo bởi DNA. Phiên mã - sự hình thành một trình tự RNA cụ thể từ một trình tự DNA cụ thể - đòi hỏi một số thành phần: â€¢ Một mẫu DNA để ghép cặp bazơ bổ sung; một trong hai chuỗi DNA – Bốn ribonucleoside triphosphate ATP, GTP, CTP và UTP, hoạt động như chất nền – Enzym RNA polymerase – Muối và chất đệm pH để tạo môi trường hóa học thích hợp cho RNA Polymerase nếu được thực hiện trong ống nghiệm mRNA không phải là phân tử duy nhất được tạo ra bởi quá trình phiên mã. Quá trình tương tự chịu trách nhiệm tổng hợp tRNA và rRNA, vai trò quan trọng của chúng trong quá trình tổng hợp protein sẽ được mô tả dưới đây. Giống như polypeptide, những RNA này được mã hóa bởi các gen cụ thể. Sinh vật nhân chuẩn cũng tạo ra nhiều loại RNA nhỏ, bao gồm RNA hạt nhân nhỏ (snRNA), microRNA (miRNA) và RNA can thiệp nhỏ (siRNA), cũng được phiên mã. Bảng 1 4.1 tóm tắt một số RNA được tìm thấy trong tế bào nhân chuẩn. Chúng ta sẽ thảo luận về vai trò của miRNA và siRNA trong Chương 16. RNA polymerase có những đặc điểm chung. RNA polymerase từ cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn xúc tác cho quá trình tổng hợp RNA từ mẫu DNA. Chỉ có một loại RNA polymerase ở vi khuẩn, trong khi đó có BẢNG 14.1 Một số RNA trong tế bào nhân chuẩn Loại RNA Vị trí hoạt động Vai trò RNA ribosome (rRNA) Tế bào chất (ribosome) Liên kết với mRNA và tRNA và tổng hợp protein RNA thông tin (mRNA) Tế bào chất Người mang trình tự gen RNA chuyển (tRNA) Tế bào chất Bộ điều hợp giữa mRNA và trình tự protein MicroRNA (miRNA) Nhân và tế bào chất Điều hòa phiên mã và dịch mã RNA can thiệp nhỏ (siRNA) Nhân và tế bào chất Điều hòa các RNA khác RNA hạt nhân nhỏ (snRNA) Hạt nhân Trung gian xử lý mRNA Đôi -stranded DNA RNA DNA chuỗi đơn 14.3 RNA Polymerase Enzyme này từ vi khuẩn T7 tương tự như hầu hết các RNA polymerase khác. Lưu ý mối quan hệ kích thước giữa enzyme và DNA. Xem Hình 14.4 để biết chi tiết. có một số loại ở sinh vật nhân chuẩn; tuy nhiên, chúng đều có chung một cấu trúc (Hình 14.3). Giống như DNA polymerase, RNA polymerase xúc tác cho việc bổ sung các nucleotide theo chuỗi 5'-to-3'; chỉ đạo và có tính quá trình; nghĩa là, một sự kiện liên kết mẫu enzyme duy nhất sẽ dẫn đến sự trùng hợp của hàng trăm bazơ RNA. Nhưng không giống như DNA polymerase (xem Hình 13.13), RNA polymerase không cần mồi.Quá trình phiên mã diễn ra theo ba bước Quá trình phiên mã có thể được chia thành ba quá trình riêng biệt: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Bạn có thể thực hiện theo các quy trình này trong Hình 1 4.4. BẮT ĐẦU Quá trình phiên mã bắt đầu khi RNA polymerase liên kết với một chuỗi DNA đặc biệt gọi là vùng khởi động (xem Hình 14.4 A). Các gen của sinh vật nhân chuẩn thường có một vùng khởi động, trong khi ở sinh vật nhân sơ và vi rút, một số gen thường có chung một vùng khởi động. Trình xúc tiến là các chuỗi kiểm soát quan trọng có chức năng "cho biết" RNA polymerase có hai điều: â€¢ Bắt đầu phiên mã từ đâu â€¢ Chuỗi DNA nào sẽ được phiên mã. Promoter đọc theo một hướng cụ thể, do đó nó định hướng RNA polymerase và do đó "nhắm mục tiêu"; nó ở đúng chuỗi để sử dụng làm mẫu. Một phần của mỗi vùng khởi động là vị trí khởi đầu, nơi quá trình phiên mã bắt đầu. Các nhóm nucleotide nằm "ngược dòng" từ vị trí bắt đầu (5' trên chuỗi không phải khuôn mẫu và 3' trên chuỗi mẫu) giúp RNA polymerase liên kết. Các protein khác, có thể liên kết với các trình tự DNA cụ thể và với RNA polymerase, giúp hướng polymerase vào chất xúc tiến. Những protein này, được gọi là yếu tố sigma và yếu tố phiên mã, giúp xác định gen cụ thể nào được biểu hiện tại một thời điểm cụ thể trong tế bào. Mặc dù mỗi gen đều có một vùng khởi động nhưng không phải tất cả các vùng khởi động đều giống hệt nhau. Một số có hiệu quả hơn trong việc bắt đầu phiên mã so với những cái khác. Hơn nữa, có sự khác biệt giữa sự bắt đầu phiên mã ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Chúng ta sẽ thảo luận về các gen khởi động và vai trò của chúng trong việc điều hòa biểu hiện gen ở Chương 16.có sự khác biệt giữa quá trình bắt đầu phiên mã ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Chúng ta sẽ thảo luận về các gen khởi động và vai trò của chúng trong việc điều hòa biểu hiện gen ở Chương 16.có sự khác biệt giữa quá trình bắt đầu phiên mã ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Chúng ta sẽ thảo luận về các gen khởi động và vai trò của chúng trong việc điều hòa biểu hiện gen ở Chương 16.

14.3 Nội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? 287 Phiên mã Tiền mRNA ^Xử lý mRNA | .Dịch thuật Polypeptide 14.4 DNA được phiên mã thành dạng RNA DNA được tháo gỡ cục bộ bởi RNA polymerase để dùng làm khuôn mẫu cho quá trình tổng hợp RNA. Bản phiên mã RNA được hình thành và sau đó bong ra, cho phép DNA đã được phiên mã tua lại thành chuỗi xoắn kép. Ba quá trình riêng biệt - bắt đầu, kéo dài và kết thúc - tạo thành quá trình phiên mã DNA. RNA polymerase trên thực tế lớn hơn nhiều so với được chỉ ra ở đây, bao gồm khoảng 50 cặp bazơ. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 4.1 Phiên mã Lifel Oe.com/atl 4.1 Chuỗi RNA polymerase mẫu Tua lại DNA Promoter Trang web bắt đầu RNA polymerase bổ sung liên kết với bộ khởi động và bắt đầu giải phóng các chuỗi DNA. (A) BẮT ĐẦU (B) KÉO DÀI 5' Chuỗi mẫu 3' Thoát khỏi DNA Thoát khỏi RNA phiên mã RNA polymerase di chuyển dọc theo chuỗi mẫu DNA từ đầu 3' đến 5' và tạo ra bản phiên mã RNA bằng cách thêm các nucleotide bổ sung vào mẫu DNA vào vùng 3' đoạn cuối của RNA đang phát triển. ' / Hướng phiên âm 3' Ribonucleoside triphosphate (ATP, UTP, CTP, GTP) Khi RNA polymerase đến vị trí kết thúc, bản phiên mã RNA được giải phóng khỏi khuôn mẫu. (C) CHẤM DỨT 3'


ION
Rewinding
of DNA
Complementary
strand
1
5′
3′
Prom
Init
late
d
nerase
Un
of



288 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen SỰ KÉO DÀI Sau khi RNA polymerase gắn vào vùng khởi động, nó bắt đầu quá trình kéo dài (xem Hình 14.4B). RNA polymerase tháo xoắn DNA khoảng 10 cặp bazơ cùng một lúc và đọc chuỗi mẫu trong chuỗi 3'-to-5' phương hướng. Nucleotide đầu tiên trong RNA mới hình thành nên 5' cuối và các nucleotide tiếp theo bổ sung cho mẫu DNA được thêm vào đầu 3' kết thúc. Do đó, bản phiên mã RNA là phản song song với chuỗi mẫu DNA. Nhớ lại Phần 13.3 rằng DNA polymerase sử dụng dNTP (deoxyribonucleoside triphosphate) làm cơ chất và hình thành liên kết cộng hóa trị giữa mỗi dNTP đến và 3' phần cuối của chuỗi polynucleotide đang phát triển (xem Hình 13.11). Năng lượng giải phóng khi loại bỏ hai nhóm photphat khỏi dNTP được sử dụng để thúc đẩy phản ứng. Tương tự, RNA polymerase sử dụng (ribo)nucleoside triphosphate (NTP) làm cơ chất, loại bỏ hai nhóm photphat khỏi mỗi phân tử cơ chất và sử dụng năng lượng giải phóng để thúc đẩy phản ứng trùng hợp. Nhưng không giống như DNA, RNA polymerase không cần mồi để bắt đầu quá trình này. Bởi vì RNA polymerase không thể hiệu đính nên lỗi phiên mã xảy ra với tỷ lệ 1 trên 104 đến 105 bazơ. Tuy nhiên, do có nhiều bản sao RNA được tạo ra và chúng thường chỉ có thời gian tồn tại tương đối ngắn nên những lỗi này không có khả năng gây hại như đột biến ở DNA. KẾT THÚC Cũng giống như các vị trí khởi đầu trong chuỗi mẫu DNA xác định điểm bắt đầu phiên mã, các trình tự base cụ thể xác định điểm kết thúc của nó (xem Hình 14.4C). Cơ chế kiểm soát sự kết thúc

phiên mã ở sinh vật nhân chuẩn chưa được hiểu rõ. Có hai cơ chế chấm dứt phiên mã ở vi khuẩn. Đối với một số gen, bản phiên mã mới được hình thành tạo thành một vòng lặp khiến bản phiên mã rơi ra khỏi khuôn mẫu DNA và RNA polymerase. Trong các trường hợp khác, protein trợ giúp liên kết với các trình tự cụ thể trên bản phiên mã và khiến RNA tách ra khỏi mẫu DNA. Thông tin để tổng hợp protein nằm trong mã di truyền. Mã di truyền liên kết gen (DNA) với mRNA và mRNA với các axit amin tạo nên protein. Mã di truyền quy định axit amin nào sẽ được sử dụng để tạo ra protein. Bạn có thể coi thông tin di truyền trong phân tử mRNA là một chuỗi gồm ba chữ cái " lời nói." Ba 'Tetters" là ba bazơ nucleotide liền kề trong polynucleotide mRNA. Mỗi ba chữ cái "từ" được gọi là codon và nó chỉ định một loại axit amin cụ thể. Mỗi codon bổ sung cho bộ ba bazơ tương ứng trong phân tử DNA nơi nó được phiên mã. Mã di truyền liên kết các codon với các axit amin cụ thể của chúng. ĐẶC ĐIỂM CỦA MÃ Các nhà sinh học phân tử "phá vỡ" mã di truyền vào đầu những năm 1960. Vấn đề họ đã giải quyết Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 4.2 Giải mã mã di truyền Lifel Oe.com/atl 4.2 thật khó hiểu: làm sao có thể có hơn 20 "từ mã" được viết bằng "bảng chữ cái" chỉ bao gồm bốn "chữ cái"? Nói cách khác, làm thế nào bốn bazơ (A, U, G và C) có thể mã hóa cho 20 axit amin khác nhau? Mã bộ ba, dựa trên codon ba chữ cái, được cho là có khả năng xảy ra. Vì chỉ có bốn chữ cái (A, G, C và U), mã một chữ cái rõ ràng không thể mã hóa rõ ràng 20 axit amin; nó chỉ có thể mã hóa bốn trong số đó. Mã hai chữ cái chỉ có thể có 4x4 = 16 codon rõ ràng - vẫn chưa đủ. Nhưng mã bộ ba có thể có 4 x 4 x 4 = 64 codon, quá đủ để mã hóa 20 axit amin. Marshall W. Nirenberg và J. H. Matthaei, tại Viện Y tế Quốc gia Hoa Kỳ, đã đạt được bước đột phá giải mã đầu tiên vào năm 1961 khi họ nhận ra rằng họ có thể sử dụng một polynucleotide nhân tạo đơn giản thay vì một mRNA tự nhiên phức tạp làm chất truyền tin. Sau đó, họ có thể xác định polypeptide mà sứ giả nhân tạo đã mã hóa. Điều này dẫn đến việc xác định các codon đầu tiên (Hình 14.5). Các nhà khoa học khác sau đó phát hiện ra rằng các mRNA nhân tạo chỉ dài ba nucleotide - mỗi nucleotit có một codon - có thể liên kết với một ribosome và phức hợp tạo thành sau đó có thể liên kết với một tRNA tương ứng mang một axit amin cụ thể. Do đó, ví dụ, một mARN UUU đơn giản khiến tRNA mang phenylalanine liên kết với ribosome. Để khám phá ra loại codon nào đại diện cho axit amin nào, các nhà khoa học chỉ cần lặp lại thí nghiệm bằng cách sử dụng mẫu mRNA nhân tạo cho codon đó và quan sát xem axit amin nào đã liên kết với nó. NVESTIGATINGLIFE 14.5 Giải mã mã di truyền Nirenberg và Matthaei đã sử dụng hệ thống tổng hợp protein trong ống nghiệm để xác định các axit amin được xác định bởi các mRNA tổng hợp có thành phần đã biết.3 GIẢ THUYẾT Một mRNA nhân tạo chỉ chứa một cơ sở lặp lại sẽ chỉ đạo quá trình tổng hợp một protein chỉ chứa một cơ sở lặp lại axit amin. Phương pháp Chuẩn bị dịch chiết vi khuẩn chứa tất cả các thành phần cần thiết để tạo ra protein ngoại trừ mRNA. Kết quả Thêm một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại. Polypeptide được sản xuất có chứa một axit amin duy nhất. + poly U + poly C KẾT LUẬN Poly U chứa codon cho phenylalanine. Poly C chứa codon cho proline. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aNirenberg, M. và H. Matthaei. 1961. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1588-1602.Nhưng mã bộ ba có thể có 4 x 4 x 4 = 64 codon, quá đủ để mã hóa 20 axit amin. Marshall W. Nirenberg và J. H. Matthaei, tại Viện Y tế Quốc gia Hoa Kỳ, đã đạt được bước đột phá giải mã đầu tiên vào năm 1961 khi họ nhận ra rằng họ có thể sử dụng một polynucleotide nhân tạo đơn giản thay vì một mRNA tự nhiên phức tạp làm chất truyền tin. Sau đó, họ có thể xác định polypeptide mà sứ giả nhân tạo đã mã hóa. Điều này dẫn đến việc xác định các codon đầu tiên (Hình 14.5). Các nhà khoa học khác sau đó phát hiện ra rằng các mRNA nhân tạo chỉ dài ba nucleotide - mỗi nucleotit có một codon - có thể liên kết với một ribosome và phức hợp tạo thành sau đó có thể liên kết với một tRNA tương ứng mang một axit amin cụ thể. Do đó, ví dụ, một mARN UUU đơn giản khiến tRNA mang phenylalanine liên kết với ribosome. Để khám phá ra loại codon nào đại diện cho axit amin nào, các nhà khoa học chỉ cần lặp lại thí nghiệm bằng cách sử dụng mẫu mRNA nhân tạo cho codon đó và quan sát xem axit amin nào đã liên kết với nó. NVESTIGATINGLIFE 14.5 Giải mã mã di truyền Nirenberg và Matthaei đã sử dụng hệ thống tổng hợp protein trong ống nghiệm để xác định các axit amin được xác định bởi các mRNA tổng hợp có thành phần đã biết.3 GIẢ THUYẾT Một mRNA nhân tạo chỉ chứa một cơ sở lặp lại sẽ chỉ đạo quá trình tổng hợp một protein chỉ chứa một cơ sở lặp lại axit amin. Phương pháp Chuẩn bị dịch chiết vi khuẩn chứa tất cả các thành phần cần thiết để tạo ra protein ngoại trừ mRNA. Kết quả Thêm một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại. Polypeptide được sản xuất có chứa một axit amin duy nhất. + poly U + poly C KẾT LUẬN Poly U chứa codon cho phenylalanine. Poly C chứa codon cho proline. Hãy truy cập BioPortal

để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aNirenberg, M. và H. Matthaei. 1961. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1588-1602.Nhưng mã bộ ba có thể có 4 x 4 x 4 = 64 codon, quá đủ để mã hóa 20 axit amin. Marshall W. Nirenberg và J. H. Matthaei, tại Viện Y tế Quốc gia Hoa Kỳ, đã đạt được bước đột phá giải mã đầu tiên vào năm 1961 khi họ nhận ra rằng họ có thể sử dụng một polynucleotide nhân tạo đơn giản thay vì một mRNA tự nhiên phức tạp làm chất truyền tin. Sau đó, họ có thể xác định polypeptide mà sứ giả nhân tạo đã mã hóa. Điều này dẫn đến việc xác định các codon đầu tiên (Hình 14.5). Các nhà khoa học khác sau đó phát hiện ra rằng các mRNA nhân tạo chỉ dài ba nucleotide - mỗi nucleotit có một codon - có thể liên kết với một ribosome và phức hợp tạo thành sau đó có thể liên kết với một tRNA tương ứng mang một axit amin cụ thể. Do đó, ví dụ, một mARN UUU đơn giản khiến tRNA mang phenylalanine liên kết với ribosome. Để khám phá ra loại codon nào đại diện cho axit amin nào, các nhà khoa học chỉ cần lặp lại thí nghiệm bằng cách sử dụng mẫu mRNA nhân tạo cho codon đó và quan sát xem axit amin nào đã liên kết với nó. NVESTIGATINGLIFE 14.5 Giải mã mã di truyền Nirenberg và Matthaei đã sử dụng hệ thống tổng hợp protein trong ống nghiệm để xác định các axit amin được xác định bởi các mRNA tổng hợp có thành phần đã biết.3 GIẢ THUYẾT Một mRNA nhân tạo chỉ chứa một cơ sở lặp lại sẽ chỉ đạo quá trình tổng hợp một protein chỉ chứa một cơ sở lặp lại axit amin. Phương pháp Chuẩn bị dịch chiết vi khuẩn chứa tất cả các thành phần cần thiết để tạo ra protein ngoại trừ mRNA. Kết quả Thêm một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại. Polypeptide được sản xuất có chứa một axit amin duy nhất. + poly U + poly C KẾT LUẬN Poly U chứa codon cho phenylalanine. Poly C chứa codon cho proline. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aNirenberg, M. và H. Matthaei. 1961. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1588-1602.5 Giải mã mã di truyền Nirenberg và Matthaei đã sử dụng hệ thống tổng hợp protein trong ống nghiệm để xác định các axit amin được xác định bởi các mRNA tổng hợp có thành phần đã biết.3 GIẢ THUYẾT Một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại sẽ chỉ đạo quá trình tổng hợp protein chỉ chứa một amino lặp lại axit. Phương pháp Chuẩn bị dịch chiết vi khuẩn chứa tất cả các thành phần cần thiết để tạo ra protein ngoại trừ mRNA. Kết quả Thêm một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại. Polypeptide được sản xuất có chứa một axit amin duy nhất. + poly U + poly C KẾT LUẬN Poly U chứa codon cho phenylalanine. Poly C chứa codon cho proline. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aNirenberg, M. và H. Matthaei. 1961. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1588-1602.5 Giải mã mã di truyền Nirenberg và Matthaei đã sử dụng hệ thống tổng hợp protein trong ống nghiệm để xác định các axit amin được xác định bởi các mRNA tổng hợp có thành phần đã biết.3 GIẢ THUYẾT Một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại sẽ chỉ đạo quá trình tổng hợp protein chỉ chứa một amino lặp lại axit. Phương pháp Chuẩn bị dịch chiết vi khuẩn chứa tất cả các thành phần cần thiết để tạo ra protein ngoại trừ mRNA. Kết quả Thêm một mRNA nhân tạo chỉ chứa một bazơ lặp lại. Polypeptide được sản xuất có chứa một axit amin duy nhất. + poly U + poly C KẾT LUẬN Poly U chứa codon cho phenylalanine. Poly C chứa codon cho proline. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aNirenberg, M. và H. Matthaei. 1961. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 47: 1588-1602.

Chữ cái thứ hai u uuu uuc Phenylalanine UUA UUG Leucine CUU Cue CUA CUG Leucine AUU AUC Isoleucine AUA â– Mg Methionine; â– Codon khởi đầu U3 GUU GUC GUA GUG Valine UCU UCC qprjnp UCA beme UCG CCU CCC CCA CCG Proline ACU ACC ACA ACG Threonine GCU GCC GCA GCG Alanine UAU Tyrosine UAC Codon dừng Histidine CAC CAA CAG Glutamine AAU AAC AAA AAG Asparagine Lysine GAU Axit aspartic GAC GAA Axit glutamic GAG UGU UGC IHeCT UGG Cysteine codon dừng Tryptophan CGU CGC CGA CGG Arginine AGU AGC AGA AGG Serine Arginine GGU GGC GGA GGG Glycine Mã di truyền hoàn chỉnh được thể hiện trong Hình 14.6. Lưu ý rằng có nhiều codon hơn số lượng axit amin khác nhau trong protein. Tất cả các kết hợp có thể có của bốn 'Tetters" (các bazơ) tạo ra 64 (43) codon ba chữ cái khác nhau, tuy nhiên những codon này chỉ xác định 20 axit amin. AUG, mã hóa methionine, cũng là codon khởi đầu, tín hiệu khởi đầu cho quá trình dịch mã. Ba trong số các codon (UAA, UAG, UGA) là codon dừng hoặc tín hiệu kết thúc để dịch mã. Khi bộ máy dịch mã chạm tới một trong các codon này, quá trình dịch mã sẽ dừng lại và polypeptide được giải phóng khỏi phức hợp dịch mã. U C A G U

C A H IT Â° 2: u S c * A G U C A G 14.6 Mã di truyền Thông tin di truyền được mã hóa trong mRNA theo đơn vị ba chữ cái - codon - được tạo thành từ nucleoside monophosphate với bazơ uracil (U), cytosine (C) , adenine (A) và guanine (G) và được đọc ở dạng 5'-to-3' định hướng trên mRNA. Để giải mã một codon, hãy tìm chữ cái đầu tiên của nó ở cột bên trái, sau đó đọc từ đầu đến chữ cái thứ hai, sau đó đọc xuống cột bên phải đến chữ cái thứ ba. Axit amin mà codon chỉ định được đưa ra ở hàng tương ứng. Ví dụ: mã AUG cho methionine và mã GUA cho valine. Chuyển sang Hoạt động 14.2 Mã di truyền Lifel 0e.com/ac1 4.2 các biến thể là kết quả của biến thể di truyền. Mã di truyền có lẽ có nguồn gốc sớm trong quá trình tiến hóa của sự sống. Như chúng ta đã thấy trong Chương 4, các thí nghiệm mô phỏng chỉ ra tính hợp lý của từng nucleotide và polyme nucleotide phát sinh tự phát trên Trái đất nguyên thủy. Mã chung cũng có ý nghĩa sâu sắc đối với kỹ thuật di truyền, như chúng ta sẽ thấy trong Chương 18, vì nó có nghĩa là mã dành cho gen người giống với mã dành cho gen vi khuẩn. Do đó, thật ấn tượng nhưng không có gì đáng ngạc nhiên khi một gen người có thể được biểu hiện ở E. coli thông qua các thao tác trong phòng thí nghiệm, vì những tế bào này nói cùng một "ngôn ngữ phân tử". Các codon trong Hình 14.6 là các codon mRNA. Trình tự cơ sở của chuỗi DNA được phiên mã để tạo ra MÃ DI TRUYỀN LÀ DỰ PHÒNG NHƯNG KHÔNG MẤT LẠI. 60 codon không phải là codon khởi đầu hoặc codon kết thúc là quá đủ để mã hóa cho 19 axit amin còn lại. Thật vậy, có nhiều hơn một codon cho hầu hết các axit amin. Vì vậy chúng ta nói rằng mã di truyền có tính dư thừa (hoặc thoái hóa). Ví dụ, leucine được đại diện bởi sáu codon khác nhau (xem Hình 14.6).Chỉ có memRNA là bổ sung và đối song với các codon này. Vì vậy, ví dụ: â€¢ 3'- AAA-5' trong chuỗi DNA mẫu tương ứng với phenylalanine (được mã hóa bởi codon mRNA 5'-UUU-3') â€¢ 3'- ACC-5' trong DNA mẫu tương ứng với tryptophan (được mã hóa bởi codon mRNA 5'-UGG-3') thionine và tryptophan mỗi loại chỉ được biểu thị bằng một codon. Không nên nhầm lẫn mã dư thừa với mã không rõ ràng. Nếu mã không rõ ràng, một codon đơn lẻ có thể xác định một trong hai (hoặc nhiều) axit amin khác nhau và sẽ có nghi ngờ về việc axit amin nào sẽ được kết hợp vào chuỗi polypeptide đang phát triển. Sự dư thừa trong mã chỉ đơn giản có nghĩa là có nhiều hơn một cách rõ ràng để nói "Đặt leucine vào đây." Mã di truyền không mơ hồ: một axit amin nhất định có thể được mã hóa bởi nhiều hơn một codon, nhưng một codon chỉ có thể mã hóa cho một axit amin. Chuỗi DNA không phải khuôn mẫu có trình tự giống như mRNA (nhưng có chữ T thay vì chữ U) và thường được gọi là "chuỗi mã hóa." Theo quy ước, trình tự DNA thường được hiển thị bắt đầu bằng số 5' kết thúc chuỗi mã hóa. Quá trình phiên mã RECAP, được xúc tác bởi RNA polymerase, tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Mã di truyền liên kết thông tin trong mRNA (dưới dạng trình tự tuyến tính của codon) với protein (trình tự tuyến tính của axit amin). MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.â€¢ 3'- AAA-5' trong chuỗi DNA mẫu tương ứng với phenylalanine (được mã hóa bởi codon mRNA 5'-UUU-3') â€¢ 3'- ACC-5' trong DNA mẫu tương ứng với tryptophan (được mã hóa bởi codon mRNA 5'-UGG-3') thionine và tryptophan mỗi loại chỉ được biểu thị bằng một codon. Không nên nhầm lẫn mã dư thừa với mã không rõ ràng. Nếu mã không rõ ràng, một codon đơn lẻ có thể xác định một trong hai (hoặc nhiều) axit amin khác nhau và sẽ có nghi ngờ về việc axit amin nào sẽ được kết hợp vào chuỗi polypeptide đang phát triển. Sự dư thừa trong mã chỉ đơn giản có nghĩa là có nhiều hơn một cách rõ ràng để nói "Đặt leucine vào đây." Mã di truyền không mơ hồ: một axit amin nhất định có thể được mã hóa bởi nhiều hơn một codon, nhưng một codon chỉ có thể mã hóa cho một axit amin. Chuỗi DNA không phải

khuôn mẫu có trình tự giống như mRNA (nhưng có chữ T thay vì chữ U) và thường được gọi là "chuỗi mã hóa." Theo quy ước, trình tự DNA thường được hiển thị bắt đầu bằng số 5' kết thúc chuỗi mã hóa. Quá trình phiên mã RECAP, được xúc tác bởi RNA polymerase, tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Mã di truyền liên kết thông tin trong mRNA (dưới dạng trình tự tuyến tính của codon) với protein (trình tự tuyến tính của axit amin). MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.â€¢ 3'- AAA-5' trong chuỗi DNA mẫu tương ứng với phenylalanine (được mã hóa bởi codon mRNA 5'-UUU-3') â€¢ 3'- ACC-5' trong DNA mẫu tương ứng với tryptophan (được mã hóa bởi codon mRNA 5'-UGG-3') thionine và tryptophan mỗi loại chỉ được biểu thị bằng một codon. Không nên nhầm lẫn mã dư thừa với mã không rõ ràng. Nếu mã không rõ ràng, một codon đơn lẻ có thể xác định một trong hai (hoặc nhiều) axit amin khác nhau và sẽ có nghi ngờ về việc axit amin nào sẽ được kết hợp vào chuỗi polypeptide đang phát triển. Sự dư thừa trong mã chỉ đơn giản có nghĩa là có nhiều hơn một cách rõ ràng để nói "Đặt leucine vào đây." Mã di truyền không mơ hồ: một axit amin nhất định có thể được mã hóa bởi nhiều hơn một codon, nhưng một codon chỉ có thể mã hóa cho một axit amin. Chuỗi DNA không phải khuôn mẫu có trình tự giống như mRNA (nhưng có chữ T thay vì chữ U) và thường được gọi là "chuỗi mã hóa." Theo quy ước, trình tự DNA thường được hiển thị bắt đầu bằng số 5' kết thúc chuỗi mã hóa. Quá trình phiên mã RECAP, được xúc tác bởi RNA polymerase, tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Mã di truyền liên kết thông tin trong mRNA (dưới dạng trình tự tuyến tính của codon) với protein (trình tự tuyến tính của axit amin). MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.và sẽ có nghi ngờ về việc nên kết hợp axit amin nào vào chuỗi polypeptide đang phát triển. Sự dư thừa trong mã chỉ đơn giản có nghĩa là có nhiều hơn một cách rõ ràng để nói "Đặt leucine vào đây." Mã di truyền không mơ hồ: một axit amin nhất định có thể được mã hóa bởi nhiều hơn một codon, nhưng một codon chỉ có thể mã hóa cho một axit amin. Chuỗi DNA không phải khuôn mẫu có trình tự giống như mRNA (nhưng có chữ T thay vì chữ U) và thường được gọi là "chuỗi mã hóa." Theo quy ước, trình tự DNA thường được hiển thị bắt đầu bằng số 5' kết thúc chuỗi mã hóa. Quá trình phiên mã RECAP, được xúc tác bởi RNA polymerase, tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Mã di truyền liên kết thông tin trong mRNA (dưới dạng trình tự tuyến tính của codon) với protein (trình tự

tuyến tính của axit amin). MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.và sẽ có nghi ngờ về việc nên kết hợp axit amin nào vào chuỗi polypeptide đang phát triển. Sự dư thừa trong mã chỉ đơn giản có nghĩa là có nhiều hơn một cách rõ ràng để nói "Đặt leucine vào đây." Mã di truyền không mơ hồ: một axit amin nhất định có thể được mã hóa bởi nhiều hơn một codon, nhưng một codon chỉ có thể mã hóa cho một axit amin. Chuỗi DNA không phải khuôn mẫu có trình tự giống như mRNA (nhưng có chữ T thay vì chữ U) và thường được gọi là "chuỗi mã hóa." Theo quy ước, trình tự DNA thường được hiển thị bắt đầu bằng số 5' kết thúc chuỗi mã hóa. Quá trình phiên mã RECAP, được xúc tác bởi RNA polymerase, tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Mã di truyền liên kết thông tin trong mRNA (dưới dạng trình tự tuyến tính của codon) với protein (trình tự tuyến tính của axit amin). MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.MÃ DI TRUYỀN LÀ (GẦN) PHỔ BIẾN Mã di truyền cơ bản giống nhau được sử dụng bởi tất cả các loài trên hành tinh của chúng ta. Vì vậy, mật mã phải là mật mã cổ xưa được duy trì nguyên vẹn trong suốt quá trình tiến hóa của các sinh vật sống. Đã biết có

những ngoại lệ: ví dụ, trong ty thể và lục lạp, mã này hơi khác so với mã ở sinh vật nhân sơ và trong nhân của tế bào nhân chuẩn; và trong một nhóm sinh vật nguyên sinh, UAA và UAG mã hóa glutamine thay vì hoạt động như các codon kết thúc. Tầm quan trọng của những khác biệt này vẫn chưa rõ ràng. Điều rõ ràng là có rất ít trường hợp ngoại lệ. Mã di truyền chung có nghĩa là cũng có một ngôn ngữ chung cho sự tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình – Quá trình phiên mã gen tạo ra mRNA gồm những bước nào? Xem trang 286-288 và Hình 14.4. RNA polymerase hoạt động như thế nào? Xem trang 287-288 â€¢ Mã di truyền được làm sáng tỏ như thế nào? Xem trang. 288 và Hình 14.5 Các đặc điểm chung của quá trình phiên mã mà chúng tôi đã mô tả lần đầu tiên được làm sáng tỏ ở các sinh vật nhân sơ mô hình, chẳng hạn như E. coli. Sau đó, các nhà sinh học đã sử dụng các phương pháp tương tự để phân tích quá trình này ở sinh vật nhân chuẩn và mặc dù những điều cơ bản là giống nhau nhưng vẫn có một số khác biệt đáng chú ý (và quan trọng). Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang mô tả chi tiết hơn về biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn.

290 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen DNA của sinh vật nhân chuẩn được phiên mã và xử lý RNA như thế nào? Vì mã di truyền giống nhau nên bạn có thể mong đợi quá trình biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn cũng giống như ở sinh vật nhân sơ. Và về cơ bản là như vậy. Tuy nhiên, có sự khác biệt đáng kể về cấu trúc gen giữa sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, tức là có sự khác biệt trong cách tổ chức trình tự nucleotide trong gen. Ngoài ra, ở sinh vật nhân chuẩn chứ không phải ở sinh vật nhân sơ, nhân phân chia quá trình phiên mã và dịch mã (Bảng 14.2). (A) Khi được làm nóng từ từ hoặc đặt trong dung dịch bazơ, hai sợi của phân tử DNA sẽ bị biến tính (riêng biệt). Nếu một đầu dò có trình tự bazơ bổ sung được thêm vào DNA bị biến tính... 3' 5' 3' 5' fc| . . .it liên kết chuỗi DNA mục tiêu, tạo thành phân tử lai chuỗi kép. T 3' 5' DNA sợi kép Gen nhân sơ A Cho đến nay, chúng ta đã kiểm tra các đặc điểm phiên mã gen phổ biến ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Chúng ta sẽ xem xét chi tiết hơn về cấu trúc gen của sinh vật nhân sơ trong Chương 16, nơi chúng ta mô tả cách kiểm soát quá trình phiên mã ở sinh vật nhân sơ. Bây giờ chúng ta hãy xem cấu trúc đặc biệt của gen ở sinh vật nhân chuẩn và quá trình phiên mã của chúng. Nhiều gen của sinh vật nhân chuẩn bị gián đoạn bởi các trình tự không mã hóa. Trình tự của một mRNA tiếp cận ribosome là bổ sung cho trình tự của một gen là một phần của DNA. Một cách để chứng minh điều này là bằng kỹ thuật lai axit nucleic, được thể hiện trên Hình 1 4.7A. Kỹ thuật này bao gồm hai bước: 1. Một mẫu DNA nhiễm sắc thể chứa gen được biến tính để phá vỡ liên kết hydro giữa các cặp bazơ và tách hai chuỗi. 2. MRNA chuỗi đơn (được gọi là đầu dò) được ủ cùng với DNA bị biến tính. Nếu đầu dò có trình tự bazơ bổ sung với DNA mục tiêu thì chuỗi xoắn kép đầu dò-đích sẽ hình thành bằng liên kết hydro giữa các bazơ. Bởi vì hai sợi có nguồn gốc khác nhau nên vùng sợi đôi thu được được gọi là sợi lai. Các thí nghiệm lai có thể được thực hiện với nhiều sự kết hợp khác nhau giữa DNA và RNA (RNA là đích và DNA là đầu dò; DNA vừa là đích vừa là đầu dò, v.v.). Trong nhiều thí nghiệm lai, đầu dò được dán nhãn theo cách nào đó để có thể phát hiện sự liên kết của nó với một chuỗi mục tiêu cụ thể. Các giống lai sợi đôi cũng có thể được xem bằng kính hiển vi điện tử. Bây giờ chúng ta hãy xem điều gì xảy ra khi các đầu dò mRNA từ sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn được ủ với DNA nhiễm sắc thể tương ứng của chúng và sau đó được xem dưới kính hiển vi điện tử. Đầu dò mRNA gen của sinh vật nhân chuẩn Đầu dò mRNA â– t 14.7 Lai axit nucleic và intron (A) Việc ghép cặp bazơ cho phép phát hiện trình tự bổ sung cho đầu dò. (B) Các thí nghiệm lai cho thấy có các intron trong gen của sinh vật nhân chuẩn nhưng nhìn chung không có trong gen của sinh vật nhân sơ.

14.4 DNA của sinh vật nhân chuẩn được phiên mã và xử lý RNA như thế nào? 291 Sự khác biệt giữa biểu hiện gen của Prokaryote và Eukaryote Đặc điểm của Prokaryote Eukaryote Sự phiên mã và dịch mã Đồng thời trong tế bào chất Phiên mã trong nhân, sau đó dịch mã trong tế bào chất Cấu trúc gen Trình tự DNA được đọc theo cùng thứ tự với trình tự axit amin Các intron không mã hóa bên trong trình tự mã hóa Sự biến đổi của mRNA sau lần phiên mã đầu tiên nhưng trước khi dịch mã Thường không có Intron nào được tách ra; 5' nắp và 3' đuôi poly A được thêm vào. Ở sinh vật nhân sơ (Hình 14.7B, bên trái), thường có sự bổ sung tuyến tính 1:1 giữa trình tự cơ sở của mRNA ở ribosome và trình tự cơ sở của DNA nhiễm sắc thể. Ở sinh vật nhân chuẩn (Hình 14.7B, bên phải), một hoặc nhiều vòng DNA thường được quan sát thấy trong gen lai mRNA-DNA, cho thấy rằng có những đoạn trình tự DNA không có trình tự bổ sung trong mRNA được dịch mã ở ribosome. Một câu hỏi ngay lập tức nảy sinh từ kết quả của sinh vật nhân chuẩn là liệu điều này có "thêm"

không? DNA thực sự được phiên mã và sau đó bị loại bỏ ở cấp độ RNA trước khi mRNA đến ribosome, hoặc quá trình phiên mã chỉ "bỏ qua"; những cái "bổ sung" trình tự không được dịch mã? Câu trả lời đến từ một thí nghiệm trong đó bản phiên mã mRNA ban đầu trong nhân tế bào - tiền thân mRNA, hay tiền mRNA - được lai với DNA nhiễm sắc thể. Trong trường hợp này, có sự lai ghép hoàn toàn, tuyến tính, không có vòng lặp. Vì vậy, các vùng can thiệp (intron) của DNA thực sự được phiên mã và sau đó tách ra khỏi pre-mRNA trong nhân, để lại các chuỗi biểu hiện (exon) trong mRNA đi đến ribosome (Hình 14.8). Các intron làm gián đoạn nhưng không làm xáo trộn trình tự DNA của gen. Các trình tự cơ sở của các exon trong chuỗi mẫu, nếu được nối và sắp xếp theo thứ tự, sẽ tạo thành một trình tự liên tục bổ sung cho trình tự của mRNA trưởng thành. Trong vài trường hợp. các exon riêng biệt thường mã hóa các vùng hoặc miền chức năng khác nhau của protein. Ví dụ, mỗi polypeptide globin tạo nên huyết sắc tố có hai miền: một miền để liên kết với sắc tố không phải protein gọi là heme, và một miền khác để liên kết với các tiểu đơn vị globin khác. Hai miền này được mã hóa bởi các exon khác nhau trong gen globin. Hầu hết (nhưng không phải tất cả) gen của sinh vật nhân chuẩn đều chứa intron, và trong một số trường hợp hiếm gặp, intron cũng được tìm thấy ở sinh vật nhân sơ. Gen lớn nhất của con người mã hóa một loại protein cơ gọi là titin; nó có 363 exon, cùng mã hóa cho 38.138 axit amin. Bản sao gen của sinh vật nhân chuẩn được xử lý trước khi dịch mã Bản phiên mã chính của gen sinh vật nhân chuẩn được sửa đổi theo nhiều cách trước khi nó rời khỏi nhân: cả hai đầu của premRNA đều được sửa đổi và các intron bị loại bỏ. SỬA ĐỔI Ở CẢ HAI ĐẦU Hai bước trong quá trình xử lý pre-mRNA diễn ra trong nhân, mỗi bước ở mỗi đầu của phân tử (Hình 14.9):™ A 5' giới hạn được thêm vào 5' phần cuối của pre-mRNA khi nó được phiên mã. 5' cap là một phân tử biến đổi hóa học của guanosine triphosphate (GTP). Nó tạo điều kiện thuận lợi cho sự liên kết của mRNA với ribosome để dịch mã và nó bảo vệ các vị trí nối codon khởi đầu Promoter III Stop codon Terminator 3' 5' Exon 1 Intron 1 Exon 2 Intron 2 Tiền mRNA 5' mRNA 5'W^mi 14.8 Phiên mã của gen ở sinh vật nhân thực (gen 3-globin được biểu thị ở đây dài khoảng 1.600 cặp bazơ (bp). Ba exon - trình tự mã hóa protein - chứa 146 codon axit amin cộng với một codon dừng. Hai intron - các chuỗi DNA không mã hóa chứa gần 1.000 bp trong số chúng - ban đầu được phiên mã nhưng được tách ra khỏi bản phiên mã tiền mRNA. Các exon và intron của vùng mã hóa được phiên mã .Các exon được ghép đã sẵn sàng để dịch mã sau khi xử lý.

292 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen 14.9 Xử lý phần cuối của các sửa đổi Pre-mRNA ở sinh vật nhân chuẩn ở mỗi đầu của bản phiên mã tiền mRNA - phần 5' nắp và đuôi poly A - rất quan trọng đối với chức năng của mRNA. Một “giới hạn” của GTP đã sửa đổi được thêm vào đây. 5 Tôi Tiền mRNA 5' nắp - | MRNA trưởng thành Vùng mã hóa của bản phiên mã sơ cấp Trình tự này được nhận biết và cắt bởi một enzyme. ^ Một “đuôi” poly A được thêm vào. J 3' 1-AAAA. . .A mRNA khỏi bị tiêu hóa bởi ribonuclease phá vỡ RNA. • Một đuôi poly A được thêm vào 3' phần cuối của pre-mRNA khi kết thúc quá trình phiên mã. Quá trình phiên mã kết thúc ở phía sau codon kết thúc: dọc theo chuỗi mã hóa của DNA ở vùng 3' phương hướng. Ở sinh vật nhân chuẩn, thường có quá trình "polyadenylation" trình tự (AAUAAA) gần vị trí 3' phần cuối của premRNA, sau codon cuối cùng. Trình tự này hoạt động như một tín hiệu để enzyme cắt pre-mRNA. Ngay sau sự phân tách này, một enzyme khác bổ sung thêm 100 đến 300 nucleotide adenine (đuôi poly A) vào chuỗi 3' phần cuối của tiền mRNA. Đuôi này có thể hỗ trợ việc xuất mRNA trưởng thành từ nhân và rất quan trọng đối với sự ổn định của mRNA. Nối để loại bỏ intron Bước tiếp theo trong quá trình xử lý pre-mRNA nhân chuẩn trong nhân là loại bỏ các intron. Nếu những trình tự RNA này không bị loại bỏ thì sẽ tạo ra một trình tự axit amin rất khác và có thể là một protein không có chức năng. Một quá trình được gọi là ghép nối RNA sẽ loại bỏ các intron và nối các exon lại với nhau. Ngay sau khi pre-mRNA được phiên mã, một số hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ (snRNP) liên kết với các đầu của mỗi intron. Mỗi snRNP có một thành phần RNA - snRNA (xem Bảng 14.1). Có một số loại hạt RNA-protein này trong nhân. Ở ranh giới giữa intron và exon là các chuỗi đồng thuận - những đoạn DNA ngắn xuất hiện, với rất ít biến thể, ở nhiều gen khác nhau. (Trình tự polyadenylation được đề cập ở trên là một ví dụ khác về trình tự liên ứng. Hầu hết các trình tự khởi đầu cũng chứa các trình tự liên ứng để liên kết các yếu tố phiên mã và RNA polymerase.) RNA ở một trong các snRNP có một loạt các bazơ bổ sung cho trình tự liên ứng. vào lúc 5' ranh giới exon-intron và nó liên kết với pre-mRNA bằng cách ghép cặp bazơ bổ sung. Một snRNP khác liên kết với pre-mRNA gần đầu 3' ranh giới intron-exon (Hình 14.10). Tiếp theo, sử dụng năng lượng từ adenosine triphosphate (ATP), các protein

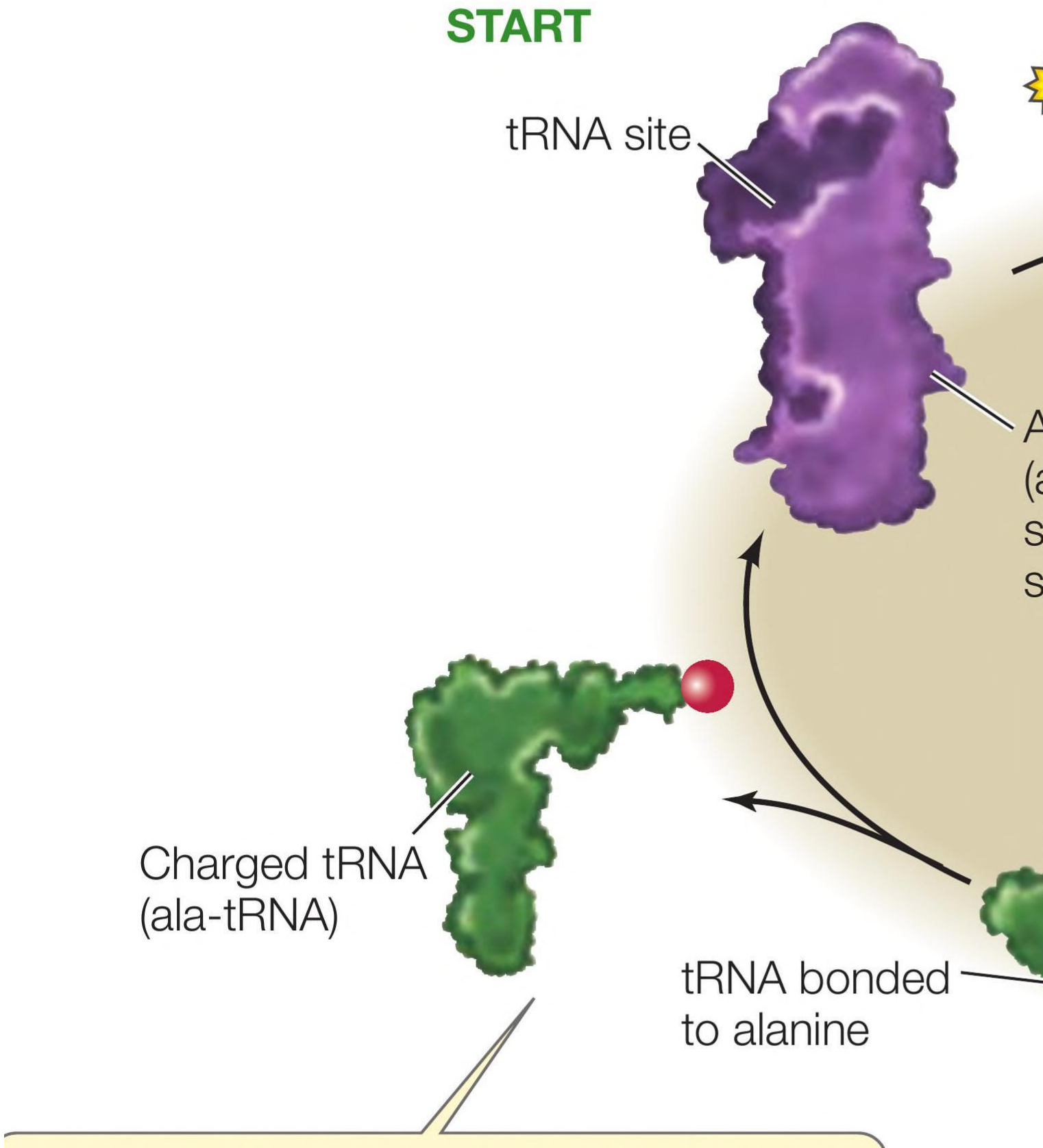
được thêm vào để tạo thành phức hợp RNA-protein lớn gọi là spliceosome. Phức hợp này cắt pre-mRNA ở ranh giới exon-intron, giải phóng các intron và nối các đầu của exon lại với nhau để tạo ra mRNA trưởng thành. Các nghiên cứu phân tử về các bệnh di truyền ở người đã cung cấp những hiểu biết sâu sắc về trình tự đồng thuận intron và cơ chế ghép nối. Ví dụ, những người mắc bệnh di truyền P-thalassemia có khiếm khuyết trong việc sản xuất một trong các tiểu đơn vị huyết sắc tố.Những người này bị thiếu máu trầm trọng vì họ không có đủ lượng hồng cầu. Trong một số trường hợp, đột biến gen gây bệnh xảy ra ở trình tự liên ứng intron trong gen (3-globin. Do đó, p-globin pre-mRNA không thể được ghép nối. Q Các hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ (snRNP) liên kết với các trình tự liên ứng gần Vị trí nối 5' và 3'. Bản phiên mã mRNA sơ cấp Intron 3' Vị trí nối 3' Exon snRNP snRNP Spliceosome B Tương tác giữa hai ^ snRNP và các protein khác tạo thành một spliceosome. Việc cắt f l được thực hiện giữa exon và intron.14.10 Spliceosome: Máy ghép nối RNA Sự liên kết của snRNP với các trình tự đồng thuận giáp với các intron trên pre-mRNA dẫn đến một loạt protein liên kết và tạo thành một phức hợp lớn gọi là spliceosome.Cấu trúc này xác định vị trí chính xác của mỗi lần cắt trong pre-mRNA với độ chính xác cao J0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 1 4.3 Nối RNA Stj^sE Lifel 0e.com/at1 4.3 Q Sau lần cắt đầu tiên ở đầu 5', intron tạo thành một vòng khép kín , giống như một cái ấu trùng. Nhóm 3'OH tự do ở cuối exon bị cắt phản ứng với nhóm 5' photphat của exon khác. @ The 3' exon bị cắt và ghép thành 5' exon và mRNA trưởng thành được xuất ra tế bào chất để dịch mã. 3' Exon 5' Exon Mature mRNA T Intron bị cắt bỏ bị thoái hóa trong nhân.

14.5 RNA được chuyển hóa thành protein như thế nào? 293 r > Mô hình “lá cỏ ba lá” dẹt này nhấn mạnh sự ghép cặp bazơ giữa các nucleotide bổ sung. r \ Biểu diễn ba chiều này nhấn mạnh các vùng bên trong của việc ghép cặp bazơ. / \ Biểu diễn lấp đầy không gian do máy tính tạo ra này hiển thị cấu trúc ba chiều của tRNA. V J Vị trí gắn axit amin (luôn là CCA) Liên kết hydro giữa các bazơ ghép đôi tạo ra cấu trúc ba chiều. Vị trí gắn axit amin (luôn là CCA) Vgigigicic\9 cIclulGlG Anticodon, bao gồm ba bazơ tương tác với mRNA, nằm cách xa vị trí gắn axit amin. Biểu tượng này cho tRNA sẽ được sử dụng trong các hình tiếp theo. 14.11 RNA vận chuyển Cấu trúc thân và vòng của phân tử tRNA rất phù hợp với chức năng của nó: liên kết với các axit amin, liên kết với các phân tử mRNA và tương tác với ribosome. một cách chính xác, và (mRNA 3-globin mã hóa một polypeptide không có chức năng được tạo ra. Phát hiện này đưa ra một ví dụ khác về cách các nhà sinh học có thể sử dụng các đột biến để làm sáng tỏ các quá trình sinh học. Sau khi quá trình xử lý hoàn tất trong nhân, mRNA trưởng thành sẽ di chuyển ra tế bào chất thông qua các lỗ nhân. Trong nhân, một phức hợp protein gọi là phức hợp liên kết nắp liên kết với đầu 5' của mRNA đã được xử lý. Phức hợp này được nhận biết bởi một thụ thể ở lỗ nhân. Cùng với nhau, các protein này dẫn mRNA đi qua lỗ chân lông. Các pre-mRNA chưa được xử lý hoặc được xử lý không đầy đủ vẫn còn trong nhân. RECAP Hầu hết các gen nhân chuẩn đều chứa các trình tự không mã hóa được gọi là intron, được loại bỏ khỏi bản phiên mã tiền mRNA. gen của sinh vật nhân chuẩn. Xem trang 290-291 và Hình 14.7 – Bản phiên mã tiền mRNA được sửa đổi ở đầu 5&39; và 3' như thế nào? Xem trang 291-292 và Hình 14.9 – Làm thế nào Sự ghép nối RNA xảy ra? Hậu quả là gì nếu nó không xảy ra chính xác? Xem trang. 292 và Hình 14.10 Các sự kiện phiên mã và hậu phiên mã tạo ra một mRNA sẵn sàng được dịch mã thành một chuỗi axit amin trong một polypeptide. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang các sự kiện dịch thuật. RNA được dịch thành protein như thế nào? Việc dịch mã mRNA thành protein đòi hỏi một phân tử liên kết thông tin chứa trong codon mRNA với các axit amin cụ thể trong protein. Chức năng này được thực hiện bằng RNA chuyển (tRNA). Hai sự kiện quan trọng phải diễn ra để đảm bảo rằng protein được tạo ra là protein được chỉ định bởi mRNA: • Các tRNA phải đọc chính xác các codon mRNA. • Các tRNA phải cung cấp các axit amin tương ứng với từng codon mRNA. Sau khi các tRNA "giải mã" mRNA và cung cấp các axit amin thích hợp, các thành phần của ribosome xúc tác cho sự hình thành liên kết peptit giữa các axit amin. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang hai bước này. SjtiEE] Tới phần Hướng dẫn hoạt hình 1 4.4 Dịch 0E3Kb Lifel 0e.com/at1 4.4 RNA vận chuyển mang các axit amin cụ thể và liên kết với các codon cụ thể. Có ít nhất một phân tử tRNA cụ thể cho mỗi trong số 20 axit amin. Mỗi tRNA có ba chức năng được đáp ứng bởi cấu trúc và trình tự bazơ của nó (Hình 1 4.1 1): tRNA liên kết với các axit amin cụ thể. Mỗi tRNA liên kết với một enzyme cụ thể chỉ gắn nó với 1 trong số 20 axit amin. Liên kết cộng hóa trị này nằm ở vị trí 3' phần cuối của tRNA. Chúng tôi sẽ mô tả chi tiết về quá trình quan trọng này trong phần tiếp theo. Khi mang một axit amin, tRNA được cho là "tích điện". ™ tRNA liên kết với mRNA. Tại điểm giữa

của chuỗi polynucleotide tRNA có một bộ ba bazơ gọi là anticodon, bổ sung cho codon mRNA cho loại axit amin cụ thể mà tRNA mang. Giống như hai chuỗi DNA, codon và anticodon liên kết với nhau thông qua liên kết hydro không cộng hóa trị. Ví dụ, codon mRNA của arginine là 5'-CGG-3', và anticodon tRNA bổ sung là 3'-GCC-5'.

294 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen – tRNA tương tác với ribosome. Ribosome có một số vị trí trên bề mặt vừa khít với cấu trúc ba chiều của phân tử tRNA. Tương tác giữa ribosome và tRNA là không cộng hóa trị. Hãy nhớ lại rằng 61 codon khác nhau mã hóa 20 axit amin trong protein (xem Hình 14.6). Điều này có nghĩa là tế bào phải tạo ra 61 loại tRNA khác nhau, mỗi loại có một anticodon khác nhau? Không. Tế bào tồn tại với khoảng 2/3 số loài tRNA đó vì tính đặc hiệu của bazơ ở vị trí 3' phần cuối của codon (và đầu 5' của anticodon) không phải lúc nào cũng được tuân thủ nghiêm ngặt. Hiện tượng này được gọi là dao động, và nó có thể xảy ra vì trong một số trường hợp, các bazơ nucleotide bất thường hoặc bị biến đổi xảy ra ở vùng 5&39; vị trí của anticodon. Một bazơ bất thường như vậy là inosine (I), có thể ghép cặp với A, C và U. Ví dụ, sự hiện diện của inosine trong tRNA với anticodon 3'-CGI-5' cho phép nó nhận biết và liên kết với ba codon alanine: GCA, GCC và GCU. Sự chao đảo xảy ra trong một số trận đấu nhưng không xảy ra ở những trận đấu khác; điều quan trọng nhất là nó không cho phép mã di truyền trở nên mơ hồ. Nghĩa là, mỗi codon mRNA chỉ liên kết với một loại tRNA mang một axit amin cụ thể. Mỗi tRNA được gắn đặc biệt vào một axit amin. Việc tích điện cho mỗi tRNA bằng axit amin chính xác của nó đạt được nhờ một họ enzyme được gọi là aminoacyl-tRNA synthetase. Mỗi enzyme đặc hiệu cho một axit amin và tRNA tương ứng của nó. Phản ứng sử dụng ATP, hình thành liên kết năng lượng cao giữa axit amin và tRNA (Hình 1 4.1 2). Năng lượng trong liên kết này sau đó được sử dụng để hình thành liên kết peptide giữa các axit amin trong chuỗi polypeptide đang phát triển. Rõ ràng, tính đặc hiệu giữa tRNA và axit amin tương ứng của nó là vô cùng quan trọng. Ví dụ, những phản ứng này có tính đặc hiệu cao: Cys-tRNA synthetase Cysteine + tRNAcys - â–º- cys-tRNA (anticodon AC A) Ala-tRNA synthetase Alanine + tRNAala - â–º- ala-tRNA (anticodon CGA) A thí nghiệm thông minh của Seymour Benzer và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Purdue đã chứng minh tầm quan trọng của tính đặc hiệu này. Họ lấy phân tử cys-tRNA (xem ở trên) và biến đổi cysteine về mặt hóa học, chuyển nó thành alanine. Thành phần nào - axit amin hay tRNA - sẽ được nhận biết khi tRNA tích điện lai này được đưa vào hệ thống tổng hợp protein? Câu trả lời là tRNA. Ở mọi nơi trong protein tổng hợp nơi lẽ ra phải có cysteine thì thay vào đó là alanine. TRNA đặc hiệu cho cysteine đã vận chuyển hàng hóa (alanine) của nó đến mọi codon mRNA cho cysteine. Thí nghiệm này cho thấy bộ máy tổng hợp protein nhận ra anticodon của tRNA tích điện chứ không phải axit amin gắn vào nó. Ribosome là bàn làm việc để dịch mã Ribosome là bàn làm việc phân tử nơi thực hiện nhiệm vụ dịch mã.Cấu trúc của nó cho phép nó giữ mRNA và các tRNA tích điện ở đúng vị trí, do đó cho phép lắp ráp chuỗi polypeptide một cách hiệu quả. Một ribosome nhất định không đặc biệt chỉ tạo ra một loại 14.12 Sạc một phân tử tRNA. amino-acyl-tRNA synthase kích hoạt một axit amin cụ thể và tích điện cho một tRNA cụ thể bằng axit amin đó. BẮT ĐẦU vị trí tRNA Enzym kích hoạt axit amin, xúc tác phản ứng với ATP để tạo thành axit AMP-amino năng lượng cao và ion pyrophosphate. TRNA tích điện alanine được kích hoạt (ala-tRNA) | TRNA tích điện sẽ cung cấp axit amin thích hợp để tham gia vào sản phẩm dịch mã polypeptide kéo dài. TRNA đặc hiệu của Alanine (tRNAala) Sau đó, enzyme xúc tác phản ứng của axit amin được kích hoạt với tRNA chính xác. Tính đặc hiệu của enzyme đảm bảo rằng axit amin và tRNA chính xác đã được kết hợp với nhau.

mino acid.

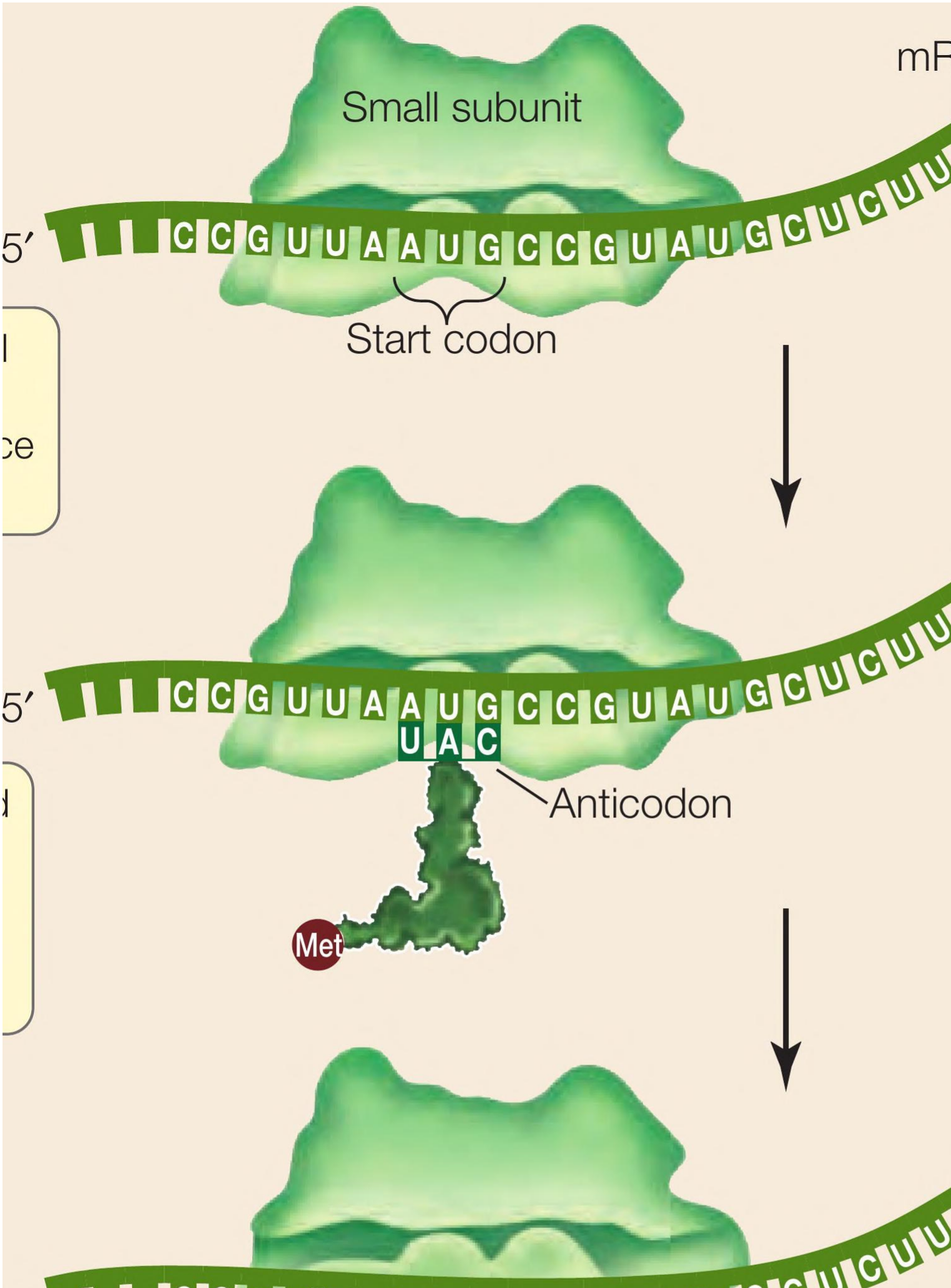


The charged tRNA will deliver the appropriate amino acid to join the elongating polypeptide

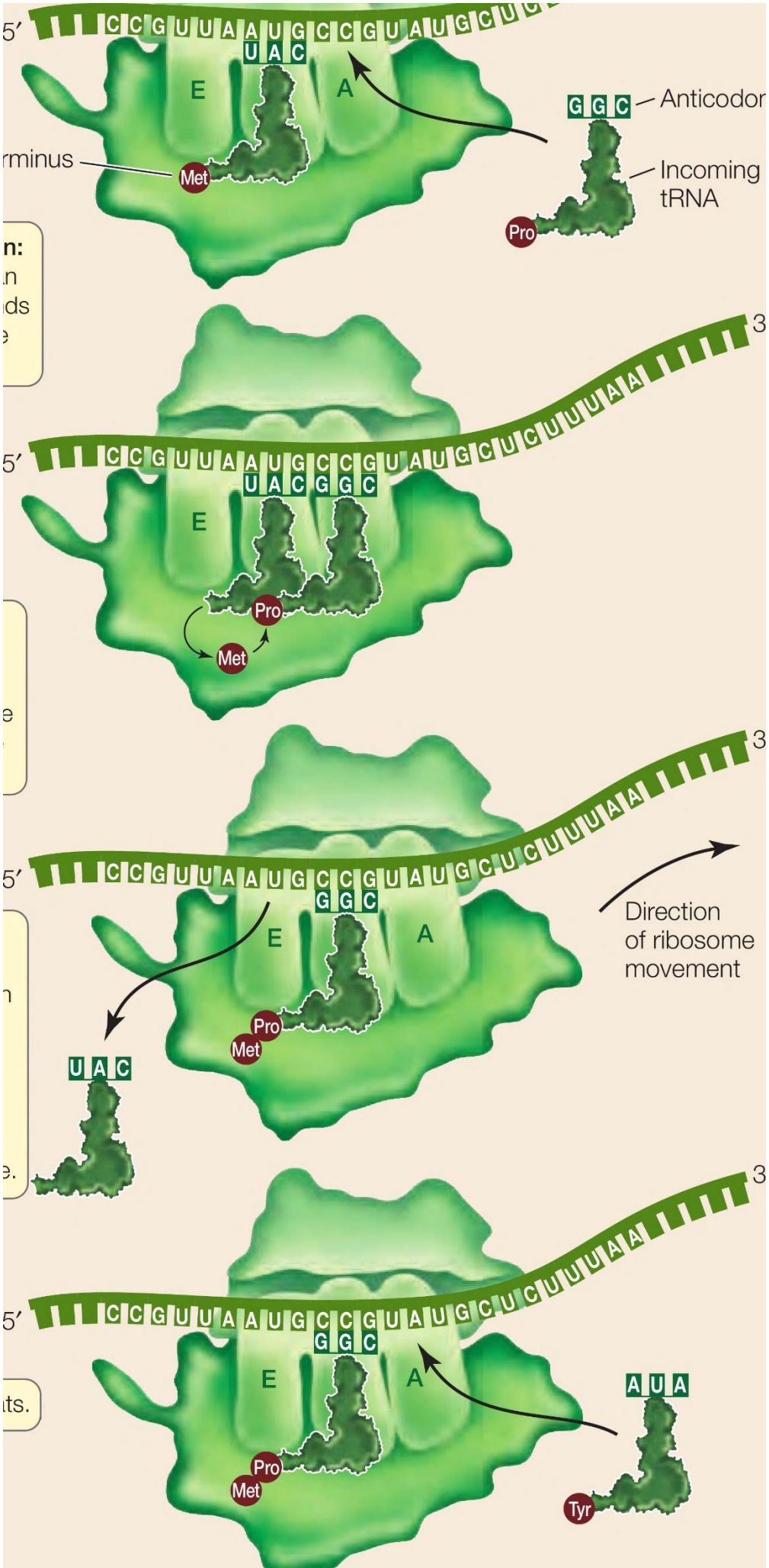
14.5 RNA được chuyển hóa thành protein như thế nào? 295 Có 3 vị trí để gắn tRNA. Tương tác codon-anticodon giữa tRNA và mRNA chỉ xảy ra ở vị trí P và A. C Ribosome có hình dạng không đều và bao gồm hai tiểu đơn vị. Mỗi tiểu đơn vị chứa rRNA và nhiều protein. 3' 14.13 Cấu trúc Ribosome Mỗi ribosome bao gồm một tiểu đơn vị lớn và một tiểu đơn vị nhỏ. Các tiểu đơn vị vẫn tách biệt khi chúng không được sử dụng để tổng hợp protein. chất đạm. Ribosome có thể sử dụng bất kỳ mRNA nào và tất cả các loại tRNA tích điện, do đó có thể được sử dụng để tạo ra nhiều sản phẩm polypeptide khác nhau. Ribosome có thể được sử dụng nhiều lần và có hàng nghìn Ribosome trong một tế bào điển hình. Mặc dù ribosome có kích thước nhỏ so với các cấu trúc tế bào khác, nhưng khối lượng vài triệu dalton của chúng khiến chúng có kích thước lớn so với các tRNA tích điện. Mỗi ribosome bao gồm hai tiểu đơn vị, một tiểu đơn vị lớn và một tiểu đơn vị nhỏ (Hình 1 4.1 3). Hai tiểu đơn vị và hàng chục phân tử khác tương tác không cộng hóa trị. Trên thực tế, khi tương tác kỵ nước giữa protein và RNA bị gián đoạn, ribosome sẽ tan rã. Hai tiểu đơn vị tách biệt và tất cả các RNA và protein tách biệt với nhau. Nếu tác nhân gây rối loạn bị loại bỏ, cấu trúc phức tạp sẽ tự lắp ráp một cách hoàn hảo! Khi không hoạt động trong quá trình dịch mã mRNA, ribosome tồn tại dưới dạng hai tiểu đơn vị riêng biệt. Ở sinh vật nhân chuẩn, tiểu đơn vị lớn bao gồm ba phân tử RNA ribosome (rRNA) khác nhau và 49 phân tử protein khác nhau, được sắp xếp theo một cấu hình chính xác. Tiểu đơn vị nhỏ bao gồm 1 phân tử rRNA và 33 phân tử protein khác nhau. Ribosome của sinh vật nhân sơ có phần nhỏ hơn so với sinh vật nhân chuẩn và protein ribosome cũng như RNA của chúng cũng khác nhau. Những khác biệt này giải thích tại sao thuốc kháng sinh nhắm vào ribosome nhân sơ (chẳng hạn như tetracycline dùng để chữa nhiễm trùng bàng quang của Janet trong câu chuyện mở đầu) có thể được sử dụng để tiêu diệt vi khuẩn mà không gây hại cho tế bào của bệnh nhân. Ti thể và lục lạp cũng chứa ribosome, một số ribosome tương tự như ở sinh vật nhân sơ (xem Chương 5). Trên tiểu đơn vị lớn của ribosome có ba vị trí mà tRNA có thể liên kết và chúng được ký hiệu là A, P và E (xem Hình 14.13). MRNA và ribosome di chuyển trong mối quan hệ với nhau, và khi chúng làm như vậy, một tRNA tích điện sẽ đi qua ba vị trí này theo thứ tự: Vị trí A (aminoacyl tRNA) là nơi mà anticodon tRNA tích điện liên kết với codon mRNA, do đó sắp xếp đúng axit amin để bổ sung vào chuỗi polypeptide đang phát triển. • Vị trí P (peptidyl tRNA) là nơi tRNA thêm axit amin của nó vào chuỗi polypeptide. â € ¢ Vị trí E (lối ra) là nơi tRNA, đã từ bỏ axit amin của nó, cư trú trước khi được giải phóng khỏi ribosome và quay trở lại bào tương để lấy một axit amin khác và bắt đầu lại quá trình. Ribosome có chức năng trung thực đảm bảo rằng các tương tác mRNA-tRNA là chính xác; đó là,rằng một tRNA tích điện có anticodon chính xác (ví dụ: 3'-UAC-5') liên kết với codon thích hợp trong mRNA (ví dụ: 5'-AUG-3'). Khi liên kết thích hợp xảy ra, liên kết hydro hình thành giữa các bazơ ghép đôi. rRNA của tiểu đơn vị ribosome nhỏ đóng vai trò xác nhận sự trùng khớp ba cặp bazơ. Nếu liên kết hydro không được hình thành giữa cả ba cặp bazơ thì tRNA phải là liên kết sai đối với codon mRNA đó và tRNA không chính xác sẽ bị đẩy ra khỏi ribosome. Quá trình dịch mã diễn ra theo ba bước Dịch thuật là quá trình thông tin trong mRNA (có nguồn gốc từ DNA) được sử dụng để xác định và liên kết một chuỗi axit amin cụ thể, tạo ra một polypeptide. Giống như phiên mã, dịch mã xảy ra theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. KHỞI ĐẦU Quá trình dịch mã của mRNA bắt đầu bằng việc hình thành phức hợp khởi đầu, bao gồm tRNA tích điện và một tiểu đơn vị ribosome nhỏ, cả hai đều liên kết với mRNA (Hình 14.14). Ở sinh vật nhân sơ, rRNA của tiểu đơn vị ribosome nhỏ trước tiên liên kết với vị trí liên kết ribosome bổ sung (AGGAGG; được gọi là trình tự Shine-Dalgarno) trên mRNA. Trình tự này nhỏ hơn 10 base ngược dòng của codon khởi đầu thực tế nhưng sắp xếp codon khởi đầu sao cho nó liền kề với vị trí P của tiểu đơn vị lớn: mRNA 5'. ..AGGAGG ... (bắt đầu codon) ... 3' rRNA 3' . . . U C C U C ... (P site) ... 5'

296 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen 14.14 Quá trình bắt đầu dịch mã Dịch mã bắt đầu bằng việc hình thành phức hợp khởi đầu. Ở sinh vật nhân sơ, tiểu đơn vị ribosome nhỏ liên kết với trình tự Shine-Dalgarno để bắt đầu quá trình, trong khi ở sinh vật nhân chuẩn, nó liên kết với trình tự 5' mũ lưỡi trai. Phiên mã Pre-mRNA J Xử lý ^Jiiiiinimin"nnirTTT1J^ mRNA Dịch thuật Polypeptide BẮT ĐẦU Tiểu đơn vị ribosome nhỏ liên kết với trình tự nhận biết của nó trên mRNA. 0 tRNA tích điện Methionine liên kết với codon “khởi đầu” AUG, hoàn thành phức hợp khởi đầu. 0 Tiểu đơn vị ribosome lớn tham gia vào phức hợp khởi đầu, với tRNA tích điện methionine hiện đang chiếm giữ vị trí P, Sinh vật nhân chuẩn tải mRNA lên ribosome hơi khác một chút: tiểu đơn vị ribosome nhỏ liên kết với đầu 5&39; gắn trên mARN rồi di chuyển

dọc theo mARN cho đến khi chạm tới codon khởi đầu. Hãy nhớ lại codon khởi đầu của mRNA trong mã di truyền là AUG (xem Hình 14.6). Anticodon (UAG) của tRNA tích điện methionine liên kết với codon khởi đầu này bằng cách ghép cặp bazơ bổ sung để hoàn thành phức hợp khởi đầu. Do đó, axit amin đầu tiên trong chuỗi polypeptide luôn là methionine. Tuy nhiên, không phải tất cả các protein trưởng thành đều có methionine là axit amin đầu N. Trong nhiều trường hợp, methionine ban đầu bị enzyme loại bỏ sau khi dịch mã. Do đó rRNA là chất xúc tác. Việc tinh chế và kết tinh các ribosome đã cho phép các nhà khoa học kiểm tra cấu trúc của chúng một cách chi tiết và vai trò xúc tác của rRNA trong hoạt động của peptidyl transferase đã được xác nhận. Điều này ủng hộ giả thuyết rằng RNA và đặc biệt là RNA xúc tác đã tiến hóa trước DNA (xem Phần 4.3). Sau khi tRNA đầu tiên giải phóng methionine, nó di chuyển đến vị trí E và sau đó tách khỏi ribosome, quay trở lại bào tương để tích điện với một methionine khác. TRNA thứ hai, lúc này mang một dipeptide (chuỗi hai axit amin), được chuyển sang vị trí P khi ribosome di chuyển một codon dọc theo mRNA ở vị trí 5'-to-3' phương hướng. Quá trình kéo dài tiếp tục và chuỗi polypeptide phát triển khi các bước này được lặp lại. Thực hiện theo quy trình trong Hình 14.15. Tất cả các bước này đều được hỗ trợ bởi các protein ribosome được gọi là yếu tố kéo dài. KẾT THÚC Chu kỳ kéo dài kết thúc và quá trình dịch mã kết thúc khi một codon dừng - UAA, UAG hoặc UGA - đi vào Sau khi tRNA tích điện methionine liên kết với mRNA, tiểu đơn vị lớn của ribosome sẽ tham gia vào phức hợp. TRNA tích điện methionine hiện nằm ở vị trí P của ribosome và vị trí A được liên kết với codon mRNA thứ hai. Những thành phần này - mRNA, hai tiểu đơn vị ribosome và tRNA tích điện methionine - được tập hợp bởi một nhóm protein gọi là yếu tố khởi đầu. KÉO DÀI Một tRNA tích điện có anticodon bổ sung với codon thứ hai của mRNA lúc này đi vào vị trí A mở của tiểu đơn vị ribosome lớn Hình 1 4.1 5. Tiểu đơn vị lớn sau đó xúc tác cho hai phản ứng:• Nó phá vỡ liên kết giữa tRNA và axit amin của nó ở vị trí P. â € ¢ Nó xúc tác cho sự hình thành liên kết peptide giữa axit amin đó và axit amin gắn với tRNA ở vị trí A. Bởi vì tiểu đơn vị ribosome lớn thực hiện hai hành động này nên nó được cho là có hoạt tính peptidyl transferase. Bằng cách này, methionine (axit amin ở vị trí P) trở thành điểm cuối N của protein mới. Axit amin thứ hai bây giờ liên kết với methionine nhưng vẫn gắn với tRNA của nó tại vị trí A. Tiểu đơn vị ribosome lớn xúc tác cho sự hình thành liên kết peptide như thế nào? Harry Noller và các đồng nghiệp của ông tại Đại học California ở Santa Cruz đã thực hiện một loạt thí nghiệm và phát hiện ra rằng: “Nếu họ loại bỏ gần như toàn bộ protein khỏi tiểu đơn vị lớn, nó vẫn xúc tác cho sự hình thành liên kết peptide. • Nếu rRNA bị biến đổi nhiều, hoạt động của peptidyl transferase sẽ bị phá hủy.


mR
Small subunit
5′
C C G U U A A U G C C G U A U G C U C U U
Start codon
5′
C C G U U A A U G C C G U A U G C U C U U
U A C
Anticodon
Met

14.5 RNA được chuyển hóa thành protein như thế nào? 297 KÉO DÀI Đầu cuối N Nhận dạng codon: Anticodon của tRNA đến liên kết với codon tại vị trí A. Hình thành liên kết peptide: Pro được liên kết với Met nhờ hoạt động peptidyl transferase của tiểu đơn vị lớn. Độ giãn dài: tRNA tự do được di chuyển đến vị trí E, sau đó được giải phóng, khi ribosome dịch chuyển bởi một codon, do đó chuỗi polypeptide đang phát triển sẽ di chuyển đến vị trí P, Quá trình lặp lại.^ Anticodon Incoming tRNA 14.15 Độ giãn dài của dịch mã Polypeptide chuỗi kéo dài khi mRNA được dịch mã. BẢNG 14.3 Các tín hiệu bắt đầu và dừng phiên mã và dịch thuật Phiên mã khởi tạo phiên mã DNA khởi tạo AUG codon khởi đầu trong DNA Trình kết thúc kết thúc mRNA UAA, UAG hoặc UGA trong mRNA vị trí A (Hình 14.16). Những codon này không tương ứng với bất kỳ axit amin nào, cũng như không liên kết với bất kỳ tRNA nào. Đúng hơn, chúng liên kết với yếu tố giải phóng protein, yếu tố này cho phép thủy phân liên kết giữa chuỗi polypeptide và tRNA ở vị trí P. Sau đó, polypeptide mới hoàn thành sẽ tách ra khỏi ribosome. Đầu C của nó là axit amin cuối cùng tham gia chuỗi. Đầu N của nó, ít nhất là ban đầu, là methionine, là hệ quả của codon khởi đầu AUG. Trong trình tự axit amin của nó, nó chứa thông tin xác định cấu trúc cũng như đích đến cuối cùng của tế bào. Bảng 14.3 tóm tắt các tín hiệu axit nucleic để bắt đầu và kết thúc quá trình phiên mã và dịch mã. Sự hình thành polysome làm tăng tốc độ tổng hợp protein Một số ribosome có thể hoạt động đồng thời trong việc dịch mã một phân tử mRNA, tạo ra nhiều polypeptide cùng một lúc. Ngay khi ribosome thứ nhất đã di chuyển đủ xa khỏi vị trí bắt đầu dịch mã, phức hợp khởi đầu thứ hai có thể hình thành, sau đó là phức hợp khởi đầu thứ ba, v.v. Một tập hợp bao gồm một chuỗi mRNA với các ribosome dạng hạt và các chuỗi polypeptide đang phát triển của chúng được gọi là polyribosome hay polysome (Hình 1 4.1 7). Các tế bào đang tích cực tổng hợp protein chứa số lượng lớn polysome và một số ribosome tự do hoặc tiểu đơn vị ribosome. ^ â– TÓM TẮT Một bước quan trọng trong quá trình tổng hợp protein là gắn một axit amin vào tRNA thích hợp của nó. Sự gắn kết này được thực hiện bởi một enzyme kích hoạt. Việc dịch thông tin di truyền từ mRNA thành protein xảy ra ở ribosome. Nhiều ribosome có thể tác động lên một mRNA để tạo ra nhiều bản sao của protein mà nó mã hóa. • Làm thế nào một axit amin được gắn vào một tRNA cụ thể và tại sao tính đặc hiệu trong quá trình này lại quan trọng đến vậy? Xem trang. 294 và Hình 14.12 â€¢ Mô tả các sự kiện bắt đầu, kéo dài và kết thúc dịch mã. Xem trang 295-297 và Hình 14.14-14.16

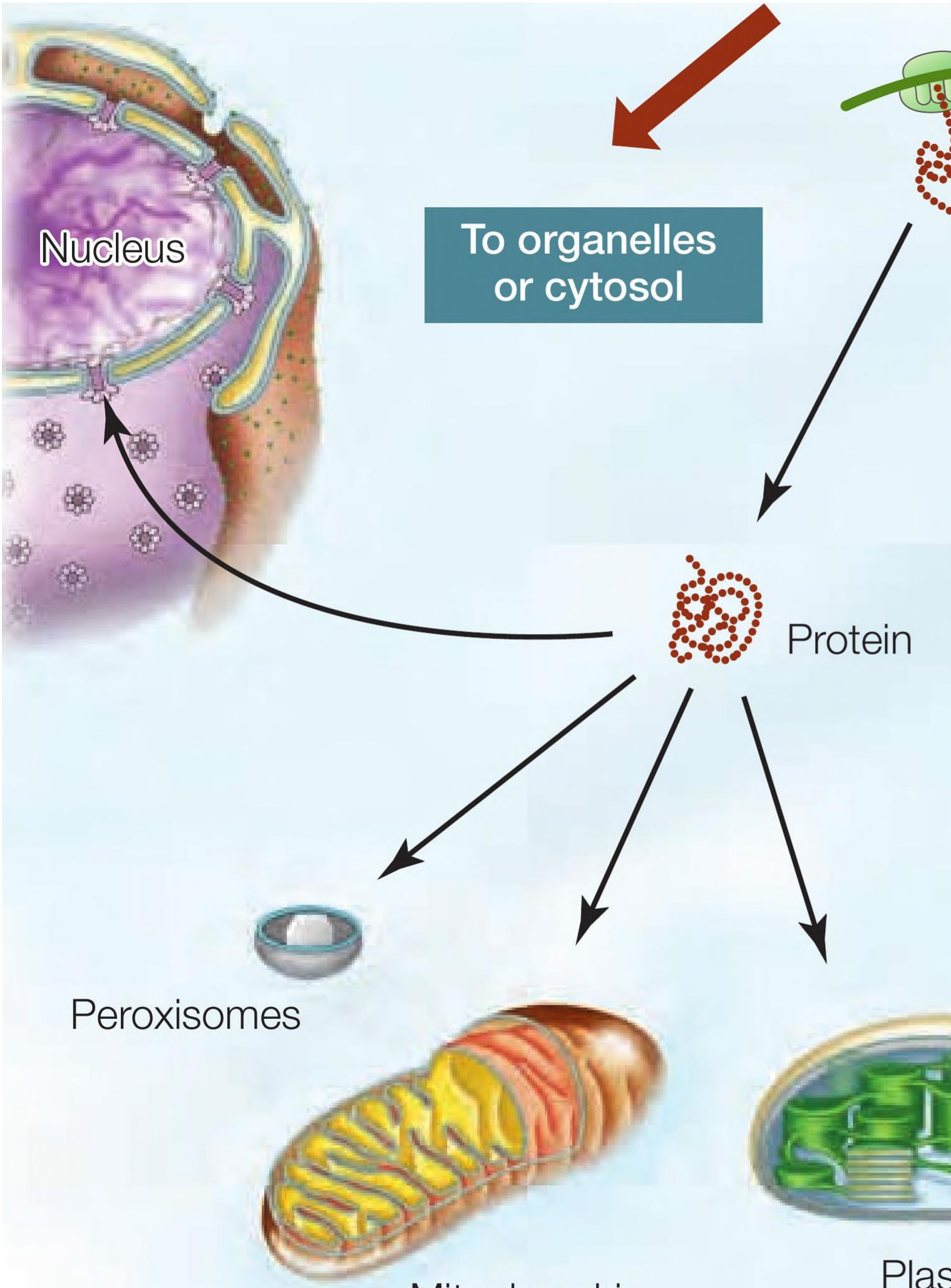

5′
C C G U U A A U G C C G U A U G C U C
U A C
E
A
G G C
Anticodon
rminus
Met
Incoming
tRNA
Pro
3
5′
C C G U U A A U G C C G U A U G C U C U U U A A
U A C G G C
E
Pro
Met
3
5′
C C G U U A A U G C C G U A U G C U C U U U A A
G G C
E
A
Direction
of ribosome
movement
Pro
Met
U A C
3
5′
C C G U U A A U G C C G U A U G C U C U U U A A
G G C
E
A
A U A
Pro
Met
Tyr

298 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen (A) KẾT THÚC KHỞI ĐẦU | Yếu tố giải phóng liên kết với phức hợp khi codon dừng đi vào vị trí A. Đầu N Yếu tố giải phóng i Yếu tố giải phóng ngắt kết nối polypeptide khỏi tRNA ở vị trí P. 14.16 Sự kết thúc quá trình dịch mã 9 (c) Các thành phần còn lại (mRNA và tiểu đơn vị ribosome) tách biệt. Quá trình dịch mã kết thúc khi vị trí A của ribosome gặp codon dừng trên mRNA. rvu Một Ribosome; â– KiMgM **f/m polypeptide* mk gÂ§gÂ§ij| s'rripN/ : : â– KÉO DÀI tiểu đơn vị nhỏ Tiểu đơn vị lớn Ribosome mRNA Hướng dịch mã Chuỗi polypeptide KẾT THÚC Polypeptide phát triển dài hơn khi mỗi ribosome di chuyển về phía 3' kết thúc của mARN. 14.17 Polysome (A) Một polysome bao gồm nhiều ribosome và các chuỗi polypeptide đang phát triển của chúng di chuyển dọc theo phân tử mRNA. (B) Ảnh hiển vi điện tử của một polysome. Chuỗi polypeptide được giải phóng từ ribosome không nhất thiết phải là protein chức năng. Chúng ta hãy xem xét một số thay đổi hậu dịch mã có thể ảnh hưởng đến số phận và chức năng của một polypeptide. Điều gì xảy ra với Polypeptide sau khi dịch mã? Vị trí thực hiện chức năng của polypeptide có thể cách xa điểm tổng hợp của nó trong tế bào chất. Điều này đặc biệt đúng đối với sinh vật nhân chuẩn. Polypeptide có thể được chuyển vào cơ quan hoặc thậm chí ra khỏi tế bào. Ngoài ra, polypeptide thường được biến đổi bằng cách bổ sung các nhóm hóa học mới có ý nghĩa chức năng. Trong phần này chúng ta xem xét các khía cạnh hậu dịch mã của quá trình tổng hợp protein. Các chuỗi tín hiệu trong protein hướng chúng đến các đích đến của tế bào Khi một chuỗi polypeptide xuất hiện từ ribosome, nó có thể gấp lại thành hình dạng ba chiều và thực hiện vai trò tế bào của nó. Tuy nhiên, một polypeptide mới được hình thành có thể



2 The release factor

14.6 Điều gì xảy ra với polypeptide sau khi dịch mã? 299 Tổng hợp protein trong bào tương Bên trong tế bào (tế bào chất) mRNA Hạt nhân Ribosome Mạng lưới nội chất thô Lysosome Protein Bộ máy Golgr Peroxisomes Bên ngoài tế bào Huyết tương ^ màng Plastids Mitochondria Protein Cytosol Lumen \ của ER thô (Â§ Polypeptide liên kết với một thụ thể Â£] The polypeptide Trình tự tín hiệu là Ribosome Đến các bào quan hoặc tế bào chất Đến protein lưới nội chất thô trong màng của ER. Quá trình dịch mã được tiến hành. Bị loại bỏ bởi một enzyme trong lòng của ER. Tiếp tục kéo dài cho đến khi dịch mã kết thúc. Được giải phóng. Protein gấp lại bên trong ER. 14.18 Đích đến của các polypeptide mới được dịch mã trong các chuỗi tín hiệu tế bào nhân chuẩn trên các polypeptide mới được tổng hợp sẽ liên kết với các protein thụ thể cụ thể trên màng ngoài của các bào quan mà chúng được "địa chỉ". Một khi protein đã liên kết với nó, thụ thể tạo thành một kênh trong màng và protein đi vào cơ quan, chứa một chuỗi tín hiệu (hoặc peptide tín hiệu) - một đoạn axit amin ngắn cho biết polypeptide thuộc về vị trí nào trong tế bào. Protein dành cho các vị trí khác nhau có các tín hiệu khác nhau. Quá trình tổng hợp protein luôn bắt đầu từ các ribosome tự do và quy trình “mặc định” sẽ diễn ra. vị trí của protein là bào tương. Trong trường hợp không có chuỗi tín hiệu, protein sẽ vẫn ở trong ngăn tế bào nơi nó được tổng hợp. Một số protein chứa các chuỗi tín hiệu “nhắm mục tiêu”; chúng vào nhân, ty thể, lạp thể hoặc peroxisome (Hình 14.18). Một chuỗi tín hiệu liên kết với một protein thụ thể cụ thể ở bề mặt của cơ quan. Một khi nó đã liên kết, một kênh sẽ hình thành trong màng bào quan, cho phép protein mục tiêu di chuyển vào bào quan. Ví dụ: đây là tín hiệu định vị hạt nhân (NLS): -Pro-Pro-Lys-Lys-Lys-Arg-Lys-ValLàm sao chúng ta biết điều này? Chức năng của peptide này được thiết lập bằng các thí nghiệm như minh họa trong Hình 1 4.1 9. Protein được tạo ra trong phòng thí nghiệm có hoặc không có peptide, sau đó được kiểm tra bằng cách tiêm chúng vào tế bào. Chỉ những protein có NLS mới được tìm thấy trong nhân.


Nucleus
To organelles
or cytosol
Protein
Peroxisomes

300 CHƯƠNG 14 Từ DNA đến Protein: Biểu hiện gen NVESTIGATINGLIFE I 14.19 Kiểm tra tín hiệu A. Richardson và các đồng nghiệp của ông đã thực hiện một loạt thí nghiệm để kiểm tra xem tín hiệu định vị hạt nhân (NLS) có phải là tất cả những gì cần thiết để hướng protein đến nhân hay không. 3 GIẢ THUYẾT NLS là cần thiết để đưa protein vào nhân. Phương pháp Kết quả Protein được tiêm: Nucleoplasmin, một protein hạt nhân, có NLS Nucleoplasmin với NLS đã loại bỏ Pyruvate kinase, một protein tế bào chất không có NLS Pyruvate kinase, có gắn NLS (p Sự phân bố của protein trong tế bào được quan sát bằng kính hiển vi huỳnh quang ^ KẾT LUẬN NLS rất cần thiết cho việc nhập khẩu protein hạt nhân và đủ để hướng protein tế bào chất bình thường đến nhân. Đi tới BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aDingwall, C. và cộng sự 1988. Tạp chí Tế bào Sinh học 107: 841-849. Nếu một polypeptide mang một tín hiệu đặc biệt của khoảng 20 axit amin kỵ nước ở đầu N của nó, nó sẽ được dẫn đến mạng lưới nội chất thô (ER) để xử lý tiếp (xem Hình 14.18). Quá trình dịch mã sẽ tạm dừng, và ribosome sẽ liên kết với một thụ thể ở màng ER. Khi phức hợp polypeptide-ribosome được liên kết, quá trình dịch mã sẽ tiếp tục và khi quá trình kéo dài tiếp tục, protein sẽ đi qua màng ER. Những protein như vậy có thể được giữ lại trong lòng (bên trong ER) hoặc trong màng của ER, hoặc chúng có thể di chuyển đến nơi khác trong hệ thống nội màng (bộ máy Golgi, lysosome và màng sinh chất). Nếu các protein thiếu các tín hiệu hoặc biến đổi cụ thể (xem bên dưới) để xác định đích đến trong hệ thống nội màng, thì chúng thường được tiết ra khỏi tế bào thông qua các túi kết hợp với màng sinh chất. Tầm quan trọng của tín hiệu được thể hiện qua bệnh Inclusion-cell (I-cell), một căn bệnh di truyền gây tử vong ở trẻ nhỏ. Những người mắc bệnh này có đột biến ở gen mã hóa enzyme Golgi có chức năng bổ sung các loại đường cụ thể vào protein dành cho lysosome. Những loại đường này hoạt động giống như các chuỗi tín hiệu; không có chúng, các enzyme cần thiết cho quá trình thủy phân các đại phân tử khác nhau không thể đến được lysosome, nơi các enzyme thường hoạt động. Nếu không có các enzyme này, các đại phân tử sẽ tích tụ trong lysosome và việc thiếu khả năng tái chế tế bào này sẽ gây ra những ảnh hưởng nghiêm trọng, dẫn đến tử vong sớm. Nhiều protein bị biến đổi sau khi dịch mã Hầu hết các protein trưởng thành không giống với chuỗi polypeptide được dịch mã từ mRNA trên ribosome. Thay vào đó, hầu hết các polypeptide đều được biến đổi theo một số cách sau khi dịch mã (Hình 1 4.20). Những sửa đổi này là cần thiết cho hoạt động cuối cùng của protein. ™ Sự phân giải protein là sự cắt một chuỗi polypeptide, một phản ứng được xúc tác bởi các enzyme gọi là protease (còn gọi là peptidase hoặc proteinase). Sự tách chuỗi tín hiệu khỏi chuỗi polypeptide đang phát triển trong ER là một ví dụ về sự phân giải protein (xem Hình 14.18); protein có thể di chuyển trở lại ER qua kênh màng nếu chuỗi tín hiệu không bị cắt. Một số protein thực sự được tạo ra từ các polyprotein (polypeptide dài) được cắt thành sản phẩm cuối cùng. 14.20 Sự biến đổi sau dịch mã của protein Hầu hết các polypeptide phải được biến đổi sau khi dịch mã để trở thành protein chức năng. Quá trình hậu dịch mã Sự phân giải protein Việc tách polypeptide cho phép các mảnh gấp lại thành các hình dạng khác nhau. Glycosyl hóa Việc bổ sung đường rất quan trọng để nhắm mục tiêu và nhận biết. Phosphoryl hóa Các nhóm photphat được thêm vào làm thay đổi hình dạng của protein.

Tóm tắt chương 301 của protease. Những protease này rất cần thiết đối với một số loại vi-rút, bao gồm cả vi-rút gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV), vì polyprotein lớn của vi-rút không thể gấp lại đúng cách trừ khi bị cắt. Một số loại thuốc dùng để điều trị hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải (AIDS) hoạt động bằng cách ức chế protease HIV, do đó ngăn chặn sự hình thành các protein cần thiết cho quá trình sinh sản của virus. - Glycosylation là việc bổ sung đường vào protein để tạo thành glycoprotein. Trong cả bộ máy ER và bộ máy Golgi, các enzym thường trú xúc tác việc bổ sung các loại đường khác nhau hoặc chuỗi đường ngắn vào các nhóm axit amin R nhất định trên protein. Một loại "lớp phủ đường" là điều cần thiết để hướng protein đến lysosome, như đã đề cập ở trên. Các loại khác rất quan trọng trong việc hình thành protein và chức năng nhận biết của chúng ở bề mặt tế bào (xem Phần 6.2). Các loại đường kèm theo khác giúp ổn định protein ngoại bào hoặc protein được lưu trữ trong không bào trong hạt thực vật. • Phosphoryl hóa là sự bổ sung các nhóm phốt phát vào protein và được xúc tác bởi các protein kinase. Các nhóm photphat tích điện làm thay đổi cấu hình của protein, thường làm lộ ra vị trí hoạt động của enzyme hoặc vị trí liên kết với protein khác. Chúng ta đã thấy vai trò quan trọng của quá trình phosphoryl hóa trong việc truyền tín hiệu tế bào (xem Chương 7) và chu trình tế bào (xem Chương 11). Các chuỗi tín hiệu trong polypeptide hướng chúng đến các điểm đến thích hợp bên trong hoặc bên ngoài tế bào. Nhiều polypeptide được biến đổi sau khi dịch mã. • Làm thế nào để các

chuỗi tín hiệu xác định nơi protein sẽ đi sau khi nó được tạo ra? Xem trang 299-300 và Hình 14.18 – Một số cách mà các sửa đổi hậu dịch mã làm thay đổi cấu trúc và chức năng của protein là gì? Xem trang 300-301 và Hình 14.20 Tất cả các quá trình chúng tôi vừa mô tả đều tạo ra protein chức năng, nhưng chỉ khi trình tự axit amin của protein đó là chính xác. Nếu trình tự không chính xác, rối loạn chức năng tế bào có thể xảy ra. Những thay đổi trong DNA - đột biến - là nguyên nhân chính gây ra lỗi trong trình tự axit amin. Đây là chủ đề của chương tiếp theo. w Các phương pháp điều trị mới có thể tập trung vào việc kiểm soát biểu hiện gen MRSA không? TRẢ LỜI Sự trợ giúp có thể đang được triển khai dưới dạng một loại kháng sinh khác đang được phát triển bởi Paul Dunman tại Đại học Rochester, New York. Tiến sĩ Dunman và các đồng nghiệp của ông đã mô tả một bước quan trọng trong biểu hiện gen ở vi khuẩn, đó là sự phân hủy mRNA. Vi khuẩn thường tồn tại trong môi trường thay đổi nhanh chóng và do đó chúng phải thích nghi nhanh chóng bằng cách biểu hiện bộ gen mới phù hợp với điều kiện mới. Họ có thể làm điều này một phần vì họ phá vỡ mRNA ngay khi nó được sử dụng, để các monome của nó có thể được sử dụng trong các phân tử mRNA mới. Các nhà khoa học đã sàng lọc một thư viện các phân tử nhỏ có bán trên thị trường và xác định được một phân tử nhắm vào protein trong bộ máy phân hủy RNA này.Vi khuẩn được xử lý bằng phân tử này không thể tái chế các phân tử mRNA cũ để cung cấp các monome cần thiết cho các phân tử mới. Nếu không có khả năng thích nghi, vi khuẩn sẽ sớm chết. MRSA đặc biệt nhạy cảm với loại kháng sinh này. Bằng chứng nào cho thấy gen mã hóa protein? Các thí nghiệm về enzyme trao đổi chất ở nấm mốc bánh mì Neurospora đã đưa đến giả thuyết một gen, một enzyme. Bây giờ chúng ta biết rằng có mối quan hệ một gen, một polypeptide. Xem lại Hình 14.1 Thông tin truyền từ gen đến protein như thế nào? â € ¢ Giáo điều trung tâm của sinh học phân tử nêu rõ rằng DNA mã hóa RNA và RNA mã hóa protein. Protein không mã hóa protein, RNA hoặc DNA. • Quá trình sao chép thông tin trong DNA sang RNA được gọi là phiên mã. Quá trình tạo ra protein từ thông tin trong RNA được gọi là dịch mã. Ôn lại Hình 14.2, HOẠT ĐỘNG 14.1 â€¢ Sản phẩm của quá trình phiên mã là RNA thông tin (mRNA). RNA vận chuyển (tRNA) dịch thông tin di truyền trong mRNA CHƯƠNG 14 thành một chuỗi axit amin tương ứng để tạo ra một polypeptide. • Một số loại virus RNA nhất định là ngoại lệ đối với giáo điều trung tâm. Ví dụ, retrovirus tổng hợp DNA từ RNA trong một quá trình gọi là phiên mã ngược. Nội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? • Trong một gen nhất định, chỉ một trong hai chuỗi DNA (chuỗi mẫu) đóng vai trò làm khuôn mẫu cho quá trình phiên mã. RNA polymerase là chất xúc tác cho quá trình phiên mã. • Quá trình phiên mã RNA từ DNA tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Ôn lại Hình 14.4, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 14.1 â€¢ Quá trình bắt đầu cần có chất khởi động để RNA polymerase liên kết với nó. Một phần của mỗi vùng khởi động là vị trí khởi đầu, nơi quá trình phiên mã bắt đầu. â€¢ Sự kéo dài của phân tử RNA bắt đầu từ vị trí 5' đến 3' kết thúc. tiếp tụcNội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? • Trong một gen nhất định, chỉ một trong hai chuỗi DNA (chuỗi mẫu) đóng vai trò làm khuôn mẫu cho quá trình phiên mã. RNA polymerase là chất xúc tác cho quá trình phiên mã. • Quá trình phiên mã RNA từ DNA tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Ôn lại Hình 14.4, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 14.1 â€¢ Quá trình bắt đầu cần có chất khởi động để RNA polymerase liên kết với nó. Một phần của mỗi vùng khởi động là vị trí khởi đầu, nơi quá trình phiên mã bắt đầu. â€¢ Sự kéo dài của phân tử RNA bắt đầu từ vị trí 5' đến 3' kết thúc. tiếp tụcNội dung thông tin trong DNA được phiên mã để tạo ra RNA như thế nào? • Trong một gen nhất định, chỉ một trong hai chuỗi DNA (chuỗi mẫu) đóng vai trò làm khuôn mẫu cho quá trình phiên mã. RNA polymerase là chất xúc tác cho quá trình phiên mã. • Quá trình phiên mã RNA từ DNA tiến hành theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Ôn lại Hình 14.4, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 14.1 â€¢ Quá trình bắt đầu cần có chất khởi động để RNA polymerase liên kết với nó. Một phần của mỗi vùng khởi động là vị trí khởi đầu, nơi quá trình phiên mã bắt đầu. â€¢ Sự kéo dài của phân tử RNA bắt đầu từ vị trí 5' đến 3' kết thúc. tiếp tục

 – Trình tự bazơ cụ thể xác định sự kết thúc, tại thời điểm đó quá trình phiên mã kết thúc và bản phiên mã RNA tách khỏi mẫu DNA. â€¢ Mã di truyền là một "ngôn ngữ" bộ ba bazơ nucleotide (codon) của mRNA tương ứng với 20 axit amin cụ thể; cũng có codon bắt đầu và kết thúc. Mã này có tính dư thừa (một axit amin có thể được biểu thị bằng nhiều hơn một codon) nhưng không mơ hồ (không có một codon nào đại diện cho nhiều hơn một axit amin). Ôn lại Hình 14.5# 14.6f HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 14.2, HOẠT ĐỘNG 14.2 DNA của sinh vật nhân chuẩn được phiên mã và xử lý

RNA như thế nào? â € ¢ Không giống như ở sinh vật nhân sơ, nơi quá trình phiên mã và dịch mã xảy ra trong tế bào chất và được kết hợp với nhau, ở sinh vật nhân chuẩn, quá trình phiên mã xảy ra trong nhân và dịch mã xảy ra sau đó trong tế bào chất. • Các gen của sinh vật nhân chuẩn chứa các intron, là các trình tự không mã hóa trong vùng được phiên mã của gen. Ôn lại Hình 14.7B, 14.8 â€¢ Bản phiên mã ban đầu của gen mã hóa protein ở sinh vật nhân chuẩn được sửa đổi bằng đoạn mã 5' nắp và 3' đuôi polyA. Ôn lại Hình 14.9 â€¢ Các intron tiền mRNA được loại bỏ trong nhân thông qua sự ghép nối RNA bởi các hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ. Sau đó, mRNA đi qua lỗ nhân vào tế bào chất, nơi nó được dịch mã thông qua ribosome. Xem lại Hình 14.10, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 14.3 RNA được chuyển hóa thành protein như thế nào? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 14.4 â€¢ Trong quá trình dịch mã, các axit amin được liên kết với nhau theo thứ tự được xác định bởi các codon trong mRNA. Nhiệm vụ này được thực hiện nhờ các tRNA, chúng liên kết với (được tích điện) các axit amin cụ thể. • Mỗi loài tRNA có một vị trí gắn axit amin cũng như một anticodon bổ sung cho một codon mRNA cụ thể. Một enzyme kích hoạt cụ thể sẽ nạp vào mỗi tRNA axit amin cụ thể của nó. Ôn lại Hình 14.11, 14.12 â€¢ Ribosome là bàn làm việc phân tử nơi diễn ra quá trình dịch mã. Nó có một tiểu đơn vị lớn và một tiểu đơn vị nhỏ, cả hai đều được tạo thành từ RNA ribosome và protein. • Ba vị trí trên tiểu đơn vị lớn của ribosome tương tác với các anticodon tRNA. Vị trí A là nơi anticodon tRNA tích điện liên kết với codon mRNA; vị trí P là nơi tRNA bổ sung axit amin của nó vào chuỗi polypeptide đang phát triển; và vị trí E là nơi tRNA được giải phóng. Xem lại Hình 14.13 â€¢ Quá trình dịch mã xảy ra theo ba bước: bắt đầu, kéo dài và kết thúc. Phức hợp khởi đầu bao gồm tRNA mang axit amin đầu tiên, tiểu đơn vị ribosome nhỏ và mRNA. Một trình tự bổ sung cụ thể trên rRNA tiểu đơn vị nhỏ liên kết với vị trí bắt đầu phiên mã trên mRNA. Ôn lại Hình 14.14 â€¢ Chuỗi polypeptide đang phát triển được kéo dài ra nhờ sự hình thành các liên kết peptide giữa các axit amin, được xúc tác bởi rRNA. Xem lại Hình 14.15 â€¢ Khi một codon dừng đến vị trí A, nó sẽ kết thúc quá trình dịch mã bằng cách ràng buộc một yếu tố giải phóng. Ôn lại Hình 14.16 â€¢ Trong một polysome, nhiều ribosome di chuyển dọc theo một chuỗi mRNA cùng một lúc.Ôn lại Hình 14.17 Điều gì xảy ra với các polypeptide sau khi dịch mã? • Chuỗi tín hiệu của các polypeptide axit amin hướng tới các điểm đến trong tế bào của chúng. Ôn lại Hình 14.18, 14.19 â€¢ Đích đến trong tế bào chất bao gồm các bào quan, các protein sẽ xâm nhập sau khi được nhận biết và liên kết bởi các thụ thể bề mặt. ™ Protein "có địa chỉ" với ER liên kết với protein thụ thể trong màng ER. Ôn lại Hình 14.18 â€¢ Các biến đổi sau dịch mã của polypeptide bao gồm quá trình phân giải protein, trong đó polypeptide được cắt thành các đoạn nhỏ hơn; glycosyl hóa, trong đó đường được thêm vào; và quá trình phosphoryl hóa, trong đó các nhóm phốt phát được thêm vào. Xem lại Hình 14.20 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is14 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ 1. Bộ điều hợp cho phép dịch ngôn ngữ axit nucleic bốn chữ cái sang ngôn ngữ protein 20 chữ cái được gọi là a. tổng hợp aminoacyl-tRNA. b. chuyển RNA. c. RNA ribosome. d. RNA thông tin. đ. ribosome. 2. Điều nào sau đây không xảy ra sau khi phiên mã ở tế bào nhân chuẩn? Một. Liên kết yếu tố sigma với chất xúc tiến b. Giới hạn của 5' kết thúc c. Việc bổ sung đuôi poly A vào đuôi 3' kết thúc d. Tách các intron e. Vận chuyển đến bào tương 3. Phiên mã a. chỉ tạo ra mARN. b. cần có ribosome. c. cần có tRNA. d. tạo ra RNA phát triển từ 5' kết thúc đến 3' kết thúc. đ. chỉ diễn ra ở sinh vật nhân chuẩn. 4. Phát biểu nào về dịch thuật là không đúng? Một. Dịch mã là quá trình tổng hợp polypeptide hướng RNA. b. Một phân tử mRNA chỉ có thể được dịch mã bởi một ribosome tại một thời điểm. c. Mã di truyền giống nhau hoạt động ở hầu hết các sinh vật và bào quan. d. Năng lượng được sử dụng để hình thành liên kết giữa tRNA và axit amin. đ. Có cả codon khởi đầu và codon kết thúc.Giới hạn của 5' kết thúc c. Việc bổ sung đuôi poly A vào đuôi 3' kết thúc d. Tách các intron e. Vận chuyển đến bào tương 3. Phiên mã a. chỉ tạo ra mARN. b. cần có ribosome. c. cần có tRNA. d. tạo ra RNA phát triển từ 5' kết thúc đến 3' kết thúc. đ. chỉ diễn ra ở sinh vật nhân thực. 4. Phát biểu nào về dịch thuật là không đúng? Một. Dịch mã là quá trình tổng hợp polypeptide hướng RNA. b. Một phân tử mRNA chỉ có thể được dịch mã bởi một ribosome tại một thời điểm. c. Mã di truyền giống nhau hoạt động ở hầu hết các sinh vật và bào quan. d. Năng lượng được sử dụng để hình thành liên kết giữa tRNA và axit amin. đ. Có cả codon khởi đầu và codon kết thúc.Giới hạn của 5' kết thúc c. Việc bổ sung đuôi poly A vào đuôi 3' kết thúc d. Tách các intron e. Vận chuyển đến bào tương 3. Phiên mã a. chỉ tạo ra mARN. b. cần có ribosome. c. cần có tRNA. d. tạo ra RNA phát triển từ 5' kết thúc đến 3' kết thúc. đ. chỉ diễn ra ở sinh vật nhân thực. 4. Phát biểu nào về dịch thuật là không đúng? Một. Dịch mã là quá trình tổng hợp polypeptide hướng RNA. b. Một phân tử mRNA chỉ có thể được dịch mã bởi một

ribosome tại một thời điểm. c. Mã di truyền giống nhau hoạt động ở hầu hết các sinh vật và bào quan. d. Năng lượng được sử dụng để hình thành liên kết giữa tRNA và axit amin. đ. Có cả codon khởi đầu và codon kết thúc.

Tóm tắt chương 303 5. Phát biểu nào về RNA là không đúng? Một. Chuyển các chức năng RNA trong dịch mã. b. RNA ribosome có chức năng dịch mã. c. RNA được tạo ra bằng cách phiên mã. d. RNA thông tin được sản xuất trên ribosome. đ. Mã DNA cho mRNA, tRNA và rRNA. 6. Mã di truyền a. là khác nhau đối với sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. b. đã thay đổi trong quá trình tiến hóa gần đây. c. có 64 codon mã hóa axit amin. d. có nhiều hơn một codon cho nhiều axit amin. đ. là mơ hồ. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Thông thường Neurospora có thể tổng hợp được tất cả 20 loại axit amin. Một chủng nấm mốc nhất định không thể phát triển trong môi trường dinh dưỡng tối thiểu mà chỉ phát triển khi axit amin leucine được thêm vào môi trường. Chủng này a. phụ thuộc vào leucine để lấy năng lượng. b. có đột biến ảnh hưởng đến con đường sinh hóa dẫn đến tổng hợp carbohydrate. c. có đột biến ảnh hưởng đến con đường sinh hóa dẫn đến sự tổng hợp tất cả 20 axit amin. d. có đột biến ảnh hưởng đến con đường sinh hóa dẫn đến sự tổng hợp leucine. đ. có đột biến ảnh hưởng đến con đường sinh hóa dẫn đến sự tổng hợp 19 trong số 20 axit amin. 8. MRNA có trình tự 5'-AUGAAAUCCUAG-3'. Chuỗi DNA mẫu cho chuỗi này là gì? Một. 5'-TACTTTAGGATC-3' b. 5'-ATGAAATCCTAG-3' c. 5'-GATCCTAAAGTA-3' d. 5'-TACAAATCCTAG-3' đ. 5'-CTAGGATTTCAT-3' 9. Ở chuột, một gen có 1.440 cặp bazơ mã hóa dài một loại enzyme gồm 192 axit amin. Thảo luận về sự khác biệt rõ ràng này. 10. Lỗi phiên mã xảy ra thường xuyên gấp khoảng 100.000 lần so với lỗi sao chép DNA. Tại sao tốc độ cao này có thể được chấp nhận trong quá trình tổng hợp RNA nhưng lại không được chấp nhận trong quá trình tổng hợp DNA? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 11. Har Gobind Khorana tại Đại học Wisconsin đã tổng hợp các mRNA nhân tạo như poly CA (CACA . . . .) và poly CAA (CAACAACAA . . .). Ông phát hiện ra rằng poly CA mã hóa cho một polypeptide bao gồm các gốc threonine (Thr) và histidine (His) xen kẽ. Có hai codon có thể có trong poly CA: CAC và ACA. Một trong số này phải mã hóa histidine và threonine còn lại - nhưng đó là cái nào? Câu trả lời đến từ kết quả với poly CAA, tạo ra ba polypeptide khác nhau: poly Thr, poly Gin (glutamine) và poly Asn (asparagine). (Một mRNA nhân tạo có thể được đọc một cách không hiệu quả, bắt đầu từ bất kỳ điểm nào trong chuỗi; không có tín hiệu khởi đầu cụ thể. Do đó, poly CAA có thể được đọc dưới dạng polyme của CAA, ACA hoặc AAC.) So sánh kết quả của thí nghiệm poly CA và poly CAA, đồng thời xác định codon nào tương ứng với threonine và codon nào tương ứng với histidine. 12. Các thí nghiệm của Beadle và Tatum cho thấy có thể suy ra một con đường sinh hóa từ các chủng đột biến. Ở vi khuẩn, quá trình sinh tổng hợp axit amin tryptophan (T) từ tiền chất chorismate (C) bao gồm bốn hợp chất hóa học trung gian mà chúng ta sẽ gọi là D, E, F và G. Dưới đây là kiểu hình của các chủng đột biến khác nhau.Mỗi chủng có một đột biến ở gen mã hóa một loại enzyme khác nhau; + có nghĩa là tăng trưởng với hợp chất được chỉ định được thêm vào môi trường và 0 có nghĩa là không tăng trưởng. Dựa trên những dữ liệu này, hãy sắp xếp thứ tự các hợp chất (C, D, E, F, G và T) và enzyme (1, 2, 3, 4 và 5) theo con đường sinh hóa. Bổ sung vào m edium Chủng đột biến C D E F G T 1 0 0 0 0 + + 2 0 + + 0 + + 3 0 + 0 0 + + 4 0 + + + + + 5 0 0 0 0 0 + Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để biết Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Đột biến gen và Y học phân tử CHƯƠNG 15.1 Đột biến là gì? 15.2 Những loại đột biến nào dẫn đến bệnh di truyền? 15.3 Đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? 15.4 Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh? 15.5 Bệnh di truyền được điều trị như thế nào? n ecRiromosome 22 ABL Nhiễm sắc thể 9 BCR-ABL D K AREEM ABDUL-JABBAR đã có một sự nghiệp rất thành công với tư cách là một cầu thủ bóng rổ. Anh ấy đã dẫn dắt đội bóng đại học của mình (UCLA) tới ba chức vô địch quốc gia, và sau đó anh ấy đã dẫn dắt đội bóng chuyên nghiệp của mình tới sáu chức vô địch. Nhưng vào cuối năm 2008, với những cơn bốc hỏa và đổ mồ hôi dai dẳng, anh đã đến gặp bác sĩ và gửi máu đi xét nghiệm. Xét nghiệm phết máu, nơi các tế bào được kiểm tra dưới kính hiển vi, cho thấy tỷ lệ tế bào bạch cầu cao (thường khan hiếm so với hồng cầu). Vài ngày sau, có một chẩn đoán: bệnh bạch cầu tủy xương mãn tính (CML), một loại ung thư trong đó các tế bào bạch cầu chưa trưởng thành phân chia liên tục. Nếu không được điều trị, các tế bào bạch cầu sẽ lấn át các tế bào hồng cầu (gây thiếu máu), tiểu cầu (gây rối loạn đông máu) và các loại tế bào bạch cầu

khác là một phần của hệ thống miễn dịch (gây nhiễm trùng). Nếu Abdul-Jabbar được chẩn đoán sớm hơn mười năm, CML của anh ấy sẽ được điều trị bằng thuốc độc để ngăn chặn sự phân chia tế bào ung thư. Anh ta có thể đã hy vọng sống được khoảng 5 năm sau khi được chẩn đoán. Nhưng một phương pháp điều trị mang tính cách mạng đã cải thiện đáng kể khả năng sống sót của bệnh nhân CML. Giống như nhiều bệnh nhân mắc bệnh ung thư này, Abdul-Jabbar hiện không còn phát hiện được tế bào khối u nào và có thể sống một cuộc sống bình thường. Phương pháp điều trị mới xuất phát từ kiến thức về một đột biến liên quan đến CML, loại protein bất thường được tạo ra bởi đột biến đó và một loại thuốc nhắm vào protein đó. Đột biến gây ra CML xảy ra ở một tế bào bạch cầu đang phát triển trong tủy xương, trong đó các phần của nhiễm sắc thể 9 và 22 bị hoán đổi (chuyển vị). Kết quả là một phần gen trên nhiễm sắc thể 9 (ABL) sẽ hợp nhất với một phần gen trên nhiễm sắc thể 22 (BCR). Sự hoán đổi thường xảy ra trong quá trình mã hóa Xáo trộn bộ gen trong bệnh ung thư Một đột biến trong tế bào tủy xương liên quan đến sự hoán đổi hai đầu của hai nhiễm sắc thể. Kết quả là tạo ra một gen mới, mã hóa một loại protein mới kích thích sự phân chia tế bào. Đột biến này có thể gây ra bệnh bạch cầu. các vùng của hai gen và nhiễm sắc thể 22 bị biến đổi có thể hình thành một gen mới được tạo thành từ phần đầu tiên của BCR và phần cuối cùng của ABL. Sự hợp nhất gen BCR-ABL tình cờ là một gen gây ung thư; nó tạo ra một sản phẩm protein kích thích sự phân chia tế bào và gây ung thư. Các tế bào bạch cầu chưa trưởng thành chứa phản ứng tổng hợp gen sẽ phân chia liên tục thay vì biệt hóa thành các tế bào bạch cầu trưởng thành. Protein BCRABL đã được kết tinh và xác định cấu trúc của nó. Cấu trúc độc đáo của nó cho phép các nhà khoa học thiết kế và sàng lọc hàng triệu loại hóa chất để tìm ra loại có thể liên kết và ức chế protein một cách đặc biệt. Sau khi xác định được một loại hóa chất có triển vọng, nó đã được sửa đổi để cải thiện khả năng liên kết của nó,dẫn đến thuốc imatinib (được bán dưới tên Gleevec). Loại thuốc này là một liệu pháp nhắm mục tiêu rất thành công cho CML và đã cứu sống nhiều bệnh nhân, bao gồm cả Abdul-Jabbar. Cách tiếp cận này - mô tả một đột biến và kiểu hình protein của nó, sau đó thiết kế một loại thuốc cho protein đó - là trọng tâm của một nhánh chữa bệnh mới gọi là y học phân tử. m Có các liệu pháp nhắm mục tiêu khác hướng đến các loại ung thư cụ thể không? Xem câu trả lời ở trang 325.

15.1 Đột biến là gì? 305 Đột biến là gì? Trong Chương 12, chúng ta đã mô tả đột biến là những thay đổi di truyền trong gen và chúng ta đã thấy rằng các alen khác nhau có thể tạo ra các kiểu hình khác nhau (ví dụ: cây đậu ngắn so với cây cao). Trong hai chương tiếp theo, chúng tôi đã mô tả bản chất hóa học của gen dưới dạng các chuỗi DNA và cách chúng được biểu hiện dưới dạng kiểu hình (đặc biệt là protein). Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 14.1, đột biến là sự thay đổi trình tự nucleotide của DNA có thể được truyền từ tế bào hoặc sinh vật này sang tế bào hoặc sinh vật khác. Để làm ví dụ về một nguyên nhân gây đột biến, hãy nhớ lại ở Chương 13 rằng DNA polymerase mắc lỗi. Các hệ thống sửa chữa như hiệu đính được áp dụng để sửa chúng. Nhưng một số lỗi không được sửa chữa và được truyền lại cho các tế bào con. Đột biến ở sinh vật đa bào có thể được chia thành hai loại: • Đột biến soma là những đột biến xảy ra ở tế bào soma (cơ thể). Những đột biến này được truyền lại cho các tế bào con trong quá trình nguyên phân và lần lượt đến con cái của những tế bào đó, nhưng không được truyền sang con cái được sinh sản hữu tính. Ví dụ, một đột biến trong một tế bào da người có thể tạo ra một mảng tế bào da có cùng đột biến, nhưng nó sẽ không được truyền cho con cái của người đó. Đột biến dẫn đến bệnh bạch cầu tủy xương mãn tính (CML; xem câu chuyện mở đầu) là đột biến soma ở tế bào bạch cầu. • Đột biến dòng mầm là những đột biến xảy ra trong các tế bào của dòng mầm - những tế bào chuyên biệt tạo ra giao tử. Một giao tử có đột biến sẽ truyền nó cho một sinh vật mới khi thụ tinh. Sinh vật mới sẽ có đột biến trong mọi tế bào của cơ thể và sẽ truyền đột biến đó cho tất cả thế hệ con cháu của nó. Trong cả hai trường hợp, các đột biến có thể có hoặc không có ảnh hưởng đến kiểu hình. Đột biến có những ảnh hưởng về kiểu hình khác nhau Về mặt kiểu hình, chúng ta có thể hiểu đột biến dưới góc độ ảnh hưởng của chúng lên protein và chức năng của chúng (Hình 1 5.1). • Đột biến thầm lặng thường không ảnh hưởng đến chức năng của protein (xem Hình 15. IB). Nó có thể là đột biến ở vùng DNA không mã hóa protein hoặc có thể nằm ở vùng mã hóa của gen nhưng không ảnh hưởng đến trình tự axit amin. Do tính dư thừa của mã di truyền, sự thay đổi bazơ trong vùng mã hóa không phải lúc nào cũng gây ra sự thay đổi trong trình tự axit amin khi dịch mã mRNA bị thay đổi (xem Hình 15.2). Đột biến im lặng là phổ biến và chúng thường dẫn đến sự đa dạng di truyền mà không được biểu hiện dưới dạng khác biệt về kiểu hình. Chúng tôi nói "thường" ở đây vì một số đột biến thầm lặng trong vùng mã hóa thực sự ảnh hưởng đến chức năng protein. Một đột biến

thầm lặng có thể ảnh hưởng đến tính ổn định của mRNA hoặc có thể ảnh hưởng đến tốc độ dịch mã do sự khác biệt về độ phong phú của các tRNA cụ thể. Trong cả hai trường hợp, sự phong phú của protein có thể bị ảnh hưởng và điều này lại có thể ảnh hưởng đến kiểu hình. (A) (B) DNA â– Đột biến ^ mRNA { AA/VWW i \ A/VWVW i t Protein t CM Alen bình thường:Mã cho protein chức năng Đột biến im lặng: Mã cho protein chức năng (C) (D) \ owvm/m&XK A/VWWV \ A/WWW 1 m Mất đột biến chức năng: Mã cho protein không chức năng Tăng đột biến chức năng: Mã đối với protein có chức năng mới 15.1 Đột biến và kiểu hình kiểu hình protein. Đột biến có thể ảnh hưởng hoặc không ảnh hưởng. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 5.1 Đột biến gen Lifel 0e.com/at1 5.1 â€¢ Việc mất đột biến chức năng sẽ ảnh hưởng đến chức năng protein (xem Hình 15.1C). Một đột biến như vậy có thể khiến một gen không được biểu hiện chút nào, hoặc gen có thể được biểu hiện nhưng tạo ra một loại protein không còn đóng vai trò tế bào nữa, chẳng hạn như chức năng xúc tác của nó nếu nó là một enzyme. Các đột biến mất chức năng hầu như luôn thể hiện sự di truyền lặn ở các sinh vật lưỡng bội, bởi vì sự hiện diện của một alen kiểu hoang dã thường sẽ tạo ra đủ protein chức năng cho tế bào. Ví dụ, hãy nhớ lại trong Phần 12.1 rằng alen hạt nhăn quen thuộc ở cây đậu, được Mendel nghiên cứu ban đầu, là do sự mất đột biến chức năng lặn ở SBE1 (enzim phân nhánh tinh bột). Thông thường protein do gen này tạo ra sẽ xúc tác cho sự phân nhánh của tinh bột khi hạt phát triển. Ở thể đột biến, protein SBE1 không hoạt động và điều đó dẫn đến những thay đổi về thẩm thấu, gây ra vẻ ngoài nhăn nheo. • Việc tăng đột biến chức năng dẫn đến protein có chức năng bị thay đổi (xem Hình 15. ID). Loại đột biến này thường thể hiện tính di truyền trội vì sự hiện diện của alen kiểu hoang dã không ngăn cản alen đột biến hoạt động. Loại đột biến này thường gặp ở bệnh ung thư. Ví dụ, như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, phản ứng tổng hợp gen BCRABL là kết quả của đột biến chức năng gây ra sự phân chia tế bào không kiểm soát được.• Việc tăng đột biến chức năng dẫn đến protein có chức năng bị thay đổi (xem Hình 15. ID). Loại đột biến này thường thể hiện tính di truyền trội vì sự hiện diện của alen kiểu hoang dã không ngăn cản alen đột biến hoạt động. Loại đột biến này thường gặp ở bệnh ung thư. Ví dụ, như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, phản ứng tổng hợp gen BCRABL là kết quả của đột biến chức năng gây ra sự phân chia tế bào không kiểm soát được.• Việc tăng đột biến chức năng dẫn đến protein có chức năng bị thay đổi (xem Hình 15. ID). Loại đột biến này thường thể hiện tính di truyền trội vì sự hiện diện của alen kiểu hoang dã không ngăn cản alen đột biến hoạt động. Loại đột biến này thường gặp ở bệnh ung thư. Ví dụ, như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, phản ứng tổng hợp gen BCRABL là kết quả của đột biến chức năng gây ra sự phân chia tế bào không kiểm soát được.

306 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và Y học phân tử Ngoài các loại đột biến được trình bày trong Hình 15.1, còn có những đột biến có tác động tinh vi hơn đến kiểu hình. Ví dụ, một đột biến có điều kiện chỉ ảnh hưởng đến kiểu hình trong một số điều kiện hạn chế nhất định và không thể phát hiện được trong các điều kiện cho phép khác. Nhiều đột biến có điều kiện nhạy cảm với nhiệt độ, dẫn đến protein bị giảm độ ổn định ở nhiệt độ cao. Ví dụ, kiểu hình hạn chế điểm ở thỏ và mèo Xiêm (xem Hình 12.15) là do đột biến nhạy cảm với nhiệt độ (có điều kiện, mất chức năng) ở gen màu lông. Ở nhiệt độ cơ thể, protein do gen mã hóa không ổn định và không hoạt động, do đó con vật chỉ có bộ lông sẫm màu ở các chi lạnh hơn. Hầu hết các đột biến có thể được đảo ngược - chúng có thể bị đột biến lần thứ hai để DNA trở lại trình tự ban đầu hoặc trình tự mã hóa dẫn đến kiểu hình không đột biến. Chúng được gọi là đột biến đảo ngược. Khi điều này xảy ra trong một gen, nó sẽ khiến kiểu hình trở lại kiểu hoang dã. Tất cả các đột biến đều là sự thay đổi trong trình tự nucleotide của DNA (hoặc RNA trong trường hợp virus có bộ gen RNA). Chúng có thể là đột biến quy mô nhỏ chỉ làm thay đổi một hoặc một vài nucleotide hoặc có thể là đột biến quy mô lớn trong đó toàn bộ các đoạn DNA được sắp xếp lại, nhân đôi hoặc bị mất đi không thể cứu vãn được. Tiếp theo chúng ta sẽ xem xét các đột biến quy mô nhỏ, đặc biệt là đột biến điểm. Đột biến điểm là những thay đổi trong các nucleotide đơn. Đột biến điểm là sự cộng hoặc trừ của một nucleotide đơn hoặc sự thay thế một bazơ nucleotide này bằng một bazơ nucleotide khác. Có hai loại thay thế bazơ: • Sự chuyển tiếp là sự thay thế một purine bằng một purine khác, hoặc một pyrimidine cho một purine khác: Những thay đổi bazơ có thể xảy ra Purine Purine Pyrimidine Pyrimidine. € ¢ Sự chuyển hóa là sự thay thế một purine cho một purine khác. pyrimidine hoặc ngược lại: Những thay đổi bazơ có thể xảy ra Đột biến điểm trong vùng mã hóa của gen sẽ dẫn đến sự thay đổi trình tự mRNA, nhưng sự thay đổi trong mRNA có thể dẫn đến hoặc không dẫn đến thay đổi protein. Như chúng ta đã thảo luận, đột biến thầm

lặng không ảnh hưởng đến trình tự axit amin của polypeptide được mã hóa. Ngược lại, các đột biến sai nghĩa, vô nghĩa và dịch chuyển khung dẫn đến những thay đổi về protein, một số trong số đó là đột ngột (Hình 1 5.2). Đột biến MISSENSE Một số sự thay thế bazơ làm thay đổi mã di truyền sao cho một axit amin thay thế một axit amin khác trong protein. Chúng được gọi là đột biến tên lửa (xem Hình 15. 2C). Một ví dụ cụ thể là đột biến gây bệnh hồng cầu hình liềm, một bệnh rối loạn máu di truyền nghiêm trọng. Bệnh xảy ra ở những người mang hai bản sao của alen hình liềm của gen (3-globin - một tiểu đơn vị của huyết sắc tố, protein trong máu người mang oxy. Alen hình liềm khác với alen bình thường ở một cặp bazơ ,tạo ra một polypeptide khác với protein bình thường một axit amin. Những cá thể đồng hợp tử về alen lặn này có hồng cầu hình liềm, khiếm khuyết (Hình 15.3). Đột biến tên lửa có thể tạo ra một protein khiếm khuyết, nhưng thường thì nó không ảnh hưởng gì đến chức năng của protein. Ví dụ, một axit amin ưa nước có thể được thay thế bằng một axit amin ưa nước khác, do đó hình dạng của protein không thay đổi. Hoặc một đột biến tên lửa có thể làm giảm hiệu quả chức năng của protein thay vì làm nó bất hoạt hoàn toàn. Do đó, các cá thể đồng hợp tử về đột biến tên lửa ở một loại protein cần thiết cho sự sống có thể sống sót nếu giữ lại đủ chức năng của protein. Trong một số trường hợp, xảy ra hiện tượng tăng đột biến tên lửa chức năng. Một ví dụ là đột biến ở gen TP53 ở người, gen này mã hóa chất ức chế khối u - một loại protein ức chế chu kỳ tế bào (xem Phần 11.7). Một số đột biến nhất định của gen TP 53 khiến protein này không còn ức chế sự phân chia tế bào nữa mà thúc đẩy quá trình phân chia và ngăn chặn quá trình chết tế bào theo chương trình. Vì vậy, giống như protein tổng hợp BCRABL được mô tả trong câu chuyện mở đầu, loại đột biến này dẫn đến protein TP53 có chức năng gây ung thư (gây ung thư). Đột biến vô nghĩa Một đột biến vô nghĩa liên quan đến sự thay thế bazơ làm cho codon dừng (để dịch mã) hình thành ở đâu đó trong mRNA (xem Hình 15. 2D). Một đột biến vô nghĩa dẫn đến protein bị rút ngắn, vì quá trình dịch mã không diễn ra vượt quá điểm xảy ra đột biến. Ví dụ, một đột biến phổ biến gây bệnh thalassemia (một chứng rối loạn máu khác ảnh hưởng đến huyết sắc tố) ở người dân Địa Trung Hải là một đột biến vô nghĩa làm rút ngắn đáng kể tiểu đơn vị P-globin. Các protein bị rút ngắn thường không có chức năng; tuy nhiên, nếu đột biến vô nghĩa xảy ra gần vị trí 3' ở cuối gen, nó có thể không ảnh hưởng đến chức năng. Đột biến FRAME-SHIFT Không phải tất cả các đột biến điểm đều là sự thay thế bazơ. Một hoặc hai nucleotide có thể được chèn vào hoặc xóa khỏi chuỗi DNA. Những đột biến như vậy trong trình tự mã hóa được gọi là đột biến dịch khung vì chúng làm thay đổi khung đọc trong đó các codon ba bazơ được đọc trong quá trình dịch mã (xem Hình 15. 2E). Hãy nghĩ lại về codon như những từ có ba chữ cái, mỗi chữ cái tương ứng với một axit amin cụ thể. Dịch tiến hành codon bằng codon; nếu một nucleotide được thêm vào hoặc bớt đi khỏi mRNA thì ba chữ cáiDo đó, các cá thể đồng hợp tử về đột biến tên lửa ở một loại protein cần thiết cho sự sống có thể sống sót nếu giữ lại đủ chức năng của protein. Trong một số trường hợp, xảy ra hiện tượng tăng đột biến tên lửa chức năng. Một ví dụ là đột biến ở gen TP53 ở người, gen này mã hóa chất ức chế khối u - một loại protein ức chế chu kỳ tế bào (xem Phần 11.7). Một số đột biến nhất định của gen TP 53 khiến protein này không còn ức chế sự phân chia tế bào nữa mà thúc đẩy quá trình phân chia và ngăn chặn quá trình chết tế bào theo chương trình. Vì vậy, giống như protein tổng hợp BCRABL được mô tả trong câu chuyện mở đầu, loại đột biến này dẫn đến protein TP53 có chức năng gây ung thư (gây ung thư). Đột biến vô nghĩa Một đột biến vô nghĩa liên quan đến sự thay thế bazơ làm cho codon dừng (để dịch mã) hình thành ở đâu đó trong mRNA (xem Hình 15. 2D). Một đột biến vô nghĩa dẫn đến protein bị rút ngắn, vì quá trình dịch mã không diễn ra vượt quá điểm xảy ra đột biến. Ví dụ, một đột biến phổ biến gây bệnh thalassemia (một chứng rối loạn máu khác ảnh hưởng đến huyết sắc tố) ở người dân Địa Trung Hải là một đột biến vô nghĩa làm rút ngắn đáng kể tiểu đơn vị P-globin. Các protein bị rút ngắn thường không có chức năng; tuy nhiên, nếu đột biến vô nghĩa xảy ra gần vị trí 3' ở cuối gen, nó có thể không ảnh hưởng đến chức năng. Đột biến FRAME-SHIFT Không phải tất cả các đột biến điểm đều là sự thay thế bazơ. Một hoặc hai nucleotide có thể được chèn vào hoặc xóa khỏi chuỗi DNA. Những đột biến như vậy trong trình tự mã hóa được gọi là đột biến dịch khung vì chúng làm thay đổi khung đọc trong đó các codon ba bazơ được đọc trong quá trình dịch mã (xem Hình 15. 2E). Hãy nghĩ lại về codon như những từ có ba chữ cái, mỗi chữ cái tương ứng với một axit amin cụ thể. Dịch tiến hành codon bằng codon; nếu một nucleotide được thêm vào hoặc bớt đi khỏi mRNA thì ba chữ cáiDo đó, các cá thể đồng hợp tử về đột biến tên lửa ở một loại protein cần thiết cho sự sống có thể sống sót nếu giữ lại đủ chức năng của protein. Trong một số trường hợp, xảy ra hiện tượng tăng đột biến tên lửa chức năng. Một ví dụ là đột biến ở gen TP53 ở người, gen này mã hóa chất ức chế khối u - một loại

protein ức chế chu kỳ tế bào (xem Phần 11.7). Một số đột biến nhất định của gen TP 53 khiến protein này không còn ức chế sự phân chia tế bào nữa mà thúc đẩy quá trình phân chia và ngăn chặn quá trình chết tế bào theo chương trình. Vì vậy, giống như protein tổng hợp BCRABL được mô tả trong câu chuyện mở đầu, loại đột biến này dẫn đến protein TP53 có chức năng gây ung thư (gây ung thư). Đột biến vô nghĩa Một đột biến vô nghĩa liên quan đến sự thay thế bazơ làm cho codon dừng (để dịch mã) hình thành ở đâu đó trong mRNA (xem Hình 15. 2D). Một đột biến vô nghĩa dẫn đến protein bị rút ngắn, vì quá trình dịch mã không diễn ra vượt quá điểm xảy ra đột biến. Ví dụ, một đột biến phổ biến gây bệnh thalassemia (một chứng rối loạn máu khác ảnh hưởng đến huyết sắc tố) ở người dân Địa Trung Hải là một đột biến vô nghĩa làm rút ngắn đáng kể tiểu đơn vị P-globin. Các protein bị rút ngắn thường không có chức năng; tuy nhiên, nếu đột biến vô nghĩa xảy ra gần vị trí 3' ở cuối gen, nó có thể không ảnh hưởng đến chức năng. Đột biến FRAME-SHIFT Không phải tất cả các đột biến điểm đều là sự thay thế bazơ. Một hoặc hai nucleotide có thể được chèn vào hoặc xóa khỏi chuỗi DNA. Những đột biến như vậy trong trình tự mã hóa được gọi là đột biến dịch khung vì chúng làm thay đổi khung đọc trong đó các codon ba bazơ được đọc trong quá trình dịch mã (xem Hình 15. 2E). Hãy nghĩ lại về codon như những từ có ba chữ cái, mỗi chữ cái tương ứng với một axit amin cụ thể. Dịch tiến hành codon bằng codon; nếu một nucleotide được thêm vào hoặc bớt đi khỏi mRNA thì ba chữ cáiCác protein bị rút ngắn thường không có chức năng; tuy nhiên, nếu đột biến vô nghĩa xảy ra gần vị trí 3' ở cuối gen, nó có thể không ảnh hưởng đến chức năng. Đột biến FRAME-SHIFT Không phải tất cả các đột biến điểm đều là sự thay thế bazơ. Một hoặc hai nucleotide có thể được chèn vào hoặc xóa khỏi chuỗi DNA. Những đột biến như vậy trong trình tự mã hóa được gọi là đột biến dịch khung vì chúng làm thay đổi khung đọc trong đó các codon ba bazơ được đọc trong quá trình dịch mã (xem Hình 15. 2E). Hãy nghĩ lại về codon như những từ có ba chữ cái, mỗi chữ cái tương ứng với một axit amin cụ thể. Dịch tiến hành codon bằng codon; nếu một nucleotide được thêm vào hoặc bớt đi khỏi mRNA thì ba chữ cáiCác protein bị rút ngắn thường không có chức năng; tuy nhiên, nếu đột biến vô nghĩa xảy ra gần vị trí 3' ở cuối gen, nó có thể không ảnh hưởng đến chức năng. Đột biến FRAME-SHIFT Không phải tất cả các đột biến điểm đều là sự thay thế bazơ. Một hoặc hai nucleotide có thể được chèn vào hoặc xóa khỏi chuỗi DNA. Những đột biến như vậy trong trình tự mã hóa được gọi là đột biến dịch khung vì chúng làm thay đổi khung đọc trong đó các codon ba bazơ được đọc trong quá trình dịch mã (xem Hình 15. 2E). Hãy nghĩ lại về codon như những từ có ba chữ cái, mỗi chữ cái tương ứng với một axit amin cụ thể. Dịch tiến hành codon bằng codon; nếu một nucleotide được thêm vào hoặc bớt đi khỏi mRNA thì ba chữ cái

15.1 Đột biến là gì? 307 (A) Chuỗi mẫu DNA loại hoang dã (bình thường) mRNA 3' Tôi 5' I Phiên mã t \ Dịch thuật Polypeptide (B) Đột biến im lặng Đột biến ở vị trí 12 trong DNA: A thay vì chuỗi DNA mẫu C mRNA 3' BIBIIBIB9I ^Phiên mã ^Dịch thuật Polypeptide Â®Â®Â®Â®S9 Kết quả: Không thay đổi trình tự axit amin (C) Đột biến sai nghĩa Đột biến ở vị trí 14 trong DNA: Chuỗi mẫu A thay vì T I Phiên mã mRNA 5' I I Dịch thuật Polypeptide Kết quả: Axit amin thay đổi ở vị trí 5; Val thay vì Asp "từ" bị thay đổi khi quá trình dịch mã diễn ra vượt quá điểm đó và kết quả là một chuỗi axit amin hoàn toàn khác. Đột biến dịch khung hầu như luôn dẫn đến việc tạo ra các protein không có chức năng. Đột biến nhiễm sắc thể là những thay đổi sâu rộng trong vật liệu di truyền. Những thay đổi ở các nucleotide đơn lẻ không phải là những thay đổi mạnh mẽ nhất có thể xảy ra trong vật liệu di truyền. Toàn bộ phân tử DNA có thể đứt ra và nối lại, làm gián đoạn nghiêm trọng chuỗi thông tin di truyền. Có bốn loại đột biến như vậy (D) Đột biến vô nghĩa Đột biến ở vị trí 5 trong DNA: T thay vì mẫu C 3'TSf T BBBBBBBBBBBBB strand I Phiên mã mRNA 5' I I Dịch thuật Polypeptide Kết quả: Chỉ dịch mã một axit amin; không tạo ra protein (E) Đột biến dịch khung Đột biến bằng cách chèn T vào giữa bazơ 6 và 7 trong DNA ST v BIIBII t Chuỗi mẫu IHlliaiBiHBB 5' Phiên mã mRNA 5'MHi mmmmmmmmmmmmmmm BBIBIIacucccogauua. ^Polypeptide dịch mã Kết quả: Tất cả các axit amin thay đổi ngoài điểm chèn 15.2 Đột biến điểm Khi chúng xảy ra trong vùng mã hóa của protein, những thay đổi bazơ đơn lẻ có thể gây ra đột biến im lặng, sai nghĩa, vô nghĩa hoặc dịch chuyển khung. \ Tế bào hình liềm 15.3 Tế bào hồng cầu hình liềm và bình thường Tế bào hồng cầu bị biến dạng ở bên trái là do đột biến tên lửa và axit amin không chính xác ở một trong hai polypeptide của huyết sắc tố. e$je Sri Go to Media Clip 15.1 Tế bào hình liềm: Biến dạng do đột biến Lifel 0e.com/mc1 5.1

308 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và Y học phân tử (A) Xóa là mất một đoạn nhiễm sắc thể, j ab*f g X. (mất) (B) s \ Kết quả sao chép và xóa khi nhiễm sắc thể tương đồng bị đứt ở các điểm khác nhau... v J ...và hoán đổi các phân đoạn. _ _ / T . bạn > / (C) Kết quả đảo ngược khi một đoạn bị hỏng được chèn theo thứ tự ngược lại. -â–º (D) Sự chuyển vị tương hỗ xảy ra khi các nhiễm sắc thể không tương đồng trao đổi các đoạn. MS9DDE3BS33& M3QBCB3EB& 15.4 Đột biến nhiễm sắc thể Nhiễm sắc thể có thể bị đứt trong quá trình sao chép và các phần của nhiễm sắc thể sau đó có thể nối lại không chính xác. Điều này có thể dẫn đến việc xóa (A và B), sao chép (B), đảo ngược (C) hoặc chuyển vị qua lại (D). Lưu ý rằng các chữ cái trên các hình minh họa này đại diện cho các đoạn nhiễm sắc thể lớn. Vì nhiễm sắc thể chứa các vùng DNA không mã hóa nên mỗi đoạn có thể bao gồm từ 0 đến hàng trăm hoặc hàng nghìn gen. đột biến nhiễm sắc thể: mất đoạn, nhân đôi, đảo đoạn và dịch mã. Những đột biến này có thể được gây ra bởi sự tổn thương nghiêm trọng đối với nhiễm sắc thể do tác nhân gây đột biến hoặc do sai sót nghiêm trọng trong quá trình sao chép nhiễm sắc thể. • Việc xóa xảy ra bằng cách loại bỏ một phần vật liệu di truyền và có thể xảy ra nếu nhiễm sắc thể bị đứt ở hai điểm rồi nối lại, để lại DNA giữa các lần đứt (Hình 15.4A). • Sự nhân đôi có thể được tạo ra cùng lúc với việc xóa và có thể xảy ra nếu các nhiễm sắc thể tương đồng bị đứt ở các vị trí khác nhau và sau đó kết nối lại với các đối tác sai (Hình 1 5.4B). Một trong hai nhiễm sắc thể có một đoạn bị xóa và nhiễm sắc thể kia có hai bản sao (bản sao) của cùng một đoạn. â€¢ Sự đảo ngược cũng có thể xảy ra do sự đứt gãy và nối lại của nhiễm sắc thể và có thể xảy ra nếu một đoạn DNA trở thành " bị lật," sao cho nó chạy theo hướng ngược lại với hướng ban đầu của nó (Hình 15.4C). • Sự chuyển vị xảy ra khi một đoạn nhiễm sắc thể bị đứt ra và gắn vào một nhiễm sắc thể khác. Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 11.5, sự chuyển vị của một đoạn lớn nhiễm sắc thể 21 là một trong những nguyên nhân gây ra hội chứng Down. Sự chuyển vị có thể liên quan đến sự trao đổi qua lại của các đoạn nhiễm sắc thể, như trong Hình 1 5.4D. Câu chuyện mở đầu của chương này mô tả sự hình thành gen gây ung thư là kết quả của sự chuyển vị tương hỗ giữa nhiễm sắc thể 9 và 22. Retrovirus và transposon có thể gây mất đột biến hoặc sao chép chức năng. Trong Phần 14.2 chúng ta đã đề cập rằng một số loại virus nhất định được gọi là retrovirus có thể chèn gen của chúng vào vật chất vào bộ gen của tế bào chủ. Sự chèn vào như vậy xảy ra một cách ngẫu nhiên và nếu xảy ra trong một gen, nó có thể gây ra sự mất đột biến chức năng ở gen đó. Trong nhiều trường hợp, DNA virus vẫn còn trong bộ gen của vật chủ và được truyền từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo. Khi điều này xảy ra, virus được gọi là retrovirus nội sinh. Retrovirus nội sinh rất phổ biến - trên thực tế, chúng chiếm từ 5 đến 8% bộ gen của con người! Một dạng DNA khác,được gọi là transposon hay phần tử có thể thay thế, cũng có thể tự chèn vào gen và gây đột biến. Như chúng ta sẽ thấy trong Chương 17, các transposon rất phổ biến ở cả bộ gen của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Transposon là một chuỗi DNA gồm vài trăm đến vài nghìn cặp bazơ có thể di chuyển từ vị trí này trong bộ gen sang vị trí khác. Nó thường mang các gen mã hóa các enzyme cần thiết cho chuyển động này. Một số transposon tự cắt ra khỏi vị trí của chúng trong bộ gen và sau đó chèn vào các vị trí khác (chế độ chuyển vị "cắt và dán"). Những transposon này không phải lúc nào cũng được cắt bỏ một cách sạch sẽ mà để lại những chuỗi ngắn gồm một vài cặp bazơ và trở thành đột biến vĩnh viễn ở các gen bị ảnh hưởng. Các transposon khác trước tiên tự sao chép, sau đó các bản sao mới được chèn vào các vị trí mới trong bộ gen (chế độ "sao chép và dán"). Một chuỗi DNA bộ gen đôi khi được mang theo cùng với DNA transposon khi nó di chuyển và điều này dẫn đến sự nhân đôi gen. Như chúng tôi sẽ lưu ý dưới đây, những sự kiện sao chép gen này đóng một vai trò quan trọng trong quá trình tiến hóa. Đột biến có thể là tự phát hoặc gây ra. Việc phân biệt giữa đột biến là tự phát hoặc gây ra là rất hữu ích, dựa trên nguyên nhân của chúng. Đột biến tự phát là những thay đổi vĩnh viễn trong vật liệu di truyền xảy ra mà không có bất kỳ tác động nào từ bên ngoài. Sự chuyển động của transposon là một ví dụ về đột biến tự phát. Đột biến tự phát cũng có thể xảy ra do các quá trình tế bào không hoàn hảo và có thể xảy ra theo một số cơ chế: • Bốn bazơ nucleotide của DNA có thể có cấu trúc khác nhau, dẫn đến sai lầm trong quá trình sao chép. Mỗi bazơ có thể tồn tại ở hai dạng khác nhau (gọi là tautomer), một dạng phổ biến và một dạng hiếm. Khi một bazơ tạm thời hình thành tautome hiếm của nó, nó có thể ghép cặp với bazơ sai. Ví dụ, C thường ghép đôi với G, nhưng nếu C ở dạng tautome hiếm của nó tại thời điểm sao chép DNA, thì nó ghép đôi với (và DNAnhững sự kiện sao chép gen này đóng một vai trò quan trọng trong quá trình tiến hóa. Đột biến có thể là tự phát hoặc gây ra. Việc phân biệt giữa đột biến là tự phát hoặc gây ra là rất hữu ích, dựa trên nguyên nhân của chúng. Đột biến tự phát là những thay đổi vĩnh viễn trong vật liệu di truyền xảy ra mà không có bất kỳ tác động nào từ bên ngoài. Sự chuyển động của transposon

là một ví dụ về đột biến tự phát. Đột biến tự phát cũng có thể xảy ra do các quá trình tế bào không hoàn hảo và có thể xảy ra theo một số cơ chế: • Bốn bazơ nucleotide của DNA có thể có cấu trúc khác nhau, dẫn đến sai lầm trong quá trình sao chép. Mỗi bazơ có thể tồn tại ở hai dạng khác nhau (gọi là tautomer), một dạng phổ biến và một dạng hiếm. Khi một bazơ tạm thời hình thành tautome hiếm của nó, nó có thể ghép cặp với bazơ sai. Ví dụ, C thường ghép đôi với G, nhưng nếu C ở dạng tautome hiếm của nó tại thời điểm sao chép DNA, thì nó ghép đôi với (và DNAnhững sự kiện sao chép gen này đóng một vai trò quan trọng trong quá trình tiến hóa. Đột biến có thể là tự phát hoặc gây ra. Việc phân biệt giữa đột biến là tự phát hoặc gây ra là rất hữu ích, dựa trên nguyên nhân của chúng. Đột biến tự phát là những thay đổi vĩnh viễn trong vật liệu di truyền xảy ra mà không có bất kỳ tác động nào từ bên ngoài. Sự chuyển động của transposon là một ví dụ về đột biến tự phát. Đột biến tự phát cũng có thể xảy ra do các quá trình tế bào không hoàn hảo và có thể xảy ra theo một số cơ chế: • Bốn bazơ nucleotide của DNA có thể có cấu trúc khác nhau, dẫn đến sai lầm trong quá trình sao chép. Mỗi bazơ có thể tồn tại ở hai dạng khác nhau (gọi là tautomer), một dạng phổ biến và một dạng hiếm. Khi một bazơ tạm thời hình thành tautome hiếm của nó, nó có thể ghép cặp với bazơ sai. Ví dụ, C thường ghép đôi với G, nhưng nếu C ở dạng tautome hiếm của nó tại thời điểm sao chép DNA, thì nó ghép đôi với (và DNA

15.1 Đột biến là gì? 309 (A) Đột biến tự phát (B) Đột biến cảm ứng H Bazơ này không thể N ghép đôi với G mà thay vào đó XH 1 bắt cặp với A. Dạng cytosine bị khử amin (= uracil) (C) Hậu quả của một trong hai đột biến B * * * AATGCTG â€¢â€¢â€¢ B***ttacgao*Â» Trình tự ban đầu f Một đột biến tự phát hoặc cảm ứng của C xảy ra. T -â–º 1>>Â`AATGCTG>>Â` i-'TTACGAC-** 15.5 Đột biến tự phát và cảm ứng (A) Tất cả bốn bazơ nitơ trong DNA đều tồn tại ở cả hai dạng phổ biến (phổ biến) và một dạng hiếm gặp. Khi một bazơ tự hình thành tautome hiếm của nó, nó có thể ghép đôi với một bazơ khác. (B) Các chất gây đột biến như axit nitơ (HN02) có thể gây ra những thay đổi về bazơ. (C) Kết quả của cả đột biến tự phát và đột biến cảm ứng là những thay đổi vĩnh viễn trong trình tự DNA sau khi sao chép. Polymerase sẽ chèn) A. Kết quả là đột biến điểm: G — > A (Hình 1 5.5A và C). • Các bazơ trong DNA có thể thay đổi do một phản ứng hóa học - ví dụ, mất một nhóm amino trong cytosine (một phản ứng gọi là khử amin). Nếu điều này xảy ra trong phân tử DNA thì lỗi thường sẽ được sửa chữa. Tuy nhiên, do cơ chế sửa chữa không hoàn hảo nên đôi khi nucleotide bị thay đổi vẫn tồn tại trong quá trình sao chép. Trong những trường hợp này, DNA polymerase sẽ thêm A (kết hợp bazơ với U) thay vì G (thường kết hợp với C). • DNA polymerase có thể mắc lỗi trong quá trình sao chép (xem Phần 13.4) - ví dụ, bằng cách chèn chữ T đối diện với chữ G. Hầu hết các lỗi này được sửa chữa bằng chức năng hiệu đính của phức hợp sao chép, nhưng một số lỗi không bị phát hiện và trở nên vĩnh viễn. ™ Giảm phân không hoàn hảo. Sự không phân ly - sự không thể phân tách của các nhiễm sắc thể tương đồng trong quá trình phân bào - có thể xảy ra, dẫn đến quá nhiều hoặc quá ít một nhiễm sắc thể (xem Hình 11.20). Sự đứt gãy và nối lại nhiễm sắc thể ngẫu nhiên có thể tạo ra sự mất đoạn, nhân đôi, đảo ngược hoặc chuyển vị. Đột biến cảm ứng xảy ra khi một tác nhân nào đó từ bên ngoài tế bào - tác nhân gây đột biến - gây ra sự thay đổi vĩnh viễn trong DNA. Khi chúng ta Cặp C bị đột biến với A thay vì Chuỗi mẫu G. V^ B â€¢ â€¢ â€¢TTACAAC- â€¢ â€¢ B / Các chuỗi mới được sao chép H*"AatgctgÂ`-Â «1 B * * 'TTACGAC* â€¢ â€¢ Chuỗi mẫu^ Mặc dù C bị đột biến thường trở lại C bình thường, một cách tự nhiên hoặc bằng cơ chế sửa chữa DNA... _"'*AATGCTGâ€œ* B- --TTACGAC---B â€¢ â€¢ â€¢AATGTTG* â€¢ *| B â€¢ â€¢ â€¢TTACAAC- â€¢ â€¢ B Trình tự đột biến Sao chép là bình thường > - - ...cái "lỗi lầm" A vẫn còn, truyền bá một chuỗi đột biến. đã đề cập ở trên, retrovirus có thể hoạt động như chất gây đột biến. Ngoài ra, một số hóa chất và bức xạ có thể gây đột biến: • Một số hóa chất có thể làm thay đổi bazơ nucleotide. Ví dụ, axit nitơ (HN02) và các phân tử tương tự có thể phản ứng với cytosine và chuyển nó thành uracil bằng cách khử amin. Cụ thể hơn, chúng chuyển đổi một nhóm amino trên cytosine (– NH2) thành nhóm keto (– C=0) (Hình 1 5.5 B).Sự thay đổi này có kết quả tương tự như sự khử amin tự phát: thay vì G, DNA polymerase chèn A vào (xem Hình 15. 5C). • Một số hóa chất thêm nhóm vào bazơ. Ví dụ, benzopyrene, một thành phần của khói thuốc lá, thêm một nhóm hóa học lớn vào guanine, khiến nó không thể ghép cặp bazơ. Khi DNA polymerase đạt đến một guanine biến đổi như vậy, nó sẽ chèn ngẫu nhiên một trong bốn bazơ vào. Ba phần tư thời gian base được chèn vào không phải là cytosine và dẫn đến đột biến. ™ Bức xạ làm hỏng vật liệu di truyền. Bức xạ có thể làm hỏng DNA theo hai cách. Đầu tiên, bức xạ ion hóa (bao gồm tia X, tia gamma và bức xạ từ các

đồng vị không ổn định) tạo ra các hóa chất có tính phản ứng cao gọi là gốc tự do. Các gốc tự do có thể thay đổi các bazơ trong DNA thành các dạng không được DNA polymerase nhận ra. Bức xạ ion hóa cũng có thể phá vỡ khung đường-phosphate của DNA, gây ra những bất thường về nhiễm sắc thể. Thứ hai, bức xạ cực tím (từ mặt trời hoặc đèn nhuộm da) bị thymine hấp thụ, khiến nó hình thành liên kết cộng hóa trị với các bazơ lân cận. Điều này cũng ảnh hưởng đến quá trình sao chép DNA bằng cách làm biến dạng chuỗi xoắn kép.

310 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử Khi 5'-methylcytosine mất nhóm amino, tạo ra thymine. Vì thymine là một base DNA bình thường nên nó không bị loại bỏ. - \ CHQ JSk JM O T GGATCACTC CCTAGTGAG 5'-Methylcytosine CHQ T Khi DNA sao chép, một nửa DNA con bị đột biến và một nửa là bình thường. 50% ggattactc GGATTACTC CCTAATGAG CCTAqTGAG Sự sao chép Thymine 50% J GGATCACTC CCTAGTGAG 15.6 5'-Methylcytosine trong DNA Là một "Điểm Nóng" đối với đột biến Nếu cytosine đã bị methyl hóa thành 5'-methylcytosine, thì đột biến khó có thể được sửa chữa và cặp bazơ C-G được thay thế bằng cặp T-A. Chất gây đột biến có thể là tự nhiên hoặc nhân tạo Nhiều người liên tưởng chất gây đột biến với các vật liệu do con người tạo ra, nhưng cũng giống như có nhiều hóa chất do con người tạo ra gây đột biến, cũng có nhiều chất gây đột biến xuất hiện một cách tự nhiên. Thực vật (và ở mức độ thấp hơn là động vật) tạo ra hàng nghìn phân tử nhỏ với nhiều chức năng khác nhau, chẳng hạn như bảo vệ chống lại mầm bệnh (xem Chương 39). Một số trong số này có khả năng gây đột biến và gây ung thư. Ví dụ về chất gây đột biến do con người tạo ra là nitrit, được sử dụng để bảo quản thịt. Khi ở động vật có vú, nitrit được chuyển đổi bởi mạng lưới nội chất trơn (SER) thành nitrosamine, chất gây đột biến mạnh vì chúng gây ra sự khử amin của cytosine (xem ở trên). Một ví dụ về chất gây đột biến xuất hiện tự nhiên là aflatoxin, được tạo ra bởi nấm mốc Aspergillus. Khi động vật có vú ăn phải nấm mốc, aflatoxin được ER chuyển hóa thành một sản phẩm, giống như benzopyrene từ khói thuốc lá, liên kết với guanine; điều này cũng gây ra đột biến. Bức xạ cũng có thể do con người tạo ra hoặc tự nhiên. Một số đồng vị được tạo ra trong các lò phản ứng hạt nhân và vụ nổ bom hạt nhân chắc chắn có hại. Ví dụ, các nghiên cứu sâu rộng đã cho thấy sự gia tăng đột biến ở những người sống sót sau vụ ném bom nguyên tử xuống Nhật Bản vào năm 1945. Như đã đề cập trước đó, bức xạ cực tím tự nhiên trong ánh sáng mặt trời cũng gây ra đột biến, trong trường hợp này là do ảnh hưởng đến thymine và ở mức độ thấp hơn là các bazơ khác. trong ADN. Các nhà hóa sinh đã ước tính mức độ tổn hại DNA xảy ra trong bộ gen của con người trong những trường hợp bình thường: trong số 3,2 tỷ cặp bazơ của bộ gen, có khoảng 16.000 sự kiện gây tổn hại DNA trên mỗi tế bào mỗi ngày, trong đó 80% được sửa chữa. Một số cặp bazơ dễ bị đột biến hơn các cặp bazơ khác. Ở một số vùng nhất định của DNA, nhiều gốc cytosine có nhóm methyl được thêm vào ở vị trí 5&39; vị trí, tạo thành 5'-methylcytosine. Quá trình methyl hóa này đóng một vai trò quan trọng trong việc điều hòa gen (xem Phần 16.4). Trình tự DNA đã tiết lộ rằng đột biến "điểm nóng" thường nằm ở nơi cytosine đã bị methyl hóa. Như chúng ta đã thảo luận ở trên, cytosine không được methyl hóa có thể mất nhóm amino, một cách tự nhiên hoặc do tác nhân gây đột biến hóa học, để tạo thành uracil (xem Hình 15.5). Loại lỗi này thường được tế bào phát hiện và sửa chữa vì uracil được coi là không phù hợp với DNA (nó chỉ xảy ra trong RNA). Tuy nhiên,khi 5'-methylcytosine mất nhóm amino, sản phẩm là thymine, một cơ sở tự nhiên cho DNA (Hình 1 5.6). Cơ chế sửa chữa DNA bỏ qua thymine này. Tuy nhiên, trong quá trình sao chép, cơ chế sửa chữa không khớp sẽ nhận ra rằng G-T là một cặp không khớp, mặc dù nó không thể biết cơ sở nào không chính xác. Một nửa thời gian nó khớp C mới với G, nhưng nửa còn lại nó khớp A mới với T, dẫn đến đột biến. Đột biến có cả lợi ích và cái giá phải trả Như chúng ta sẽ thấy trong Phần Bảy của cuốn sách này, đột biến là nguyên liệu thô của quá trình tiến hóa: chúng cung cấp sự đa dạng di truyền giúp cho chọn lọc tự nhiên có thể thực hiện được. Sự đa dạng này có thể có lợi theo hai cách. Đầu tiên, một đột biến ở tế bào soma có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật. Thứ hai, một đột biến ở tế bào dòng mầm có thể không có lợi ích chọn lọc ngay lập tức đối với sinh vật, nhưng nó có thể gây ra sự thay đổi về kiểu hình ở thế hệ con của sinh vật đó. Nếu môi trường thay đổi ở thế hệ sau, đột biến này có thể có lợi và do đó được lựa chọn trong các điều kiện mới. Chúng ta đã thấy rằng sự nhân đôi gen có thể xảy ra thông qua sự sắp xếp lại nhiễm sắc thể hoặc thông qua sự chuyển động của các transposon. Sao chép gen không phải lúc nào cũng có hại và là nguồn biến thể di truyền quan trọng. Trong một cặp gen nhân đôi, một gen có thể tiếp tục đóng vai trò ban đầu của nó trong tế bào, trong khi gen kia có thể thu được đột biến chức năng để tạo ra kiểu hình mới. Đối với bất kỳ đột biến nào khác, điều này có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật

hoặc nó có thể mang lại lợi thế chọn lọc cho thế hệ sau. Ngược lại, đột biến ở các gen có sản phẩm cần thiết cho các quá trình tế bào bình thường thường có hại, đặc biệt nếu chúng xảy ra ở tế bào dòng mầm. Trong những trường hợp như vậy, một số con cái có thể thừa hưởng các alen lặn có hại ở trạng thái đồng hợp tử. Ở dạng cực đoan, những đột biến như vậy tạo ra kiểu hình gây chết người, giết chết sinh vật trong quá trình phát triển ban đầu. Đột biến ở tế bào soma cũng có thể gây ra những hậu quả có hại nghiêm trọng cho sinh vật. Trong Chương 11, chúng tôi đã mô tả các đột biến ở gen gây ung thư có thể dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được như thế nào, trong khi việc mất đi các đột biến chức năng ở các gen ức chế khối u có thể ngăn chặn sự ức chế phân chia tế bào ở các tế bào thường không phân chia. Cả hai loại đột biến đều có thể dẫn đến ung thư và chúng có thể là tự phát hoặc do nguyên nhân gây ra. Mặc dù hiện tượng gây đột biến tự phát không nằm trong tầm kiểm soát của chúng ta nhưng chúng ta chắc chắn có thể cố gắng tránh các chất gây đột biến và bức xạ. Không đáng ngạc nhiên.Đột biến có cả lợi ích và cái giá phải trả Như chúng ta sẽ thấy trong Phần Bảy của cuốn sách này, đột biến là nguyên liệu thô của quá trình tiến hóa: chúng cung cấp sự đa dạng di truyền giúp cho chọn lọc tự nhiên có thể thực hiện được. Sự đa dạng này có thể có lợi theo hai cách. Đầu tiên, một đột biến ở tế bào soma có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật. Thứ hai, một đột biến ở tế bào dòng mầm có thể không có lợi ích chọn lọc ngay lập tức đối với sinh vật, nhưng nó có thể gây ra sự thay đổi về kiểu hình ở thế hệ con của sinh vật đó. Nếu môi trường thay đổi ở thế hệ sau, đột biến này có thể có lợi và do đó được lựa chọn trong các điều kiện mới. Chúng ta đã thấy rằng sự nhân đôi gen có thể xảy ra thông qua sự sắp xếp lại nhiễm sắc thể hoặc thông qua sự chuyển động của các transposon. Sao chép gen không phải lúc nào cũng có hại và là nguồn biến thể di truyền quan trọng. Trong một cặp gen nhân đôi, một gen có thể tiếp tục đóng vai trò ban đầu của nó trong tế bào, trong khi gen kia có thể thu được đột biến chức năng để tạo ra kiểu hình mới. Đối với bất kỳ đột biến nào khác, điều này có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật hoặc nó có thể mang lại lợi thế chọn lọc cho thế hệ sau. Ngược lại, đột biến ở các gen có sản phẩm cần thiết cho các quá trình tế bào bình thường thường có hại, đặc biệt nếu chúng xảy ra ở tế bào dòng mầm. Trong những trường hợp như vậy, một số con cái có thể thừa hưởng các alen lặn có hại ở trạng thái đồng hợp tử. Ở dạng cực đoan, những đột biến như vậy tạo ra kiểu hình gây chết người, giết chết sinh vật trong quá trình phát triển ban đầu. Đột biến ở tế bào soma cũng có thể gây ra những hậu quả có hại nghiêm trọng cho sinh vật. Trong Chương 11, chúng tôi đã mô tả các đột biến ở gen gây ung thư có thể dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được như thế nào, trong khi việc mất đi các đột biến chức năng ở các gen ức chế khối u có thể ngăn chặn sự ức chế phân chia tế bào ở các tế bào thường không phân chia. Cả hai loại đột biến đều có thể dẫn đến ung thư và chúng có thể là tự phát hoặc do nguyên nhân gây ra. Mặc dù hiện tượng gây đột biến tự phát không nằm trong tầm kiểm soát của chúng ta nhưng chúng ta chắc chắn có thể cố gắng tránh các chất gây đột biến và bức xạ. Không đáng ngạc nhiên.Đột biến có cả lợi ích và cái giá phải trả Như chúng ta sẽ thấy trong Phần Bảy của cuốn sách này, đột biến là nguyên liệu thô của quá trình tiến hóa: chúng cung cấp sự đa dạng di truyền giúp cho chọn lọc tự nhiên có thể thực hiện được. Sự đa dạng này có thể có lợi theo hai cách. Đầu tiên, một đột biến ở tế bào soma có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật. Thứ hai, một đột biến ở tế bào dòng mầm có thể không có lợi ích chọn lọc ngay lập tức đối với sinh vật, nhưng nó có thể gây ra sự thay đổi về kiểu hình ở thế hệ con của sinh vật đó. Nếu môi trường thay đổi ở thế hệ sau, đột biến này có thể có lợi và do đó được lựa chọn trong các điều kiện mới. Chúng ta đã thấy rằng sự nhân đôi gen có thể xảy ra thông qua sự sắp xếp lại nhiễm sắc thể hoặc thông qua sự chuyển động của các transposon. Sao chép gen không phải lúc nào cũng có hại và là nguồn biến thể di truyền quan trọng. Trong một cặp gen nhân đôi, một gen có thể tiếp tục đóng vai trò ban đầu của nó trong tế bào, trong khi gen kia có thể thu được đột biến chức năng để tạo ra kiểu hình mới. Đối với bất kỳ đột biến nào khác, điều này có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật hoặc nó có thể mang lại lợi thế chọn lọc cho thế hệ sau. Ngược lại, đột biến ở các gen có sản phẩm cần thiết cho các quá trình tế bào bình thường thường có hại, đặc biệt nếu chúng xảy ra ở tế bào dòng mầm. Trong những trường hợp như vậy, một số con cái có thể thừa hưởng các alen lặn có hại ở trạng thái đồng hợp tử. Ở dạng cực đoan, những đột biến như vậy tạo ra kiểu hình gây chết người, giết chết sinh vật trong quá trình phát triển ban đầu. Đột biến ở tế bào soma cũng có thể gây ra những hậu quả có hại nghiêm trọng cho sinh vật. Trong Chương 11, chúng tôi đã mô tả các đột biến ở gen gây ung thư có thể dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được như thế nào, trong khi việc mất đi các đột biến chức năng ở các gen ức chế khối u có thể ngăn chặn sự ức chế phân chia tế bào ở các tế bào thường không phân chia. Cả hai

loại đột biến đều có thể dẫn đến ung thư và chúng có thể là tự phát hoặc do nguyên nhân gây ra. Mặc dù hiện tượng gây đột biến tự phát không nằm trong tầm kiểm soát của chúng ta nhưng chúng ta chắc chắn có thể cố gắng tránh các chất gây đột biến và bức xạ. Không đáng ngạc nhiên.trong khi cái còn lại có thể đạt được sự đột biến về chức năng tạo ra kiểu hình mới. Đối với bất kỳ đột biến nào khác, điều này có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật hoặc nó có thể mang lại lợi thế chọn lọc cho thế hệ sau. Ngược lại, đột biến ở các gen có sản phẩm cần thiết cho các quá trình tế bào bình thường thường có hại, đặc biệt nếu chúng xảy ra ở tế bào dòng mầm. Trong những trường hợp như vậy, một số con cái có thể thừa hưởng các alen lặn có hại ở trạng thái đồng hợp tử. Ở dạng cực đoan, những đột biến như vậy tạo ra kiểu hình gây chết người, giết chết sinh vật trong quá trình phát triển ban đầu. Đột biến ở tế bào soma cũng có thể gây ra những hậu quả có hại nghiêm trọng cho sinh vật. Trong Chương 11, chúng tôi đã mô tả các đột biến ở gen gây ung thư có thể dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được như thế nào, trong khi việc mất đi các đột biến chức năng ở các gen ức chế khối u có thể ngăn chặn sự ức chế phân chia tế bào ở các tế bào thường không phân chia. Cả hai loại đột biến đều có thể dẫn đến ung thư và chúng có thể là tự phát hoặc do nguyên nhân gây ra. Mặc dù hiện tượng gây đột biến tự phát không nằm trong tầm kiểm soát của chúng ta nhưng chúng ta chắc chắn có thể cố gắng tránh các chất gây đột biến và bức xạ. Không đáng ngạc nhiên.trong khi cái còn lại có thể đạt được sự đột biến về chức năng tạo ra kiểu hình mới. Đối với bất kỳ đột biến nào khác, điều này có thể mang lại lợi ích ngay lập tức cho sinh vật hoặc nó có thể mang lại lợi thế chọn lọc cho thế hệ sau. Ngược lại, đột biến ở các gen có sản phẩm cần thiết cho các quá trình tế bào bình thường thường có hại, đặc biệt nếu chúng xảy ra ở tế bào dòng mầm. Trong những trường hợp như vậy, một số con cái có thể thừa hưởng các alen lặn có hại ở trạng thái đồng hợp tử. Ở dạng cực đoan, những đột biến như vậy tạo ra kiểu hình gây chết người, giết chết sinh vật trong quá trình phát triển ban đầu. Đột biến ở tế bào soma cũng có thể gây ra những hậu quả có hại nghiêm trọng cho sinh vật. Trong Chương 11, chúng tôi đã mô tả các đột biến ở gen gây ung thư có thể dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được như thế nào, trong khi việc mất đi các đột biến chức năng ở các gen ức chế khối u có thể ngăn chặn sự ức chế phân chia tế bào ở các tế bào thường không phân chia. Cả hai loại đột biến đều có thể dẫn đến ung thư và chúng có thể là tự phát hoặc do nguyên nhân gây ra. Mặc dù hiện tượng gây đột biến tự phát không nằm trong tầm kiểm soát của chúng ta nhưng chúng ta chắc chắn có thể cố gắng tránh các chất gây đột biến và bức xạ. Không đáng ngạc nhiên.

15.2 Những loại đột biến nào dẫn đến bệnh di truyền? 311 nhiều thứ gây ung thư (chất gây ung thư) cũng là chất gây đột biến. Một ví dụ điển hình là benzopyrene (đã thảo luận ở trên), được tìm thấy trong nhựa than đá, khói thải ô tô và thực phẩm nướng bằng than, cũng như trong khói thuốc lá. Mục tiêu chính sách công quan trọng là giảm tác động của các chất gây đột biến tự nhiên và do con người tạo ra đối với sức khỏe con người. Dưới đây là hai ví dụ: • Nghị định thư Montreal là thỏa thuận môi trường quốc tế duy nhất được ký kết và tuân thủ bởi tất cả các thành viên của Liên hợp quốc. Nó cấm chlorofluorocarbons và các chất khác gây ra sự suy giảm tầng ozone ở tầng trên bầu khí quyển của Trái đất. Sự suy giảm như vậy có thể làm tăng bức xạ cực tím tới bề mặt Trái đất. Điều này sẽ gây ra nhiều đột biến soma dẫn đến ung thư da. Sự phân hủy protein \ - C - COOH O Phenylalanine Axit phenylpyruvic - Lệnh cấm hút thuốc lá đã nhanh chóng lan rộng khắp thế giới. Hút thuốc lá gây ung thư do tế bào soma trong phổi và cổ họng tiếp xúc nhiều hơn với benzopyrene và các chất gây ung thư khác. RECAP (l 5.1 Đột biến là những thay đổi trong trình tự nucleotide của DNA. Chúng có thể là những thay đổi trong các nucleotide đơn hoặc sự sắp xếp lại rộng rãi của nhiễm sắc thể. Nếu chúng xảy ra ở tế bào soma, chúng sẽ được truyền sang tế bào con; nếu chúng xảy ra ở tế bào dòng mầm. , chúng sẽ được truyền lại cho con cái. â€¢ Các loại đột biến điểm khác nhau là gì? Xem trang 306 và Hình 15.2 â€¢ Điều gì phân biệt các loại đột biến nhiễm sắc thể khác nhau: xóa, sao chép, đảo đoạn và dịch mã? Xem trang 308 và Hình 15.4 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa đột biến tự phát và gây đột biến. Cho ví dụ về mỗi loại. Xem trang 308-309 và Hình 15.5 â€¢ Tại sao nhiều đột biến liên quan đến cặp bazơ G-C? Xem trang 310 và Hình 15.6 Chúng ta đã thấy rằng có nhiều cách khác nhau để biến đổi DNA, cả về loại thay đổi lẫn cơ chế chúng xảy ra. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang những cách mà đột biến có thể gây ra bệnh tật. Đột biến dẫn đến bệnh di truyền? Hóa sinh liên quan đến kiểu gen (DNA) và kiểu hình (protein) đã được mô tả đầy đủ nhất cho các sinh vật mẫu, chẳng hạn như sinh vật nhân sơ E. coli, nấm men nhân chuẩn và Drosophila. Mặc dù các chi tiết có thể khác nhau nhưng có sự tương đồng lớn về các quá trình cơ bản giữa các dạng sống này.

Những điểm tương đồng này đã cho phép áp dụng kiến thức và phương pháp được khám phá bằng cách sử dụng các sinh vật mẫu này vào nghiên cứu di truyền sinh hóa của con người. Trọng tâm của chúng tôi trong chương này là các đột biến ảnh hưởng đến kiểu hình của con người, dẫn đến bệnh tật. Tyrosine 15.7 Một gen, một enzyme Phenylketon niệu là do sự bất thường ở một enzyme cụ thể chuyển hóa axit amin phenylalanine. Biết được nguyên nhân phân tử của các bệnh chuyển hóa đơn gen, enzyme đơn như vậy có thể hỗ trợ các nhà nghiên cứu phát triển các xét nghiệm sàng lọc cũng như phương pháp điều trị.Đột biến gen có thể làm cho protein bị rối loạn chức năng Đột biến gen thường được biểu hiện về mặt kiểu hình ở dạng protein khác với protein bình thường (loại hoang dã). Những bất thường về enzyme, protein thụ thể, protein vận chuyển, protein cấu trúc và hầu hết các loại protein chức năng khác đều có liên quan đến các bệnh di truyền. MẤT CHỨC NĂNG ENZYME Năm 1934, người ta phát hiện nước tiểu của hai đứa trẻ chậm phát triển trí tuệ có chứa axit phenylpyruvic, một sản phẩm phụ bất thường của quá trình chuyển hóa axit amin phenylalanine. Phải đến hai thập kỷ sau, kiểu hình lâm sàng phức tạp của căn bệnh gây ra cho những đứa trẻ này, được gọi là phenylketonuria (PKU), mới được tìm ra nguyên nhân phân tử của nó. Căn bệnh này là do sự bất thường ở một enzyme duy nhất, phenylalanine hydroxylase (PAH), xúc tác quá trình chuyển đổi phenylalanine trong chế độ ăn uống thành tyrosine (Hình 1 5.7). Enzym này không hoạt động trong gan của bệnh nhân PKU, dẫn đến dư thừa phenylalanine và axit phenylpyruvic trong máu. Kể từ đó, trình tự nucleotide của gen PAH đã được so sánh giữa người khỏe mạnh và người mắc bệnh PKU, và hơn 400 đột biến gây bệnh khác nhau đã được tìm thấy. Một trường hợp phổ biến là đột biến sai nghĩa tạo ra tryptophan thay vì arginine ở vị trí 408 trong chuỗi polypeptide (Bảng 1 5.1). Như trường hợp thường xảy ra khi mất đột biến chức năng, các alen đột biến mang tính lặn, bởi vì chỉ cần một alen chức năng là đủ để tạo ra đủ PAH chức năng nhằm ngăn ngừa bệnh. Hàng trăm bệnh di truyền ở người do bất thường về enzyme đã được phát hiện, một số trong đó dẫn đếnMột trường hợp phổ biến là đột biến sai nghĩa tạo ra tryptophan thay vì arginine ở vị trí 408 trong chuỗi polypeptide (Bảng 1 5.1). Như trường hợp thường xảy ra khi mất đột biến chức năng, các alen đột biến mang tính lặn, bởi vì chỉ cần một alen chức năng là đủ để tạo ra đủ PAH chức năng nhằm ngăn ngừa bệnh. Hàng trăm bệnh di truyền ở người do bất thường về enzyme đã được phát hiện, một số trong đó dẫn đếnMột trường hợp phổ biến là đột biến sai nghĩa tạo ra tryptophan thay vì arginine ở vị trí 408 trong chuỗi polypeptide (Bảng 1 5.1). Như trường hợp thường xảy ra khi mất đột biến chức năng, các alen đột biến mang tính lặn, bởi vì chỉ cần một alen chức năng là đủ để tạo ra đủ PAH chức năng nhằm ngăn ngừa bệnh. Hàng trăm bệnh di truyền ở người do bất thường về enzyme đã được phát hiện, một số trong đó dẫn đến

312 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử BẢNG 15.1 Hai đột biến phổ biến gây ra Phenylketonuria Codon 408 (20% trường hợp PKU) Codon 280 (2% trường hợp PKU) Đột biến bình thường Đột biến bình thường Chiều dài của protein PAH 452 axit amin 452 axit amin 452 axit amin 452 axit amin DNA tại codon ...CGG... ...TGG... ...GAA... ...AAA... ...GCC... ...ACC... ...CTT... ...TTT. .. mRNA tại codon ...CGG... ...UGG... ...GAA... ...AAA... Axit amin và codon Arginine Tryptophan Axit glutamic Lysine Active PAH enzyme? Có Không Có Không liên quan đến chậm phát triển trí tuệ và tử vong sớm. Hầu hết các bệnh này đều hiếm gặp; Ví dụ, PKU xuất hiện ở 1 trên 12.000 trẻ sơ sinh. Nhưng những căn bệnh này chỉ là phần nổi của tảng băng đột biến. Một số đột biến dẫn đến thay đổi axit amin không có tác dụng lâm sàng rõ ràng (xem Hình 15.1). Như chúng ta vừa thấy, một gen có thể có nhiều alen. Một số tạo ra các protein hoạt động bình thường, trong khi một số khác tạo ra các biến thể gây bệnh. HEMOGLOBIN BẤT THƯỜNG Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 15.1, bệnh hồng cầu hình liềm là do đột biến gen lặn, đột biến sai nghĩa. Chứng rối loạn máu này thường ảnh hưởng đến những người có tổ tiên đến từ vùng nhiệt đới hoặc vùng Địa Trung Hải. Khoảng 1 trong 655 người Mỹ gốc Phi đồng hợp tử về alen hình liềm và mắc bệnh. Hãy nhớ lại rằng huyết sắc tố của con người chứa bốn tiểu đơn vị globin - hai chuỗi a và hai (3 chuỗi - cũng như sắc tố heme (xem Hình 3.11). Trong bệnh hồng cầu hình liềm, một trong 146 axit amin trong p- Chuỗi polypeptide globin không bình thường: ở vị trí thứ 6, axit glutamic được thay thế bằng valine, sự thay thế này làm thay đổi điện tích của protein (axit glutamic tích điện âm và valine là trung tính), khiến nó hình thành các khối dài như hình kim trong hồng cầu. Kết quả kiểu hình là các tế bào hồng cầu hình liềm (xem Hình 15.3) và khả năng vận chuyển oxy của máu bị suy giảm. Các tế bào hình liềm có xu hướng làm tắc nghẽn các mao mạch máu hẹp, dẫn đến tổn thương mô và cuối cùng là tử vong do suy nội tạng. Bởi vì huyết sắc tố dễ phân lập và nghiên cứu, các

biến thể của nó trong quần thể người đã được ghi nhận rộng rãi (Hình 1 5.8). Hàng trăm thay đổi axit amin đơn lẻ trong P-globin đã được báo cáo. Ví dụ, tại cùng một vị trí bị đột biến ở bệnh liềm- bệnh tế bào (dẫn đến huyết sắc tố S), axit glutamic có thể được thay thế bằng lysine, gây ra bệnh huyết sắc tố C. Trong trường hợp này, tình trạng thiếu máu thường không nghiêm trọng. Nhiều thay đổi của huyết sắc tố không ảnh hưởng đến chức năng của protein. Trên thực tế, khoảng 5% tổng số người mang ít nhất một đột biến điểm sai nghĩa trong alen P-globin. Một số ví dụ phổ biến hơn về các bệnh di truyền do khiếm khuyết protein cụ thể được liệt kê trong Bảng 1 5.2. Những đột biến này có thể là trội, đồng trội hoặc lặn và một số có liên quan đến giới tính. Đột biến gây bệnh có thể liên quan đến số lượng cặp bazơ bất kỳ Đột biến gây bệnh có thể liên quan đến một cặp bazơ đơn lẻ,một đoạn DNA dài, nhiều đoạn DNA hoặc thậm chí toàn bộ nhiễm sắc thể (như chúng ta đã thấy về hội chứng Down ở Phần 11.5). Đột biến điểm Có rất nhiều ví dụ về đột biến điểm trong các bệnh di truyền ở người. Trong một số trường hợp, tất cả những người mắc bệnh đều có đột biến gen giống nhau. Đây là trường hợp mắc bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm. Trong các trường hợp khác, nhiều đột biến mất điểm chức năng khác nhau trong một gen có thể dẫn đến cùng một căn bệnh, như chúng ta đã thấy ở trên đối với PKU. Điều này có ý nghĩa nếu bạn nghĩ về cấu trúc ba chiều của protein enzyme và nhiều thay đổi axit amin có thể ảnh hưởng đến hoạt động của nó. XÓA LỚN Đột biến lớn hơn có thể liên quan đến nhiều cặp DNA cơ bản. Ví dụ, việc xóa nhiễm sắc thể X ở vị trí axit amin (146) 2 6 7 1 6 24 26 56 63 95 A (loại hoang dã) His Glu Glu Gly Gly Glu Gly His Lys Tokuchi TÂ»r Val Bangkok Zurich M Saskatoon N Baltimore 15.8 Đa hình huyết sắc tố Mỗi alen đột biến này mã hóa cho một protein với một thay đổi axit amin duy nhất trong chuỗi 146 axit amin của P-globin. Chỉ có ba trong số hàng trăm biến thể đã biết của P-globin (hình bên trái) được biết là có thể dẫn đến những bất thường về mặt lâm sàng. "S" là alen thiếu máu hồng cầu hình liềm.

15.2 Những loại đột biến nào dẫn đến bệnh di truyền? 313 BẢNG15.2 Một số bệnh di truyền ở người Tên bệnh Kiểu di truyền; Tần số sinh sản bị đột biến gen; Sản phẩm Protein Kiểu hình lâm sàng Tăng cholesterol máu gia đình Đồng trội nhiễm sắc thể thường; 1 trong 500 LDLR dị hợp tử; thụ thể lipoprotein mật độ thấp Cholesterol trong máu cao, bệnh tim Xơ nang Nhiễm sắc thể thường lặn; 1 trên 4.000 CFTR; kênh ion clorua trong màng Bệnh miễn dịch, tiêu hóa và hô hấp Loạn dưỡng cơ Duchenne Lõm lặn liên kết giới tính; 1 trong 3.500 nam giới bị DMD; protein màng cơ dystrophin Yếu cơ Hemophilia A L lặn liên kết với giới tính; 1 trong 5.000 nam giới Hema; yếu tố VIII protein đông máu Không có khả năng đông máu sau chấn thương, xuất huyết bao gồm gen mã hóa protein dystrophin dẫn đến chứng loạn dưỡng cơ Duchenne. Dystrophin rất quan trọng trong việc tổ chức cấu trúc của cơ và những người chỉ có hình dạng bất thường sẽ bị yếu cơ nghiêm trọng. Đôi khi chỉ thiếu một phần gen dystrophin, dẫn đến protein không hoàn chỉnh nhưng chỉ có một phần chức năng và gây ra một dạng bệnh nhẹ. Trong các trường hợp khác, việc xóa toàn bộ chuỗi gen, do đó protein bị thiếu hoàn toàn, dẫn đến một dạng bệnh nghiêm trọng. Trong những trường hợp khác, việc xóa bỏ liên quan đến hàng triệu cặp bazơ và không chỉ bao gồm gen dystrophin mà cả các gen lân cận; kết quả có thể là một số bệnh ở cùng một người. BẤT THƯỜNG NHIỄM SẮC THỂ Các bất thường về nhiễm sắc thể cũng gây ra bệnh tật cho con người. Những bất thường như vậy là kết quả của việc tăng hoặc giảm các nhiễm sắc thể hoàn chỉnh (an lệch bội) (xem Hình 11.20), hoặc do tăng hoặc giảm các đoạn nhiễm sắc thể (xem Hình 15.4). Khoảng 1 trong 200 trẻ sơ sinh có bất thường về nhiễm sắc thể. Điều này có thể được di truyền từ cha/mẹ cũng có bất thường hoặc có thể là do lỗi phân bào trong quá trình hình thành giao tử ở một trong hai bố/mẹ. Một ví dụ là hội chứng X dễ vỡ, là một hạn chế ở đầu nhiễm sắc thể X có thể dẫn đến chậm phát triển trí tuệ (Hình 15.9). Khoảng 1 nam trong 1.500 và 1 nữ trong 2.000 bị ảnh hưởng. Mặc dù kiểu di truyền cơ bản là tính trạng lặn liên kết với X, nhưng vẫn có những điểm khác biệt so với kiểu này. Không phải tất cả những người có bất thường về nhiễm sắc thể X dễ vỡ đều bị chậm phát triển trí tuệ, như chúng ta sẽ thấy. Chỗ thắt ở đầu dưới của nhiễm sắc thể này là vị trí của bất thường X dễ gãy. \ _ y 15.9 Một nhiễm sắc thể Fragile-X ở Metaphase Sự bất thường về nhiễm sắc thể liên quan đến hội chứng Fragile-X xuất hiện dưới kính hiển vi dưới dạng co thắt trong nhiễm sắc thể. Điều này xảy ra trong quá trình chuẩn bị nhiễm sắc thể cho kính hiển vi. Việc lặp lại bộ ba mở rộng chứng tỏ tính mỏng manh của một số gen ở người. Khoảng 1/5 tổng số nam giới có bất thường về nhiễm sắc thể X mong manh là có kiểu hình bình thường, cũng như hầu hết con gái của họ. Nhưng nhiều người trong số những cô con gái đó... con trai bị thiểu năng trí tuệ. Trong một gia đình xuất hiện hội chứng X dễ vỡ,các thế hệ sau có xu hướng khởi phát sớm hơn và các triệu chứng bệnh nghiêm trọng

hơn. Gần như thể bản thân alen bất thường đang thay đổi - và ngày càng trở nên tồi tệ hơn. Và đó chính xác là những gì đang xảy ra. Gen chịu trách nhiệm về hội chứng X dễ vỡ (FMR1) chứa bộ ba lặp lại, CGG, tại một điểm nhất định trong vùng khởi động (Hình 1 5.1 0). Ở người bình thường, bộ ba này được lặp lại từ 6 đến 54 lần (trung bình là 29). Ở những người chậm phát triển trí tuệ mắc hội chứng X yếu ớt, trình tự CGG được lặp lại từ 200 đến 2.000 lần. Alen bình thường - 6 54 - â–º CGG lặp lại DNA mẹ CGGCGGCGG... â– GCCGCCGCC... â– i _ 1 1 _ 1 1 _ i Một alen bình thường có 6-54 lần lặp lại CGG. Alen tiền đột biến < 55-199 DNA con cái CGG lặp lại CGGCGGCGGCGGCGGCGG... â– GCCGCCGCCGCCGCCGCC... â– /â– N Các alen có trước: Không có đủ bộ ba để gây ra hội chứng X dễ gãy, nhưng chúng có thể mở rộng ở thế hệ tiếp theo. \ _ i _ I _ J Alen khiếm khuyết _ 200-2.000 _ ^ CGG lặp lại CGGCGGCGGCGGCGGCGGCGGCGGCGG.... GCCGCCGCCGCCGCCGCCGCCGCCGCC.... /â– \ Fragile-X alen: Có nhiều bộ ba hơn bình thường; tình trạng này gây chậm phát triển tâm thần. - y 15.10 CGG lặp lại trong gen FMR1 Mở rộng theo từng thế hệ Khiếm khuyết di truyền trong hội chứng X dễ vỡ là do 200 lần lặp lại trở lên của bộ ba CGG.

314 CHƯƠNG 15 Đột Biến Gen và Y Học Phân Tử Nam giới mang số lần lặp lại vừa phải (55-199) không có triệu chứng và được gọi là bị đột biến sớm. Những lần lặp lại này trở nên nhiều hơn khi con gái của những người đàn ông này truyền nhiễm sắc thể cho con cái họ. Với 200 lần lặp lại trở lên, khả năng methyl hóa các cytosine trong bộ ba CGG tăng lên, điều này có thể ức chế sự phiên mã của gen FMR1. Vai trò bình thường của sản phẩm protein của gen này là liên kết với các mRNA liên quan đến chức năng tế bào thần kinh và điều chỉnh sự dịch mã của chúng ở ribosome. Khi protein FMR1 không được tạo ra với số lượng thích hợp, các mRNA này không được dịch mã đúng cách và các tế bào thần kinh sẽ chết. Sự mất mát của họ thường dẫn đến chậm phát triển trí tuệ. Hiện tượng lặp lại bộ ba mở rộng này đã được tìm thấy ở hơn một chục bệnh khác, chẳng hạn như chứng loạn dưỡng cơ (liên quan đến các bộ ba CTG lặp đi lặp lại) và bệnh Huntington (trong đó CAG lặp lại). Những đoạn lặp như vậy, có thể được tìm thấy trong hoặc ngoài vùng mã hóa protein, dường như hiện diện ở nhiều gen khác mà không gây hại. Việc lặp lại mở rộng như thế nào vẫn chưa được biết; một giả thuyết cho rằng DNA polymerase có thể trượt sau khi sao chép một lần lặp lại và sau đó quay trở lại để sao chép lại. Ung thư thường liên quan đến đột biến soma Như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này và đã thảo luận ở Chương 11, một đột biến trong tế bào soma có thể dẫn đến ung thư. Nhiều đột biến nhiễm sắc thể và điểm đã được mô tả trong tế bào ung thư. Những đột biến như vậy ảnh hưởng đến các gen gây ung thư có sản phẩm kích thích sự phân chia tế bào hoặc các gen ức chế khối u có sản phẩm ức chế sự phân chia tế bào. Thường cần nhiều hơn hai đột biến gen đối với bệnh ung thư toàn phát. Bởi vì ung thư ruột kết tiến triển thành ác tính hoàn toàn một cách chậm rãi nên có thể xác định được các đột biến gen dẫn đến từng giai đoạn. Hình 1 5.1 1 phác thảo "tiểu sử phân tử" của dạng ung thư này. Ít nhất ba gen ức chế khối u và một gen gây ung thư phải bị đột biến theo trình tự trong một tế bào ở niêm mạc đại tràng thì ung thư mới phát triển. Mặc dù sự xuất hiện của tất cả những hiện tượng này trong một tế bào có vẻ khó xảy ra, nhưng hãy nhớ rằng niêm mạc đại tràng có hàng triệu tế bào, những tế bào này phát sinh từ các tế bào gốc liên tục phân chia và những thay đổi này diễn ra sau nhiều năm tiếp xúc với các chất tự nhiên và tổng hợp trong thực phẩm có thể hoạt động như tác nhân gây đột biến. Việc mô tả các đột biến soma (cũng như các đột biến dòng mầm hiếm gặp hơn) trong ung thư là một thành tựu lớn của y học phân tử. Ung thư là nguyên nhân gây ra nhiều ca tử vong ở thế giới phương Tây hơn bất kỳ căn bệnh nào khác ngoại trừ bệnh tim. Phân tích đột biến cho phép sàng lọc và chẩn đoán, và như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, kiến thức về sản phẩm gen đột biến có thể mở đường cho liệu pháp nhắm mục tiêu. Hầu hết các bệnh đều do nhiều gen và môi trường gây ra. Ví dụ về bệnh ung thư minh họa có bao nhiêu kiểu hình phổ biến, bao gồm cả những kiểu hình gây bệnh, là do nhiều yếu tố; đó là,chúng được gây ra bởi sự tương tác của nhiều gen và protein với một hoặc nhiều yếu tố trong môi trường. Khi nghiên cứu di truyền học, chúng ta có xu hướng gọi các cá thể là bình thường (loại hoang dã) hoặc bất thường (đột biến); tuy nhiên, trên thực tế, mỗi cá thể đều chứa hàng nghìn hoặc hàng triệu biến thể di truyền phát sinh thông qua Cắt qua đại tràng (ruột già) Tế bào bình thường \ Mất gen ức chế khối u bình thường APC \ Một polyp (tăng trưởng nhỏ) hình thành trên thành ruột kết. Một khối u lành tính, tiền ung thư phát triển. \ Kích hoạt gen gây ung thư \ A adenoma loại II (lành tính) phát triển. \ Mất gen ức chế khối u DCC A adenoma loại III (lành tính) phát triển. I Mất gen ức chế khối u p53 Ung thư biểu mô (khối u ác tính)

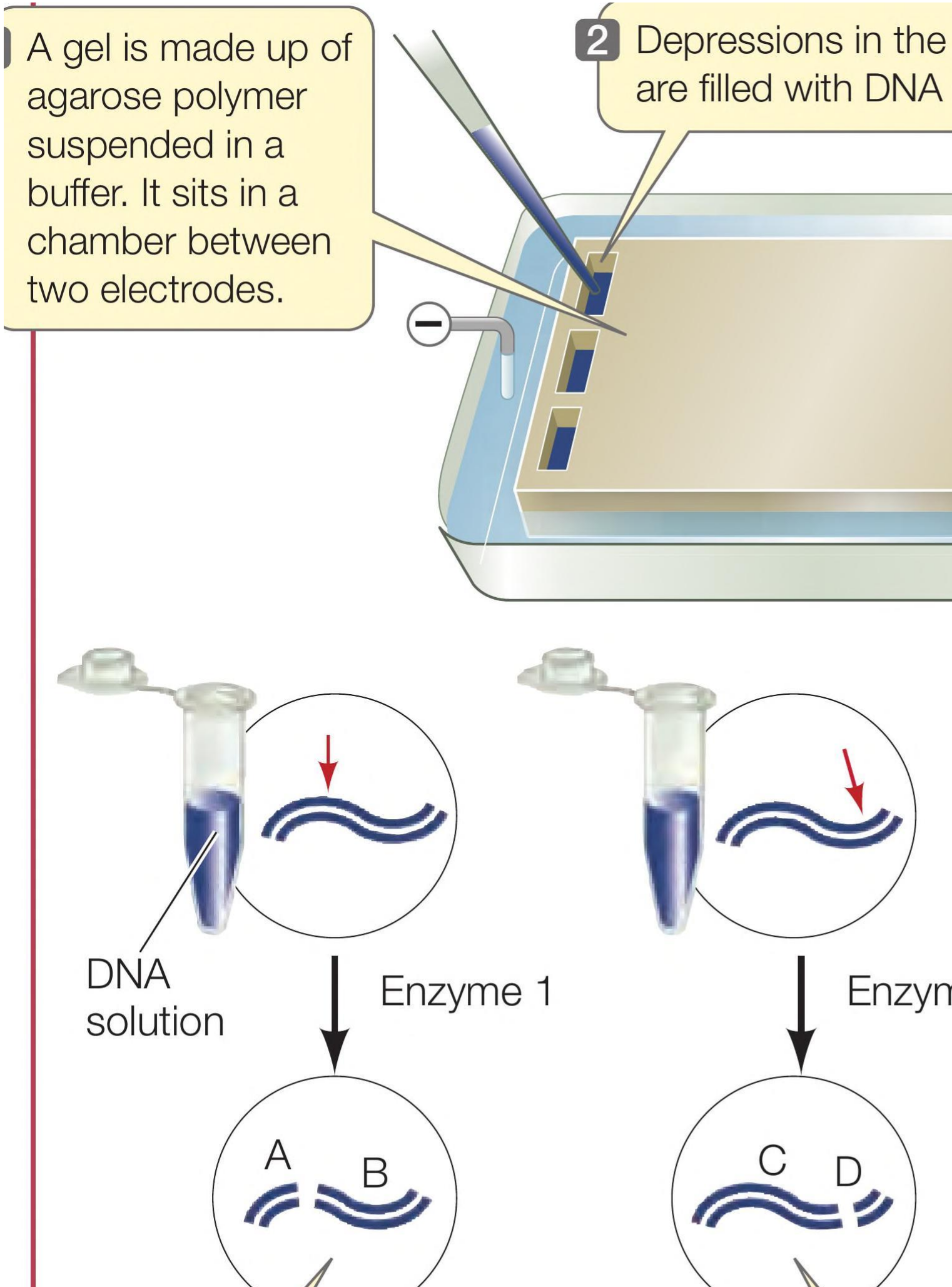
phát triển. Những thay đổi khác; mất gen chống di căn Ung thư di căn (lan sang các mô khác). (B) 15.11 Nhiều đột biến soma Biến đổi một tế bào biểu mô đại tràng bình thường thành tế bào ung thư (A) Ít nhất năm gen phải bị đột biến trong một tế bào để tạo ra ung thư ruột kết. (B) Những hình ảnh này từ xét nghiệm sàng lọc cho thấy đại tràng bình thường (trái) và ung thư ruột kết (phải).

15.3 Đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? 315 đột biến. Khả năng dễ mắc bệnh của chúng ta thường được xác định bởi sự tương tác phức tạp giữa các kiểu gen này và các yếu tố trong môi trường, chẳng hạn như thực phẩm chúng ta ăn hoặc mầm bệnh chúng ta gặp phải. Ví dụ, một tập hợp các kiểu gen phức tạp xác định ai trong chúng ta có thể ăn chế độ ăn nhiều chất béo và không bị đau tim, hoặc ai sẽ không chống chọi được với bệnh tật khi tiếp xúc với vi khuẩn truyền nhiễm. Các ước tính cho thấy có tới 60% dân số bị ảnh hưởng bởi các bệnh do di truyền. Xác định những ảnh hưởng di truyền này là một nhiệm vụ quan trọng khác của y học phân tử và giải trình tự bộ gen của con người. RECAP Nhiều đột biến di truyền được biểu hiện dưới dạng enzyme không chức năng, protein cấu trúc hoặc protein màng. Các bệnh di truyền ở người có thể được di truyền theo kiểu trội, đồng trội hoặc lặn và chúng có thể liên kết với giới tính. â€¢Mô tả một ví dụ về một loại protein bất thường ở người do đột biến gen và gây ra bệnh. Xem trang 311-313 â€¢ Hãy mô tả một ví dụ về protein bất thường ở người do đột biến gen và không gây bệnh. Xem trang. 312 â€¢ Việc lặp lại quá trình mở rộng gây ra các bệnh di truyền như thế nào? Xem trang 313-314 và Hình 15.10 – Đột biến soma gây ung thư như thế nào? Xem trang. 314 và Hình 15.1 1 Trong phần trước chúng tôi đã mô tả những cách đột biến có thể dẫn đến bệnh tật ở người. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang những cách mà các nhà sinh học phát hiện đột biến ở DNA. Đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? Một thách thức đối với các nhà sinh học nghiên cứu về đột biến là mô tả chính xác những thay đổi DNA dẫn đến những thay đổi về protein cụ thể - một lĩnh vực nghiên cứu được gọi là di truyền phân tử. Tất nhiên, cách trực tiếp và toàn diện nhất để phân tích DNA là xác định trình tự bazơ của nó. Công nghệ giải trình tự DNA không ngừng được cải tiến và toàn bộ bộ gen của nhiều sinh vật hiện đã được giải trình tự hoàn chỉnh. Hơn nữa, bộ gen của các sinh vật có liên quan chặt chẽ đã được so sánh để xác định đột biến. Chúng ta sẽ thảo luận về công nghệ giải trình tự ở Chương 17. Trong phần này, chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật được sử dụng kết hợp với giải trình tự DNA để nghiên cứu DNA và xác định các đột biến gây bệnh. Enzym hạn chế phân cắt DNA theo những trình tự cụ thể Tất cả các sinh vật, bao gồm cả vi khuẩn, đều phải có cách đối phó với kẻ thù của chúng. Như chúng ta đã thấy ở Phần 13.1, vi khuẩn có thể bị tấn công bởi các loại virus được gọi là thể thực khuẩn. Những virus này tiêm vật liệu di truyền của chúng vào tế bào chủ và biến nó thành nhà máy sản xuất virus, cuối cùng giết chết tế bào. Một số vi khuẩn tự bảo vệ mình trước những cuộc xâm lược như vậy bằng cách sản xuất ra các enzyme giới hạn (còn được gọi là endonuclease giới hạn), enzyme này sẽ cắt DNA virus đến tại các vị trí giới hạn. Virus ^ Các enzym khác phân hủy DNA của virus thành các đoạn nhỏ hơn.Tế bào chủ vi khuẩn Các nhóm Methyl DNA chủ tại vị trí hạn chế sẽ ngăn chặn enzyme giới hạn và bảo vệ DNA của vi khuẩn khỏi bị phân cắt. 15.12 Vi khuẩn chống lại vi rút xâm nhập bằng cách tạo ra các enzyme hạn chế cắt các phân tử DNA sợi đôi - chẳng hạn như các phân tử được tiêm bởi thực khuẩn thể - thành các đoạn nhỏ hơn, không lây nhiễm (Hình 1 5.1 2). Những enzyme này phá vỡ các liên kết của khung DNA giữa 3' nhóm hydroxyl của một nucleotide và nhóm 5' nhóm photphat của nucleotit tiếp theo. Quá trình cắt này được gọi là tiêu hóa hạn chế. Có nhiều enzyme giới hạn như vậy, mỗi enzyme cắt DNA ở một trình tự bazơ cụ thể được gọi là trình tự nhận biết hoặc vị trí giới hạn. Hầu hết các trình tự nhận biết đều dài từ 4 đến 6 cặp base. Bởi vì mỗi chuỗi bazơ có một cấu trúc duy nhất (xem Phần 13.2), nên nó có thể được nhận biết cụ thể bởi một enzyme giới hạn cụ thể. Các tế bào tự bảo vệ mình khỏi bị tiêu hóa bởi các enzyme của chính chúng bằng cách sửa đổi DNA của chúng, thường là với các nhóm methyl, để ngăn chặn sự liên kết của các enzyme hạn chế. Enzim hạn chế có thể được phân lập từ các tế bào tạo ra chúng và được sử dụng làm thuốc thử sinh hóa trong phòng thí nghiệm để cung cấp thông tin về trình tự nucleotide của các phân tử DNA từ các sinh vật khác. Nếu DNA của bất kỳ sinh vật nào được ủ trong ống nghiệm có enzyme giới hạn (cùng với chất đệm và muối giúp enzyme hoạt động), DNA đó sẽ bị cắt ở bất kỳ vị trí giới hạn nào xảy ra. Một chuỗi cơ sở cụ thể xác định từng vị trí hạn chế. Ví dụ, enzyme EcoRl (được đặt tên theo chủng vi khuẩn E. coli nguồn của nó) chỉ cắt DNA khi nó gặp trình tự ghép đôi sau trong chuỗi xoắn kép DNA: 5'. . . GAATTC ... 3' 3'. . . CTTAAG ... 5' Lưu ý rằng chuỗi này có từ đối xứng, giống như từ "mẹ." Điều này có nghĩa là cả hai chuỗi có cùng trình tự khi chúng được đọc từ số 5' (hoặc 3') của họ

kết thúc. Enzyme EcoRl có hai vị trí hoạt động giống hệt nhau trên hai tiểu đơn vị của nó, chúng cắt đồng thời hai chuỗi giữa G và A của mỗi chuỗi: 1 5'... GAATTC.. ,.3' 5'.. .G AATTC . . ..3' 3'... CTTAAG. t ..5' ^ 3'.. .CTTAA G. ..5'nó có thể được nhận biết cụ thể bởi một enzym giới hạn cụ thể. Các tế bào tự bảo vệ mình khỏi bị tiêu hóa bởi các enzyme của chính chúng bằng cách sửa đổi DNA của chúng, thường là với các nhóm methyl, để ngăn chặn sự liên kết của các enzyme hạn chế. Enzim hạn chế có thể được phân lập từ các tế bào tạo ra chúng và được sử dụng làm thuốc thử sinh hóa trong phòng thí nghiệm để cung cấp thông tin về trình tự nucleotide của các phân tử DNA từ các sinh vật khác. Nếu DNA của bất kỳ sinh vật nào được ủ trong ống nghiệm có enzyme giới hạn (cùng với chất đệm và muối giúp enzyme hoạt động), DNA đó sẽ bị cắt ở bất kỳ vị trí giới hạn nào xảy ra. Một chuỗi cơ sở cụ thể xác định từng vị trí hạn chế. Ví dụ, enzyme EcoRl (được đặt tên theo chủng vi khuẩn E. coli nguồn của nó) chỉ cắt DNA khi nó gặp trình tự ghép đôi sau trong chuỗi xoắn kép DNA: 5'. . . GAATTC ... 3' 3'. . . CTTAAG ... 5' Lưu ý rằng chuỗi này có từ đối xứng, giống như từ "mẹ." Điều này có nghĩa là cả hai chuỗi có cùng trình tự khi chúng được đọc từ số 5' (hoặc 3') của họ kết thúc. Enzyme EcoRl có hai vị trí hoạt động giống hệt nhau trên hai tiểu đơn vị của nó, chúng cắt đồng thời hai chuỗi giữa G và A của mỗi chuỗi: 1 5'... GAATTC.. ,.3' 5'.. .G AATTC . . ..3' 3'... CTTAAG. t ..5' ^ 3'.. .CTTAA G. ..5'nó có thể được nhận biết cụ thể bởi một enzym giới hạn cụ thể. Các tế bào tự bảo vệ mình khỏi bị tiêu hóa bởi các enzyme của chính chúng bằng cách sửa đổi DNA của chúng, thường là với các nhóm methyl, để ngăn chặn sự liên kết của các enzyme hạn chế. Enzim hạn chế có thể được phân lập từ các tế bào tạo ra chúng và được sử dụng làm thuốc thử sinh hóa trong phòng thí nghiệm để cung cấp thông tin về trình tự nucleotide của các phân tử DNA từ các sinh vật khác. Nếu DNA của bất kỳ sinh vật nào được ủ trong ống nghiệm có enzyme giới hạn (cùng với chất đệm và muối giúp enzyme hoạt động), DNA đó sẽ bị cắt ở bất kỳ vị trí giới hạn nào xảy ra. Một chuỗi cơ sở cụ thể xác định từng vị trí hạn chế. Ví dụ, enzyme EcoRl (được đặt tên theo chủng vi khuẩn E. coli nguồn của nó) chỉ cắt DNA khi nó gặp trình tự ghép đôi sau trong chuỗi xoắn kép DNA: 5'. . . GAATTC ... 3' 3'. . . CTTAAG ... 5' Lưu ý rằng chuỗi này có từ đối xứng, giống như từ "mẹ." Điều này có nghĩa là cả hai chuỗi có cùng trình tự khi chúng được đọc từ số 5' (hoặc 3') của họ kết thúc. Enzyme EcoRl có hai vị trí hoạt động giống hệt nhau trên hai tiểu đơn vị của nó, chúng cắt đồng thời hai chuỗi giữa G và A của mỗi chuỗi: 1 5'... GAATTC.. ,.3' 5'.. .G AATTC . . ..3' 3'... CTTAAG. t ..5' ^ 3'.. .CTTAA G. ..5'

316 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử Trình tự nhận biết EcoRl xảy ra trung bình khoảng một lần trong mỗi 4.000 cặp bazơ trong bộ gen của sinh vật nhân sơ điển hình hoặc khoảng một lần trên bốn gen của sinh vật nhân sơ. Vì vậy, EcoRl có thể cắt một đoạn DNA lớn thành các đoạn nhỏ hơn, trung bình chỉ chứa một vài gen. Sử dụng EcoRl trong phòng thí nghiệm để cắt các bộ gen nhỏ, chẳng hạn như các bộ gen của virus có hàng chục nghìn cặp bazơ, có thể chỉ tạo ra một vài đoạn. Đối với một nhiễm sắc thể nhân chuẩn khổng lồ có hàng chục triệu cặp bazơ, một số lượng rất lớn các đoạn sẽ được tạo ra. Tất nhiên, "trung bình" không có nghĩa là enzyme cắt tất cả các đoạn DNA theo những khoảng thời gian đều đặn. Ví dụ, trình tự nhận dạng EcoRl không xuất hiện dù chỉ một lần trong 40.000 cặp bazơ của bộ gen thực khuẩn thể T 7 - một thực tế rất quan trọng đối với sự sống sót của loại vi rút này, vì vật chủ của nó là E. coli. May mắn thay cho E. coli, trình tự nhận biết EcoRl đã xuất hiện trong DNA của các thực khuẩn thể khác. Điện di trên gel tách các đoạn DNA Quá trình tiêu hóa enzyme hạn chế được sử dụng để thao tác DNA trong phòng thí nghiệm cũng như để xác định và phân tích các đột biến. Sau khi mẫu DNA trong phòng thí nghiệm được cắt bằng enzyme giới hạn, DNA ở dạng các mảnh, phải được tách ra để xác định (bản đồ) nơi thực hiện vết cắt. Bởi vì trình tự nhận dạng không xảy ra đều đặn nên các mảnh không có cùng kích thước và thuộc tính này cung cấp một cách để tách chúng ra khỏi nhau. Việc tách các mảnh là cần thiết để xác định số lượng và kích thước phân tử (theo cặp bazơ) của các mảnh được tạo ra hoặc để xác định và tinh chế từng mảnh để phân tích thêm hoặc để sử dụng trong thí nghiệm. Một cách thuận tiện để tách hoặc tinh chế các đoạn DNA là điện di trên gel. Các mẫu chứa các mảnh được đặt vào các giếng ở một đầu của gel bán rắn (thường được làm từ agarose hoặc polyacrylamide), và một điện trường được đặt vào gel (Hình 1 5.1 3). Do có các nhóm photphat nên DNA tích điện âm ở độ pH trung tính; do đó, do các điện tích trái dấu hút nhau, các đoạn DNA di chuyển qua gel về phía cực dương của trường. Do khoảng cách giữa các polyme của gel nhỏ nên các phân tử DNA nhỏ có thể di chuyển qua gel nhanh hơn các phân tử lớn hơn. Do đó, các đoạn DNA có kích thước khác nhau tách ra khỏi

nhau, tạo thành các dải có thể được phát hiện bằng thuốc nhuộm. Điều này cung cấp ba loại thông tin: ^ â– CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 15.13 Tách các đoạn DNA bằng điện di trên gel Một hỗn hợp các đoạn DNA được đặt trong gel và một điện trường được đặt trên gel. DNA tích điện âm di chuyển về phía đầu dương của trường, với các phân tử nhỏ hơn di chuyển nhanh hơn các phân tử lớn hơn. Sau vài phút đến vài giờ để phân tách, nguồn điện sẽ tắt và các mảnh tách ra có thể được phân tích. | Một loại gel được tạo thành từ polyme agarose lơ lửng trong chất đệm.Nó nằm trong một buồng giữa hai điện cực. Các chỗ lõm trong gel (giếng) chứa đầy dung dịch DNA. Dung dịch đệm Enzyme 1 +2 I Enzyme giới hạn 1 cắt DNA một lần, tạo ra các đoạn A và B. I Enzyme giới hạn 2 cắt DNA một lần, ở một trình tự giới hạn khác. Nếu sử dụng cả hai enzyme giới hạn thì sẽ có hai vết cắt trên DNA. 1 2 1+2 | Sau khi ủ enzyme, mỗi mẫu được nạp vào một giếng trong gel. Đoạn dài hơn Đoạn ngắn hơn | Khi các đoạn DNA di chuyển về phía điện cực dương, các đoạn ngắn hơn sẽ di chuyển nhanh hơn (và do đó xa hơn) so với các đoạn dài hơn. ™ Số lượng mảnh vỡ. Số lượng đoạn được tạo ra bằng cách tiêu hóa mẫu DNA bằng enzyme giới hạn nhất định phụ thuộc vào số lần trình tự nhận biết của enzyme đó xuất hiện trong mẫu. Do đó, điện di trên gel có thể cung cấp một số thông tin về sự hiện diện của các trình tự DNA cụ thể (các vị trí hạn chế) trong mẫu DNA. nếu Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 5.2 Điện di trên gel Lifel Oe.com/atl 5.2 â€¢ Kích thước của các mảnh. Các đoạn DNA có kích thước đã biết (điểm đánh dấu kích thước) thường được đặt vào một giếng của gel để cung cấp chất chuẩn để so sánh. Các điểm đánh dấu kích thước được sử dụng để


A gel is made up of agarose polymer suspended in a buffer. It sits in a chamber between two electrodes.
2 Depressions in the are filled with DNA
DNA solution
Enzyme 1
Enzym
A
B
C
D

15.3 Đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? 317 xác định kích thước của các đoạn DNA trong mẫu ở các giếng khác. Bằng cách so sánh kích thước các mảnh thu được với hai hoặc nhiều enzyme cắt giới hạn, vị trí của các vị trí nhận biết của chúng so với nhau có thể được xác định (bản đồ). â€¢ Sự phong phú tương đối của một mảnh. Trong nhiều thí nghiệm, người điều tra quan tâm đến lượng DNA hiện diện. Cường độ tương đối của một dải được tạo ra bởi một mảnh cụ thể có thể chỉ ra số lượng của mảnh đó. Lấy dấu vân tay DNA kết hợp PCR với phân tích hạn chế và điện di. Các phương pháp chúng tôi vừa mô tả được sử dụng trong lấy dấu vân tay DNA, xác định các cá thể dựa trên sự khác biệt trong trình tự DNA của họ. Dấu vân tay DNA hoạt động tốt nhất với các trình tự có tính đa hình cao - nghĩa là các trình tự có nhiều alen (do có nhiều đột biến điểm trong quá trình tiến hóa của sinh vật) và do đó có thể khác nhau ở các cá thể khác nhau. Hai loại đa hình có nhiều thông tin đặc biệt: Đa hình nucleotide đơn (SNP; phát âm là “snips”) là các biến thể di truyền liên quan đến một cơ sở nucleotide đơn - chúng là đột biến điểm. Những đa hình này đã được lập bản đồ cho nhiều sinh vật. Nếu một bố hoặc mẹ đồng hợp tử về bazơ A tại một điểm nhất định trên bộ gen và bố hoặc mẹ kia đồng hợp tử về G tại điểm đó thì con cái sẽ dị hợp tử: một nhiễm sắc thể sẽ có A tại điểm đó và nhiễm sắc thể kia sẽ có G. Nếu SNP xuất hiện ở vị trí nhận biết enzyme giới hạn, sao cho một biến thể được enzyme nhận biết còn biến thể kia thì không, thì các cá thể có thể được phân biệt với nhau rất dễ dàng bằng cách sử dụng phản ứng chuỗi polymerase (PCR) (xem Mục 13.5). Một đoạn chứa trình tự đa hình được khuếch đại bằng PCR từ các mẫu DNA tổng số được phân lập từ mỗi cá thể. Sau đó, các mảnh này được cắt bằng enzyme giới hạn và được phân tích bằng điện di trên gel. Đi tới Hoạt động 15.1 Vòng đời phân cắt đặc trưng của alen 0e.com/ac1 5.1 â€¢ Lặp lại song song ngắn (STR) là các chuỗi DNA ngắn, lặp đi lặp lại xảy ra cạnh nhau trên nhiễm sắc thể, thường ở các vùng không mã hóa. Những mẫu lặp lại này, chứa từ một đến năm cặp bazơ, cũng được kế thừa. Ví dụ: tại một locus cụ thể trên nhiễm sắc thể 15 có thể có STR là "AGG." Một cá thể có thể thừa hưởng một alen có sáu bản sao lặp lại (AGGAGGAGGAGGAGGAGG) từ mẹ cô ấy và một alen có hai bản sao (AGGAGG) từ cha cô ấy. Một lần nữa, PCR được sử dụng để khuếch đại các đoạn DNA chứa các trình tự lặp lại này, và sau đó các đoạn được khuếch đại, có kích thước khác nhau do độ dài lặp lại khác nhau, được phân biệt bằng điện di trên gel (Hình 15.14A). Phương pháp lấy dấu vân tay DNA được sử dụng phổ biến nhất hiện nay liên quan đến phân tích STR. Con nhiễm sắc thể của người mẹ thuộc Cục Điều tra Liên bang là dị hợp tử và có cả hai đoạn.Điện di Mom Offspring Dad Gel của DNA khuếch đại cho thấy đoạn dài từ mẹ và đoạn ngắn từ bố. Các mồi PCR đặc hiệu của chúng được sử dụng để khuếch đại DNA chứa locus STR. PCR mồi DNA DNA Dấu vân tay DNA 15.14 của nhiễm sắc thể của cha với các lần lặp lại song song ngắn (A) Một locus STR cụ thể có thể được phân tích để xác định số lượng trình tự lặp lại được thừa hưởng bởi một cá thể từ mỗi bố hoặc mẹ. Hai alen này có thể được xác định trong gel điện di dựa trên kích thước của chúng. Khi một số locus STR được phân tích, mẫu này có thể tạo thành nhận dạng chính xác về một cá nhân. (B) Khi nhà độc tài Saddam Hussein bị bắt ở Iraq, một mẫu tế bào biểu mô ở má của ông ta đã được lấy để lấy dấu vân tay DNA. Việc so sánh dấu vân tay DNA của người thân đã cung cấp cho các nhà khoa học quân sự bằng chứng cho thấy người đàn ông được đề cập thực sự là Saddam Hussein. ở Hoa Kỳ sử dụng 13 locus STR trong cơ sở dữ liệu Hệ thống chỉ số DNA kết hợp (CODIS) (Bảng 15.3). Phân tích các locus này trong DNA của bạn sẽ tiết lộ dấu vân tay DNA cụ thể của bạn. Nhìn vào Bảng 15.3, bạn có thể thừa hưởng: Từ mẹ bạn: alen 72 từ nhiễm sắc thể số 4; alen 23 từ nhiễm sắc thể số 7; alen 14 từ nhiễm sắc thể 11; và alen 12 từ nhiễm sắc thể 18 Từ bố bạn: alen 56 từ nhiễm sắc thể 4; alen 22 từ nhiễm sắc thể 7; alen 16 từ nhiễm sắc thể 11; và alen 12 từ nhiễm sắc thể 18

318 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử BẢNG15.3 Bốn locus di truyền được sử dụng để nhận dạng trong cơ sở dữ liệu CODIS Tên locus nhiễm sắc thể người Số trình tự lặp lại của các alen 4 FGA CTTT 80 7 D7S820 GATA 30 11 TH01 TCAT 20 18 S18S51 AG A A 51 Lưu ý rằng trong trường hợp này bạn dị hợp tử về các alen trên ba nhiễm sắc thể và đồng hợp tử về các alen trên nhiễm sắc thể 18. Với tất cả các alen và 13 locus, xác suất hai người có cùng một alen là rất nhỏ. Vì vậy, mẫu DNA từ hiện trường vụ án có thể được sử dụng để xác định liệu một nghi phạm cụ thể có để lại mẫu đó tại hiện trường hay không. Như chúng tôi vừa trình bày, dấu vân tay DNA có thể được sử dụng để giúp chứng minh sự vô tội hoặc có tội của nghi phạm, nhưng nó cũng có thể được sử dụng để xác định các cá nhân có quan hệ họ hàng với nhau. Vào ngày 2 tháng 5 năm 2011, Osama bin Laden đã bị lính Mỹ tiêu diệt tại nhà riêng ở Pakistan. Anh ta được xác định tại hiện

trường bằng cách so sánh với các bức ảnh, một người vợ đã chỉ anh ta và phân tích ngay lập tức bằng máy ảnh kỹ thuật số có phần mềm nhận dạng khuôn mặt. Ngoài ra, dấu vân tay DNA đã được sử dụng. Con trai của Bin Laden là Khalid cũng bị giết trong cuộc đột kích và một người chị trước đó đã chết trong cuộc phân tích DNA của họ cùng với DNA của Osama cho thấy rằng cả ba đều có chung nhiều hình thái và rất có thể có quan hệ họ hàng gần gũi. Các phương pháp tương tự cũng được sử dụng để xác định Saddam Hussein, người bị bắt năm 2003 và sau đó bị xử tử ở Iraq (Hình 1 5.1 4B). Phân tích DNA bằng các dấu hiệu di truyền như SNP và STR có ứng dụng trong tất cả các lĩnh vực nghiên cứu sinh học. Ví dụ, những dấu hiệu này được sử dụng để phân tích tổ chức bộ gen, xác định loài hoặc cá thể trong loài, so sánh các loài hoặc sinh vật để xem chúng có quan hệ gần gũi như thế nào và để phân tích các gen cụ thể cũng như kiểu hình liên quan đến chúng. Trong phần còn lại của chương này, chúng ta sẽ tập trung vào việc sử dụng các dấu hiệu này và các công nghệ khác được sử dụng để nghiên cứu và điều trị các bệnh di truyền. Di truyền ngược có thể được sử dụng để xác định các đột biến dẫn đến bệnh tật Chúng ta đã thấy đối với các bệnh như PKU và thiếu máu hồng cầu hình liềm, kiểu hình lâm sàng của các bệnh di truyền có thể được truy tìm từ các protein riêng lẻ và sau đó các gen có thể được xác định. Với sự ra đời của những phương pháp mới để xác định các biến thể DNA, một mô hình phân tích di truyền mới ở người đã xuất hiện. Trong những trường hợp này, kiểu hình lâm sàng trước tiên liên quan đến một biến thể DNA và sau đó xác định được protein liên quan. Mô hình khám phá này được gọi là di truyền ngược vì nó tiến hành theo hướng ngược lại với các phân tích di truyền được thực hiện trước giữa những năm 1980. Ví dụ, trong bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm, sự bất thường về protein trong huyết sắc tố được mô tả trước tiên (một thay đổi axit amin duy nhất), sau đó là gen (3-globin được phân lập và đột biến DNA được xác định chính xác. Kiểu hình lâm sàng - > kiểu hình protein - > gen Ngược lại, đối với bệnh xơ nang (xem Bảng 15.2),một phiên bản đột biến của gen CFTR được phân lập trước tiên, sau đó protein được xác định đặc điểm: Kiểu hình lâm sàng — > gen — > kiểu hình protein Dù sử dụng phương pháp nào, việc xác định cuối cùng (các) protein liên quan đến bệnh đều rất quan trọng trong việc thiết kế các liệu pháp cụ thể. Các dấu hiệu di truyền có thể được sử dụng để tìm ra các gen gây bệnh. Để xác định một gen đột biến bằng phương pháp di truyền ngược, người ta sử dụng liên kết chặt chẽ với trình tự đánh dấu, trong một quá trình gọi là phân tích liên kết. Để hiểu kiểu phân tích này, hãy tưởng tượng một phi hành gia nhìn xuống từ không gian, cố gắng tìm con trai mình trên ghế đá công viên ở Bờ Bắc Chicago. Đầu tiên phi hành gia chọn ra các điểm tham chiếu - những điểm mốc sẽ dẫn cô ấy đến công viên. Cô nhận ra hình dạng của Bắc Mỹ, sau đó chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.Kiểu hình lâm sàng — > gen — > kiểu hình protein Dù sử dụng phương pháp nào, việc xác định cuối cùng (các) protein liên quan đến bệnh đều rất quan trọng trong việc thiết kế các liệu pháp cụ thể. Các dấu hiệu di truyền có thể được sử dụng để tìm ra các gen gây bệnh. Để xác định một gen đột

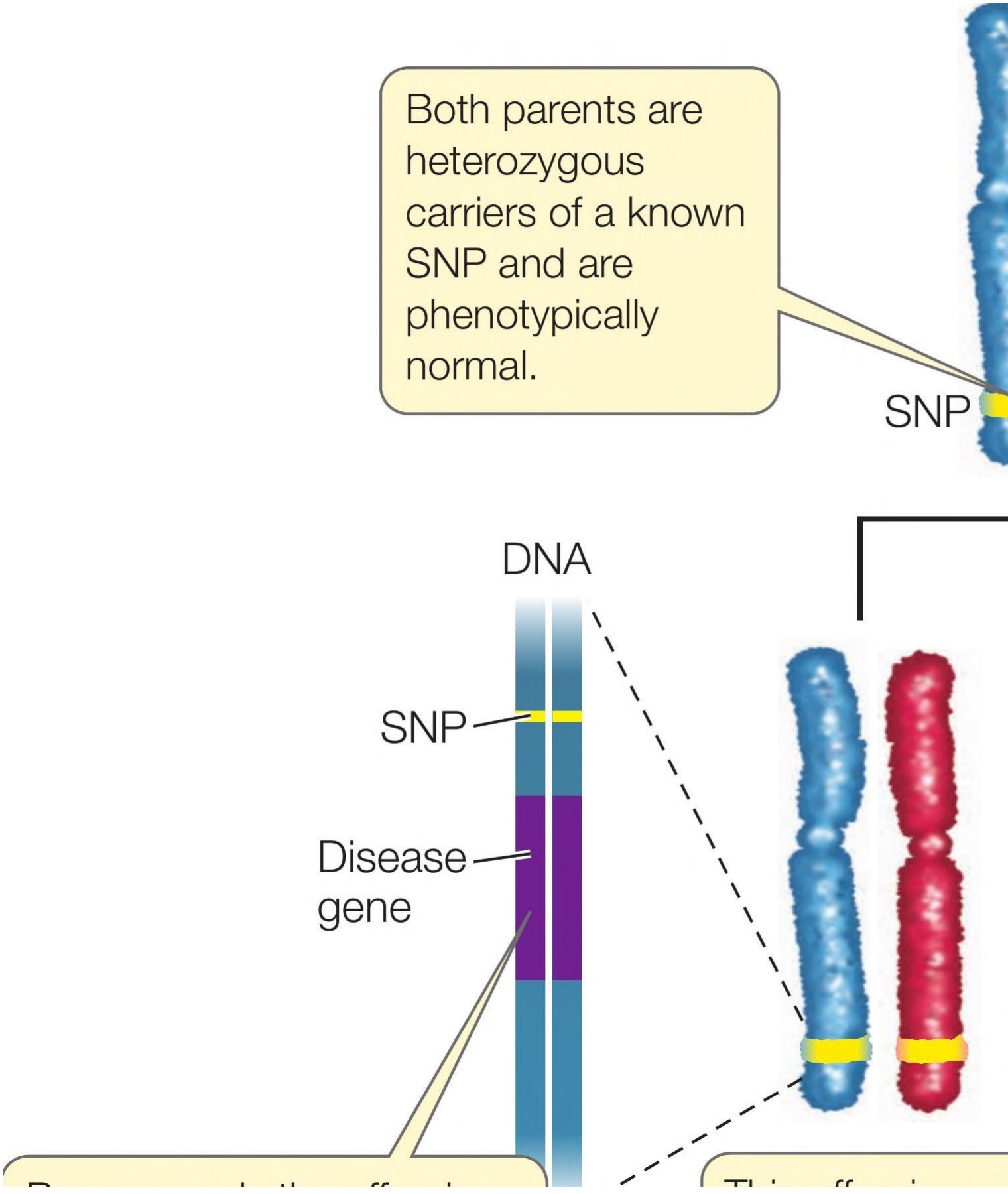
biến bằng phương pháp di truyền ngược, người ta sử dụng liên kết chặt chẽ với trình tự đánh dấu, trong một quá trình gọi là phân tích liên kết. Để hiểu kiểu phân tích này, hãy tưởng tượng một phi hành gia nhìn xuống từ không gian, cố gắng tìm con trai mình trên ghế đá công viên ở Bờ Bắc Chicago. Đầu tiên phi hành gia chọn ra các điểm tham chiếu - những điểm mốc sẽ dẫn cô ấy đến công viên. Cô nhận ra hình dạng của Bắc Mỹ, sau đó chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.Kiểu hình lâm sàng — > gen — > kiểu hình protein Dù sử dụng phương pháp nào, việc xác định cuối cùng (các) protein liên quan đến bệnh đều rất quan trọng trong việc thiết kế các liệu pháp cụ thể. Các dấu hiệu di truyền có thể được sử dụng để tìm ra các gen gây bệnh. Để xác định một gen đột biến bằng phương pháp di truyền ngược, người ta sử dụng liên kết chặt chẽ với trình tự đánh dấu, trong một quá trình gọi là phân tích liên kết. Để hiểu kiểu phân tích này, hãy tưởng tượng một phi hành gia nhìn xuống từ không gian, cố gắng tìm con trai mình trên ghế đá công viên ở Bờ Bắc Chicago. Đầu tiên phi hành gia chọn ra các điểm tham chiếu - những điểm mốc sẽ dẫn cô ấy đến công viên. Cô nhận ra hình dạng của Bắc Mỹ, sau đó chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.Các dấu hiệu di truyền có thể được sử

dụng để tìm ra các gen gây bệnh. Để xác định một gen đột biến bằng phương pháp di truyền ngược, người ta sử dụng liên kết chặt chẽ với trình tự đánh dấu, trong một quá trình gọi là phân tích liên kết. Để hiểu kiểu phân tích này, hãy tưởng tượng một phi hành gia nhìn xuống từ không gian, cố gắng tìm con trai mình trên ghế đá công viên ở Bờ Bắc Chicago. Đầu tiên phi hành gia chọn ra các điểm tham chiếu - những điểm mốc sẽ dẫn cô ấy đến công viên. Cô nhận ra hình dạng của Bắc Mỹ, sau đó chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.Các dấu hiệu di truyền có thể được sử dụng để tìm ra các gen gây bệnh. Để xác định một gen đột biến bằng phương pháp di truyền ngược, người ta sử dụng liên kết chặt chẽ với trình tự đánh dấu, trong một quá trình gọi là phân tích liên kết. Để hiểu kiểu phân tích này, hãy tưởng tượng một phi hành gia nhìn xuống từ không gian, cố gắng tìm con trai mình trên ghế đá công viên ở Bờ Bắc Chicago. Đầu tiên phi hành gia chọn ra các điểm tham chiếu - những điểm mốc sẽ dẫn cô ấy đến công viên. Cô nhận ra hình dạng của Bắc Mỹ, sau đó chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.sau đó di chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để

phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.sau đó di chuyển đến Hồ Michigan, rồi Tháp Willis, v.v. Khi đã đến Công viên North Shore, cô ấy có thể sử dụng các thiết bị quang học tiên tiến để tìm con trai mình. Điểm tham chiếu để phân lập gen là các dấu hiệu di truyền. Các dấu hiệu di truyền như STR và SNP có thể được sử dụng làm điểm mốc để tìm ra gen quan tâm, nếu gen sau cũng có nhiều alen (ví dụ: alen bình thường và alen gây bệnh). Mấu chốt của phương pháp này là quan sát chắc chắn rằng nếu hai gen nằm gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể thì chúng thường được truyền từ bố mẹ sang con cái (xem Phần 12.4). Điều tương tự cũng đúng với bất kỳ cặp dấu hiệu di truyền DNA nào. Trong trường hợp phân tích liên kết, ý tưởng là tìm ra các dấu hiệu ngày càng gần với gen quan tâm hơn. Như đã lưu ý ở trên, SNP và STR rất phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.Có khoảng một SNP cho mỗi 1.330 cặp bazơ trong bộ gen của con người và nhiều vùng trong bộ gen cũng chứa các

chuỗi DNA lặp đi lặp lại như các chuỗi được tìm thấy trong STR. SNP và STR có thể được phân tích bằng các kỹ thuật PCR được đề cập ở trên. SNP cũng có thể được phát hiện bằng các phương pháp hóa học phức tạp như phép đo phổ khối. Để thu hẹp vị trí của một gen, nhà khoa học phải tìm ra một dấu hiệu di truyền luôn được di truyền cùng với gen đó. Để làm điều này, lịch sử y tế gia đình được thực hiện và phả hệ được xây dựng. Nếu một dấu hiệu di truyền và một bệnh di truyền được di truyền cùng nhau trong nhiều gia đình thì chúng phải ở gần nhau trên cùng một nhiễm sắc thể (Hình 1 5.1 5). Điều này thu hẹp vị trí của gen xuống còn vài trăm nghìn cặp bazơ. Sau khi xác định được vùng DNA liên kết, có nhiều phương pháp có sẵn để xác định gen thực sự gây ra bệnh di truyền. Trình tự hoàn chỉnh của vùng có thể được tìm kiếm các gen ứng cử viên bằng cách sử dụng thông tin có sẵn từ cơ sở dữ liệu về trình tự bộ gen. Nếu may mắn, một nhà khoa học có thể đưa ra một phỏng đoán dựa trên thông tin sinh hóa hoặc sinh lý về căn bệnh này, cùng với thông tin về chức năng của các gen ứng cử viên, về việc gen nào chịu trách nhiệm.

15.3 Đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? 319 Cha Mẹ Cả cha lẫn mẹ đều là những người mang gen dị hợp tử của SNP đã biết và có kiểu hình bình thường. Vì chỉ con cháu có hai bản sao của SNP mới mắc bệnh nên gen mang alen gây bệnh phải liên kết chặt chẽ với SNP 15.15 Phân tích liên kết DNA Sự liên kết của SNP với alen gây bệnh ở nhiều họ được thu hẹp vị trí của gen khiếm khuyết, giúp cho việc phân lập và nhận dạng nó có thể thực hiện được. Trong ví dụ ở đây, alen gây bệnh là alen lặn. đối với căn bệnh này. Việc xác định các đa hình DNA trong các gen ứng cử viên có tương quan với sự hiện diện hay vắng mặt của bệnh cũng có thể giúp thu hẹp phạm vi tìm kiếm. Một loạt các kỹ thuật, chẳng hạn như phân tích mức độ mRNA của các gen ứng cử viên ở người bệnh và người khỏe mạnh, được sử dụng để xác nhận rằng gen chính xác đã được xác định. Dự án mã vạch DNA nhằm mục đích xác định tất cả các sinh vật trên Trái đất Một trong những khía cạnh thú vị nhất của công nghệ DNA đối với các nhà sinh học là khả năng xác định loài, giống và thậm chí cả từng sinh vật từ DNA của chúng. Để lặp lại các thí nghiệm và báo cáo kết quả khoa học, điều cần thiết là các nhà sinh học phải biết chính xác loài hoặc giống mà họ đang nghiên cứu. Tuy nhiên, các sinh vật khác nhau đôi khi có thể trông rất giống nhau trong tự nhiên. Khoảng 1,8 triệu loài đã được đặt tên và mô tả, nhưng có lẽ con số đó gấp khoảng 10 lần vẫn chưa được xác định. Đề xuất sử dụng công nghệ DNA để xác định các loài đã biết và phát hiện những loài chưa biết đã được một nhóm lớn các tổ chức khoa học được gọi là Hiệp hội Mã vạch Sự sống (CBOL) tán thành. Nhà sinh vật học tiến hóa Paul Hebert tại Đại học Guelph ở Ontario, Canada, đang đi dọc lối đi của một siêu thị vào năm 1998 thì nhận thấy mã vạch trên tất cả các loại thực phẩm đóng gói. Điều này mang lại cho anh ý tưởng xác định từng loài bằng "mã vạch DNA" dựa trên một trình tự ngắn từ một gen duy nhất. Gen ông chọn là gen cytochrome oxidase, một thành phần của chuỗi hô hấp có ở hầu hết các sinh vật. Bởi vì gen này dễ dàng đột biến nên có nhiều khác biệt về alen giữa các loài. Một đoạn từ 650 đến 750 cặp bazơ trong gen này đang được giải trình tự cho tất cả các sinh vật và cho đến nay đã phát hiện đủ biến thể để chẩn đoán cho từng loài (Hình 1 5.1 6). Khi DNA của đoạn gen mục tiêu đã được giải trình tự cho tất cả các loài đã biết, một thiết bị đơn giản có thể được sử dụng tại hiện trường để phân tích DNA từ một sinh vật và xác định loài của nó. Dự án mã vạch có tiềm năng thúc đẩy nghiên cứu sinh học về quá trình tiến hóa, theo dõi sự đa dạng loài ở các khu vực có ý nghĩa sinh thái, giúp xác định các loài mới và thậm chí phát hiện các vi khuẩn không mong muốn hoặc tác nhân khủng bố sinh học. I Vùng 695-bp của DNA gen cytochrome oxidase Đi tới Media Clip 15.2 Mã vạch của sự sống Lifel Oe.com/mcl 5.2 0 PCR,giải trình tự nucleotide \ ~ " 332 ;iii 333 666 HIM llll i 1 'M ^ IIIIIM 667 694 Mã vạch DNA 15.16 Mã vạch DNA Một vùng có cặp base từ 650 đến 750 của gen cytochrome oxidase có thể được khuếch đại bằng PCR từ bất kỳ sinh vật nào và sau đó giải trình tự. Kiến thức này được sử dụng để tạo ra một mã vạch trong đó mỗi bazơ DNA được thể hiện bằng một màu khác nhau. Mã vạch loài như vậy cho phép xác định chính xác và nhanh chóng một loài cụ thể cho các nghiên cứu thực nghiệm, sinh thái hoặc tiến hóa.


Both parents are heterozygous carriers of a known SNP and are phenotypically normal.
SNP
DNA
SNP
Disease gene

320 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử TÓM LƯỢC Các phân tử DNA lớn có thể được cắt thành những mảnh nhỏ hơn bằng cách tiêu hóa hạn chế và sau đó được phân loại bằng điện di trên gel. PCR được sử dụng để khuếch đại các chuỗi quan tâm từ các mẫu phức tạp. Những kỹ thuật này được sử dụng trong lấy dấu vân tay DNA để phân tích đa hình DNA nhằm mục đích xác định các cá thể. Các gen liên quan đến bệnh tật có thể được xác định bằng cách trước tiên phát hiện trình tự DNA bất thường và sau đó là protein mà alen kiểu hoang dã mã hóa. Các nhà khoa học hy vọng có thể xác định được tất cả các loài bằng cách sử dụng phân tích DNA. • Làm thế nào enzyme giới hạn nhận biết được vị trí giới hạn trên DNA? Xem trang. 315 – Điện di trên gel tách các đoạn DNA như thế nào? Xem trang. 316 và Hình 15.13 â€¢ STR là gì và chúng được sử dụng như thế nào để nhận dạng các cá nhân? Xem trang 317-318 và Hình 15.14 – Làm thế nào có thể lập bản đồ và phát hiện một đột biến gen gây bệnh trước khi biết được sản phẩm protein của nó? Xem trang. 318 và Hình 15.15 Việc xác định chính xác kiểu hình phân tử và kiểu gen của các bệnh di truyền khác nhau ở người đã giúp chẩn đoán các bệnh này ngay cả trước khi các triệu chứng xuất hiện. Chúng ta hãy xem xét chi tiết một số kỹ thuật sàng lọc di truyền này. Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh? Sàng lọc di truyền là việc sử dụng xét nghiệm để xác định những người mắc, có nguy cơ mắc hoặc mang mầm bệnh di truyền. Nó có thể được thực hiện ở nhiều thời điểm trong đời và được sử dụng cho nhiều mục đích. â€¢ Sàng lọc trước sinh có thể được sử dụng để xác định phôi hoặc thai nhi mắc bệnh để có thể áp dụng can thiệp y tế hoặc đưa ra quyết định về việc có nên tiếp tục mang thai hay không. â€¢ Trẻ sơ sinh có thể được sàng lọc để có thể nhanh chóng bắt đầu can thiệp y tế thích hợp cho những trẻ cần được điều trị. “Những người không có triệu chứng nhưng có người thân mắc bệnh di truyền có thể được sàng lọc để xác định xem họ có phải là người mang alen liên quan đến bệnh hay có khả năng tự phát triển bệnh hay không. Sàng lọc di truyền có thể được thực hiện ở cấp độ kiểu hình hoặc kiểu gen. gót chân của trẻ sơ sinh bị chích để lấy mẫu Dlood. od được đặt trên a và sau đó phân tích nội dung của mỏ. â– \ J "\ J 15.17 Sàng lọc di truyền bệnh Phenylketon niệu ở trẻ sơ sinh Xét nghiệm máu được sử dụng để sàng lọc bệnh phenylketon niệu ở trẻ sơ sinh. Những mẫu máu nhỏ được lấy từ gót chân của trẻ sơ sinh. Các mẫu được đặt vào máy đo nồng độ phenylalanine trong máu. Phát hiện sớm có nghĩa là có thể ngăn ngừa các triệu chứng của tình trạng này bằng cách cho trẻ áp dụng chế độ ăn trị liệu. Ban đầu, trẻ sinh ra mắc PKU có kiểu hình bình thường vì lượng phenylalanine dư thừa trong máu trước khi sinh sẽ khuếch tán qua nhau thai đến hệ tuần hoàn của người mẹ. Vì người mẹ hầu như luôn dị hợp tử và do đó có đủ hoạt tính phenylalanine hydroxylase nên cơ thể người mẹ sẽ chuyển hóa lượng phenylalanine dư thừa từ thai nhi. Tuy nhiên sau khi sinh,em bé bắt đầu tiêu thụ thực phẩm giàu protein (sữa) và phân hủy một số protein của chính mình. Phenylalanine bắt đầu tích tụ trong máu. Sau vài ngày, nồng độ phenylalanine trong máu trẻ có thể cao gấp 10 lần bình thường. Trong vòng vài ngày, bộ não đang phát triển bị tổn thương và những đứa trẻ mắc PKU không được điều trị sẽ bị chậm phát triển trí tuệ nghiêm trọng. Nhưng nếu được phát hiện sớm, PKU có thể được điều trị bằng chế độ ăn đặc biệt ít phenylalanine để tránh tổn thương não có thể xảy ra. Vì vậy việc phát hiện sớm là bắt buộc. Sàng lọc PKU và các bệnh khác ở trẻ sơ sinh bắt đầu vào năm 1963 với sự phát triển của một xét nghiệm đơn giản, nhanh chóng để phát hiện sự hiện diện của lượng dư thừa phenylalanine trong huyết thanh (Hình 1 5.1 7). Phương pháp này sử dụng các vết máu khô của trẻ sơ sinh và có thể được tự động hóa để phòng thí nghiệm sàng lọc có thể xử lý nhiều mẫu trong một ngày. Trẻ sơ sinh' máu hiện được sàng lọc tới 35 bệnh di truyền. Một số trường hợp phổ biến, chẳng hạn như suy giáp bẩm sinh, xảy ra khoảng 1/4.000 ca sinh và gây chậm phát triển và chậm phát triển trí tuệ do nồng độ hormone tuyến giáp thấp. Nếu được can thiệp sớm, nhiều trẻ trong số này có thể được điều trị thành công. Vì vậy, không có gì đáng ngạc nhiên khi việc sàng lọc trẻ sơ sinh là bắt buộc về mặt pháp lý ở nhiều quốc gia, bao gồm cả Hoa Kỳ và Canada. Sàng lọc các kiểu hình bệnh bao gồm phân tích protein và các hóa chất khác Sàng lọc di truyền có thể bao gồm việc kiểm tra một loại protein hoặc hóa chất khác có liên quan đến kiểu hình liên quan đến một bệnh cụ thể. Có lẽ ví dụ điển hình nhất là xét nghiệm phenylketon niệu (PKU), giúp xác định bệnh ở trẻ sơ sinh để có thể bắt đầu điều trị ngay lập tức. Rất có thể bạn đã được sàng lọc PKU khi còn là trẻ sơ sinh. Xét nghiệm DNA là cách chính xác nhất để phát hiện gen bất thường. Mức độ phenylalanine trong máu là thước đo gián tiếp hoạt động của phenylalanine hydroxylase trong gan. Nhưng làm thế nào chúng ta có thể sàng lọc các bệnh di truyền mà xét nghiệm máu không thể phát hiện được? Điều gì sẽ xảy ra nếu máu khó lấy được như ở bào thai? Làm thế nào những bất thường về di truyền ở những người dị hợp tử, những người biểu hiện protein bình thường ở một mức độ nào đó, được xác định?Phương pháp này

sử dụng các vết máu khô của trẻ sơ sinh và có thể được tự động hóa để phòng thí nghiệm sàng lọc có thể xử lý nhiều mẫu trong một ngày. Trẻ sơ sinh' máu hiện được sàng lọc tới 35 bệnh di truyền. Một số trường hợp phổ biến, chẳng hạn như suy giáp bẩm sinh, xảy ra khoảng 1/4.000 ca sinh và gây chậm phát triển và chậm phát triển trí tuệ do nồng độ hormone tuyến giáp thấp. Nếu được can thiệp sớm, nhiều trẻ trong số này có thể được điều trị thành công. Vì vậy, không có gì đáng ngạc nhiên khi việc sàng lọc trẻ sơ sinh là bắt buộc về mặt pháp lý ở nhiều quốc gia, bao gồm cả Hoa Kỳ và Canada. Sàng lọc các kiểu hình bệnh bao gồm phân tích protein và các hóa chất khác Sàng lọc di truyền có thể bao gồm việc kiểm tra một loại protein hoặc hóa chất khác có liên quan đến kiểu hình liên quan đến một bệnh cụ thể. Có lẽ ví dụ điển hình nhất là xét nghiệm phenylketon niệu (PKU), giúp xác định bệnh ở trẻ sơ sinh để có thể bắt đầu điều trị ngay lập tức. Rất có thể bạn đã được sàng lọc PKU khi còn là trẻ sơ sinh. Xét nghiệm DNA là cách chính xác nhất để phát hiện gen bất thường. Mức độ phenylalanine trong máu là thước đo gián tiếp hoạt động của phenylalanine hydroxylase trong gan. Nhưng làm thế nào chúng ta có thể sàng lọc các bệnh di truyền mà xét nghiệm máu không thể phát hiện được? Điều gì sẽ xảy ra nếu máu khó lấy được như ở bào thai? Làm thế nào những bất thường về di truyền ở những người dị hợp tử, những người biểu hiện protein bình thường ở một mức độ nào đó, được xác định?Phương pháp này sử dụng các vết máu khô của trẻ sơ sinh và có thể được tự động hóa để phòng thí nghiệm sàng lọc có thể xử lý nhiều mẫu trong một ngày. Trẻ sơ sinh' máu hiện được sàng lọc tới 35 bệnh di truyền. Một số trường hợp phổ biến, chẳng hạn như suy giáp bẩm sinh, xảy ra khoảng 1/4.000 ca sinh và gây chậm phát triển và chậm phát triển trí tuệ do nồng độ hormone tuyến giáp thấp. Nếu được can thiệp sớm, nhiều trẻ trong số này có thể được điều trị thành công. Vì vậy, không có gì đáng ngạc nhiên khi việc sàng lọc trẻ sơ sinh là bắt buộc về mặt pháp lý ở nhiều quốc gia, bao gồm cả Hoa Kỳ và Canada. Sàng lọc các kiểu hình bệnh bao gồm phân tích protein và các hóa chất khác Sàng lọc di truyền có thể bao gồm việc kiểm tra một loại protein hoặc hóa chất khác có liên quan đến kiểu hình liên quan đến một bệnh cụ thể. Có lẽ ví dụ điển hình nhất là xét nghiệm phenylketon niệu (PKU), giúp xác định bệnh ở trẻ sơ sinh để có thể bắt đầu điều trị ngay lập tức. Rất có thể bạn đã được sàng lọc PKU khi còn là trẻ sơ sinh. Xét nghiệm DNA là cách chính xác nhất để phát hiện gen bất thường. Mức độ phenylalanine trong máu là thước đo gián tiếp hoạt động của phenylalanine hydroxylase trong gan. Nhưng làm thế nào chúng ta có thể sàng lọc các bệnh di truyền mà xét nghiệm máu không thể phát hiện được? Điều gì sẽ xảy ra nếu máu khó lấy được như ở bào thai? Làm thế nào những bất thường về di truyền ở những người dị hợp tử, những người biểu hiện protein bình thường ở một mức độ nào đó, được xác định?

15.4 Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh? 321 CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 15.18 Xét nghiệm DNA bằng phương pháp lai Oligonucleotide đặc hiệu cho alen Thử nghiệm của họ này cho thấy ba trong số chúng là những người mang gen dị hợp tử của alen hình liềm. Tuy nhiên, đứa trẻ đầu tiên được thừa hưởng hai alen bình thường và không bị ảnh hưởng bởi căn bệnh này cũng như không có người mang mầm bệnh. Điểm chứa' Mẫu DNA â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ O DNA từ các cá nhân được xét nghiệm ^ được chấm vào các bộ lọc và biến tính. CCTGAGGAG Thăm dò bình thường k! f MfWT’eTe^elSickle thăm dò ^ DNA chuỗi đơn được tổng hợp từ alen |3-globin bình thường {A) và từ alen hình liềm (S). *%ys v" 1 ' ft] Các đầu dò được dán nhãn và >, , f Vl 1 â€¢K. , ^ f T lai với các mẫu DNA. + CCTGAGGAG Thăm dò mẫu DNA Mi i I I | ESEEsHa MggacacctcB Các đầu dò sẽ lai với các mẫu DNA nếu có các trình tự bổ sung. Xét nghiệm DNA là phân tích trực tiếp DNA để tìm đột biến và nó cung cấp cách trực tiếp và chính xác nhất để phát hiện một alen bất thường. Giờ đây, các đột biến gây ra nhiều bệnh ở người đã được xác định, bất kỳ tế bào nào trong cơ thể đều có thể được kiểm tra đột biến vào bất kỳ thời điểm nào trong đời. Khả năng khuếch đại của PCR có nghĩa là chỉ cần một hoặc một vài tế bào để thử nghiệm. Những phương pháp này có hiệu quả tốt nhất đối với các bệnh do chỉ một hoặc một vài đột biến khác nhau gây ra. Ví dụ, hãy xem xét hai cha mẹ đều dị hợp tử về alen bệnh xơ nang nhưng muốn có một đứa con bình thường. Nếu được điều trị bằng các hormone thích hợp, người mẹ có thể được kích thích "siêu rụng trứng". thả nhiều trứng. Một quả trứng có thể được tiêm một tinh trùng từ chồng cô ấy và hợp tử thu được sẽ được phép phân chia đến giai đoạn 8 tế bào. Nếu một trong những tế bào phôi này bị loại bỏ, nó có thể được kiểm tra sự hiện diện của alen xơ nang. Nếu kết quả xét nghiệm âm tính, phôi bảy tế bào còn lại có thể được cấy vào tử cung người mẹ và may mắn là nó sẽ phát triển bình thường. Việc sàng lọc tiền làm tổ như vậy hiếm khi được thực hiện. Điển hình hơn là các

phân tích tế bào thai nhi sau khi thụ tinh bình thường và làm tổ trong tử cung. Tế bào của thai nhi có thể được phân tích vào khoảng tuần thứ mười của thai kỳ bằng cách lấy mẫu lông nhung màng đệm, hoặc trong tuần thứ mười ba đến mười bảy bằng phương pháp chọc ối. Trong cả hai trường hợp, chỉ cần một số tế bào thai nhi là cần thiết để thực hiện xét nghiệm ADN. Gần đây, các phương pháp rất nhạy cảm đã được phát triển để có thể thực hiện xét nghiệm DNA với một số tế bào bào thai được giải phóng vào máu mẹ. Một mẫu máu 10 ml của phụ nữ mang thai có đủ tế bào thai nhi để phân tích nhiều chứng rối loạn, bao gồm hội chứng Down và xơ nang. Thủ tục tương đối không xâm lấn này có thể thay thế việc chọc ối và lấy mẫu lông nhung màng đệm - cả hai đều có nguy cơ gây sẩy thai nhẹ - trong tương lai gần. Xét nghiệm DNA cũng có thể được thực hiện với trẻ sơ sinh.Các mẫu máu được sử dụng để sàng lọc PKU và các rối loạn khác chứa đủ tế bào máu của em bé để cho phép phân tích DNA bằng kỹ thuật dựa trên PCR. Phân tích DNA hiện đang được sử dụng để sàng lọc bệnh hồng cầu hình liềm và bệnh xơ nang; các xét nghiệm tương tự đối với các bệnh khác chắc chắn sẽ xảy ra. Trong số rất nhiều phương pháp xét nghiệm DNA hiện có, chúng tôi sẽ mô tả phương pháp lai DNA, lấy bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm làm ví dụ. Phép lai oligonucleotide đặc hiệu với alen có thể phát hiện đột biến Phép lai axit nucleic (xem Hình 14.7) có thể được sử dụng để phát hiện sự hiện diện của một trình tự DNA cụ thể, chẳng hạn như trình tự chứa một đột biến cụ thể. Các mẫu DNA được thu thập từ những người có thể mang hoặc không mang đột biến và PCR được sử dụng để khuếch đại vùng DNA nơi đột biến có thể xảy ra. Các chuỗi DNA tổng hợp ngắn gọi là đầu dò oligonucleotide được lai với các sản phẩm PCR biến tính. Đầu dò được dán nhãn theo một cách nào đó (ví dụ, bằng chất phóng xạ hoặc thuốc nhuộm huỳnh quang) để có thể dễ dàng phát hiện sự lai hóa (Hình 1 5.1 8). Việc phát hiện đột biến bằng sàng lọc DNA có thể được sử dụng để chẩn đoán bệnh di truyền, từ đó có thể bắt đầu điều trị thích hợp. Ngoài ra, sàng lọc DNA cung cấp cho một người những thông tin quan trọng về bộ gen của người đó.

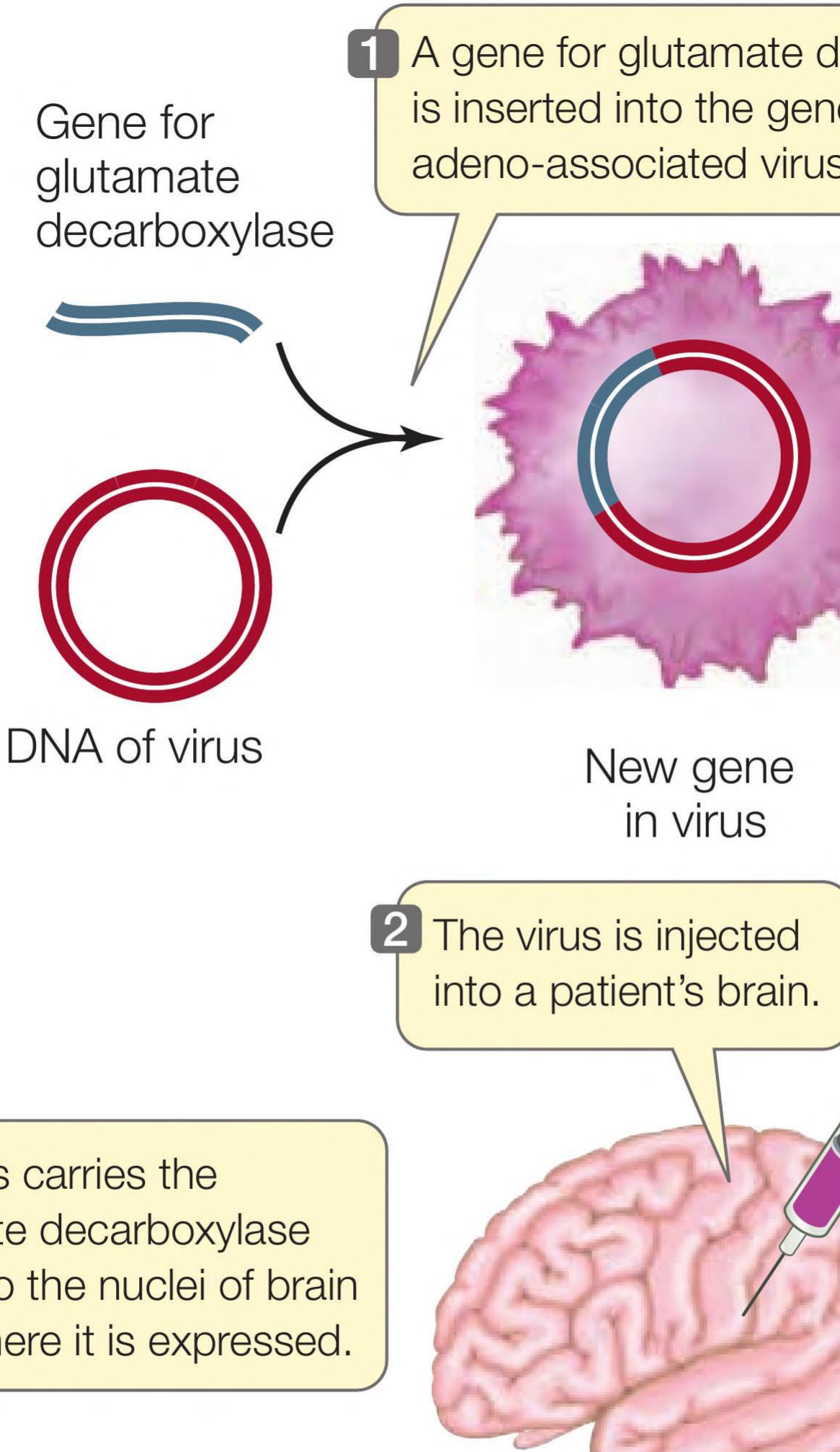
322 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử TÓM TẮT Sàng lọc di truyền có thể được sử dụng để xác định những người mắc, dễ mắc hoặc mang mầm bệnh di truyền. Việc sàng lọc có thể được thực hiện ở cấp độ kiểu hình bằng cách xác định một loại protein bất thường, chẳng hạn như một enzyme có hoạt động bị thay đổi. Nó cũng có thể được thực hiện ở cấp độ kiểu gen bằng cách xét nghiệm trực tiếp DNA. â€¢ Trẻ sơ sinh được sàng lọc PKU như thế nào? Xem trang. 320 và Hình 15.17 â€¢ Ưu điểm của việc sàng lọc đột biến gen bằng phương pháp lai oligonucleotide đặc hiệu với alen so với sàng lọc sự khác biệt về kiểu hình trong hoạt động của enzyme là gì? Xem trang. 321 và Hình 15.18 Nghiên cứu đang được thực hiện đã dẫn đến sự phát triển của các xét nghiệm chẩn đoán ngày càng chính xác và hiểu rõ hơn về các bệnh di truyền khác nhau ở cấp độ phân tử. Kiến thức này hiện đang được áp dụng để phát triển các phương pháp điều trị mới cho các bệnh di truyền. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ khảo sát các phương pháp điều trị khác nhau, bao gồm sửa đổi kiểu hình đột biến và liệu pháp gen, trong đó phiên bản bình thường của gen đột biến được cung cấp. Bệnh di truyền được điều trị như thế nào? Hầu hết các phương pháp điều trị bệnh di truyền chỉ đơn giản là cố gắng làm giảm bớt các triệu chứng của bệnh nhân. Nhưng để điều trị hiệu quả những căn bệnh này - cho dù chúng ảnh hưởng đến tất cả các tế bào, như trong các rối loạn di truyền như PKU, hay chỉ các tế bào soma, như trong ung thư - các bác sĩ phải có khả năng chẩn đoán bệnh một cách chính xác, hiểu được cách thức hoạt động của bệnh. cấp độ phân tử và can thiệp sớm trước khi căn bệnh tàn phá hoặc giết chết cá nhân. Có hai cách tiếp cận chính để điều trị các bệnh di truyền: â€¢ sửa đổi kiểu hình bệnh â€¢ thay thế gen khiếm khuyết (sửa đổi kiểu gen) Các bệnh di truyền có thể được điều trị bằng cách sửa đổi kiểu hình Thay đổi kiểu hình của bệnh di truyền để nó không còn nữa gây hại cho một cá nhân thường được thực hiện theo một trong ba cách: bằng cách hạn chế cơ chất của enzyme bị thiếu, bằng cách ức chế phản ứng trao đổi chất có hại hoặc bằng cách cung cấp sản phẩm protein bị thiếu (Hình 15.19). HẠN CHẾ CHẤT Hạn chế cơ chất của một enzyme bị thiếu hụt là phương pháp được thực hiện khi trẻ sơ sinh được chẩn đoán mắc PKU. Trong trường hợp này, enzyme bị thiếu là phenylalanine hydroxylase và cơ chất là phenylalanine (xem Hình 15.7). Trẻ sơ sinh không có khả năng phân hủy phenylalanine trong thức ăn dẫn đến sự tích tụ chất nền, gây ra các triệu chứng lâm sàng. Vì vậy, trẻ sơ sinh ngay lập tức được áp dụng chế độ ăn đặc biệt chỉ chứa đủ phenylalanine để sử dụng ngay. Lofenelac, một sản phẩm làm từ sữa có ít Nguyên nhân gây bệnh DNA bình thường Thông thường, loại hoang dã â€¢ â€¢ Cơ chất k Một gen mã hóa cho một ^ ^ enzyme chức năng. Enzyme â€¢ â€¢ Bệnh sản phẩm â€¢ â€¢ DNA Â¥ Enzyme X Â» -â–°Harm Trong bệnh di truyền, một alen đột biến mã hóa cho một enzyme

không có chức năng và sự tích tụ cơ chất dẫn đến bệnh tật. Điều trị Hạn chế chất nền: Ít chất nền hơn nên triệu chứng bệnh ít nghiêm trọng hơn.Ít tác hại hơn Sản phẩm 15.19 Chiến lược điều trị bệnh di truyền phenylalanine được cho trẻ ăn giống như sữa công thức. Sau đó, một số loại trái cây, rau, ngũ cốc và mì có hàm lượng phenylalanine thấp có thể được thêm vào chế độ ăn. Phải tránh thịt, cá, trứng, các sản phẩm từ sữa và bánh mì có chứa lượng phenylalanine cao, đặc biệt là trong thời thơ ấu, khi trí não phát triển nhanh nhất. Chất làm ngọt nhân tạo aspartame cũng phải tránh vì nó được tạo thành từ hai axit amin, một trong số đó là phenylalanine. Những người bị PKU thường được khuyên nên duy trì chế độ ăn kiêng lowphenylalanine suốt đời. Mặc dù việc duy trì những hạn chế về chế độ ăn uống này có thể khó khăn nhưng nó có hiệu quả. Nhiều nghiên cứu tiếp theo kể từ khi bắt đầu sàng lọc trẻ sơ sinh đã chỉ ra rằng những người mắc PKU duy trì chế độ ăn kiêng không khác biệt so với phần còn lại của dân số về khả năng trí tuệ. Đây là một thành tựu ấn tượng trong lĩnh vực y tế công cộng, xét đến mức độ nghiêm trọng của tình trạng chậm phát triển trí tuệ ở những bệnh nhân không được điều trị. CÁC CHẤT ỨC CHẾ CHUYỂN HÓA Trong Phần 11.7, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng các loại thuốc ức chế các quá trình chu kỳ tế bào khác nhau để điều trị ung thư. Thuốc cũng được sử dụng để điều trị các triệu chứng của nhiều bệnh di truyền. Khi các nhà sinh học đã đạt được cái nhìn sâu sắc về

1 5.5 Các bệnh di truyền được điều trị như thế nào? Với đặc điểm phân tử của những bệnh này và các protein cụ thể liên quan, một phương pháp điều trị cụ thể hơn đang hình thành. Phương pháp này - được gọi là y học phân tử - được sử dụng để phát triển chất ức chế dùng để điều trị bệnh bạch cầu tủy xương mãn tính của Kareem AbdulJabar (xem câu chuyện mở đầu). CUNG CẤP PROTEIN THIẾU Một cách rõ ràng để điều trị bệnh do thiếu protein chức năng là cung cấp protein đó. Phương pháp này được sử dụng để điều trị bệnh Hemophilia A, một căn bệnh trong đó thiếu yếu tố VIII trong máu và rối loạn đông máu (xem Bảng 15.2). Lúc đầu, protein bị thiếu được lấy từ máu và đôi khi bị nhiễm vi-rút (ví dụ: HIV) hoặc các mầm bệnh khác có thể gây hại cho người nhận. Tuy nhiên, hiện nay, các protein đông máu ở người được sản xuất bằng công nghệ DNA tái tổ hợp (xem Chương 18), giúp có thể cung cấp protein ở dạng tinh khiết hơn nhiều. Thật không may, kiểu hình của nhiều bệnh do đột biến gen gây ra rất phức tạp. Trong những trường hợp này, những biện pháp can thiệp đơn giản như chúng tôi vừa mô tả sẽ không có tác dụng. Thật vậy, một cuộc khảo sát gần đây trên 351 bệnh do đột biến gen đơn lẻ gây ra cho thấy các phương pháp điều trị hiện tại đã làm tăng tỷ lệ mắc bệnh của bệnh nhân. tuổi thọ kéo dài trung bình chỉ có 15 phần trăm. Liệu pháp gen mang lại hy vọng về các phương pháp điều trị cụ thể. Nếu một tế bào thiếu một alen mã hóa một sản phẩm chức năng, thì phương pháp điều trị tối ưu sẽ là cung cấp một alen chức năng. Mục tiêu của liệu pháp gen là thêm một gen mới sẽ được biểu hiện ở các tế bào thích hợp ở bệnh nhân. Những tế bào nào nên được nhắm mục tiêu? Có hai cách tiếp cận: • Liệu pháp gen dòng mầm, trong đó gen mới được đưa vào giao tử (thường là trứng) hoặc trứng đã thụ tinh. Trong trường hợp này, tất cả các tế bào của người trưởng thành sẽ mang gen mới. Những cân nhắc về mặt đạo đức ngăn cản việc sử dụng nó ở người. • Liệu pháp gen tế bào soma, trong đó gen mới được đưa vào các tế bào soma liên quan đến căn bệnh này. Phương pháp này đang được thử nghiệm cho nhiều bệnh, từ rối loạn di truyền đến ung thư. Có hai cách tiếp cận với liệu pháp gen tế bào soma: Trong liệu pháp gen ex vivo, các tế bào đích được lấy ra khỏi bệnh nhân, đưa gen mới vào và sau đó đưa lại vào bệnh nhân. Cách tiếp cận này đang được sử dụng, ví dụ, đối với các bệnh gây ra bởi khiếm khuyết gen biểu hiện ở tế bào bạch cầu. “Trong liệu pháp gen in vivo, gen này thực sự được đưa trực tiếp vào bệnh nhân, nhắm mục tiêu đến các tế bào thích hợp. Một ví dụ là phương pháp điều trị ung thư phổi trong đó dung dịch chứa gen điều trị được phun lên khối u. Được trang bị kiến thức về cách các gen được biểu hiện (xem Chương 14) và được điều hòa (xem Chương 16), các bác sĩ có thể thiết kế một gen trị liệu không chỉ chứa trình tự mã hóa protein bình thường mà còn cả các trình tự khác - chẳng hạn như một trình tự khởi đầu thích hợp. €” cần thiết cho sự biểu hiện của gen trong các tế bào mục tiêu. ĐẦU TƯ CUỘC SỐNG ^^ ^^ ^^^ 15.20 Liệu pháp gen Andrew Feigin và các đồng nghiệp của ông đã chỉ ra rằng một loại virus có thể được sử dụng để đưa một gen trị liệu vào não của bệnh nhân mắc bệnh Parkinson.3 Gen mà họ sử dụng mã hóa glutamate decarboxylase, enzyme xúc tác quá trình tổng hợp chất dẫn truyền thần kinh GABA. GIẢ THUYẾT Việc thêm một gen glutamate decarboxylase vào tế bào não có thể làm giảm các triệu chứng do thiếu GABA. Kết quả Các triệu chứng của bệnh nhân được cải thiện. KẾT LUẬN Liệu pháp gen có thể làm giảm các triệu chứng ở bệnh nhân bị thiếu hụt chất dẫn

truyền thần kinh. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aLeWitt, P. A. và cộng sự. 2011. Thần kinh học Lancet 10: 309-319. Một thách thức lớn là đưa gen trị liệu vào tế bào. Sự hấp thu DNA vào tế bào nhân chuẩn là một hiện tượng hiếm gặp và một khi DNA đã ở bên trong tế bào thì việc nó xâm nhập vào nhân và biểu hiện còn hiếm hơn. Một giải pháp cho những vấn đề này là chèn gen này vào một loại virus mang mầm bệnh có thể lây nhiễm sang tế bào người nhưng đã được biến đổi gen để ngăn chặn sự nhân lên. Một ví dụ là virus DNA có tên là virus liên quan đến adeno, loại virus này đã được sử dụng rộng rãi trong các thử nghiệm lâm sàng về liệu pháp gen ở người. Loại virus này có bộ gen nhỏ cho phép ghép gen của con người; lây nhiễm vào hầu hết các tế bào của con người, bao gồm cả các tế bào không phân chia như tế bào thần kinh; vô hại với con người; không gây ra sự đào thải của hệ thống miễn dịch; và đi vào nhân tế bào, nơi DNA của nó với gen mới có thể được biểu hiện. Một thành công gần đây trong liệu pháp gen ở người sử dụng virus liên quan đến adeno được thể hiện trong Hình 1 5.20. Bệnh Parkinson là một tình trạng thần kinh ảnh hưởng đến khoảng 1 trên 200 ngườibao gồm các tế bào không phân chia như tế bào thần kinh; vô hại với con người; không gây ra sự đào thải của hệ thống miễn dịch; và đi vào nhân tế bào, nơi DNA của nó với gen mới có thể được biểu hiện. Một thành công gần đây trong liệu pháp gen ở người sử dụng virus liên quan đến adeno được thể hiện trong Hình 1 5.20. Bệnh Parkinson là một tình trạng thần kinh ảnh hưởng đến khoảng 1 trên 200 ngườibao gồm các tế bào không phân chia như tế bào thần kinh; vô hại với con người; không gây ra sự đào thải của hệ thống miễn dịch; và đi vào nhân tế bào, nơi DNA của nó với gen mới có thể được biểu hiện. Một thành công gần đây trong liệu pháp gen ở người sử dụng virus liên quan đến adeno được thể hiện trong Hình 1 5.20. Bệnh Parkinson là một tình trạng thần kinh ảnh hưởng đến khoảng 1 trên 200 người

Method


1 A gene for glutamate d
is inserted into the gen
adeno-associated virus
Gene for glutamate decarboxylase
DNA of virus
New gene in virus
2 The virus is injected into a patient's brain.
3 The virus carries the glutamate decarboxylase gene into the nuclei of brain cells, where it is expressed.

324 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Liệu pháp gen cho bệnh Parkinson Bài viết gốc LeWitt, P. A. và 20 tác giả khác. 201 1 . Liệu pháp gen AAV2-GAD cho bệnh Parkinson tiến triển: một thử nghiệm ngẫu nhiên có đối chứng mù đôi, giả mạo. Thần kinh học Lancet 10: 309-319. Phân tích dữ liệu Trong bệnh Parkinson, các tế bào não (tế bào thần kinh) ở những vùng cụ thể của não bị thoái hóa, dẫn đến mất khả năng kiểm soát các cử động. Ở giai đoạn đầu, bệnh có thể được điều trị bằng thuốc thay thế các phân tử không còn được cung cấp bởi các tế bào thần kinh bị thoái hóa. Tuy nhiên, khi bệnh tiến triển, những loại thuốc này trở nên kém hiệu quả và có những tác dụng phụ không thể chấp nhận được. Một cách tiếp cận khác để điều trị ở những bệnh nhân như vậy là liệu pháp gen để cung cấp một loại enzyme có hoạt tính tạo ra một phân tử có thể làm giảm các triệu chứng. Trong trường hợp này, enzyme là glutamate decarboxylase và phân tử được tạo ra là chất dẫn truyền thần kinh axit y-aminobutyric (GABA). Feigin và các đồng nghiệp của ông đã chèn gen glutamate decarboxylase vào một loại virus thường lây nhiễm vào tế bào người, trong trường hợp này là virus liên quan đến adeno (xem Hình 15.20). Loại virus này sau đó được tiêm trực tiếp vào vùng não liên quan đến bệnh Parkinson. Mười sáu bệnh nhân đã được điều trị bằng liệu pháp gen: tiêm dung dịch muối có chứa virus. 21 bệnh nhân khác, có độ tuổi tương tự (trung bình 60) và thời gian kể từ khi được chẩn đoán (10 tuổi), nằm trong nhóm đối chứng mắc chứng "giả tạo". phẫu thuật - tiêm dung dịch muối không chứa virus. Cả những người điều tra thực hiện công việc lẫn bệnh nhân đều không biết ai thuộc nhóm điều trị và kiểm soát gen, vì vậy đây là một trường hợp "mù đôi". học. Nhiều lần sau khi tiêm, bệnh nhân ở cả hai nhóm được kiểm tra những thay đổi về chức năng vận động. Mỗi người đều được cho điểm bằng thang đánh giá bệnh Parkinson thống nhất (UPDRS), kết hợp cả việc theo dõi các hoạt động hàng ngày của bệnh nhân và đánh giá của bác sĩ về các chức năng vận động như đi bộ. Việc giảm điểm cho thấy sự cải thiện về chức năng. Hình A thể hiện các kết quả, được biểu thị dưới dạng phương tiện với các thanh lỗi biểu thị +/- một độ lệch chuẩn (xem Phụ lục B). CÂU HỎI 1 So sánh nhóm đối chứng (giả tạo) với nhóm liệu pháp gen. Có sự khác biệt nào về điểm UPDRS của họ không? Nếu vậy, sự khác biệt ban đầu rõ ràng là khi nào? Sự khác biệt có ý nghĩa thống kê không? Làm thế nào bạn có thể nói? HÌNH A Tháng HÌNH B Tháng CÂU HỎI 2 Tại sao bạn cho rằng điểm của nhóm đối chứng đã thay đổi sau khi điều trị giả tạo? CÂU HỎI 3 Cách thứ hai để đánh giá các triệu chứng là đánh giá toàn cầu về bệnh Parkinson, trong đó bệnh nhân được yêu cầu đánh giá các triệu chứng của chính họ. Trong trường hợp này, sự gia tăng điểm số cho thấy sự cải thiện. Kết quả được thể hiện trong Hình B.Hai nhóm bệnh nhân so sánh như thế nào trong việc đánh giá các triệu chứng của họ? Việc đây là một nghiên cứu mù đôi ảnh hưởng như thế nào đến sức thuyết phục của kết luận của bạn? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU ở độ tuổi 60 và cứ 25 người thì có 1 người ở độ tuổi 80. Các triệu chứng của nó bao gồm cứng cơ và run rẩy và - ở khoảng một nửa số bệnh nhân - chứng mất trí nhớ. Ở những bệnh nhân mắc bệnh Parkinson, việc sản xuất chất dẫn truyền thần kinh axit y-amino butyric (GABA; xem Phần 45.3) không đủ ở một phần cụ thể của não, do sự thoái hóa của các tế bào thần kinh thường tạo ra GABA. Điều này dẫn đến sự phối hợp chuyển động kém. Sự tổng hợp GABA được xúc tác bởi enzyme glutamate decarboxylase. Một nhóm do Tiến sĩ Andrew Feigin dẫn đầu tại Viện Feinstein ở New York đã điều trị thành công cho bệnh nhân mắc bệnh Parkinson bằng cách sử dụng gen glutamate decarboxylase được đóng gói trong virus liên quan đến adeno và tiêm vào phần não bị ảnh hưởng. Sau sáu tháng, những bệnh nhân nhận được gen bọc virus đã tăng mức GABA và cải thiện đáng kể các triệu chứng bệnh của họ. Các bệnh khác đang được điều trị bằng liệu pháp gen sử dụng loại virus này bao gồm bệnh xơ nang, bệnh máu khó đông và chứng loạn dưỡng cơ.

Tóm tắt chương 325 RECAP Điều trị một bệnh di truyền ở người có thể liên quan đến nỗ lực sửa đổi kiểu hình bất thường bằng cách hạn chế cơ chất của enzyme bị thiếu, ức chế phản ứng trao đổi chất có hại hoặc cung cấp protein bị thiếu. Ngược lại, liệu pháp gen nhằm mục đích giải quyết khiếm khuyết di truyền bằng cách chèn một alen bình thường vào tế bào của bệnh nhân. â€¢ Các chất ức chế chuyển hóa được sử dụng trong hóa trị liệu có tác dụng như thế nào trong điều trị ung thư? Xem trang 322-323 và Hình 15.19 – Liệu pháp gen in vivo hoạt động như thế nào? Bạn có thể đưa ra một ví dụ không? Xem trang 323-324 và Hình 15.20 Trong chương này chúng ta xử lý các đột biến nói chung, tập trung vào những thay đổi DNA ảnh hưởng đến kiểu hình thông qua các sản phẩm protein cụ thể. Nhưng di truyền phân tử còn có nhiều thứ hơn là trình tự gen và protein. Xác định gen nào sẽ được biểu hiện khi nào và ở đâu là chức năng chính của bộ gen. Trong

Chương 16 chúng ta sẽ chuyển sang vấn đề điều hòa gen. Đột biến là gì? ™ Đột biến là những thay đổi có thể di truyền được trong DNA. Đột biến soma được truyền cho tế bào con, nhưng chỉ đột biến dòng mầm được truyền cho con cái được sinh sản hữu tính. Xem lại HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 15.1 – Đột biến điểm là kết quả của sự thay đổi trong các cặp base đơn của DNA. Đột biến im lặng có thể xảy ra ở DNA không mã hóa hoặc ở vùng mã hóa của gen và không ảnh hưởng đến trình tự axit amin của protein. Các đột biến sai nghĩa, vô nghĩa và dịch khung đều gây ra những thay đổi trong trình tự protein. Ôn lại Hình 15.2 â€¢ Đột biến nhiễm sắc thể (xóa, nhân đôi, đảo ngược và dịch mã) liên quan đến các vùng nhiễm sắc thể lớn. Ôn lại Hình 15.4 â€¢ Đột biến tự phát xảy ra do sự mất ổn định trong DNA hoặc nhiễm sắc thể. Đột biến cảm ứng xảy ra khi một chất gây đột biến làm hỏng DNA. Xem lại Hình 15.5 – Đột biến có thể xảy ra ở những điểm nóng nơi cytosine bị methyl hóa thành 5'-methylcytosine. Ôn lại Hình 15.6 â€¢ Đột biến, mặc dù thường gây bất lợi cho một cá thể sinh vật, nhưng lại là nguyên liệu thô của quá trình tiến hóa. Những loại đột biến dẫn đến bệnh di truyền? “Những bất thường về protein có liên quan đến các bệnh di truyền. â€¢ Trong khi một sự khác biệt về axit amin có thể là nguyên nhân gây bệnh, thì các biến thể axit amin đã được phát hiện ở nhiều protein chức năng. Ôn lại Hình 15.7, 15.8 â€¢ Đột biến điểm, mất đoạn và bất thường nhiễm sắc thể có liên quan đến các bệnh di truyền. Ôn lại Hình 15.9 â€¢ Ảnh hưởng của hội chứng X dễ vỡ ngày càng trầm trọng hơn theo từng thế hệ. Mô hình này là kết quả của việc lặp lại bộ ba mở rộng. Ôn lại Hình 15.10 â€¢ Một loạt đột biến gen có thể dẫn đến ung thư ruột kết. Xem lại Hình 15.11 Có các liệu pháp nhắm mục tiêu khác hướng đến các loại ung thư cụ thể không? TRẢ LỜI Khi các đột biến soma ở các bệnh ung thư khác nhau được mô tả, các liệu pháp cụ thể đang được phát triển. Ví dụ, một số tế bào ung thư vú biểu hiện quá mức thụ thể hormone steroid estrogen. Điều này làm cho các tế bào ung thư trở nên nhạy cảm bất thường với estrogen, kích thích chúng phân chia. Tamoxifen,một chất tương tự của estrogen liên kết nhưng không kích hoạt thụ thể estrogen, đang được sử dụng để điều trị ung thư vú loại này. Các tế bào ung thư khác biểu hiện thụ thể yếu tố tăng trưởng biểu bì, một tín hiệu khác kích thích sự phân chia tế bào. Trong những trường hợp này, điều trị bằng erlotinib, một loại thuốc nhắm vào thụ thể đó, có thể có hiệu quả trong việc làm chậm sự phát triển của ung thư. CHƯƠNG 15 – Bệnh đa yếu tố là do sự tương tác của nhiều gen và protein với môi trường. Chúng phổ biến hơn nhiều so với các bệnh do đột biến ở một gen đơn lẻ gây ra. Đột biến được phát hiện và phân tích như thế nào? Các enzyme hạn chế được vi sinh vật tạo ra để bảo vệ chống lại virus, liên kết và cắt DNA ở các trình tự nhận biết cụ thể (còn gọi là vị trí hạn chế). Những enzyme này có thể được sử dụng để tạo ra những đoạn DNA nhỏ phục vụ nghiên cứu, một kỹ thuật được gọi là tiêu hóa hạn chế. Ôn lại Hình 15.12 â€¢ Các đoạn DNA có thể được phân tách theo kích thước bằng phương pháp điện di trên gel. Xem lại Hình 15.13, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 15.2 â€¢ Dấu vân tay DNA được sử dụng để phân biệt giữa các cá thể cụ thể hoặc để tiết lộ cá thể nào có quan hệ gần gũi nhất với nhau. Nó liên quan đến việc phát hiện các đa hình DNA, bao gồm đa hình nucleotide đơn (SNP) và lặp lại song song ngắn (STR). Ôn lại Hình 15.14, HOẠT ĐỘNG 15.1 â€¢ Có thể phân lập cả gen đột biến và protein bất thường gây bệnh cho con người. Xem lại Hình 15.15 â€¢ Mục tiêu của dự án mã vạch DNA là sắp xếp trình tự một vùng DNA duy nhất ở tất cả các loài nhằm mục đích nhận dạng. Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh? • Sàng lọc di truyền được sử dụng để phát hiện các bệnh di truyền ở người, các alen khiến con người mắc các bệnh đó hoặc các alen mang mầm bệnh đó. • Sàng lọc di truyền có thể được thực hiện bằng cách tìm kiếm biểu hiện protein bất thường. Ôn lại Hình 15.17 â€¢ Xét nghiệm DNA là việc xác định trực tiếp các alen đột biến. Bất kỳ tế bào nào cũng có thể được kiểm tra vào bất kỳ thời điểm nào trong vòng đời. Ôn lại Hình 1 5.1 8, HƯỚNG DẪN Animated 15.3 tiếp theo12 – Các đoạn DNA có thể được phân tách theo kích thước bằng phương pháp điện di trên gel. Xem lại Hình 15.13, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 15.2 â€¢ Dấu vân tay DNA được sử dụng để phân biệt giữa các cá thể cụ thể hoặc để tiết lộ cá thể nào có quan hệ gần gũi nhất với nhau. Nó liên quan đến việc phát hiện các đa hình DNA, bao gồm đa hình nucleotide đơn (SNP) và lặp lại song song ngắn (STR). Ôn lại Hình 15.14, HOẠT ĐỘNG 15.1 â€¢ Có thể phân lập cả gen đột biến và protein bất thường gây bệnh cho con người. Xem lại Hình 15.15 â€¢ Mục tiêu của dự án mã vạch DNA là sắp xếp trình tự một vùng DNA duy nhất ở tất cả các loài nhằm mục đích nhận dạng. Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh? • Sàng lọc di truyền được sử dụng để phát hiện các bệnh di truyền ở người, các alen khiến con người mắc các bệnh đó hoặc các alen mang mầm bệnh đó. • Sàng lọc di truyền có thể được thực hiện bằng cách tìm kiếm biểu hiện protein bất thường. Ôn lại Hình 15.17 â€¢ Xét nghiệm DNA là việc xác định trực tiếp các alen đột biến. Bất

kỳ tế bào nào cũng có thể được kiểm tra vào bất kỳ thời điểm nào trong vòng đời. Ôn lại Hình 1 5.1 8, HƯỚNG DẪN Animated 15.3 tiếp theo12 – Các đoạn DNA có thể được phân tách theo kích thước bằng phương pháp điện di trên gel. Xem lại Hình 15.13, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 15.2 â€¢ Dấu vân tay DNA được sử dụng để phân biệt giữa các cá thể cụ thể hoặc để tiết lộ cá thể nào có quan hệ gần gũi nhất với nhau. Nó liên quan đến việc phát hiện các đa hình DNA, bao gồm đa hình nucleotide đơn (SNP) và lặp lại song song ngắn (STR). Ôn lại Hình 15.14, HOẠT ĐỘNG 15.1 â€¢ Có thể phân lập cả gen đột biến và protein bất thường gây bệnh cho con người. Xem lại Hình 15.15 â€¢ Mục tiêu của dự án mã vạch DNA là sắp xếp trình tự một vùng DNA duy nhất ở tất cả các loài nhằm mục đích nhận dạng. Sàng lọc di truyền được sử dụng như thế nào để phát hiện bệnh? • Sàng lọc di truyền được sử dụng để phát hiện các bệnh di truyền ở người, các alen khiến con người mắc các bệnh đó hoặc các alen mang mầm bệnh đó. • Sàng lọc di truyền có thể được thực hiện bằng cách tìm kiếm biểu hiện protein bất thường. Ôn lại Hình 15.17 â€¢ Xét nghiệm DNA là việc xác định trực tiếp các alen đột biến. Bất kỳ tế bào nào cũng có thể được kiểm tra vào bất kỳ thời điểm nào trong vòng đời. Ôn lại Hình 1 5.1 8, HƯỚNG DẪN Animated 15.3 tiếp theo

326 CHƯƠNG 15 Đột biến gen và y học phân tử Các bệnh di truyền được điều trị như thế nào? • Có ba cách để sửa đổi kiểu hình của một bệnh di truyền: hạn chế cơ chất của enzyme bị thiếu, ức chế phản ứng trao đổi chất có hại hoặc cung cấp protein bị thiếu. Ôn lại Hình 1 5.1 9 â€¢ Ung thư đôi khi có thể được điều trị bằng điều trị bằng thuốc ức chế chuyển hóa. “Trong liệu pháp gen, gen đột biến được thay thế bằng gen bình thường. Cả hai liệu pháp ex vivo và in vivo đều đang được phát triển. Xem lại Hình 15.20 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is1 5 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Phenylketonuria là một ví dụ về một bệnh di truyền trong đó a. một enzyme duy nhất không hoạt động. b. di truyền liên kết với giới tính. c. Bố, mẹ đều không mắc bệnh thì không thể sinh con mắc bệnh. d. chậm phát triển trí tuệ luôn xảy ra dù có điều trị hay không. đ. protein vận chuyển không hoạt động bình thường. 2. Đột biến gen (3-globin a. thường gây chết người. b. chỉ xảy ra ở vị trí axit amin 6. c. số lượng trong hàng trăm. d. luôn dẫn đến hồng cầu hình liềm. e. luôn có thể được phát hiện bằng điện di trên gel. 3. Các bệnh đa yếu tố (phức tạp) a. ít phổ biến hơn các bệnh đơn gen. b. liên quan đến sự tương tác của nhiều gen với môi trường. c. ảnh hưởng ít hơn 1 phần trăm con người. d. liên quan đến sự tương tác của một số mRNA. e. được minh họa bằng bệnh hồng cầu hình liềm. 4. Các "điểm nóng" đột biến trong DNA của con người a. luôn xảy ra ở các gen được phiên mã. b. phổ biến ở các cytosine đã được biến đổi thành 5' - methylcytosine. c. liên quan đến các đoạn nucleotide dài. d. chỉ xảy ra khi có sự lặp lại dài. e. rất hiếm ở các gen mã hóa protein. 5. Chẩn đoán di truyền bằng xét nghiệm DNA a. chỉ phát hiện các alen đột biến chứ không phải bình thường. b. chỉ có thể được thực hiện trên trứng hoặc tinh trùng. c. liên quan đến quá trình lai với rRNA. d. thường sử dụng các enzym giới hạn và vị trí giới hạn đa hình. đ. không thể thực hiện được bằng PCR. 6. Các phương pháp điều trị hiện tại đối với các bệnh di truyền ở người bao gồm tất cả những phương pháp sau, ngoại trừ a. hạn chế chất nền của chế độ ăn uống. b. thay thế gen đột biến ở tất cả các tế bào. c. làm giảm bớt các triệu chứng của bệnh nhân. d. ức chế một phản ứng trao đổi chất có hại. đ. cung cấp lượng protein còn thiếu. HIỂU & ÁP DỤNG 7. So sánh các câu sau: a. Mất đột biến chức năng so với tăng đột biến chức năng b. Đột biến sai nghĩa và đột biến vô nghĩa c. Đột biến tự phát so với đột biến gây ra 8. Trước đây, thông thường những người mắc bệnh phenylketon niệu (PKU) được áp dụng chế độ ăn ít phenylalanine sau khi sinh sẽ được phép trở lại chế độ ăn bình thường trong tuổi thiếu niên. Mặc dù nồng độ phenylalanine trong máu của họ rất cao nhưng não của họ được cho là đã vượt quá ngưỡng có thể bị tổn hại. Tuy nhiên, nếu một phụ nữ mắc PKU có thai thì sẽ có vấn đề xảy ra. Thông thường, thai nhi dị hợp tử nhưng ở giai đoạn đầu phát triển không thểđể chuyển hóa hàm lượng cao phenylalanine đến từ máu mẹ, (a) Tại sao thai nhi có khả năng dị hợp tử? (b) Bạn nghĩ điều gì sẽ xảy ra với thai nhi trong quá trình "PKU của mẹ" tình huống? (c) Lời khuyên của bạn dành cho một phụ nữ mắc PKU muốn có con là gì?

Tóm tắt chương 327 PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 9. Xơ nang là một bệnh lặn nhiễm sắc thể thường, trong đó chất nhầy dày được tạo ra trong phổi và đường thở. Gen chịu trách nhiệm về căn bệnh này mã hóa một loại protein bao gồm 1.480 axit amin. Ở hầu hết bệnh nhân bị xơ nang, protein có 1.479 axit amin: thiếu phenylalanine ở vị trí 508. Một đứa trẻ sinh ra bị xơ nang. Anh ấy có một người anh trai không bị ảnh hưởng.

Bạn sẽ kiểm tra DNA của người anh trai như thế nào để xác định xem anh ấy có phải là người mang mầm bệnh xơ nang hay không? Bạn sẽ thiết kế một quy trình trị liệu bằng gen như thế nào để "chữa bệnh" các tế bào trong phổi và đường hô hấp của em trai? 10. Một số nỗ lực đang được tiến hành để xác định các đa hình di truyền ở người có liên quan đến các bệnh đa yếu tố như tiểu đường, bệnh tim và ung thư. Việc sử dụng thông tin như vậy sẽ là gì? Bạn nghĩ mối lo ngại nào đang được nêu ra về loại xét nghiệm di truyền này? 11. Bệnh Tay-Sachs là do đột biến di truyền lặn ở gen mã hóa enzyme hexosaminidase A (HEXA), enzyme này thường phá vỡ một loại lipid có tên GM2 ganglioside. Sự tích tụ lipid này trong não dẫn đến sự suy giảm dần dần của hệ thần kinh và tử vong, thường ở tuổi 4. Hoạt động HEXA trong huyết thanh là 0 đến 6% ở người lặn đồng hợp tử và 7 đến 35% ở người mang gen dị hợp tử, so với người không mang gen. (100 phần trăm). Đột biến phổ biến nhất ở gen HEXA là sự chèn vào bốn cặp bazơ, có lẽ dẫn đến một codon dừng sớm. Bạn sẽ thực hiện sàng lọc di truyền như thế nào đối với những người mang mầm bệnh này bằng xét nghiệm enzyme và xét nghiệm DNA? Ưu điểm của xét nghiệm ADN là gì? Bạn sẽ điều tra giả thuyết codon dừng sớm như thế nào? 12. Alkaptonuria là một lỗi bẩm sinh trong quá trình trao đổi chất, gây ra bởi những khiếm khuyết trong một enzyme trong con đường phân hủy tyrosine (xem Phần 14.1). Con người đồng hợp tử về một trong những đột biến này tạo ra enzyme không có chức năng và tích lũy cơ chất của enzyme, axit homogentisic, gây ra các triệu chứng bệnh của họ. Năm 1996, các nhà nghiên cứu ở Tây Ban Nha đã nhân bản và giải trình tự gen của enzyme và mô tả một số alen đột biến. Đây là trình tự chuỗi mã hóa kiểu hoang dã cho một phần của gen, với trình tự axit amin của protein bên dưới: ... TTG ATA CCC ATT GCC ... ... Leu He Pro He Ala ... Đây là trình tự của một trong các alen đột biến: ... TTG ATA TCC ATT GCC ... a. Trình tự axit amin do alen đột biến tạo ra là gì? Đây là loại đột biến gì: im lặng, vô nghĩa, sai nghĩa hay chuyển khung? b. Tại sao đột biến này có khả năng ảnh hưởng đến chức năng của enzyme? (Gợi ý: xem Phần 3.2, đặc biệt là Bảng 3.2.) c. Đột biến tạo ra một vị trí nhận biết mới cho enzyme giới hạn EcoRV (5'-G ATATC-3'). Bạn sẽ tận dụng địa điểm mới này như thế nào để sàng lọc các cá thể tìm alen đột biến? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, hoạt động,Câu đố LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Điều hòa biểu hiện gen CHƯƠNG NỘI DUNG 16.1 Sự biểu hiện gen được điều hòa như thế nào ở Prokaryote? 16.2 Quá trình phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào? 16.3 Virus điều chỉnh biểu hiện gen của chúng như thế nào? 16.4 Những thay đổi biểu sinh điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? 16.5 Sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào sau khi phiên mã? THIẾU NIÊN NY HOẶC PHỤ HUYNH CỦA THIẾU NIÊN sẽ nói với bạn rằng những năm tháng đó có thể rất khó khăn. Nhưng một số người trẻ lại gặp khó khăn hơn những người khác. Những thanh thiếu niên có mẹ cực kỳ căng thẳng khi mang thai thường gặp nhiều vấn đề về hành vi hơn những thanh thiếu niên có mẹ mang thai bình tĩnh hơn. Một nghiên cứu gần đây do nhà tâm lý học Thomas Elbert và nhà sinh vật học tiến hóa Axel Meyer tại Đại học Konstanz ở Đức dẫn đầu cho thấy sự điều hòa biểu hiện gen trong những khác biệt về hành vi này. Nghiên cứu đã kiểm tra một gen quy định thụ thể glucocorticoid, gen này có liên quan đến việc điều chỉnh các phản ứng nội tiết tố đối với căng thẳng. Các nhà nghiên cứu phát hiện ra rằng những thanh thiếu niên có mẹ bị lạm dụng thể chất trong thời kỳ mang thai có tỷ lệ methyl hóa ở chất thúc đẩy gen này cao hơn so với những thanh thiếu niên có mẹ không bị lạm dụng như vậy. Điểm kiểm soát chính đối với sự biểu hiện gen là vùng khởi động, một chuỗi DNA nằm cạnh vùng mã hóa của gen nơi các protein liên kết và kiểm soát tốc độ phiên mã. Khả năng của các yếu tố phiên mã này liên kết với vùng khởi động bị ảnh hưởng bởi mức độ methyl hóa DNA trong vùng khởi động. Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 1 5.1, ở một số vùng nhất định của DNA, nhiều gốc cytosine có nhóm methyl được thêm vào ở vị trí 5' vị trí, hình thành 5'-methy I cytosine. Nếu chất kích thích gen có mức độ methyl hóa cao thì một số yếu tố phiên mã không thể liên kết với nó. Thay vào đó, các protein ức chế đặc hiệu sẽ liên kết với DNA bị methyl hóa và ngăn chặn sự biểu hiện của gen. Quá trình methyl hóa DNA đóng vai trò quan trọng trong việc điều hòa gen và là một phần bình thường của sự phát triển. Nhưng mức độ methyl hóa có thể thay đổi theo thời gian và có thể khác nhau tùy theo từng cá nhân, như trường hợp Căng thẳng Căng thẳng cực độ về thể chất hoặc tinh thần khi mang thai có thể có tác động tiêu cực đến đứa trẻ trong nhiều năm sau đó. Mặt khác, một chút thư giãn sẽ không bao giờ làm tổn thương bất cứ ai. thanh thiếu niên trong nghiên cứu của Elbert và Meyer. Phát hiện của họ rất thú vị vì nó cho

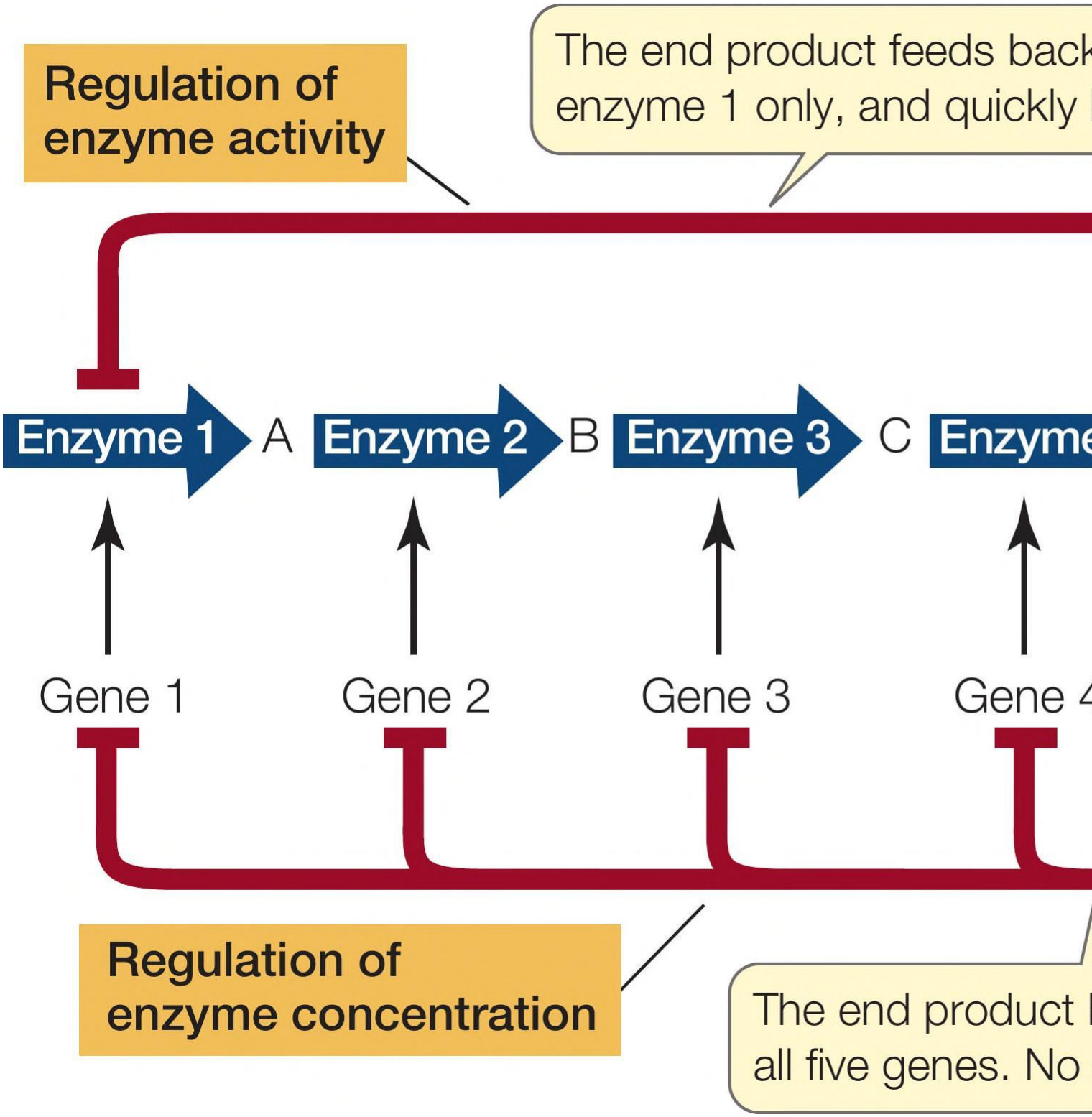
thấy mối tương quan giữa căng thẳng của người mẹ ở người và quá trình methyl hóa DNA ở con cái của họ. Tuy nhiên, cần phải nghiên cứu nhiều hơn nữa để chứng minh căng thẳng của người mẹ đã dẫn đến sự thay đổi DNA này như thế nào và sự thay đổi này ảnh hưởng đến hành vi như thế nào. Các nghiên cứu khác cho thấy mối liên hệ giữa những trải nghiệm đầu đời, quá trình methyl hóa chất xúc tác trong gen thụ thể glucocorticoid và hành vi. Những người bị lạm dụng khi còn nhỏ có phản ứng thay đổi nội tiết tố đối với căng thẳng và tăng nguy cơ tự tử. Một nghiên cứu cho thấy những nạn nhân tự sát bị lạm dụng khi còn nhỏ có mức độ methyl hóa gen thúc đẩy thụ thể glucocorticoid nhiều hơn so với những người không bị lạm dụng và điều này dẫn đến biểu hiện gen thấp hơn.Những nghiên cứu như vậy đã tạo ra một lĩnh vực mới về biểu sinh hành vi. Biểu sinh học là nghiên cứu về những thay đổi có thể di truyền trong biểu hiện gen mà không liên quan đến những thay đổi trong trình tự DNA. Sự hiểu biết sâu sắc hơn về sự điều hòa biểu hiện gen có thể dẫn đến những phương pháp điều trị tốt hơn cho các vấn đề xã hội quan trọng. Câu hỏi: Những thay đổi biểu sinh có thể bị thao túng không? Xem câu trả lời ở trang 349.



16.1 Sự biểu hiện gen được điều hòa như thế nào ở Prokaryote? 329 Sự biểu hiện gen được điều hòa như thế nào ở sinh vật nhân sơ? Prokaryote bảo tồn năng lượng và tài nguyên bằng cách chỉ tạo ra một số protein nhất định khi cần thiết. Hàm lượng protein của vi khuẩn có thể thay đổi nhanh chóng khi có điều kiện đảm bảo. Có một số cách để tế bào nhân sơ có thể cắt nguồn cung cấp protein không cần thiết. Tế bào có thể: • điều hòa quá trình phiên mã của mRNA đối với protein đó; • thủy phân mRNA sau khi nó được tạo ra, do đó ngăn chặn sự dịch mã; • ngăn chặn sự dịch mã của mRNA ở ribosome; â€¢ thủy phân protein sau khi nó được tạo ra; hoặc â€¢ ức chế chức năng của protein. Dù sử dụng cơ chế nào thì nó cũng phải vừa đáp ứng được các tín hiệu môi trường vừa phải hiệu quả. Tế bào càng can thiệp sớm vào quá trình tổng hợp protein thì càng ít lãng phí năng lượng. Việc ngăn chặn phiên mã có chọn lọc hiệu quả hơn nhiều so với việc phiên mã gen, dịch thông điệp và sau đó làm suy giảm hoặc ức chế protein. Mặc dù tất cả năm cơ chế điều chỉnh mức protein đều có trong tự nhiên, nhưng sinh vật nhân sơ thường sử dụng cơ chế hiệu quả nhất: điều hòa phiên mã. Như chúng tôi đã mô tả ở Chương 14, sự biểu hiện gen bắt đầu ở vùng khởi động, nơi RNA polymerase liên kết để bắt đầu phiên mã. Trong một bộ gen có nhiều gen, không phải tất cả các gen khởi động đều hoạt động tại một thời điểm nhất định - có sự phiên mã gen chọn lọc. "Quyết định"; liên quan đến gen nào cần kích hoạt liên quan đến hai loại protein điều hòa liên kết với DNA: protein ức chế và protein kích hoạt. Trong cả hai trường hợp, các protein này liên kết với chất khởi động để điều hòa gen (Hình 1 6.1): • Trong sự điều hòa âm tính, sự liên kết của protein ức chế sẽ ngăn cản quá trình phiên mã. • Trong sự điều hòa tích cực, một protein kích hoạt liên kết với DNA để kích thích phiên mã. (A) Điều hòa âm (B) Điều hòa dương 16.1 Protein điều hòa dương và âm điều chỉnh biểu hiện gen bằng cách liên kết với DNA và ngăn chặn hoặc cho phép RNA polymerase liên kết với DNA ở vùng khởi động để kiểm soát quá trình phiên mã của gen. – p-Galactosidase là enzyme thủy phân lactose thành glucose và galactose. • p-Galactoside transacetylase chuyển các nhóm acetyl từ acetyl Co A sang một số p-galactoside. Vai trò của nó trong quá trình chuyển hóa lactose vẫn chưa rõ ràng. Bạn sẽ thấy các ví dụ về các cơ chế này hoặc sự kết hợp của chúng khi chúng ta xem xét sự điều hòa ở sinh vật nhân sơ, sinh vật nhân chuẩn và vi rút. Điều hòa phiên mã gen giúp bảo tồn năng lượng Là một cư dân bình thường trong ruột người, E. coli phải có khả năng điều chỉnh trước những thay đổi đột ngột trong môi trường hóa học của nó. Vật chủ của nó có thể cho nó ăn một loại thực phẩm trong một giờ (ví dụ: glucose trong nước ép trái cây) và một loại thực phẩm khác vào giờ tiếp theo (ví dụ: đường lactose trong sữa). Những thay đổi về chất dinh dưỡng như vậy đặt ra thách thức trao đổi chất cho vi khuẩn. Glucose là nguồn năng lượng ưa thích của nó và là loại đường dễ chuyển hóa nhất.Lactose là một p-galactoside - một disaccharide có chứa galactose p liên kết với glucose (xem Phần 3.3). Ba loại protein tham gia vào quá trình hấp thu và chuyển hóa ban đầu của lactose bởi E. coli: p-Galactoside permease là một protein vận chuyển trong màng tế bào vi khuẩn giúp di chuyển đường vào tế bào. Khi E. coli phát triển trên môi trường chứa glucose nhưng không có lactose hoặc p-galactoside khác, mức độ của ba loại protein này cực kỳ thấp - tế bào không lãng phí năng lượng và vật liệu tạo ra các enzyme không cần thiết. Nhưng nếu môi trường thay đổi khiến lactose là loại đường chiếm ưu thế và có rất ít glucose, vi khuẩn sẽ nhanh chóng bắt đầu tạo ra cả ba loại enzyme sau một thời gian trễ ngắn. Chỉ có một số phân tử P-galactosidase có trong tế bào E. coli khi có glucose trong môi trường. Nhưng khi không có glucose, việc bổ sung lactose có thể tạo ra sự tổng hợp gấp khoảng 1.500 lần phân tử p-galactosidase trên mỗi tế bào (Hình 16.2A)! Điều gì đằng sau sự gia tăng đáng kinh ngạc này? Một manh mối quan trọng đến từ việc đo lượng mRNA của p-galactosidase. Mức mRNA tăng lên đáng kể trong giai đoạn trễ sau khi lactose được thêm vào môi trường, và mRNA này có lẽ được chuyển hóa thành protein (Hình 16.2B). Hơn nữa, mức độ mRNA cao phụ thuộc vào sự hiện diện của

330 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen 16.2 Chất cảm ứng kích thích sự biểu hiện gen đối với enzyme (A) Khi thêm lactose vào môi trường phát triển của vi khuẩn E. coli, quá trình tổng hợp (3-galactosidase chỉ bắt đầu sau một khoảng thời gian trễ ban đầu (B) Có độ trễ vì mRNA của (3-galactosidase phải được tạo ra trước khi protein có thể được tạo ra. Lượng mRNA giảm nhanh chóng sau khi lactose bị loại bỏ, cho thấy rằng quá trình phiên mã không còn xảy ra nữa. Những thay đổi này trong Mức độ mRNA chỉ ra rằng cơ chế cảm ứng của lactose là điều hòa phiên mã, lactose, vì nếu loại bỏ lactose, mức độ mRNA sẽ giảm xuống. Phản ứng của tế bào vi khuẩn với lactose rõ ràng là ở mức độ phiên mã. Các hợp chất, giống như lactose , kích thích sự tổng hợp protein được gọi là chất cảm ứng. Các protein được tạo ra được gọi là protein cảm ứng, trong khi các

protein được tạo ra liên tục với tốc độ không đổi được gọi là protein cấu thành. (Hãy nghĩ về hiến pháp của một quốc gia, một tài liệu cho biết không thay đổi trong những trường hợp bình thường.) Bây giờ chúng ta đã thấy hai cách cơ bản để điều chỉnh tốc độ của quá trình trao đổi chất. Trong Phần 8.5, chúng tôi đã mô tả sự điều hòa dị lập thể của hoạt động của enzyme, cho phép điều chỉnh nhanh chóng quá trình trao đổi chất. Việc điều hòa tổng hợp protein - tức là điều chỉnh nồng độ enzyme - chậm hơn nhưng giúp tiết kiệm năng lượng và tài nguyên nhiều hơn. Tổng hợp protein là một quá trình có tính nội sinh cao, vì việc lắp ráp mRNA, nạp tRNA và di chuyển các ribosome dọc theo mRNA đều cần đến quá trình thủy phân nucleoside triphosphate như ATP. Hình 16.3 so sánh hai chế độ điều chỉnh này. 16.3 Hai cách để điều chỉnh con đường trao đổi chất Phản hồi từ sản phẩm cuối cùng của con đường trao đổi chất có thể ngăn chặn hoạt động của enzyme (điều hòa allosteric) hoặc nó có thể dừng quá trình phiên mã của các gen mã hóa các enzyme trong con đường (điều hòa phiên mã). Toán hạng là đơn vị điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân sơ. Các gen mã hóa ba loại enzyme xử lý đường sữa ở E. coli là các gen cấu trúc; chúng xác định các cấu trúc bậc một (các chuỗi axit amin) của các phân tử protein. Gen cấu trúc là những gen có thể được phiên mã thành mRNA. Ba gen nằm liền kề nhau trên nhiễm sắc thể E. coli. Sự sắp xếp này không phải là ngẫu nhiên: các gen có chung một vùng khởi động duy nhất và DNA của chúng được phiên mã thành một phân tử mRNA liên tục duy nhất. Bởi vì mRNA đặc biệt này chi phối quá trình tổng hợp cả ba enzyme chuyển hóa lactose, nên tất cả hoặc không có enzyme nào được tạo ra, tùy thuộc vào việc thông điệp chung của chúng - mRNA của chúng - có hiện diện trong tế bào hay không. Một cụm gen có một vùng khởi động duy nhất được gọi là operon và operon mã hóa ba enzyme chuyển hóa lactose ở E. coli được gọi là operon lac. Promoter lac operon có thể rất hiệu quả (tốc độ tổng hợp mRNA tối đa có thể cao),nhưng quá trình tổng hợp mRNA có thể bị ngừng lại khi không cần đến enzyme. Ngoài vùng khởi động, operon còn có các trình tự điều hòa khác không được phiên mã. Một operon điển hình bao gồm vùng khởi động, vùng vận hành và hai hoặc nhiều gen cấu trúc (Hình 1 6.4). Toán tử là một đoạn DNA ngắn nằm giữa vùng khởi động và gen cấu trúc. Nó có thể liên kết rất chặt chẽ với các protein điều hòa có tác dụng kích hoạt hoặc kìm hãm quá trình phiên mã. Có rất nhiều cơ chế để kiểm soát quá trình phiên mã của operon; ở đây chúng ta sẽ tập trung vào ba ví dụ: â€¢ Một operon cảm ứng được điều hòa bởi protein ức chế. operon có thể ức chế được điều hòa bởi protein ức chế. Một operon được điều hòa bởi protein hoạt hóa. Trp operon Operon lac chứa một vùng khởi động mà RNA polymerase liên kết để bắt đầu phiên mã và một vùng vận hành mà protein ức chế có thể liên kết. Gen mã hóa chất ức chế này nằm gần operon lac trên nhiễm sắc thể E. coli.



16.1 Sự biểu hiện gen được điều hòa như thế nào ở Prokaryote? 331 DNA ^ lac uperon >-\ Gene/promogen Gen ức chế protein lac/lac operon Promoter I A Operator p-Galactosidase p-Galactoside Gen p-Galactoside permease gen gen transacetylase 16.4 Operon lac của E. coli Operon lac của E. . coli là một đoạn DNA bao gồm vùng khởi động, vùng vận hành và ba gen cấu trúc mã hóa các enzyme chuyển hóa đường lactose. (A) Khi bộ ức chế bị ràng buộc, quá trình phiên mã của operon bị chặn. Ví dụ về quy định tiêu cực này đã được những người đoạt giải Nobel Francois Jacob và Jacques Monod đưa ra một cách khéo léo. Protein ức chế có hai vị trí liên kết: một vị trí dành cho vùng vận hành và vị trí còn lại dành cho chất cảm ứng. Tín hiệu môi

trường tạo ra operon lac (ví dụ, trong đường tiêu hóa của con người) là lactose, nhưng chất cảm ứng thực sự là allolactose, một phân tử hình thành từ lactose khi nó xâm nhập vào tế bào. Khi không có chất cảm ứng, protein ức chế sẽ khớp vào rãnh chính của DNA vận hành và nhận biết và liên kết với một trình tự bazơ nucleotide cụ thể. Điều này ngăn cản sự gắn kết của RNA polymerase với vùng khởi động và operon không được phiên mã (Hình 1 6.5A). Khi có mặt chất cảm ứng, nó liên kết với chất ức chế và làm thay đổi hình dạng của chất ức chế. Sự thay đổi trong cấu trúc ba chiều (hình dạng) này ngăn cản bộ ức chế liên kết với toán tử. Kết quả là RNA polymerase có thể liên kết với vùng khởi động và bắt đầu phiên mã các gen cấu trúc của operon lac (Hình 16.5B). Từ ví dụ này, bạn có thể thấy rằng chìa khóa để kiểm soát phiên mã biểu hiện gen là sự hiện diện của các trình tự điều hòa không mã hóa protein nhưng là vị trí gắn kết với protein điều hòa và các protein khác liên quan đến phiên mã. Ngược lại với hệ thống cảm ứng của operon lac, các operon khác ở E. coli có tính ức chế; nghĩa là chúng chỉ bị đàn áp trong những điều kiện cụ thể. Trong hệ thống như vậy, bộ triệt áp thường không bị ràng buộc với bộ điều khiển. Nhưng nếu một phân tử khác gọi là chất đồng ức chế liên kết với chất ức chế thì chất ức chế sẽ thay đổi hình dạng và liên kết với vùng vận hành, do đó ức chế phiên mã. Một ví dụ là operon trp, có các gen cấu trúc xúc tác cho quá trình tổng hợp axit amin tryptophan: 5 Phản ứng được xúc tác bởi enzyme Các phân tử tiền chất —> —> —> —> — > tryptophan Khi tryptophan hiện diện trong tế bào với nồng độ thích hợp, việc ngừng tạo ra các enzyme để tổng hợp tryptophan là có lợi. Để làm điều này, tế bào sử dụng một bộ ức chế liên kết với một toán tử trong operon trp. Nhưng bộ ức chế của operon trp thường không bị ràng buộc với toán tử; nó chỉ liên kết khi hình dạng của nó bị thay đổi bằng cách liên kết với tryptophan, chất đồng ức chế. Tóm tắt sự khác biệt giữa hai loại operon này: Không có Lactose Protein ức chế được mã hóa bởi gen / ngăn cản sự phiên mã bằng cách liên kết với vùng vận hành.Chất ức chế hoạt động DNA RNA polymerase không thể liên kết với chất khởi động; phiên âm bị chặn. Không có mRNA được tạo ra, do đó không có enzyme được tạo ra. (B) Hiện diện Lactose Q Allolactose tạo ra sự phiên mã bằng cách liên kết với chất ức chế, sau đó chất này không thể liên kết với vùng vận hành. RNA polymerase liên kết với chất xúc tiến. a - M Chất cảm ứng (allolactose) Chất ức chế không hoạt động Hướng phiên mã p, i pi @ RNA polymerase sau đó có thể phiên mã các gen cho enzyme. Ill Phiên mã Bản phiên mã mRNA Dịch thuật Các enzyme của con đường chuyển hóa lactose p-Galactosidase Permease Transacetylase 16.5 Toán tử lac: Một hệ thống cảm ứng (A) Khi không có lactose, quá trình tổng hợp các enzyme cho quá trình chuyển hóa của nó bị ức chế. (B) Lactose (chất cảm ứng) dẫn đến sự tổng hợp các enzym trong con đường chuyển hóa lactose bằng cách liên kết với protein ức chế và ngăn cản nó liên kết với vùng vận hành. 0^0 â– j m Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 6.1 The lac Operon Lifel Oe.com/atl 6.1

332 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen Lượng glucose thấp, lượng lactose hiện diện Khi nồng độ glucose thấp, một protein điều hòa (CRP) liên kết với cAMP và phức hợp CRP-cAMP liên kết với chất xúc tiến. CRP /CAMP a-d Â© - RNA polymerase ^ RNA polymerase sau đó liên kết hiệu quả hơn với chất xúc tiến... bản phiên mã mRNA f . . .và operon lac—một bộ gen mã hóa các enzym chuyển hóa lactose—được phiên mã. Glucose cao, hiện diện lactose Khi nồng độ glucose cao, cAMP thấp và CRP không liên kết được với chất xúc tiến. RNA polymerase không thể liên kết hiệu quả. a CRP (không hoạt động) lac t Sự phiên mã của các gen cấu trúc đối với các enzym chuyển hóa lactose bị giảm. 16.6 Sự ức chế dị hóa Điều hòa operon lac Chất khởi động cho operon lac không hoạt động hiệu quả khi không có cAMP, như xảy ra khi nồng độ glucose cao. Do đó, nồng độ glucose cao sẽ ức chế các enzym chuyển hóa đường lactose. • Trong các hệ thống cảm ứng, chất nền của quá trình trao đổi chất (chất cảm ứng) tương tác với protein điều hòa (chất ức chế), khiến chất ức chế không có khả năng liên kết với vùng vận hành và do đó cho phép phiên mã. • Trong các hệ thống ức chế, sản phẩm của quá trình trao đổi chất (chất đồng ức chế) liên kết với một protein điều hòa, sau đó protein này có thể liên kết với vùng vận hành và ngăn chặn quá trình phiên mã. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 6.2 Trp Operon Lifel Oe.com/atl 6.2 Nói chung, các hệ thống cảm ứng kiểm soát các con đường dị hóa (chỉ được bật khi có sẵn chất nền), trong khi các hệ thống có thể nén lại kiểm soát các con đường đồng hóa (được bật cho đến khi nồng độ của sản phẩm trở nên quá mức). Trong cả hai hệ thống được mô tả ở đây, protein điều hòa là chất ức chế hoạt động bằng cách liên kết với vùng vận hành. Tiếp theo chúng ta sẽ xem xét một ví dụ về kiểm soát tích cực liên quan đến chất kích hoạt. Sự tổng hợp protein có thể được kiểm soát bằng cách tăng hiệu quả của chất xúc tiến Ở trên, chúng tôi đã mô tả các ví dụ về kiểm soát âm tính, trong đó quá trình phiên mã bị giảm

khi có mặt protein ức chế. E. coli cũng có thể sử dụng biện pháp kiểm soát tích cực để tăng cường phiên mã thông qua sự hiện diện của protein kích hoạt. Để lấy ví dụ, chúng ta quay lại operon lac, trong đó mức độ tương đối của glucose và lactose xác định lượng phiên mã. Chúng ta đã thấy rằng khi có mặt lactose chất ức chế lac không thể liên kết với vùng vận hành lac để ức chế quá trình phiên mã (xem Hình 16.5B). Nhưng glucose là nguồn năng lượng ưa thích của tế bào, vì vậy nếu cả mức glucose và lactose đều cao thì operon lac vẫn không được phiên mã một cách hiệu quả. Điều này là do quá trình phiên mã hiệu quả của operon lac đòi hỏi phải liên kết protein hoạt hóa với vùng khởi động của nó. Nồng độ glucose trong tế bào thấp sẽ tạo ra một con đường truyền tín hiệu dẫn đến tăng mức độ AMP tuần hoàn truyền tin thứ hai (cAMP) (xem Phần 7.3). AMP tuần hoàn liên kết với một protein kích hoạt gọi là protein thụ thể cAMP (CRP),tạo ra sự thay đổi về hình dạng trong CRP cho phép nó liên kết với chất kích thích lac. CRP là chất kích hoạt phiên mã, bởi vì sự liên kết của nó dẫn đến sự liên kết hiệu quả hơn của RNA polymerase với trình khởi động, và do đó làm tăng quá trình phiên mã của các gen cấu trúc (Hình 1 6.6). Khi có nhiều glucose, nồng độ cAMP thấp, CRP không liên kết với Promoter và hiệu quả phiên mã của operon lac giảm. Đây là một ví dụ về ức chế dị hóa, một hệ thống điều hòa gen trong đó sự hiện diện của nguồn năng lượng ưu tiên sẽ ức chế các con đường dị hóa khác. Cơ chế kiểm soát sự điều hòa dương và âm của operon lac được tóm tắt trong Bảng 16.1. RNA polymerase có thể được hướng đến các lớp trình tự khởi đầu cụ thể. Cho đến nay, chúng ta đã mô tả trình tự khởi đầu là một trình tự DNA cụ thể nằm ở thượng nguồn của vị trí bắt đầu phiên mã. Nó liên kết và định hướng RNA polymerase để polymerase phiên mã chuỗi DNA chính xác. Như chúng tôi đã đề cập ở Chương 14, không phải tất cả các nhà quảng bá đều giống nhau. Tuy nhiên, chúng có chung trình tự đồng thuận cho phép chúng được RNA polymerase và các protein khác nhận ra. (Hãy nhớ lại ở Phần 14.4 rằng trình tự liên ứng là một đoạn DNA ngắn xuất hiện, với rất ít biến thể, ở nhiều gen khác nhau.) Các trình tự khởi đầu ở sinh vật nhân sơ thường có hai vị trí cho các trình tự liên ứng, bắt đầu từ 10 và 35 cặp bazơ ngược dòng bắt đầu phiên mã. site (phần tử -10 và phần tử -35). Các lớp nhà quảng bá khác nhau có trình tự đồng thuận khác nhau tại hai địa điểm này. Tầng lớp lớn nhất bao gồm những người thúc đẩy "gen dọn dẹp nhà cửa," đó là tất cả các gen thường được biểu hiện trong các tế bào đang phát triển tích cực. Ở những gen này, yếu tố đồng thuận -10 là 5'-TATAAT-3', vàvới ít biến thể, ở nhiều gen khác nhau.) Các trình tự khởi đầu ở sinh vật nhân sơ thường có hai vị trí cho các trình tự đồng thuận, bắt đầu từ cặp bazơ 10 và 35 ngược dòng của vị trí bắt đầu phiên mã (yếu tố -10 và yếu tố -35). Các lớp nhà quảng bá khác nhau có trình tự đồng thuận khác nhau tại hai địa điểm này. Tầng lớp lớn nhất bao gồm những người thúc đẩy "gen dọn dẹp nhà cửa," đó là tất cả các gen thường được biểu hiện trong các tế bào đang phát triển tích cực. Ở những gen này, yếu tố đồng thuận -10 là 5'-TATAAT-3', vàvới ít biến thể, ở nhiều gen khác nhau.) Các trình tự khởi đầu ở sinh vật nhân sơ thường có hai vị trí cho các trình tự đồng thuận, bắt đầu từ cặp bazơ 10 và 35 ngược dòng của vị trí bắt đầu phiên mã (yếu tố -10 và yếu tố -35). Các lớp nhà quảng bá khác nhau có trình tự đồng thuận khác nhau tại hai địa điểm này. Tầng lớp lớn nhất bao gồm những người thúc đẩy "gen dọn dẹp nhà cửa," đó là tất cả các gen thường được biểu hiện trong các tế bào đang phát triển tích cực. Ở những gen này, yếu tố đồng thuận -10 là 5'-TATAAT-3', và

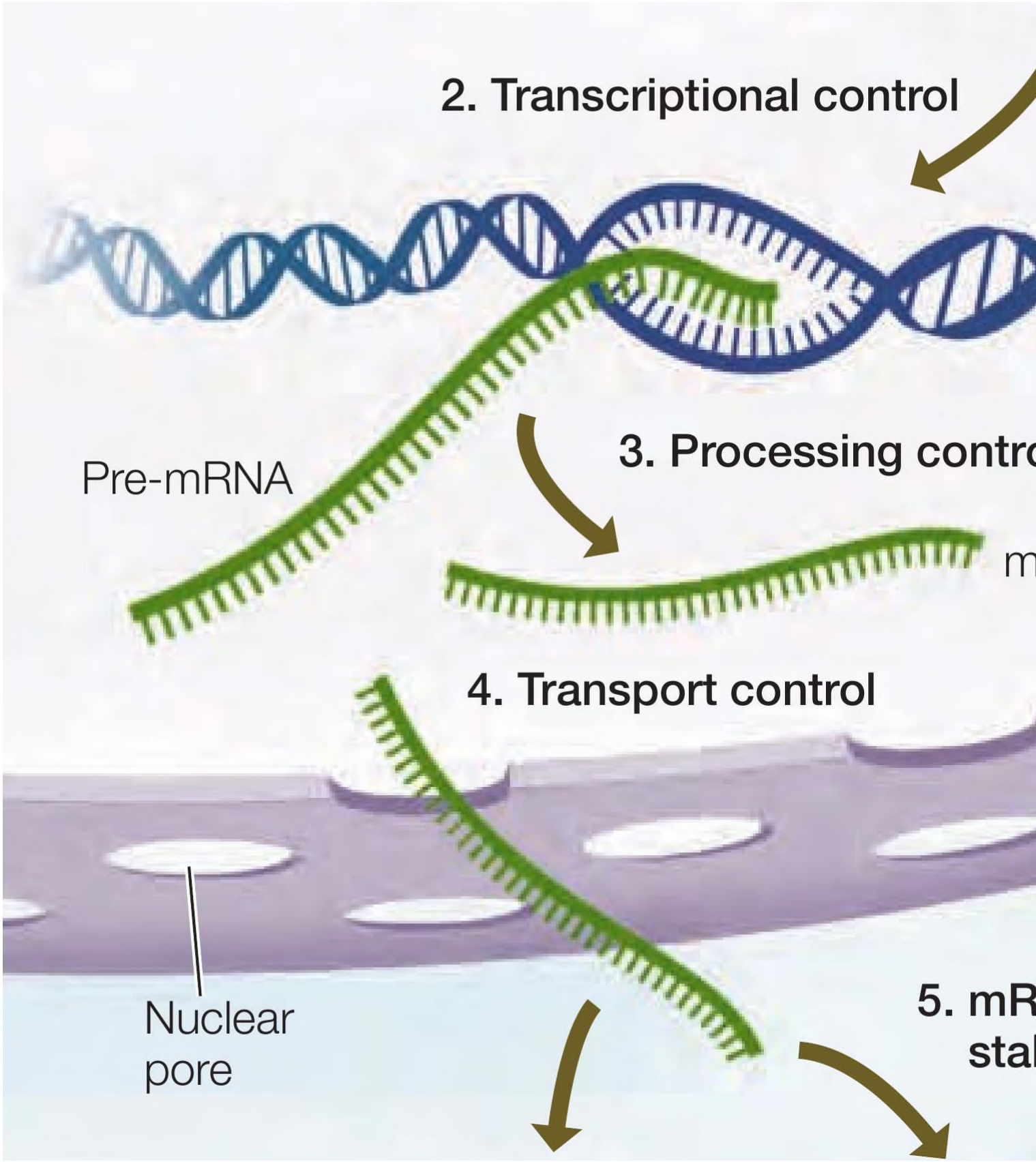
16.2 Quá trình phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào? 333 BẢNG16.1 Sự điều hòa tích cực và tiêu cực trong lac Operon Glucose cAMP Mức độ RNA Polymerase Liên kết với Promoter Lactose Chất ức chế lac Phiên mã của gen lac? Lactose được tế bào sử dụng? Hiện tại Thấp Vắng mặt Vắng mặt Đang hoạt động và bị ràng buộc với người vận hành Không Không Hiện tại Thấp Hiện tại, không hiệu quả Hiện tại Không hoạt động và không bị ràng buộc với người vận hành Mức thấp Không Vắng mặt Cao Hiện tại, rất hiệu quả Hiện tại Không hoạt động và không bị ràng buộc với người vận hành Mức cao Có Vắng mặt Cao Vắng mặt Đang hoạt động và bị ràng buộc tới nhà điều hành Không Không có sự đồng thuận -35 phần tử là 5'-TTGACAT-3' (N là viết tắt của bất kỳ nucleotide nào): 5'-NNNTTGACATNNNNNNNNNNNNNNNNNNTATAATNNNN*NNNNNNNNNNNN-3' 3'-NNNAACTGTANNNNNNNNNNNNNNNNNNATATTANNNN*NNNNNNNNNNNN-5' -35 Yếu tố -1 0 Vị trí bắt đầu phiên mã phần tử Các lớp gen khác có trình tự đồng thuận khác nhau ở vị trí -10 và -35 của chúng. Các loại trình tự đồng thuận khác nhau được công nhận bởi các protein điều hòa gọi là yếu tố sigma. Yếu tố Sigma là các protein trong tế bào nhân sơ liên kết với RNA polymerase và hướng nó đến các lớp chất xúc tiến

cụ thể. RNA polymerase phải được liên kết với yếu tố sigma trước khi nó có thể nhận ra vùng khởi động và bắt đầu phiên mã. Các gen mã hóa protein có chức năng liên quan có thể ở các vị trí khác nhau trong bộ gen, nhưng vì chúng có chung trình tự đồng thuận trong các vùng khởi động nên chúng được nhận biết bởi một yếu tố sigma cụ thể. Yếu tố sigma-70 hoạt động hầu hết thời gian và liên kết với các trình tự đồng thuận của các gen quản lý; các yếu tố sigma khác chỉ được kích hoạt trong các điều kiện cụ thể. Ví dụ, khi tế bào E. coli gặp phải tình trạng căng thẳng như tổn thương DNA hoặc căng thẳng thẩm thấu, yếu tố sigma-38 sẽ được kích hoạt và nó hướng RNA polymerase tới các yếu tố thúc đẩy của nhiều gen khác nhau được biểu hiện trong điều kiện căng thẳng. E. coli có bảy yếu tố sigma; con số này thay đổi ở các sinh vật nhân sơ khác. Như chúng ta sẽ thấy trong phần tiếp theo, hình thức điều hòa gen toàn cầu này bằng các protein liên kết với RNA polymerase cũng rất phổ biến ở sinh vật nhân chuẩn. RECAP Sự biểu hiện gen ở sinh vật nhân sơ được điều hòa phổ biến nhất thông qua kiểm soát phiên mã. Một operon bao gồm một tập hợp các gen cấu trúc liên kết chặt chẽ với nhau và các trình tự DNA (promoter và operator) kiểm soát quá trình phiên mã của chúng. Các toán hạng có thể được điều chỉnh bằng cả điều khiển âm và dương. Các yếu tố Sigma kiểm soát sự biểu hiện của các lớp gen nhân sơ cụ thể có chung trình tự đồng thuận trong các vùng khởi động của chúng. • Sự khác biệt giữa điều hòa tích cực và tiêu cực trong biểu hiện gen là gì? Xem Hình 16.1 â€¢ Mô tả các điều kiện phân tử của chất hoạt hóa operon lac khi có mặt và không có lactose. Xem trang. 331 và Hình 16.5 â€¢ Sự khác biệt chính giữa hệ thống cảm ứng và hệ thống có thể nén được là gì? Xem trang. 332 â€¢ Các yếu tố sigma và trình tự đồng thuận tác động như thế nào đến sự biểu hiện của các lớp gen? Xem trang.332-333 Các nghiên cứu về vi khuẩn đã cung cấp sự hiểu biết cơ bản về cơ chế điều chỉnh biểu hiện gen và vai trò của protein điều hòa trong cả điều hòa tích cực và tiêu cực. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang kiểm soát phiên mã biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn. Quá trình phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được quy định như thế nào? Để một sinh vật đa bào phát triển bình thường từ trứng được thụ tinh đến trưởng thành và để mỗi tế bào có được cũng như duy trì chức năng chuyên biệt thích hợp, một số protein nhất định phải được tạo ra vào đúng thời điểm và đúng tế bào; những protein này không được tạo ra vào thời điểm khác trong các tế bào khác. Dưới đây là hai ví dụ từ con người: â € ¢ Trong tế bào ngoại tiết tuyến tụy của con người, enzyme tiêu hóa procarboxypeptidase A chiếm 7,6% tổng lượng protein trong tế bào; ở các loại tế bào khác, nó thường không thể phát hiện được. â€¢ Trong các tế bào ống dẫn sữa của con người, alpha-lactalbumin, một loại protein trong sữa mẹ, chỉ được tạo ra vào cuối thời kỳ mang thai và trong thời kỳ cho con bú. Alpha-lactalbumin không được tạo ra ở bất kỳ loại tế bào nào khác. Rõ ràng sự biểu hiện của các gen ở sinh vật nhân chuẩn phải được điều hòa một cách chính xác. Giống như ở sinh vật nhân sơ, sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn có thể được điều hòa ở một số điểm khác nhau trong quá trình phiên mã và dịch gen thành protein (Hình 1 6.7). Trong phần này chúng tôi sẽ mô tả các cơ chế dẫn đến sự phiên mã có chọn lọc của các gen cụ thể. Các cơ chế điều hòa biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn có chủ đề tương tự như ở sinh vật nhân sơ. Cả hai loại tế bào đều sử dụng tương tác DNA-protein và kiểm soát âm tính và dương tính. Tuy nhiên, có nhiều điểm khác biệt, một số trong đó được quyết định bởi sự hiện diện của nhân, bộ phận tách biệt về mặt vật lý quá trình phiên mã và dịch mã (Bảng 16.2). Các yếu tố phiên mã nói chung tác động lên các yếu tố thúc đẩy ở sinh vật nhân chuẩn Giống như ở sinh vật nhân sơ, yếu tố khởi động trong gen của sinh vật nhân chuẩn là một chuỗi DNA gần đầu 5'39; cuối vùng mã hóa, nơi RNA polymerase liên kết và bắt đầu phiên mã. Mặc dù các chất xúc tiến của sinh vật nhân chuẩn đa dạng hơn nhiều so với các chất xúc tiến của sinh vật nhân sơ, nhưng nhiều loại có chứa một nguyên tố tương tự như nguyên tố -10 trong các chất xúc tiến của sinh vật nhân sơ. Phần tử này thường nằm gần vị trí bắt đầu phiên mã và được gọi là hộp TATA vì nó6% tổng lượng protein trong tế bào; ở các loại tế bào khác, nó thường không thể phát hiện được. â€¢ Trong các tế bào ống dẫn sữa của con người, alpha-lactalbumin, một loại protein trong sữa mẹ, chỉ được tạo ra vào cuối thời kỳ mang thai và trong thời kỳ cho con bú. Alpha-lactalbumin không được tạo ra ở bất kỳ loại tế bào nào khác. Rõ ràng sự biểu hiện của các gen ở sinh vật nhân chuẩn phải được điều hòa một cách chính xác. Giống như ở sinh vật nhân sơ, sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn có thể được điều hòa ở một số điểm khác nhau trong quá trình phiên mã và dịch gen thành protein (Hình 1 6.7). Trong phần này chúng tôi sẽ mô tả các cơ chế dẫn đến sự phiên mã có chọn lọc của các gen cụ thể. Các cơ chế điều hòa biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn có chủ đề tương tự như ở sinh vật nhân sơ. Cả hai loại tế bào đều sử dụng tương tác DNA-protein và kiểm soát âm tính và dương tính. Tuy nhiên, có nhiều điểm khác biệt, một số trong đó được quyết định bởi sự hiện diện của

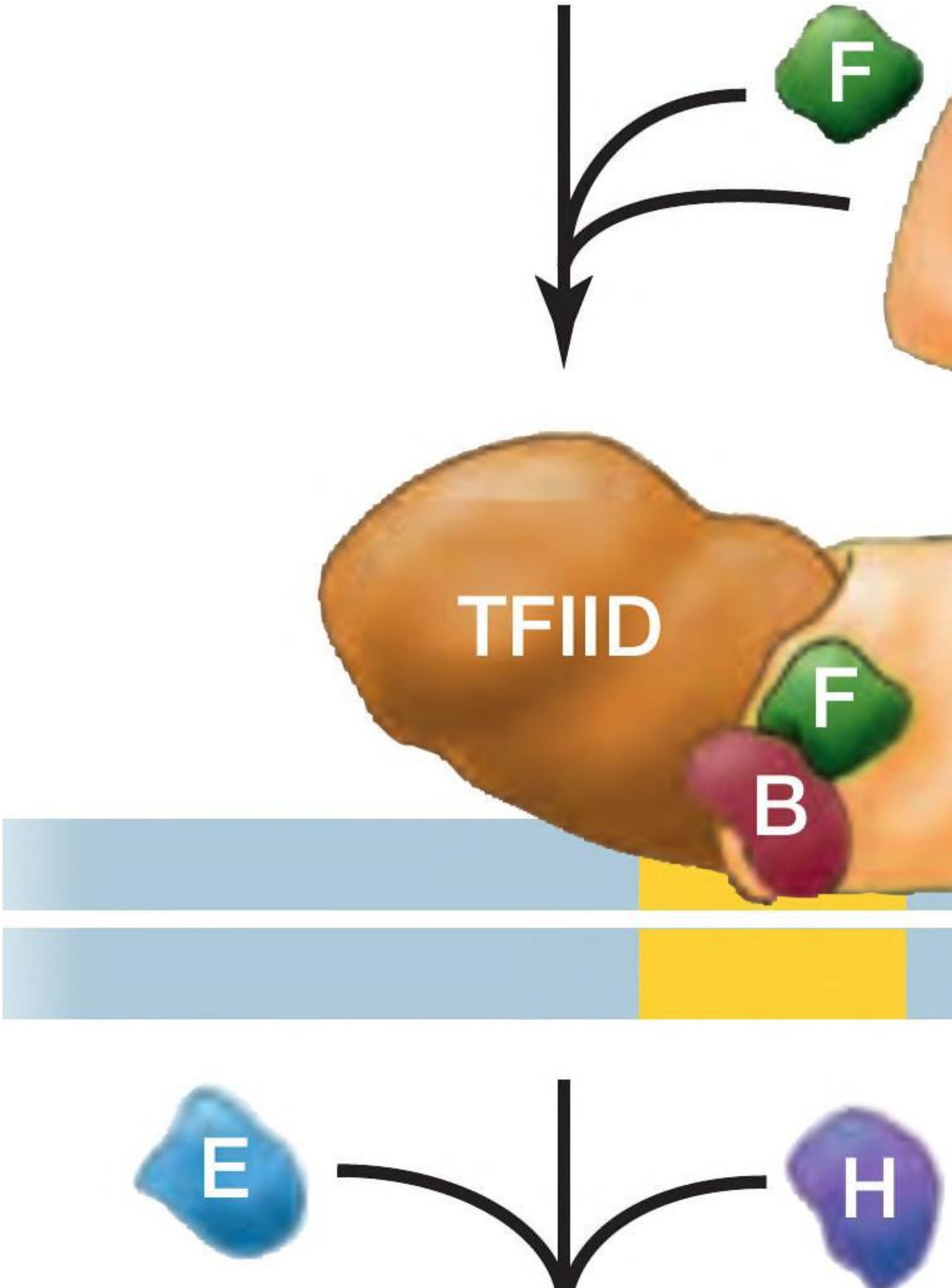
nhân, bộ phận tách biệt về mặt vật lý quá trình phiên mã và dịch mã (Bảng 16.2). Các yếu tố phiên mã nói chung tác động lên các yếu tố thúc đẩy ở sinh vật nhân chuẩn Giống như ở sinh vật nhân sơ, yếu tố khởi động trong gen của sinh vật nhân chuẩn là một chuỗi DNA gần đầu 5'39; cuối vùng mã hóa, nơi RNA polymerase liên kết và bắt đầu phiên mã. Mặc dù các chất xúc tiến của sinh vật nhân chuẩn đa dạng hơn nhiều so với các chất xúc tiến của sinh vật nhân sơ, nhưng nhiều loại có chứa một nguyên tố tương tự như nguyên tố -10 trong các chất xúc tiến của sinh vật nhân sơ. Phần tử này thường nằm gần vị trí bắt đầu phiên mã và được gọi là hộp TATA vì nó6% tổng lượng protein trong tế bào; ở các loại tế bào khác, nó thường không thể phát hiện được. â€¢ Trong các tế bào ống dẫn sữa của con người, alpha-lactalbumin, một loại protein trong sữa mẹ, chỉ được tạo ra vào cuối thời kỳ mang thai và trong thời kỳ cho con bú. Alpha-lactalbumin không được tạo ra ở bất kỳ loại tế bào nào khác. Rõ ràng sự biểu hiện của các gen ở sinh vật nhân chuẩn phải được điều hòa một cách chính xác. Giống như ở sinh vật nhân sơ, sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn có thể được điều hòa ở một số điểm khác nhau trong quá trình phiên mã và dịch gen thành protein (Hình 1 6.7). Trong phần này chúng tôi sẽ mô tả các cơ chế dẫn đến sự phiên mã có chọn lọc của các gen cụ thể. Các cơ chế điều hòa biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn có chủ đề tương tự như ở sinh vật nhân sơ. Cả hai loại tế bào đều sử dụng tương tác DNA-protein và kiểm soát âm tính và dương tính. Tuy nhiên, có nhiều điểm khác biệt, một số trong đó được quyết định bởi sự hiện diện của nhân, bộ phận tách biệt về mặt vật lý quá trình phiên mã và dịch mã (Bảng 16.2). Các yếu tố phiên mã nói chung tác động lên các yếu tố thúc đẩy ở sinh vật nhân chuẩn Giống như ở sinh vật nhân sơ, yếu tố khởi động trong gen của sinh vật nhân chuẩn là một chuỗi DNA gần đầu 5'39; cuối vùng mã hóa, nơi RNA polymerase liên kết và bắt đầu phiên mã. Mặc dù các chất xúc tiến của sinh vật nhân chuẩn đa dạng hơn nhiều so với các chất xúc tiến của sinh vật nhân sơ, nhưng nhiều loại có chứa một nguyên tố tương tự như nguyên tố -10 trong các chất xúc tiến của sinh vật nhân sơ. Phần tử này thường nằm gần vị trí bắt đầu phiên mã và được gọi là hộp TATA vì nó

334 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen 2. Kiểm soát phiên mã CYTOPLASM Lỗ nhân 5. Kiểm soát độ ổn định mRNA Protein hoạt động/không hoạt động 7. Kiểm soát hậu dịch mã hoạt động của protein 6. Kiểm soát tịnh tiến tổng hợp protein 8. Suy thoái protein 16.7 Điểm tiềm năng cho việc điều hòa biểu hiện gen Sự biểu hiện gen có thể được điều hòa trước khi phiên mã (1), trong quá trình phiên mã (2, 3), sau phiên mã nhưng trước dịch mã (4, 5), lúc dịch mã (6) hoặc sau dịch mã (7). Chuyển sang Hoạt động 16.1 Điểm kiểm soát biểu hiện gen nhân chuẩn Lifel 0e.com/ac1 6.1 rất giàu cặp bazơ AT. Hộp TATA là nơi DNA bắt đầu biến tính để sợi mẫu có thể lộ ra. Ngoài hộp TATA, các trình tự khởi đầu của sinh vật nhân chuẩn thường bao gồm nhiều trình tự điều hòa được nhận biết và phiên mã ở Prokaryote và Eukaryote Prokaryote Eukaryote Vị trí của thường tập trung thành cụm Thường cách xa về mặt chức năng trong các operon với các gen liên quan đến các trình tự khởi đầu riêng biệt RNA polymerase Một Ba: I phiên mã rRNA II phiên mã mRNA III phiên mã tRNA và các RNA nhỏ Trình xúc tiến và một số trình tự điều hòa khác Khởi đầu liên kết RNA Liên kết nhiều polymerase phiên mã với protein, bao gồm cả Promer RNA polymerase được liên kết bởi các yếu tố phiên mã: protein điều hòa giúp kiểm soát quá trình phiên mã. Giống như RNA polymerase của sinh vật nhân sơ, RNA polymerase II của sinh vật nhân chuẩn không thể liên kết đơn giản với vùng khởi động và bắt đầu phiên mã. Đúng hơn, nó chỉ làm như vậy sau khi các yếu tố phiên mã chung khác nhau đã được tập hợp trên nhiễm sắc thể (Hình 1 6.8). Đầu tiên, protein TFIID ("TF" là viết tắt của yếu tố phiên mã) liên kết với hộp TATA. Sự liên kết của TFIID thay đổi cả hình dạng của chính nó và của DNA, tạo ra một bề mặt mới thu hút sự liên kết của các yếu tố phiên mã chung khác để tạo thành phức hợp khởi tạo phiên mã. RNA polymerase II chỉ liên kết sau khi một số protein khác liên kết với phức hợp này. Mỗi yếu tố phiên mã chung có một vai trò trong biểu hiện gen: TFIIB liên kết cả DNA polymerase và TFIID, đồng thời giúp xác định vị trí bắt đầu phiên mã. • TFIIF ngăn chặn sự liên kết không đặc hiệu của phức hợp với DNA và giúp thu nhận RNA polymerase vào phức hợp; nó có chức năng tương tự như yếu tố sigma của vi khuẩn. • TFIIE liên kết với chất khởi động và ổn định quá trình biến tính của DNA. â€¢ TFIIH mở DNA để phiên mã. Một số trình tự DNA điều hòa, chẳng hạn như hộp TATA, là chung cho các gen khởi động của nhiều gen nhân chuẩn và được nhận biết bởi các yếu tố phiên mã chung được tìm thấy trong tất cả các tế bào của sinh vật. Các trình tự điều hòa khác chỉ hiện diện ở một số ít gen và được nhận diện bởi các yếu tố phiên mã cụ thể. Những yếu tố này có thể chỉ được tìm thấy ở một số loại tế bào hoặc ở các giai đoạn nhất định của chu kỳ tế bào, hoặc chúng có thể được kích hoạt bằng

các con đường truyền tín hiệu để đáp ứng với các tín hiệu của tế bào hoặc môi trường (xem Chương 7).Các yếu tố phiên mã cụ thể đóng một vai trò quan trọng trong quá trình biệt hóa tế bào - sự chuyên biệt hóa về cấu trúc và chức năng của tế bào trong quá trình phát triển.



16.2 Quá trình phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào? 335 DNA 1 I 1 1 I 1 Promoter TATA boxx TATAT ATATA Vị trí bắt đầu phiên mã Yếu tố phiên mã đầu tiên, TFIID, liên kết với vùng khởi động ở hộp TATA... RNA polymerase II RNA polymerase II chỉ liên kết sau khi một số yếu tố phiên mã đã được liên kết tới ADN. ...và RNA polymerase đã sẵn sàng để phiên mã RNA. 16.8 Quá trình bắt đầu phiên mã ở sinh vật nhân chuẩn Ngoài TFIID liên kết với hộp TATA, mỗi yếu tố phiên mã chung trong phức hợp phiên mã này chỉ có các vị trí liên kết với các protein khác trong phức hợp và không liên kết trực tiếp với DNA. B, E, F và H là các yếu tố phiên mã chung. 0eÂ£J0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 1 6.3 [tvfjptK Bắt đầu phiên mã Lifel Oe.com/atl 6.3 Các protein cụ thể có thể nhận biết và liên kết với trình tự DNA và điều chỉnh quá trình phiên mã Một số trình tự DNA điều hòa là các yếu tố tích cực được gọi là chất tăng cường. Chúng liên kết các yếu tố phiên mã để kích hoạt phiên mã hoặc tăng tốc độ phiên mã. Các yếu tố điều hòa khác là những bộ phận im lặng: chúng liên kết các yếu tố ngăn chặn quá trình phiên mã. Hầu hết các yếu tố điều hòa cần thiết cho sự biểu hiện chính xác của một gen đều được tìm thấy trong vài trăm cặp bazơ ở vị trí bắt đầu phiên mã. Ví dụ, gen khởi động gen albumin của chuột chứa tất cả thông tin cần thiết cho sự biểu hiện đặc hiệu tế bào gan trong phạm vi 170 cặp bazơ ở phía trước vị trí bắt đầu phiên mã. Các yếu tố điều hòa khác có thể nằm cách xa hàng nghìn cặp bazơ (tới 20.000) và chúng có thể ảnh hưởng đến sự biểu hiện của một số gen gần đó. Khi các yếu tố phiên mã liên kết với các yếu tố này, chúng sẽ tương tác với phức hợp RNA polymerase, làm cho DNA bị uốn cong (Hình 1 6.9). Thông thường có nhiều yếu tố phiên mã tham gia và sự kết hợp của các yếu tố hiện diện sẽ quyết định tốc độ phiên mã. Ví dụ, các tế bào hồng cầu chưa trưởng thành trong tủy xương tạo ra một lượng lớn (3-globin. Ít nhất 13 yếu tố phiên mã khác nhau tham gia vào việc điều hòa quá trình phiên mã của (gen 3-globin trong các tế bào này. Không phải tất cả các yếu tố này đều có mặt hoặc hoạt động trong các tế bào khác, chẳng hạn như các tế bào bạch cầu chưa trưởng thành được tạo ra bởi cùng một tủy xương. Kết quả là gen (3-globin không được phiên mã trong các tế bào đó. Vì vậy, mặc dù các gen giống nhau có mặt trong tất cả các tế bào, số phận của tế bào được xác định bởi gen nào được biểu hiện. Làm thế nào để các yếu tố phiên mã nhận biết các trình tự DNA cụ thể? gen. Có một số chủ đề cấu trúc phổ biến trong các miền protein liên kết với DNA. Những chủ đề này, hay mô típ cấu trúc, bao gồm sự kết hợp khác nhau của các yếu tố cấu trúc (hình dạng protein) và có thể bao gồm các thành phần đặc biệt như kẽm. Một trong những họa tiết cấu trúc phổ biến là xoắn-xoắn-xoắn,trong đó hai đường xoắn ốc được kết nối thông qua một vòng xoắn không xoắn. Hướng mặt vào bên trong " sự công nhận" chuỗi xoắn tương tác với các bazơ bên trong DNA. Chuỗi xoắn hướng ra ngoài nằm trên khung đường-photphat, đảm bảo rằng chuỗi xoắn bên trong được trình bày tới các bazơ theo đúng cấu hình: Mô-đun xoắn xoắn-xoắn-xoắn Motif liên kết với DNA Làm thế nào để một protein nhận biết một trình tự trong DNA? Như đã chỉ ra ở Phần 13.2, các bazơ bổ sung trong DNA không chỉ hình thành liên kết hydro với nhau mà còn có thể hình thành liên kết hydro bổ sung với protein, đặc biệt tại các điểm lộ ra ở rãnh chính và rãnh phụ. Bằng cách này, chuỗi xoắn kép DNA nguyên vẹn có thể được nhận dạng bằng mô típ protein có cấu trúc: – khớp với rãnh chính hoặc rãnh phụ; ™ có các axit amin có thể chiếu vào bên trong chuỗi xoắn kép; và â€¢ có các axit amin có thể hình thành liên kết hydro với các bazơ bên trong.


F
TFIID
F
B
E
H

336 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen 16.9 Các yếu tố phiên mã và khởi đầu phiên mã Hoạt động của nhiều protein quyết định liệu RNA polymerase II có phiên mã DNA hay không và ở đâu. DNA co 1 Yếu tố phiên mã đặc hiệu 5' 3' Các yếu tố phiên mã chung RNA polymerase II Chất tăng cường Phiên mã điều hòa RNA Yếu tố protein phiên mã Liên kết vùng polymerase Liên kết vị trí liên kết Promoter 3' 5' Mô típ xoắn-xoắn-xoắn phù hợp với ba tiêu chí này. Nhiều protein ức chế, bao gồm cả chất ức chế lac của vi khuẩn, có mô típ xoắn xoắn này trong cấu trúc của chúng: Những protein này thường tạo thành các dimer, như được hiển thị ở đây (một phân tử được thể hiện bằng màu trắng, phân tử còn lại có màu xám). Chất ức chế có thể ức chế phiên mã theo nhiều cách khác nhau. Chúng có thể ngăn chặn sự liên kết của các chất kích hoạt phiên mã với DNA hoặc chúng có thể tương tác với các protein liên kết DNA khác để giảm tốc độ phiên mã. Sự biểu hiện của các yếu tố phiên mã làm cơ sở cho sự biệt hóa tế bào Trong quá trình phát triển của một sinh vật phức tạp từ trứng được thụ tinh đến trưởng thành, các tế bào ngày càng biệt hóa (chuyên biệt). Trong nhiều trường hợp, sự biệt hóa được thực hiện thông qua những thay đổi trong biểu hiện gen, do sự kích hoạt (và bất hoạt) của các yếu tố phiên mã khác nhau. Chúng ta sẽ thảo luận chủ đề này chi tiết hơn ở Chương 19. Bây giờ, hãy nhớ rằng tất cả các tế bào đã biệt hóa đều chứa toàn bộ bộ gen và các đặc điểm cụ thể của chúng phát sinh từ sự biểu hiện gen khác biệt. Hiện nay có mối quan tâm lớn đến liệu pháp tế bào: cung cấp các tế bào mới, có chức năng cho những bệnh nhân mắc các bệnh liên quan đến sự thoái hóa của một số loại tế bào. Một ví dụ là bệnh Alzheimer, liên quan đến sự thoái hóa của các tế bào thần kinh trong não. Do khả năng bị đào thải của hệ thống miễn dịch (xem Chương 42), sẽ là tối ưu nếu bệnh nhân có thể nhận được tế bào của chính họ, đã được sửa đổi theo cách nào đó để có thể hoạt động. Vì các chức năng chuyên biệt được thực hiện qua trung gian của các yếu tố phiên mã, nên việc biến các tế bào sẵn có thành một loại tế bào mong muốn cụ thể có thể đạt được bằng cách thay đổi biểu hiện của yếu tố phiên mã. Marius Wernig và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Stanford đã đạt được tiến bộ quan trọng hướng tới mục tiêu này (Hình 1 6.1 0). Họ lấy nguyên bào sợi da từ chuột và điều khiển sự biểu hiện của các yếu tố phiên mã trong tế bào để biến chúng thành tế bào thần kinh. Bằng cách lặp lại các thí nghiệm trên nguyên bào sợi ở người, họ đã đưa liệu pháp tế bào đến gần hơn với thực tế. Sự biểu hiện của các bộ gen có thể được điều hòa phối hợp bởi các yếu tố phiên mã. Làm thế nào để các tế bào nhân chuẩn phối hợp điều hòa một số gen mà quá trình phiên mã của chúng phải được bật cùng một lúc? Sinh vật nhân sơ giải quyết vấn đề này bằng cách sắp xếp nhiều gen trong một operon được điều khiển bởi một trình tự khởi đầu duy nhất và bằng cách sử dụng hệ số sigma để nhận biết các lớp trình khởi động cụ thể. Hầu hết các gen của sinh vật nhân chuẩn đều có vùng khởi động riêng biệt,và các gen được điều hòa phối hợp có thể cách xa nhau. Trong này

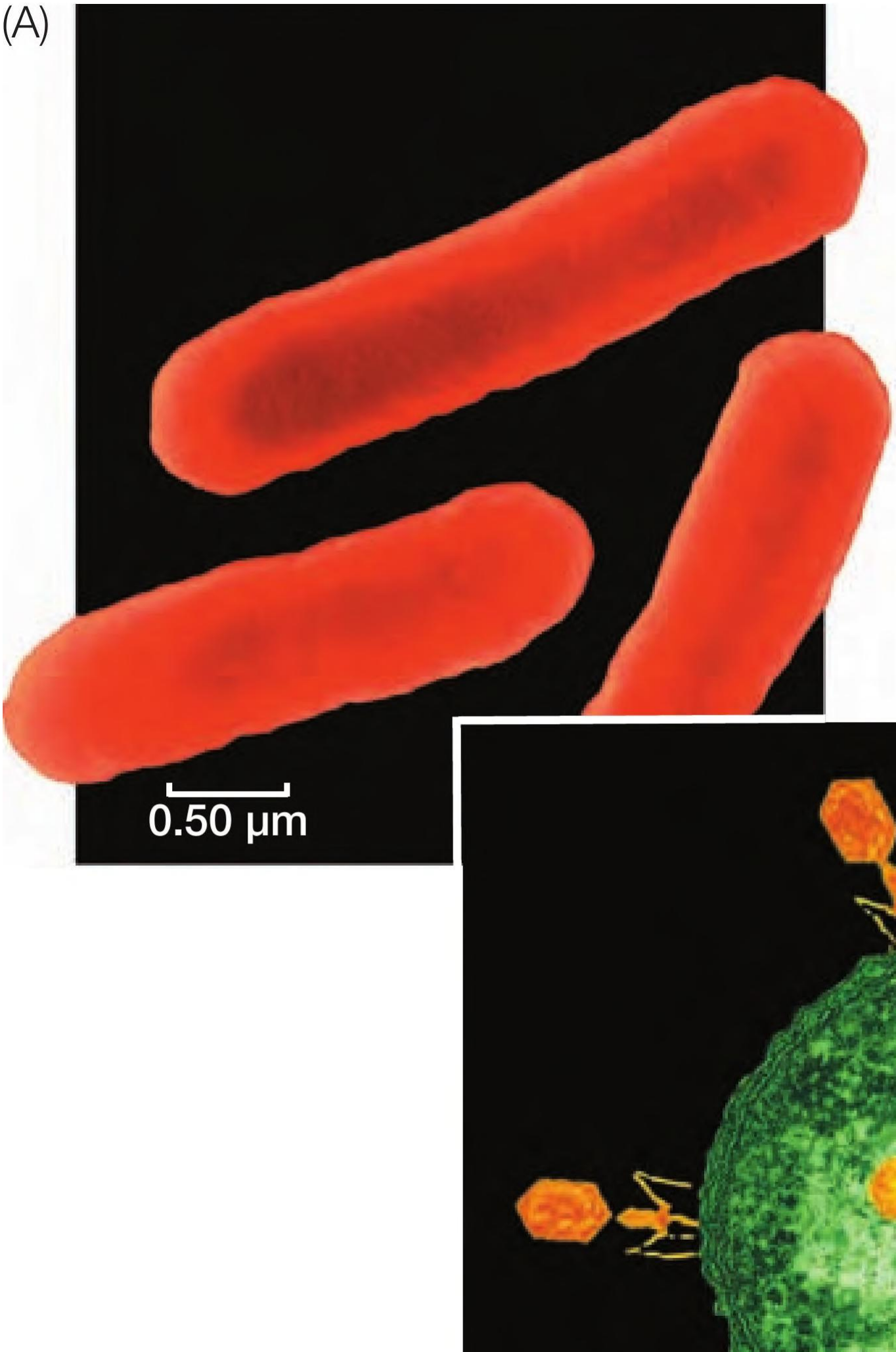
NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 16.10 Biểu hiện các yếu tố phiên mã cụ thể Biến nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh Nguyên bào sợi là những tế bào tiết ra ma trận ngoại bào dồi dào và góp phần đảm bảo tính toàn vẹn cấu trúc của các cơ quan. Tế bào thần kinh là những tế bào có tính chuyên biệt cao trong hệ thần kinh. Marius Wernig và các đồng nghiệp của ông đã thực hiện một loạt thí nghiệm để tìm hiểu xem liệu việc biểu hiện các yếu tố phiên mã tế bào thần kinh trong nguyên bào sợi có đủ để khiến nguyên bào sợi trở thành tế bào thần kinh hay không.3 GIẢ THUYẾT Sự biểu hiện của các yếu tố phiên mã đặc hiệu tế bào thần kinh trong nguyên bào sợi sẽ biến nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh. Phương pháp Nguyên bào sợi ^4 DNA chứa ba gen nhân tố phiên mã tế bào thần kinh với các yếu tố khởi động rất tích cực đã được đưa vào nguyên bào sợi. Các gen yếu tố DNA phiên mã Q Các gen yếu tố T phiên mã được tích hợp vào bộ gen của nguyên bào sợi và được biểu hiện. Kết quả Sau 6 ngày, các nguyên bào sợi phát triển thành tế bào thần kinh chức năng, tạo thành các khớp thần kinh đặc trưng với nhau. KẾT LUẬN Chỉ cần biểu hiện ba yếu tố phiên mã là đủ để biến đổi nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aVierbuchen, T. và cộng sự. 2010. Thiên nhiên 463: 1035-1041. trường hợp, sự biểu hiện của các gen có thể được phối hợp nếu chúng có chung trình tự điều hòa liên kết với các yếu tố phiên mã giống nhau. Kiểu phối hợp này được các sinh vật sử dụng để ứng phó với căng thẳng - ví dụ như thực vật để ứng phó với hạn hán. Trong điều kiện hạn hán, cây trồng phải đồng thời tổng hợp một số protein có gen nằm rải rác trong bộ gen. Sự tổng hợp các protein này bao gồm phản ứng căng thẳng. Để phối hợp biểu hiện, mỗi gen này có một trình tự điều hòa cụ thể gần vùng khởi động của nó được gọi là yếu tố phản ứng căng thẳng (SRE). Một yếu tố phiên mã liên kết với yếu tố này và kích thích tổng hợp

mRNA (Hình 16.11). Các protein phản ứng với stress không chỉ giúp cây bảo tồn | Một yếu tố gây căng thẳng (ví dụ như hạn hán) kích hoạt quá trình phiên mã của gen mã hóa yếu tố phiên mã. ARN polymerase 5' 3' fp Sự liên kết của yếu tố phiên mã với yếu tố phản ứng căng thẳng (SRE) kích thích phiên mã các gen A, B và C... mRNA ' Phiên mã, dịch thuật Yếu tố phiên mã... tạo ra các loại protein khác nhau tham gia phản ứng với stress. 16.11 Phối hợp biểu hiện gen Một tín hiệu môi trường đơn lẻ, chẳng hạn như hạn hán, gây ra sự tổng hợp yếu tố phiên mã tác động lên nhiều gen. nước mà còn bảo vệ cây khỏi lượng muối dư thừa trong đất và đóng băng. Phát hiện này có tầm quan trọng đáng kể đối với nông nghiệp vì cây trồng thường được trồng trong điều kiện kém tối ưu hoặc bị ảnh hưởng bởi thời tiết. TỔNG HỢP Một số yếu tố phiên mã chung phải liên kết với chất kích thích của sinh vật nhân chuẩn trước khi RNA polymerase liên kết với nó và bắt đầu phiên mã. Khác,các yếu tố phiên mã cụ thể liên kết với các trình tự DNA điều hòa và tương tác với phức hợp RNA polymerase để kiểm soát sự biểu hiện gen khác biệt. Điều này cung cấp một số cách để tăng hoặc giảm phiên mã. • Mô tả một số cách khác nhau mà các yếu tố phiên mã điều hòa quá trình phiên mã gen. Xem trang 334-336 và Hình 16.9. Làm thế nào có thể điều hòa nhiều gen cùng một lúc? Xem trang 336-337 và Hình 16.11 Chúng ta đã thấy sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn điều hòa quá trình phiên mã gen và operon của chúng như thế nào. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem làm thế nào virus nhân sơ và nhân thực có thể chiếm quyền điều khiển cơ chế phiên mã để hoàn thành vòng đời của chúng.

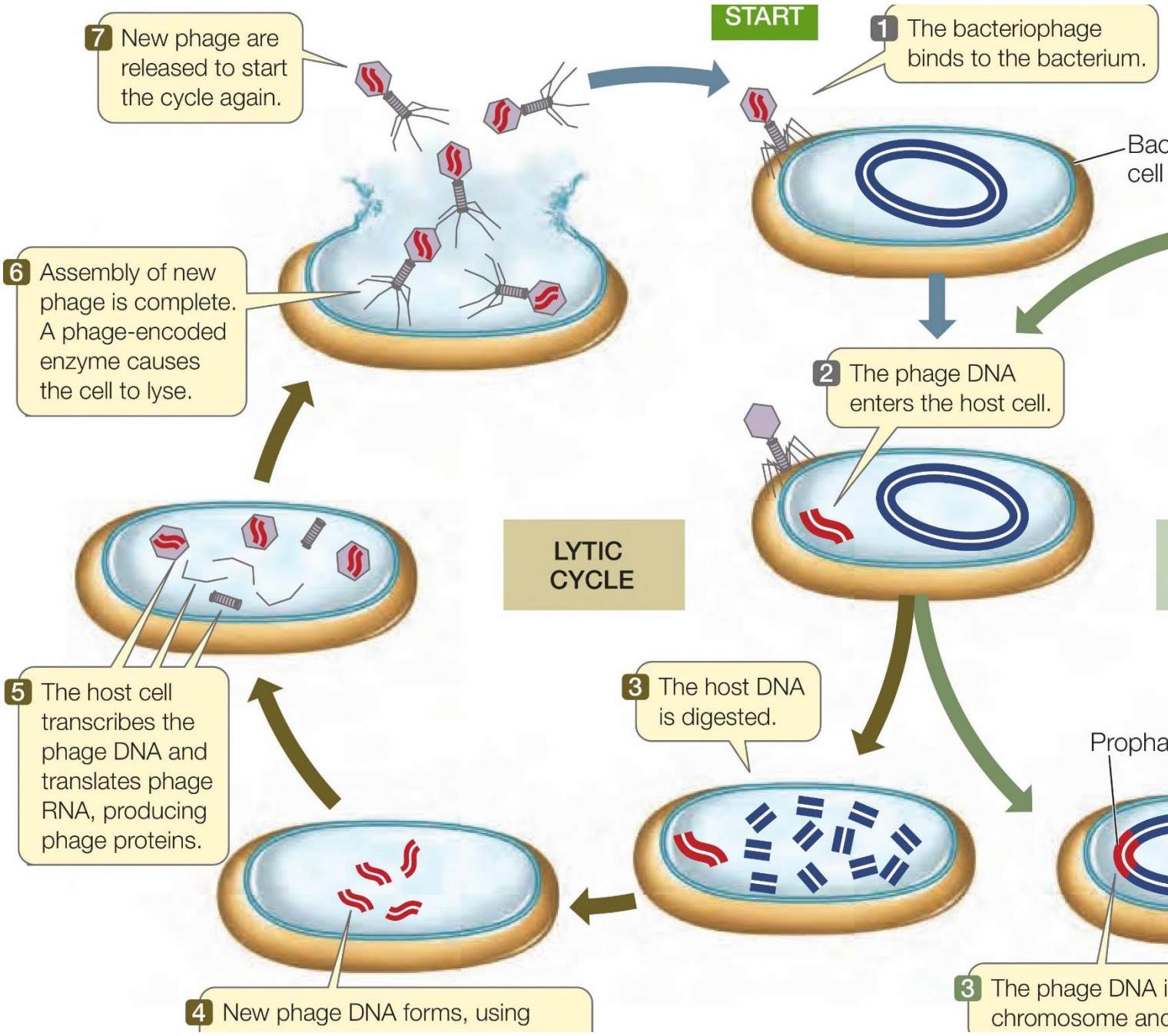
338 CHƯƠNG 16 Quy định biểu hiện gen LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Biểu hiện yếu tố phiên mã biến nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh Bài viết gốc Vierbuchen, T.f A. Ostermeier, Z. P. Pang, Y. Kokubu, T. C. Sudhof và M. Wernig. 2010. Chuyển đổi trực tiếp nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh chức năng theo các yếu tố xác định. Thiên nhiên 463: 1035-1041. Phân tích dữ liệu Các loại tế bào khác nhau trong một sinh vật thường được phân biệt bằng sự khác biệt trong biểu hiện gen của chúng. Khi phân tích các vùng điều hòa của các gen biểu hiện khác nhau, người ta thấy chúng liên kết với các yếu tố phiên mã khác nhau. Liệu sự biểu hiện của một tập hợp các yếu tố phiên mã cụ thể có đủ để thay đổi loại tế bào này thành loại tế bào khác không? Marius Wernig và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Stanford đã bắt đầu trả lời câu hỏi này bằng cách cố gắng biến đổi nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh (xem Hình 16.10). Nguyên bào sợi xảy ra rộng rãi trong cơ thể. Chúng tiết ra các chất nền ngoại bào và xâm nhập vào các cơ quan khác nhau, góp phần làm cho các cơ quan này hoạt động tốt hơn. tính toàn vẹn của cấu trúc. Những tế bào này phân chia tích cực khi nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Tế bào thần kinh có vai trò chuyên biệt cao trong hệ thần kinh (xem Chương 45) và không phân chia về mặt văn hóa. Wernig và các đồng nghiệp đã tìm thấy 19 yếu tố phiên mã được biểu hiện mạnh mẽ ở tế bào thần kinh của chuột chứ không phải ở nguyên bào sợi. Khi năm trong số các yếu tố phiên mã này – Ascii, Brn2, Mytll, Zicl và Olig2 – được đưa vào nguyên bào sợi và được biểu hiện từ các chất xúc tiến rất mạnh, thì nguyên bào sợi trở thành tế bào thần kinh. Các thí nghiệm sau đó cho thấy rằng chỉ cần kết hợp ba trong số này – Ascii, Brn2 và Mytll – là đủ để tạo ra sự biến đổi hiệu quả. Trong một nghiên cứu sâu hơn, các nhà nghiên cứu có thể lặp lại những thí nghiệm này với tế bào người, sử dụng bốn yếu tố phiên mã để chuyển nguyên bào sợi thành tế bào thần kinh. Vì các nguyên bào sợi dễ dàng được phân lập từ da người nên khả năng tạo ra các tế bào thần kinh từ chúng có thể được sử dụng để điều trị tế bào trong các bệnh mà tế bào thần kinh bị thoái hóa (ví dụ như bệnh Alzheimer) là rất thú vị. Ba tiêu chí chính được sử dụng để xác định rằng các tế bào biến đổi là tế bào thần kinh: hình thái, tính dễ bị kích thích điện và thiếu khả năng phân chia tế bào. Các tế bào biến đổi thể hiện rõ ràng cấu trúc tế bào đặc biệt của tế bào thần kinh (xem Hình 45.1). Wernig và các đồng nghiệp của ông đã tiến hành các thí nghiệm bổ sung để kiểm tra hai đặc tính khác của tế bào thần kinh trong các tế bào đã biến đổi của chúng. CÂU HỎI 1: Như bạn sẽ thấy ở Chương 45, tế bào thần kinh phản ứng với kích thích điện bằng cách tạo ra điện thế hoạt động. Hoạt động điện của tế bào nguyên bào sợi biến đổi được kích thích được thể hiện trong HÌNH A – 8, 12 và 20 ngày sau khi bổ sung các yếu tố phiên mã. Độ lớn của điện thế hoạt động của tế bào biến đổi tính bằng milivolt (mv) là bao nhiêu? Tra cứu Hình 45.10. Làm thế nào điều này so sánh? CÂU HỎI 2:Tốc độ phân chia tế bào trong quần thể tế bào biến nạp được đo bằng sự kết hợp của nucleotide BrdU được đánh dấu vào DNA của chúng. Tỷ lệ phần trăm của các ô được dán nhãn - và do đó đang phân chia - được thể hiện trong HÌNH B. Sự phân chia tế bào có dừng lại ở các ô đã biến đổi không? Giải thich câu trả lơi của bạn. Kích thích theo thời gian kích thích tắt I I (ms) HÌNH A Phản ứng của tế bào đã biến đổi đối với kích thích điện Các dấu vết khác nhau cho thấy phản

ứng của tế bào đối với các lượng kích thích khác nhau, một số trong đó quá nhỏ để kích hoạt việc sản xuất điện thế hoạt động (lên trên). gai). 14 12 o Cl 3 â– q CD 8 6 4 2 0 Ngày 0 Ngày 1 HÌNH B Phân chia tế bào được gắn nhãn BrdU đã được thêm vào các ô biến đổi tại thời điểm các yếu tố phiên mã được thêm vào (Ngày 0) hoặc một ngày sau (Ngày 1). Số lượng tế bào được dán nhãn được đánh giá 13 ngày sau khi các yếu tố phiên mã được thêm vào. Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA

16.3 Virus điều chỉnh biểu hiện gen của chúng như thế nào? 339 16.12 Thực khuẩn thể và vật chủ (A) Tế bào E. coli (nhìn từ bên cạnh) là vật chủ của thực khuẩn thể T2. (B) Thể thực khuẩn đã gắn vào tế bào E. coli này và chu kỳ sinh sản đang diễn ra, tạo ra các hạt thể thực khuẩn mới. Tế bào được xem trong mặt cắt ngang. Virus điều chỉnh biểu hiện gen của chúng như thế nào? "Virus là một mẩu tin xấu được bọc trong protein/' Câu nói này của nhà miễn dịch học Sir Peter Medawar chắc chắn đúng đối với các tế bào mà virus lây nhiễm. Như chúng tôi đã mô tả ở Chương 13, một virus vi khuẩn (thực khuẩn) tiêm vật liệu di truyền của nó vào tế bào chủ và biến tế bào đó thành nhà máy sản xuất virus (xem Hình 13.3). Các loại virus khác xâm nhập vào tế bào một cách nguyên vẹn và sau đó lột bỏ lớp áo khoác của chúng và chiếm lấy bộ máy sao chép của tế bào. Vòng đời của virus có thể rất hiệu quả. Một ví dụ là virus bại liệt: một loại virus bại liệt lây nhiễm vào tế bào động vật có vú có thể tạo ra hơn 100.000 hạt virus mới! Virus là tác nhân truyền nhiễm nhỏ lây nhiễm vào các sinh vật tế bào và không thể sinh sản bên ngoài tế bào chủ của chúng. Hầu hết các hạt virus, được gọi là virion, chỉ bao gồm hai hoặc ba thành phần: vật liệu di truyền được tạo thành từ DNA hoặc RNA, lớp vỏ protein bảo vệ vật liệu di truyền và trong một số trường hợp, một lớp lipid bao quanh lớp vỏ protein. Như chúng ta sẽ thấy trong phần này, bộ gen của virus bao gồm các trình tự mã hóa các protein điều hòa. Những protein này "chiếm quyền điều khiển" tế bào chủ' bộ máy phiên mã, cho phép virus hoàn thành vòng đời của chúng. Nhiều thể thực khuẩn trải qua chu kỳ tiêu hủy Thí nghiệm Hershey-Chase (xem Hình 13.4) liên quan đến một chu kỳ sinh sản tiêu hủy điển hình của virus, được đặt tên như vậy vì ngay sau khi bị nhiễm trùng, tế bào chủ sẽ vỡ ra (ly giải), giải phóng các virus thế hệ con cháu. Trong chu kỳ này, vật liệu di truyền của virus tiếp quản bộ máy tổng hợp của vật chủ để tự sinh sản ngay sau khi bị nhiễm bệnh. Trong trường hợp một số thể thực khuẩn, quá trình này diễn ra cực kỳ nhanh chóng - trong vòng 15 phút, các hạt thể thực khuẩn mới xuất hiện trong tế bào vi khuẩn (Hình 16.12). Mười phút sau, "trò chơi kết thúc" và những hạt này được giải phóng khỏi tế bào bị ly giải. Điều gì xảy ra trong vòng đời nhanh chóng này? Ở cấp độ phân tử, chu kỳ sinh sản của một loại virus tiêu hủy điển hình có hai giai đoạn: sớm và muộn, như minh họa trong Hình 16.13. Chu kỳ sinh sản bao gồm cả bộ gen virus dương tính ^ Phiên mã mRNA Dịch jL III 0 Một protein sớm \ E ^Một protein sớm khác đóng cửa vật chủ kích thích phiên mã gen (vi khuẩn) muộn... v _ _ _ J phiên mã... ^ J 16.13 Chu trình sinh lý: Chiến lược sinh sản của virus Trong một tế bào chủ bị nhiễm virus, bộ gen của virus sử dụng các gen ban đầu của nó để tắt quá trình phiên mã của vật chủ trong khi nó tự sao chép. Sau khi bộ gen của virus được sao chép, các gen muộn của nó sẽ tạo ra các protein capsid để đóng gói bộ gen và các protein khác có chức năng phân giải tế bào chủ. ...và một loại khác kích thích sự sao chép bộ gen của virus. ...dẫn đến việc sản xuất các protein vỏ mới của virus và một loại protein có khả năng phân giải tế bào chủ.


(A)
0.50 µm

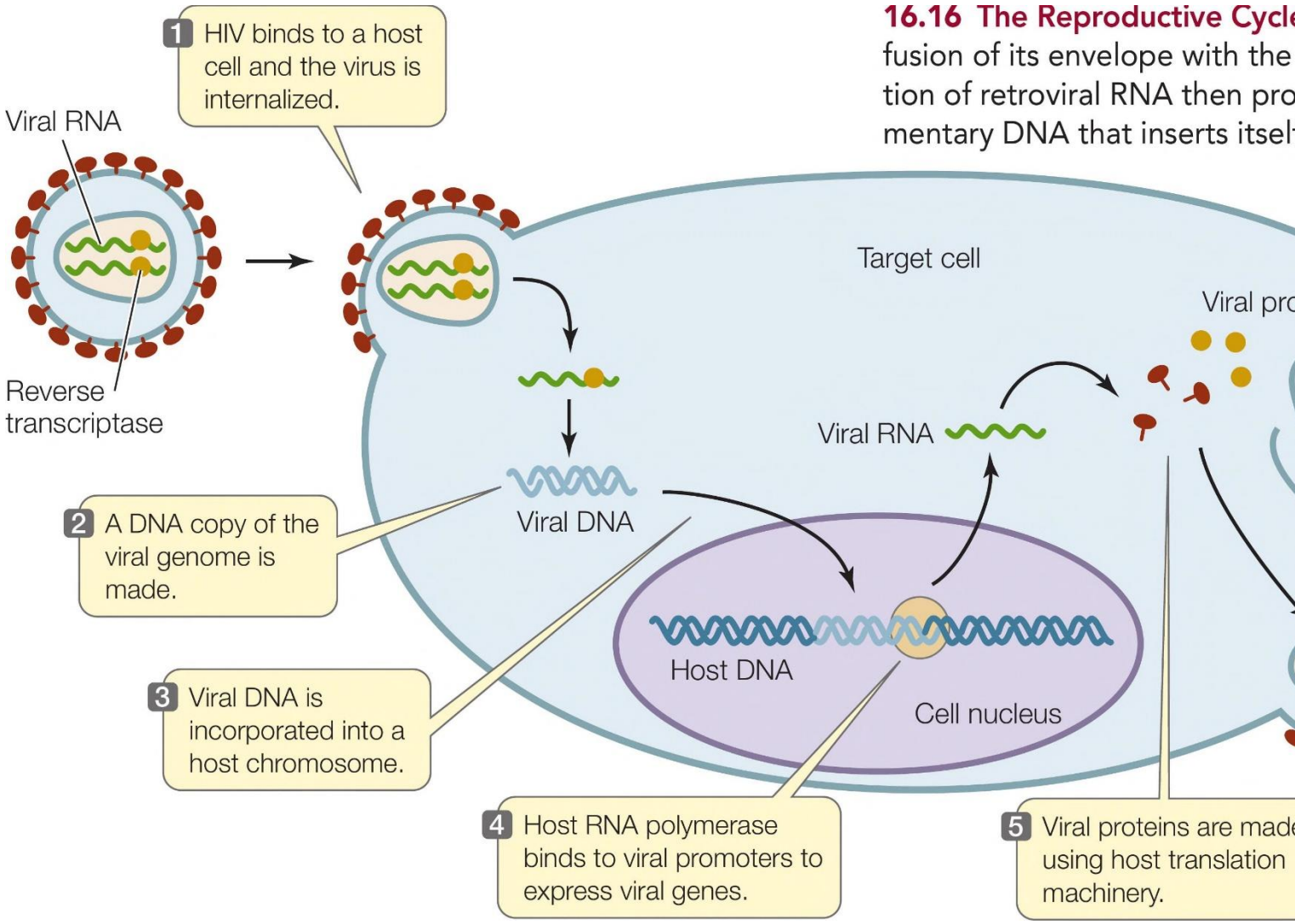
340 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen Q Thể thực khuẩn mới được giải phóng để bắt đầu lại chu kỳ. Thể thực khuẩn liên kết với vi khuẩn. Trong một số trường hợp hiếm hoi, tiên tri tự tách ra khỏi nhiễm sắc thể chủ và tế bào bước vào chu kỳ tan. (p Tế bào chủ sao chép DNA của phage và dịch mã RNA của phage, tạo ra các protein của phage. I Các dạng DNA của phage mới, sử dụng các nucleotide từ DNA của vật chủ cũ. DNA của phage tự tích hợp vào nhiễm sắc thể của vi khuẩn và trở thành một thể tiên tri không lây nhiễm. 16.14 Lytic và Chu kỳ sinh lý của thực khuẩn Trong chu kỳ sinh lý, sự lây nhiễm DNA của vi khuẩn bằng DNA của virus trực tiếp dẫn đến sự nhân lên của virus và sự phân giải tế bào chủ. vòng đời của vi khuẩn và sự điều hòa âm tính, kích thích và ức chế biểu hiện gen: â€¢ Bộ gen của virus chứa chất khởi động liên kết với RNA polymerase của vật chủ. Ở giai đoạn đầu (1-2 phút sau khi xâm nhập vào DNA của phage), các gen của virus nằm liền kề với vùng khởi động này được phiên mã (điều hòa dương tính).“Những gen sớm này thường mã hóa các protein làm ngừng quá trình phiên mã của vật chủ (điều hòa âm tính) và kích thích sao chép bộ gen của virus và phiên mã các gen muộn của virus (điều hòa dương tính). Ba phút sau khi DNA xâm nhập, các enzyme nuclease của virus sẽ tiêu hóa nhiễm sắc thể của vật chủ, cung cấp nucleotide cho quá trình tổng hợp bộ gen của virus. â€¢ Ở giai đoạn muộn, các gen muộn của virus được phiên mã (điều hòa dương tính); chúng mã hóa các protein tạo nên vỏ capsid (vỏ ngoài của virus) và các enzyme phân giải tế bào chủ để giải phóng virion mới. Quá trình này bắt đầu 9 phút sau khi DNA xâm nhập và 6 phút trước khi các hạt phage mới đầu tiên xuất hiện. Toàn bộ quá trình - từ liên kết và lây nhiễm đến giải phóng thể thực khuẩn mới - mất khoảng nửa giờ. Trong giai đoạn này, trình tự các sự kiện phiên mã được kiểm soát cẩn thận để tạo ra các virion hoàn chỉnh có khả năng lây nhiễm. Một số thực khuẩn có thể trải qua chu kỳ sinh lý Giống như tất cả các bộ gen axit nucleic, bộ gen của virus có thể biến đổi và tiến hóa bằng chọn lọc tự nhiên. Một số virus đã phát triển một quá trình có lợi gọi là lysogeny để trì hoãn chu kỳ tiêu hủy. Trong thể lysogeny, DNA virus được tích hợp vào DNA vật chủ và trở thành prophage (Hình 1 6.1 4). Khi tế bào chủ phân chia, DNA của virus sẽ được sao chép cùng với DNA của vật chủ. Tiên tri có thể vẫn không hoạt động trong bộ gen vi khuẩn trong hàng nghìn thế hệ, tạo ra nhiều bản sao của DNA virus ban đầu. Tuy nhiên, nếu tế bào chủ không phát triển tốt, virus sẽ "cắt giảm tổn thất". Nó chuyển sang chu trình lylic, trong đó tiên tri tự tách ra khỏi nhiễm sắc thể chủ và sinh sản. Nói cách khác, virus có thể tăng cường cơ hội nhân lên và sống sót bằng cách chèn DNA của nó vào nhiễm sắc thể chủ, nơi nó tồn tại như một hành khách im lặng cho đến khi có điều kiện phù hợp để ly giải.Khám phá sự điều hòa biểu hiện gen làm cơ sở cho quá trình chuyển đổi ly giải/lysogeny là một thành tựu lớn của các nhà sinh học phân tử. Ở đây chúng tôi chỉ trình bày sơ lược về quy trình để cung cấp cho bạn ý tưởng về các cơ chế điều tiết tích cực và tiêu cực liên quan (Hình 16.15). Mẫu thực khuẩn thể X (lambda) đã được sử dụng rộng rãi để nghiên cứu cơ chế sinh lý. Vậy làm sao một nhà tiên tri "biết" khi nào chuyển sang chu trình ly giải? Bộ gen của virus bao gồm các gen mã hóa các protein điều hòa cl và Cro, chúng cạnh tranh các gen khởi động cụ thể.



16.3 Virus điều chỉnh biểu hiện gen của chúng như thế nào? 341 16.15 Kiểm soát thực khuẩn thể A, Lysis và Lysogeny Hai protein điều hòa, Cro và cl, cạnh tranh để kiểm soát sự biểu hiện của nhau và các gen điều hòa quá trình ly giải và lysogeny của virus. Khi vật chủ vi khuẩn phát triển kém, protein Cro sẽ tích tụ và kích hoạt các chất xúc tiến cho các gen ly giải. Các gen ly giải DNA virus trên DNA virus - bao gồm cả các gen khởi động của chính chúng (xem Hình 16.15). Cro và cl có tác dụng trái ngược nhau trên mỗi vùng khởi động: cl ức chế sự biểu hiện của các gen liên quan đến chu trình lylic và thúc đẩy sự biểu hiện của các gen liên quan đến quá trình sinh lý, trong khi Cro có tác dụng ngược lại. Kết quả của việc nhiễm vi khuẩn phụ thuộc vào độ phong phú tương đối của hai loại protein điều hòa này. Trong điều kiện phát triển thuận lợi của vi khuẩn, cl tích lũy và cạnh tranh với Cro để liên kết DNA, và vi khuẩn bước vào chu kỳ sinh lý. Nhưng nếu tế bào chủ trải qua những điều kiện căng thẳng như đói khát, tiếp xúc với chất độc hoặc phóng xạ thì cl sẽ bị thoái hóa. Nó không còn ức chế quá trình phiên mã của gen Cro, protein Cro được tạo ra và thể thực khuẩn bước vào chu trình ly giải. Protein cl bị phân hủy trong điều kiện căng thẳng vì nó có cấu trúc tương tự như protein E. coli (LexA) và cũng bị phân hủy trong những điều kiện như vậy. LexA là một protein điều hòa có

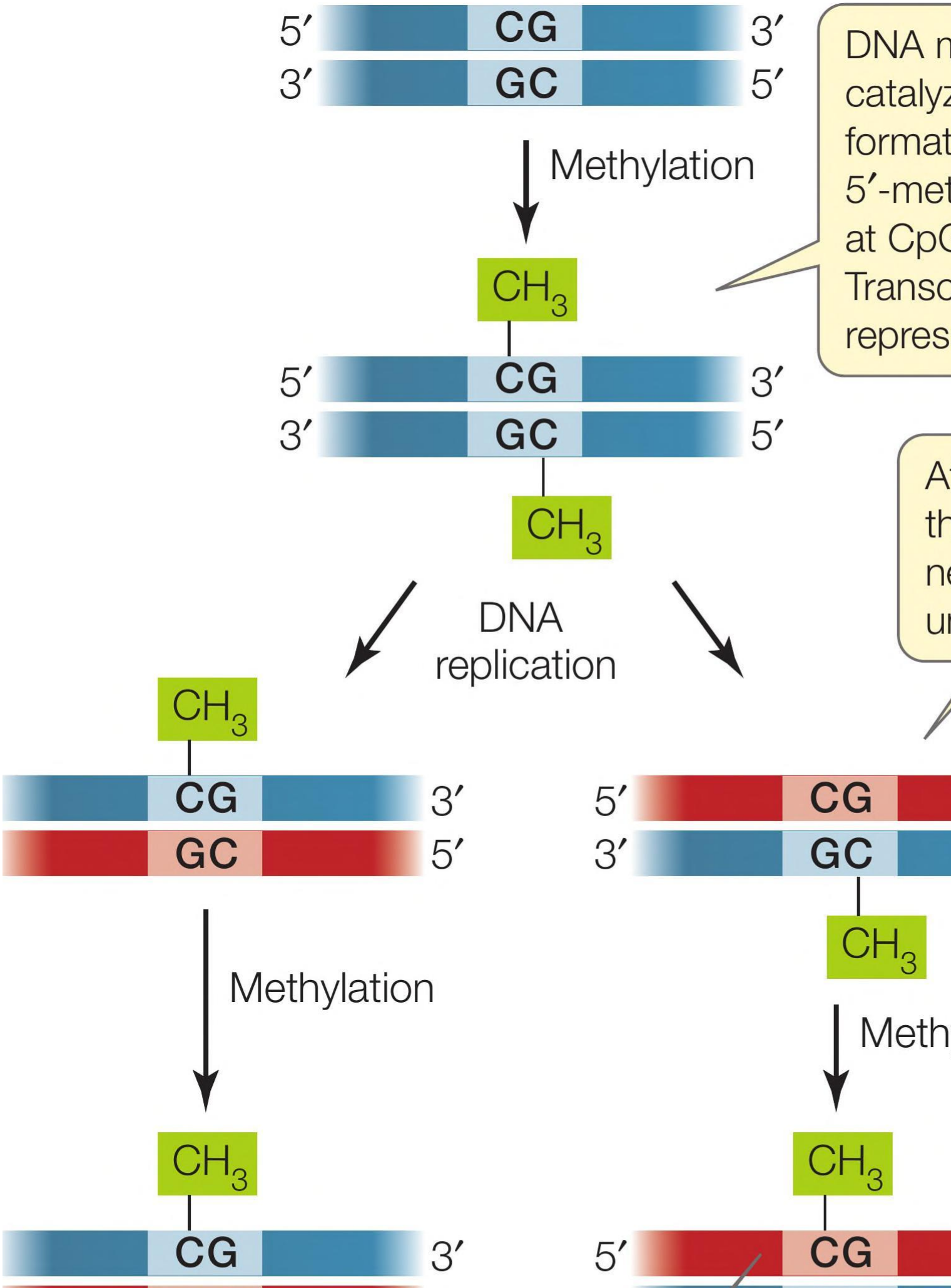
tác dụng ức chế các cơ chế sửa chữa DNA trong điều kiện bình thường, nhưng nó bị các protein khác làm suy giảm khi tế bào bị căng thẳng. Chu kỳ sinh sản của thực khuẩn thể A là một mô hình cho sự hiểu biết của chúng ta về vòng đời của virus nói chung. Hệ thống này đóng vai trò là mô hình giúp chúng ta hiểu được chu kỳ sinh sản phức tạp của các loại virus khác, bao gồm cả HIV, được kiểm soát như thế nào. TRANG WEB PROMOTER PROTEIN Lytic Lysogen cl Represses Kích hoạt Cro Kích hoạt Represses cro gen cro Promoter cl cl gen Lysogeny Promoter | j gen cl protein Khi vật chủ vi khuẩn phát triển nhanh chóng, protein cl sẽ tích lũy và kích hoạt các yếu tố thúc đẩy cho gen lysogeny. bộ gen. DNA tích hợp hoạt động như một khuôn mẫu cho cả mRNA và bộ gen virus mới. Virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV) là một retrovirus lây nhiễm vào các tế bào của hệ thống miễn dịch và gây ra hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải (AIDS). Sự điều hòa gen HIV xảy ra ở mức độ kéo dài phiên mã. Virus nhân chuẩn có thể có vòng đời phức tạp. Sinh vật nhân chuẩn dễ bị nhiễm nhiều loại virus có bộ gen có thể bao gồm RNA hoặc DNA. Một phân nhóm virus RNA được gọi là retrovirus (xem thêm Phần 26.4): • Virus DNA. Nhiều hạt virus chứa DNA sợi đôi. Tuy nhiên, một số chứa DNA chuỗi đơn và chuỗi bổ sung được tạo ra sau khi bộ gen của virus xâm nhập vào tế bào chủ. Giống như một số thể thực khuẩn, virus DNA lây nhiễm vào sinh vật nhân chuẩn có khả năng trải qua cả vòng đời tiêu hủy và tiêu thể. Ví dụ bao gồm virus herpes và papillomavirus (gây ra mụn cóc). ™ Virus ARN. Một số bộ gen của virus được tạo thành từ RNA thường, nhưng không phải luôn luôn,duy nhất bị mắc kẹt. RNA được bộ máy của vật chủ dịch mã để tạo ra các protein virut, một số protein này tham gia vào quá trình sao chép bộ gen RNA. Virus cúm có bộ gen RNA. ™ Retrovirus. Như chúng tôi đã mô tả trong Phần 14.2, retrovirus là một loại virus RNA mang gen phiên mã ngược, một loại protein tổng hợp DNA từ mẫu RNA. Retrovirus sử dụng protein này để tạo một bản sao DNA của bộ gen của nó, sau đó tích hợp vào vật chủ Như chúng ta đã thảo luận cho đến nay, nhiều trường hợp điều hòa gen xảy ra ở cấp độ bắt đầu phiên mã, liên quan đến cả protein hoạt hóa và protein ức chế liên kết với chất thúc đẩy gen. Tuy nhiên, các nghiên cứu về HIV và các loại virus khác đã tiết lộ rằng quá trình phiên mã cũng có thể được kiểm soát ở giai đoạn kéo dài. HIV là một loại virus có vỏ bọc; nó được bao bọc trong một màng phospholipid có nguồn gốc từ tế bào chủ của nó (một loại tế bào hệ thống miễn dịch cụ thể) (Hình 1 6.1 6). Trong quá trình lây nhiễm, các protein trong màng này tương tác với các protein trên bề mặt tế bào chủ và vỏ virus kết hợp với màng plasma của vật chủ. Sau khi virus xâm nhập vào tế bào, vỏ Capsid của nó bị phá vỡ. Sau đó, men sao chép ngược của virus sử dụng mẫu RNA của virus để tạo ra chuỗi DNA bổ sung (cDNA), đồng thời làm suy giảm RNA của virus. Sau đó, enzyme tạo ra một bản sao bổ sung của cDNA và DNA sợi đôi thu được sẽ được chèn vào nhiễm sắc thể của vật chủ nhờ enzyme tích hợp. DNA tích hợp được gọi là virus pro. Cả enzyme phiên mã ngược và integrase đều được mang bên trong virion HIV, cùng với các protein khác cần thiết ở giai đoạn đầu của quá trình lây nhiễm. Provirus cư trú vĩnh viễn trong nhiễm sắc thể của vật chủ và có thể tồn tại ở trạng thái tiềm ẩn (không hoạt động) trong nhiều năm. Trong thời gian này quá trình phiên mã DNA của virus được bắt đầu.và vỏ virus kết hợp với màng sinh chất của vật chủ. Sau khi virus xâm nhập vào tế bào, vỏ Capsid của nó bị phá vỡ. Sau đó, men sao chép ngược của virus sử dụng mẫu RNA của virus để tạo ra chuỗi DNA bổ sung (cDNA), đồng thời làm suy giảm RNA của virus. Sau đó, enzyme tạo ra một bản sao bổ sung của cDNA và DNA sợi đôi thu được sẽ được chèn vào nhiễm sắc thể của vật chủ nhờ enzyme tích hợp. DNA tích hợp được gọi là virus pro. Cả enzyme phiên mã ngược và integrase đều được mang bên trong virion HIV, cùng với các protein khác cần thiết ở giai đoạn đầu của quá trình lây nhiễm. Provirus cư trú vĩnh viễn trong nhiễm sắc thể của vật chủ và có thể tồn tại ở trạng thái tiềm ẩn (không hoạt động) trong nhiều năm. Trong thời gian này quá trình phiên mã DNA của virus được bắt đầu.và vỏ virus kết hợp với màng sinh chất của vật chủ. Sau khi virus xâm nhập vào tế bào, vỏ Capsid của nó bị phá vỡ. Sau đó, men sao chép ngược của virus sử dụng mẫu RNA của virus để tạo ra chuỗi DNA bổ sung (cDNA), đồng thời làm suy giảm RNA của virus. Sau đó, enzyme tạo ra một bản sao bổ sung của cDNA và DNA sợi đôi thu được sẽ được chèn vào nhiễm sắc thể của vật chủ nhờ enzyme tích hợp. DNA tích hợp được gọi là virus pro. Cả enzyme phiên mã ngược và integrase đều được mang bên trong virion HIV, cùng với các protein khác cần thiết ở giai đoạn đầu của quá trình lây nhiễm. Provirus cư trú vĩnh viễn trong nhiễm sắc thể của vật chủ và có thể tồn tại ở trạng thái tiềm ẩn (không hoạt động) trong nhiều năm. Trong thời gian này quá trình phiên mã DNA của virus được bắt đầu.

342 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen RNA virus 16.16 Chu kỳ sinh sản của HIV Retrovirus này xâm nhập vào tế bào chủ thông qua sự kết hợp vỏ của nó với màng sinh chất của vật chủ. Phiên mã ngược của RNA retrovirus sau đó tạo ra một tiền virus DNA - một phân tử DNA bổ sung tự chèn vào bộ gen của vật chủ. 0 DNA của virus được tích hợp vào nhiễm sắc thể của vật chủ. RNA polymerase của vật chủ liên kết với các chất kích thích virus để biểu hiện gen virus. nhưng các protein của tế bào chủ ngăn không cho RNA kéo dài và quá trình phiên mã bị chấm dứt sớm (Hình 16.17A). Trong một số trường hợp, chẳng hạn như khi tế bào miễn dịch của vật chủ được kích hoạt, mức độ bắt đầu phiên mã tăng lên và một số RNA virus được tạo ra. Một trong những gen virut này mã hóa một loại protein gọi là tat (frans^ctivator phiên mã), protein này liên kết với cấu trúc thân và vòng ở đầu 5' đoạn cuối của RNA virus. Kết quả của sự gắn kết tat là việc sản xuất RNA virus có chiều dài đầy đủ tăng lên đáng kể (Hình 16.17B), và phần còn lại của chu kỳ sinh sản của virus có thể tiếp tục. Chỉ sau khi phát hiện ra cơ chế này ở HIV và các loại virus tương tự thì (A) Không có tat RNA polymerase Virus cDNA | Phiên mã mRNA của virus Quá trình phiên mã được bắt đầu từ cDNA của virus. Protein kết thúc của vật chủ liên kết với RNA polymerase. \r Protein hủy diệt Quá trình phiên mã kết thúc sớm, ngăn chặn sự biểu hiện gen virus. các nhà nghiên cứu phát hiện ra rằng nhiều gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa ở mức độ kéo dài phiên mã. Về nguyên tắc, hầu hết mọi bước trong chu kỳ sinh sản của HIV đều là mục tiêu tiềm năng của các loại thuốc điều trị AIDS. Các nhóm thuốc chống HIV hiện đang được sử dụng bao gồm: – Thuốc ức chế men sao chép ngược ngăn chặn sự tổng hợp DNA của virus từ RNA (bước 2 trong Hình 16.16) – Thuốc ức chế tích hợp ngăn chặn sự kết hợp của DNA virus vào nhiễm sắc thể chủ (bước 3) Thuốc ức chế protease ngăn chặn quá trình xử lý sau dịch mã của protein virus (bước 5) Sự kết hợp các loại thuốc từ các nhóm này đã thành công một cách ngoạn mục trong điều trị nhiễm HIV. Nhưng một vấn đề với việc điều trị HIV là sự xuất hiện nhanh chóng của các chủng kháng thuốc. (B) Với protein tat tat Protein cDNA của virus HIV tat liên kết với vùng kết thúc của bản phiên mã virus khi nó được tạo ra, ngăn chặn sự kết thúc của nó. mRNA của virus | Phiên mã r RNA polymerase phiên mã toàn bộ mRNA, cho phép biểu hiện gen HIV. 16.17 Điều hòa quá trình phiên mã của HIV Protein tat hoạt động như một chất chống hủy diệt, cho phép phiên mã bộ gen của HIV.



16.4 Những thay đổi biểu sinh điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? 343 và các loại thuốc hướng tới các bước khác trong chu kỳ sinh sản của HIV đang được phát triển. Chúng bao gồm các loại thuốc tương tác với sự liên kết của các hạt virus với tế bào chủ và các loại thuốc cản trở hoạt động của hình xăm. RECAP Một vims bao gồm axit nucleic, một số protein và trong một số trường hợp là lớp vỏ lipid. Virus yêu cầu tế bào chủ để sinh sản. Vòng đời của virus có thể bao gồm các giai đoạn ly giải và lysogen. Giống như vật chủ nhân sơ, thực khuẩn X sử dụng cả chất điều hòa dương tính và âm tính của quá trình bắt đầu phiên mã. Các nghiên cứu về HIV đã tiết lộ một cơ chế mới điều hòa gen: điều hòa kéo dài phiên mã. • Chu kỳ ly giải và lysogen của thể thực khuẩn là gì? Xem trang 339-341 và Hình 16.14 – Mô tả sự điều hòa tích cực và tiêu cực biểu hiện gen trong vòng đời của thực khuẩn thể X và HIV. Xem trang 340-342 và Hình 16.15, 16.17 Cho đến nay chúng ta đã thảo luận về cơ chế mà tế bào và virus sử dụng để kiểm soát quá trình phiên mã gen. Các cơ chế này thường liên quan đến sự tương tác của các protein điều hòa với các trình tự DNA cụ thể. Tuy nhiên, có những cơ chế khác để kiểm soát biểu hiện gen không phụ thuộc vào trình tự DNA cụ thể. Chúng ta sẽ thảo luận về các cơ chế này trong phần tiếp theo. Những thay đổi biểu sinh điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? Vào giữa thế kỷ 20, nhà sinh vật học phát triển vĩ đại Conrad Hal Waddington đã đặt ra thuật ngữ "biểu sinh học". và định nghĩa nó là "nhánh sinh học nghiên cứu mối tương tác nhân quả giữa gen và sản phẩm của chúng để hình thành kiểu hình." Ngày nay biểu sinh được định nghĩa cụ thể hơn, đề cập đến việc nghiên cứu những thay đổi trong biểu hiện gen xảy ra mà không có sự thay đổi trong trình tự DNA. Những thay đổi này có thể đảo ngược nhưng đôi khi ổn định và có thể di truyền được. Bạn đã thấy một ví dụ về hiện tượng này trong câu chuyện mở đầu của chương này. Những thay đổi biểu sinh bao gồm hai quá trình: methyl hóa DNA và thay đổi protein nhiễm sắc thể. Quá trình methyl hóa DNA xảy ra ở các vùng khởi động và làm ngừng

phiên mã. Tùy thuộc vào sinh vật, từ 1 đến 5% dư lượng cytosine trong DNA bị biến đổi về mặt hóa học bằng cách thêm nhóm methyl (–CH3) vào nhóm 5' carbon, để tạo thành 5'-methylcytosine (Hình 16.18). Sự cộng hóa trị này được xúc tác bởi enzyme DNA methyltransferase và ở động vật có vú, thường xảy ra ở các gốc C liền kề với các gốc G. Các vùng DNA giàu các cặp đôi này được gọi là đảo CpG và đặc biệt có nhiều vùng khởi động. Sự thay đổi cộng hóa trị này trong DNA có tính di truyền: khi DNA được sao chép, một methylase duy trì sẽ xúc tác sự hình thành 5'-methylcytosine trong chuỗi DNA mới. Tuy nhiên, kiểu methyl hóa cytosine cũng có thể bị thay đổi, bởi vì Cytosine 5'-Methylcytosine 16.18 DNA Methyl hóa: Một thay đổi biểu sinh Sự hình thành thuận nghịch của 5'-methylcytosine trong DNA có thể làm thay đổi tốc độ phiên mã. quá trình methyl hóa có thể đảo ngược:enzyme thứ ba, được gọi một cách thích hợp là demethylase, xúc tác cho quá trình loại bỏ nhóm methyl khỏi cytosine (xem Hình 16.18). Tác dụng của quá trình methyl hóa DNA là gì? Trong quá trình sao chép và phiên mã, 5'-methylcytosine hoạt động giống như cytosine đơn giản: nó kết hợp bazơ với guanine. Nhưng các nhóm methyl bổ sung trong chất xúc tiến sẽ thu hút các protein liên kết với DNA đã bị methyl hóa. Những protein này thường tham gia vào việc ức chế phiên mã gen; do đó các gen bị methyl hóa mạnh có xu hướng không hoạt động. Hình thức điều hòa di truyền này mang tính biểu sinh vì nó ảnh hưởng đến các kiểu biểu hiện gen mà không làm thay đổi trình tự DNA.


5′ CG 3′
3′ GC 5′
Methylation
CH3
5′ CG 3′
3′ GC 5′
CH3
DNA replication
CH3
CG 3′
GC 5′
Methylation
CH3
CG 3′
5′ CG
3′ GC
CH3
CH3
5′ CG

344 CHƯƠNG 16 Sự điều hòa quá trình methyl hóa DNA biểu hiện gen rất quan trọng trong quá trình phát triển từ trứng đến phôi. Ví dụ, khi một tinh trùng của động vật có vú xâm nhập vào trứng, nhiều gen đầu tiên ở con đực và sau đó là bộ gen ở con cái bị khử methyl. Vì vậy, nhiều gen thường không hoạt động được biểu hiện trong quá trình phát triển ban đầu. Khi phôi phát triển và các tế bào của nó trở nên chuyên biệt hơn, các gen có sản phẩm không cần thiết ở một số loại tế bào cụ thể sẽ bị methyl hóa. Những gen bị methyl hóa này được "im lặng"; sự phiên mã của họ bị kìm nén. Tuy nhiên, những sự kiện bất thường hoặc bất thường đôi khi có thể kích hoạt lại các gen im lặng. Ví dụ, quá trình methyl hóa DNA có thể đóng vai trò trong nguồn gốc của một số bệnh ung thư. Trong tế bào ung thư, các gen gây ung thư được kích hoạt và thúc đẩy sự phân chia tế bào, còn các gen ức chế khối u (thường ức chế sự phân chia tế bào) sẽ bị tắt (xem Chương 11). Sự điều chỉnh sai này có thể xảy ra khi các gen khởi động của gen gây ung thư bị khử methyl trong khi các gen ức chế khối u bị methyl hóa. Đây là trường hợp ung thư đại trực tràng. Sự biến đổi protein histone ảnh hưởng đến quá trình phiên mã Một cơ chế khác để điều hòa gen biểu sinh là sự thay đổi cấu trúc chất nhiễm sắc hoặc tái cấu trúc chất nhiễm sắc. Như chúng ta đã thấy trong Chương 11, DNA được đóng gói cùng với protein histone thành các nucleosome (xem Hình 11.9), điều này có thể khiến DNA không thể tiếp cận được với RNA polymerase và phần còn lại của bộ máy phiên mã. Mỗi protein histone có một "đuôi"; khoảng 20 axit amin ở đầu N nhô ra khỏi cấu trúc nhỏ gọn và chứa một số axit amin tích điện dương (đặc biệt là lysine). Thông thường có lực hút ion mạnh giữa protein histone tích điện dương và DNA, DNA tích điện âm do có các nhóm photphat của nó. Tuy nhiên, các enzyme gọi là histone acetyltransferase có thể thêm nhóm acetyl vào các axit amin tích điện dương này, do đó làm thay đổi điện tích của chúng: H H O O i i i ii . N - C - C - C - + CoAâ€" Sâ€" C - CH3 (ch2)3 AcetylCoA I nh3+ Lysine trong histone Acetyl-lysine H H O I I II â€¢N-C -C . + CoA– SH I (CH2)3 I HN – C – CH3 O Việc giảm điện tích dương của đuôi histone làm giảm ái lực của histone với DNA, mở ra nucleosome nhỏ gọn (Hình 16.19). Các protein tái cấu trúc nhiễm sắc thể bổ sung có thể liên kết với phức hợp nucleosome-DNA đã được nới lỏng, mở ra DNA để biểu hiện gen. Do đó, histone acetyltransferase có thể kích hoạt phiên mã. Một loại protein tái cấu trúc chất nhiễm sắc khác, histone deacetylase, có thể loại bỏ các nhóm acetyl khỏi histone và do đó ức chế quá trình phiên mã. Histone deacetylase là mục tiêu phát triển thuốc để điều trị một số dạng ung thư. Như đã lưu ý ở trên, một số gen nhất định ngăn chặn sự phân chia tế bào trong các mô chuyên biệt bình thường. Trong một số bệnh ung thư, các gen này ít hoạt động hơn so với các tế bào bình thường và các histon gần chúng cho thấy mức độ khử acetyl quá mức. Về mặt lý thuyết,một loại thuốc hoạt động như một chất ức chế histone deacetylase có thể làm mất cân bằng đối với các protein Histone. Các nhóm tích điện âm trên phân tử DNA tương tác với DNA ở đuôi histone tích điện dương. Acetyl hóa Các đuôi histone tích điện dương Sự tương tác bị suy yếu khi các đuôi histone bị acetyl hóa, cho phép tiếp cận các yếu tố phiên mã. 16.19 Tái cấu trúc biểu sinh của nhiễm sắc thể để phiên mã Việc bắt đầu phiên mã đòi hỏi các nhiễm sắc thể thay đổi cấu trúc của chúng, trở nên ít cô đặc hơn. Việc tái cấu trúc chất nhiễm sắc này làm cho DNA có thể tiếp cận được với phức hợp khởi đầu phiên mã (xem Hình 16.8). acetyl hóa, và điều này có thể kích hoạt các gen thường ức chế sự phân chia tế bào. Các loại sửa đổi histone khác có thể ảnh hưởng đến việc kích hoạt và ức chế gen. Ví dụ, quá trình methyl hóa histone (không nên nhầm lẫn với quá trình methyl hóa DNA) có liên quan đến sự bất hoạt gen và quá trình phosphoryl hóa histone cũng ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen, những tác động cụ thể tùy thuộc vào loại axit amin nào bị biến đổi. Tất cả những tác động này đều có thể đảo ngược được, và do đó hoạt động của gen ở sinh vật nhân chuẩn có thể được xác định bằng các kiểu biến đổi histone rất phức tạp. Những thay đổi biểu sinh có thể được gây ra bởi môi trường. Mặc dù thực tế là chúng có thể đảo ngược nhưng nhiều thay đổi biểu sinh như methyl hóa DNA và sửa đổi histone có thể làm thay đổi vĩnh viễn các kiểu biểu hiện gen trong tế bào. Nếu tế bào là tế bào dòng mầm hình thành giao tử thì những thay đổi biểu sinh có thể được truyền lại cho thế hệ tiếp theo. Nhưng điều gì quyết định những thay đổi biểu sinh này? Một manh mối đến từ một nghiên cứu gần đây về các cặp song sinh đơn nhân (giống hệt nhau). Cặp song sinh đơn nhân đến từ một quả trứng được thụ tinh duy nhất phân chia để tạo ra hai tế bào riêng biệt; mỗi người trong số này tiếp tục phát triển một cá thể riêng biệt. Do đó, cặp song sinh đơn nhân có bộ gen giống hệt nhau. Nhưng liệu chúng có giống nhau về bộ gen biểu sinh không? So sánh DNA của hàng trăm cặp sinh đôi như vậy cho thấy trong mô của trẻ ba tuổi, kiểu methyl hóa DNA gần như giống nhau. Nhưng ở tuổi 50, thời điểm mà cặp song sinh thường sống xa nhau ở những môi trường khác nhau trong nhiều thập kỷ, các mô hình này khá khác nhau. Điều này chỉ ra

rằng môi trường đóng một vai trò quan trọng trong việc sửa đổi biểu sinh và do đó trong việc điều hòa các gen mà những sửa đổi này ảnh hưởng. SjJilH Chuyển đến Media Clip 16.1 Biểu sinh học đáng ngạc nhiên của các cặp song sinh giống hệt nhau Lifel Oe.com/mcl 6.1 Quá trình methyl hóa DNA có thể dẫn đến việc in dấu gen ở động vật có vú, các kiểu methyl hóa cụ thể phát triển cho mỗi giới tính trong quá trình hình thành giao tử. Điều này xảy ra trong hai giai đoạn: đầu tiên.Việc tái cấu trúc chất nhiễm sắc này làm cho DNA có thể tiếp cận được với phức hợp khởi đầu phiên mã (xem Hình 16.8). acetyl hóa, và điều này có thể kích hoạt các gen thường ức chế sự phân chia tế bào. Các loại sửa đổi histone khác có thể ảnh hưởng đến việc kích hoạt và ức chế gen. Ví dụ, quá trình methyl hóa histone (không nên nhầm lẫn với quá trình methyl hóa DNA) có liên quan đến sự bất hoạt gen và quá trình phosphoryl hóa histone cũng ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen, những tác động cụ thể tùy thuộc vào loại axit amin nào bị biến đổi. Tất cả những tác động này đều có thể đảo ngược được, và do đó hoạt động của gen ở sinh vật nhân chuẩn có thể được xác định bằng các kiểu biến đổi histone rất phức tạp. Những thay đổi biểu sinh có thể được gây ra bởi môi trường. Mặc dù thực tế là chúng có thể đảo ngược nhưng nhiều thay đổi biểu sinh như methyl hóa DNA và sửa đổi histone có thể làm thay đổi vĩnh viễn các kiểu biểu hiện gen trong tế bào. Nếu tế bào là tế bào dòng mầm hình thành giao tử thì những thay đổi biểu sinh có thể được truyền lại cho thế hệ tiếp theo. Nhưng điều gì quyết định những thay đổi biểu sinh này? Một manh mối đến từ một nghiên cứu gần đây về các cặp song sinh đơn nhân (giống hệt nhau). Cặp song sinh đơn nhân đến từ một quả trứng được thụ tinh duy nhất phân chia để tạo ra hai tế bào riêng biệt; mỗi người trong số này tiếp tục phát triển một cá thể riêng biệt. Do đó, cặp song sinh đơn nhân có bộ gen giống hệt nhau. Nhưng liệu chúng có giống nhau về bộ gen biểu sinh không? So sánh DNA của hàng trăm cặp sinh đôi như vậy cho thấy trong mô của trẻ ba tuổi, kiểu methyl hóa DNA gần như giống nhau. Nhưng ở tuổi 50, thời điểm mà cặp song sinh thường sống xa nhau ở những môi trường khác nhau trong nhiều thập kỷ, các mô hình này khá khác nhau. Điều này chỉ ra rằng môi trường đóng một vai trò quan trọng trong việc sửa đổi biểu sinh và do đó trong việc điều hòa các gen mà những sửa đổi này ảnh hưởng. SjJilH Chuyển đến Media Clip 16.1 Biểu sinh học đáng ngạc nhiên của các cặp song sinh giống hệt nhau Lifel Oe.com/mcl 6.1 Quá trình methyl hóa DNA có thể dẫn đến việc in dấu gen ở động vật có vú, các kiểu methyl hóa cụ thể phát triển cho mỗi giới tính trong quá trình hình thành giao tử. Điều này xảy ra trong hai giai đoạn: đầu tiên.Việc tái cấu trúc chất nhiễm sắc này làm cho DNA có thể tiếp cận được với phức hợp khởi đầu phiên mã (xem Hình 16.8). acetyl hóa, và điều này có thể kích hoạt các gen thường ức chế sự phân chia tế bào. Các loại sửa đổi histone khác có thể ảnh hưởng đến việc kích hoạt và ức chế gen. Ví dụ, quá trình methyl hóa histone (không nên nhầm lẫn với quá trình methyl hóa DNA) có liên quan đến sự bất hoạt gen và quá trình phosphoryl hóa histone cũng ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen, những tác động cụ thể tùy thuộc vào loại axit amin nào bị biến đổi. Tất cả những tác động này đều có thể đảo ngược được, và do đó hoạt động của gen ở sinh vật nhân chuẩn có thể được xác định bằng các kiểu biến đổi histone rất phức tạp. Những thay đổi biểu sinh có thể được gây ra bởi môi trường. Mặc dù thực tế là chúng có thể đảo ngược nhưng nhiều thay đổi biểu sinh như methyl hóa DNA và sửa đổi histone có thể làm thay đổi vĩnh viễn các kiểu biểu hiện gen trong tế bào. Nếu tế bào là tế bào dòng mầm hình thành giao tử thì những thay đổi biểu sinh có thể được truyền lại cho thế hệ tiếp theo. Nhưng điều gì quyết định những thay đổi biểu sinh này? Một manh mối đến từ một nghiên cứu gần đây về các cặp song sinh đơn nhân (giống hệt nhau). Cặp song sinh đơn nhân đến từ một quả trứng được thụ tinh duy nhất phân chia để tạo ra hai tế bào riêng biệt; mỗi người trong số này tiếp tục phát triển một cá thể riêng biệt. Do đó, cặp song sinh đơn nhân có bộ gen giống hệt nhau. Nhưng liệu chúng có giống nhau về bộ gen biểu sinh không? So sánh DNA của hàng trăm cặp sinh đôi như vậy cho thấy trong mô của trẻ ba tuổi, kiểu methyl hóa DNA gần như giống nhau. Nhưng ở tuổi 50, thời điểm mà cặp song sinh thường sống xa nhau ở những môi trường khác nhau trong nhiều thập kỷ, các mô hình này khá khác nhau. Điều này chỉ ra rằng môi trường đóng một vai trò quan trọng trong việc sửa đổi biểu sinh và do đó trong việc điều hòa các gen mà những sửa đổi này ảnh hưởng. SjJilH Chuyển đến Media Clip 16.1 Biểu sinh học đáng ngạc nhiên của các cặp song sinh giống hệt nhau Lifel Oe.com/mcl 6.1 Quá trình methyl hóa DNA có thể dẫn đến việc in dấu gen ở động vật có vú, các kiểu methyl hóa cụ thể phát triển cho mỗi giới tính trong quá trình hình thành giao tử. Điều này xảy ra trong hai giai đoạn: đầu tiên.những thay đổi biểu sinh có thể được truyền lại cho thế hệ tiếp theo. Nhưng điều gì quyết định những thay đổi biểu sinh này? Một manh mối đến từ một nghiên cứu gần đây về các cặp song sinh đơn nhân (giống hệt nhau). Cặp song sinh đơn nhân đến từ một quả trứng được thụ tinh duy nhất phân chia để tạo ra hai tế bào

riêng biệt; mỗi người trong số này tiếp tục phát triển một cá thể riêng biệt. Do đó, cặp song sinh đơn nhân có bộ gen giống hệt nhau. Nhưng liệu chúng có giống nhau về bộ gen biểu sinh không? So sánh DNA của hàng trăm cặp sinh đôi như vậy cho thấy trong mô của trẻ ba tuổi, kiểu methyl hóa DNA gần như giống nhau. Nhưng ở tuổi 50, thời điểm mà cặp song sinh thường sống xa nhau ở những môi trường khác nhau trong nhiều thập kỷ, các mô hình này khá khác nhau. Điều này chỉ ra rằng môi trường đóng một vai trò quan trọng trong việc sửa đổi biểu sinh và do đó trong việc điều hòa các gen mà những sửa đổi này ảnh hưởng. SjJilH Chuyển đến Media Clip 16.1 Biểu sinh học đáng ngạc nhiên của các cặp song sinh giống hệt nhau Lifel Oe.com/mcl 6.1 Quá trình methyl hóa DNA có thể dẫn đến việc in dấu gen ở động vật có vú, các kiểu methyl hóa cụ thể phát triển cho mỗi giới tính trong quá trình hình thành giao tử. Điều này xảy ra trong hai giai đoạn: đầu tiên.những thay đổi biểu sinh có thể được truyền lại cho thế hệ tiếp theo. Nhưng điều gì quyết định những thay đổi biểu sinh này? Một manh mối đến từ một nghiên cứu gần đây về các cặp song sinh đơn nhân (giống hệt nhau). Cặp song sinh đơn nhân đến từ một quả trứng được thụ tinh duy nhất phân chia để tạo ra hai tế bào riêng biệt; mỗi người trong số này tiếp tục phát triển một cá thể riêng biệt. Do đó, cặp song sinh đơn nhân có bộ gen giống hệt nhau. Nhưng liệu chúng có giống nhau về bộ gen biểu sinh không? So sánh DNA của hàng trăm cặp sinh đôi như vậy cho thấy trong mô của trẻ ba tuổi, kiểu methyl hóa DNA gần như giống nhau. Nhưng ở tuổi 50, thời điểm mà cặp song sinh thường sống xa nhau ở những môi trường khác nhau trong nhiều thập kỷ, các mô hình này khá khác nhau. Điều này chỉ ra rằng môi trường đóng một vai trò quan trọng trong việc sửa đổi biểu sinh và do đó trong việc điều hòa các gen mà những sửa đổi này ảnh hưởng. SjJilH Chuyển đến Media Clip 16.1 Biểu sinh học đáng ngạc nhiên của các cặp song sinh giống hệt nhau Lifel Oe.com/mcl 6.1 Quá trình methyl hóa DNA có thể dẫn đến việc in dấu gen ở động vật có vú, các kiểu methyl hóa cụ thể phát triển cho mỗi giới tính trong quá trình hình thành giao tử. Điều này xảy ra trong hai giai đoạn: đầu tiên.

16.4 Những thay đổi biểu sinh điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? 345, các nhóm methyl hiện có được loại bỏ khỏi 5'-methylcytosine bằng demethylase, sau đó DNA methylase sẽ thêm các nhóm methyl vào một nhóm cytosine mới. Khi giao tử hình thành, chúng mang kiểu methyl hóa mới này. Kiểu methyl hóa DNA ở giao tử đực (tinh trùng) khác với kiểu ở giao tử cái (trứng) ở khoảng 200 gen trong bộ gen của động vật có vú. Nghĩa là, một gen nhất định trong nhóm này có thể bị methyl hóa ở trứng nhưng không được methyl hóa ở tinh trùng (Hình 1 6.20). Trong trường hợp này, con cái sẽ thừa hưởng gen của mẹ không hoạt động phiên mã (bị methyl hóa) và gen của bố có hoạt động phiên mã (demethylated). Điều này được gọi là in dấu gen. Một ví dụ về in dấu được tìm thấy ở vùng trên nhiễm sắc thể số 15 của con người được gọi là 15qll. Vùng này được in dấu khác nhau trong quá trình hình thành giao tử đực và cái, và con cái thường thừa hưởng cả kiểu hình có nguồn gốc từ cha và mẹ. Trong một số trường hợp hiếm hoi, có một nhiễm sắc thể bị xóa ở một trong các giao tử và trẻ sơ sinh chỉ thừa hưởng kiểu in dấu nam hoặc nữ ở vùng nhiễm sắc thể cụ thể này: â€¢ Nếu mẫu nam là duy nhất hiện diện (vùng nữ bị xóa) , em bé mắc hội chứng Angelman, đặc trưng bởi chứng động kinh, run rẩy và thường xuyên mỉm cười. â€¢ Nếu chỉ có mẫu nữ (đã xóa vùng nam), em bé sẽ phát triển một kiểu hình khá khác gọi là hội chứng Prader-Willi, biểu hiện bằng yếu cơ và béo phì. Lưu ý rằng trình tự gen giống nhau trong cả hai trường hợp: đó là các kiểu biểu sinh khác nhau. Việc in dấu các gen cụ thể xảy ra chủ yếu ở động vật có vú và thực vật có hoa. Hầu hết các gen in dấu đều có liên quan đến sự phát triển của phôi. Một phôi thai phải có cả kiểu gen in dấu của người cha và người mẹ để phát triển bình thường. Trên thực tế, những nỗ lực tạo ra phôi chỉ có nhiễm sắc thể từ một giới tính (ví dụ, bằng cách xử lý hóa học tế bào trứng để nhân đôi nhiễm sắc thể của nó) thường thất bại. Vì vậy, việc in dấu có một bài học quan trọng về di truyền: nam và nữ có thể giống nhau về mặt di truyền (ngoại trừ nhiễm sắc thể X và Y), nhưng chúng khác nhau về mặt di truyền. Những thay đổi nhiễm sắc thể toàn cầu liên quan đến quá trình methyl hóa DNA Giống như các gen đơn lẻ, các vùng nhiễm sắc thể lớn hoặc thậm chí toàn bộ nhiễm sắc thể có thể có các kiểu methyl hóa DNA riêng biệt. Dưới kính hiển vi, có thể phân biệt được hai loại chất nhiễm sắc trong nhân xen kẽ nhuộm màu: euchromatin và heterochromatin. Chất euchromatin xuất hiện lan tỏa và có vết ố nhẹ; nó chứa DNA được phiên mã thành mRNA. Chất dị nhiễm sắc đặc lại và có màu sẫm; bất kỳ gen nào nó chứa thường không được phiên mã. Có lẽ ví dụ ấn tượng nhất về chất dị nhiễm sắc là nhiễm sắc thể X không hoạt động của động vật có vú. Một động vật có vú cái bình thường có hai nhiễm sắc thể X; một người đàn ông bình thường có X và Y (xem Phần 12.4).Nhiễm sắc thể X và Y có lẽ phát sinh từ một cặp nhiễm sắc thể thường (nhiễm sắc thể không

giới tính) khoảng 300 triệu năm trước. Theo thời gian, các đột biến ở nhiễm sắc thể Y dẫn đến các gen quy định giới tính nam, và nhiễm sắc thể Y dần mất đi hầu hết các gen mà nó từng chia sẻ với tế bào soma cái. Nhiễm sắc thể này đến từ mẹ; gen bị methyl hóa. Tế bào soma nam r \ Nhiễm sắc thể này đến từ người cha; gen ^ không được methyl hóa. Demethylation Demethylation Trong các tế bào dòng mầm, tất cả các gen đều bị demethyl hóa. Methyl hóa Methyl hóa Một kiểu methyl hóa đặc trưng cho giới tính được thiết lập trong giao tử. 16.20 Dấu ấn gen Đối với một số gen, quá trình methyl hóa DNA biểu sinh khác nhau ở giao tử đực và giao tử cái. Kết quả là, một cá thể có thể thừa hưởng một alen từ bố mẹ là cái được phiên mã im lặng; nhưng cùng một alen từ bố mẹ sẽ được biểu hiện. tương đồng X của nó. Kết quả là, nữ và nam khác nhau rất nhiều về "liều lượng" của các gen liên kết với X. Mỗi tế bào cái có hai bản sao của mỗi gen trên nhiễm sắc thể X và do đó có khả năng sản xuất gấp đôi số lượng mỗi sản phẩm protein. Tuy nhiên, đối với 75% gen trên nhiễm sắc thể X, quá trình phiên mã nhìn chung giống nhau ở nam và nữ. Làm thế nào điều này xảy ra? Trong quá trình phát triển phôi sớm, một trong các nhiễm sắc thể X trong mỗi tế bào của con cái phần lớn bị bất hoạt liên quan đến quá trình phiên mã. Nhiễm sắc thể X tương tự vẫn không hoạt động ở tất cả các tế bào con cháu của tế bào đó. Trong một tế bào phôi nhất định, sự "sự lựa chọn" trong đó X trong cặp cần bất hoạt là ngẫu nhiên. Hãy nhớ rằng một X ở phụ nữ đến từ cha cô ấy và một X ở phụ nữ đến từ mẹ cô ấy. Do đó, trong một tế bào phôi, X của bố có thể là X còn hoạt động phiên mã, nhưng trong một tế bào lân cận, X của mẹ có thể hoạt động. Nhiễm sắc thể X bất hoạt có thể được nhận dạng trong nhân vì nó rất nhỏ gọn, ngay cả trong kỳ trung gian. Thông thường, một cấu trúc hạt nhân được gọi là thể Barr (theo tên người phát hiện ra nó.Mỗi tế bào cái có hai bản sao của mỗi gen trên nhiễm sắc thể X và do đó có khả năng sản xuất gấp đôi số lượng mỗi sản phẩm protein. Tuy nhiên, đối với 75% gen trên nhiễm sắc thể X, quá trình phiên mã nhìn chung giống nhau ở nam và nữ. Làm thế nào điều này xảy ra? Trong quá trình phát triển phôi sớm, một trong các nhiễm sắc thể X trong mỗi tế bào của con cái phần lớn bị bất hoạt liên quan đến quá trình phiên mã. Nhiễm sắc thể X tương tự vẫn không hoạt động ở tất cả các tế bào con cháu của tế bào đó. Trong một tế bào phôi nhất định, sự "sự lựa chọn" trong đó X trong cặp cần bất hoạt là ngẫu nhiên. Hãy nhớ rằng một X ở phụ nữ đến từ cha cô ấy và một X ở phụ nữ đến từ mẹ cô ấy. Do đó, trong một tế bào phôi, X của bố có thể là X còn hoạt động phiên mã, nhưng trong một tế bào lân cận, X của mẹ có thể hoạt động. Nhiễm sắc thể X bất hoạt có thể được nhận dạng trong nhân vì nó rất nhỏ gọn, ngay cả trong kỳ trung gian. Thông thường, một cấu trúc hạt nhân được gọi là thể Barr (theo tên người phát hiện ra nó.Mỗi tế bào cái có hai bản sao của mỗi gen trên nhiễm sắc thể X và do đó có khả năng sản xuất gấp đôi số lượng mỗi sản phẩm protein. Tuy nhiên, đối với 75% gen trên nhiễm sắc thể X, quá trình phiên mã nhìn chung giống nhau ở nam và nữ. Làm thế nào điều này xảy ra? Trong quá trình phát triển phôi sớm, một trong các nhiễm sắc thể X trong mỗi tế bào của con cái phần lớn bị bất hoạt liên quan đến quá trình phiên mã. Nhiễm sắc thể X tương tự vẫn không hoạt động ở tất cả các tế bào con cháu của tế bào đó. Trong một tế bào phôi nhất định, sự "sự lựa chọn" trong đó X trong cặp cần bất hoạt là ngẫu nhiên. Hãy nhớ rằng một X ở phụ nữ đến từ cha cô ấy và một X ở phụ nữ đến từ mẹ cô ấy. Do đó, trong một tế bào phôi, X của bố có thể là X còn hoạt động phiên mã, nhưng trong một tế bào lân cận, X của mẹ có thể hoạt động. Nhiễm sắc thể X bất hoạt có thể được nhận dạng trong nhân vì nó rất nhỏ gọn, ngay cả trong kỳ trung gian. Thông thường, một cấu trúc hạt nhân được gọi là thể Barr (theo tên người phát hiện ra nó.

346 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen 16.21 Bất hoạt nhiễm sắc thể X (A) Thể Barr và nhiễm sắc thể X hoạt động trong nhân tế bào nữ của con người. f Gen Xist nằm trên nhiễm sắc thể X. Gen Xist Nhiễm sắc thể X được nhuộm bằng thuốc nhuộm huỳnh quang màu vàng lục; các nhiễm sắc thể khác được nhuộm bằng thuốc nhuộm huỳnh quang màu đỏ. (B) Một mô hình bất hoạt nhiễm sắc thể X. RNA can thiệp phiên mã z i \ Phiên mã của gen Xist tạo ra RNA can thiệp. RNA liên kết với nhiễm sắc thể X mà nó được phiên mã. > Quá trình methyl hóa và deacetyl hóa histone thu hút các protein nhiễm sắc thể tạo thành chất dị nhiễm sắc, làm bất hoạt nhiễm sắc thể. Murray Barr) có thể được nhìn thấy trong các tế bào nữ của con người dưới kính hiển vi quang học (Hình 16.21 A). Cụm dị nhiễm sắc này, không có ở nam giới bình thường, là nhiễm sắc thể X bất hoạt và nó bao gồm DNA bị methyl hóa nặng. Một phụ nữ có hai nhiễm sắc thể X bình thường sẽ có một cơ thể Barr, trong khi một phụ nữ hiếm hoi có ba nhiễm sắc thể X sẽ có hai và một phụ nữ XXXX sẽ có ba. Những con đực XXY sẽ có một cái. Những quan sát này cho thấy rằng các tế bào xen kẽ của mỗi người, nam hay nữ, có một nhiễm sắc thể X hoạt động duy nhất và do đó có một lượng gen nhiễm sắc thể X biểu hiện

không đổi. Sự ngưng tụ của nhiễm sắc thể X không hoạt động làm cho trình tự DNA của nó không thể tiếp cận được với bộ máy phiên mã. Hầu hết các gen của X không hoạt động đều bị methyl hóa mạnh. Tuy nhiên, một gen, Xist (đối với bản phiên mã đặc hiệu cho sự bất hoạt X), chỉ bị methyl hóa nhẹ và hoạt động phiên mã. Trên nhiễm sắc thể X hoạt động, Xist bị methyl hóa mạnh và không được phiên mã. RNA được phiên mã từ Xist liên kết với nhiễm sắc thể X mà nó được phiên mã và liên kết này dẫn đến sự bất hoạt lan rộng dọc theo nhiễm sắc thể. Bản phiên mã Xist RNA là một ví dụ về RNA can thiệp (Hình 1 6.21 B). RECAP Epigenics mô tả những thay đổi ổn định trong biểu hiện gen mà không liên quan đến những thay đổi trong trình tự DNA. Những thay đổi này liên quan đến việc sửa đổi DNA (methyl hóa cytosine) hoặc protein histone liên kết với DNA. Những thay đổi biểu sinh có thể bị ảnh hưởng bởi môi trường và cũng có thể dẫn đến việc in dấu gen, trong đó sự biểu hiện của một số gen phụ thuộc vào nguồn gốc cha mẹ của chúng. • Các kiểu methyl hóa DNA được thiết lập như thế nào và chúng ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen như thế nào? Xem trang. 343 và Hình 16.18 â€¢ Việc sửa đổi histone ảnh hưởng đến quá trình phiên mã như thế nào? Xem trang. 344 và Hình 16.19 â€¢ Tại sao và như thế nào sự bất hoạt của nhiễm sắc thể X xảy ra? Xem trang 345-346 Biểu hiện gen bao gồm quá trình phiên mã và sau đó dịch mã. Cho đến nay chúng ta đã mô tả cách điều hòa biểu hiện gen ở cấp độ phiên mã. Nhưng như Hình 16.7 cho thấy, có nhiều điểm mà tại đó sự điều hòa có thể xảy ra sau khi bản phiên mã gen ban đầu được thực hiện. Biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào sau khi phiên mã? Sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn có thể được điều hòa cả trong nhân trước khi xuất khẩu mRNA,và sau khi mARN rời khỏi nhân. Các cơ chế kiểm soát sau phiên mã bao gồm sự ghép nối thay thế của pre-mRNA, làm im lặng gen bằng miRNA và siRNA, ức chế dịch mã và điều hòa sự phân hủy protein trong proteasome. Các mRNA khác nhau có thể được tạo ra từ cùng một gen bằng cách ghép nối thay thế. Hầu hết các bản phiên mã mRNA sơ cấp đều chứa một số intron (xem Hình 14.7). Trước khi RNA được xuất ra khỏi nhân, một cơ chế nối sẽ nhận biết ranh giới giữa exon và intron và chuyển đổi pre-mRNA, có intron, thành mRNA trưởng thành, không: Splicing Pre-mRNA - â–°mRNA (intron và tất cả exon) (chỉ exon) Đối với nhiều gen, sự ghép nối thay thế có thể xảy ra, trong đó một số exon được tách ra cùng với các intron (Hình 16.22). Cơ chế này tạo ra một họ protein khác nhau, với các chức năng khác nhau, từ một gen duy nhất. Trước khi bộ gen của con người được giải trình tự, hầu hết các nhà khoa học ước tính có khoảng 80.000 đến 150.000 gen mã hóa protein. Bạn có thể tưởng tượng sự ngạc nhiên của họ khi trình tự thực tế chỉ được tiết lộ khoảng 21.000! Trên thực tế, số lượng mRNA của con người nhiều hơn số lượng gen của con người và phần lớn sự biến đổi này đến từ các gen thay thế.

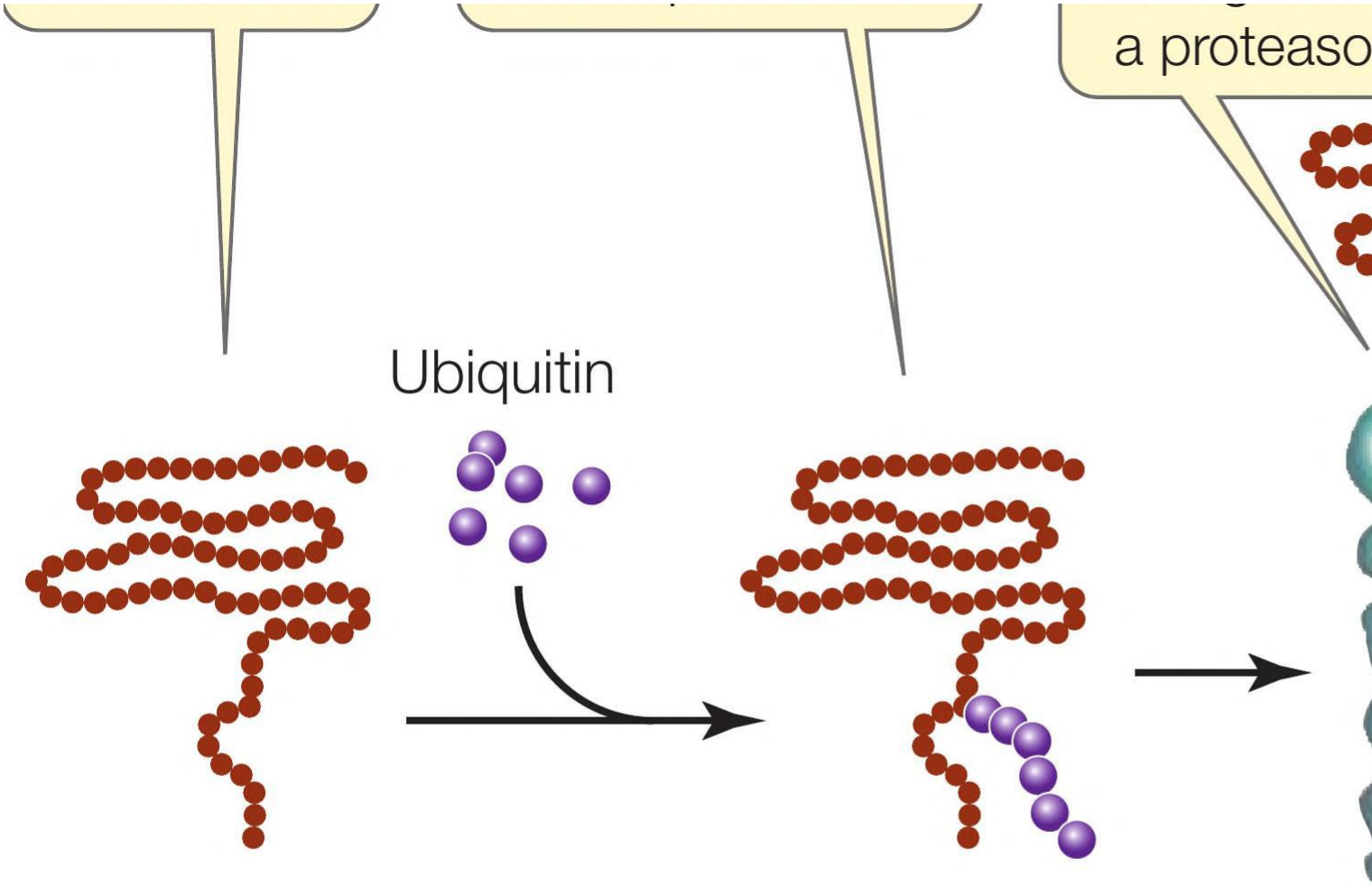
16.5 Sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào sau khi phiên mã? 347 DNA Exon 1 Exon 2 Exon 3 Exon 4 Exon 5 Exon 6 5' 3' â– 5' Bảng điểm sơ cấp 5' 3 Phiên âm 5 6 3' 16.22 Kết quả ghép nối thay thế ở các mRNA và protein trưởng thành khác nhau. Pre-mRNA có thể được ghép nối khác nhau ở các mô khác nhau, tạo ra các protein khác nhau. Các mRNA trưởng thành 1 2 5 6 ^ Protein dịch 1 ^ Protein dịch 2 ^ Protein dịch 3 nối. Thật vậy, các cuộc khảo sát gần đây cho thấy khoảng một nửa số gen của con người được ghép xen kẽ. Sự ghép nối thay thế có thể là chìa khóa cho sự khác biệt về mức độ phức tạp giữa các sinh vật. Ví dụ, mặc dù con người và tinh tinh có bộ gen có kích thước tương tự nhau, nhưng não người có nhiều sự ghép nối thay thế hơn so với não của tinh tinh. Sự ghép nối RNA thay thế được kiểm soát bởi cả các yếu tố điều hòa trong trình tự RNA liên kết với các protein cụ thể (tương tự như các trình tự điều hòa trong DNA) và bởi các cấu trúc RNA thứ cấp hình thành bằng cách lai giữa các nucleotide trong phân tử RNA chuỗi đơn. Các RNA nhỏ là yếu tố điều hòa quan trọng trong biểu hiện gen Như chúng ta sẽ thảo luận trong Chương 17, chưa đến 5% bộ gen ở hầu hết thực vật và động vật mã hóa protein. Một số bộ gen mã hóa RNA ribosome và RNA chuyển, nhưng cho đến gần đây các nhà sinh học vẫn nghĩ rằng phần còn lại của bộ gen không được phiên mã; một số thậm chí còn gọi nó là "rác." Tuy nhiên, các cuộc điều tra gần đây đã chỉ ra rằng một số vùng không mã hóa này được phiên mã. Các RNA được tạo ra từ những vùng này thường rất nhỏ và do đó khó phát hiện. Ở cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, những phân tử RNA nhỏ bé này được gọi là microRNA (miRNA). Trình tự miRNA đầu tiên được tìm thấy ở loài giun Caenorhabditis elegans. Sinh vật mẫu này đã được nghiên cứu rộng rãi bởi các nhà sinh học phát triển, trải qua nhiều giai đoạn ấu trùng. Victor Ambros tại Đại học Massachusetts đã phát hiện ra các đột biến ở hai gen có tác động khác nhau đến sự phát triển qua các giai đoạn này: “đột biến lin-14 (được đặt tên theo tuổi dòng tế bào bất thường) khiến ấu

trùng bỏ qua giai đoạn đầu tiên và đi thẳng đến giai đoạn 1.” giai đoạn thứ hai. Do đó, vai trò bình thường của gen là tạo điều kiện thuận lợi cho các sự kiện xảy ra ở giai đoạn ấu trùng đầu tiên. Đột biến lin-4 khiến một số tế bào ở giai đoạn ấu trùng sau này lặp lại mô hình phát triển thường thấy ở giai đoạn ấu trùng đầu tiên. Như thể các tế bào bị mắc kẹt trong giai đoạn đó. Vì vậy, vai trò bình thường của gen này là điều chỉnh tiêu cực lin-14, tắt biểu hiện của nó để tế bào có thể chuyển sang giai đoạn tiếp theo. Không có gì đáng ngạc nhiên khi nghiên cứu sâu hơn cho thấy lin-14 mã hóa một yếu tố phiên mã ảnh hưởng đến quá trình phiên mã của các gen liên quan đến sự phát triển của tế bào ấu trùng. Ban đầu người ta dự kiến rằng lin-4, chất điều hòa âm tính, sẽ mã hóa một protein điều hòa quá mức các gen được kích hoạt bởi protein lin-14. Nhưng điều này hóa ra là không chính xác. Thay vì,lin-4 mã hóa miRNA 22base có tác dụng ức chế biểu hiện lin-14 sau phiên mã, bằng cách liên kết với mRNA của nó. Hơn 5.000 miRNA hiện đã được mô tả ở sinh vật nhân chuẩn. Bộ gen của con người có khoảng 1.000 vùng mã hóa miRNA. Mỗi miRNA dài khoảng 22 base và thường có hàng tá mRNA mục tiêu vì việc ghép cặp base giữa miRNA và mRNA mục tiêu không cần phải hoàn hảo. MicroRNA được phiên mã dưới dạng tiền chất dài hơn, gấp lại thành các phân tử RNA sợi đôi và sau đó được xử lý qua một loạt bước thành miRNA sợi đơn. Một phức hợp protein hướng miRNA tới mRNA mục tiêu của nó, nơi dịch mã bị ức chế (Hình 16.23A). Sự bảo tồn đáng chú ý của cơ chế làm im lặng gen miRNA cho thấy rằng nó có tầm quan trọng về mặt sinh học và cổ xưa về mặt tiến hóa. Ngoài miRNA, cơ chế làm im lặng RNA của sinh vật nhân chuẩn cũng nhận ra một loại phân tử tương tự được gọi là RNA can thiệp nhỏ (siRNA). Những điều này thường phát sinh từ nhiễm virus, khi hai chuỗi bổ sung của bộ gen virus được phiên mã. Các RNA sợi đôi lớn được hình thành và cũng như miRNA, chúng được chuyển đổi thành các chuỗi sợi đơn ngắn hơn; chúng liên kết với RNA mục tiêu và gây ra

348 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen (A) MicroRNA DNA (B) Các RNA can thiệp nhỏ Phiên mã RNA sợi đôi Phiên mã của DNA... RNA Folding Dicer o miRNAs Protein oRISC' Sự ghép cặp bazơ với mARN mục tiêu tạo ra phân tử ARN có khả năng gấp nếp để tạo ra ARN sợi đôi. Enzym Dicer cắt RNA sợi đôi. . . ...để tạo ra miRNA hoặc siRNA. si RNA -CSV MiRNA chuỗi đơn hoặc siRNA kết hợp với protein để tạo thành phức hợp im lặng do RNA tạo ra (RISC)... RNA chuỗi kép có thể phát sinh từ virus RNA hoặc phiên mã transposon. Đẹp hơn hoặc Protein -o -RISC Ghép cặp cơ sở với mRNA mục tiêu 5' mARN 3' 5' mARN 3' Ức chế dịch mã QJ ...whi Suy thoái ...có tác dụng ức chế dịch mã một số mRNA (miRNA) hoặc làm suy giảm một mRNA cụ thể (siRNA). 16,23 mRNA Sự ức chế của RNA MicroRNA và các RNA can thiệp nhỏ có thể ức chế dịch mã bằng cách liên kết với các mRNA mục tiêu. suy thoái (Hình 16.23B). Các RNA can thiệp nhỏ cũng có nguồn gốc từ các trình tự transposon, phổ biến trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn (xem Phần 15.1). Do đó, có khả năng việc làm im lặng gen liên quan đến siRNA đã phát triển như một cơ chế bảo vệ để ngăn chặn sự dịch mã của các chuỗi virus và transposon. MicroRNA và siRNA là những phân tử tương tự được xử lý bởi cùng các enzyme của tế bào. Sự khác biệt chính giữa chúng là: “miRNA được tổng hợp từ các chuỗi DNA tách biệt khỏi mục tiêu của chúng, trong khi” siRNA được nhắm mục tiêu đến trình tự nguồn gốc của chúng. Sự dịch mã của mRNA có thể được điều chỉnh bởi protein và công tắc ribo. Lượng protein trong tế bào có được xác định bởi lượng mRNA của nó không? Các nhà khoa học đã kiểm tra mối quan hệ giữa sự phong phú của mRNA và sự phong phú của protein trong tế bào nấm men. Đối với khoảng một phần ba trong số nhiều gen được khảo sát, có mối tương quan rõ ràng giữa mRNA và protein: nhiều gen sẽ dẫn đến nhiều gen khác. Nhưng đối với 2/3 số protein, không có mối quan hệ rõ ràng nào giữa chúng: đôi khi có rất nhiều mRNA và ít hoặc không có protein, hoặc có nhiều protein và ít mRNA. Do đó, nồng độ của các protein này phải được xác định bởi các yếu tố tác động sau khi mRNA được tạo ra. Tế bào có hai cách chính để kiểm soát lượng protein sau khi phiên mã: (1) chúng có thể điều chỉnh sự dịch mã của mRNA của protein và (2) chúng có thể điều chỉnh thời gian tồn tại của một protein mới được tổng hợp trong tế bào (tuổi thọ của protein).). QUY ĐỊNH DỊCH DỊCH Có nhiều cách khác nhau để điều chỉnh quá trình dịch mã của mRNA. Một cách, như chúng ta đã thấy ở phần trước, là ức chế dịch mã bằng siRNA và miRNA. Cách thứ hai liên quan đến việc sửa đổi nắp guanosine triphosphate trên đầu 5' phần cuối của mRNA (xem Phần 14.4). Một mRNA được bao phủ bởi một phân tử GTP chưa được sửa đổi sẽ không được dịch mã. Ví dụ, các mRNA được lưu trữ trong tế bào trứng của sâu bướm thuốc lá được bao phủ bởi các phân tử GTP chưa biến đổi và không được dịch mã. Sau khi trứng được thụ tinh,tuy nhiên, các nắp đã được sửa đổi, cho phép dịch mã mRNA để tạo ra các protein

cần thiết cho sự phát triển phôi sớm. Trong một hệ thống khác, protein ức chế trực tiếp ngăn chặn quá trình dịch mã. Ví dụ, trong tế bào động vật có vú, protein ferritin liên kết với các ion sắt tự do (Fe2+). Khi có quá nhiều sắt, quá trình tổng hợp ferritin tăng lên đáng kể, nhưng lượng ferritin mRNA không đổi, cho thấy sự gia tăng tổng hợp ferritin là do tốc độ dịch mã mRNA tăng lên. Thật vậy, khi lượng sắt trong tế bào thấp, protein ức chế tịnh tiến sẽ liên kết với vùng 5' vùng không mã hóa của ferritin mRNA và ngăn chặn sự dịch mã của nó bằng cách chặn sự gắn kết của nó với ribosome. Khi mức sắt tăng lên, một số ion Fe2+ dư thừa liên kết với chất ức chế và làm thay đổi cấu trúc ba chiều của nó, làm cho chất ức chế tách khỏi mRNA và cho phép quá trình dịch mã tiếp tục (Hình 16.24). Vị trí gắn kết của chất ức chế tịnh tiến trên mRNA là vùng thân và vòng có cấu trúc ba chiều đủ để protein hoặc chất chuyển hóa nhận biết. Cơ chế điều hòa này diễn ra rộng rãi và vùng RNA được liên kết được gọi là công tắc ribo. ĐIỀU HÒA ĐỘ TUỔI CỦA PROTEIN Hàm lượng protein trong tế bào tại một thời điểm bất kỳ là một chức năng của cả quá trình tổng hợp protein và sự thoái hóa protein. Một số protein có thể được nhắm mục tiêu để tiêu hủy

16.5 Sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào sau khi phiên mã? 349 trong một chuỗi sự kiện bắt đầu khi một en- (| Một protein là ' zyme gắn một protein gồm 76 axit amin được gọi là mục tiêu cho ubiquitin (được đặt tên như vậy vì nó có mặt khắp nơi, hoặc bị phân hủy, phổ biến) với dư lượng lysine của protein bị phá hủy. Các ubiquitin khác sau đó gắn vào chuỗi chính, tạo thành chuỗi polyubiquitin. Phức hợp protein-polyubiquitin sau đó liên kết với một phức hợp protein khổng lồ gọi là proteasome (từ protease và soma, "body") (Hình 1 6.25). Khi đi vào proteasome, polyubiquitin bị loại bỏ và năng lượng ATP được sử dụng để giải phóng protein mục tiêu. Ba loại protease khác nhau sau đó tiêu hóa protein thành các peptide và axit amin nhỏ. Bạn có thể nhớ lại ở Phần 11.2 rằng cyclin là các protein điều chỉnh quá trình hoạt động của các enzyme chủ chốt tại các điểm cụ thể trong chu kỳ tế bào. Cyclin phải được phân hủy vào đúng thời điểm và điều này được thực hiện bằng cách gắn ubiquitin vào chúng và phân hủy chúng trong proteasomes. Virus có thể chiếm quyền điều khiển hệ thống này. Ví dụ, một số chủng của papillomavirus ở người (HPV) thêm ubiquitin vào protein p53 và ung thư nguyên bào võng mạc, nhắm mục tiêu chúng vào sự thoái hóa proteasomal. Những protein này thường ức chế tế bào 0 Một enzyme gắn ubiquitin vào protein... 0 ...và protein mục tiêu được nhận biết bởi 0 Ubiquitin được giải phóng và tái chế. 0 Proteasome ^ thủy phân protein mục tiêu. Proteasome 16.25 Proteasome phá vỡ protein Các protein được nhắm mục tiêu thoái hóa sẽ liên kết với ubiquitin, sau đó liên kết protein mục tiêu với proteasome. Proteasome là một cấu trúc phức tạp trong đó protein được tiêu hóa bởi một số protease mạnh. chu kỳ, do đó kết quả của hoạt động này của HPV là sự phân chia tế bào không được kiểm soát (ung thư). RECAP (l6.5 Ferritin mRNA Khi sắt (Fe) ở mức thấp, chất ức chế tịnh tiến sẽ liên kết với ferritin mRNA. AAA 3'j Sự dịch mã bị chặn Không có ferritin tạo ra Fe2+ Một trong những phương tiện quan trọng nhất của điều hòa sau phiên mã là ghép nối RNA thay thế, cơ chế này cho phép tạo ra nhiều hơn một protein từ một gen. Sự ổn định của mRNA trong tế bào chất cũng có thể được điều chỉnh. MicroRNA, siRNA, sửa đổi mRNA và chất ức chế tịnh tiến có thể ngăn chặn sự dịch mã của mRNA. Protein trong tế bào có thể được nhắm mục tiêu để phân hủy bằng cách ubiquitin và sau đó bị thủy phân trong proteasomes. â€¢ Dòng chảy có thể mã hóa một số protein khác nhau? Xem trang 346-347 và Hình 16.22 â€¢ MiRNA và siRNA điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? Xem trang 347-348 và Hình 16.23 â€¢ Riboswitch là gì? Xem trang 348 và Hình 16.24 â€¢ Giải thích vai trò của proteasome. Xem trang 349 và Hình 16.25 16.24 Chất ức chế tịnh tiến có thể ức chế dịch mã Sự liên kết của protein với mRNA mục tiêu có thể ức chế sự dịch mã của nó. Những thay đổi biểu sinh có thể được thao tác? TRẢ LỜI Những thay đổi biểu sinh thường liên quan đến việc bổ sung các nhóm methyl (-CH3).Các chất dinh dưỡng trong khẩu phần ăn như axit folic và SAM-e (S-adenosyl methinione) có chứa nhóm methyl và tham gia vào các phản ứng làm biến đổi DNA. Các thí nghiệm với chuột đã chỉ ra rằng việc cho động vật non ăn một chế độ ăn giàu chất dinh dưỡng này sẽ gây ra những thay đổi trong mô hình biểu sinh và biểu hiện gen tồn tại trong suốt cuộc đời. Vẫn còn phải xem tác động của chế độ ăn như vậy đối với trẻ sơ sinh sẽ như thế nào. Nhưng kết quả của những thí nghiệm này làm tăng khả năng thay đổi biểu hiện gen bằng chế độ ăn uống.



6.25 A Proteasome Breaks Down Proteins Pr

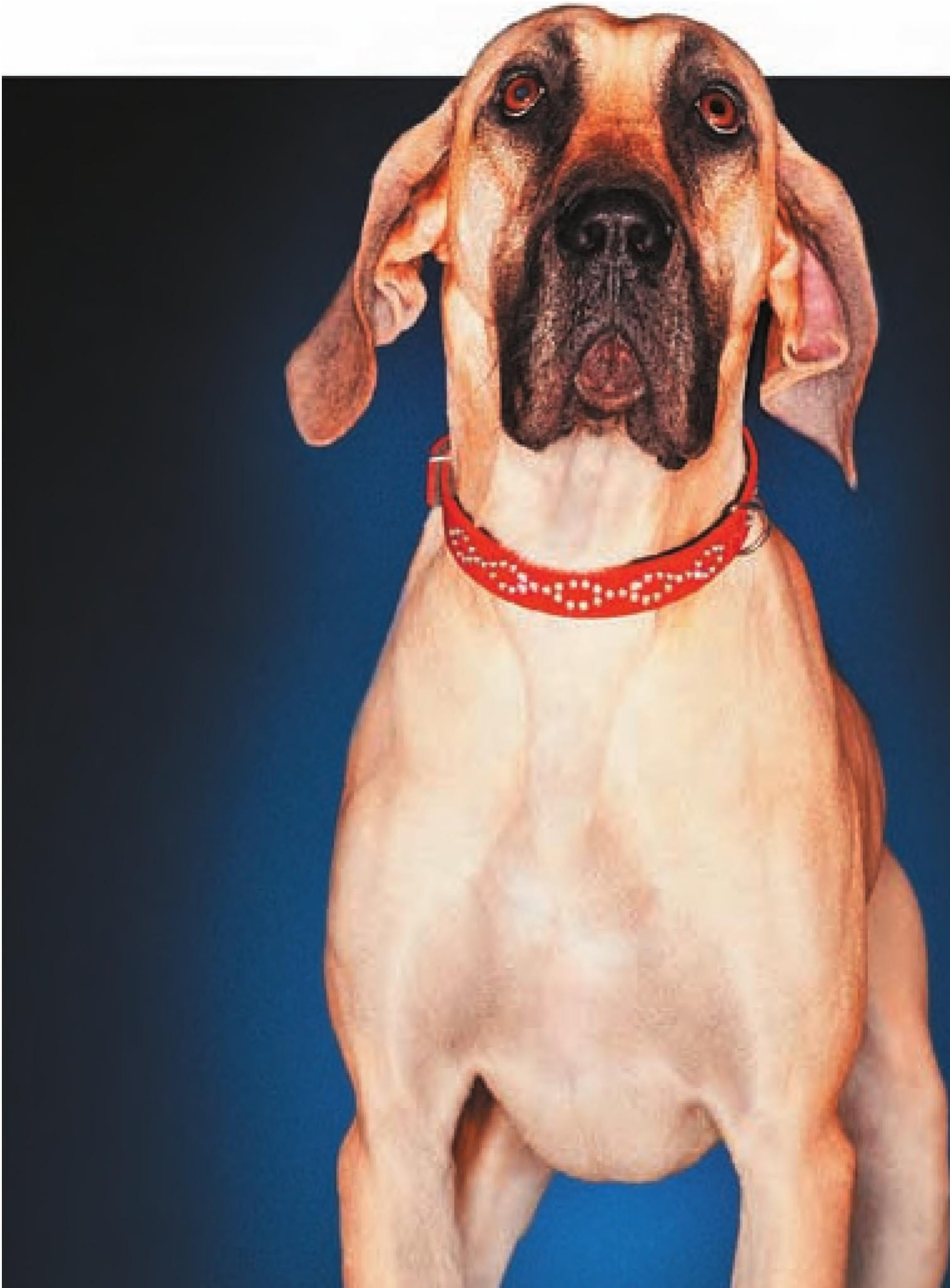
350 CHƯƠNG 16 Điều hòa biểu hiện gen Sự biểu hiện gen được điều hòa như thế nào ở Prokaryote? • Một số protein chỉ được tổng hợp khi cần thiết. Các protein chỉ được tạo ra khi có mặt một hợp chất cụ thể - chất cảm ứng - là các protein cảm ứng. Protein được tạo ra với tốc độ không đổi bất kể điều kiện nào là protein cấu thành. Ôn lại Hình 16.2 â€¢ Một operon bao gồm một vùng khởi động, một toán tử và hai hoặc nhiều gen cấu trúc. Các trình tự khởi động và vận hành không mã hóa protein mà đóng vai trò là vị trí liên kết cho các protein điều hòa. Ôn lại Hình 16.4 â€¢ Các gen điều hòa mã hóa cho các protein điều hòa, chẳng hạn như các chất ức chế. Khi chất ức chế liên kết với vùng vận hành thì quá trình phiên mã của gen cấu trúc bị ức chế. Ôn lại Hình 16.5# HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 16. 1f 16.2 â€¢ Operon lac là một ví dụ về hệ thống cảm ứng, trong đó sự có mặt của chất cảm ứng (lactose) giữ cho chất ức chế không liên kết với vùng vận hành, cho phép phiên mã các gen cấu trúc cho lactose sự trao đổi chất. • Quá trình phiên mã có thể được tăng cường bằng cách liên kết protein kích hoạt với chất xúc tiến. Ôn lại Hình 16.6 – Ức chế dị hóa là sự ức chế quá trình dị hóa của một nguồn năng lượng bởi một nguồn năng lượng ưu tiên khác. Quá trình phiên mã gen của sinh vật nhân chuẩn được quy định như thế nào? • Sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa cả

trong và sau khi phiên mã. Ôn lại Hình 16.7# HOẠT ĐỘNG 16.1 â€¢ Các yếu tố phiên mã và các protein khác liên kết với DNA và ảnh hưởng đến tốc độ bắt đầu phiên mã ở vùng khởi động. Ôn lại Hình 16.8f 16.9# HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 16.3 â€¢ Sự tương tác của các protein này với DNA rất đặc hiệu và phụ thuộc vào miền protein và trình tự DNA. • Các gen ở những vị trí cách xa nhau có thể được phối hợp điều hòa bởi các yếu tố phiên mã và yếu tố khởi động. Xem lại Hình 16.11 Virus điều chỉnh biểu hiện gen của chúng như thế nào? ™ Virus không phải là tế bào và dựa vào tế bào chủ để sinh sản. • Đơn vị cơ bản của vi-rút là virion, bao gồm bộ gen axit nucleic (DNA hoặc RNA) và lớp vỏ protein, được gọi là vỏ ớt. ™ Vi khuẩn là virus lây nhiễm vi khuẩn. • Virus trải qua một chu trình ly giải, khiến tế bào vật chủ vỡ ra, giải phóng virion mới. chương tóm tắt (16) – Một số virus có các chất khởi động liên kết với RNA polymerase của vật chủ, chúng sử dụng chất này để phiên mã gen và protein của chính chúng. Ôn lại Hình 16.13 â€¢ Một số virus cũng có thể trải qua quá trình sinh lý, trong đó một phân tử DNA của chúng, được gọi là prophage, được đưa vào nhiễm sắc thể chủ, nơi nó sao chép qua nhiều thế hệ. Ôn lại Hình 16.14 â€¢ Môi trường tế bào xác định liệu một phage trải qua chu trình tiêu hủy hay tiềm tan. Các protein điều hòa cạnh tranh các chất xúc tiến trên DNA của phage kiểm soát sự chuyển đổi giữa hai vòng đời. Ôn lại Hình 16.15 â€¢ Một retrovirus sử dụng enzyme phiên mã ngược để tạo ra một provirus cDNA từ bộ gen RNA của nó.Provirus được tích hợp vào DNA của vật chủ và có thể được kích hoạt để tạo ra virion mới. Xem lại Hình 16.16 Những thay đổi biểu sinh điều chỉnh biểu hiện gen như thế nào? â € ¢ Biểu sinh đề cập đến những thay đổi trong biểu hiện gen không liên quan đến những thay đổi trong trình tự DNA. • Quá trình methyl hóa các gốc cytosine thường ức chế quá trình phiên mã. Ôn lại Hình 16.18 â€¢ Sự biến đổi của protein histone trong nucleosome làm cho quá trình phiên mã trở nên dễ dàng hơn hoặc khó khăn hơn. Ôn lại Hình 16.19 â€¢ Những thay đổi biểu sinh có thể xảy ra do môi trường. Sự methyl hóa DNA có thể giải thích việc in dấu gen, trong đó sự biểu hiện của qene phụ thuộc vào oriqin gốc của nó. Ôn lại Hình 16.20 Sự biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn được điều hòa như thế nào sau khi phiên mã? • Việc ghép nối thay thế pre-mRNA có thể tạo ra các loại protein khác nhau. Ôn lại Hình 16.22 â€¢ Các RNA nhỏ không mã hóa protein nhưng điều chỉnh quá trình dịch mã và tuổi thọ của mRNA. Ôn lại Hình 16.23 â€¢ Quá trình dịch mã mRNA thành protein có thể được điều chỉnh bởi các chất ức chế tịnh tiến. • Proteasome có thể phá vỡ protein, do đó ảnh hưởng đến tuổi thọ của protein. Ôn lại Hình 16.25 Xem HOẠT ĐỘNG 16.2 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính của 'cSrSffi. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is16

Tóm tắt chương 351 Ôn tập chương GHI NHỚ 1. Phát biểu nào sau đây về operon lac là không đúng? Một. Khi chất cảm ứng liên kết với chất ức chế thì chất ức chế không thể liên kết với vùng vận hành được nữa. b. Khi chất cảm ứng liên kết với vùng vận hành thì quá trình phiên mã được kích thích. c. Khi chất ức chế liên kết với vùng vận hành thì quá trình phiên mã bị ức chế. d. Khi chất cảm ứng liên kết với chất ức chế thì hình dạng của chất ức chế bị thay đổi. đ. Chất ức chế có vị trí gắn kết với cả DNA và chất cảm ứng. 2. Trong chu trình tiềm tan của thực khuẩn X, a. chất ức chế cl ngăn chặn chu trình ly giải. b. thể thực khuẩn mang DNA giữa các tế bào vi khuẩn. c. cả gen virus sớm và muộn đều được phiên mã. d. bộ gen của virus được tạo thành RNA, tồn tại trong tế bào chủ. đ. nhiều loại virus mới được tạo ra ngay lập tức, bất kể sức khỏe của vật chủ. 3. Operon là a. một phân tử có thể bật và tắt gen. b. một chất cảm ứng gắn với một chất ức chế. c. một loạt các trình tự điều hòa kiểm soát quá trình phiên mã của các gen mã hóa protein. d. bất kỳ chuỗi DNA dài nào. đ. vùng khởi động, vùng vận hành và nhóm gen cấu trúc liên kết với nhau. 4. Điều nào sau đây đúng với cả điều hòa gen dương và gen âm? Một. Chúng trực tiếp làm giảm tốc độ phiên mã của một số gen nhất định. b. Chúng liên quan đến các yếu tố phiên mã (hoặc RNA) liên kết với DNA. c. Chúng liên quan đến việc phiên mã tất cả các gen trong bộ gen. d. Cả hai đều không hoạt động trong cùng một sinh vật hoặc virus. đ. Họ hành động cách xa người quảng bá. 5. Phát biểu nào về quá trình phiên mã gen chọn lọc ở sinh vật nhân chuẩn là không đúng? Một. Các yếu tố phiên mã có thể liên kết tại một vị trí trên DNA ở xa vùng khởi động. b. Phiên mã đòi hỏi các yếu tố phiên mã. c. Các gen thường được phiên mã thành các nhóm gọi là operon. d. Cả hai quy định tích cực và tiêu cực xảy ra. đ. Nhiều protein liên kết ở vùng khởi động. 6. Kiểm soát biểu hiện gen ở sinh vật nhân chuẩn bao gồm tất cả những điều sau đây, ngoại trừ a. nối RNA thay thế. b. sự gắn kết của protein với DNA. c. yếu tố phiên mã. d. ổn định mRNA bởi miRNA. đ. Sự methyl hóa DNA. HIỂU & ÁP DỤNG 7. So sánh vòng đời của thể thực khuẩn thể tiềm ẩn và HIV (Hình 16.14 và 16.16) về: a. virus xâm

nhập vào tế bào như thế nào. b. cách các virus mới được giải phóng khỏi tế bào. c. bộ gen của virus được nhân lên như thế nào. d. virus mới được tạo ra như thế nào. 8. So sánh vai trò của protein và trình tự DNA trong quá trình bắt đầu phiên mã ở gen ở sinh vật nhân sơ và gen ở sinh vật nhân chuẩn. 9. Một gen mã hóa protein ở sinh vật nhân chuẩn có ba intron. Có bao nhiêu loại protein khác nhau có thể được tạo ra bằng cách ghép nối thay thế pre-mRNA từ gen này? PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Protein ức chế tác động lên lac operon của E. coli được mã hóa bởi gen điều hòa. Chất ức chế được chế tạo với số lượng nhỏ và với tốc độ không đổi. Bạn có phỏng đoán rằng chất khởi động cho protein ức chế này là hiệu quả hay không hiệu quả? Là sự tổng hợp của chất ức chế cấu thành,hoặc nó có thể cảm ứng được và được kiểm soát bởi môi trường? 11. Trong ung thư đại trực tràng, gen ức chế khối u không hoạt động. Yếu tố quan trọng này dẫn đến sự phân chia tế bào không kiểm soát được. Hai cách giải thích khả dĩ cho các gen không hoạt động là (a) đột biến ở vùng mã hóa, dẫn đến các protein không hoạt động, hoặc (b) sự im lặng biểu sinh ở các vùng khởi động của gen, dẫn đến giảm phiên mã. Bạn sẽ điều tra hai khả năng này như thế nào? 3' 5' Vùng mã hóa của Nhà quảng bá X X X X Đột biến điểm Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Thẻ ghi chú và nhiều tài nguyên nghiên cứu và đánh giá khác. Mát mẻ

PHẦN NĂM Bộ gen Bộ gen CHƯƠNG 17.1 Trình tự bộ gen được sắp xếp như thế nào? 17.2 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ? 17.3 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? 17.4 Đặc điểm của bộ gen người là gì? 17.5 Các nguyên tắc mới về protein và chuyển hóa tiết lộ điều gì? Biến thể ở chó Chihuahua (dưới) và chó ngao Brazil (trên cùng) là cùng một loài, Canis lupus quenis, nhưng có sự khác biệt lớn về kích thước. Trình tự bộ gen đã tiết lộ những hiểu biết sâu sắc về cách kích thước được kiểm soát bởi gen. CANIS LUPUS FAMILIARIS, loài chó được con người thuần hóa từ loài sói xám từ hàng ngàn năm trước. Mặc dù có nhiều loại sói nhưng chúng đều trông giống nhau. Với "bạn thân của con người" thì không như vậy." Câu lạc bộ chó giống Mỹ công nhận khoảng 155 giống chó khác nhau, chúng không chỉ khác nhau về hình dáng mà còn rất khác nhau về kích thước. Ví dụ, một con Chihuahua trưởng thành chỉ nặng 1,5 kg, trong khi một con chó săn hươu Scotland nặng 70 kg. Không có động vật có vú nào khác cho thấy sự biến đổi kiểu hình lớn như vậy. Ngoài ra, có hàng trăm bệnh di truyền ở chó, trong đó có nhiều bệnh tương tự ở người. Để tìm hiểu về các gen đằng sau sự biến đổi kiểu hình và làm sáng tỏ mối quan hệ giữa gen và bệnh tật, Dự án Bộ gen của Chó đã được bắt đầu vào cuối những năm 1990. Hai con chó - một võ sĩ quyền Anh và một con chó xù - là những con đầu tiên được giải trình tự toàn bộ bộ gen của chúng. Bộ gen của chó chứa 2,8 tỷ cặp DNA cơ bản trong 39 cặp nhiễm sắc thể. Có 19.000 gen mã hóa protein, hầu hết chúng đều có bản sao gần giống ở các động vật có vú khác, bao gồm cả con người. Toàn bộ trình tự bộ gen giúp dễ dàng tạo ra bản đồ các dấu hiệu di truyền - các nucleotide cụ thể hoặc các chuỗi DNA ngắn tại các vị trí cụ thể trên bộ gen khác nhau giữa từng con chó hoặc giống chó. Các dấu hiệu di truyền đang được sử dụng để lập bản đồ vị trí của (và từ đó xác định) các gen kiểm soát các tính trạng cụ thể. Ví dụ, Tiến sĩ Elaine Ostrander và các đồng nghiệp của bà tại Viện Y tế Quốc gia đã nghiên cứu loài chó nước Bồ Đào Nha để xác định các gen kiểm soát kích thước. Việc lấy mẫu tế bào để phân lập DNA tương đối dễ dàng: một miếng bông gòn được quét vào bên trong má. Như Tiến sĩ Ostrander đã nói, những con chó "không quan tâm, đặc biệt nếu chúng nghĩ rằng chúng sẽ được thưởng thức hoặc nếu có một quả bóng tennis trong tay kia của chúng tôi." Hóa ra gen của yếu tố tăng trưởng giống /nsulin 1 (IGF-1) rất quan trọng trong việc xác định kích thước: các giống lớn có một alen mã hóa IGF-1 hoạt động, và các giống nhỏ có một alen khác mã hóa cho một IGF-1 hoạt động. IGF-1 ít hoạt động hơn. Không thể tránh khỏi, một số nhà khoa học đã thành lập các công ty để kiểm tra các biến thể di truyền của chó bằng cách sử dụng DNA do những người chủ và người gây giống lo lắng cung cấp. Một số nhà lai tạo truyền thống không đồng ý, nhưng những người khác cho rằng điều đó sẽ cải thiện giống và mang lại nhiều niềm vui (và uy tín) hơn cho chủ sở hữu. Nói cách khác,các vấn đề xung quanh Dự án Bộ gen của Chó không khác gì những vấn đề phát sinh từ Dự án Bộ gen Người. Trình tự bộ gen của chó tiết lộ điều gì về các loài động vật khác? Xem câu trả lời ở trang 370.



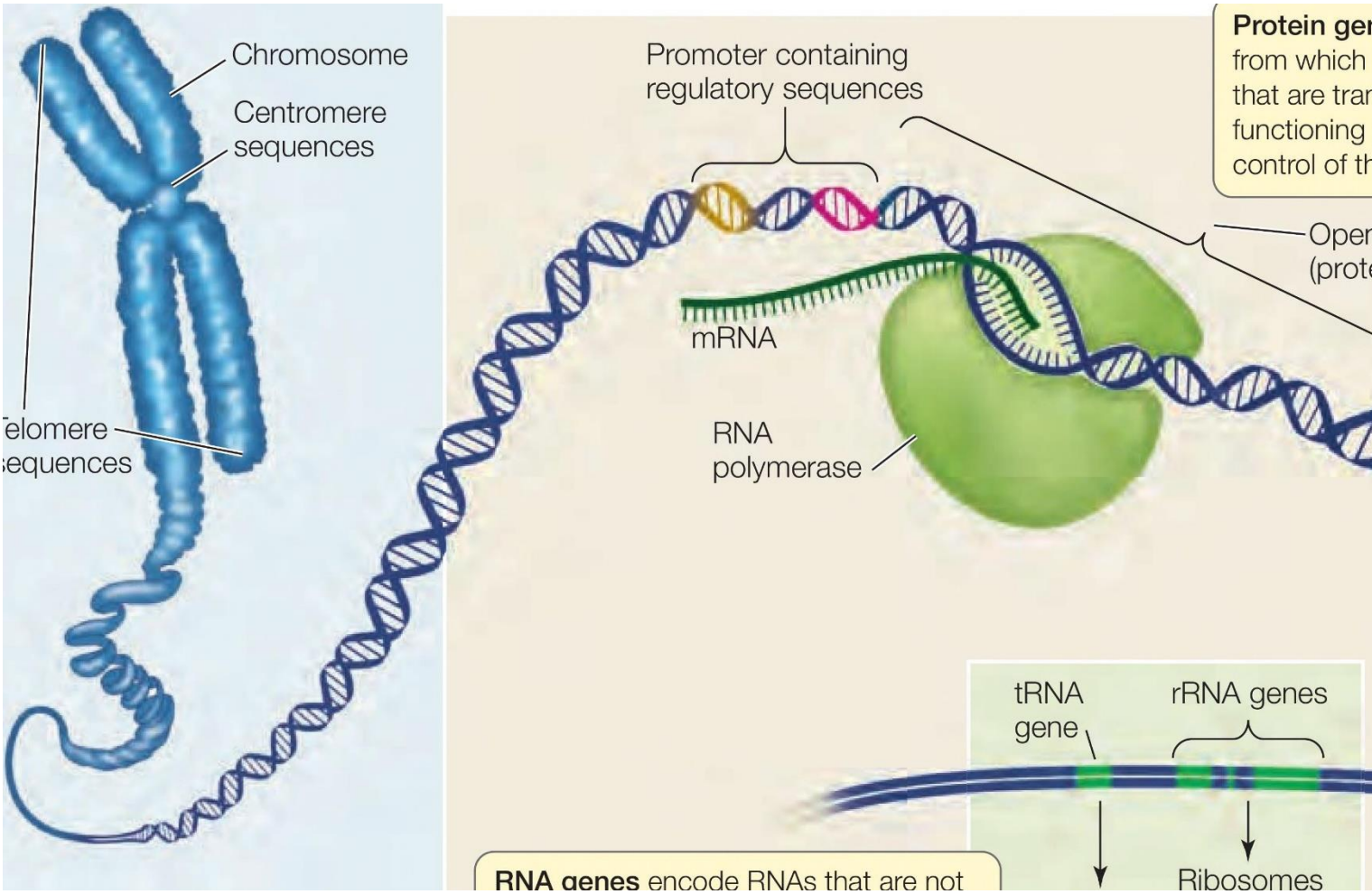
17.1 Trình tự bộ gen được sắp xếp như thế nào? 353 Bộ gen được sắp xếp theo trình tự như thế nào? Giải trình tự bộ gen liên quan đến việc xác định trình tự cơ sở nucleotide của toàn bộ bộ gen của sinh vật. Đối với sinh vật nhân sơ có một nhiễm sắc thể đơn, trình tự bộ gen là một chuỗi liên tục các cặp bazơ (bp). Trong trường hợp loài sinh sản lưỡng bội, sinh sản hữu tính có nhiều nhiễm sắc thể thường và một cặp nhiễm sắc thể giới tính (xem Phần 12.4), "trình tự bộ gen" thường có nghĩa là trình tự của tất cả các bazơ trong một bộ nhiễm sắc thể thường và trong mỗi nhiễm sắc thể giới tính. Với những tiến bộ trong công nghệ giải trình tự DNA, đã có sự bùng nổ về thông tin di truyền mà các nhà khoa học có thể sử dụng theo nhiều cách khác nhau: “Có thể so sánh bộ gen của các loài khác nhau để tìm ra chúng khác nhau như thế nào ở cấp độ DNA, và điều này có thể được sử dụng để theo dõi các mối quan hệ tiến hóa. • Trình tự của các cá thể trong một loài có thể được so sánh để xác định các đột biến ảnh hưởng đến các kiểu hình cụ thể. • Thông tin về trình tự có thể được sử dụng để xác định các gen quy định các đặc điểm cụ thể, chẳng hạn như các gen liên quan đến bệnh tật. Khái niệm giải trình tự toàn bộ bộ gen của một sinh vật phức tạp đã không được dự tính cho đến năm 1986. Renato Dulbecco, người đoạt giải Nobel và những người khác vào thời điểm đó đã đề xuất rằng cộng đồng khoa học thế giới nên được huy động để thực hiện việc giải trình tự toàn bộ bộ gen của con người. Một động cơ là phát hiện tổn thương DNA ở những người sống sót sau vụ tấn công bằng bom nguyên tử và bị phơi nhiễm phóng xạ ở Nhật Bản trong Thế chiến thứ hai. Nhưng để phát hiện những thay đổi trong bộ gen của con người, trước tiên các nhà khoa học cần biết trình tự bình thường của nó. Kết quả là Dự án Bộ gen Người được tài trợ công khai, một công việc to lớn đã hoàn thành thành công vào năm 2003. Nỗ lực này được hỗ trợ và bổ sung bởi các nhóm do tư nhân tài trợ. Dự án được hưởng lợi từ sự phát triển của nhiều phương pháp mới lần đầu tiên được phát triển để sắp xếp các bộ gen nhỏ hơn - của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn đơn giản, những sinh vật mẫu mà bạn đã gặp trong các chương trước của cuốn sách này. Nhiều phương pháp trong số này vẫn được áp dụng rộng rãi và các phương pháp mới mạnh mẽ để giải trình tự bộ gen đã xuất hiện. Những phương pháp này được bổ sung bằng những phương pháp mới để kiểm tra sự đa dạng về kiểu hình trong protein của tế bào và trong các sản phẩm trao đổi chất của enzyme của tế bào. Các phương pháp mới đã được phát triển để giải trình tự DNA nhanh chóng. Nhiều sinh vật nhân sơ có một nhiễm sắc thể đơn, trong khi sinh vật nhân chuẩn có nhiều nhiễm sắc thể. Do kích thước khác nhau nên các nhiễm sắc thể có thể được tách ra khỏi nhau, được xác định và thao tác bằng thực nghiệm. Có vẻ như cách đơn giản nhất để sắp xếp trình tự một nhiễm sắc thể là bắt đầu từ một đầu và chỉ cần sắp xếp trình tự phân tử DNA theo từng nucleotide một. Nhiệm vụ được đơn giản hóa phần nào vì chỉ cần một trong hai chuỗi cần được sắp xếp theo trình tự, chuỗi còn lại là bổ sung. Tuy nhiên, cách tiếp cận polyme lớn này không thực tế,vì nhiều nhất chỉ có vài trăm bp có thể được giải trình tự tại một thời điểm bằng các phương pháp hiện tại. Như bạn sẽ thấy, chìa khóa để xác định trình tự bộ gen là thực hiện đồng thời nhiều phản ứng giải trình tự, sau lần đầu tiên chia DNA thành hàng triệu đoạn nhỏ chồng lên nhau. Vào những năm 1970, Frederick Sanger và các đồng nghiệp của ông đã phát minh ra phương pháp sắp xếp trình tự DNA bằng cách sử dụng các nucleotide biến đổi về mặt hóa học vốn được phát triển ban đầu để ngăn chặn sự phân chia tế bào trong bệnh ung thư. Phương pháp này, hoặc một biến thể của nó, được sử dụng để thu được trình tự bộ gen đầu tiên của con người cũng như của một số sinh vật mẫu. Tuy nhiên, nó tương đối chậm, tốn kém và tốn nhiều công sức. Thập kỷ đầu tiên của thiên niên kỷ mới chứng kiến sự phát triển của các phương pháp nhanh hơn và ít tốn kém hơn, thường được gọi là thuật ngữ chung giải trình tự thông lượng cao. Những phương pháp này sử dụng các kỹ thuật thu nhỏ được phát triển lần đầu tiên cho ngành công nghiệp điện tử, cũng như các nguyên tắc sao chép DNA, thường kết hợp với phản ứng chuỗi polymerase (PCR). Các phương pháp giải trình tự thông lượng cao đang phát triển nhanh chóng. Đây chỉ là một trong nhiều cách tiếp cận được phác thảo ở đây và minh họa trong Hình 1 7.1. Đầu tiên, DNA được chuẩn bị để giải trình tự bằng cách gắn nó vào một bề mặt rắn và khuếch đại DNA bằng PCR (xem Hình 17.1A): 1. Một phân tử DNA lớn được cắt thành các đoạn nhỏ khoảng 100 bp mỗi đoạn. Điều này có thể được thực hiện về mặt vật lý, sử dụng lực cơ học để cắt (phá vỡ) DNA hoặc bằng cách sử dụng các enzyme thủy phân liên kết phosphodiester giữa các nucleotide ở các khoảng cách trong khung DNA. 2. DNA bị biến tính bởi nhiệt, phá vỡ liên kết hydro giữ hai sợi lại với nhau. Mỗi chuỗi đơn hoạt động như một khuôn mẫu để tổng hợp DNA mới, bổ sung. 3. Các oligonucleotide ngắn, tổng hợp được gắn vào mỗi đầu của mỗi mảnh và chúng được gắn vào một giá đỡ vững chắc. Chất hỗ trợ có thể là microbead hoặc bề mặt phẳng. 4. DNA được khuếch đại bằng PCR (xem Phần 13.5) sử dụng các đoạn mồi bổ sung cho các oligonucleotide tổng hợp gắn

vào đầu mỗi DNA. Nhiều bản sao DNA (khoảng 1.000) tại một vị trí cho phép dễ dàng phát hiện các nucleotide được thêm vào trong các bước giải trình tự. Sau khi DNA đã được gắn vào cơ chất rắn và được khuếch đại, nó đã sẵn sàng để giải trình tự (xem Hình 17. IB): 1. Vào đầu mỗi chu kỳ giải trình tự, các đoạn được làm nóng để làm biến tính chúng. Sau đó, dung dịch chứa mồi phổ quát (bổ sung cho một trong các oligonucleotide tổng hợp tương tự được sử dụng cho bước khuếch đại PCR), DNA polymerase và bốn deoxyribonucleoside triphosphate (dNTPs: dATP, dGTP, dCTP và dTTP) sau đó được thêm vào DNA. Hãy nhớ lại rằng dNTP là chất nền mà DNA polymerase sử dụng trong quá trình tổng hợp DNA (xem Phần 13.3). Mỗi loại trong số bốn loại dNTP được gắn thẻ bằng thuốc nhuộm huỳnh quang có màu khác nhau. 2. Phản ứng tổng hợp DNA được thiết lập sao cho chỉ một nucleotide được thêm vào chuỗi DNA mới trong mỗi chu kỳ giải trình tự.Sau mỗi lần thêm, các dNTP chưa hợp nhất sẽ bị xóa.

354 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen 17.1 Trình tự DNA Giải trình tự thông lượng cao bao gồm (A) khuếch đại hóa học các đoạn DNA và (B) tổng hợp các chuỗi bổ sung bằng cách sử dụng các nucleotide có nhãn huỳnh quang. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 7.1 Giải trình tự bộ gen Lifel Oe.com/atl 7.1 E#iE si Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 1 7.2 Giải trình tự bộ gen thông lượng cao Lifel Oe.com/atl 7.2 (B) Chu trình được lặp lại khoảng 1 00 lần. 3' 5' 3' 5' Bộ chuyển đổi đa năng Sơn lót đa năng CATAAAAGCCGTGTC5' 3' GTC C â– V A a I â– 1 T CATAAAAGCCGTGTC5' 16 3' { CATAAAAGCCGTGTC5' I G 3' 0 Nucleotide mới được thêm vào được phát hiện bởi camera. | Bốn nucleotide (dưới dạng nucleoside triphosphate), mỗi nucleotide được đánh dấu bằng một loại thuốc nhuộm huỳnh quang khác nhau, được thêm vào, cùng với DNA polymerase và một mồi phổ quát. Chỉ có một nucleotide (G, trong trường hợp này) được gắn vào mồi bởi DNA polymerase. Các nucleotide không hợp nhất sẽ được loại bỏ. 3. Sự phát huỳnh quang của nucleotide mới tại mỗi vị trí được phát hiện bằng camera. Màu của huỳnh quang cho biết nucleotide nào trong số 4 nucleotide đã được thêm vào. 4. Thẻ huỳnh quang được loại bỏ khỏi nucleotide đã được gắn vào và sau đó chu trình tổng hợp DNA được lặp lại. Hình ảnh được chụp sau khi mỗi nucleotide được thêm vào. Chuỗi màu sắc ở mỗi vị trí biểu thị trình tự nucleotide trong chuỗi DNA đang phát triển tại vị trí đó. Sức mạnh của phương pháp này xuất phát từ thực tế là: • Nó hoàn toàn tự động và được thu nhỏ. ™ Hàng triệu mảnh khác nhau được sắp xếp cùng một lúc. â€¢ Đó là một cách rẻ tiền để sắp xếp các bộ gen lớn. Ví dụ, tại thời điểm viết bài này, một bộ gen người hoàn chỉnh có thể được giải trình tự trong vài ngày với giá vài nghìn đô la. Điều này trái ngược với Dự án Bộ gen Người, vốn phải mất 13 năm và tốn 2,7 tỷ USD để sắp xếp một bộ gen! Tuy nhiên, công nghệ được sử dụng để sắp xếp hàng triệu đoạn DNA ngắn chỉ mới là một nửa câu chuyện. Một khi các trình tự này đã được xác định, vấn đề trở thành làm thế nào để kết hợp chúng lại với nhau. Nói cách khác, chúng được sắp xếp như thế nào trong các nhiễm sắc thể mà chúng xuất phát? Hãy tưởng tượng nếu bạn cắt từng từ trong cuốn sách này (có hơn nửa triệu từ), đặt chúng lên bàn và cố gắng sắp xếp chúng theo thứ tự ban đầu! Nhiệm vụ to lớn là xác định trình tự DNA có thể thực hiện được vì các đoạn DNA ban đầu chồng lên nhau. Hãy minh họa quá trình sử dụng một phân tử DNA 10 bp. (Đây là một phân tử sợi đôi, nhưng để thuận tiện, chúng tôi chỉ trình bày trình tự của sợi không mã hóa.) Phân tử này được cắt theo ba cách (ví dụ: sử dụng ba enzyme cắt giới hạn khác nhau). Cắt bằng enzyme thứ nhất sẽ tạo ra các đoạn: TG, ATG và CCTAC Cắt cùng một phân tử bằng enzyme thứ hai sẽ tạo ra các đoạn: AT, GCC và TACTG Cắt bằng enzyme thứ ba sẽ tạo ra: CTG, CTA và ATGC Bạn có thể đặt các mảnh theo đúng thứ tự? (Câu trả lời là ATGCCTACTG.) Để giải trình tự bộ gen, các đoạn trình tự được gọi là "đọc" (Hình 17.2). Tất nhiên, vấn đề sắp xếp thứ tự 2,5 triệu đoạn từ nhiễm sắc thể 1 của con người (246 triệu bp) khó khăn hơn ví dụ 10 bp của chúng tôi ở trên! Lĩnh vực tin sinh học được phát triển để phân tích trình tự DNA bằng cách sử dụng các chương trình máy tính và toán học phức tạp để xử lý lượng lớn dữ liệu được tạo ra trong quá trình giải trình tự bộ gen.

Đọc 1 Đọc 2 Đọc 3 Đọc 4 Đọc 5 Đọc 6 Đọc 7 Đọc 8 Đọc 7 CACATACACAT GG TCAATGGGGCTAA AGCACGGACTTGTCACATACACATG AC AC AT G G AAATA GGGCTAATGATTGTCAC TGATTGTCACATA ATTCATGAAGCACGGA DNA được giải trình tự để tạo ra một tập hợp các trình tự từng phần (đọc). 1 7.1 Trình tự bộ gen được sắp xếp như thế nào? 355 17.2 Sắp xếp các đoạn DNA Một loạt các vết cắt khác nhau được sử dụng để tạo ra các đoạn DNA chồng chéo. Trình tự của chúng được sắp xếp theo thứ tự bởi máy tính. Hàng triệu đoạn ngắn được sắp xếp theo cách này để tạo ra trình tự hoàn chỉnh của

bộ gen. GTC AC ATAC AC AT GAT C AAT G G G G ,ATT CAT G AAG C ACG G A Read 3 AGCACGGACTTGTCACATACACATG Một máy tính được sử dụng để tập hợp các lần đọc trình tự thành một loạt các đoạn chồng chéo. Đọc 8 GT CACATACACAT GAT C AAT G G G G Đọc 2 TCAATGGGGCTAA Máy tính loại bỏ các phần chồng chéo để tạo ra một chuỗi lắp ráp duy nhất. Đọc 5 GGGCTAATGATTGTCAC Đọc 6 TGATTGTCACATA Đọc 1 CACATACACAT G G | Đọc 4 AC AC AT G G AAATA, |attcatgaagcacggacttgtcacatacacatgatcaatggggctaatgattgtcacatacacatggaaata! Trình tự bộ gen mang lại nhiều loại thông tin Trình tự bộ gen mới đang được công bố với tốc độ ngày càng nhanh, tạo ra một luồng thông tin sinh học (Hình 17.3). Thông tin này được sử dụng trong hai lĩnh vực nghiên cứu liên quan, cả hai đều tập trung vào nghiên cứu bộ gen. Trong bộ gen chức năng. các nhà sinh học sử dụng thông tin trình tự để xác định chức năng của các phần khác nhau của bộ gen. Những phần này bao gồm: â€¢ Khung đọc mở, là vùng mã hóa của gen. Đối với các gen mã hóa protein, các vùng này có thể được nhận biết bởi các codon khởi đầu và kết thúc để dịch mã và bằng các trình tự đồng thuận chỉ ra vị trí của /\ Một nhiễm sắc thể có một phân tử DNA duy nhất với các trình tự DNA chuyên biệt để bắt đầu quá trình sao chép DNA, ví dụ: tương tác trục chính trong quá trình nguyên phân (centromeres) và để duy trì tính toàn vẹn của các đầu (telomere). v _ ' _ w 17.3 The Genomic Book of Life Trình tự bộ gen chứa nhiều đặc điểm, một số đặc điểm được tóm tắt trong phần tổng quan này. Việc sàng lọc tất cả thông tin có trong trình tự bộ gen có thể giúp chúng ta hiểu cách thức hoạt động của một sinh vật và lịch sử tiến hóa của nó. mRNA RNA polymerase Transposon tRNA Promoter chứa các trình tự điều hòa Biểu hiện gen protein xảy ra ở các khung đọc mở, từ đó RNA polymerase phiên mã các mRNA được dịch mã để tạo thành các polypeptide, trở thành các protein hoạt động. Các gen chứa các chuỗi DNA để kiểm soát sự biểu hiện của chúng. Khung đọc mở (trình tự mã hóa protein: exon) Đầu cuối của quá trình phiên mã Trình tự trung tâm nhiễm sắc thể Trình tự telomere Các gen S N i RNA mã hóa các RNA không được dịch mã thành protein. Những RNA này bao gồm rRNA và tRNA, là một phần của bộ máy dịch mã protein và miRNA liên quan đến việc kiểm soát biểu hiện gen. Các chuỗi có tính lặp lại cao là các chuỗi ngắn, không mã hóa được lặp lại hàng trăm lần cùng lúc.Trình tự lặp lại vừa phải bao gồm các gen RNA và transposon.



356 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen intron. Mục tiêu chính của bộ gen chức năng là hiểu chức năng của mọi khung đọc mở trong mỗi bộ gen. • Trình tự axit amin của protein, có thể được suy ra bằng cách áp dụng mã di truyền vào trình tự DNA của khung đọc mở. • Trình tự điều hòa, chẳng hạn như trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc để phiên mã. Chúng được xác định bởi sự gần gũi của chúng với các khung đọc mở và vì chúng chứa các trình tự đồng thuận để liên kết các yếu tố phiên mã cụ thể. Các gen RNA, bao gồm rRNA, tRNA, RNA hạt nhân nhỏ và gen microRNA. • Các trình tự không mã hóa khác có thể được phân loại thành nhiều loại khác nhau, bao gồm các vùng trung tâm và telomeric, các transposon và các trình tự lặp lại khác. Thông tin về trình tự cũng được sử dụng trong bộ gen so sánh: so sánh bộ gen mới được giải trình tự (hoặc các bộ phận của nó) với trình tự của các sinh vật khác. Điều này có thể cung cấp thêm thông tin về chức năng của các trình tự và có thể được sử dụng để theo dõi mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật khác nhau. tóm tắt Việc giải trình tự bộ gen bao gồm việc cắt các nhiễm sắc thể lớn thành các đoạn, giải trình tự các đoạn đó và sau đó tập hợp các chuỗi đoạn đó thành các chuỗi liên tục cho toàn bộ nhiễm sắc thể. Các phương pháp giải trình tự hiện nay sử dụng máy tính tự động hóa và mạnh mẽ. Họ sử dụng các nucleotide được đánh dấu được phát hiện ở cuối chuỗi polynucleotide đang phát triển. • Mô tả một phương pháp hiệu suất cao để giải trình tự DNA. Xem trang 353-354 và Hình 17.1 â€¢ Để giải trình tự bộ gen, tại sao lại thu được các trình tự chồng chéo và chúng được sắp xếp như thế nào để tạo ra trình tự cuối cùng? Xem trang. 354 và Hình 17.2 â€¢ Các khung đọc mở được nhận dạng như thế nào trong trình tự bộ gen? Loại thông tin nào có thể được lấy từ khung đọc mở? Xem trang 355-356 Bộ gen đầu tiên được giải trình tự đầy đủ là bộ gen của virus và sinh vật nhân sơ. Tiếp theo chúng ta sẽ thảo luận về thông tin được cung cấp bởi bộ gen của sinh vật nhân sơ tương đối đơn giản. Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ? Khi việc giải trình tự DNA trở nên khả thi vào cuối những năm 1970, dạng sống đầu tiên được giải trình tự là những virus đơn giản nhất với bộ gen tương đối nhỏ của chúng. Các trình tự này nhanh chóng cung cấp thông tin mới về cách các vi-rút này lây nhiễm vào vật chủ

và sinh sản của chúng. Nhưng các kỹ thuật giải trình tự thủ công được sử dụng trên virus không đáp ứng được nhiệm vụ nghiên cứu bộ gen lớn hơn của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Các kỹ thuật giải trình tự tự động, mới hơn mà chúng tôi vừa mô tả đã giúp những nghiên cứu như vậy trở nên khả thi. Hiện nay chúng ta đã có trình tự bộ gen của nhiều sinh vật nhân sơ, mang lại lợi ích to lớn cho vi sinh học và y học. Bộ gen của sinh vật nhân sơ rất nhỏ gọn Năm 1995, một nhóm do Craig Venter và Hamilton Smith dẫn đầu đã xác định được trình tự bộ gen hoàn chỉnh đầu tiên của một sinh vật tế bào sống tự do, vi khuẩn Haemophilusenzae. Nhiều trình tự ở sinh vật nhân sơ khác đã được tiếp nối, tiết lộ không chỉ cách thức sinh vật nhân sơ phân chia các gen của chúng để thực hiện các chức năng tế bào khác nhau, mà cònmà còn cả cách thức thực hiện các chức năng chuyên biệt của chúng. Có một số đặc điểm đáng chú ý của bộ gen vi khuẩn và vi khuẩn cổ: • Chúng tương đối nhỏ. Bộ gen của sinh vật nhân sơ có kích thước từ khoảng 160.000 đến 12 triệu bp và thường được tổ chức thành một nhiễm sắc thể đơn. â € ¢ Chúng nhỏ gọn. Thông thường, hơn 85% DNA nằm trong các chuỗi mã hóa protein hoặc gen RNA, chỉ có các chuỗi ngắn giữa các gen. â€¢ Các gen thường không có intron. Một ngoại lệ là các gen rRNA và tRNA của vi khuẩn cổ thường chứa các intron. • Ngoài nhiễm sắc thể chính, sinh vật nhân sơ thường có các phân tử DNA tròn, nhỏ hơn gọi là plasmid, có thể được chuyển giao giữa các tế bào (xem Chương 12). Ngoài những điểm tương đồng này, còn có sự đa dạng lớn giữa các sinh vật đơn bào này, phản ánh sự đa dạng lớn về môi trường mà chúng được tìm thấy (xem Chương 26). Chúng ta hãy kiểm tra bộ gen của sinh vật nhân sơ về mặt chức năng và bộ gen so sánh. genomics chức năng Như đã mô tả ở trên, genomics chức năng là môn học sinh học gán chức năng cho các sản phẩm của gen. Lĩnh vực này mới ra đời chưa đầy 20 năm nhưng hiện đã là nghề chính của các nhà sinh học. Bạn có thể thấy các chức năng khác nhau được mã hóa bởi bộ gen của ba sinh vật nhân sơ trong Bảng 1 7.1. Vật chủ duy nhất của H.enzae là con người. Nó sống ở đường hô hấp trên và có thể gây nhiễm trùng tai hoặc nghiêm trọng hơn là viêm màng não ở trẻ em. Nhiễm sắc thể tròn đơn của nó có 1.830.138 bp. Ngoài nguồn gốc sao chép và các gen mã hóa rRNA và tRNA, nhiễm sắc thể vi khuẩn này còn có 1.727 khung đọc mở với các vùng khởi động ở gần đó. Khi trình tự này được công bố lần đầu tiên, chỉ có 1.007 (58%) khung đọc mở được mã hóa cho các protein có chức năng đã biết. Kể từ đó, các nhà khoa học đã xác định được chức năng của nhiều loại protein được mã hóa hơn. Tất cả các con đường sinh hóa chính và chức năng phân tử đều được trình bày. Ví dụ, có những gen mã hóa các enzyme liên quan đến quá trình đường phân, lên men và vận chuyển điện tử. Các trình tự gen khác mã hóa protein màng, bao gồm cả những protein liên quan đến vận chuyển tích cực. Một phát hiện quan trọng là các chủng H.enzae có khả năng lây nhiễm cao, chứ không phải các chủng không lây nhiễm, có gen tạo ra các protein bề mặt gắn vi khuẩn vào đường hô hấp của con người. Những protein bề mặt này hiện đang là trọng tâm nghiên cứu về các phương pháp điều trị khả thi đối với nhiễm trùng H.enzae.thường chứa intron. • Ngoài nhiễm sắc thể chính, sinh vật nhân sơ thường có các phân tử DNA tròn, nhỏ hơn gọi là plasmid, có thể được chuyển giao giữa các tế bào (xem Chương 12). Ngoài những điểm tương đồng này, còn có sự đa dạng lớn giữa các sinh vật đơn bào này, phản ánh sự đa dạng lớn về môi trường mà chúng được tìm thấy (xem Chương 26). Chúng ta hãy kiểm tra bộ gen của sinh vật nhân sơ về mặt chức năng và bộ gen so sánh. genomics chức năng Như đã mô tả ở trên, genomics chức năng là môn học sinh học gán chức năng cho các sản phẩm của gen. Lĩnh vực này mới ra đời chưa đầy 20 năm nhưng hiện đã là nghề chính của các nhà sinh học. Bạn có thể thấy các chức năng khác nhau được mã hóa bởi bộ gen của ba sinh vật nhân sơ trong Bảng 1 7.1. Vật chủ duy nhất của H.enzae là con người. Nó sống ở đường hô hấp trên và có thể gây nhiễm trùng tai hoặc nghiêm trọng hơn là viêm màng não ở trẻ em. Nhiễm sắc thể tròn đơn của nó có 1.830.138 bp. Ngoài nguồn gốc sao chép và các gen mã hóa rRNA và tRNA, nhiễm sắc thể vi khuẩn này còn có 1.727 khung đọc mở với các vùng khởi động ở gần đó. Khi trình tự này được công bố lần đầu tiên, chỉ có 1.007 (58%) khung đọc mở được mã hóa cho các protein có chức năng đã biết. Kể từ đó, các nhà khoa học đã xác định được chức năng của nhiều loại protein được mã hóa hơn. Tất cả các con đường sinh hóa chính và chức năng phân tử đều được trình bày. Ví dụ, có những gen mã hóa các enzyme liên quan đến quá trình đường phân, lên men và vận chuyển điện tử. Các trình tự gen khác mã hóa protein màng, bao gồm cả những protein liên quan đến vận chuyển tích cực. Một phát hiện quan trọng là các chủng H.enzae có khả năng lây nhiễm cao, chứ không phải các chủng không lây nhiễm, có gen tạo ra các protein bề mặt gắn vi khuẩn vào đường hô hấp của con người. Những protein bề mặt này hiện đang là trọng tâm nghiên cứu về các phương pháp điều trị khả thi đối với nhiễm trùng H.enzae.thường chứa intron. • Ngoài nhiễm sắc thể chính, sinh vật nhân sơ thường có

các phân tử DNA tròn, nhỏ hơn gọi là plasmid, có thể được chuyển giao giữa các tế bào (xem Chương 12). Ngoài những điểm tương đồng này, còn có sự đa dạng lớn giữa các sinh vật đơn bào này, phản ánh sự đa dạng lớn về môi trường mà chúng được tìm thấy (xem Chương 26). Chúng ta hãy kiểm tra bộ gen của sinh vật nhân sơ về mặt chức năng và bộ gen so sánh. genomics chức năng Như đã mô tả ở trên, genomics chức năng là môn học sinh học gán chức năng cho các sản phẩm của gen. Lĩnh vực này mới ra đời chưa đầy 20 năm nhưng hiện đã là nghề chính của các nhà sinh học. Bạn có thể thấy các chức năng khác nhau được mã hóa bởi bộ gen của ba sinh vật nhân sơ trong Bảng 1 7.1. Vật chủ duy nhất của H.enzae là con người. Nó sống ở đường hô hấp trên và có thể gây nhiễm trùng tai hoặc nghiêm trọng hơn là viêm màng não ở trẻ em. Nhiễm sắc thể tròn đơn của nó có 1.830.138 bp. Ngoài nguồn gốc sao chép và các gen mã hóa rRNA và tRNA, nhiễm sắc thể vi khuẩn này còn có 1.727 khung đọc mở với các vùng khởi động ở gần đó. Khi trình tự này được công bố lần đầu tiên, chỉ có 1.007 (58%) khung đọc mở được mã hóa cho các protein có chức năng đã biết. Kể từ đó, các nhà khoa học đã xác định được chức năng của nhiều loại protein được mã hóa hơn. Tất cả các con đường sinh hóa chính và chức năng phân tử đều được trình bày. Ví dụ, có những gen mã hóa các enzyme liên quan đến quá trình đường phân, lên men và vận chuyển điện tử. Các trình tự gen khác mã hóa protein màng, bao gồm cả những protein liên quan đến vận chuyển tích cực. Một phát hiện quan trọng là các chủng H.enzae có khả năng lây nhiễm cao, chứ không phải các chủng không lây nhiễm, có gen tạo ra các protein bề mặt gắn vi khuẩn vào đường hô hấp của con người. Những protein bề mặt này hiện đang là trọng tâm nghiên cứu về các phương pháp điều trị khả thi đối với nhiễm trùng H.enzae.nhiễm sắc thể vi khuẩn này có 1.727 khung đọc mở với các vùng khởi động gần đó. Khi trình tự này được công bố lần đầu tiên, chỉ có 1.007 (58%) khung đọc mở được mã hóa cho các protein có chức năng đã biết. Kể từ đó, các nhà khoa học đã xác định được chức năng của nhiều loại protein được mã hóa hơn. Tất cả các con đường sinh hóa chính và chức năng phân tử đều được trình bày. Ví dụ, có những gen mã hóa các enzyme liên quan đến quá trình đường phân, lên men và vận chuyển điện tử. Các trình tự gen khác mã hóa protein màng, bao gồm cả những protein liên quan đến vận chuyển tích cực. Một phát hiện quan trọng là các chủng H.enzae có khả năng lây nhiễm cao, chứ không phải các chủng không lây nhiễm, có gen tạo ra các protein bề mặt gắn vi khuẩn vào đường hô hấp của con người. Những protein bề mặt này hiện đang là trọng tâm nghiên cứu về các phương pháp điều trị khả thi đối với nhiễm trùng H.enzae.nhiễm sắc thể vi khuẩn này có 1.727 khung đọc mở với các vùng khởi động gần đó. Khi trình tự này được công bố lần đầu tiên, chỉ có 1.007 (58%) khung đọc mở được mã hóa cho các protein có chức năng đã biết. Kể từ đó, các nhà khoa học đã xác định được chức năng của nhiều loại protein được mã hóa hơn. Tất cả các con đường sinh hóa chính và chức năng phân tử đều được trình bày. Ví dụ, có những gen mã hóa các enzyme liên quan đến quá trình đường phân, lên men và vận chuyển điện tử. Các trình tự gen khác mã hóa protein màng, bao gồm cả những protein liên quan đến vận chuyển tích cực. Một phát hiện quan trọng là các chủng H.enzae có khả năng lây nhiễm cao, chứ không phải các chủng không lây nhiễm, có gen tạo ra các protein bề mặt gắn vi khuẩn vào đường hô hấp của con người. Những protein bề mặt này hiện đang là trọng tâm nghiên cứu về các phương pháp điều trị khả thi đối với nhiễm trùng H.enzae.

17.2 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ? 357 BẢNG17.1 Chức năng gen ở ba loại vi khuẩn Số lượng gen trong: Loại E. coli H.enzae M. bộ phận sinh dục Tổng số gen mã hóa protein 4.288 1.727 482 Sinh tổng hợp axit amin 131 68 1 Sinh tổng hợp các đồng yếu tố 103 54 5 Sinh tổng hợp các nucleotide 58 53 19 Protein vỏ tế bào 237 84 17 Chuyển hóa năng lượng 243 112 31 Chuyển hóa trung gian 188 30 6 Chuyển hóa lipid 48 25 6 Sao chép, tái tổ hợp và sửa chữa DNA 115 87 32 Gấp protein 9 6 7 Protein điều hòa 178 64 7 Phiên mã 55 27 12 Dịch mã 182 141 101 Sự hấp thu các phân tử từ môi trường 427 123 34 GENOMICS SO SÁNH Ngay sau khi trình tự của H.enzae được công bố, các trình tự sinh vật nhân sơ nhỏ hơn (Mycoplasma bộ phận sinh dục: 580.073 bp) và lớn hơn (E . coli: 4.639.221 bp) đã được hoàn thành. Do đó bắt đầu kỷ nguyên của bộ gen so sánh. Các nhà khoa học có thể xác định các gen hiện diện ở một vi khuẩn và bị thiếu ở vi khuẩn khác, cho phép họ liên hệ các gen này với chức năng của vi khuẩn. Ví dụ, M. cơ quan sinh dục thiếu các enzyme cần thiết để tổng hợp axit amin, trong khi E. coli và H.enzae đều có các enzyme như vậy. Phát hiện này cho thấy M. bộ phận sinh dục phải lấy tất cả các axit amin từ môi trường của nó (thường là đường niệu sinh dục của con người). Hơn nữa, E. coli có 55 gen mã hóa các yếu tố kích hoạt phiên mã, trong khi M. cơ quan sinh dục chỉ có 7. Sự thiếu kiểm soát tương đối đối với biểu hiện gen cho

thấy rằng tính linh hoạt sinh hóa của M. cơ quan sinh dục phải bị hạn chế so với E. coli. Việc giải trình tự bộ gen của vi rút và sinh vật nhân sơ có nhiều lợi ích tiềm năng Giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ đang cung cấp những hiểu biết sâu sắc về các vi sinh vật quan trọng đối với nông nghiệp và y học. Các nhà khoa học phân tích trình tự đã phát hiện ra các gen và protein chưa được biết đến trước đây có thể được nhắm mục tiêu để phân lập và nghiên cứu chức năng. Họ cũng phát hiện ra mối quan hệ đáng ngạc nhiên giữa một số sinh vật, cho thấy gen có thể được chuyển giao giữa các loài khác nhau. ™ Loài Rhizobium là vi khuẩn hình thành mối quan hệ cộng sinh với thực vật, sống bên trong rễ của các loại đậu như đậu, đậu Hà Lan và cỏ ba lá. Vi khuẩn cố định nitơ trong khí quyển từ không khí và chuyển nó thành dạng mà cây trồng có thể sử dụng được, làm giảm nhu cầu phân bón chứa nitơ. Trình tự bộ gen từ một số loài Rhizobium đã được sử dụng để xác định các gen liên quan đến sự cộng sinh thành công và kiến thức này đang được sử dụng để cải thiện hiệu quả của quá trình này và mở rộng phạm vi thực vật có thể hình thành các mối liên kết có lợi này. â€¢ Chủng E. coli 0157:H7 gây bệnh (đôi khi nghiêm trọng) cho ít nhất 70.000 người mỗi năm ở Hoa Kỳ. Bộ gen của nó có 5.416 gen, trong đó có 1.387 gen khác với gen ở các chủng vi khuẩn quen thuộc trong phòng thí nghiệm (và vô hại). Nhiều gen đặc biệt này cũng có mặt ở các vi khuẩn gây bệnh khác,như Salmonella và Shigella. Phát hiện này cho thấy có sự trao đổi di truyền rộng rãi giữa các loài này và "siêu vi khuẩn"; đã có được nhiều gen kháng kháng sinh có thể sắp xuất hiện. “Hội chứng hô hấp cấp tính nặng (SARS) lần đầu tiên được phát hiện ở miền nam Trung Quốc vào năm 2002 và lây lan nhanh chóng vào năm 2003. Không có phương pháp điều trị hiệu quả và 10% số người nhiễm bệnh tử vong. Việc phân lập tác nhân gây bệnh, một loại virus và việc giải trình tự nhanh chóng bộ gen của nó đã tiết lộ một số protein mới có thể là mục tiêu cho các loại thuốc chống vi rút hoặc vắc xin. Nghiên cứu đang được tiến hành trên cả hai mặt, vì dự đoán sẽ có những đợt bùng phát tiếp theo. Giải trình tự bộ gen cũng cung cấp những hiểu biết sâu sắc về các sinh vật tham gia vào chu trình sinh thái toàn cầu (xem Chương 58). Ngoài carbon dioxide, một loại khí quan trọng khác góp phần vào sự nóng lên toàn cầu là metan (CH4; xem Hình 2.7). Một số vi khuẩn, chẳng hạn như Methanococcus, tạo ra khí mê-tan trong dạ dày bò. Những loại khác, chẳng hạn như Methylococcus, loại bỏ khí mêtan khỏi không khí và sử dụng nó làm nguồn năng lượng. Bộ gen của cả hai loại vi khuẩn này đã được giải trình tự. Hiểu biết về các gen liên quan đến việc sản xuất và tiêu thụ khí mê-tan có thể giúp chúng ta làm chậm quá trình nóng lên toàn cầu. Metagenomics cho phép chúng ta mô tả các sinh vật và hệ sinh thái mới Nếu tham gia khóa học trong phòng thí nghiệm vi sinh, bạn sẽ học cách xác định các sinh vật nhân sơ khác nhau trên cơ sở sự phát triển của chúng trên môi trường nhân tạo cụ thể. Ví dụ, tụ cầu khuẩn là một nhóm vi khuẩn lây nhiễm vào da và đường mũi. Khi phát triển trên môi trường thạch máu, chúng hình thành các khuẩn lạc hình tròn, nổi lên. Các vi sinh vật cũng có thể được xác định dựa trên nhu cầu dinh dưỡng hoặc các điều kiện mà chúng sẽ phát triển (ví dụ: hiếu khí hay kỵ khí). Các phương pháp nuôi cấy như vậy là nền tảng chính trong việc nhận dạng vi sinh vật trong hơn một thế kỷ và vẫn hữu ích và quan trọng. Tuy nhiên, các nhà khoa học hiện có thể sử dụng PCR và giải trình tự DNA để xác định vi khuẩn mà không cần nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm. Năm 1985, Norman Pace, lúc đó đang làm việc tại Đại học Indiana, đã nảy ra ý tưởng tách DNA trực tiếp từ các mẫu môi trường. Ông đã sử dụng PCR để khuếch đại các trình tự cụ thể từ các mẫu nhằm xác định xem liệu các vi khuẩn cụ thể có hiện diện hay không. Các sản phẩm PCR được giải trình tự để khám pháGiải trình tự bộ gen cũng cung cấp những hiểu biết sâu sắc về các sinh vật tham gia vào chu trình sinh thái toàn cầu (xem Chương 58). Ngoài carbon dioxide, một loại khí quan trọng khác góp phần vào sự nóng lên toàn cầu là metan (CH4; xem Hình 2.7). Một số vi khuẩn, chẳng hạn như Methanococcus, tạo ra khí mê-tan trong dạ dày bò. Những loại khác, chẳng hạn như Methylococcus, loại bỏ khí mêtan khỏi không khí và sử dụng nó làm nguồn năng lượng. Bộ gen của cả hai loại vi khuẩn này đã được giải trình tự. Hiểu biết về các gen liên quan đến việc sản xuất và tiêu thụ khí mê-tan có thể giúp chúng ta làm chậm quá trình nóng lên toàn cầu. Metagenomics cho phép chúng ta mô tả các sinh vật và hệ sinh thái mới Nếu tham gia khóa học trong phòng thí nghiệm vi sinh, bạn sẽ học cách xác định các sinh vật nhân sơ khác nhau trên cơ sở sự phát triển của chúng trên môi trường nhân tạo cụ thể. Ví dụ, tụ cầu khuẩn là một nhóm vi khuẩn lây nhiễm vào da và đường mũi. Khi phát triển trên môi trường thạch máu, chúng hình thành các khuẩn lạc hình tròn, nổi lên. Các vi sinh vật cũng có thể được xác định dựa trên nhu cầu dinh dưỡng hoặc các điều kiện mà chúng sẽ phát triển (ví dụ: hiếu khí hay kỵ khí). Các phương pháp nuôi cấy như vậy là nền tảng chính trong việc nhận dạng vi sinh vật trong hơn một thế kỷ và vẫn hữu ích và quan trọng. Tuy nhiên, các nhà khoa học hiện có thể sử dụng PCR và giải

trình tự DNA để xác định vi khuẩn mà không cần nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm. Năm 1985, Norman Pace, lúc đó đang làm việc tại Đại học Indiana, đã nảy ra ý tưởng tách DNA trực tiếp từ các mẫu môi trường. Ông đã sử dụng PCR để khuếch đại các trình tự cụ thể từ các mẫu nhằm xác định xem liệu các vi khuẩn cụ thể có hiện diện hay không. Các sản phẩm PCR được giải trình tự để khám pháGiải trình tự bộ gen cũng cung cấp những hiểu biết sâu sắc về các sinh vật tham gia vào chu trình sinh thái toàn cầu (xem Chương 58). Ngoài carbon dioxide, một loại khí quan trọng khác góp phần vào sự nóng lên toàn cầu là metan (CH4; xem Hình 2.7). Một số vi khuẩn, chẳng hạn như Methanococcus, tạo ra khí mê-tan trong dạ dày bò. Những loại khác, chẳng hạn như Methylococcus, loại bỏ khí mêtan khỏi không khí và sử dụng nó làm nguồn năng lượng. Bộ gen của cả hai loại vi khuẩn này đã được giải trình tự. Hiểu biết về các gen liên quan đến việc sản xuất và tiêu thụ khí mê-tan có thể giúp chúng ta làm chậm quá trình nóng lên toàn cầu. Metagenomics cho phép chúng ta mô tả các sinh vật và hệ sinh thái mới Nếu tham gia khóa học trong phòng thí nghiệm vi sinh, bạn sẽ học cách xác định các sinh vật nhân sơ khác nhau trên cơ sở sự phát triển của chúng trên môi trường nhân tạo cụ thể. Ví dụ, tụ cầu khuẩn là một nhóm vi khuẩn lây nhiễm vào da và đường mũi. Khi phát triển trên môi trường thạch máu, chúng hình thành các khuẩn lạc hình tròn, nổi lên. Các vi sinh vật cũng có thể được xác định dựa trên nhu cầu dinh dưỡng hoặc các điều kiện mà chúng sẽ phát triển (ví dụ: hiếu khí hay kỵ khí). Các phương pháp nuôi cấy như vậy là nền tảng chính trong việc nhận dạng vi sinh vật trong hơn một thế kỷ và vẫn hữu ích và quan trọng. Tuy nhiên, các nhà khoa học hiện có thể sử dụng PCR và giải trình tự DNA để xác định vi khuẩn mà không cần nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm. Năm 1985, Norman Pace, lúc đó đang làm việc tại Đại học Indiana, đã nảy ra ý tưởng tách DNA trực tiếp từ các mẫu môi trường. Ông đã sử dụng PCR để khuếch đại các trình tự cụ thể từ các mẫu nhằm xác định xem liệu các vi khuẩn cụ thể có hiện diện hay không. Các sản phẩm PCR được giải trình tự để khám phácác nhà khoa học hiện có thể sử dụng PCR và giải trình tự DNA để xác định vi khuẩn mà không cần nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm. Năm 1985, Norman Pace, lúc đó đang làm việc tại Đại học Indiana, đã nảy ra ý tưởng tách DNA trực tiếp từ các mẫu môi trường. Ông đã sử dụng PCR để khuếch đại các trình tự cụ thể từ các mẫu nhằm xác định xem liệu các vi khuẩn cụ thể có hiện diện hay không. Các sản phẩm PCR được giải trình tự để khám phácác nhà khoa học hiện có thể sử dụng PCR và giải trình tự DNA để xác định vi khuẩn mà không cần nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm. Năm 1985, Norman Pace, lúc đó đang làm việc tại Đại học Indiana, đã nảy ra ý tưởng tách DNA trực tiếp từ các mẫu môi trường. Ông đã sử dụng PCR để khuếch đại các trình tự cụ thể từ các mẫu nhằm xác định xem liệu các vi khuẩn cụ thể có hiện diện hay không. Các sản phẩm PCR được giải trình tự để khám phá

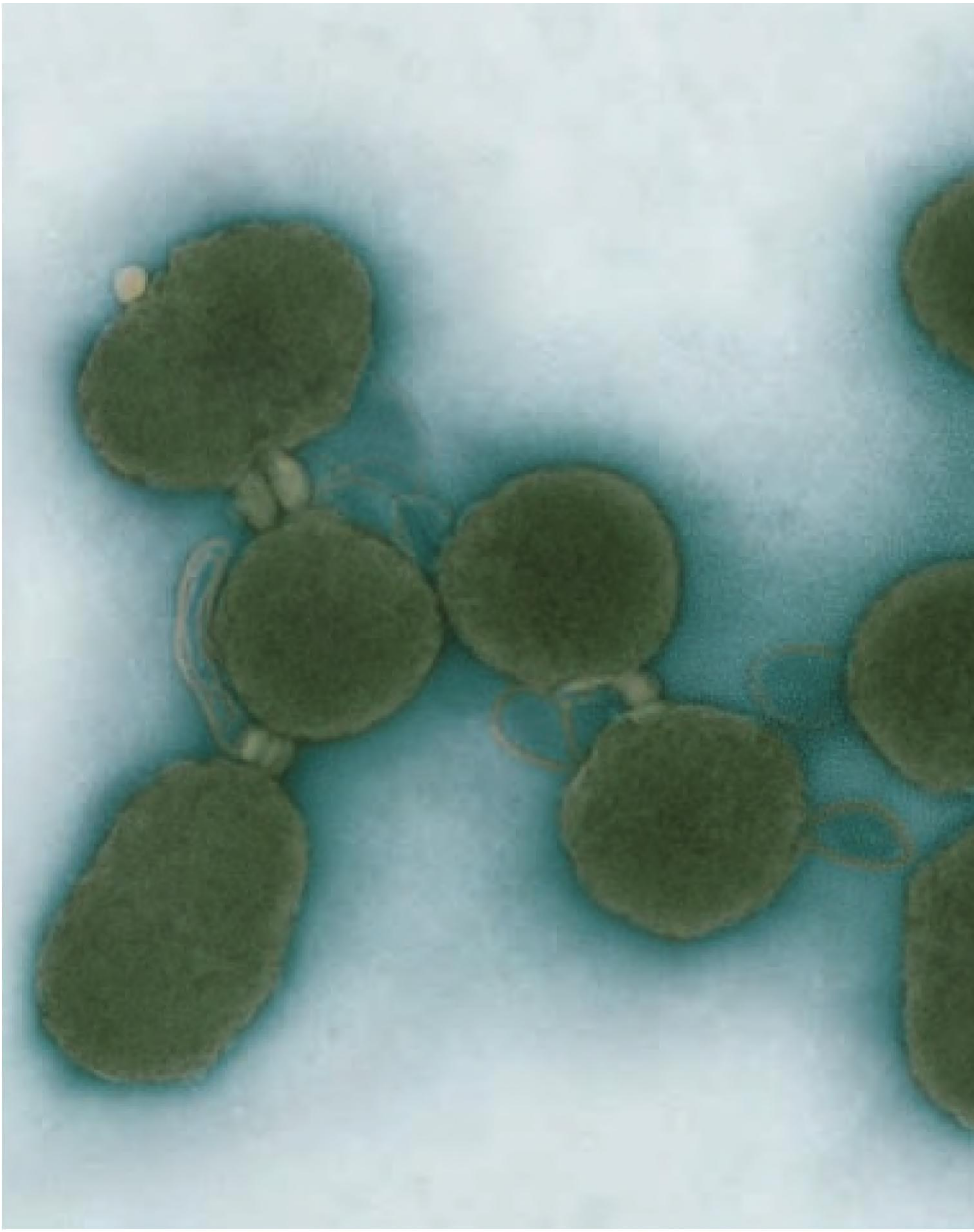
358 CHƯƠNG 1 7 Trình tự DNA của bộ gen được so sánh với trình tự từ các sinh vật đã biết để suy ra mối quan hệ và chức năng. â– \ J 17.4 Metagenomics DNA vi sinh vật được chiết xuất từ môi trường có thể được giải trình tự và phân tích. Điều này đã dẫn đến việc mô tả nhiều gen và loài mới. tầm quan trọng của sự gia tăng kiến thức của chúng ta về thế giới ẩn giấu của vi khuẩn. Kiến thức này sẽ giúp chúng ta hiểu các quá trình sinh thái tự nhiên và có tiềm năng giúp chúng ta tìm ra những cách tốt hơn để quản lý các thảm họa môi trường như tràn dầu hoặc loại bỏ kim loại nặng độc hại khỏi đất. Một số trình tự DNA có thể di chuyển quanh bộ gen Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 15.1, các phần tử chuyển vị (hoặc transposon) là các đoạn DNA có thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác trong bộ gen. Trình tự bộ gen đã cho phép các nhà khoa học nghiên cứu các yếu tố này một cách rộng rãi hơn và hiện nay chúng được biết là phổ biến ở cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn. Các yếu tố có thể thay thế ở prokaryote thường là các chuỗi ngắn từ 1.000 đến 2.000 bp và chúng có thể được tìm thấy trong cả nhiễm sắc thể và plasmid. Yếu tố có thể thay thế có thể ở một vị trí trong bộ gen của một chủng E. coli và ở một vị trí khác trong một chủng khác. Việc chèn chuỗi DNA di động này từ nơi khác trong bộ gen vào giữa gen mã hóa protein sẽ phá vỡ gen đó (Hình 17.5A). Bất kỳ mRNA nào được biểu hiện từ gen bị gián đoạn sẽ chứa trình tự bổ sung và protein mà nó mã hóa sẽ bị thay đổi và gần như chắc chắn không còn chức năng. Vì vậy, các yếu tố có thể thay thế có thể tạo ra các hiệu ứng kiểu hình đáng kể. Đôi khi, hai yếu tố có thể chuyển vị nằm gần nhau (trong phạm vi vài nghìn bp) sẽ chuyển vị cùng nhau và mang theo trình tự DNA can thiệp. Chúng được gọi là các transposon tổng hợp (Hình 17.5B). Gen cho sự đa dạng. Thuật ngữ metagenomics được đặt ra để mô tả phương pháp phân tích gen mà không phân lập sinh vật nguyên vẹn. Hiện nay có thể sắp xếp các mẫu DNA từ hầu hết mọi môi trường. Trình tự này có thể được sử

dụng để phát hiện sự hiện diện của cả vi khuẩn đã biết và các sinh vật trước đây chưa được xác định (Hình 17.4). Ví dụ: “Xác định trình tự DNA từ 200 lít nước biển cho thấy nó chứa 5.000 loại virus khác nhau và 2.000 loại vi khuẩn khác nhau, nhiều loại trong số đó chưa được mô tả trước đây. “Một kg trầm tích biển chứa 1 triệu loại virus khác nhau, hầu hết đều là loại mới. “Nước chảy tràn từ mỏ chứa nhiều loài sinh vật nhân sơ mới phát triển mạnh trong môi trường có vẻ khắc nghiệt này. Một số sinh vật này biểu hiện các con đường trao đổi chất mà trước đây các nhà sinh vật học chưa biết đến. Những sinh vật này và khả năng của chúng có thể hữu ích trong việc làm sạch các chất ô nhiễm trong nước. Những khám phá này và những khám phá khác thực sự phi thường và có khả năng rất quan trọng. Người ta ước tính rằng 90% thế giới vi sinh vật từng là vô hình đối với các nhà sinh vật học và hiện chỉ mới được tiết lộ bởi metagenomics.Các hệ sinh thái hoàn toàn mới của vi khuẩn và vi rút đang được phát hiện, trong đó, chẳng hạn, một loài tạo ra một phân tử mà loài khác chuyển hóa. Thật khó để nhấn mạnh quá mức vào phần tử (A) /Transposable ABC Sao chép và chèn B C D E (B) DNA mRNA Transposable Other gen element . f - a - ^ . Yếu tố có thể thay thế mRNA bị thay đổi Nếu một yếu tố có thể thay thế được sao chép và chèn vào giữa một gen khác, gen đó sẽ được phiên mã thành một mRNA bị thay đổi. I Y Transposon tổng hợp J /â– | Một transposon tổng hợp bao gồm hai phần tử có thể thay thế được ở bên cạnh một hoặc nhiều gen khác. Toàn bộ transposon được sao chép và chèn vào dưới dạng một đơn vị. 17.5 Trình tự DNA di chuyển Các phần tử có thể thay thế là các chuỗi DNA di chuyển từ vị trí này sang vị trí khác. (A) Trong một phương pháp chuyển vị ("sao chép và dán"), trình tự DNA được sao chép và bản sao chèn vào vị trí khác trong bộ gen. (B) Các transposon tổng hợp chứa các gen bổ sung được bao quanh bởi hai phần tử có thể chuyển vị.

NVESTIGATINGLIFE 17.6 Sử dụng phương pháp gây đột biến Transposon để xác định bộ gen tối thiểu Mycoplasma bộ phận sinh dục có một trong những bộ gen nhỏ nhất được biết đến của bất kỳ sinh vật nhân sơ nào. Nhưng có phải tất cả các gen của nó đều cần thiết cho sự sống? Bằng cách vô hiệu hóa từng gen một, các nhà khoa học đã xác định được gen nào trong số chúng cần thiết cho sự sống sót của tế bào. Nghiên cứu này có thể dẫn đến việc tạo ra các tế bào nhân tạo với bộ gen tùy chỉnh, được thiết kế để thực hiện các chức năng như phân hủy dầu và tạo ra nhựa.3 GIẢ THUYẾT Chỉ một số gen trong bộ gen của vi khuẩn là cần thiết cho sự sống của tế bào. Phương pháp M. cơ quan sinh dục có 482 gen; chỉ có 2 được hiển thị ở đây. Một transposon chèn ngẫu nhiên vào một gen, làm bất hoạt nó. Thí nghiệm 1 Thí nghiệm 2 Kết quả Gen không hoạt động B Mỗi đột biến được đưa vào môi trường tăng trưởng. ' ’ t m/ Tăng trưởng có nghĩa là gen A không cần thiết. Không tăng trưởng có nghĩa là gen B là cần thiết. KẾT LUẬN Nếu lần lượt mỗi gen bị bất hoạt, một "bộ gen thiết yếu tối thiểu" sẽ xuất hiện. có thể được xác định. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHutchison, C. và cộng sự. 1999. Khoa học 286: 2165-2169, và Glass, J. I. et al. 2006. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 103: 425-430. Tính kháng kháng sinh có thể được nhân lên và chuyển giao giữa các vi khuẩn theo cách này: các transposon tổng hợp mang gen kháng kháng sinh có thể chèn vào một plasmid sau đó di chuyển giữa các vi khuẩn bằng cách liên hợp (xem Phần 12.6). Như chúng tôi đã đề cập trong Chương 15, các cơ chế cho phép các phần tử có thể thay thế di chuyển là khác nhau. Ví dụ: một phần tử có thể thay thế có thể được sao chép và sau đó bản sao đó có thể được chèn vào một vị trí khác trong bộ gen (chế độ "sao chép và dán"). Hoặc phần tử có thể tách ra khỏi một vị trí và di chuyển đến một vị trí khác ("cắt và dán"). Các yếu tố thường mang gen mã hóa các enzyme như transpose, xúc tác cho các phản ứng cần thiết cho sự chuyển vị. Thông thường, các yếu tố này được bao bọc bởi các chuỗi DNA lặp lại đảo ngược được các enzym này nhận biết. Việc xác định các gen cần thiết cho sự sống của tế bào có dẫn đến sự sống nhân tạo không? Khi so sánh bộ gen của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, một kết luận nổi bật sẽ nảy sinh: một số gen nhất định có mặt trong tất cả các sinh vật (gen phổ quát). Không có gì đáng ngạc nhiên, chúng bao gồm các gen có sản phẩm tham gia vào quá trình sao chép DNA, phiên mã và dịch mã RNA để tạo thành protein. Ngoài ra còn có một số (gần) đoạn gen phổ quát hiện diện ở nhiều gen ở nhiều sinh vật; ví dụ: trình tự mã hóa vị trí liên kết ATP trong protein. Những phát hiện này cho thấy rằng có một số trình tự DNA cổ xưa, tối thiểu chung cho tất cả các tế bào. Một cách để xác định các trình tự này là tìm kiếm chúng trong các phân tích máy tính về bộ gen được giải trình tự. Một cách khác để xác định bộ gen tối thiểu là lấy một sinh vật có bộ gen đơn giản và cố tình biến đổi từng gen một để xem điều gì sẽ xảy ra. M.bộ phận sinh dục có một trong những bộ gen nhỏ nhất được biết đến - chỉ có

482 gen mã hóa protein. Mặc dù vậy, một số gen của nó có thể bị loại bỏ trong một số trường hợp. Ví dụ, M. bộ phận sinh dục có gen chuyển hóa cả glucose và fructose, nhưng nó có thể tồn tại trong phòng thí nghiệm trên môi trường chỉ chứa một trong những loại đường này. Trong những điều kiện như vậy, nó không cần các gen để chuyển hóa loại đường khác. Còn các gen khác thì sao? Một nhóm do Craig Venter dẫn đầu đã giải quyết câu hỏi này bằng các thí nghiệm liên quan đến việc sử dụng các transposon làm tác nhân gây đột biến. Khi các transposon trong vi khuẩn được kích hoạt, chúng tự chèn vào các gen một cách ngẫu nhiên, làm biến đổi và làm bất hoạt chúng (Hình 17.6). Các vi khuẩn đột biến được kiểm tra khả năng tăng trưởng và khả năng sống sót, đồng thời DNA từ các đột biến thú vị được giải trình tự để tìm ra gen nào chứa transposon. Kết quả đáng kinh ngạc của những nghiên cứu này là M.sinh dục có thể tồn tại trong phòng thí nghiệm với bộ gen tối thiểu chỉ có 382 gen mã hóa protein! Một mục tiêu của nghiên cứu này là thiết kế các dạng sống mới với các mục đích cụ thể, chẳng hạn như vi khuẩn sẽ làm sạch các vụ tràn dầu. Bước tiếp theo hướng tới mục tiêu này là tạo ra một bộ gen nhân tạo và đưa nó vào tế bào vi khuẩn. Nhóm của Venter gần đây đã tổng hợp toàn bộ bộ gen của Mycoplasma mycoides, sử dụng bản thiết kế do máy tính chỉ đạo bao gồm một số trình tự bổ sung có thể được sử dụng để theo dõi sự tồn tại của bộ gen trong quá trình nhân lên của tế bào. Sau đó, họ cấy bộ gen này vào các tế bào trống của một loài khác. Mycoplasma capricolum, DNA của chính nó đã bị thủy phân. DNA mới chỉ đạo tế bào thực hiện tất cả các chức năng sinh hóa của sự sống, bao gồm cả sinh sản (Hình 1 7.7). Vì bộ gen của tế bào mới có thêm một số trình tự bổ sung nên nó là một sinh vật hoàn toàn mới, được gọi là Mycoplasma mycoides JCVl-syn.1.0. Tại thời điểm chuyển DNA, tế bào nhận vẫn còn các phân tử nhỏ và protein ban đầu, nhưng sau khoảng 30 lần phân chia tế bào, tất cả protein trong quần thể tế bào mới đã được tạo ra bằng cách sử dụng trình tự bộ gen tổng hợp. Các tế bào đã sử dụng các chất trong môi trường để tạo ra các phân tử lớn và nhỏ của riêng chúng. Họ là những cá thể mới của một sinh vật mới.và DNA từ những đột biến thú vị được giải trình tự để tìm ra gen nào chứa transposon. Kết quả đáng kinh ngạc của những nghiên cứu này là M.sinh dục có thể tồn tại trong phòng thí nghiệm với bộ gen tối thiểu chỉ có 382 gen mã hóa protein! Một mục tiêu của nghiên cứu này là thiết kế các dạng sống mới với các mục đích cụ thể, chẳng hạn như vi khuẩn sẽ làm sạch các vụ tràn dầu. Bước tiếp theo hướng tới mục tiêu này là tạo ra một bộ gen nhân tạo và đưa nó vào tế bào vi khuẩn. Nhóm của Venter gần đây đã tổng hợp toàn bộ bộ gen của Mycoplasma mycoides, sử dụng bản thiết kế do máy tính chỉ đạo bao gồm một số trình tự bổ sung có thể được sử dụng để theo dõi sự tồn tại của bộ gen trong quá trình nhân lên của tế bào. Sau đó, họ cấy bộ gen này vào các tế bào trống của một loài khác. Mycoplasma capricolum, DNA của chính nó đã bị thủy phân. DNA mới chỉ đạo tế bào thực hiện tất cả các chức năng sinh hóa của sự sống, bao gồm cả sinh sản (Hình 1 7.7). Vì bộ gen của tế bào mới có thêm một số trình tự bổ sung nên nó là một sinh vật hoàn toàn mới, được gọi là Mycoplasma mycoides JCVl-syn.1.0. Tại thời điểm chuyển DNA, tế bào nhận vẫn còn các phân tử nhỏ và protein ban đầu, nhưng sau khoảng 30 lần phân chia tế bào, tất cả protein trong quần thể tế bào mới đã được tạo ra bằng cách sử dụng trình tự bộ gen tổng hợp. Các tế bào đã sử dụng các chất trong môi trường để tạo ra các phân tử lớn và nhỏ của riêng chúng. Họ là những cá thể mới của một sinh vật mới.và DNA từ những đột biến thú vị được giải trình tự để tìm ra gen nào chứa transposon. Kết quả đáng kinh ngạc của những nghiên cứu này là M.sinh dục có thể tồn tại trong phòng thí nghiệm với bộ gen tối thiểu chỉ có 382 gen mã hóa protein! Một mục tiêu của nghiên cứu này là thiết kế các dạng sống mới với các mục đích cụ thể, chẳng hạn như vi khuẩn sẽ làm sạch các vụ tràn dầu. Bước tiếp theo hướng tới mục tiêu này là tạo ra một bộ gen nhân tạo và đưa nó vào tế bào vi khuẩn. Nhóm của Venter gần đây đã tổng hợp toàn bộ bộ gen của Mycoplasma mycoides, sử dụng bản thiết kế do máy tính chỉ đạo bao gồm một số trình tự bổ sung có thể được sử dụng để theo dõi sự tồn tại của bộ gen trong quá trình nhân lên của tế bào. Sau đó, họ cấy bộ gen này vào các tế bào trống của một loài khác. Mycoplasma capricolum, DNA của chính nó đã bị thủy phân. DNA mới chỉ đạo tế bào thực hiện tất cả các chức năng sinh hóa của sự sống, bao gồm cả sinh sản (Hình 1 7.7). Vì bộ gen của tế bào mới có thêm một số trình tự bổ sung nên nó là một sinh vật hoàn toàn mới, được gọi là Mycoplasma mycoides JCVl-syn.1.0. Tại thời điểm chuyển DNA, tế bào nhận vẫn còn các phân tử nhỏ và protein ban đầu, nhưng sau khoảng 30 lần phân chia tế bào, tất cả protein trong quần thể tế bào mới đã được tạo ra bằng cách sử dụng trình tự bộ gen tổng hợp. Các tế bào đã sử dụng các chất trong môi trường để tạo ra các phân tử lớn và nhỏ của riêng chúng. Họ là những cá thể mới của một sinh vật mới.

360 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen 17.7 Tế bào tổng hợp Các tế bào của Mycoplasma mycoides JCVI-syn 1.0, sinh vật tổng hợp đầu tiên, được thể hiện trong ảnh hiển vi có màu sai này. Trình tự DNA RECAP được sử dụng để nghiên cứu bộ gen của sinh vật nhân sơ rất quan trọng đối với con người và hệ sinh thái. Bộ gen chức năng sử dụng trình tự gen để xác định chức năng của các sản phẩm gen. Bộ gen so sánh so sánh trình tự gen từ các sinh vật khác nhau để giúp xác định chức năng và mối quan hệ tiến hóa của chúng. Các yếu tố có thể thay thế, bao gồm cả các transposon tổng hợp, di chuyển từ nơi này sang nơi khác trong bộ gen. Các nghiên cứu về bộ gen tối thiểu có thể dẫn đến việc tạo ra các loài nhân tạo. • Cho một số ví dụ về bộ gen của sinh vật nhân sơ đã được giải trình tự. Trình tự được hiển thị là gì? Xem trang 356-357 â€¢ Metagenomics là gì và nó được sử dụng như thế nào? Xem trang 357358 và Hình 17.4 – Các transposon di chuyển xung quanh bộ gen như thế nào? Xem trang 358-359 và Hình 17.5 – Các nghiên cứu về bất hoạt có chọn lọc được sử dụng như thế nào để xác định bộ gen tối thiểu và những ứng dụng thực tế có thể có của nghiên cứu này là gì? Xem trang. 359 và Hình 17.6 và 17.7 Những tiến bộ trong giải trình tự DNA và phân tích trình tự đã dẫn đến việc giải trình tự nhanh chóng các bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Bây giờ chúng ta sẽ xem xét một số hiểu biết mới có được từ những nghiên cứu này. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: - - - - - - - . . Sử dụng phương pháp gây đột biến Transposon để xác định bản gốc bộ gen tối thiểu. Hutchison, C., S. N. Peterson, S. R. Gill, R. T. Cline, O. White, C. M. Fraser, H. O. Smith và J. C. Venter. 1999. Đột biến transposon toàn cầu và bộ gen Mycoplasma tối thiểu. Khoa học 286: 2165-2169. Glass, J. I., N. Assad-Garcia, N. Alperovich, S. Yooseph, M. R. Lewis, M. Maruf, C. A. Hutchison III, H. O. Smith, và J. C. Venter. 2006. Các gen thiết yếu của một loại vi khuẩn tối thiểu. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 103: 425-430. Phân tích dữ liệu Mycoplasma bộ phận sinh dục là một loại vi khuẩn ký sinh nhỏ. Bộ gen của nó là bộ gen vi khuẩn thứ hai được giải trình tự, kích thước bộ gen (580.073 bp) và số lượng gen mã hóa protein (482) khiến nó trở thành bộ gen vi khuẩn nhỏ nhất được biết đến vào thời điểm đó. Vì lý do này, nó là một sinh vật hữu ích để khám phá câu hỏi cần bao nhiêu gen cho sự sống. Một cách tiếp cận để trả lời câu hỏi này là gây đột biến gen transposon. Transposon là một chuỗi DNA có thể di chuyển được, có thể chèn vào vùng mã hóa của gen. Nếu gen cần thiết cho sự sống thì tế bào chứa transposon sẽ không thể tồn tại. Một nhóm do Craig Venter dẫn đầu đã sử dụng phương pháp này để xác định 382 gen M.sinh dục cần thiết cho sự sống sót của nó trong phòng thí nghiệm (xem Hình 17.6). Họ tiếp tục tổng hợp hóa học tất cả các gen này, ghép chúng lại với nhau để tạo thành nhiễm sắc thể và đưa nhiễm sắc thể đó vào tế bào Mycoplasma có DNA đã bị phá hủy. Bằng cách đó, họ đã tạo ra một tế bào mới chỉ với bộ gen tối thiểu tổng hợp (xem Hình 17.7). Sự tăng trưởng của Mcác chủng cơ quan sinh dục có phần chèn vào gen (vùng xâm nhập gen) được so sánh với sự phát triển của các chủng có phần chèn vào vùng không mã hóa (giữa các gen) của bộ gen. Các kết quả được hiển thị trong bảng. CÂU HỎI 1 Giải thích những dữ liệu này dưới dạng các gen cần thiết cho sự tăng trưởng và tồn tại. Có phải tất cả các gen ở M. cơ quan sinh dục đều cần thiết cho sự tăng trưởng? Nếu không thì bao nhiêu là cần thiết? Tại sao một số phần chèn vào ở các vùng xen kẽ gen lại ngăn cản sự tăng trưởng? CÂU HỎI 2 Nếu một transposon chèn vào các vùng sau của gen thì có thể không ảnh hưởng đến kiểu hình. Giải thích từng trường hợp: a. gần 3' kết thúc vùng mã hóa b. trong một gen mã hóa rRNA (xem Phần 17.3) Điều này ảnh hưởng như thế nào đến câu trả lời của bạn cho Câu hỏi 1? Loại Số lượng gen/vùng chèn số khác nhau đã phát triển Intragenic 482 100 Intergenic 199 184 Đi tới BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA



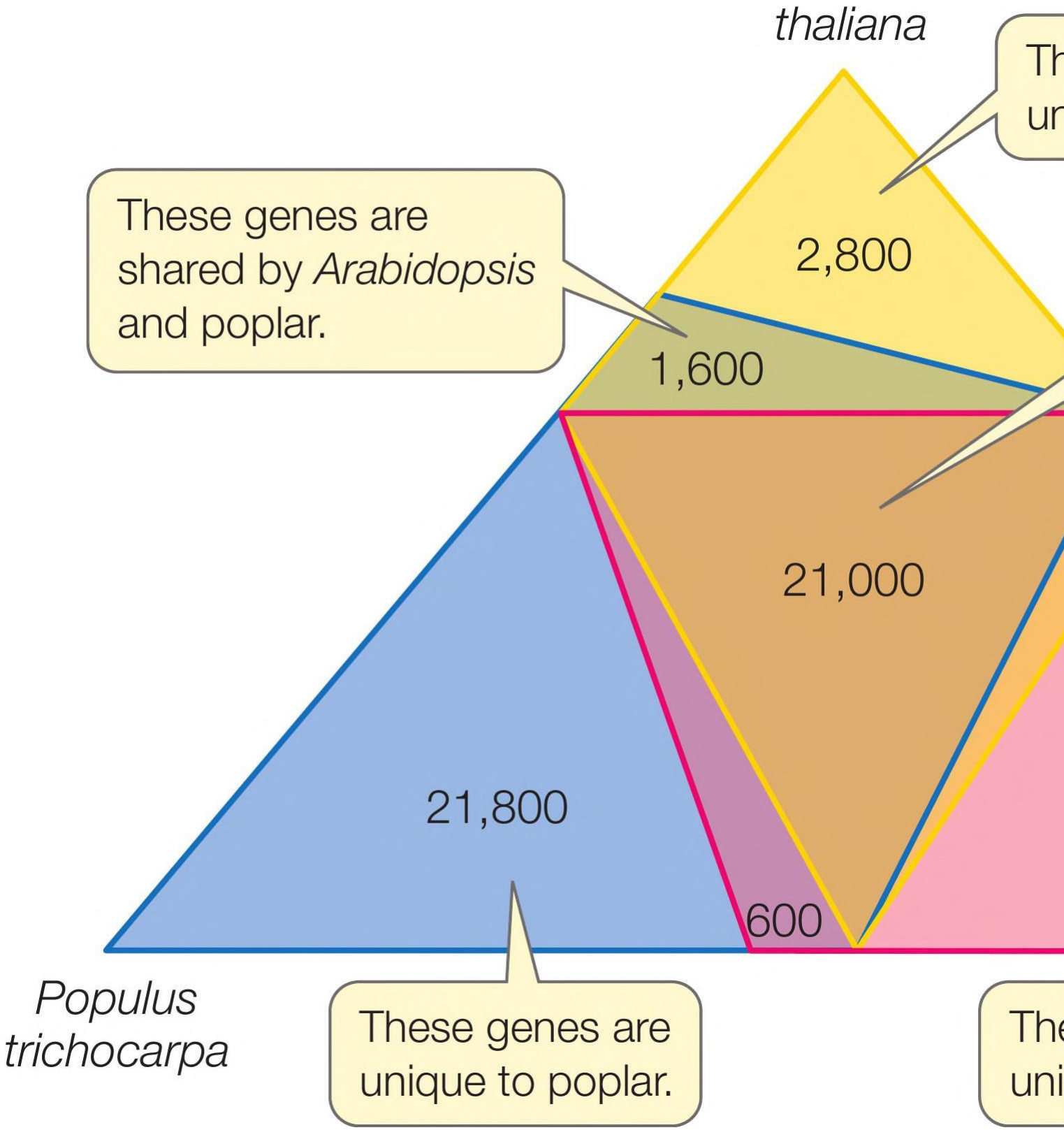
17.3 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? 361 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? Khi bộ gen đã được giải trình tự và mô tả, một số khác biệt lớn đã xuất hiện giữa bộ gen của sinh vật nhân chuẩn và sinh vật nhân sơ. Ví dụ, trong Bảng 17.2 so sánh bộ gen của vi khuẩn với bộ gen của nấm men, thực vật và động vật - tất cả các sinh vật nhân chuẩn. Những khác biệt chính bao gồm những điểm sau: • Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn lớn hơn bộ gen của sinh vật nhân sơ và chúng có nhiều gen mã hóa protein hơn. Sự khác biệt này không có gì đáng ngạc nhiên vì sinh vật đa bào có nhiều loại tế bào với các chức năng chuyên biệt. Như chúng ta đã thấy ở trên, Mycoplasma prokaryote đơn giản có hàng trăm gen mã hóa protein trong bộ gen có kích thước 0,58 triệu bp. Ngược lại, một cây lúa có gần 43.000 gen! • Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn có nhiều trình tự điều hòa hơn - và nhiều protein điều hòa hơn - so với bộ gen của sinh vật nhân sơ. Sự phức tạp lớn hơn của sinh vật nhân chuẩn đòi hỏi nhiều quy định hơn, điều này thể hiện rõ ở nhiều điểm kiểm soát liên quan đến sự biểu hiện của gen sinh vật nhân chuẩn (xem Hình 16.13). â € ¢ Phần lớn DNA của sinh vật nhân chuẩn là không mã hóa. Phân bố khắp nhiều bộ gen của sinh vật nhân chuẩn là nhiều loại trình tự DNA khác nhau không được phiên mã thành mRNA, đáng chú ý nhất là các trình tự intron và gen kiểm soát. Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 16, một số trình tự không mã hóa được phiên mã thành microRNA. Ngoài ra, bộ gen của sinh vật nhân chuẩn còn chứa nhiều loại trình tự lặp lại. Những đặc điểm này rất hiếm ở sinh vật nhân sơ. â€¢ Sinh vật nhân chuẩn có nhiều nhiễm sắc thể, trong khi sinh vật nhân sơ thường có một nhiễm sắc thể tròn, đơn. Như chúng tôi đã mô tả trong các chương trước, nhiễm sắc thể nhân chuẩn có nhiều điểm khởi đầu sao chép, một vùng tâm động giữ các nhiễm sắc thể sao chép lại với nhau trước khi nguyên phân và trình tự telomeric ở mỗi đầu của nhiễm sắc thể duy trì tính toàn vẹn của nhiễm sắc thể. Các sinh vật mẫu tiết lộ nhiều đặc điểm của bộ gen của sinh vật nhân chuẩn Hầu hết thông tin của chúng ta về bộ gen của sinh vật nhân chuẩn đều đến từ các sinh vật mẫu đã được nghiên cứu rộng rãi: nấm men Saccharomyces cerevisiae, tuyến trùng (giun tròn) Caenorhabditis elegans, ruồi giấm Drosophila melanogaster và cây cải xoong. (. Arabidopsis thaliana). Các sinh vật mẫu đã được chọn vì chúng tương đối dễ trồng và nghiên cứu trong phòng thí nghiệm, di truyền của chúng đã được nghiên cứu kỹ lưỡng và chúng biểu hiện các đặc điểm đại diện cho một nhóm sinh vật lớn hơn. YEAST: MÔ HÌNH EukaryOTIC CƠ BẢN Nấm men là sinh vật nhân chuẩn đơn bào. Giống như hầu hết các sinh vật nhân chuẩn, chúng có các bào quan có màng bao bọc, chẳng hạn như nhân và mạng lưới nội chất, và vòng đời xen kẽ giữa các thế hệ đơn bội và lưỡng bội (xem Hình 11.15). BẢNG17.2 Bộ gen đại diện được giải trình tự Sinh vật Kích thước bộ gen đơn bội Số lượng (Mb) gen mã hóa protein Phần trăm bộ gen mã hóa cho protein Vi khuẩn Mycoplasma bộ phận sinh dục 0,58 482 88 Haemophilusenzae 1,8 1,727 89 Escherichia coli 4,6 4.288 88 Nấm men Saccharomyces cerevisiae 12,2 6.275 70 Schizosaccharomyces pombe 13,8 4.824 60 Thực vật Arabidopsis thaliana 125 25.498 25 Oryza sativa (lúa) 420 42.653 12 Động vật Ca enorhabditis elegans (tuyến trùng) 100 20.470 25 Drosophila melanogaster (ruồi giấm) 140 15.016 13 Tetraodon nigroviridis (cá nóc) 340 27.918 10 Gallus gallus (gà) 1.060 -20.000 3 Homo sapiens (con người) 3.200 -21.000 1,2 Mb = hàng triệu cặp bazơ

362 CHƯƠNG 17 Bộ gen TAB LEI 7.3 So sánh bộ gen của E. coli và S. cerevisiae 07 1 E. coli Nấm men (Chiều dài bộ gen (cặp bazơ) 4.640.000 12.157.000 Số lượng mã hóa protein 4.288 6.275 gen Protein có vai trò: Trao đổi chất 650 650 Sản xuất/lưu trữ năng lượng 240 175 Vận chuyển màng 280 250 Sao chép/sửa chữa DNA/115 175 tái tổ hợp Phiên mã 230 400 Dịch mã 182 350 Nhắm mục tiêu/bài tiết protein 35 430 Cấu trúc tế bào 180 250 % Trong khi đó, sinh vật nhân sơ E. coli có một nhiễm sắc thể tròn đơn với khoảng 4,6 triệu bp và 4.288 gen mã hóa protein, nấm men đang chớm nở (Saccharomyces cerevisiae) có 16 nhiễm sắc thể tuyến tính và hàm lượng đơn bội khoảng 12,2 triệu bp, với 6.275 gen mã hóa protein. 17.6) chỉ ra rằng ít hơn 20% gen của nấm men cần thiết cho sự sống. Sự khác biệt nổi bật nhất giữa bộ gen của nấm men và của E. coli là số lượng gen quy định protein hướng tới các bào quan (Bảng 17.3). Cả hai sinh vật đơn bào này dường như sử dụng cùng số lượng gen để thực hiện các chức năng cơ bản cho sự sống của tế bào. Chính sự phân chia tế bào nấm men nhân chuẩn thành các bào quan đòi hỏi nó phải có nhiều gen hơn. Phát hiện này là sự xác nhận trực tiếp, mang tính định lượng về một điều mà chúng ta đã biết trong một thế kỷ: tế bào nhân chuẩn có cấu trúc phức tạp hơn tế bào nhân sơ. Tuyến trùng: HIỂU SỰ PHÁT TRIỂN CỦA EUKARYOTE Năm 1965, Sydney Brenner mới trở thành thành viên của nhóm lần đầu tiên phân lập được mRNA. Ông đang tìm kiếm một sinh vật đơn giản để nghiên cứu tính đa bào và tìm ra Caenorhabditis elegans, một loài tuyến trùng dài 1

mm (giun tròn) thường sống trong đất. Nó cũng có thể sống trong phòng thí nghiệm, nơi nó đã trở thành sinh vật mẫu ưa thích của các nhà sinh học phát triển (xem Phần 19.4). Tuyến trùng có cơ thể trong suốt, phát triển trong vòng 3 ngày từ trứng được thụ tinh đến giun trưởng thành với gần 1.000 tế bào. Mặc dù có số lượng tế bào ít nhưng tuyến trùng có hệ thần kinh, tiêu hóa thức ăn, sinh sản hữu tính và già đi. Vì vậy, không có gì đáng ngạc nhiên khi người ta đã nỗ lực hết sức để giải trình tự bộ gen của sinh vật mẫu này. Bộ gen của C. Elegans (100 triệu bp) lớn gấp 8 lần so với bộ gen của nấm men Saccharomyces cerevisiae và có số lượng gen mã hóa protein nhiều gấp 3,3 lần (20.470). Các nghiên cứu về bất hoạt gen đã chỉ ra rằng loài giun này có thể tồn tại trong môi trường nuôi cấy trong phòng thí nghiệm với chỉ 10% số gen này. Vì vậy, bộ gen tối thiểu của giun có kích thước gấp đôi kích thước của nấm men, do đó, kích thước này gấp khoảng ba lần kích thước bộ gen tối thiểu của Mycoplasma. Những gen bổ sung này làm gì? Tất cả các tế bào đều phải có gen để tồn tại, phát triển và phân chia. Ngoài ra, các tế bào của sinh vật đa bào phải có các gen để giữ các tế bào lại với nhau để hình thành các mô, để biệt hóa tế bào và để giao tiếp giữa các tế bào.Nhìn vào Bảng 1 7.4, bạn sẽ nhận ra các chức năng mà chúng ta đã thảo luận ở các chương trước, bao gồm điều hòa gen (xem Chương 16) và giao tiếp tế bào (xem Chương 7). DROSOPHILA MELANOGASTER: LIÊN QUAN ĐẾN DI TRUYỀN VỚI GENOMICS Ruồi giấm Drosophila melanogaster là một sinh vật mẫu nổi tiếng. Các nghiên cứu về ruồi giấm đã đưa đến việc hình thành nhiều nguyên tắc di truyền cơ bản (xem Phần 12.4). Hơn 2.500 đột biến của D. melanogaster đã được mô tả vào những năm 1990 khi quá trình giải trình tự bộ gen bắt đầu diễn ra và chỉ riêng thực tế này đã là lý do chính đáng để giải trình tự DNA của ruồi giấm. Ruồi giấm là một sinh vật lớn hơn nhiều so với C. Elegans, cả về kích thước (nó có số lượng tế bào gấp mười lần) lẫn độ phức tạp, đồng thời nó trải qua các quá trình biến đổi phát triển phức tạp từ trứng thành ấu trùng, nhộng rồi trưởng thành. Không có gì ngạc nhiên khi bộ gen của ruồi (khoảng 140 triệu bp) lớn hơn bộ gen của C. Elegans. Nhưng như chúng tôi đã đề cập trước đó, kích thước bộ gen không nhất thiết phải tương quan với số lượng gen được mã hóa. Trong trường hợp này, bộ gen của ruồi giấm lớn hơn chứa ít gen hơn (15.016) so với bộ gen của tuyến trùng nhỏ hơn. Hình 17.8 tóm tắt chức năng của các gen Drosophila đã được mô tả cho đến nay; sự phân bố này là điển hình của sinh vật nhân chuẩn phức tạp. 17.8 Chức năng của bộ gen sinh vật nhân chuẩn Sự phân bố chức năng gen ở Drosophila melanogaster cho thấy một mô hình điển hình của nhiều sinh vật phức tạp.

17.3 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? 363 C. Elegans Các gen cần thiết cho protein đa bào/Số lượng gen miền chức năng Kiểm soát phiên mã Ngón tay kẽm; homeobox 540 Xử lý RNA Miền liên kết RNA 100 Truyền xung thần kinh Kênh ion bị kiểm soát 80 Hình thành mô Collagens 170 Tương tác tế bào Miền ngoại bào; glycotransferases 330 Các thụ thể liên kết với protein G truyền tín hiệu tế bào; kinase protein; protein phosphatase 1.290 ARABIDOPSIS: NGHIÊN CỨU BỘ GEN CỦA THỰC VẬT Khoảng 250.000 loài thực vật có hoa chiếm ưu thế trên đất liền và nước ngọt. Nhưng trong bối cảnh lịch sử sự sống, các loài thực vật có hoa còn khá trẻ, chỉ mới tiến hóa cách đây khoảng 200 triệu năm. Bộ gen của một số loài thực vật rất lớn - ví dụ, bộ gen của ngô có kích thước khoảng 3 tỷ bp và của lúa mì là 16 tỷ bp. Vì vậy, mặc dù về mặt tự nhiên, chúng ta quan tâm nhất đến bộ gen của thực vật mà chúng ta sử dụng làm thực phẩm và chất xơ, nhưng không có gì đáng ngạc nhiên khi các nhà khoa học lần đầu tiên chọn giải trình tự một loài thực vật có hoa đơn giản hơn. Arabidopsis thaliana, thale cress, là một thành viên của họ cải và từ lâu đã là sinh vật mẫu yêu thích của các nhà sinh học thực vật. Nó nhỏ (hàng trăm con có thể phát triển và sinh sản trong không gian mà trang này chiếm giữ), dễ thao tác và có bộ gen tương đối nhỏ 125 triệu bp. Bộ gen của cây Arabidopsis ước tính có khoảng 25.498 gen mã hóa protein, nhưng đáng chú ý là nhiều gen trong số này là các bản sao và có thể có nguồn gốc từ sự sắp xếp lại nhiễm sắc thể. Khi trừ đi những gen trùng lặp này khỏi tổng số, còn lại khoảng 15.000 gen duy nhất - tương tự như số lượng gen được tìm thấy ở ruồi giấm. Thật vậy, nhiều gen được tìm thấy ở những loài động vật này có những điểm tương đồng (các gen liên quan) ở cây Arabidopsis và các loài thực vật khác, cho thấy rằng thực vật và động vật có một tổ tiên chung. Nhưng Arabidopsis có một số gen giúp phân biệt nó với tư cách là một loài thực vật (Bảng 1 7.5). Chúng bao gồm các gen liên quan đến quá trình quang hợp, vận chuyển nước vào rễ và khắp cây, trong quá trình lắp ráp thành tế bào, trong quá trình hấp thu và trao đổi chất của BẢNG 17.5 Các gen của cây Arabidopsis chỉ có ở thực vật Chức năng Số lượng gen Thành tế bào và sự phát triển Kênh nước Quang hợp Phòng thủ và trao đổi chất 42 300 139 94 Arabidopsis 17.9 Bộ gen thực vật Ba bộ gen thực vật có chung một

bộ khoảng 21.000 gen dường như bao gồm "tối thiểu" bộ gen thực vật. các chất vô cơ từ môi trường và trong quá trình tổng hợp các phân tử cụ thể được sử dụng để bảo vệ chống lại vi khuẩn và động vật ăn cỏ (sinh vật ăn thực vật). Thực vật không thể thoát khỏi kẻ thù hoặc các điều kiện bất lợi khác như động vật, và vì vậy chúng phải đương đầu với hoàn cảnh hiện tại. Khả năng tạo ra hàng chục nghìn phân tử khác thường giúp chúng chiến đấu với kẻ thù và thích nghi với môi trường (xem Chương 39). Các gen đặc trưng cho cây trồng ở cây Arabidopsis cũng được tìm thấy trong bộ gen của các cây trồng khác, bao gồm lúa (Oryza sativa),cây trồng chính đầu tiên đã được xác định trình tự. Lúa là cây trồng quan trọng nhất thế giới; nó là thực phẩm chủ yếu trong chế độ ăn uống của 3 tỷ người. Mặc dù có bộ gen lớn hơn nhưng cây lúa lại có bộ gen tương tự đáng kể với bộ gen của cây Arabidopsis. Gần đây hơn, bộ gen của cây dương Populus trichocarpa đã được giải trình tự. Loại cây phát triển nhanh chóng này được sử dụng rộng rãi để sản xuất giấy và là nguồn cung cấp carbon cố định tiềm năng để sản xuất nhiên liệu. So sánh ba bộ gen cho thấy có nhiều gen chung, bao gồm bộ gen thực vật tối thiểu cơ bản (Hình 1 7.9). Sinh vật nhân chuẩn có họ gen Khoảng một nửa số gen mã hóa protein ở sinh vật nhân chuẩn tồn tại dưới dạng chỉ một bản sao trong bộ gen đơn bội (hai bản sao trong tế bào soma). Phần còn lại hiện diện ở dạng nhiều bản sao, phát sinh từ sự sao chép gen. Theo thời gian tiến hóa, các bản sao khác nhau của gen đã trải qua những đột biến riêng biệt, tạo ra các nhóm gen có liên quan chặt chẽ với nhau được gọi là họ gen. Một số họ gen, chẳng hạn như những họ mã hóa protein globin tạo nên huyết sắc tố, chỉ chứa một số thành viên. Các họ khác, chẳng hạn như các gen mã hóa các globulin miễn dịch tạo nên kháng thể, có hàng trăm thành viên. Trong bộ gen của con người, có khoảng 21.000 gen mã hóa protein, nhưng 16.000 trong số đó là thành viên của họ gen. Vì vậy, chỉ có khoảng một phần ba số gen của con người là duy nhất.



364 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen cụm gen a-globin DNA DNA “spacer” không mã hóa được tìm thấy giữa các thành viên trong họ gen. 17.10 Họ gen Globin Cụm a-globin và (3-globin của họ gen globin người nằm trên các nhiễm sắc thể khác nhau. Các gen của mỗi cụm được phân tách bằng DNA "spacer" không mã hóa. Các gen giả không chức năng được chỉ định bởi người Hy Lạp chữ psi (\j /). Gen y có hai biến thể là Ay và Gy. Trình tự DNA trong một họ gen thường khác nhau. Chỉ cần có ít nhất một thành viên mã hóa một protein

chức năng thì các thành viên khác có thể đột biến theo những cách làm thay đổi chức năng của các protein mà chúng mã hóa. Trong quá trình tiến hóa, sự sẵn có của nhiều bản sao của một gen cho phép lựa chọn các đột biến mang lại lợi thế trong những trường hợp nhất định. Nếu một gen đột biến là hữu ích, nó có thể được chọn cho các thế hệ tiếp theo Nếu gen bị đột biến bị mất hoàn toàn thì bản sao chức năng vẫn ở đó để thực hiện vai trò của nó. Họ gen mã hóa globin là một ví dụ điển hình về họ gen ở động vật có xương sống. globin là thành phần của hemoglobin và myoglobin (một protein liên kết oxy có trong cơ). Tất cả các gen globin đều phát sinh từ lâu từ một gen tổ tiên chung duy nhất. Ở người có ba thành phần chức năng của cụm a-globin và năm thành viên trong (cụm 3-globin (Hình 17.10). Ở người trưởng thành, mỗi phân tử hemoglobin là một tetramer chứa hai tiểu đơn vị a-globin giống hệt nhau, hai tiểu đơn vị p-globin giống hệt nhau , và bốn sắc tố heme (xem Hình 3.11). Trong quá trình phát triển của con người, các thành viên khác nhau của cụm gen globin được biểu hiện ở những thời điểm khác nhau và trong các mô khác nhau. Sự biểu hiện gen khác biệt này có ý nghĩa sinh lý rất lớn. Ví dụ, huyết sắc tố có chứa y-globin , một tiểu đơn vị có trong huyết sắc tố của bào thai người, liên kết 02 chặt chẽ hơn so với huyết sắc tố trưởng thành. Dạng chuyên biệt này của huyết sắc tố đảm bảo rằng trong nhau thai, 02 sẽ được chuyển từ máu mẹ sang thai nhi đang phát triển. máu. Ngay trước khi sinh, gan ngừng tổng hợp huyết sắc tố của thai nhi và các tế bào tủy xương tiếp quản, tạo thành dạng trưởng thành (2 a và 2 (3). Do đó, các huyết sắc tố có ái lực gắn kết khác nhau với 02 được cung cấp ở các giai đoạn phát triển khác nhau của con người . Ngoài các gen mã hóa protein, nhiều họ gen còn bao gồm các gen giả không có chức năng, được ký hiệu bằng chữ cái Hy Lạp psi (\|/) (xem Hình 17.10). Những gen giả này là kết quả của những đột biến gây mất chức năng chứ không phải là chức năng mới hoặc được nâng cao. Trình tự DNA của gen giả có thể không khác biệt nhiều so với trình tự của các thành viên khác trong gia đình. Chẳng hạn, nó có thể đơn giản là thiếu chất khởi động và do đó không thể được phiên mã. Hoặc nó có thể thiếu một vị trí nhận dạng cần thiết để loại bỏ một intron, do đó bản phiên mã mà nó tạo ra không được xử lý chính xác thành một mRNA trưởng thành hữu ích. Ở một số họ gen, gen giả nhiều hơn gen chức năng. Trong trường hợp này,dường như không có lợi ích tiến hóa nào cho việc loại bỏ các gen giả, mặc dù chúng không có chức năng rõ ràng. Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự lặp đi lặp lại Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự DNA lặp đi lặp lại không mã hóa cho các polypeptide. Chúng bao gồm các trình tự lặp lại nhiều, trình tự lặp lại vừa phải và các transposon. Các trình tự có tính lặp lại cao là các trình tự ngắn (dưới 100 bp) được lặp lại hàng nghìn lần theo các sắp xếp song song (cạnh nhau) trong bộ gen. Chúng không được phiên âm. Tỷ lệ của chúng trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn rất khác nhau, từ 10% ở người đến khoảng một nửa bộ gen ở một số loài ruồi giấm. Thông thường chúng được liên kết với chất dị nhiễm sắc, phần dày đặc, không hoạt động phiên mã của bộ gen. Các trình tự có tính lặp lại cao khác nằm rải rác xung quanh bộ gen. Ví dụ: các lần lặp song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnBộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự lặp đi lặp lại Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự

DNA lặp đi lặp lại không mã hóa cho các polypeptide. Chúng bao gồm các trình tự lặp lại nhiều, trình tự lặp lại vừa phải và các transposon. Các trình tự có tính lặp lại cao là các trình tự ngắn (dưới 100 bp) được lặp lại hàng nghìn lần theo các sắp xếp song song (cạnh nhau) trong bộ gen. Chúng không được phiên âm. Tỷ lệ của chúng trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn rất khác nhau, từ 10% ở người đến khoảng một nửa bộ gen ở một số loài ruồi giấm. Thông thường chúng được liên kết với chất dị nhiễm sắc, phần dày đặc, không hoạt động phiên mã của bộ gen. Các trình tự có tính lặp lại cao khác nằm rải rác xung quanh bộ gen. Ví dụ: các lần lặp song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnBộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự lặp đi lặp lại Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều trình tự DNA lặp đi lặp lại không mã hóa cho các polypeptide. Chúng bao gồm các trình tự lặp lại nhiều, trình tự lặp lại vừa phải và các transposon. Các trình tự có tính lặp lại cao là các trình tự ngắn (dưới 100 bp) được lặp lại hàng nghìn lần theo các sắp xếp song song (cạnh nhau) trong bộ gen. Chúng không được phiên âm. Tỷ lệ của chúng trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn rất khác nhau, từ 10% ở người đến khoảng một nửa bộ gen ở một số loài ruồi giấm. Thông thường chúng được liên kết với chất dị nhiễm sắc, phần dày đặc, không hoạt động phiên mã của bộ gen. Các trình tự có tính lặp lại cao khác nằm rải rác xung quanh bộ gen. Ví dụ: các lần lặp song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnCác trình tự có tính lặp lại cao là các trình tự ngắn (dưới 100 bp) được lặp lại hàng nghìn lần theo các sắp xếp song song (cạnh nhau) trong bộ gen. Chúng không được phiên

âm. Tỷ lệ của chúng trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn rất khác nhau, từ 10% ở người đến khoảng một nửa bộ gen ở một số loài ruồi giấm. Thông thường chúng được liên kết với chất dị nhiễm sắc, phần dày đặc, không hoạt động phiên mã của bộ gen. Các trình tự có tính lặp lại cao khác nằm rải rác xung quanh bộ gen. Ví dụ: các lần lặp song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnCác trình tự có tính lặp lại cao là các trình tự ngắn (dưới 100 bp) được lặp lại hàng nghìn lần theo các sắp xếp song song (cạnh nhau) trong bộ gen. Chúng không được phiên âm. Tỷ lệ của chúng trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn rất khác nhau, từ 10% ở người đến khoảng một nửa bộ gen ở một số loài ruồi giấm. Thông thường chúng được liên kết với chất dị nhiễm sắc, phần dày đặc, không hoạt động phiên mã của bộ gen. Các trình tự có tính lặp lại cao khác nằm rải rác xung quanh bộ gen. Ví dụ: các lần lặp song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnlặp lại song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào

cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnlặp lại song song ngắn (STR) từ 1 đến 5 bp có thể được lặp lại tới 100 lần tại một vị trí nhiễm sắc thể cụ thể. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá nhân và được kế thừa. Trong Chương 15, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng STR để nhận dạng các cá nhân (lấy dấu vân tay DNA). Các trình tự lặp lại vừa phải được lặp lại từ 10 đến 1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Những trình tự này bao gồm các gen được phiên mã để tạo ra tRNA và rRNA, được sử dụng trong quá trình tổng hợp protein. Tế bào tạo ra tRNA và rRNA liên tục, nhưng ngay cả ở tốc độ phiên mã tối đa, các bản sao đơn lẻ của gen tRNA và rRNA sẽ không đủ để cung cấp số lượng lớn các phân tử này mà hầu hết các tế bào cần. Do đó bộ gen có nhiều bản sao của các gen này. Ở động vật có vú, bốn phân tử rRNA khác nhau tạo nên ribosome: rRNA 18S, 5,8S, 28S và 5S. (S là viết tắt của đơn vị Svedberg, là thước đo kích thước.) Các rRNA 18S, 5,8S và 28S được phiên mã cùng nhau dưới dạng một phân tử RNA tiền thân duy nhất (Hình 17.11). Là kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnLà kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyểnLà kết quả của một số bước sau phiên mã, tiền chất được cắt thành ba sản phẩm rRNA cuối cùng và phần "khoảng cách" không mã hóa; ARN bị loại bỏ. Trình tự mã hóa các RNA này có tính lặp lại vừa phải ở người: tổng cộng 280 bản sao của trình tự này nằm thành cụm trên 5 nhiễm sắc thể khác nhau. Ngoài các gen RNA, hầu hết các trình tự lặp lại vừa phải là các transposon, giống như các transposon ở sinh vật nhân sơ mà chúng ta đã thảo luận trước đó, có thể di chuyển trong bộ gen. Transposon chiếm hơn 40% bộ gen của con người và khoảng 50% bộ gen của ngô, mặc dù tỷ lệ này nhỏ hơn (3-10%) ở nhiều sinh vật nhân chuẩn khác. Bảng 17.6 tóm tắt bốn loại transposon chính ở sinh vật nhân chuẩn. Ba loại - lặp lại đầu cuối dài (LTR), các phần tử xen kẽ dài (LINE) và các phần tử xen kẽ ngắn (SINE) - là retrotransposon. Retrotransposon di chuyển

17.3 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? 365 (A) DNA II II 1 Các rRNA phiên mã tiền rRNA Gen rRNA này được lặp lại nhiều lần (280 ở người). \ . . . .. _____ trong trong trong

Vùng đệm vùng được phiên mã S 5.8S I Các bước xử lý sẽ loại bỏ các vùng đệm trong vùng được phiên mã. v _ Ill 17.11 Một mã trình tự lặp lại vừa phải cho rRNA (A) Gen rRNA này, cùng với vùng đệm không được phiên mã của nó, được lặp lại 280 lần trong bộ gen của con người, với các cụm trên năm nhiễm sắc thể. (B) Ảnh hiển vi điện tử này cho thấy sự phiên mã của nhiều gen rRNA. (B) bộ gen theo một cách đặc biệt: chúng được phiên mã thành RNA, sau đó hoạt động như một khuôn mẫu cho DNA mới. DNA mới sẽ được chèn vào một vị trí mới trong bộ gen. Phần "sao chép và dán" cơ chế tạo ra hai bản sao của transposon: một ở vị trí ban đầu và một ở vị trí mới. Một loại retrotransposon SINE duy nhất, nguyên tố Alu 300 bp, chiếm 11% bộ gen của con người; nó hiện diện trong một triệu bản! SINE (ngắn <300 1.500.000 phần tử xen kẽ) DNA transposon 2.000-3.000 300.000 Transposon thuộc loại thứ tư, các transposon DNA, không sử dụng chất trung gian RNA. Giống như một số phần tử có thể thay thế ở sinh vật nhân sơ, chúng được tách ra khỏi vị trí ban đầu và chèn vào vị trí mới mà không được sao chép (cơ chế "cắt và dán"). Các chuỗi chuyển động này có vai trò gì trong tế bào? Câu trả lời tốt nhất cho đến nay dường như là transposon đơn giản là những ký sinh trùng trong tế bào có thể được nhân lên. Việc chèn một transposon vào một vị trí mới có thể gây ra những hậu quả nghiêm trọng. Ví dụ, việc chèn một transposon vào vùng mã hóa của gen sẽ gây ra đột biến (xem Hình 17.5). Hiện tượng này là nguyên nhân gây ra một số dạng bệnh di truyền hiếm gặp ở người, bao gồm bệnh máu khó đông và chứng loạn dưỡng cơ. Nếu việc chèn một transposon diễn ra trong dòng mầm sẽ tạo ra một giao tử có đột biến mới. Nếu việc chèn diễn ra trong tế bào soma, có thể dẫn đến ung thư. Đôi khi một gen lân cận có thể được sao chép cùng với một transposon, dẫn đến sự nhân đôi của gen. Một transposon có thể mang một gen hoặc một phần của nó đến một vị trí mới trong bộ gen, xáo trộn bảng di truyền BẢNG 17.6 Các nhóm yếu tố có thể thay thế chính trong lớp bộ gen của sinh vật nhân chuẩn Số chiều dài phần tử tính bằng (bp) Phần trăm bộ gen người của bộ gen người Retrotransposon LTR (lặp lại ở đoạn cuối dài) LINE (các phần tử dài, xen kẽ) 100-5.000 6.000-8.000 450.000 850.000

366 CHƯƠNG 1 7 Vật liệu gen và tạo ra gen mới. Rõ ràng, sự chuyển vị khuấy động nguồn gen trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn và do đó góp phần tạo ra biến dị di truyền. Transposon cũng có thể đóng một vai trò trong quá trình nội cộng sinh, quá trình mà lục lạp và ty thể được cho là có nguồn gốc từ các sinh vật nhân sơ từng sống tự do (xem Phần 5.5). Ở sinh vật nhân chuẩn hiện đại, lục lạp và ty thể chứa một số DNA, nhưng nhân chứa hầu hết các gen mã hóa các bào quan. protein. Nếu các bào quan từng độc lập thì ban đầu chúng phải chứa tất cả các gen đó. Các gen di chuyển đến nhân bằng cách nào? Họ có thể đã làm như vậy bằng cách hoán vị DNA giữa các bào quan và nhân, điều này vẫn còn xảy ra cho đến ngày nay. DNA còn lại trong các bào quan có thể là tàn dư của bộ gen của sinh vật nhân sơ hoàn chỉnh hơn. TÓM TẮT Bộ gen của sinh vật nhân chuẩn chứa nhiều gen hơn bộ gen của sinh vật nhân sơ. Một số gen này mã hóa các chức năng liên quan đến việc phân chia các tế bào nhân chuẩn; những người khác là cần thiết để hỗ trợ đa ce 1 1 u I a r. Trình tự bộ gen của các sinh vật mẫu đã được sử dụng để xác định các đặc điểm chung của bộ gen của sinh vật nhân chuẩn, bao gồm sự hiện diện của nhiều trình tự điều hòa, trình tự lặp đi lặp lại và DNA không mã hóa. Một số gen của sinh vật nhân chuẩn nằm trong các họ, có thể bao gồm các thành viên bị đột biến và không có chức năng. â€¢ Sự khác biệt chính giữa bộ gen của sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn là gì? Xem trang. 361 â€¢Mô tả một loại protein được tìm thấy ở C. Elegans có ít bản sao ở nấm men. Xem trang. 362 và Bảng 17.4 â€¢ Vai trò tiến hóa của các họ gen ở sinh vật nhân chuẩn là gì? Xem trang 363-364 và Hình 17.10 â€¢ Tại sao có nhiều bản sao của trình tự mã hóa rRNA trong bộ gen của động vật có vú? Xem trang. 364 â€¢ Transposon có thể có tác dụng gì đối với bộ gen? Xem trang 365-366 Việc phân tích bộ gen của sinh vật nhân chuẩn đã mang lại một lượng thông tin hữu ích khổng lồ, như chúng ta đã thấy. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn về bộ gen của con người. Đặc điểm của bộ gen người là gì? Kể từ khi trình tự bộ gen người đầu tiên được hoàn thành vào đầu thập kỷ đầu tiên của thiên niên kỷ này, bộ gen đơn bội của nhiều cá thể khác đã được giải trình tự và công bố. Với sự phát triển nhanh chóng của công nghệ giải trình tự, đã đến lúc một bộ gen của con người có thể được giải trình tự với chi phí dưới 1.000 USD. Trình tự bộ gen của con người có một số điều bất ngờ Sau đây chỉ là một số sự thật thú vị mà chúng ta đã biết về bộ gen của con người: Trong số 3,2 tỷ bp trong bộ gen người đơn bội, ước tính có khoảng 1,2% (khoảng 21.000 gen) tạo nên vùng mã hóa protein. Đây là một điều bất ngờ. Trước khi bắt đầu giải trình tự, sự đa dạng của protein ở người cho thấy có thể có từ 80.000 đến 150.000 gen trong bộ gen của con người.Số lượng gen thực tế - không nhiều

hơn ở ruồi giấm - có nghĩa là các cơ chế sau phiên mã (chẳng hạn như sự cắt ghép thay thế) phải tính đến số lượng protein quan sát được ở người. Nghĩa là, gen trung bình của con người phải mã hóa cho nhiều loại protein khác nhau. â€¢ Gen trung bình có 27.000 bp. Kích thước gen rất khác nhau, từ khoảng 1.000 bp đến 2,4 triệu bp. Người ta mong đợi sự thay đổi về kích thước gen do protein của con người (và RNA) có kích thước khác nhau, từ 100 đến khoảng 5.000 axit amin trên mỗi chuỗi polypeptide. “Hầu như tất cả các gen của con người đều có nhiều intron. • Khoảng một nửa bộ gen được tạo thành từ các transposon (xem Bảng 17.6) và các trình tự có tính lặp lại cao khác. Khi so sánh bộ gen của hai cá thể không liên quan, hầu hết trình tự - khoảng 99,5% - là giống hệt nhau. Bất chấp sự đồng nhất rõ ràng này, vẫn có nhiều điểm khác biệt và khi càng nhiều bộ gen được giải trình tự thì càng có nhiều biến thể được tìm thấy. Các ước tính hiện tại cho thấy mỗi bộ gen đơn bội chứa khoảng 3,3 triệu đa hình nucleotide đơn (SNP; phát âm là "snips") (xem Phần 15.3), vì vậy những đa hình này chiếm khoảng 1/5 biến thể giữa hai cá thể. Bốn phần năm còn lại là do sự thay đổi số lượng bản sao: sự khác biệt về số lượng bản sao trình tự phát sinh thông qua việc xóa, sao chép hoặc chuyển vị nhiễm sắc thể (xem Hình 15.4) hoặc do sao chép do chuyển vị gây ra. â € ¢ Các gen được phân bố không đồng đều trên bộ gen. Nhiễm sắc thể 19 có mật độ gen dày đặc, trong khi nhiễm sắc thể 8 có những đoạn dài không có vùng mã hóa. Nhiễm sắc thể Y có ít gen nhất (khoảng 230) và nhiễm sắc thể 1 có nhiều nhất (khoảng 3.000). Đi tới Media Clip 17.1 Một bất ngờ lớn từ Genomics Life10e.com/mc1 7.1 Bộ gen so sánh tiết lộ sự tiến hóa của bộ gen người So sánh giữa các bộ gen được giải trình tự từ sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn đã tiết lộ một số mối quan hệ tiến hóa giữa các gen. Một số gen có mặt ở cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, một số gen khác chỉ có ở sinh vật nhân chuẩn và những gen khác chỉ có ở động vật hoặc chỉ ở động vật có xương sống (Hình 17.12). Bộ gen của nhiều loài linh trưởng khác, bao gồm tất cả các loài vượn lớn, hiện đã được giải trình tự. Cuộc tìm kiếm đang được tiến hành để tìm ra một bộ gen của con người khác với những gen được tìm thấy ở các loài linh trưởng khác và điều đó khiến chúng ta trở nên độc nhất. Tinh tinh là họ hàng gần gũi nhất của chúng ta, có chung gần 99% trình tự DNA của chúng ta. Khỉ đột và đười ươi là gần nhất tiếp theo, với bộ gen tương ứng khoảng 98% và 97% với bộ gen của chúng ta. 0?Â £0 0I• Khoảng một nửa bộ gen được tạo thành từ các transposon (xem Bảng 17.6) và các trình tự có tính lặp lại cao khác. Khi so sánh bộ gen của hai cá thể không liên quan, hầu hết trình tự - khoảng 99,5% - là giống hệt nhau. Bất chấp sự đồng nhất rõ ràng này, vẫn có nhiều điểm khác biệt và khi càng nhiều bộ gen được giải trình tự thì càng có nhiều biến thể được tìm thấy. Các ước tính hiện tại cho thấy mỗi bộ gen đơn bội chứa khoảng 3,3 triệu đa hình nucleotide đơn (SNP; phát âm là "snips") (xem Phần 15.3), vì vậy những đa hình này chiếm khoảng 1/5 biến thể giữa hai cá thể. Bốn phần năm còn lại là do sự thay đổi số lượng bản sao: sự khác biệt về số lượng bản sao trình tự phát sinh thông qua việc xóa, sao chép hoặc chuyển vị nhiễm sắc thể (xem Hình 15.4) hoặc do sao chép do chuyển vị gây ra. â € ¢ Các gen được phân bố không đồng đều trên bộ gen. Nhiễm sắc thể 19 có mật độ gen dày đặc, trong khi nhiễm sắc thể 8 có những đoạn dài không có vùng mã hóa. Nhiễm sắc thể Y có ít gen nhất (khoảng 230) và nhiễm sắc thể 1 có nhiều nhất (khoảng 3.000). Đi tới Media Clip 17.1 Một bất ngờ lớn từ Genomics Life10e.com/mc1 7.1 Bộ gen so sánh tiết lộ sự tiến hóa của bộ gen người So sánh giữa các bộ gen được giải trình tự từ sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn đã tiết lộ một số mối quan hệ tiến hóa giữa các gen. Một số gen có mặt ở cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, một số gen khác chỉ có ở sinh vật nhân chuẩn và những gen khác chỉ có ở động vật hoặc chỉ ở động vật có xương sống (Hình 17.12). Bộ gen của nhiều loài linh trưởng khác, bao gồm tất cả các loài vượn lớn, hiện đã được giải trình tự. Cuộc tìm kiếm đang được tiến hành để tìm ra một bộ gen của con người khác với những gen được tìm thấy ở các loài linh trưởng khác và điều đó khiến chúng ta trở nên độc nhất. Tinh tinh là họ hàng gần gũi nhất của chúng ta, có chung gần 99% trình tự DNA của chúng ta. Khỉ đột và đười ươi là gần nhất tiếp theo, với bộ gen tương ứng khoảng 98% và 97% với bộ gen của chúng ta. 0?Â £0 0I• Khoảng một nửa bộ gen được tạo thành từ các transposon (xem Bảng 17.6) và các trình tự có tính lặp lại cao khác. Khi so sánh bộ gen của hai cá thể không liên quan, hầu hết trình tự - khoảng 99,5% - là giống hệt nhau. Bất chấp sự đồng nhất rõ ràng này, vẫn có nhiều điểm khác biệt và khi càng nhiều bộ gen được giải trình tự thì càng có nhiều biến thể được tìm thấy. Các ước tính hiện tại cho thấy mỗi bộ gen đơn bội chứa khoảng 3,3 triệu đa hình nucleotide đơn (SNP; phát âm là "snips") (xem Phần 15.3), vì vậy những đa hình này chiếm khoảng 1/5 biến thể giữa hai cá thể. Bốn phần năm còn lại là do sự thay đổi số lượng bản sao: sự khác biệt về số lượng bản sao trình tự phát sinh thông qua việc xóa, sao chép hoặc chuyển vị nhiễm sắc thể (xem Hình 15.4) hoặc do sao chép do

chuyển vị gây ra. â € ¢ Các gen được phân bố không đồng đều trên bộ gen. Nhiễm sắc thể 19 có mật độ gen dày đặc, trong khi nhiễm sắc thể 8 có những đoạn dài không có vùng mã hóa. Nhiễm sắc thể Y có ít gen nhất (khoảng 230) và nhiễm sắc thể 1 có nhiều nhất (khoảng 3.000). Đi tới Media Clip 17.1 Một bất ngờ lớn từ Genomics Life10e.com/mc1 7.1 Bộ gen so sánh tiết lộ sự tiến hóa của bộ gen người So sánh giữa các bộ gen được giải trình tự từ sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn đã tiết lộ một số mối quan hệ tiến hóa giữa các gen. Một số gen có mặt ở cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, một số gen khác chỉ có ở sinh vật nhân chuẩn và những gen khác chỉ có ở động vật hoặc chỉ ở động vật có xương sống (Hình 17.12). Bộ gen của nhiều loài linh trưởng khác, bao gồm tất cả các loài vượn lớn, hiện đã được giải trình tự. Cuộc tìm kiếm đang được tiến hành để tìm ra một bộ gen của con người khác với những gen được tìm thấy ở các loài linh trưởng khác và điều đó khiến chúng ta trở nên độc nhất. Tinh tinh là họ hàng gần gũi nhất của chúng ta, có chung gần 99% trình tự DNA của chúng ta. Khỉ đột và đười ươi là gần nhất tiếp theo, với bộ gen tương ứng khoảng 98% và 97% với bộ gen của chúng ta. 0?Â £0 0INhiễm sắc thể Y có ít gen nhất (khoảng 230) và nhiễm sắc thể 1 có nhiều nhất (khoảng 3.000). Đi tới Media Clip 17.1 Một bất ngờ lớn từ Genomics Life10e.com/mc1 7.1 Bộ gen so sánh tiết lộ sự tiến hóa của bộ gen người So sánh giữa các bộ gen được giải trình tự từ sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn đã tiết lộ một số mối quan hệ tiến hóa giữa các gen. Một số gen có mặt ở cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, một số gen khác chỉ có ở sinh vật nhân chuẩn và những gen khác chỉ có ở động vật hoặc chỉ ở động vật có xương sống (Hình 17.12). Bộ gen của nhiều loài linh trưởng khác, bao gồm tất cả các loài vượn lớn, hiện đã được giải trình tự. Cuộc tìm kiếm đang được tiến hành để tìm ra một bộ gen của con người khác với những gen được tìm thấy ở các loài linh trưởng khác và điều đó khiến chúng ta trở nên độc nhất. Tinh tinh là họ hàng gần gũi nhất của chúng ta, có chung gần 99% trình tự DNA của chúng ta. Khỉ đột và đười ươi là gần nhất tiếp theo, với bộ gen tương ứng khoảng 98% và 97% với bộ gen của chúng ta. 0?Â £0 0I

1 7.4 Đặc điểm của bộ gen người là gì? 367 Hệ thần kinh Hệ miễn dịch Tăng độ phức tạp Động vật có xương sống chỉ có 22% Chức năng cần thiết cho sự sống Tất cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn 21% Khoang tế bào Đa bào 17.12 Sự tiến hóa của bộ gen Một sự so sánh giữa bộ gen của con người và các bộ gen khác đã tiết lộ cách các gen có chức năng mới đã được thêm vào trong quá trình này của sự tiến hóa. Mỗi con số phần trăm đề cập đến các gen trong bộ gen của con người. Do đó, 21% gen của con người có các điểm tương đồng ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn khác, 32% gen của con người chỉ xuất hiện ở các sinh vật nhân chuẩn khác, v.v. Trình tự khỉ đột được hoàn thành vào năm 2012 và là bộ gen cuối cùng của loài vượn lớn được giải trình tự. Nhóm các nhà nghiên cứu quốc tế công bố trình tự này đã xác định được khoảng 500 gen mã hóa protein đã trải qua quá trình tiến hóa nhanh chóng ở người, tinh tinh và khỉ đột, bao gồm các gen liên quan đến thính giác và phát triển não bộ. Các phân tích sâu hơn về những trình tự này có thể tiết lộ các gen phân biệt chúng ta với các loài vượn khác và gen đó "làm cho con người trở thành con người". Những manh mối khác về "con người" gen có nguồn gốc từ việc giải trình tự bộ gen của họ hàng cổ xưa của con người. Một nhóm các nhà khoa học quốc tế do Svante Paabo dẫn đầu tại Viện Max Planck đã trích xuất và giải trình tự DNA từ xương của người Neanderthal, những người sống ở châu Âu cách đây tới 50.000 năm. Toàn bộ bộ gen của người Neanderthal đã được giải trình tự. Nó giống hơn 99% với DNA của con người chúng ta, chứng minh việc phân loại người Neanderthal là một phần của cùng một chi. Người đồng tính. Các cuộc so sánh giữa con người và người Neanderthal về các gen và đột biến cụ thể đang được tiến hành và đã tiết lộ một số sự thật thú vị: “Gen MC1R có liên quan đến sắc tố da và tóc. Một đột biến điểm được tìm thấy ở

người Neanderthal chứ không phải ở người đã khiến hoạt động của protein MC1R thấp hơn khi nó được đưa vào nuôi cấy tế bào. Hoạt động thấp hơn như vậy của MC1R được biết là mang lại làn da trắng và tóc đỏ ở người. Vì vậy, có vẻ như ít nhất một số người Neanderthal có thể có làn da nhợt nhạt và mái tóc đỏ (Hình 1 7.1 3). â€¢ Gen FOXP2 tham gia vào quá trình phát âm ở nhiều sinh vật, bao gồm cả chim và động vật có vú. Đột biến ở gen này dẫn đến suy giảm khả năng nói nghiêm trọng ở người. Gen FOXP2 của người Neanderthal giống hệt gen của con người, trong khi gen của tinh tinh hơi khác một chút. Điều này dẫn đến suy đoán rằng người Neanderthal có khả năng nói. “Mặc dù trình tự bộ gen của người và người Neanderthal rất giống nhau nhưng có sự khác biệt ở nhiều đột biến điểm và cách sắp xếp nhiễm sắc thể lớn hơn. Có 17.13 Trình tự và phân tích bộ gen của trẻ em người Neanderthal đã dẫn đến việc tái tạo lại một đứa trẻ người Neanderthal sống cách đây khoảng 60.000 năm. đặc biệt "con người" Trình tự DNA và cả những đặc điểm "Người Neanderthal" trình tự. Có sự kết hợp nào đó giữa cả hai, cho thấy con người và người Neanderthal đã giao phối với nhau, với sự chuyển giao DNA giữa hai người.Bộ gen của con người có những lợi ích tiềm năng trong y học. Hầu hết các kiểu hình phức tạp được xác định không phải bởi các gen đơn lẻ mà bởi nhiều gen tương tác với môi trường. Những giải thích về alen đơn của bệnh phenylketon niệu và thiếu máu hồng cầu hình liềm (xem Chương 15) không áp dụng cho các rối loạn phổ biến như tiểu đường, bệnh tim và bệnh Alzheimer. Để hiểu cơ sở di truyền của những căn bệnh này, các nhà sinh học hiện đang sử dụng công nghệ xác định kiểu gen nhanh để tạo ra "bản đồ haplotype". được sử dụng để xác định SNP có liên quan đến gen liên quan đến bệnh tật. BẢN ĐỒ HAPLOTYPE Các SNP khác nhau giữa các cá thể không được di truyền dưới dạng các alen độc lập. Đúng hơn, một tập hợp SNP hiện diện trên một đoạn nhiễm sắc thể thường được di truyền dưới dạng một đơn vị. Đoạn nhiễm sắc thể liên kết này được gọi là haplotype. Bạn có thể coi nhiễm sắc thể là một câu, haplotype là một từ và SNP là một chữ cái trong từ đó. Phân tích SNP nhanh hơn và ít tốn kém hơn so với giải trình tự toàn bộ bộ gen, do đó việc lập bản đồ haplotype cung cấp một lối tắt để xác định vị trí của gen và đột biến liên quan đến các bệnh cụ thể (xem Phần 15.3). Bằng cách so sánh các kiểu haplotype của các cá thể có và không có một bệnh di truyền cụ thể, có thể xác định được các locus di truyền liên quan đến bệnh (Hình 1 7.1 4). Các công nghệ mới liên tục được phát triển để phân tích hàng nghìn hoặc hàng triệu SNP trong bộ gen của các cá thể. Những công nghệ này bao gồm các phương pháp giải trình tự nhanh và





368 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen So sánh các cấu hình cho thấy SNP có liên quan đến bệnh tật. ™ _ w 17.14 Kiểu gen và bệnh tật SNP Quét bộ gen của những người mắc và không mắc các bệnh cụ thể cho thấy mối tương quan giữa SNP và các bệnh phức tạp. Các vi mảng DNA (xem Chương 18) phụ thuộc vào quá trình lai DNA để xác định các SNP cụ thể. Ví dụ: một microarray gồm 500.000 SNP đã được sử dụng để phân tích hàng nghìn người nhằm tìm ra SNP nào có liên quan đến các bệnh cụ thể. Lượng dữ liệu khổng lồ: 500.000 SNP, hàng nghìn người, hàng nghìn hồ sơ y tế. Với rất nhiều biến thể tự nhiên, các biện pháp thống kê về mối liên quan giữa haplotype và bệnh cần phải rất nghiêm ngặt. CÔNG NGHỆ KIỂU GEN VÀ GEN CÁ NHÂN Các xét nghiệm của Hiệp hội như mô tả ở trên đã tiết lộ các kiểu haplotype hoặc alen cụ thể có liên quan đến nguy cơ gia tăng khiêm tốn đối với các bệnh như ung thư vú, tiểu đường, viêm khớp, béo phì và bệnh tim mạch vành (Bảng 17.7). Các công ty tư nhân hiện có thể quét bộ gen của con người để tìm các biến thể này - và giá cho dịch vụ này ngày càng thấp. Tuy nhiên, tại thời điểm này vẫn chưa rõ một người không có triệu chứng nên làm gì với thông tin này, vì nhiều gen, ảnh hưởng của môi trường và tác động biểu sinh đều góp phần vào sự phát triển của những bệnh này. Tất nhiên, cách toàn diện nhất để phân tích bộ gen của một người là thực sự giải trình tự nó. Khi chi phí giải trình tự bộ gen nằm trong phạm vi hợp lý, thử nghiệm SNP có thể được thay thế. BẢNG17.7 SNP Quét bộ gen người và bệnh tật Vị trí của SNP (Số lượng nhiễm sắc thể) Phần trăm nguy cơ mắc bệnh gia tăng Dị hợp tử Đồng hợp tử Ung thư vú 8 20 63 Bệnh tim mạch vành 9 20 56 Đau tim 9 25 64 Béo phì 16 32 67 Bệnh tiểu đường 10 65 277 Ung thư tuyến tiền liệt 8 26 58 / \ Phân tích SNP được sử dụng để xác định những bệnh nhân sẽ phản ứng với thuốc và những bệnh nhân nào không. \ _ _ _ _ _ / Tất cả bệnh nhân có cùng chẩn đoán ! A * * * Mtit hi it* dùng thuốc hoặc bị tác dụng phụ. Những bệnh nhân này có gen khiến họ cần một loại thuốc hoặc liều lượng thay thế. ^ một phản ứng hiệu quả với thuốc. 17.15 Hệ gen dược động học Mối tương quan giữa kiểu gen và phản ứng với thuốc sẽ giúp các bác sĩ phát triển dịch vụ chăm sóc y tế cá nhân hóa. Các màu khác nhau biểu thị các cá nhân có SNP khác nhau. PH ARM ACOG ENOM ICS Biến thể di truyền có thể ảnh hưởng đến cách một cá nhân phản ứng với một loại thuốc cụ thể. Ví dụ, một loại thuốc có thể được biến đổi về mặt hóa học trong gan để làm cho nó hoạt động nhiều hơn hoặc ít hơn. Hãy xem xét một enzyme xúc tác cho phản ứng sau: Hoạt chất — > thuốc kém hoạt động Đột biến ở gen mã hóa enzyme này có thể làm cho enzyme kém hoạt động hơn. Đối với một liều thuốc nhất định, một người bị đột biến sẽ có nhiều thuốc hoạt động hơn trong máu so với người không bị đột biến. Vì vậy, liều lượng hiệu quả của thuốc sẽ thấp hơn ở người bị đột biến. Bây giờ hãy xem xét một trường hợp khác,trong đó men gan cần thiết để làm cho thuốc có tác dụng: Thuốc không hoạt động — > thuốc hoạt động Một người mang đột biến gen mã hóa men gan này sẽ không bị ảnh hưởng bởi thuốc vì enzyme kích hoạt không có mặt. Nghiên cứu về cách bộ gen của một cá nhân ảnh hưởng đến phản ứng của người đó với thuốc hoặc các tác nhân bên ngoài khác được gọi là dược động học. Giống như có thể xác định các haplotype hoặc SNP có liên quan đến tính nhạy cảm với bệnh cụ thể, cũng có thể xác định SNP có liên quan đến phản ứng thuốc cụ thể. Loại phân tích này giúp dự đoán liệu một loại thuốc có hiệu quả hay không. Mục tiêu là cá nhân hóa việc điều trị bằng thuốc để bác sĩ có thể biết trước liệu một cá nhân có được hưởng lợi từ một loại thuốc cụ thể hay không (Hình 1 7.1 5). Cách tiếp cận này cũng có thể được sử dụng để giảm tỷ lệ phản ứng có hại của thuốc bằng cách xác định những cá nhân sẽ chuyển hóa thuốc chậm, điều này có thể dẫn đến nồng độ thuốc trong cơ thể cao đến mức nguy hiểm.

17.5 Các nguyên tắc mới về protein và chuyển hóa tiết lộ điều gì? 369 RECAP Bộ gen đơn bội của con người có 3,2 tỷ bp, nhưng khoảng 1,2% bộ gen mã hóa cho protein. Hầu hết các gen của con người đều có thể được ghép nối thay thế; điều này có thể giải thích cho thực tế là có nhiều protein hơn gen. Lập bản đồ haplotype để tìm ra mối tương quan của SNP cụ thể với bệnh tật và tính nhạy cảm với thuốc hứa hẹn sẽ có y học cá nhân hóa. â€¢ Một số đặc điểm chính của bộ gen người là gì? Xem trang. 366 â€¢ Lập bản đồ haplotype hoạt động như thế nào trong y học cá nhân hóa? Xem trang 367-368 và Hình 17.14# 17.15 Giải trình tự bộ gen đã nâng cao hiểu biết của chúng ta về sinh học một cách đáng kể. Công nghệ thông lượng cao hiện đang được áp dụng cho các thành phần khác của tế bào: protein và chất chuyển hóa. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang kết quả của những nghiên cứu này. Các nguyên tắc mới về Proteomics và Metabolomics tiết lộ điều gì? "Bộ gen của con người là cuốn sách của cuộc sống." Những tuyên bố như thế này rất phổ biến vào thời điểm trình tự bộ gen của con người lần đầu tiên được tiết lộ. Chúng phản ánh "thuyết quyết định di truyền" rằng kiểu hình của một

người được xác định bởi kiểu gen của người đó. Nhưng có phải một sinh vật chỉ là sản phẩm của sự biểu hiện gen? Chúng tôi biết rằng không phải vậy. Các protein và các phân tử nhỏ hiện diện trong bất kỳ tế bào nào tại một thời điểm nhất định không chỉ phản ánh sự biểu hiện gen mà còn phản ánh sự biến đổi của môi trường nội bào và ngoại bào. Hai lĩnh vực mới đã xuất hiện để bổ sung cho bộ gen và chụp ảnh nhanh hoàn chỉnh hơn về tế bào và sinh vật: proteomics và metabolomics. Hệ protein phức tạp hơn bộ gen Như đã đề cập ở trên, nhiều gen mã hóa nhiều hơn một loại protein (Hình 17.16A). Sự ghép nối thay thế dẫn đến sự kết hợp khác nhau của các exon trong các mRNA trưởng thành được phiên mã từ một gen duy nhất (xem Hình 16.22). Các sửa đổi hậu dịch mã cũng làm tăng số lượng biến thể protein có thể được tạo ra từ một gen (xem Hình 14.20). Tuy nhiên, trong cơ thể đa bào, nhiều protein chỉ được sản xuất bởi một số tế bào nhất định trong những điều kiện cụ thể. Ngay cả các sinh vật đơn bào cũng chỉ biểu hiện một tập hợp con gen của chúng tại bất kỳ thời điểm cụ thể nào. Hệ protein là tổng số protein được tạo ra bởi một tế bào, mô hoặc sinh vật tại một thời điểm nhất định, trong những điều kiện xác định. Hai phương pháp thường được sử dụng để phân tích hệ protein: • Do thành phần axit amin (cấu trúc sơ cấp) độc đáo của chúng, hầu hết các protein đều có sự kết hợp độc đáo giữa điện tích và kích thước. Trên cơ sở hai đặc tính này, chúng có thể được phân tách bằng điện di trên gel hai chiều. Do đó, các protein riêng lẻ có thể được phân tích, giải trình tự và nghiên cứu (Hình 17.1 6 B). “Phương pháp quang phổ khối sử dụng nam châm điện để xác định protein theo khối lượng nguyên tử của chúng. Mỗi protein có một kiểu khối lượng nguyên tử riêng biệt. (A) Exon DNA j Intron mRNA Việc ghép nối thay thế có thể tạo ra các mRNA khác nhau...*â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢ â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢â€¢ Protein * kinase ...được dịch mã thành các protein khác nhau. Các biến đổi sau dịch mã của protein dẫn đến các cấu trúc và chức năng khác nhau. y (B) 2 CD Q_ CD CD -Q C o o CD CO Loại gel này phân tách hàng trăm protein theo hai chiều. Mỗi vị trí là một protein. Một protein riêng lẻ có thể được phân lập, giải trình tự và nghiên cứu. Lần phân tách đầu tiên (điện tích) 17.16 Proteomics (A) Một gen có thể mã hóa cho nhiều protein. (B) Protein của tế bào có thể được phân tách dựa trên điện tích và kích thước bằng điện di trên gel hai chiều. Hai sự phân tách có thể phân biệt hầu hết các protein với nhau. Mục đích cuối cùng của proteomics cũng đầy tham vọng như genomics. Trong khi genomics tìm cách mô tả bộ gen và sự biểu hiện của nó thì proteomics tìm cách xác định và mô tả đặc điểm của tất cả các protein được biểu hiện. So sánh các hệ protein của con người và các sinh vật nhân chuẩn khác đã tiết lộ một tập hợp protein phổ biến có thể được phân loại thành các nhóm có trình tự axit amin và chức năng tương tự nhau. Khi xem xét trên cơ sở toàn bộ sinh vật, 46% hệ protein nấm men, 43% hệ protein tuyến trùng và 61% hệ protein của ruồi đục quả đều có chung hệ protein của con người. Các phân tích chức năng chỉ ra rằng bộ 1.300 protein này cung cấp các chức năng trao đổi chất cơ bản của tế bào nhân chuẩn, chẳng hạn như quá trình đường phân, chu trình axit citric, vận chuyển màng, tổng hợp protein, sao chép DNA, v.v. (Hình 17.17). Tất nhiên, đây không phải là protein duy nhất của con người. Còn nhiều hơn nữa, có lẽ giúp phân biệt chúng ta với tư cách là sinh vật nhân chuẩn của con người. Như chúng tôi đã đề cập trước đây, protein có các vùng chức năng khác nhau được gọi là miền (ví dụ: miền liên kết với chất nền hoặc miền để bao bọc màng). Mặc dù một sinh vật cụ thể có thể có nhiều protein riêng biệt, nhưng những protein đó thường chỉ là sự kết hợp độc đáo của các miền tồn tại ở các sinh vật khác. Sự thay đổi lại bộ gen di truyền này là chìa khóa cho sự tiến hóa.So sánh các hệ protein của con người và các sinh vật nhân chuẩn khác đã tiết lộ một tập hợp protein phổ biến có thể được phân loại thành các nhóm có trình tự axit amin và chức năng tương tự nhau. Khi xem xét trên cơ sở toàn bộ sinh vật, 46% hệ protein nấm men, 43% hệ protein tuyến trùng và 61% hệ protein của ruồi đục quả đều có chung hệ protein của con người. Các phân tích chức năng chỉ ra rằng bộ 1.300 protein này cung cấp các chức năng trao đổi chất cơ bản của tế bào nhân chuẩn, chẳng hạn như quá trình đường phân, chu trình axit citric, vận chuyển màng, tổng hợp protein, sao chép DNA, v.v. (Hình 17.17). Tất nhiên, đây không phải là protein duy nhất của con người. Còn nhiều hơn nữa, có lẽ giúp phân biệt chúng ta với tư cách là sinh vật nhân chuẩn của con người. Như chúng tôi đã đề cập trước đây, protein có các vùng chức năng khác nhau được gọi là miền (ví dụ: miền liên kết với chất nền hoặc miền để bao bọc màng). Mặc dù một sinh vật cụ thể có thể có nhiều protein riêng biệt, nhưng những protein đó thường chỉ là sự kết hợp độc đáo của các miền tồn tại ở các sinh vật khác. Sự thay đổi lại bộ gen di truyền này là chìa khóa cho sự tiến hóa.So sánh các hệ protein của con người và các sinh vật nhân chuẩn khác đã tiết lộ một tập hợp protein phổ biến có thể được phân loại thành các nhóm có trình tự axit amin và chức năng tương tự nhau. Khi xem xét trên cơ sở toàn bộ sinh vật, 46% hệ protein nấm men, 43% hệ

protein tuyến trùng và 61% hệ protein của ruồi đục quả đều có chung hệ protein của con người. Các phân tích chức năng chỉ ra rằng bộ 1.300 protein này cung cấp các chức năng trao đổi chất cơ bản của tế bào nhân chuẩn, chẳng hạn như quá trình đường phân, chu trình axit citric, vận chuyển màng, tổng hợp protein, sao chép DNA, v.v. (Hình 17.17). Tất nhiên, đây không phải là protein duy nhất của con người. Còn nhiều hơn nữa, có lẽ giúp phân biệt chúng ta với tư cách là sinh vật nhân chuẩn của con người. Như chúng tôi đã đề cập trước đây, protein có các vùng chức năng khác nhau được gọi là miền (ví dụ: miền liên kết với chất nền hoặc miền để bao bọc màng). Mặc dù một sinh vật cụ thể có thể có nhiều protein riêng biệt, nhưng những protein đó thường chỉ là sự kết hợp độc đáo của các miền tồn tại ở các sinh vật khác. Sự thay đổi lại bộ gen di truyền này là chìa khóa cho sự tiến hóa.

370 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen 17.17 Protein của Proteome nhân chuẩn Khoảng 1.300 protein là phổ biến ở tất cả các sinh vật nhân chuẩn và thuộc các loại này. Mặc dù trình tự axit amin của chúng có thể khác nhau ở một mức độ hạn chế nhưng chúng thực hiện các chức năng thiết yếu giống nhau ở tất cả các sinh vật nhân chuẩn. Trao đổi chất là nghiên cứu về kiểu hình hóa học Nghiên cứu gen và protein đưa ra một bức tranh hạn chế về những gì đang diễn ra trong tế bào. Nhưng như chúng ta đã thấy, cả chức năng gen và chức năng protein đều bị ảnh hưởng bởi môi trường bên trong và bên ngoài tế bào. Nhiều protein là enzyme và hoạt động của chúng ảnh hưởng đến nồng độ cơ chất và sản phẩm của chúng. Vì vậy, khi hệ protein thay đổi, lượng phân tử nhỏ được gọi là chất chuyển hóa cũng thay đổi theo. Bộ chuyển hóa là tập hợp hoàn chỉnh các phân tử nhỏ có trong tế bào, mô hoặc sinh vật trong các điều kiện xác định. Chúng bao gồm: • Các chất chuyển hóa chính tham gia vào các quá trình bình thường, chẳng hạn như các chất trung gian trong các con đường như đường phân. Loại này cũng bao gồm hormone và các phân tử tín hiệu khác. â€¢ Các chất chuyển hóa thứ cấp, thường chỉ có ở một số sinh vật hoặc nhóm sinh vật cụ thể. Họ thường tham gia vào các phản ứng đặc biệt với môi trường. Ví dụ như thuốc kháng sinh do vi khuẩn tạo ra và nhiều loại hóa chất do thực vật tạo ra được sử dụng để chống lại mầm bệnh và động vật ăn cỏ. Không có gì đáng ngạc nhiên khi việc đo lường các chất chuyển hóa liên quan đến các công cụ phân tích phức tạp. Nếu bạn đã nghiên cứu về hóa học hữu cơ hoặc phân tích, bạn có thể quen thuộc với sắc ký khí và sắc ký lỏng hiệu năng cao, phân tách các phân tử, cũng như phép đo phổ khối và quang phổ cộng hưởng từ hạt nhân, được sử dụng để xác định chúng. Những phép đo này mang lại "ảnh chụp nhanh về hóa học"; của tế bào hoặc sinh vật, có thể liên quan đến trạng thái sinh lý. Đã có một số tiến bộ trong việc xác định hệ thống chuyển hóa của con người. Cơ sở dữ liệu do David Wishart và các đồng nghiệp tại Đại học Alberta tạo ra chứa hơn 6.500 mục nhập chất chuyển hóa. Thách thức hiện nay là liên hệ mức độ của các chất này với sinh lý học. Ví dụ, bạn có thể biết rằng lượng đường trong máu cao có liên quan đến bệnh tiểu đường. Nhưng còn giai đoạn đầu của bệnh tim thì sao? Có thể có một mẫu chất chuyển hóa được dùng để chẩn đoán bệnh này. Điều này có thể hỗ trợ chẩn đoán và điều trị sớm. Các nhà sinh học thực vật đang vượt xa các nhà nghiên cứu y học trong lĩnh vực chuyển hóa. Trong những năm qua, hàng chục nghìn chất chuyển hóa thứ cấp đã được xác định ở thực vật, nhiều chất trong số đó được tạo ra để ứng phó với những thách thức về môi trường. Một số vấn đề này sẽ được thảo luận ở Chương 39. Cơ chế trao đổi chất của sinh vật mẫu Arabidopsis thaliana đang được mô tả và sẽ cung cấp cái nhìn sâu sắc về cách thực vật đối phó với những căng thẳng như hạn hán hoặc sự tấn công của mầm bệnh. Kiến thức này có thể hữu ích trong việc tối ưu hóa sự phát triển của cây trồng cho nông nghiệp. RECAP Protein là tổng số protein được tạo ra bởi tế bào, mô,hoặc sinh vật trong những điều kiện cụ thể. Chất chuyển hóa là tổng hàm lượng của các phân tử nhỏ như chất trung gian trong quá trình trao đổi chất sơ cấp, hormone và chất chuyển hóa thứ cấp. Hệ protein và hệ chuyển hóa có thể được phân tích bằng các phương pháp hóa học để phân tách và xác định các phân tử. â€¢ Protein được phân tích như thế nào? Xem trang. 369 và Hình 17.17 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa bộ gen, bộ gen nguyên sinh và bộ chuyển hóa. Trình tự bộ gen của chó tiết lộ điều gì về các loài động vật khác? ĐÁP ÁN Một số giống chó có cơ chân phát triển cao và cho phép chúng chạy rất nhanh. Các phân tích về bộ gen đã chỉ ra rằng gen tạo ra myostatin, một loại protein ức chế sự phát triển của cơ bắp, bị đột biến và dẫn đến loại protein không hoạt động ở những con chó này. Việc thiếu myostatin dẫn đến cơ bắp to hơn (Hình 17.18). Hệ gen so sánh cho thấy gen myostatin cũng bị đột biến ở một giống gia súc có cơ bắp phát triển quá mức. Ở người có khả năng điều khiển myostatin để điều trị các bệnh lãng phí cơ như chứng loạn dưỡng cơ. Đúng như dự đoán, các vận động viên mong muốn có cơ bắp to hơn cũng rất quan tâm đến gen này và sản

phẩm protein của nó. 17.18 Gen cơ bắp Những con chó này đều là chó roi, nhưng con chó có cơ bắp (phải) có đột biến ở gen myostatin.

Tóm tắt chương 371 Bộ gen được sắp xếp như thế nào? Các phương pháp giải trình tự DNA mới liên quan đến việc thu nhỏ và phân tích trên máy tính. Ôn lại Hình 1 7.1 # HƯỚNG DẪN Animated 17.1, 17.2 â€¢ Các bộ gen được sắp xếp theo các đoạn chồng lên nhau, sau đó các đoạn này được xếp thành hàng để tạo ra trình tự cuối cùng. Ôn lại Hình 17.2 â€¢ Việc phân tích trình tự bộ gen cung cấp thông tin về các vùng mã hóa và không mã hóa protein. Xem lại Hình 17.3 CHƯƠNG TÓM TẮT 17 thời điểm khác nhau và trong các mô khác nhau. Một số thành viên của họ gen có thể là gen giả không có chức năng. Ôn lại Hình 17.10 â€¢ Các trình tự lặp lại có mặt trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Ôn lại Bảng 17.6 â€¢ Các trình tự lặp lại vừa phải bao gồm các trình tự mã hóa cho rRNA và transposon. Xem lại Hình 17.11 Đặc điểm của bộ gen người là gì? Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân sơ? “Giải trình tự DNA được sử dụng để nghiên cứu bộ gen của sinh vật nhân sơ có vai trò quan trọng đối với con người và hệ sinh thái. ™ Metagenomics là phương pháp xác định trình tự DNA mà không cần phân lập, phát triển và xác định các sinh vật có trong mẫu môi trường trước tiên. Nhiều trình tự trong số này là từ sinh vật nhân sơ mà trước đây các nhà sinh vật học chưa biết đến. Ôn lại Hình 17.4 â€¢ Các phần tử có thể thay thế và các transposon tổng hợp có thể di chuyển xung quanh bộ gen. Ôn lại Hình 17.5 â€¢ Đột biến transposon có thể được sử dụng để làm bất hoạt từng gen một. Sinh vật bị đột biến có thể được kiểm tra khả năng sống sót và một bộ gen nhân tạo được tạo ra dựa trên một bộ gen thiết yếu tối thiểu. Xem lại các hình 17.6, 17.7 Chúng ta đã học được gì từ việc giải trình tự bộ gen của sinh vật nhân chuẩn? “Trình tự bộ gen từ các sinh vật mẫu đã chứng minh một số đặc điểm chung của bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Ngoài ra, còn có các gen chuyên biệt dành cho việc phân chia, phát triển tế bào và các đặc điểm chỉ có ở thực vật. Ôn lại các bảng 17.2-17.5, Hình 17.8, 17.9 â€¢ Một số gen nhân chuẩn tồn tại dưới dạng thành viên của họ gen. Protein có thể được tạo ra từ những gen có liên quan chặt chẽ này với mức độ: Bộ gen đơn bội của con người có 3,2 tỷ bp. â€¢ Chỉ có khoảng 1,2 phần trăm bộ gen mã hóa cho protein; phần còn lại bao gồm các chuỗi lặp lại và DNA không mã hóa. “Hầu như tất cả các gen của con người đều có intron và việc ghép nối thay thế dẫn đến việc sản xuất nhiều hơn một protein trên mỗi gen. ™ Kiểu gen SNP (ánh xạ haplotype) tương quan với các biến thể trong bộ gen với các bệnh hoặc độ nhạy cảm với thuốc. Nó có thể dẫn đến y học cá nhân hóa. Ôn lại Hình 17.14 â€¢ Pharmacogenomics là phân tích di truyền được áp dụng cho quá trình chuyển hóa thuốc. Xem lại Hình 17.15 Các nguyên tắc mới về Proteomics và Metabolomics tiết lộ điều gì? #Proteome là tổng hàm lượng protein của cơ thể. â€¢ Có nhiều protein hơn số gen mã hóa protein trong bộ gen. • Proteinome có thể được phân tích bằng các phương pháp hóa học để phân tách và xác định protein. Chúng bao gồm điện di hai chiều và phép đo phổ khối. Xem Hình 17.16 â€¢ Bộ chuyển hóa là tổng hàm lượng của các phân tử nhỏ, chẳng hạn như các chất trung gian trong quá trình trao đổi chất sơ cấp, hormone và các chất chuyển hóa thứ cấp. Xem HOẠT ĐỘNG 17.1 để biết khái niệm về chương này [â– jrjBf"! Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is17 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Trình tự bộ gen được thực hiện a. một nhiễm sắc thể tại một thời điểm. b. trên toàn bộ phân tử DNA nhiễm sắc thể. c. trên các mảnh chồng chéo. d. bằng tay, với gel điện di lớn. đ. sử dụng đồng vị phóng xạ để đánh dấu DNA. 2. Bộ gen tối thiểu của Mycoplasma bộ phận sinh dục a. có 100 gen. b. đã được sử dụng để tạo ra loài mới. c. được tạo thành từ ARN. d. lớn hơn bộ gen của E. coli. đ. được bắt nguồn từ đột biến điểm ở mỗi gen. 3. Điều nào không đúng với metagenomics? Một. Nó đã được thực hiện với vi khuẩn. b. Nó đã tiết lộ nhiều loài mới. c. Nó đã tiết lộ nhiều khả năng trao đổi chất mới. d. Nó liên quan đến việc trích xuất DNA từ môi trường. đ. Nó không thể được thực hiện trên nước biển.

372 CHƯƠNG 1 7 Bộ gen 4. Transposon a. luôn sử dụng ARN để sao chép. b. dài khoảng 50 bp. c. được tạo thành từ DNA hoặc RNA. d. không chứa gen mã hóa protein. đ. chiếm hơn 40% bộ gen của con người. 5. Họ gen của động vật có xương sống a. chỉ chứa các gen hoạt động. b. bao gồm các globin. c. không được tạo ra bởi quá trình sao chép gen. d. tăng số lượng gen duy nhất trong bộ gen. đ. không được phiên âm. 6. Bộ gen của con người a. chứa rất ít trình tự lặp lại. b. có 3,2 tỷ bp. c. là 10% trình tự mã hóa protein. d. có các gen phân bố đều dọc theo nhiễm sắc thể. đ. có ít gen có intron. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Các gen mã hóa protein ở

sinh vật nhân thực khác với các gen mã hóa protein ở sinh vật nhân thực ở chỗ các gen mã hóa protein ở sinh vật nhân chuẩn a. có sợi đôi. b. chỉ hiện diện trong một bản sao duy nhất. c. chứa intron. d. có người quảng bá. đ. được phiên mã thành mARN. 8. So sánh bộ gen của nấm men và vi khuẩn cho thấy chỉ có nấm men mới có nhiều gen a. sự chuyển hoá năng lượng. b. tổng hợp vách tế bào. c. nhắm mục tiêu protein nội bào. d. Protein liên kết DNA. đ. ARN polymerase. 9. Bộ gen của ruồi giấm và tuyến trùng tương tự như bộ gen của nấm men, ngoại trừ việc các sinh vật trước đây có nhiều gen a. tín hiệu giữa các tế bào. b. tổng hợp polysaccharide. c. điều hòa chu kỳ tế bào. d. nhắm mục tiêu protein nội bào. đ. các yếu tố chuyển tiếp. 10. Tại sao việc xác định hệ protein và hệ chuyển hóa của sinh vật lại phức tạp hơn việc xác định bộ gen của nó? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 11. Bộ gen của lúa, lúa mì và ngô giống nhau và giống cây Arabidopsis về nhiều mặt. Thảo luận xem làm thế nào những cây này có thể có những loại protein rất khác nhau. 12. Đó là năm 2025. Bạn đang chăm sóc một bệnh nhân đang lo lắng về việc mắc bệnh ung thư thận giai đoạn đầu. Mẹ anh qua đời vì căn bệnh này. Một. Giả sử rằng các SNP liên kết với các gen liên quan đến sự phát triển của loại ung thư này đã được xác định. Làm thế nào bạn xác định được liệu người đàn ông này có khuynh hướng di truyền phát triển bệnh ung thư thận hay không? Giải thích cách bạn sẽ thực hiện phân tích. b. Làm thế nào bạn có thể xây dựng hồ sơ chuyển hóa cho bệnh ung thư thận và sau đó sử dụng nó để xác định xem bệnh nhân của bạn có bị ung thư thận hay không? c. Nếu bệnh nhân được chẩn đoán mắc bệnh ung thư bằng các phương pháp ở (a) và (b), bạn sẽ sử dụng dược động học như thế nào để chọn đúng loại thuốc điều trị khối u cho bệnh nhân này? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học CHƯƠNG 18.1 DNA tái tổ hợp là gì? 18.2 Các gen mới được đưa vào tế bào như thế nào? 18.3 Nguồn DNA nào được sử dụng trong nhân bản? 18.4 Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? 18.5 Công nghệ sinh học là gì? 18.6 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? NĂM 2010, giàn khoan dầu DEEPWATER HORIZON ở Vịnh Mexico phát nổ và dầu thô bắt đầu tràn ra khỏi giếng bên dưới nó. Dầu chảy không suy giảm trong ba tháng cho đến khi đầu giếng cuối cùng được đậy nắp; tổng cộng 210 triệu gallon đã được giải phóng. Vết dầu loang có thể nhìn thấy từ không gian - nó phá hủy môi trường sống ở biển và giết chết động vật hoang dã, trôi dạt vào các bãi biển, đồng thời làm ngừng hoạt động đánh bắt cá và du lịch trong khu vực. Những nỗ lực để loại bỏ vết loang khổng lồ bao gồm thu gom dầu, đốt và phân tán nó về mặt hóa học. Ngoài ra, các nhà khoa học còn xác định được vi khuẩn sống ở vùng biển vùng Vịnh có khả năng tiêu hóa và phân hủy các thành phần của dầu thô. Bất chấp những nỗ lực làm sạch và hoạt động của những vi khuẩn này, phần lớn dầu vẫn còn ở vùng Vịnh ngày nay. Xử lý sinh học - việc sử dụng vi sinh vật để loại bỏ các chất ô nhiễm trong môi trường - là một lựa chọn hấp dẫn để làm sạch các sự cố tràn dầu này. Một cách tiếp cận là khuyến khích sự phát triển của các vi sinh vật tự nhiên tiêu hóa các thành phần của dầu thô. Sau khi tàu chở dầu Exxon Valdez mắc cạn gần bờ biển Alaska vào năm 1989, phân đạm đã được bón cho các bãi biển gần đó để khuyến khích sự phát triển của vi khuẩn ăn dầu. Những cách tiếp cận tương tự đã được thử ở Kuwait, nơi giếng dầu bị phá hủy trong Chiến tranh vùng Vịnh năm 1991 đã dẫn tới tình trạng tràn dầu lớn. Nhưng sự thành công của các phương pháp này bị hạn chế do vi khuẩn tự nhiên chỉ tiêu hóa một số thành phần nhất định của dầu thô và do những khó khăn về mặt kỹ thuật trong việc đưa các sinh vật tiếp xúc với dầu. Trong cộng đồng khoa học, có sự quan tâm lớn đến việc tạo ra các sinh vật biến đổi gen có thể làm sạch dầu nhanh hơn và hiệu quả hơn. Dầu trên bãi biển Một vụ tràn dầu lớn từ giàn khoan ở Vịnh Mexico năm 2010 đã làm tràn dầu đến bờ biển. Trên bãi biển ở Louisiana này, những đống cát bị ô nhiễm khổng lồ đang chờ được làm sạch. Vi khuẩn xuất hiện tự nhiên đã phân hủy rất nhiều dầu, nhưng công nghệ sinh học có thể cải thiện quá trình này. Khả năng biến đổi gen của vi khuẩn để xử lý sinh học bắt đầu vào năm 1971. Ananda Chakrabarty, tại Trung tâm Nghiên cứu General Electric ở New York, đã sử dụng phương pháp lai di truyền để phát triển một chủng vi khuẩn Pseudomonas với nhiều gen để phân hủy các loại hydrocarbon khác nhau trong dầu. Ông và công ty của mình đã nộp đơn xin cấp bằng sáng chế để bảo vệ hợp pháp phát hiện của họ và thu lợi nhuận từ nó. Trong một vụ kiện mang tính bước ngoặt, Tòa án Tối cao Hoa Kỳ đã ra phán quyết vào năm 1980 rằng "một vi sinh vật sống do con người tạo ra có thể được cấp bằng sáng chế" theo Hiến pháp Hoa Kỳ. Ngành công nghiệp công nghệ sinh học đã phát triển mạnh mẽ kể từ đó.Nhiều sinh vật biến đổi gen (GMO) đã được phát triển và phê duyệt

để sử dụng trong nông nghiệp, y học và các ngành công nghiệp khác. Đồng thời, mối lo ngại về sự an toàn của GMO cũng được đặt ra. Đặc biệt, có những lo ngại có cơ sở liên quan đến hậu quả môi trường của việc phát hành các "siêu vi khuẩn" biến đổi gen; vào môi trường. Những cách tiếp cận như vậy để làm sạch môi trường vẫn còn ở giai đoạn thử nghiệm. m Có những ứng dụng nào khác của vi sinh vật trong việc làm sạch môi trường không? Xem câu trả lời ở trang 389.



374 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học DNA tái tổ hợp là gì? DNA tái tổ hợp là một phân tử DNA được tạo ra trong phòng thí nghiệm bằng cách sử dụng ít nhất hai nguồn DNA khác nhau. Trong

Chương 15 chúng ta đã thảo luận về việc sử dụng enzyme giới hạn (endonuclease giới hạn) để phát hiện đột biến. Những enzyme vi khuẩn này cũng được sử dụng trong phòng thí nghiệm để cắt (tách) DNA. Vào cuối những năm 1960, các nhà khoa học đã phát hiện ra các enzyme khác hoạt động trên DNA. Một enzyme như vậy là DNA ligase, xúc tác cho sự liên kết các đoạn DNA; một trong những chức năng của nó là nối các đoạn Okazaki trong quá trình sao chép DNA (xem Phần 13.3). Với những enzyme này trong tay, các nhà khoa học có thể cắt các phân tử DNA và sau đó ghép các mảnh lại với nhau thành những tổ hợp mới ("tái kết hợp" các mảnh DNA). Năm 1973, Stanley Cohen tại Đại học Stanford, Herbert Boyer tại Đại học California và các đồng nghiệp của họ đã làm được điều đó. Họ đã phân lập được hai plasmid khác nhau (các phân tử DNA hình tròn sao chép độc lập trong tế bào vi khuẩn; xem Hình 12.24) từ Escherichia coli. Những plasmid này chứa các gen kháng kháng sinh khác nhau. Các nhà khoa học cắt hai plasmid bằng enzyme giới hạn, trộn các mảnh lại với nhau và sau đó sử dụng DNA ligase để nối lại các mảnh. Sản phẩm của phản ứng thắt này được đưa vào các tế bào E. coli mới và các tế bào này được nuôi cấy trên môi trường rắn chứa cả hai loại kháng sinh. (Xem Phần 18.2 để thảo luận về cách DNA được đưa vào tế bào.) Một số vi khuẩn đã được biến nạp bằng plasmid tái tổ hợp chứa cả hai gen kháng kháng sinh và có thể phát triển trên môi trường (Hình 1 8.1). Với thí nghiệm này, công nghệ DNA tái tổ hợp đã ra đời. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn điều gì xảy ra khi DNA bị cắt bằng enzyme cắt giới hạn và sau đó nối lại bằng DNA ligase. Một số enzyme giới hạn nhận biết các trình tự DNA palindromic - các trình tự đọc theo cùng một cách theo cả hai hướng. Ví dụ: bạn có thể đọc trình tự nhận dạng DNA của enzyme giới hạn EcoRl từ 5' đến 3' như GAATTC trên cả hai sợi: 5' . GAATTC. 3' 3' . CTTAAG. 5' Một số enzym giới hạn cắt DNA thẳng qua giữa vùng palindrome, tạo ra các đoạn DNA "có đầu cùn". mảnh vỡ. Những loại khác, chẳng hạn như EcoRl, thực hiện các vết cắt so le - chúng cắt liên kết phosphodiester của một sợi trong chuỗi xoắn kép cách xa nơi chúng cắt sợi kia một vài bazơ (Hình 1 8.2). Sau khi EcoRl thực hiện hai vết cắt trên các sợi bổ sung, các đầu của sợi chỉ được giữ với nhau bằng liên kết hydro giữa bốn cặp bazơ. Ở nhiệt độ ấm (trên nhiệt độ phòng), các liên kết hydro này quá yếu để giữ hai sợi lại với nhau, do đó DNA sẽ tách thành các mảnh khi được làm ấm. Mỗi mảnh mang một sợi đơn "nhô ra" tại vị trí từng vết cắt.Những phần nhô ra này được gọi là các đầu dính vì chúng có các trình tự bazơ cụ thể có thể liên kết bằng cách ghép cặp bazơ với các đầu dính bổ sung. Bất kỳ hai đầu dính nào bổ sung cho nhau đều có thể tạo thành liên kết hydro với nhau. Các đầu dính của DNA tái tổ hợp NVESTIGATINGLIFEI 18.1 ban đầu Với việc phát hiện ra các enzyme giới hạn và DNA ligase, người ta đã có thể kết hợp các đoạn DNA từ các nguồn khác nhau trong phòng thí nghiệm. Nhưng liệu “DNA tái tổ hợp” như vậy có tồn tại được không? có chức năng khi đưa vào tế bào sống? Kết quả của thí nghiệm này đã thay đổi hoàn toàn phạm vi nghiên cứu di truyền, nâng cao kiến thức của chúng ta về cấu trúc và chức năng gen, đồng thời mở ra lĩnh vực công nghệ sinh học mới.3 GIẢ Thuyết Các plasmid tái tổ hợp chức năng sinh học có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Phương pháp Plasmid của E. coli mang gen kháng kháng sinh kanamycin (K) hoặc tetracycline (T) được cắt bằng enzyme giới hạn. Plasmid được cắt Plasmid không bị cắt E. coli plasmid â– Plasmid đã cắt được trộn với DNA ligase để tạo thành DNA tái tổ hợp. Các plasmid được đưa vào E. coli. Kết quả Một số vi khuẩn E. coli kháng cả hai loại kháng sinh. Không có vi khuẩn E. coli nào kháng được cả hai loại kháng sinh. KẾT LUẬN Hai đoạn DNA với các gen khác nhau có thể được nối với nhau để tạo thành phân tử DNA tái tổ hợp và DNA thu được có chức năng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aCohen, SN và cộng sự. 1973. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 70: 3240-3244. Đi tới Media Clip 18.1 Những góc nhìn ấn tượng về quá trình tạo ra DNA tái tổ hợp Lifel Oe.com/mcl Phân tử 8.1 có thể nối lại hoặc hai đoạn khác nhau có thể nối lại (xem Hình 18.2). Thật vậy, một mảnh từ một nguồn, chẳng hạn như con người, có thể được nối với một mảnh từ nguồn khác, chẳng hạn như vi khuẩn. Ban đầu các mảnh chỉ được giữ với nhau bằng liên kết hydro yếu, nhưng enzyme ligase xúc tác sự hình thành liên kết cộng hóa trị giữa các nucleotide liền kề ở đầu các mảnh, nối chúng lại để tạo thành một phân tử lớn hơn. Ngoài EcoRl, còn có hàng trăm enzyme hạn chế khác, mỗi loại có trình tự nhận biết riêng. Với những công cụ này – các enzym giới hạn và DNA ligase – các nhà khoa học có thể cắt và nối lại các phân tử DNA khác nhau từ bất kỳ và tất cả các nguồn.coli mang gen kháng kháng sinh kanamycin (K) hoặc tetracycline (T) được cắt bằng enzyme hạn chế. Plasmid được cắt Plasmid không bị cắt E. coli plasmid â– Plasmid đã cắt được trộn với DNA ligase để tạo thành DNA tái tổ hợp. Các plasmid được đưa vào E. coli. Kết quả Một số vi khuẩn E. coli kháng cả hai loại kháng sinh. Không có vi khuẩn E. coli nào kháng

được cả hai loại kháng sinh. KẾT LUẬN Hai đoạn DNA với các gen khác nhau có thể được nối với nhau để tạo thành phân tử DNA tái tổ hợp và DNA thu được có chức năng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aCohen, SN và cộng sự. 1973. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 70: 3240-3244. Đi tới Media Clip 18.1 Những góc nhìn ấn tượng về quá trình tạo ra DNA tái tổ hợp Lifel Oe.com/mcl Phân tử 8.1 có thể nối lại hoặc hai đoạn khác nhau có thể nối lại (xem Hình 18.2). Thật vậy, một mảnh từ một nguồn, chẳng hạn như con người, có thể được nối với một mảnh từ nguồn khác, chẳng hạn như vi khuẩn. Ban đầu các mảnh chỉ được giữ với nhau bằng liên kết hydro yếu, nhưng enzyme ligase xúc tác sự hình thành liên kết cộng hóa trị giữa các nucleotide liền kề ở đầu các mảnh, nối chúng lại để tạo thành một phân tử lớn hơn. Ngoài EcoRl, còn có hàng trăm enzyme hạn chế khác, mỗi loại có trình tự nhận biết riêng. Với những công cụ này – các enzym giới hạn và DNA ligase – các nhà khoa học có thể cắt và nối lại các phân tử DNA khác nhau từ bất kỳ và tất cả các nguồn.coli mang gen kháng kháng sinh kanamycin (K) hoặc tetracycline (T) được cắt bằng enzyme hạn chế. Plasmid được cắt Plasmid không bị cắt E. coli plasmid â– Plasmid đã cắt được trộn với DNA ligase để tạo thành DNA tái tổ hợp. Các plasmid được đưa vào E. coli. Kết quả Một số vi khuẩn E. coli kháng cả hai loại kháng sinh. Không có vi khuẩn E. coli nào kháng được cả hai loại kháng sinh. KẾT LUẬN Hai đoạn DNA với các gen khác nhau có thể được nối với nhau để tạo thành phân tử DNA tái tổ hợp và DNA thu được có chức năng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aCohen, SN và cộng sự. 1973. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 70: 3240-3244. Đi tới Media Clip 18.1 Những góc nhìn ấn tượng về quá trình tạo ra DNA tái tổ hợp Lifel Oe.com/mcl Phân tử 8.1 có thể nối lại hoặc hai đoạn khác nhau có thể nối lại (xem Hình 18.2). Thật vậy, một mảnh từ một nguồn, chẳng hạn như con người, có thể được nối với một mảnh từ nguồn khác, chẳng hạn như vi khuẩn. Ban đầu các mảnh chỉ được giữ với nhau bằng liên kết hydro yếu, nhưng enzyme ligase xúc tác sự hình thành liên kết cộng hóa trị giữa các nucleotide liền kề ở đầu các mảnh, nối chúng lại để tạo thành một phân tử lớn hơn. Ngoài EcoRl, còn có hàng trăm enzyme hạn chế khác, mỗi loại có trình tự nhận biết riêng. Với những công cụ này – các enzym giới hạn và DNA ligase – các nhà khoa học có thể cắt và nối lại các phân tử DNA khác nhau từ bất kỳ và tất cả các nguồn.

18.2 Các gen mới được đưa vào tế bào như thế nào? 375 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: DNA tái tổ hợp Giấy gốc Cohen, S. N., A. C. Y. Chang, H. W. Boyer và R. B. Helling. 1973. Xây dựng các plasmid vi khuẩn có chức năng sinh học trong ống nghiệm. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 70: 3240-3244. Phân tích dữ liệu Vào những năm 1960, các nhà khoa học đã phát hiện ra enzyme giới hạn và DNA ligase. Năm 1973, Stanley Cohen, Hebert Boyer và các đồng nghiệp đã sử dụng hai enzyme này làm thuốc thử hóa học để chứng minh rằng các plasmid tái tổ hợp có chức năng sinh học có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm (xem Hình 18.1). Cụ thể, họ đã sử dụng enzyme giới hạn EcoRI để cắt hai plasmid của E. coli, một chứa gen kháng kanamycin và một chứa gen kháng tetracycline. Các mảnh này được trộn lẫn với nhau và DNA ligase được sử dụng để nối chúng lại thành những tổ hợp ngẫu nhiên. Các phân tử được nối sau đó được đưa trở lại vào E. coli. Một số tế bào biến nạp có khả năng kháng cả hai loại kháng sinh, cho thấy rằng chúng đã được biến nạp với một plasmid tái tổ hợp chứa cả gen kháng tetracycline và kanamycin. Với thí nghiệm mang tính bước ngoặt về DNA tái tổ hợp này, Cohen đã được trao giải thưởng Nobei năm 1986. CÂU HỎI 1 Hai plasmid được sử dụng trong nghiên cứu này. Một loại, pSCIOI, có gen kháng tetracycline, và loại còn lại, pSC102, có gen kháng kanamycin. Trong một thí nghiệm, một số pSCIOI được cắt bằng enzyme giới hạn EcoRI nhưng không được gắn kín bằng DNA ligase. pSCIOI bị cắt hoặc còn nguyên vẹn được sử dụng để biến nạp các tế bào E. coli nhạy cảm với kháng sinh. Các tế bào biến nạp được đặt trên môi trường chứa tetracycline, kanamycin hoặc chloramphenicol (một loại kháng sinh khác). Các kết quả được thể hiện trong BẢNG A. Bạn có thể kết luận gì từ thí nghiệm này? CÂU HỎI 2 Trong một thí nghiệm khác, pSCIOI và pSC102 được trộn lẫn và xử lý theo nhiều cách khác nhau. Hỗn hợp này được sử dụng để biến đổi vi khuẩn E. coli nhạy cảm với kháng sinh. Ba phương pháp xử lý là: còn nguyên vẹn ("Không có"), cắt bằng EcoRI và cắt bằng EcoRI sau đó được niêm phong bằng DNA ligase. Các kết quả được thể hiện trong BẢNG B. Việc xử lý bằng DNA ligase có cải thiện hiệu quả của quá trình biến đổi gen bằng các plasmid bị cắt không? Bằng chứng định lượng cho tuyên bố của bạn là gì? CÂU HỎI 3 Làm thế nào mà vi khuẩn kháng thuốc lại phát sinh ở

vùng "Không" Xử lý ADN? CÂU HỎI 4 Việc xử lý bằng EcoRI + DNA ligase có làm tăng số lượng vi khuẩn kháng thuốc gấp đôi so với mức kiểm soát không? Dữ liệu nào cung cấp bằng chứng cho tuyên bố của bạn? CÂU HỎI 5 Đối với phương pháp xử lý ligase EcoRI + DNA, hãy so sánh số lượng chất biến đổi kháng với riêng tetracycline hoặc kanamycin với số lượng có khả năng kháng gấp đôi. Điều gì tạo nên sự khác biệt lớn? (Gợi ý: xem Hình 18.2.) BẢNG A Chất biến đổi trên mỗi pg DNA Plasmid Tetracycline Kanamycin Intact pSCIOI 3 x 105 Không có pSCIOI 2 được xử lý bằng EcoRI.8 xIO4 Không BẢNG B Chất biến đổi trên mỗi pg DNA Xử lý DNA Tetracycline Kanamycin Tetracycline và Kanamycin Không 2 x 105 1 x 105 2 x 102 EcoRI 1 x 104 1,1 x 1 03 7 x 101 EcoRI + DNA ligase 1,2 xIO4 1,3 xIO3 5,7 xIO2 Đi tới BioPortal cho tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU bao gồm các chuỗi DNA được tổng hợp nhân tạo. Gần đây, các công cụ mới đã được phát triển để tạo DNA tái tổ hợp. Các phương pháp dựa trên phản ứng chuỗi polymerase (PCR) cho phép kết hợp hai phân tử DNA bất kỳ mà không cần đặt vị trí thuận tiện của enzyme giới hạn. Thậm chí còn có các phương pháp xây dựng nhiều gen nhân tạo bằng cách sử dụng các vi mạch có thể lập trình được. Bất chấp những tiến bộ này, enzyme giới hạn và DNA ligase vẫn được sử dụng thường xuyên để xây dựng DNA tái tổ hợp trong phòng thí nghiệm sinh học. DNA tái tổ hợp không có ý nghĩa sinh học cho đến khi nó được đưa vào bên trong tế bào sống, tế bào này có thể sao chép và phiên mã thông tin di truyền được cấy ghép. Làm thế nào DNA tái tổ hợp được tạo ra trong phòng thí nghiệm có thể được đưa vào và biểu hiện trong tế bào sống? M8.2J Các gen mới được đưa vào tế bào như thế nào? RECAP 18.1 Các đoạn DNA từ nhiều nguồn khác nhau có thể được liên kết với nhau để tạo thành DNA tái tổ hợp. “ Cohen và Boyer đã tạo ra DNA tái tổ hợp đầu tiên như thế nào? Xem Hình 18.1 – Làm thế nào một vết cắt so le trong DNA tạo ra một "đầu dính"? Xem trang. 374 và Hình 18.2 Một mục tiêu của công nghệ DNA tái tổ hợp là nhân bản - nghĩa là tạo ra nhiều bản sao giống hệt nhau của - một gen cụ thể. Chúng ta đã thấy thuật ngữ "bản sao" được sử dụng trong bối cảnh toàn bộ tế bào hoặc sinh vật (xem Chương 11 và 12) giống hệt nhau về mặt di truyền. Một gen có thể được nhân bản bằng cách đưa nó vào tế bào vi khuẩn như E. coli. Vi khuẩn được phép sinh sản và nhân lên thành hàng triệu tế bào giống hệt nhau, tất cả đều mang bản sao của gen. Nhân bản có thể được thực hiện để phân tích.“ Cohen và Boyer đã tạo ra DNA tái tổ hợp đầu tiên như thế nào? Xem Hình 18.1 – Làm thế nào một vết cắt so le trong DNA tạo ra một "đầu dính"? Xem trang. 374 và Hình 18.2 Một mục tiêu của công nghệ DNA tái tổ hợp là nhân bản - nghĩa là tạo ra nhiều bản sao giống hệt nhau của - một gen cụ thể. Chúng ta đã thấy thuật ngữ "bản sao" được sử dụng trong bối cảnh toàn bộ tế bào hoặc sinh vật (xem Chương 11 và 12) giống hệt nhau về mặt di truyền. Một gen có thể được nhân bản bằng cách đưa nó vào tế bào vi khuẩn như E. coli. Vi khuẩn được phép sinh sản và nhân lên thành hàng triệu tế bào giống hệt nhau, tất cả đều mang bản sao của gen. Nhân bản có thể được thực hiện để phân tích.“ Cohen và Boyer đã tạo ra DNA tái tổ hợp đầu tiên như thế nào? Xem Hình 18.1 – Làm thế nào một vết cắt so le trong DNA tạo ra một "đầu dính"? Xem trang. 374 và Hình 18.2 Một mục tiêu của công nghệ DNA tái tổ hợp là nhân bản - nghĩa là tạo ra nhiều bản sao giống hệt nhau của - một gen cụ thể. Chúng ta đã thấy thuật ngữ "bản sao" được sử dụng trong bối cảnh toàn bộ tế bào hoặc sinh vật (xem Chương 11 và 12) giống hệt nhau về mặt di truyền. Một gen có thể được nhân bản bằng cách đưa nó vào tế bào vi khuẩn như E. coli. Vi khuẩn được phép sinh sản và nhân lên thành hàng triệu tế bào giống hệt nhau, tất cả đều mang bản sao của gen. Nhân bản có thể được thực hiện để phân tích.

376 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và Công nghệ sinh học | EcoRI cắt hai chuỗi DNA ở hai điểm khác nhau theo trình tự nhận dạng nhạt màu. EcoRI cắt theo mũi tên đỏ DNA CGATCCAGG AATTCATCCAGCC gctaggtccttaa|gtaggtcgg AGGCTCTAG o S3 1 – o 1â€” 1 â€” o 1â€” ! TCCGAGATCTTAAGAAGATCGA t i CGATCCAGG AATTCATCCAGCC AGGCTCTAG AATTCTTCTAGCT GCTAGGTCCTTAA GTAGGTCGG TCCGAGATCTTAA GAAGATCGA CGATCCAGGAATTCTTCTAGCT GCTAGGTCCTTAAGAAGATCGA 1 (c) Các đầu dính có thể liên kết hydro với các đầu dính bổ sung từ các DNA khác và DNA tái tổ hợp thu được có thể được gắn kín bằng DNA ligase. Các sợi riêng biệt có “đầu dính” với phần đế không ghép đôi. CGATCCAGGAATTCATCCAGCC AGGCTCTAGAATTCTTCTAGCT GCTAGGTCCTTAAGTAGGTCGG TCCGAGATCTTAAGAAGATCGA Chỉ một phần nhỏ sản phẩm là tái tổ hợp. Phản ứng phổ biến nhất là tái tạo lại các DNA ban đầu. 18.2 Cắt, nối và nối DNA Một số enzyme giới hạn (EcoRI được trình bày ở đây) thực hiện các vết cắt so le trong DNA. EcoRI có thể được sử dụng để cắt hai phân tử DNA khác nhau (màu xanh và màu cam). Các bazơ tiếp xúc có thể liên kết hydro với các bazơ

tiếp xúc bổ sung trên các đoạn DNA khác, tạo thành DNA tái tổ hợp. DNA ligase ổn định phân tử tái tổ hợp bằng cách hình thành liên kết cộng hóa trị trong khung DNA. để sản xuất một lượng lớn sản phẩm protein hoặc như một bước hướng tới việc tạo ra một sinh vật có kiểu hình mới. DNA tái tổ hợp được nhân bản bằng cách chèn nó vào tế bào chủ trong một quá trình được gọi là biến đổi - hoặc chuyển nhiễm nếu tế bào chủ có nguồn gốc từ động vật. Tế bào chủ hoặc sinh vật chứa DNA tái tổ hợp được gọi là tế bào hoặc sinh vật chuyển gen và DNA không bản địa được gọi là gen chuyển. Ở phần sau của chương này, chúng ta sẽ gặp nhiều ví dụ về sinh vật chuyển gen, bao gồm nấm men, chuột, cây lúa mì và thậm chí cả bò. Các phương pháp khác nhau được sử dụng để tạo ra các tế bào chuyển gen. Nói chung, các phương pháp này không hiệu quả vì chỉ một số tế bào tiếp xúc với DNA tái tổ hợp thực sự được biến đổi cùng với nó. Để chọn lọc các tế bào chuyển gen, các gen đánh dấu có thể chọn lọc, chẳng hạn như các gen có khả năng kháng thuốc kháng sinh, thường được đưa vào như một phần của phân tử DNA tái tổ hợp. Khi một gen kháng kháng sinh được sử dụng làm chất đánh dấu có thể chọn lọc, các tế bào từ thí nghiệm biến nạp sẽ phát triển với sự có mặt của kháng sinh; kháng sinh giết chết tất cả các tế bào không chuyển gen, chỉ để lại các tế bào chuyển gen. Các gen kháng kháng sinh là các dấu hiệu được sử dụng trong thí nghiệm của Cohen và Boyer (xem Hình 18.1). Các gen có thể được chèn vào tế bào nhân sơ hoặc nhân chuẩn. Về lý thuyết, bất kỳ tế bào hoặc sinh vật nào cũng có thể đóng vai trò là vật chủ để đưa DNA tái tổ hợp vào. Hầu hết các nghiên cứu đã được thực hiện bằng cách sử dụng các sinh vật mẫu: • Vi khuẩn dễ dàng được nuôi cấy và thao tác trong phòng thí nghiệm. Phần lớn sinh học phân tử của chúng đã được biết đến, đặc biệt là đối với các vi khuẩn được nghiên cứu kỹ lưỡng như E. coli. Hơn nữa, vi khuẩn có chứa plasmid,dễ dàng được thao tác để mang DNA tái tổ hợp vào tế bào. Nhưng vì các quá trình phiên mã, dịch mã và biến đổi hậu dịch mã diễn ra khác nhau ở sinh vật nhân sơ so với ở sinh vật nhân chuẩn, vi khuẩn có thể không thích hợp làm vật chủ để biểu hiện gen của sinh vật nhân chuẩn. • Các loại nấm men như Saccharomyces cerevisiae thường được sử dụng làm vật chủ nhân chuẩn cho các nghiên cứu DNA tái tổ hợp. Ưu điểm của việc sử dụng nấm men bao gồm phân chia tế bào nhanh chóng (vòng đời hoàn thành trong 2-4 giờ), dễ phát triển trong phòng thí nghiệm và kích thước bộ gen tương đối nhỏ (xem Bảng 17.2). Ngoài ra, tế bào nấm men có hầu hết các đặc điểm của các tế bào nhân chuẩn khác, với một ngoại lệ đáng chú ý là những đặc điểm liên quan đến tính đa bào. â€¢ Tế bào thực vật là vật chủ tốt vì chúng có khả năng tạo ra tế bào gốc (tế bào toàn năng không chuyên biệt) từ các mô thực vật trưởng thành. Các tế bào không chuyên biệt có thể được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp và sau đó được nghiên cứu trong nuôi cấy hoặc phát triển thành cây mới. Ngoài ra còn có các phương pháp tạo ra cây chuyển gen hoàn chỉnh mà không cần qua bước nuôi cấy tế bào. Những phương pháp này tạo ra thực vật mang DNA tái tổ hợp trong tất cả các tế bào của chúng, bao gồm cả tế bào dòng mầm. • Tế bào động vật được nuôi cấy có thể được sử dụng để nghiên cứu sự biểu hiện của gen người hoặc động vật, ví dụ như cho mục đích y tế. Động vật chuyển gen nguyên vẹn cũng có thể được tạo ra. Có nhiều phương pháp được sử dụng để chèn DNA tái tổ hợp vào tế bào chủ. Các phương pháp chèn DNA vào tế bào chủ cũng khác nhau. Các tế bào có thể được xử lý hóa học để làm cho màng ngoài của chúng dễ thấm hơn, sau đó trộn với DNA để nó có thể khuếch tán vào tế bào. Một phương pháp khác được gọi là điện di: một cú sốc điện ngắn được sử dụng để tạo ra các lỗ tạm thời trên màng để DNA có thể xâm nhập. Virus có thể được biến đổi để mang DNA tái tổ hợp vào tế bào. Một phương pháp phổ biến để chuyển gen thực vật là sử dụng một loại vi khuẩn cụ thể để chèn DNA vào tế bào thực vật. Động vật chuyển gen có thể được tạo ra bằng cách tiêm DNA tái tổ hợp vào nhân của trứng đã thụ tinh. Thậm chí còn có cả "súng gen" đó là "bắn" các tế bào chủ bằng các hạt kim loại nhỏ được phủ DNA. Thách thức của việc chèn DNA mới vào tế bào không chỉ nằm ở việc đưa nó vào tế bào chủ mà còn ở việc làm cho nó sao chép khi tế bào chủ phân chia. DNA polymerase không liên kết vàvới một ngoại lệ đáng chú ý là những trường hợp liên quan đến tính đa bào. â€¢ Tế bào thực vật là vật chủ tốt vì chúng có khả năng tạo ra tế bào gốc (tế bào toàn năng không chuyên biệt) từ các mô thực vật trưởng thành. Các tế bào chưa chuyên biệt có thể được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp và sau đó được nghiên cứu trong nuôi cấy hoặc phát triển thành cây mới. Ngoài ra còn có các phương pháp tạo ra cây chuyển gen hoàn chỉnh mà không cần qua bước nuôi cấy tế bào. Những phương pháp này tạo ra thực vật mang DNA tái tổ hợp trong tất cả các tế bào của chúng, bao gồm cả tế bào dòng mầm. • Tế bào động vật được nuôi cấy có thể được sử dụng để nghiên cứu sự biểu hiện của gen người hoặc động vật, ví dụ như cho mục đích y tế. Động vật chuyển gen nguyên vẹn cũng có thể được tạo ra. Có nhiều phương pháp được sử dụng để chèn DNA tái tổ hợp vào tế bào chủ. Các phương pháp chèn DNA vào tế bào chủ cũng khác nhau.

Các tế bào có thể được xử lý hóa học để làm cho màng ngoài của chúng dễ thấm hơn, sau đó trộn với DNA để nó có thể khuếch tán vào tế bào. Một phương pháp khác được gọi là điện di: một cú sốc điện ngắn được sử dụng để tạo ra các lỗ tạm thời trên màng để DNA có thể xâm nhập. Virus có thể được biến đổi để mang DNA tái tổ hợp vào tế bào. Một phương pháp phổ biến để chuyển gen thực vật là sử dụng một loại vi khuẩn cụ thể để chèn DNA vào tế bào thực vật. Động vật chuyển gen có thể được tạo ra bằng cách tiêm DNA tái tổ hợp vào nhân của trứng đã thụ tinh. Thậm chí còn có cả "súng gen" đó là "bắn" các tế bào chủ bằng các hạt kim loại nhỏ được phủ DNA. Thách thức của việc chèn DNA mới vào tế bào không chỉ nằm ở việc đưa nó vào tế bào chủ mà còn ở việc làm cho nó sao chép khi tế bào chủ phân chia. DNA polymerase không liên kết vàvới một ngoại lệ đáng chú ý là những trường hợp liên quan đến tính đa bào. â€¢ Tế bào thực vật là vật chủ tốt vì chúng có khả năng tạo ra tế bào gốc (tế bào toàn năng không chuyên biệt) từ các mô thực vật trưởng thành. Các tế bào không chuyên biệt có thể được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp và sau đó được nghiên cứu trong nuôi cấy hoặc phát triển thành cây mới. Ngoài ra còn có các phương pháp tạo ra cây chuyển gen hoàn chỉnh mà không cần qua bước nuôi cấy tế bào. Những phương pháp này tạo ra thực vật mang DNA tái tổ hợp trong tất cả các tế bào của chúng, bao gồm cả tế bào dòng mầm. • Tế bào động vật được nuôi cấy có thể được sử dụng để nghiên cứu sự biểu hiện của gen người hoặc động vật, ví dụ như cho mục đích y tế. Động vật chuyển gen nguyên vẹn cũng có thể được tạo ra. Có nhiều phương pháp được sử dụng để chèn DNA tái tổ hợp vào tế bào chủ. Các phương pháp chèn DNA vào tế bào chủ cũng khác nhau. Các tế bào có thể được xử lý hóa học để làm cho màng ngoài của chúng dễ thấm hơn, sau đó trộn với DNA để nó có thể khuếch tán vào tế bào. Một phương pháp khác được gọi là điện di: một cú sốc điện ngắn được sử dụng để tạo ra các lỗ tạm thời trên màng để DNA có thể xâm nhập. Virus có thể được biến đổi để mang DNA tái tổ hợp vào tế bào. Một phương pháp phổ biến để chuyển gen thực vật là sử dụng một loại vi khuẩn cụ thể để chèn DNA vào tế bào thực vật. Động vật chuyển gen có thể được tạo ra bằng cách tiêm DNA tái tổ hợp vào nhân của trứng đã thụ tinh. Thậm chí còn có cả "súng gen" đó là "bắn" các tế bào chủ bằng các hạt kim loại nhỏ được phủ DNA. Thách thức của việc chèn DNA mới vào tế bào không chỉ nằm ở việc đưa nó vào tế bào chủ mà còn ở việc làm cho nó sao chép khi tế bào chủ phân chia. DNA polymerase không liên kết vàMột phương pháp phổ biến để chuyển gen thực vật là sử dụng một loại vi khuẩn cụ thể để chèn DNA vào tế bào thực vật. Động vật chuyển gen có thể được tạo ra bằng cách tiêm DNA tái tổ hợp vào nhân của trứng đã thụ tinh. Thậm chí còn có cả "súng gen" đó là "bắn" các tế bào chủ bằng các hạt kim loại nhỏ được phủ DNA. Thách thức của việc chèn DNA mới vào tế bào không chỉ nằm ở việc đưa nó vào tế bào chủ mà còn ở việc làm cho nó sao chép khi tế bào chủ phân chia. DNA polymerase không liên kết vàMột phương pháp phổ biến để chuyển gen thực vật là sử dụng một loại vi khuẩn cụ thể để chèn DNA vào tế bào thực vật. Động vật chuyển gen có thể được tạo ra bằng cách tiêm DNA tái tổ hợp vào nhân của trứng đã thụ tinh. Thậm chí còn có cả "súng gen" đó là "bắn" các tế bào chủ bằng các hạt kim loại nhỏ được phủ DNA. Thách thức của việc chèn DNA mới vào tế bào không chỉ nằm ở việc đưa nó vào tế bào chủ mà còn ở việc làm cho nó sao chép khi tế bào chủ phân chia. DNA polymerase không liên kết và

18.2 Các gen mới được đưa vào tế bào như thế nào? 377 sao chép bất kỳ trình tự nào. Nếu DNA mới được sao chép, nó phải trở thành một phần của đoạn DNA chứa điểm khởi đầu sao chép (xem Hình 13.12). Phân tử DNA như vậy được gọi là đơn vị sao chép hoặc đơn vị sao chép. Có hai cách chung để DNA mới được đưa vào có thể trở thành một phần của bản sao trong tế bào chủ: • Nó có thể được chèn vào nhiễm sắc thể chủ. Mặc dù vị trí chèn thường là ngẫu nhiên nhưng đây vẫn là phương pháp phổ biến để tích hợp gen mới vào tế bào chủ. “Nó có thể xâm nhập vào tế bào chủ như một phần của chuỗi DNA mang, được gọi là vectơ và sau đó có thể tích hợp vào nhiễm sắc thể chủ hoặc được sao chép từ nguồn gốc sao chép của chính nó. Một số loại vectơ được sử dụng để đưa DNA vào tế bào, một số loại trong đó bây giờ chúng tôi sẽ mô tả chi tiết hơn. PLASMID NHƯ VECTOR Như chúng tôi đã mô tả ở Chương 12, plasmid là những phân tử DNA nhỏ, hình tròn, có khả năng sao chép tự động trong nhiều tế bào nhân sơ. Một số đặc điểm làm cho plasmid trở nên hữu ích như các vectơ biến nạp: • Plasmid tương đối nhỏ (một plasmid E. coli thường có 2.000-6.000 cặp bazơ) và do đó dễ dàng thao tác trong phòng thí nghiệm. • Một plasmid điển hình có một hoặc nhiều trình tự nhận biết enzyme giới hạn mà mỗi trình tự chỉ xuất hiện một lần trong trình tự plasmid. Những vị trí này giúp dễ dàng chèn thêm DNA vào plasmid trước khi nó được sử dụng để biến nạp tế bào chủ. â€¢ Nhiều plasmid chứa các

gen có khả năng kháng thuốc kháng sinh, có thể đóng vai trò là các dấu hiệu có thể lựa chọn. ™ Plasmid có nguồn gốc sao chép (ori) là vi khuẩn và có thể sao chép độc lập với nhiễm sắc thể của vật chủ. Không có gì lạ khi một tế bào vi khuẩn chứa hàng trăm bản sao của plasmid tái tổ hợp. Vì lý do này, khả năng biến đổi gen của vi khuẩn để khuếch đại gen là rất phi thường. Một môi trường nuôi cấy một lít vi khuẩn chứa chấp con người (gen 3-globin trong một plasmid điển hình có số lượng bản sao của gen đó bằng số lượng tế bào ở một người trưởng thành điển hình (1014). Plasmid pBR322 Vật chủ: Gen báo cáo kháng E. coli Ampicillin (ampr) Nguồn gốc của ^ sao chép (ori) Bam HI gen báo cáo kháng Tetracycline (tetr) | Vị trí nhận biết enzyme giới hạn Các plasmid được sử dụng làm vectơ trong phòng thí nghiệm đã được thay đổi rộng rãi để bao gồm các tính năng tiện lợi: nhiều vị trí nhân bản, thường có 20 hoặc 20 vị trí nhiều vị trí enzyme giới hạn độc đáo hơn cho mục đích nhân bản, nguồn gốc sao chép sẽ hoạt động trong nhiều loại tế bào chủ và nhiều loại gen báo cáo khác nhau (xem bên dưới), chẳng hạn như các gen đánh dấu có thể chọn lọc. Trong nhiều loại thực vật có một plasmid được tìm thấy trong vi khuẩn Agrobacteria tumefaciens. Vi khuẩn này sống trong đất, lây nhiễm sang thực vật và gây ra một căn bệnh gọi là bệnh túi mật, đặc trưng bởi sự hiện diện của các khối u (hoặc khối u) trên cây. Agrobacteria chứa một plasmid gọi là Ti (để gây ra khối u).Khi vi khuẩn lây nhiễm vào tế bào thực vật, một vùng của plasmid Ti gọi là T DNA sẽ được đưa vào tế bào, nơi nó được tích hợp vào một trong các nhiễm sắc thể của thực vật. Plasmid Ti mang các gen cần thiết cho quá trình chuyển giao và hợp nhất DNA T này. DNA T mang các gen được biểu hiện bởi tế bào chủ, gây ra sự phát triển của khối u và sản xuất các loại đường cụ thể mà vi khuẩn sử dụng làm nguồn năng lượng. Các nhà khoa học đã khai thác "kỹ sư di truyền" tự nhiên đáng chú ý này để chèn DNA ngoại lai vào bộ gen của thực vật. Khi được sử dụng làm vectơ để biến nạp thực vật, các gen tạo khối u và tạo đường trên DNA T sẽ bị loại bỏ và thay thế bằng DNA ngoại lai. Các plasmid Ti tái tổ hợp lần đầu tiên được sử dụng để biến đổi các tế bào Agrobacteria mà từ đó các plasmid Ti ban đầu đã được loại bỏ. Sau đó, các tế bào Agrobacteria được sử dụng để lây nhiễm vào tế bào thực vật. Vật chủ plasmid Ti: Agrobacteria tumefaciens (plasmid) và thực vật bị nhiễm bệnh (T DNA) _ _ _ DNA Vị trí dành cho một số enzyme giới hạn VIRUS NHƯ VECTOR Các hạn chế về sao chép plasmid giới hạn kích thước của DNA mới có thể được chèn vào plasmid ở khoảng 10.000 bazơ cặp. Mặc dù nhiều gen của sinh vật nhân sơ có thể nhỏ hơn gen này, nhưng hầu hết các gen của sinh vật nhân chuẩn – với các intron và các chuỗi bên sườn rộng rãi – đều lớn hơn. Cần có một vectơ chứa các đoạn DNA lớn hơn cho các gen này. Cả vi rút nhân sơ và vi rút nhân chuẩn đều được sử dụng làm vectơ cho DNA của sinh vật nhân chuẩn. Thể thực khuẩn X, lây nhiễm E. coli, có bộ gen DNA gồm khoảng 45.000 cặp bazơ. Khoảng 20.000 cặp bazơ là không cần thiết để thực khuẩn thể hoàn thành vòng đời của nó (xem Hình 16.14). 20.000 cặp bazơ này có thể bị xóa và thay thế bằng DNA từ một sinh vật khác, sau đó DNA này sẽ được sao chép cùng với DNA của virus. Vì virus lây nhiễm vào tế bào một cách tự nhiên nên chúng có lợi thế lớn hơn so với plasmid, thường đòi hỏi các phương tiện nhân tạo để dụ chúng xâm nhập vào tế bào chủ. Các gen báo cáo giúp chọn lọc hoặc xác định các tế bào chủ chứa DNA tái tổ hợp. Ngay cả khi một quần thể tế bào chủ tiếp xúc với một vectơ thích hợp, chỉ một tỷ lệ nhỏ các tế bào thực sự chiếm giữ DNA tái tổ hợp.Các plasmid Ti tái tổ hợp lần đầu tiên được sử dụng để biến đổi các tế bào Agrobacteria mà từ đó các plasmid Ti ban đầu đã được loại bỏ. Sau đó, các tế bào Agrobacteria được sử dụng để lây nhiễm vào tế bào thực vật. Vật chủ plasmid Ti: Agrobacteria tumefaciens (plasmid) và thực vật bị nhiễm bệnh (T DNA) _ _ _ DNA Vị trí dành cho một số enzyme giới hạn VIRUS NHƯ VECTOR Các hạn chế về sao chép plasmid giới hạn kích thước của DNA mới có thể được chèn vào plasmid ở khoảng 10.000 bazơ cặp. Mặc dù nhiều gen của sinh vật nhân sơ có thể nhỏ hơn gen này, nhưng hầu hết các gen của sinh vật nhân chuẩn – với các intron và các chuỗi bên sườn rộng rãi – đều lớn hơn. Cần có một vectơ chứa các đoạn DNA lớn hơn cho các gen này. Cả vi rút nhân sơ và vi rút nhân chuẩn đều được sử dụng làm vectơ cho DNA của sinh vật nhân chuẩn. Thể thực khuẩn X, lây nhiễm E. coli, có bộ gen DNA gồm khoảng 45.000 cặp bazơ. Khoảng 20.000 cặp bazơ là không cần thiết để thực khuẩn thể hoàn thành vòng đời của nó (xem Hình 16.14). 20.000 cặp bazơ này có thể bị xóa và thay thế bằng DNA từ một sinh vật khác, sau đó DNA này sẽ được sao chép cùng với DNA của virus. Vì virus lây nhiễm vào tế bào một cách tự nhiên nên chúng có lợi thế lớn hơn so với plasmid, thường đòi hỏi các phương tiện nhân tạo để dụ chúng xâm nhập vào tế bào chủ. Các gen báo cáo giúp chọn lọc hoặc xác định các tế bào chủ chứa DNA tái tổ hợp. Ngay cả khi một quần thể tế bào chủ tiếp xúc với một vectơ thích hợp, chỉ một tỷ lệ nhỏ các tế bào thực sự chiếm giữ DNA tái tổ hợp.Các plasmid Ti tái tổ hợp lần đầu tiên được sử dụng để biến đổi các tế bào Agrobacteria

mà từ đó các plasmid Ti ban đầu đã được loại bỏ. Sau đó, các tế bào Agrobacteria được sử dụng để lây nhiễm vào tế bào thực vật. Vật chủ plasmid Ti: Agrobacteria tumefaciens (plasmid) và thực vật bị nhiễm bệnh (T DNA) _ _ _ DNA Vị trí dành cho một số enzyme giới hạn VIRUS NHƯ VECTOR Các hạn chế về sao chép plasmid giới hạn kích thước của DNA mới có thể được chèn vào plasmid ở khoảng 10.000 bazơ cặp. Mặc dù nhiều gen của sinh vật nhân sơ có thể nhỏ hơn gen này, nhưng hầu hết các gen của sinh vật nhân chuẩn – với các intron và các chuỗi bên sườn rộng rãi – đều lớn hơn. Cần có một vectơ chứa các đoạn DNA lớn hơn cho các gen này. Cả vi rút nhân sơ và vi rút nhân chuẩn đều được sử dụng làm vectơ cho DNA của sinh vật nhân chuẩn. Thể thực khuẩn X, lây nhiễm E. coli, có bộ gen DNA gồm khoảng 45.000 cặp bazơ. Khoảng 20.000 cặp bazơ là không cần thiết để thực khuẩn thể hoàn thành vòng đời của nó (xem Hình 16.14). 20.000 cặp bazơ này có thể bị xóa và thay thế bằng DNA từ một sinh vật khác, sau đó DNA này sẽ được sao chép cùng với DNA của virus. Vì virus lây nhiễm vào tế bào một cách tự nhiên nên chúng có lợi thế lớn hơn so với plasmid, thường đòi hỏi các phương tiện nhân tạo để dụ chúng xâm nhập vào tế bào chủ. Các gen báo cáo giúp chọn lọc hoặc xác định các tế bào chủ chứa DNA tái tổ hợp. Ngay cả khi một quần thể tế bào chủ tiếp xúc với một vectơ thích hợp, chỉ một tỷ lệ nhỏ các tế bào thực sự chiếm giữ DNA tái tổ hợp.

378 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học CÁC CÔNG TRÌNH NGHIÊN CỨU 18.3 Lựa chọn DNA tái tổ hợp Các gen đánh dấu (báo cáo) có thể lựa chọn được các nhà sinh học sử dụng để chọn lọc vi khuẩn đã tiếp nhận plasmid. Trong một thí nghiệm điển hình, hầu hết vi khuẩn sẽ không tiếp nhận bất kỳ DNA nào. Trong số đó, chỉ một phần nhỏ sẽ sử dụng DNA tái tổ hợp. | Một plasmid có gen kháng ampicillin (, ampr) và (3-galactosidase (/acZ), thắt amp Q DNA ngoại lai có cùng vị trí cắt giới hạn ở hai đầu của nó ^ Q Sau khi cắt plasmid ở vị trí giới hạn, DNA ngoại lai được đưa vào gen lacZ, làm bất hoạt nó. Các khuẩn lạc màu xanh có gen lacZ nguyên vẹn. Vi khuẩn chủ được biến nạp với DNA tái tổ hợp và phát triển trên môi trường có ampicillin và cơ chất cho (3-galactosidase. Các khuẩn lạc màu trắng có gen lacZ bất hoạt, chứng tỏ rằng chúng mang DNA tái tổ hợp. Chỉ những tế bào kháng ampicillin và có màu trắng mới mang DNA tái tổ hợp. DNA được tiếp nhận bởi amp5, lacZ~ E. coli Kiểu hình của ampicillin Kiểu hình cho lacZ Không có Màu trắng nhạy cảm DNA ngoại màu trắng nhạy cảm Màu trắng kháng Plasmid Màu xanh lam tái tổ hợp DNA kháng màu trắng Hơn nữa, quá trình tạo ra DNA tái tổ hợp còn lâu mới hoàn hảo.Trong phản ứng nối, các phân tử DNA có thể kết hợp theo nhiều cách khác nhau, nhiều cách trong số đó không tạo ra phân tử tái tổ hợp mong muốn (xem Hình 18.1 và 18.2). Các phương pháp đã được phát triển để nâng cao khả năng xảy ra sự kết hợp mong muốn. Một cách tiếp cận đơn giản là cắt vectơ bằng hai enzym giới hạn khác nhau có vị trí gần nhau. Điều này tạo ra một phân tử có các đầu dính không tương thích, ít có khả năng tái tuần hoàn đơn giản trong phản ứng thắt. Phân tử chèn mong muốn được cắt bằng hai enzyme giống nhau, do đó về mặt lý thuyết, một plasmid vòng chức năng chỉ có thể được tạo ra nếu vectơ và dây nối chèn với nhau. Mặc dù vậy, thường chỉ có một tỷ lệ nhỏ sản phẩm nối có trình tự tái tổ hợp mong muốn. Làm cách nào chúng ta có thể xác định hoặc chọn các ô chủ chứa trình tự mong muốn? Một cách là sử dụng các dấu hiệu có thể lựa chọn, chẳng hạn như những dấu hiệu được sử dụng trong các thí nghiệm ban đầu với DNA tái tổ hợp (xem Hình 18.1). Các chỉ thị có thể chọn lọc là một loại gen báo cáo, là bất kỳ gen nào có biểu hiện dễ dàng quan sát được. Có một số loại gen báo cáo: • Một gen kháng kháng sinh trong plasmid hoặc vector khác cho phép chọn lọc các tế bào chủ đã biến nạp. Nếu tế bào chủ thường nhạy cảm với kháng sinh, chúng sẽ chỉ phát triển trên môi trường chứa kháng sinh nếu chúng đã được biến nạp bởi vector. Phương pháp này được sử dụng trong việc chọn lọc các tế bào nhân sơ và nhân chuẩn chuyển gen, bao gồm cả tế bào thực vật và động vật. • Gen p-galactosidase (lacZ) trong operon E. coli lac (xem Hình 16.4) mã hóa một loại enzyme có thể chuyển đổi chất nền nhân tạo X-Gal thành sản phẩm có màu xanh sáng.Nhiều plasmid chứa gen lacZ có nhiều vị trí nhân bản (tức là nhiều vị trí enzyme giới hạn duy nhất) trong trình tự của nó. Những plasmid này cũng mang gen kháng kháng sinh. Để nhân bản một đoạn DNA cụ thể, DNA ngoại lai và plasmid đều được cắt bằng một trong các enzyme giới hạn có thể cắt trong vị trí nhân bản. Sau đó, vectơ và DNA ngoại lai được kết hợp trong phản ứng nối và các sản phẩm nối được sử dụng để biến nạp vi khuẩn. Các khuẩn lạc vi khuẩn chứa plasmid được chọn lọc trên môi trường rắn chứa kháng sinh. X-Gal cũng được đưa vào phương tiện này. Nếu một khuẩn lạc vi khuẩn chứa plasmid tái tổ hợp mang DNA ngoại lai được chèn vào gen lacZ, nó sẽ không tạo ra p-galactosidase và khuẩn lạc sẽ có màu trắng. Các dòng vô tính chứa plasmid ban đầu không có phần chèn sẽ biểu hiện gen lacZ

và tạo ra các khuẩn lạc màu xanh lam (Hình 18.3). “Protein huỳnh quang màu xanh lá cây (GFP), thường xuất hiện ở loài sứa Aequorea victoria, phát ra ánh sáng xanh lục nhìn thấy được khi tiếp xúc với tia cực tím. Gen của protein này đã được phân lập và tích hợp vào các vectơ. GFP hiện nay được sử dụng rộng rãi như một gen báo cáo (Hình 1 8.4). GFP cũng đã được sửa đổi để phát ra các màu khác khi tiếp xúc với tia cực tím và những biến thể mới này được các nhà sinh học phân tử sử dụng rộng rãi. RECAP DNA tái tổ hợp có thể được nhân bản bằng cách sử dụng vectơ để chèn nó vào tế bào chủ thích hợp. Vectơ thường có một điểm đánh dấu có thể lựa chọn hoặc gen báo cáo khác mang lại cho tế bào chủ một kiểu hình để có thể xác định được các tế bào chuyển gen. â € ¢ Liệt kê các đặc điểm của một plasmid khiến nó thích hợp để đưa DNA mới vào tế bào chủ. Xem trang. 377 â€¢ Làm thế nào các tế bào chứa vector mang DNA tái tổ hợp được xác định? Xem trang. 378 và Hình 18.3GFP cũng đã được sửa đổi để phát ra các màu khác khi tiếp xúc với tia cực tím và những biến thể mới này được các nhà sinh học phân tử sử dụng rộng rãi. RECAP DNA tái tổ hợp có thể được nhân bản bằng cách sử dụng vectơ để chèn nó vào tế bào chủ thích hợp. Vectơ thường có một điểm đánh dấu có thể lựa chọn hoặc gen báo cáo khác mang lại cho tế bào chủ một kiểu hình để có thể xác định được các tế bào chuyển gen. â € ¢ Liệt kê các đặc điểm của một plasmid khiến nó thích hợp để đưa DNA mới vào tế bào chủ. Xem trang. 377 â€¢ Làm thế nào các tế bào chứa vector mang DNA tái tổ hợp được xác định? Xem trang. 378 và Hình 18.3GFP cũng đã được sửa đổi để phát ra các màu khác khi tiếp xúc với tia cực tím và những biến thể mới này được các nhà sinh học phân tử sử dụng rộng rãi. RECAP DNA tái tổ hợp có thể được nhân bản bằng cách sử dụng vectơ để chèn nó vào tế bào chủ thích hợp. Vectơ thường có một điểm đánh dấu có thể lựa chọn hoặc gen báo cáo khác mang lại cho tế bào chủ một kiểu hình để có thể xác định được các tế bào chuyển gen. â € ¢ Liệt kê các đặc điểm của một plasmid khiến nó thích hợp để đưa DNA mới vào tế bào chủ. Xem trang. 377 â€¢ Làm thế nào các tế bào chứa vector mang DNA tái tổ hợp được xác định? Xem trang. 378 và Hình 18.3

1 8.3 Nguồn DNA nào được sử dụng trong nhân bản? 379 Plasmid vector có gen tạo ra protein huỳnh quang màu xanh lá cây (GFP). \ _ ! _ / 18.4 Protein huỳnh quang xanh làm phóng viên Sự hiện diện của một plasmid mang gen protein huỳnh quang màu xanh lá cây (GFP) rất dễ nhận thấy trong các tế bào chuyển gen vì GFP mà tế bào tạo ra phát sáng dưới ánh sáng cực tím. Điều này cho phép xác định các tế bào mang plasmid mà không cần sử dụng phương pháp chọn lọc trên kháng sinh. Nghĩa là không có ô nào bị giết trong quá trình lựa chọn. Khi các plasmid được sử dụng làm vectơ, cần có khoảng 700.000 đoạn riêng biệt để tạo thành một thư viện bộ gen người. Bằng cách sử dụng thể thực khuẩn X, loại thể thực khuẩn này có thể mang số lượng DNA nhiều gấp bốn lần so với plasmid, số lượng "khối lượng" trong thư viện có thể giảm xuống còn khoảng 160.000. Mặc dù con số này vẫn có vẻ là một con số lớn, nhưng một đĩa petri có thể chứa hàng nghìn khuẩn lạc hoặc mảng phage, chúng có thể dễ dàng được kiểm tra sự hiện diện của một trình tự DNA cụ thể bằng cách lai với một đầu dò DNA thích hợp. cDNA được tạo ra từ các bản phiên mã mRNA Một thư viện DNA nhỏ hơn nhiều - thư viện chỉ bao gồm các gen được phiên mã trong một mô cụ thể - có thể được tạo ra từ DNA bổ sung, hoặc cDNA (Hình 1 8.5B). Điều này liên quan đến việc phân lập mRNA khỏi tế bào, sau đó tạo ra các bản sao cDNA của mRNA đó bằng cách ghép cặp bazơ bổ sung. Một enzyme, enzyme phiên mã ngược, xúc tác cho phản ứng này. Một tập hợp các cDNA từ một mô cụ thể tại một thời điểm cụ thể trong vòng đời của sinh vật được gọi là vi khuẩn chủ cDNA với plasmid tạo ra GFP và phát sáng dưới ánh sáng cực tím. Chúng tôi đã mô tả cách cắt DNA bằng enzyme giới hạn, chèn vào vector và đưa vào tế bào chủ. Chúng ta cũng đã thấy cách xác định các tế bào chủ mang DNA tái tổ hợp. Bây giờ chúng ta hãy xem xét nguồn gốc của các gen hoặc đoạn DNA được sử dụng trong các quy trình này. Nguồn DNA nào được sử dụng trong nhân bản? Mục tiêu chính của các thí nghiệm nhân bản phân tử là tìm hiểu chức năng của trình tự DNA và protein mà chúng mã hóa. Các đoạn DNA được sử dụng trong quy trình nhân bản được lấy từ nhiều nguồn. Chúng bao gồm các đoạn nhiễm sắc thể ngẫu nhiên được duy trì dưới dạng thư viện gen, DNA bổ sung thu được bằng cách sao chép ngược từ mRNA, các sản phẩm của phản ứng chuỗi polymerase (PCR) và DNA được tổng hợp hoặc đột biến nhân tạo. Thư viện cung cấp bộ sưu tập các đoạn DNA Thư viện bộ gen là tập hợp các đoạn DNA cùng nhau tạo thành bộ gen của một sinh vật. Tiêu hóa enzyme hạn chế hoặc các phương pháp khác, chẳng hạn như cắt cơ học, có thể được sử dụng để phá vỡ nhiễm sắc thể thành những mảnh nhỏ hơn. Những đoạn DNA nhỏ hơn này vẫn tạo thành một bộ gen (Hình 18.5A), nhưng thông tin hiện có ở nhiều

"khối lượng' nhỏ hơn. Mỗi đoạn được chèn vào một vectơ, sau đó vectơ này sẽ được tế bào chủ tiếp nhận. Sự tăng sinh của một tế bào biến nạp đơn lẻ tạo ra một tập đoàn tế bào, mỗi tập đoàn chứa nhiều bản sao của cùng một đoạn DNA.CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 18.5 Xây dựng thư viện DNA bộ gen nguyên vẹn quá lớn để có thể đưa vào tế bào chủ. (A) Một thư viện bộ gen có thể được tạo ra bằng cách chia DNA thành các đoạn nhỏ, kết hợp các đoạn này thành một vectơ, sau đó biến nạp các tế bào chủ bằng các vectơ tái tổ hợp. Mỗi quần thể tế bào chứa nhiều bản sao của một phần nhỏ của bộ gen. (B) Tương tự, có nhiều mRNA trong một tế bào. Chúng có thể được sao chép vào cDNA và một thư viện được tạo từ chúng. DNA ở các khuẩn lạc này sau đó có thể được phân lập để phân tích. (A) (B) mRNA DNA bộ gen f DNA bộ gen được cắt thành các đoạn nhỏ. cDNA f RNA thông tin được sao chép vào cDNA. Vector Â°Â§ Â°oÂ°& Một vectơ plasmid hoặc thể thực khuẩn được thêm vào để tạo ra DNA tái tổ hợp. Thư viện gen vi khuẩn (E coli) | Tế bào chủ E coli được biến nạp bằng vectơ tái tổ hợp. Mỗi vi khuẩn trong thư viện có một đoạn DNA từ bộ gen, [thư viện cDNA hoặc một cDNA được tạo ra từ mRNA.

380 CHƯƠNG 18 Thư viện DNA tái tổ hợp và Công nghệ sinh học. Bởi vì các mRNA không tồn tại lâu trong tế bào chất nên loại và số lượng mRNA có trong tế bào là đại diện chính xác cho tốc độ phiên mã của tất cả các gen trong tế bào đó. Do đó, thư viện cDNA là một "ảnh chụp nhanh" nắm bắt kiểu phiên mã của một tập hợp các ô tại một thời điểm nhất định. Thư viện cDNA rất có giá trị trong việc so sánh biểu hiện gen ở các mô khác nhau ở các giai đoạn phát triển khác nhau. Ví dụ, các nhà nghiên cứu đã phát hiện ra rằng có tới một phần ba tổng số gen của động vật chỉ được biểu hiện trong quá trình phát triển. cDNA cũng là điểm khởi đầu tốt để nhân bản các gen của sinh vật nhân chuẩn, bởi vì các dòng vô tính chỉ chứa các trình tự mã hóa của các gen (các intron đã được tách ra; xem Hình 14.8). Ngoài ra, nếu một gen của sinh vật nhân chuẩn được biểu hiện cao trong một mô cụ thể, thì thư viện cDNA được tạo ra từ mô đó sẽ được làm giàu cho gen đó, giúp việc xác định và nhân bản gen đó dễ dàng hơn. Enzyme phiên mã ngược cùng với PCR (xem bên dưới) cũng có thể được sử dụng để tạo và khuếch đại trình tự cDNA cụ thể mà không cần xây dựng thư viện. Trong trường hợp này, RNA được phân lập từ sinh vật hoặc mô và enzyme phiên mã ngược được sử dụng để tạo ra cDNA từ RNA. Sau đó, PCR được sử dụng để khuếch đại một chuỗi cụ thể trực tiếp từ mẫu cDNA. Quy trình này, được gọi là RT-PCR, đã trở thành một công cụ vô giá để nghiên cứu sự biểu hiện của các gen cụ thể trong tế bào và sinh vật. DNA tổng hợp có thể được tạo ra bằng PCR hoặc bằng hóa học hữu cơ PCR là phương pháp khuếch đại DNA trong ống nghiệm, dựa trên các quy trình tương tự được sử dụng để sao chép DNA trong tế bào (xem Hình 13.21). PCR có thể bắt đầu chỉ với 10-12 g DNA (một picogram). Bất kỳ đoạn DNA nào cũng có thể được khuếch đại bằng PCR miễn là có sẵn các đoạn mồi thích hợp. Bạn sẽ nhớ lại rằng sự sao chép DNA (bằng PCR hoặc trong tế bào) không chỉ cần một khuôn mẫu để DNA polymerase bổ sung các nucleotide bổ sung mà còn cần một đoạn mồi oligonucleotide ngắn để bắt đầu sao chép (xem Hình 13.13). Nếu các đoạn mồi thích hợp (cần có hai đoạn mồi - một đoạn cho mỗi chuỗi DNA) được thêm vào DNA mẫu trong phản ứng PCR, thì hàng triệu bản sao của vùng DNA giữa các đoạn mồi có thể được tạo ra chỉ trong vài giờ. DNA được khuếch đại này sau đó có thể được chèn vào một vectơ để tạo ra DNA tái tổ hợp và được nhân bản trong tế bào chủ. DNA nhân tạo có thể được tổng hợp bằng cách sử dụng hóa học hữu cơ để liên kết các nucleotide với nhau theo một trình tự xác định. Quy trình này hiện đã hoàn toàn tự động và phòng thí nghiệm dịch vụ có thể tạo ra số lượng lớn các chuỗi có độ dài từ ngắn đến trung bình chỉ trong một đêm. Ví dụ, mồi PCR được thực hiện theo cách này. Quá trình tổng hợp DNA nhân tạo không cần khuôn mẫu nên DNA với bất kỳ trình tự nào cũng có thể được tạo ra. Tính linh hoạt này rất hữu ích để tạo ra các đoạn DNA có đặc điểm mong muốn, chẳng hạn như các vị trí giới hạn thuận tiện hoặc các đột biến cụ thể.Các trình tự tổng hợp dài hơn có thể được ghép lại với nhau để tạo nên các gen nhân tạo hoàn toàn được thiết kế cho các mục đích cụ thể. Ví dụ, một gen có thể được thiết kế để có mức độ biểu hiện cao trong một loại tế bào cụ thể hoặc để mã hóa một enzyme có hoạt tính cao. RECAP DNA để nhân bản có thể thu được bằng cách sử dụng thư viện bộ gen, cDNA hoặc các đoạn DNA được tổng hợp nhân tạo. • Thư viện DNA bộ gen và cDNA được tạo ra và sử dụng như thế nào? Xem trang 379-380 và Hình 18.5 â€¢ Giải thích cách sử dụng RT-PCR để khuếch đại một trình tự gen cụ thể. Xem trang. 380 Chúng tôi đã khám phá nhiều nguồn DNA khác nhau có thể được sử dụng để tạo ra các phân tử DNA tái tổ hợp và cách các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để

nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã thấy DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng mộtCác phép lai di truyền gợi ý rằng mộtCác phép lai di truyền gợi ý rằng mộtmột gen có thể được thiết kế để có mức độ biểu hiện cao trong một loại tế bào cụ thể hoặc để mã hóa một enzyme có hoạt tính cao. RECAP DNA để nhân bản có thể thu được bằng cách sử dụng thư viện bộ gen, cDNA hoặc các đoạn DNA được tổng hợp nhân tạo. • Thư viện DNA bộ gen và cDNA được tạo ra và sử dụng như thế nào? Xem trang 379-380 và Hình 18.5 â€¢ Giải thích cách sử dụng RT-PCR để khuếch đại một trình tự gen cụ thể. Xem trang. 380 Chúng tôi đã khám phá nhiều nguồn DNA khác nhau có thể được sử dụng để tạo ra các phân tử DNA tái tổ hợp và cách các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã thấy DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng

mộtmột gen có thể được thiết kế để có mức độ biểu hiện cao trong một loại tế bào cụ thể hoặc để mã hóa một enzyme có hoạt tính cao. RECAP DNA để nhân bản có thể thu được bằng cách sử dụng thư viện bộ gen, cDNA hoặc các đoạn DNA được tổng hợp nhân tạo. • Thư viện DNA bộ gen và cDNA được tạo ra và sử dụng như thế nào? Xem trang 379-380 và Hình 18.5 â€¢ Giải thích cách sử dụng RT-PCR để khuếch đại một trình tự gen cụ thể. Xem trang. 380 Chúng tôi đã khám phá nhiều nguồn DNA khác nhau có thể được sử dụng để tạo ra các phân tử DNA tái tổ hợp và cách các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã biết DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng một• Thư viện DNA bộ gen và cDNA được tạo ra và sử dụng như thế nào? Xem trang 379-380 và Hình 18.5 â€¢ Giải thích cách sử dụng RT-PCR để khuếch đại một trình tự gen cụ thể. Xem trang. 380 Chúng tôi đã khám phá nhiều nguồn DNA khác nhau có thể được sử dụng để tạo ra các phân tử DNA tái tổ hợp và cách các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã thấy DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ

đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng một• Thư viện DNA bộ gen và cDNA được tạo ra và sử dụng như thế nào? Xem trang 379-380 và Hình 18.5 â€¢ Giải thích cách sử dụng RT-PCR để khuếch đại một trình tự gen cụ thể. Xem trang. 380 Chúng tôi đã khám phá nhiều nguồn DNA khác nhau có thể được sử dụng để tạo ra các phân tử DNA tái tổ hợp và cách các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã thấy DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng mộtBây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã thấy DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và

38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng mộtBây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số cách mà DNA tái tổ hợp và các phương pháp biến nạp có thể được sử dụng để nghiên cứu chức năng của gen và protein. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? Cho đến nay trong chương này, chúng ta đã thấy DNA tái tổ hợp được tạo ra như thế nào và các sinh vật được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp như thế nào. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số kỹ thuật bổ sung để nghiên cứu DNA. Những phương pháp này bao gồm biểu hiện gen trong các hệ thống sinh học khác nhau, gây đột biến, phương pháp ngăn chặn biểu hiện gen và các vi mô DNA để phân tích số lượng lớn trình tự nucleotide. Các gen có thể được biểu hiện trong các hệ thống sinh học khác nhau Một cách để nghiên cứu một gen và sản phẩm protein của nó là biểu hiện nó trong các tế bào thường không biểu hiện gen đó. Thông thường, một nhà khoa học sẽ muốn biểu hiện một gen có nguồn gốc từ một loại sinh vật này sang một loại sinh vật khác, rất khác - ví dụ, gen người ở vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn ở thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng mộtsinh vật rất khác nhau - ví dụ, gen người trong vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn trong thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và 38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng mộtsinh vật rất khác nhau - ví dụ, gen người trong vi khuẩn hoặc gen vi khuẩn trong thực vật. Để biểu hiện thành công, gen quan tâm phải được kết hợp với trình tự khởi động và các trình tự điều hòa khác từ sinh vật chủ: ví dụ, trình tự khởi động của vi khuẩn sẽ không hoạt động trong tế bào thực vật. Vùng mã hóa của gen quan tâm được chèn vào giữa trình tự khởi đầu và trình tự kết thúc phiên mã có nguồn gốc từ sinh vật chủ hoặc từ sinh vật sử dụng các cơ chế tương tự để điều hòa gen. Một cách khác để nghiên cứu một gen là biểu hiện quá mức gen đó trong các tế bào nơi nó thường được biểu hiện ở mức độ thấp hơn để tạo ra nhiều sản phẩm protein hơn. Để đạt được điều này, một bản sao của vùng mã hóa được chèn vào phía sau của một trình tự khởi đầu khác, mạnh hơn và các tế bào được biến nạp bằng DNA tái tổ hợp. Có hàng nghìn ví dụ về cách những thí nghiệm như vậy đã làm sáng tỏ chức năng của gen và các sản phẩm protein của chúng. Một ví dụ liên quan đến một hệ thống di truyền có lẽ đã tiến hóa để ngăn ngừa cận huyết ở thực vật. Hầu hết các loài thực vật đều tạo ra hoa với cả bộ phận đực và cái, nhưng nhiều loài thực vật không thể tự tương thích; chúng không thể tự thụ phấn (xem Phần 22.3 và

38.1). Hoa của chúng tạo ra một loại protein có khả năng nhận biết "bản thân"; phấn hoa và ngăn cản phấn hoa thụ tinh cho tế bào trứng trong cùng một bông hoa (xem Hình 38.5). Các phép lai di truyền gợi ý rằng một

1 8.4 Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? 381 CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 18.6 Tạo ra chuột Knockout Tái tổ hợp tương đồng được sử dụng để thay thế một gen chuột bình thường bằng một bản sao bất hoạt của gen đó, do đó "loại bỏ" gen. Việc khám phá điều gì xảy ra với một con chuột có gen không hoạt động cho chúng ta biết nhiều điều về vai trò bình thường của gen đó. Gen mục tiêu Vector (plasmid) f Gen mục tiêu bị bất hoạt bằng cách chèn gen báo cáo. f Vector được chèn vào tế bào gốc của chuột... f . . .nơi các gen mục tiêu trên vectơ và bộ gen của chuột xếp hàng thông qua nhận dạng trình tự tương đồng. I Sự tái hợp xảy ra. Gen bất hoạt hiện có trong bộ gen của chuột và vectơ bị mất trong quá trình phân chia tế bào. Tế bào gốc phôi chuột Tế bào gốc được cấy vào phôi chuột giai đoạn đầu, nơi nó thay thế hầu hết các tế bào của phôi trong quá trình phát triển. Gen chuột được kích hoạt lại X M (si Chuột thu được được kiểm tra về hậu quả của việc mang gen bất hoạt. Sự phát triển nang phôi của phôi và gen đa alen đặc biệt khi sinh, được gọi là gen S, chịu trách nhiệm về tính tự không tương thích. Bằng chứng chắc chắn thu được khi thực vật bị được biến đổi bằng DNA tái tổ hợp có chứa một alen S khác với các alen S của chính chúng. Các cây chuyển gen loại bỏ không chỉ phấn hoa của chính chúng mà còn cả phấn hoa từ những bông hoa mang alen S ngoại lai một cách tự nhiên. Đột biến DNA có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm Đột biến xảy ra trong tự nhiên đã đóng vai trò quan trọng trong việc chứng minh mối quan hệ nhân quả đối với một gen cụ thể. Tuy nhiên, đột biến trong tự nhiên là hiện tượng hiếm gặp. Công nghệ DNA tái tổ hợp cho phép chúng ta đặt câu hỏi "nếu như" bằng cách tạo đột biến nhân tạo. Bởi vì DNA tổng hợp có thể được tạo ra bằng bất kỳ trình tự mong muốn nào, nó có thể được thao tác để tạo ra các đột biến cụ thể, hậu quả của chúng có thể được quan sát thấy khi DNA đột biến được biểu hiện trong tế bào chủ. Các gen có thể bị bất hoạt bởi sự tái tổ hợp tương đồng Như chúng ta vừa thảo luận, một gen có thể được nghiên cứu bằng cách biểu hiện nó trong các tế bào nơi nó không được biểu hiện bình thường hoặc bằng cách biểu hiện nó ở mức cao hơn mức bình thường. Một cách khác để nghiên cứu một gen là làm bất hoạt nó để nó không được phiên mã và dịch mã thành protein chức năng. Một ví dụ về phương pháp này là việc sử dụng phương pháp gây đột biến transposon để xác định bộ gen tối thiểu (xem Phần 17.2). Ở động vật, thao tác như vậy được gọi là thí nghiệm loại trực tiếp. Các phương pháp đã được phát triển để loại bỏ gen ở các sinh vật mẫu như chuột, ruồi giấm và tuyến trùng. Ở đây chúng ta sẽ tập trung vào kỹ thuật được sử dụng trên chuột. Ở chuột, sự tái tổ hợp tương đồng có thể được sử dụng để loại bỏ một gen cụ thể (Hình 1 8.6). Như chúng ta đã thấy trong Chương 11, sự tái tổ hợp tương đồng xảy ra khi một cặp nhiễm sắc thể tương đồng xếp hàng trong quá trình giảm phân (xem Hình 11.17 và 11.18). Sự tái tổ hợp tương đồng cũng xảy ra ở các tế bào không trải qua quá trình phân bào, như là một phần của quá trình sửa chữa DNA của chúng.Một đặc điểm chính của tái tổ hợp tương đồng là nó liên quan đến sự trao đổi DNA giữa các phân tử có trình tự giống hệt nhau hoặc gần giống nhau. Để tạo ra một con chuột bị loại, alen bình thường của gen quan tâm sẽ được đưa vào một plasmid. Sau đó, enzyme giới hạn được sử dụng để chèn một đoạn chứa gen đánh dấu có thể chọn lọc vào giữa gen của chuột. Phiên bản đột biến của gen này cuối cùng sẽ thay thế gen hoang dã ở chuột sống. DNA bổ sung cản trở quá trình phiên mã và dịch mã của gen mục tiêu, khiến nó không hoạt động. Sau khi plasmid tái tổ hợp được tạo ra, nó được sử dụng để truyền tế bào gốc phôi chuột. (Tế bào gốc là một tế bào không chuyên biệt, phân chia và biệt hóa thành các tế bào chuyên biệt.) Phần lớn gen mục tiêu vẫn hiện diện trong plasmid (mặc dù ở hai vùng riêng biệt) và các trình tự này có xu hướng xếp hàng với các trình tự tương đồng của chúng trong bình thường. alen trên nhiễm sắc thể chuột. Đôi khi sự tái tổ hợp xảy ra và alen không hoạt động của plasmid bị "hoán đổi"; với alen chức năng trong tế bào chủ. Alen không chức năng được chèn vĩnh viễn vào bộ gen của tế bào chủ và alen bình thường bị mất vì plasmid không thể sao chép trong tế bào chuột. Gen đánh dấu hoạt động trong phần chèn được sử dụng để chọn ra những tế bào gốc mang alen không có chức năng. Một tế bào gốc được chuyển hóa hiện được cấy vào phôi chuột ở giai đoạn phát triển ban đầu. Nếu con chuột phát triển từ phôi này có alen đột biến trong tế bào dòng mầm thì con cháu của nó sẽ có alen đó trong mọi tế bào trong cơ thể chúng. Những con chuột như vậy được lai tạo để tạo ra những con chuột bị loại mang genGen đánh dấu hoạt động trong phần chèn được sử dụng để chọn ra những tế bào gốc mang alen không có chức năng. Một tế bào gốc được chuyển hóa hiện được cấy vào phôi chuột ở giai đoạn phát triển ban đầu. Nếu con chuột phát triển từ phôi này có alen đột biến trong

tế bào dòng mầm thì con cháu của nó sẽ có alen đó trong mọi tế bào trong cơ thể chúng. Những con chuột như vậy được lai tạo để tạo ra những con chuột bị loại mang genGen đánh dấu hoạt động trong phần chèn được sử dụng để chọn ra những tế bào gốc mang alen không có chức năng. Một tế bào gốc được chuyển hóa hiện được cấy vào phôi chuột ở giai đoạn phát triển ban đầu. Nếu con chuột phát triển từ phôi này có alen đột biến trong tế bào dòng mầm thì con cháu của nó sẽ có alen đó trong mọi tế bào trong cơ thể chúng. Những con chuột như vậy được lai tạo để tạo ra những con chuột bị loại mang gen

382 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và Công nghệ sinh học gen bất hoạt ở dạng đồng hợp tử. Sau đó, chuột đột biến có thể được quan sát để tìm những thay đổi về kiểu hình, để tìm ra manh mối về chức năng của gen mục tiêu ở động vật (loại hoang dã) bình thường. Kỹ thuật loại bỏ rất quan trọng trong việc đánh giá vai trò của nhiều gen và đặc biệt có giá trị trong việc nghiên cứu các bệnh di truyền ở người. Nhiều bệnh trong số này, chẳng hạn như bệnh phenylketon niệu, có mô hình chuột bị loại trừ - các chủng chuột được tạo ra bởi sự tái tổ hợp tương đồng bị ảnh hưởng bởi một bệnh tương tự. Những mô hình này có thể được sử dụng để nghiên cứu một căn bệnh và thử nghiệm các phương pháp điều trị tiềm năng. Mario Capecchi, Martin Evans và Oliver Smithies đã chia sẻ giải thưởng Nobel năm 2007 vì đã phát triển kỹ thuật hạ gục chuột. RNA bổ sung có thể ngăn chặn sự biểu hiện của các gen cụ thể Một cách khác để nghiên cứu sự biểu hiện của một gen cụ thể là ngăn chặn sự dịch mã của mRNA của nó. Đây là một ví dụ về các nhà khoa học bắt chước thiên nhiên. Như chúng tôi đã mô tả trong Phần 16.5, sự biểu hiện gen đôi khi được điều chỉnh bằng cách sản xuất các phân tử RNA sợi đôi được xử lý để tạo ra microRNA sợi đơn ngắn (miRNA). Các miRNA này bổ sung cho các chuỗi mRNA cụ thể (xem Hình 16.23), và khi chúng liên kết với các mRNA mục tiêu, chúng sẽ ức chế dịch mã. Các phân tử lai có xu hướng bị phân hủy nhanh chóng trong tế bào chất. Mặc dù gen mục tiêu tiếp tục được phiên mã nhưng quá trình dịch mã không diễn ra. Các nhà khoa học đã sử dụng ý tưởng về các RNA lai để phát triển các phương pháp ngăn chặn sự biểu hiện của các gen cụ thể (Hình 1 8.7). Một sinh vật có thể được biến đổi để tạo ra các mRNA bổ sung và do đó liên kết với các mRNA nội sinh cụ thể. Hoặc tế bào có thể được tiêm các chuỗi bổ sung tổng hợp (xem Hình 18.7B). Phân tử bổ sung như vậy được gọi là RNA antisense vì nó liên kết bằng cách ghép cặp bazơ với " ý nghĩa" dựa trên mARN. Có nhiều sự quan tâm đến khả năng sản xuất thuốc chống nhiễm trùng để điều trị ung thư. Ví dụ, gen bcl2 mã hóa một loại protein ngăn chặn quá trình chết theo chương trình (sự chết tế bào theo chương trình; xem Phần 11.6). Ở một số dạng ung thư, bcl2 được kích hoạt không thích hợp do đột biến. Những tế bào này không trải qua quá trình apoptosis, tiếp tục phân chia và hình thành khối u. Thuốc oblimersen là một RNA antisense liên kết với bcl2 mRNA, ngăn chặn việc sản xuất protein và dẫn đến quá trình apoptosis của tế bào khối u và sự co rút của khối u. Một kỹ thuật liên quan đến antisense RNA tận dụng sự can thiệp của RNA (RNAi), một cơ chế tự nhiên để ức chế dịch mã mRNA có liên quan đến RNA can thiệp nhỏ (siRNA; xem Hình 16.23). siRNA liên kết với các vùng bổ sung trên mRNA mục tiêu của chúng, sau đó bị phân hủy. Kể từ khi phát hiện ra RNAi vào cuối những năm 1990, các nhà khoa học đã tổng hợp siRNA sợi đôi nhân tạo để ức chế sự biểu hiện của các gen đã biết (xem Hình 18.7C). Bởi vì các siRNA sợi đôi này ổn định hơn các RNA antisense,việc sử dụng siRNA là phương pháp ưa thích để chặn dịch mã. Một liệu pháp dựa trên RNAi đang được phát triển để điều trị chứng thoái hóa điểm vàng, một bệnh về mắt dẫn đến mù lòa khi các mạch máu sinh sôi trong mắt. Phân tử tín hiệu kích thích sự tăng sinh mạch máu là yếu tố tăng trưởng. Một siRNA nhắm vào mRNA của yếu tố tăng trưởng này cho thấy có nhiều hứa hẹn trong việc ngăn chặn và thậm chí đảo ngược tiến triển của bệnh. Mặc dù các ứng dụng y tế của RNAi vẫn đang ở giai đoạn thử nghiệm, RNA và RNAi antisense đã được sử dụng rộng rãi để kiểm tra mối quan hệ nhân quả trong nghiên cứu sinh học. Các vi mảng DNA tiết lộ các mẫu biểu hiện RNA Khoa học về gen phải đối mặt với hai thách thức lớn về mặt định lượng. Đầu tiên, có số lượng gen rất lớn trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Thứ hai, có vô số kiểu biểu hiện gen khác nhau ở các mô khác nhau ở những thời điểm khác nhau. Ví dụ, các tế bào của bệnh ung thư da ở giai đoạn đầu có thể có một "dấu vân tay" mRNA duy nhất; khác với tế bào da bình thường và tế bào của bệnh ung thư da tiến triển hơn. Trong trường hợp như vậy, kiểu biểu hiện gen có thể cung cấp thông tin vô giá cho bác sĩ lâm sàng đang cố gắng mô tả đặc điểm khối u của bệnh nhân (xem bên dưới). Để tìm ra những kiểu mẫu như vậy, các nhà khoa học có thể phân lập mRNA khỏi tế bào và đo lượng mRNA của mỗi gen tại một thời điểm bằng phương pháp lai hoặc RT-PCR. Nhưng việc đó sẽ bao gồm nhiều bước và mất rất nhiều thời gian. Việc thực hiện tất cả các phép lai này chỉ

trong một bước sẽ đơn giản hơn nhiều. Điều này có thể thực hiện được nhờ công nghệ DNA microarray, công nghệ này cung cấp các dãy trình tự lớn cho các thí nghiệm lai tạo. (A) Antisense RNA bổ sung cho mRNA và ngăn chặn sự dịch mã của nó. Một phức hợp protein sẽ tháo siRNA và hướng nó đến chuỗi bổ sung của mRNA mục tiêu, được chia nhỏ. mRNA Không dịch mã, mRNA bị thoái hóa \ Không có protein 18.7 Sử dụng Antisense RNA và siRNA để chặn dịch mã của mRNA (A) Thông thường, một mRNA được dịch mã để tạo ra protein. Sự dịch mã của mARN đích có thể được ngăn chặn bằng (B) ARN đối nghĩa hoặc (C) ARN can thiệp nhỏ (siRNA) bổ sung cho mARN đích. Phân mảnh protein mRNA \ Không có proteincó vô số kiểu biểu hiện gen khác nhau ở các mô khác nhau ở những thời điểm khác nhau. Ví dụ, các tế bào của bệnh ung thư da ở giai đoạn đầu có thể có một "dấu vân tay" mRNA duy nhất; khác với tế bào da bình thường và tế bào của bệnh ung thư da tiến triển hơn. Trong trường hợp như vậy, kiểu biểu hiện gen có thể cung cấp thông tin vô giá cho bác sĩ lâm sàng đang cố gắng mô tả đặc điểm khối u của bệnh nhân (xem bên dưới). Để tìm ra những kiểu mẫu như vậy, các nhà khoa học có thể phân lập mRNA khỏi tế bào và đo lượng mRNA của mỗi gen tại một thời điểm bằng phương pháp lai hoặc RT-PCR. Nhưng việc đó sẽ bao gồm nhiều bước và mất rất nhiều thời gian. Việc thực hiện tất cả các phép lai này chỉ trong một bước sẽ đơn giản hơn nhiều. Điều này có thể thực hiện được nhờ công nghệ DNA microarray, công nghệ này cung cấp các dãy trình tự lớn cho các thí nghiệm lai tạo. (A) Antisense RNA bổ sung cho mRNA và ngăn chặn sự dịch mã của nó. Một phức hợp protein sẽ tháo siRNA và hướng nó đến chuỗi bổ sung của mRNA mục tiêu, được chia nhỏ. mRNA Không dịch mã, mRNA bị thoái hóa \ Không có protein 18.7 Sử dụng Antisense RNA và siRNA để chặn dịch mã của mRNA (A) Thông thường, một mRNA được dịch mã để tạo ra protein. Sự dịch mã của mARN đích có thể được ngăn chặn bằng (B) ARN đối nghĩa hoặc (C) ARN can thiệp nhỏ (siRNA) bổ sung cho mARN đích. Phân mảnh protein mRNA \ Không có proteincó vô số kiểu biểu hiện gen khác nhau ở các mô khác nhau ở những thời điểm khác nhau. Ví dụ, các tế bào của bệnh ung thư da ở giai đoạn đầu có thể có một "dấu vân tay" mRNA duy nhất; khác với tế bào da bình thường và tế bào của bệnh ung thư da tiến triển hơn. Trong trường hợp như vậy, kiểu biểu hiện gen có thể cung cấp thông tin vô giá cho bác sĩ lâm sàng đang cố gắng mô tả đặc điểm khối u của bệnh nhân (xem bên dưới). Để tìm ra những kiểu mẫu như vậy, các nhà khoa học có thể phân lập mRNA khỏi tế bào và đo lượng mRNA của mỗi gen tại một thời điểm bằng phương pháp lai hoặc RT-PCR. Nhưng việc đó sẽ bao gồm nhiều bước và mất rất nhiều thời gian. Việc thực hiện tất cả các phép lai này chỉ trong một bước sẽ đơn giản hơn nhiều. Điều này có thể thực hiện được nhờ công nghệ DNA microarray, công nghệ này cung cấp các dãy trình tự lớn cho các thí nghiệm lai tạo. (A) Antisense RNA bổ sung cho mRNA và ngăn chặn sự dịch mã của nó. Một phức hợp protein sẽ tháo siRNA và hướng nó đến chuỗi bổ sung của mRNA mục tiêu, được chia nhỏ. mRNA Không dịch mã, mRNA bị thoái hóa \ Không có protein 18.7 Sử dụng Antisense RNA và siRNA để chặn dịch mã của mRNA (A) Thông thường, một mRNA được dịch mã để tạo ra protein. Sự dịch mã của mARN đích có thể được ngăn chặn bằng (B) ARN đối nghĩa hoặc (C) ARN can thiệp nhỏ (siRNA) bổ sung cho mARN đích. Phân mảnh protein mRNA \ Không có protein

18.5 Công nghệ sinh học là gì? 383 cDNA của khối u Tổng số cDNA được chuẩn bị từ mô khối u và mô bình thường và được dán nhãn bằng thẻ huỳnh quang màu đỏ hoặc xanh lục. Cả hai bộ cDNA đều được lai thành một microarray chứa DNA từ các gen chẩn đoán. Mỗi vị trí tương ứng với một gen cụ thể. Kiểu liên quan đến tiên lượng tốt Kiểu liên quan đến tiên lượng xấu o o â€¢â€¢ o o â€¢â€¢â€¢â€¢ o o o oooo o o â€¢ *â€¢ Màu sắc của một đốm cho biết mức độ tương đối của bệnh sự biểu hiện của gen trong mô khối u so với mô bình thường. Mô hình các đốm màu cung cấp thông tin về khối u. Điểm màu xanh lá cây cho thấy biểu hiện của gen thấp hơn bình thường trong mô khối u. Đốm đỏ cho thấy biểu hiện của gen cao hơn bình thường trong mô khối u. Điểm màu vàng cho thấy biểu hiện của gen không thay đổi trong mô khối u. 18.8 DNA Microarray dùng cho chẩn đoán y khoa Kiểu biểu hiện của 70 gen trong các mô khối u cho biết ung thư vú có khả năng tái phát hay không. Mảng thực tế có nhiều điểm hơn hiển thị ở đây. spa y\ Tới phần Hướng dẫn hoạt hình 1 8.1 Công nghệ DNA Microarray Lifel Oe.com/atl 8.1 DNA microarrays ("chip gen") chứa một chuỗi trình tự DNA được gắn vào một phiến kính theo một thứ tự chính xác. Trang trình bày được chia thành một mạng lưới các điểm cực nhỏ hoặc "giếng." Mỗi điểm chứa hàng nghìn bản sao của một oligonucleotide cụ thể có từ 20 bazơ trở lên. Một máy tính điều khiển việc bổ sung các chuỗi oligonucleotide này theo mẫu đã xác định trước. Mỗi oligonucleotide chỉ có thể lai với một trình tự DNA hoặc RNA và do đó là mã định danh duy nhất của

một gen. Hàng ngàn oligonucleotide khác nhau có thể được đặt trên một microarray. Microarrays có thể được sử dụng để kiểm tra các kiểu biểu hiện gen ở các mô khác nhau và trong các điều kiện khác nhau, đồng thời chúng có thể được sử dụng để xác định từng sinh vật có đột biến cụ thể. Bạn có thể thấy khái niệm phân tích microarray bằng cách làm theo ví dụ minh họa trong Hình 18.8. Hầu hết phụ nữ mắc bệnh ung thư vú đều được điều trị bằng phẫu thuật cắt bỏ khối u và sau đó được điều trị bằng xạ trị ngay sau đó để tiêu diệt các tế bào ung thư mà phẫu thuật có thể đã bỏ sót. Nhưng một số tế bào ung thư vẫn có thể tồn tại ở một số bệnh nhân và cuối cùng chúng hình thành các khối u ở vú hoặc các nơi khác trong cơ thể. Thách thức đối với các bác sĩ là phát triển các tiêu chí để xác định những bệnh nhân có khả năng còn tế bào ung thư còn sống để họ có thể được điều trị tích cực bằng hóa trị liệu tiêu diệt khối u. Các nhà khoa học tại Viện Ung thư Hà Lan đã sử dụng hồ sơ y tế để xác định những bệnh nhân bị ung thư tái phát hoặc không tái phát. Sau đó, họ chiết xuất mRNA từ cơ thể bệnh nhân. các khối u đã được lưu trữ sau phẫu thuật và tạo ra cDNA từ các mẫu. Các cDNA được lai thành các vi mảng chứa các trình tự có nguồn gốc từ 1.000 gen của con người.Các nhà nghiên cứu đã tìm thấy 70 gen có biểu hiện khác nhau đáng kể giữa các khối u từ những bệnh nhân bị ung thư tái phát và các khối u từ những bệnh nhân bị ung thư không tái phát. Từ thông tin này, nhóm người Hà Lan đã xác định được các dấu hiệu biểu hiện gen hữu ích trong việc ra quyết định lâm sàng: bệnh nhân có tiên lượng tốt có thể tránh được hóa trị liệu không cần thiết, trong khi những bệnh nhân có tiên lượng xấu có thể được điều trị tích cực hơn. RECAP Các nhà nghiên cứu có thể nghiên cứu chức năng của một gen bằng cách biểu hiện nó trong các tế bào mà nó không được biểu hiện bình thường, bằng cách biểu hiện quá mức hoặc bằng cách loại bỏ gen đó trong cơ thể sống. RNA antisense và siRNA ngăn chặn sự biểu hiện gen bằng cách ngăn chặn có chọn lọc quá trình dịch mã mRNA. Các vi mô DNA cho phép phân tích đồng thời nhiều bản phiên mã mRNA khác nhau. â€¢ Làm thế nào mà một gen lại bị “loại bỏ”? trong cơ thể sống? Xem trang. 381 và Hình 18.6 â€¢ Các phân tử antisense RNA và siRNA ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen như thế nào? Xem trang. 382 và Hình 18.7 Bây giờ bạn đã thấy DNA có thể được phân mảnh, kết hợp lại, thao tác và đưa trở lại vào các sinh vật sống như thế nào, hãy xem một số ví dụ về cách sử dụng các kỹ thuật này để tạo ra các sản phẩm hữu ích. Công nghệ sinh học là gì? Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào hoặc toàn bộ cơ thể sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người như thực phẩm, thuốc và hóa chất. Mọi người đã sử dụng nhiều hình thức công nghệ sinh học trong một thời gian dài. Ví dụ, việc sử dụng men để nấu bia và rượu vang đã có từ ít nhất 8.000 năm trước, và việc sử dụng vi khuẩn để làm phô mai và sữa chua là một kỹ thuật đã có từ nhiều thế kỷ trước. Trong một thời gian dài con người khai thác những biến đổi sinh hóa này mà không hề biết đến các sinh vật và gen liên quan. Khoảng 100 năm trước, người ta đã biết rõ rằng một số loại vi khuẩn, nấm men và các vi khuẩn khác có thể được sử dụng làm chất chuyển đổi sinh học để tạo ra một số sản phẩm nhất định. Phát hiện của Alexander Fleming rằng nấm mốc Penicillium tạo ra kháng sinh penicillin đã dẫn tới việc nuôi cấy vi khuẩn thương mại trên quy mô lớn để sản xuất kháng sinh cũng như các hóa chất hữu ích khác. Ngày nay, vi khuẩn được nuôi trồng với số lượng lớn để tạo ra nhiều loại rượu, glycerol, axit butyric và axit xitric cấp công nghiệp được sử dụng làm nguyên liệu ban đầu trong sản xuất các sản phẩm khác. Ngược lại, việc thu hoạch protein vì mục đích thương mại, bao gồm hormone và enzyme, cho đến gần đây vẫn bị hạn chế bởi số lượng (thường) rất nhỏ có thể được chiết xuất từ các sinh vật sản xuất chúng một cách tự nhiên. Năng suất thấp, việc thanh lọc rất khó khăn và tốn kém. Nhân bản gen đã thay đổi tất cả điều này. Hiện nay hầu như mọi gen đều có thể được đưa vào vi khuẩn hoặcRECAP Các nhà nghiên cứu có thể nghiên cứu chức năng của một gen bằng cách biểu hiện nó trong các tế bào mà nó không được biểu hiện bình thường, bằng cách biểu hiện quá mức hoặc bằng cách loại bỏ gen đó trong cơ thể sống. RNA antisense và siRNA ngăn chặn sự biểu hiện gen bằng cách ngăn chặn có chọn lọc quá trình dịch mã mRNA. Các vi mô DNA cho phép phân tích đồng thời nhiều bản phiên mã mRNA khác nhau. â€¢ Làm thế nào mà một gen lại bị “loại bỏ”? trong cơ thể sống? Xem trang. 381 và Hình 18.6 â€¢ Các phân tử antisense RNA và siRNA ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen như thế nào? Xem trang. 382 và Hình 18.7 Bây giờ bạn đã thấy DNA có thể được phân mảnh, kết hợp lại, thao tác và đưa trở lại cơ thể sống như thế nào, hãy xem một số ví dụ về cách sử dụng các kỹ thuật này để tạo ra các sản phẩm hữu ích. Công nghệ sinh học là gì? Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào hoặc toàn bộ cơ thể sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người như thực phẩm, thuốc và hóa chất. Mọi người đã sử dụng nhiều hình thức công nghệ sinh học trong một thời gian dài. Ví dụ, việc sử dụng men để nấu bia và rượu vang đã có từ ít nhất 8.000 năm trước, và việc sử dụng vi khuẩn để làm phô mai và sữa chua là một kỹ thuật đã có

từ nhiều thế kỷ trước. Trong một thời gian dài con người khai thác những biến đổi sinh hóa này mà không hề biết đến các sinh vật và gen liên quan. Khoảng 100 năm trước, người ta đã biết rõ rằng một số loại vi khuẩn, nấm men và các vi khuẩn khác có thể được sử dụng làm chất chuyển đổi sinh học để tạo ra một số sản phẩm nhất định. Phát hiện của Alexander Fleming rằng nấm mốc Penicillium tạo ra kháng sinh penicillin đã dẫn tới việc nuôi cấy vi khuẩn thương mại trên quy mô lớn để sản xuất kháng sinh cũng như các hóa chất hữu ích khác. Ngày nay, vi khuẩn được nuôi trồng với số lượng lớn để tạo ra nhiều loại rượu, glycerol, axit butyric và axit xitric cấp công nghiệp được sử dụng làm nguyên liệu ban đầu trong sản xuất các sản phẩm khác. Ngược lại, việc thu hoạch protein vì mục đích thương mại, bao gồm hormone và enzyme, cho đến gần đây vẫn bị hạn chế bởi số lượng (thường) rất nhỏ có thể được chiết xuất từ các sinh vật sản xuất chúng một cách tự nhiên. Năng suất thấp, việc thanh lọc rất khó khăn và tốn kém. Nhân bản gen đã thay đổi tất cả điều này. Hiện nay hầu như mọi gen đều có thể được đưa vào vi khuẩn hoặcRECAP Các nhà nghiên cứu có thể nghiên cứu chức năng của một gen bằng cách biểu hiện nó trong các tế bào mà nó không được biểu hiện bình thường, bằng cách biểu hiện quá mức hoặc bằng cách loại bỏ gen đó trong cơ thể sống. RNA antisense và siRNA ngăn chặn sự biểu hiện gen bằng cách ngăn chặn có chọn lọc quá trình dịch mã mRNA. Các vi mô DNA cho phép phân tích đồng thời nhiều bản phiên mã mRNA khác nhau. â€¢ Làm thế nào mà một gen lại bị “loại bỏ”? trong cơ thể sống? Xem trang. 381 và Hình 18.6 â€¢ Các phân tử antisense RNA và siRNA ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen như thế nào? Xem trang. 382 và Hình 18.7 Bây giờ bạn đã thấy DNA có thể được phân mảnh, kết hợp lại, thao tác và đưa trở lại vào các sinh vật sống như thế nào, hãy xem một số ví dụ về cách sử dụng các kỹ thuật này để tạo ra các sản phẩm hữu ích. Công nghệ sinh học là gì? Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào hoặc toàn bộ cơ thể sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người như thực phẩm, thuốc và hóa chất. Mọi người đã sử dụng nhiều hình thức công nghệ sinh học trong một thời gian dài. Ví dụ, việc sử dụng men để nấu bia và rượu vang đã có từ ít nhất 8.000 năm trước, và việc sử dụng vi khuẩn để làm phô mai và sữa chua là một kỹ thuật đã có từ nhiều thế kỷ trước. Trong một thời gian dài con người khai thác những biến đổi sinh hóa này mà không hề biết đến các sinh vật và gen liên quan. Khoảng 100 năm trước, người ta đã biết rõ rằng một số loại vi khuẩn, nấm men và các vi khuẩn khác có thể được sử dụng làm chất chuyển đổi sinh học để tạo ra một số sản phẩm nhất định. Phát hiện của Alexander Fleming rằng nấm mốc Penicillium tạo ra kháng sinh penicillin đã dẫn tới việc nuôi cấy vi khuẩn thương mại trên quy mô lớn để sản xuất kháng sinh cũng như các hóa chất hữu ích khác. Ngày nay, vi khuẩn được nuôi trồng với số lượng lớn để tạo ra nhiều loại rượu, glycerol, axit butyric và axit xitric cấp công nghiệp được sử dụng làm nguyên liệu ban đầu trong sản xuất các sản phẩm khác. Ngược lại, việc thu hoạch protein vì mục đích thương mại, bao gồm hormone và enzyme, cho đến gần đây vẫn bị hạn chế bởi số lượng (thường) rất nhỏ có thể được chiết xuất từ các sinh vật sản xuất chúng một cách tự nhiên. Năng suất thấp, việc thanh lọc rất khó khăn và tốn kém. Nhân bản gen đã thay đổi tất cả điều này. Hiện nay hầu như mọi gen đều có thể được đưa vào vi khuẩn hoặcCông nghệ sinh học là gì? Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào hoặc toàn bộ cơ thể sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người như thực phẩm, thuốc và hóa chất. Mọi người đã sử dụng nhiều hình thức công nghệ sinh học trong một thời gian dài. Ví dụ, việc sử dụng men để nấu bia và rượu vang đã có từ ít nhất 8.000 năm trước, và việc sử dụng vi khuẩn để làm phô mai và sữa chua là một kỹ thuật đã có từ nhiều thế kỷ trước. Trong một thời gian dài con người khai thác những biến đổi sinh hóa này mà không hề biết đến các sinh vật và gen liên quan. Khoảng 100 năm trước, người ta đã biết rõ rằng một số loại vi khuẩn, nấm men và các vi khuẩn khác có thể được sử dụng làm chất chuyển đổi sinh học để tạo ra một số sản phẩm nhất định. Phát hiện của Alexander Fleming rằng nấm mốc Penicillium tạo ra kháng sinh penicillin đã dẫn tới việc nuôi cấy vi khuẩn thương mại trên quy mô lớn để sản xuất kháng sinh cũng như các hóa chất hữu ích khác. Ngày nay, vi khuẩn được nuôi trồng với số lượng lớn để tạo ra nhiều loại rượu, glycerol, axit butyric và axit xitric cấp công nghiệp được sử dụng làm nguyên liệu ban đầu trong sản xuất các sản phẩm khác. Ngược lại, việc thu hoạch protein vì mục đích thương mại, bao gồm hormone và enzyme, cho đến gần đây vẫn bị hạn chế bởi số lượng (thường) rất nhỏ có thể được chiết xuất từ các sinh vật sản xuất chúng một cách tự nhiên. Năng suất thấp, việc thanh lọc rất khó khăn và tốn kém. Nhân bản gen đã thay đổi tất cả điều này. Hiện nay hầu như mọi gen đều có thể được đưa vào vi khuẩn hoặcCông nghệ sinh học là gì? Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào hoặc toàn bộ cơ thể sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người như thực phẩm, thuốc và hóa chất. Mọi người đã sử dụng nhiều hình thức công nghệ sinh học trong một thời gian dài. Ví dụ, việc sử dụng men để nấu bia và rượu vang đã có từ ít nhất 8.000 năm trước, và việc sử dụng vi khuẩn để làm phô mai và sữa chua là một kỹ thuật đã có từ nhiều thế kỷ trước. Trong một thời gian dài con người khai thác những biến đổi sinh hóa này mà không hề biết đến các sinh vật và gen liên quan. Khoảng 100 năm trước, người ta đã biết rõ rằng một số loại vi khuẩn, nấm men và các vi khuẩn khác có thể được sử dụng làm chất chuyển đổi sinh học để tạo ra một số sản phẩm nhất định. Phát hiện của Alexander Fleming rằng nấm mốc Penicillium tạo ra kháng sinh penicillin đã dẫn tới việc nuôi cấy vi khuẩn thương mại trên quy mô lớn để sản xuất kháng sinh cũng như các hóa chất hữu ích khác. Ngày nay, vi khuẩn được nuôi trồng với số lượng lớn để tạo ra nhiều loại rượu, glycerol, axit butyric và axit xitric cấp công nghiệp được sử dụng làm nguyên liệu ban đầu trong sản xuất các sản phẩm khác. Ngược lại, việc thu hoạch protein vì mục đích thương mại, bao gồm hormone và enzyme, cho đến gần đây vẫn bị hạn chế bởi số lượng (thường) rất nhỏ có thể được chiết xuất từ các sinh vật sản xuất chúng một cách tự nhiên. Năng suất thấp, việc thanh lọc rất khó khăn và tốn kém. Nhân bản gen đã thay đổi tất cả điều này. Hiện nay hầu như mọi gen đều có thể được đưa vào vi khuẩn hoặcCông nghệ sinh học là gì? Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào hoặc toàn bộ cơ thể sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người như thực phẩm, thuốc và hóa chất. Mọi người đã sử dụng nhiều hình thức công nghệ sinh học trong một thời gian dài. Ví dụ, việc sử dụng men để nấu

bia và rượu vang đã có từ ít nhất 8.000 năm trước, và việc sử dụng vi khuẩn để làm phô mai và sữa chua là một kỹ thuật đã có từ nhiều thế kỷ trước. Trong một thời gian dài con người khai thác những biến đổi sinh hóa này mà không hề biết đến các sinh vật và gen liên quan. Khoảng 100 năm trước, người ta đã biết rõ rằng một số loại vi khuẩn, nấm men và các vi khuẩn khác có thể được sử dụng làm chất chuyển đổi sinh học để tạo ra một số sản phẩm nhất định. Phát hiện của Alexander Fleming rằng nấm mốc Penicillium tạo ra kháng sinh penicillin đã dẫn tới việc nuôi cấy vi khuẩn thương mại trên quy mô lớn để sản xuất kháng sinh cũng như các hóa chất hữu ích khác. Ngày nay, vi khuẩn được nuôi trồng với số lượng lớn để tạo ra nhiều loại rượu, glycerol, axit butyric và axit xitric cấp công nghiệp được sử dụng làm nguyên liệu ban đầu trong sản xuất các sản phẩm khác. Ngược lại, việc thu hoạch protein vì mục đích thương mại, bao gồm hormone và enzyme, cho đến gần đây vẫn bị hạn chế bởi số lượng (thường) rất nhỏ có thể được chiết xuất từ các sinh vật sản xuất chúng một cách tự nhiên. Năng suất thấp, việc thanh lọc rất khó khăn và tốn kém. Nhân bản gen đã thay đổi tất cả điều này. Hiện nay hầu như mọi gen đều có thể được đưa vào vi khuẩn hoặc

384 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và nấm men Công nghệ sinh học và tế bào có thể được tạo ra để tạo ra và xuất khẩu sản phẩm gen với số lượng lớn, những vi khuẩn này đã trở thành nhà máy đa năng cho các sản phẩm quan trọng. Ngày nay người ta quan tâm đến việc sản xuất các chất bổ sung dinh dưỡng và dược phẩm cho toàn bộ động vật biến đổi gen và thu hoạch chúng với số lượng lớn từ sữa bò hoặc trứng gà chẳng hạn. Chìa khóa cho sự bùng nổ trong công nghệ sinh học là sự phát triển của các vectơ chuyên biệt không chỉ mang gen vào tế bào mà còn làm cho các tế bào đó biểu hiện gen ở mức cao. Các vectơ biểu hiện có thể biến tế bào thành nhà máy sản xuất protein Nếu một gen của sinh vật nhân chuẩn được đưa vào một plasmid điển hình và được sử dụng để biến đổi E. coli, thì rất ít sản phẩm gen sẽ được tạo ra trừ khi các trình tự DNA nhân sơ quan trọng khác được đưa vào gen. Chất kích thích vi khuẩn, tín hiệu kết thúc phiên mã và trình tự đặc biệt cần thiết để liên kết ribosome của vi khuẩn với mRNA đều phải được đưa vào vectơ biến nạp nếu gen được biểu hiện trong tế bào vi khuẩn. Để giải quyết loại vấn đề này, các nhà khoa học tạo ra các vectơ biểu hiện có tất cả các đặc điểm của vectơ nhân bản, cũng như các trình tự bổ sung cần thiết để gen ngoại lai (còn gọi là gen chuyển) được biểu hiện trong tế bào chủ. Đối với vật chủ vi khuẩn, các trình tự bổ sung này bao gồm các yếu tố có tên ở trên (Hình 1 8.9). Đối với sinh vật nhân chuẩn, chúng bao gồm trình tự bổ sung poly A và vùng khởi động chứa tất cả các yếu tố cần thiết cho sự biểu hiện trong tế bào nhân chuẩn. Vectơ biểu hiện có thể được thiết kế để phân phối các gen chuyển đến bất kỳ loại vật chủ nhân sơ hoặc nhân chuẩn nào và có thể bao gồm các đặc điểm bổ sung: • Có thể bao gồm một trình tự khởi đầu cảm ứng, đáp ứng với một tín hiệu cụ thể. Ví dụ, có thể sử dụng chất khởi động đáp ứng với sự kích thích nội tiết tố để gen chuyển chỉ được biểu hiện ở mức cao khi hormone được thêm vào. • Có thể sử dụng chất kích thích dành riêng cho mô, chỉ được biểu hiện ở một mô nhất định tại một thời điểm nhất định, nếu muốn biểu hiện cục bộ. Ví dụ, nhiều protein trong hạt chỉ được biểu hiện ở phôi thực vật. Việc ghép gen chuyển với chất kích thích đặc hiệu của hạt sẽ cho phép gen đó chỉ được biểu hiện ở hạt. • Các chuỗi tín hiệu có thể được thêm vào để sản phẩm gen được hướng đến đích thích hợp. Ví dụ, khi một protein được tạo ra bởi nấm men hoặc tế bào vi khuẩn trong môi trường lỏng, sẽ tiết kiệm hơn nếu đưa tín hiệu hướng dẫn protein được tiết vào môi trường ngoại bào để phục hồi dễ dàng hơn. Các vectơ biểu hiện RECAP tối đa hóa sự biểu hiện của gen chuyển được chèn vào tế bào chủ. • Các vectơ biểu thức hoạt động như thế nào? Xem trang. 384 và Hình 18.9 Chương này đã giới thiệu nhiều phương pháp được sử dụng trong công nghệ sinh học. Bây giờ chúng ta hãy chuyển sang những cách ứng dụng công nghệ sinh học để đáp ứng một số nhu cầu cụ thể của con người. Vectơ biểu hiện ,Promoter ^ Liên kết ribosome ^ trình tự Bam HI Kẻ hủy diệt phiên mã > Vectơ biểu hiện bao gồm các trình tự thích hợp để phiên mã và dịch mã trong tế bào chủ. Gen ngoại 0J Vector và trình tự mã hóa gen ngoại đều được cắt bằng (enzym giới hạn BamH I . 6h HI -Foreign 0 Trình tự gen mã hóa ngoại BamHI được gắn vào vector. 0 E. noli được biến nạp với biểu hiện vectơ. Gen ngoại được biểu hiện ở E coli vì có vectơ biểu hiện. 18.9 Biểu hiện của gen chuyển trong tế bào chủ tạo ra một lượng lớn sản phẩm protein của nó Để được biểu hiện ở E. coli, một gen có nguồn gốc từ sinh vật nhân chuẩn cần có trình tự vi khuẩn để bắt đầu phiên mã (promoter), kết thúc phiên mã và liên kết ribosome. Các vectơ biểu hiện chứa các trình tự bổ sung này, cho phép tổng hợp protein nhân chuẩn trong tế bào nhân sơ. Đi tới Hoạt động 1 8.1 Vector biểu hiện Life10e.com/ac1 8.1 Công nghệ sinh học đang thay đổi như thế nào Y học và Nông nghiệp? Tiềm năng to lớn để cải thiện sức khỏe và

nông nghiệp bắt nguồn từ những phát triển gần đây trong công nghệ sinh học. Hiện nay chúng ta có khả năng tạo ra hầu như bất kỳ loại protein nào bằng công nghệ DNA tái tổ hợp và đưa các gen chuyển vào nhiều loại tế bào chủ. Với những phát triển mang tính cách mạng này, mối lo ngại đã được đặt ra về đạo đức và sự an toàn. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang những hứa hẹn và vấn đề của công nghệ sinh học sử dụng thao tác DNA. Các protein hữu ích về mặt y tế có thể được tạo ra bằng công nghệ sinh học Nhiều sản phẩm hữu ích về mặt y tế đang được tạo ra bằng công nghệ sinh học (Bảng 18.1), và nhiều sản phẩm khác đang trong các giai đoạn phát triển khác nhau. Một minh họa điển hình về ứng dụng y tế của công nghệ sinh học là việc sản xuất chất kích hoạt plasminogen mô (TP A). Khi vết thương bắt đầu chảy máu, cục máu đông sẽ sớm hình thành để ngăn chặn dòng chảy. Sau đó, khi vết thương lành lại, cục máu đông sẽ tan ra.1 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? Tiềm năng to lớn để cải thiện sức khỏe và nông nghiệp bắt nguồn từ những phát triển gần đây trong công nghệ sinh học. Bây giờ chúng ta có khả năng tạo ra hầu như bất kỳ loại protein nào bằng công nghệ DNA tái tổ hợp và chèn các gen chuyển vào nhiều loại tế bào chủ. Với những phát triển mang tính cách mạng này, mối lo ngại đã được đặt ra về đạo đức và sự an toàn. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang những hứa hẹn và vấn đề của công nghệ sinh học sử dụng thao tác DNA. Các protein hữu ích về mặt y tế có thể được tạo ra bằng công nghệ sinh học Nhiều sản phẩm hữu ích về mặt y tế đang được tạo ra bằng công nghệ sinh học (Bảng 18.1), và nhiều sản phẩm khác đang trong các giai đoạn phát triển khác nhau. Một minh họa điển hình về ứng dụng y tế của công nghệ sinh học là việc sản xuất chất kích hoạt plasminogen mô (TP A). Khi vết thương bắt đầu chảy máu, cục máu đông sẽ sớm hình thành để ngăn chặn dòng chảy. Sau đó, khi vết thương lành lại, cục máu đông sẽ tan ra.1 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? Tiềm năng to lớn để cải thiện sức khỏe và nông nghiệp bắt nguồn từ những phát triển gần đây trong công nghệ sinh học. Bây giờ chúng ta có khả năng tạo ra hầu như bất kỳ loại protein nào bằng công nghệ DNA tái tổ hợp và chèn các gen chuyển vào nhiều loại tế bào chủ. Với những phát triển mang tính cách mạng này, mối lo ngại đã được đặt ra về đạo đức và sự an toàn. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang những hứa hẹn và vấn đề của công nghệ sinh học sử dụng thao tác DNA. Các protein hữu ích về mặt y tế có thể được tạo ra bằng công nghệ sinh học Nhiều sản phẩm hữu ích về mặt y tế đang được tạo ra bằng công nghệ sinh học (Bảng 18.1), và nhiều sản phẩm khác đang trong các giai đoạn phát triển khác nhau. Một minh họa điển hình về ứng dụng y tế của công nghệ sinh học là việc sản xuất chất kích hoạt plasminogen mô (TP A). Khi vết thương bắt đầu chảy máu, cục máu đông sẽ sớm hình thành để ngăn chặn dòng chảy. Sau đó, khi vết thương lành lại, cục máu đông sẽ tan ra.

18.6 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? 385 BẢNG18.1 Một số sản phẩm công nghệ sinh học hữu ích về mặt y tế Sử dụng sản phẩm Yếu tố kích thích khuẩn lạc Kích thích sản xuất tế bào bạch cầu ở bệnh nhân ung thư và AIDS Erythropoietin Ngăn ngừa thiếu máu ở bệnh nhân chạy thận nhân tạo và điều trị ung thư Yếu tố VIII Thay thế yếu tố đông máu bị thiếu ở bệnh nhân mắc bệnh máu khó đông A Hormon tăng trưởng Thay thế hormone bị thiếu ở những người có tầm vóc thấp bé Insulin Kích thích sự hấp thu glucose từ máu ở những người mắc bệnh tiểu đường phụ thuộc insulin (Loại 1) Yếu tố tăng trưởng có nguồn gốc từ tiểu cầu Kích thích chữa lành vết thương Chất kích hoạt plasminogen mô Làm tan cục máu đông sau cơn đau tim và đột quỵ Protein vắc xin: Viêm gan B, mụn rộp, cúm, bệnh Lyme, viêm màng não, ho gà, v.v. Ngăn ngừa và điều trị các bệnh truyền nhiễm Làm thế nào để máu thực hiện các chức năng mâu thuẫn này vào đúng thời điểm? Máu động vật có vú có chứa một loại enzyme gọi là plasminogen. Khi được kích hoạt, nó được chuyển thành plasmin và xúc tác cho quá trình hòa tan các protein đông máu. Quá trình chuyển đổi plasminogen thành plasmin được xúc tác bởi enzyme TP A, được sản xuất bởi các tế bào lót mạch máu: TPA Plasminogen - > plasmin (Không hoạt động) (Hoạt động) Các cơn đau tim và đột quỵ có thể do cục máu đông hình thành trong các mạch máu chính dẫn đến tim hoặc não tương ứng gây ra. Vào những năm 1970, một loại enzyme của vi khuẩn có tên streptokinase đã được phát hiện có tác dụng kích thích làm tan cục máu đông ở một số bệnh nhân. Việc điều trị bằng enzyme này đã cứu được nhiều mạng sống, nhưng vì là một loại protein ngoại lai nên nó kích hoạt hệ thống miễn dịch của cơ thể phản ứng chống lại nó. Tệ hơn nữa, thuốc đôi khi còn ngăn cản sự đông máu trên toàn bộ hệ tuần hoàn, dẫn đến tình trạng nguy hiểm là máu không thể đông lại ở những nơi cần thiết; chảy máu không kiểm soát là một mối quan tâm nghiêm trọng. Khi TPA được phát hiện, nó có nhiều ưu điểm hơn streptokinase: nó liên kết đặc biệt với cục máu đông và không gây ra phản

ứng miễn dịch vì đây là một loại enzyme thường được tìm thấy trong cơ thể. Nhưng lượng TPA có thể thu được từ mô người rất nhỏ, chắc chắn không đủ để tiêm vào vị trí cục máu đông trong phòng cấp cứu. Công nghệ DNA tái tổ hợp đã giải quyết được vấn đề này. TPA mRNA được phân lập và sử dụng để tạo ra cDNA, sau đó được chèn vào một vectơ biểu hiện và được sử dụng để biến đổi E. coli (Hình 18.10). Vi khuẩn chuyển gen tạo ra protein với số lượng lớn và nó nhanh chóng được bán trên thị trường. MRNA này cho TPA lllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllllll | Phiên mã ngược E. co//\ E coli được biến đổi bằng vectơ. ^1 TPA được thu hoạch, tinh chế và tiêm vào bệnh nhân đột quỵ để làm tan cục máu đông. Protein TPA được tạo ra bởi E coli với số lượng lớn. 18.10 Chất kích hoạt Plasminogen mô TPA là một loại protein tự nhiên của con người có tác dụng làm tan cục máu đông. Nó được sử dụng để điều trị bệnh nhân bị đông máu trong các cơn đau tim hoặc đột quỵ,và được sản xuất bằng công nghệ DNA tái tổ hợp. Thuốc đã đạt được thành công đáng kể trong việc làm tan cục máu đông ở những người bị đột quỵ và đau tim. Một cách khác để tạo ra các sản phẩm hữu ích về mặt y tế với số lượng lớn là dược phẩm: sản xuất dược phẩm từ động vật hoặc thực vật trong trang trại. Ví dụ, một gen mã hóa một loại protein hữu ích có thể được đặt bên cạnh gen khởi động của gen mã hóa lactoglobulin, một loại protein dồi dào trong sữa. Động vật chuyển gen mang DNA tái tổ hợp này sẽ tiết ra một lượng lớn protein lạ vào sữa của chúng. Những "lò phản ứng sinh học" tự nhiên này có thể tạo ra nguồn cung cấp protein dồi dào, có thể dễ dàng tách khỏi các thành phần khác của sữa (Hình 1 8.1 1). Dược phẩm đang được sử dụng để sản xuất hormone tăng trưởng của con người (hGH), một loại protein được tạo ra ở tuyến yên trong não có chức năng

386 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học Cừu cái hiến tặng được điều trị bằng hormone để đạt được sự rụng nhiều trứng. Sau khi thụ tinh, trứng đã thụ tinh sẽ được thu thập. Gen chuyển của con người được tiêm vào trứng đã thụ tinh. Trứng được chuyển cho cừu cái nhận. Con non được nuôi dưỡng và con trưởng thành được chọn lọc để có sự hiện diện của protein người trong sữa. Protein của con người được chiết xuất từ sữa. p Protein trị liệu được dùng cho bệnh nhân. V _ _ _ / 18.11 Pharming Một vectơ biểu hiện mang gen mong muốn có thể được đưa vào trứng động vật, trứng này sẽ được cấy vào mẹ thay thế. Con cái chuyển gen tạo ra protein mới trong sữa của chúng. Sữa được thu hoạch dễ dàng và protein được cô lập, tinh chế và cung cấp lâm sàng cho bệnh nhân. nhiều tác dụng, đặc biệt ở trẻ em đang lớn (xem Chương 41). Trẻ bị thiếu hụt hormone tăng trưởng có tầm vóc thấp bé cũng như những bất thường khác. Trước đây, họ được điều trị bằng hGH được phân lập từ tuyến yên của người hiến tạng, nhưng nguồn cung quá hạn chế để đáp ứng nhu cầu. Công nghệ DNA tái tổ hợp được sử dụng để kích thích vi khuẩn tạo ra protein, nhưng chi phí điều trị rất cao (30.000 USD một năm cho mỗi người). Năm 2004, một nhóm do Daniel Salamone tại Đại học Buenos Aires dẫn đầu đã tạo ra một con bò biến đổi gen tiết ra hGH trong sữa. Sản lượng rất lớn: chỉ cần 15 con bò như vậy là có thể đáp ứng nhu cầu của trẻ em mắc chứng lùn này trên toàn thế giới. Thao tác DNA đang làm thay đổi nền nông nghiệp Việc trồng trọt và chăn nuôi động vật là những ví dụ lâu đời nhất trên thế giới về công nghệ sinh học, có niên đại hơn 10.000 năm. Qua nhiều thế kỷ, con người đã điều chỉnh cây trồng và vật nuôi theo nhu cầu của mình, tạo ra những sinh vật có đặc tính mong muốn như hạt lớn, hàm lượng chất béo trong sữa cao hoặc khả năng kháng bệnh. Cho đến gần đây, cách phổ biến nhất để cải thiện cây trồng và vật nuôi trong trang trại là xác định các cá thể có kiểu hình mong muốn tồn tại do biến đổi tự nhiên. Thông qua nhiều lần lai có chủ ý - một quá trình được gọi là nhân giống chọn lọc - các gen chịu trách nhiệm về tính trạng mong muốn có thể được đưa vào một giống hoặc giống được sử dụng rộng rãi của sinh vật đó. Mặc dù có một số thành công ngoạn mục, trong số đó có việc nhân giống các giống lúa mì, lúa gạo và ngô lai năng suất cao, việc lai giống có chủ ý như vậy có thể là một việc thành công hay thất bại. Nhiều tính trạng mong muốn được kiểm soát bởi nhiều gen và thật khó để dự đoán kết quả của việc lai tạo hoặc duy trì một tổ hợp có giá trị như một giống thuần chủng từ năm này qua năm khác. Trong sinh sản hữu tính, sự kết hợp của các gen mong muốn nhanh chóng được phân tách bằng bệnh teo cơ. Hơn nữa, nhân giống truyền thống mất nhiều thời gian: nhiều loài thực vật và động vật phải mất nhiều năm để trưởng thành và sau đó chỉ có thể sinh sản một hoặc hai lần một năm - khác xa so với khả năng sinh sản nhanh chóng của vi khuẩn.Công nghệ DNA tái tổ hợp hiện đại có một số ưu điểm so với các phương pháp nhân giống truyền thống (Hình 1 8.1 2): â€¢ Khả năng xác định các gen cụ thể. Sự phát triển của các dấu hiệu di truyền cho phép các nhà lai tạo chọn lọc các gen mong muốn cụ thể, giúp quá trình nhân giống trở nên chính xác và nhanh chóng hơn. â€¢ Khả năng đưa bất kỳ gen

nào từ bất kỳ sinh vật nào vào một loài thực vật hoặc động vật. Khả năng này, kết hợp với các kỹ thuật gây đột biến, mở rộng đáng kể phạm vi các đặc điểm mới có thể có. ™ Khả năng tạo ra sinh vật mới nhanh chóng. Thao tác với tế bào trong phòng thí nghiệm và tái tạo toàn bộ thực vật hoặc động vật bằng cách nhân bản nhanh hơn nhiều so với nhân giống truyền thống. Do đó, công nghệ DNA tái tổ hợp đã có nhiều ứng dụng trong nông nghiệp (Bảng 1 8.2). Chúng tôi sẽ mô tả một vài ví dụ để chứng minh các phương pháp tiếp cận mà các nhà khoa học thực vật đã sử dụng để cải thiện cây trồng. CÂY CÓ THỂ TỰ LÀM THUỐC CÔN TRÙNG Cây trồng có thể bị nhiễm virus, vi khuẩn và nấm, nhưng có lẽ là BẢNG 18.2 Ứng dụng công nghệ sinh học trong nông nghiệp theo Mục tiêu phát triển Công nghệ/gen Cải thiện khả năng thích nghi với môi trường của thực vật Gen chịu hạn, chịu mặn Cải thiện dinh dưỡng tính trạng Hạt có hàm lượng lysine cao; (3-carotene trong gạo Cải thiện cây trồng sau thu hoạch Làm chậm quá trình chín của quả; rau ngọt hơn Sử dụng thực vật làm lò phản ứng sinh học Nhựa, dầu và thuốc sản xuất trong thực vật

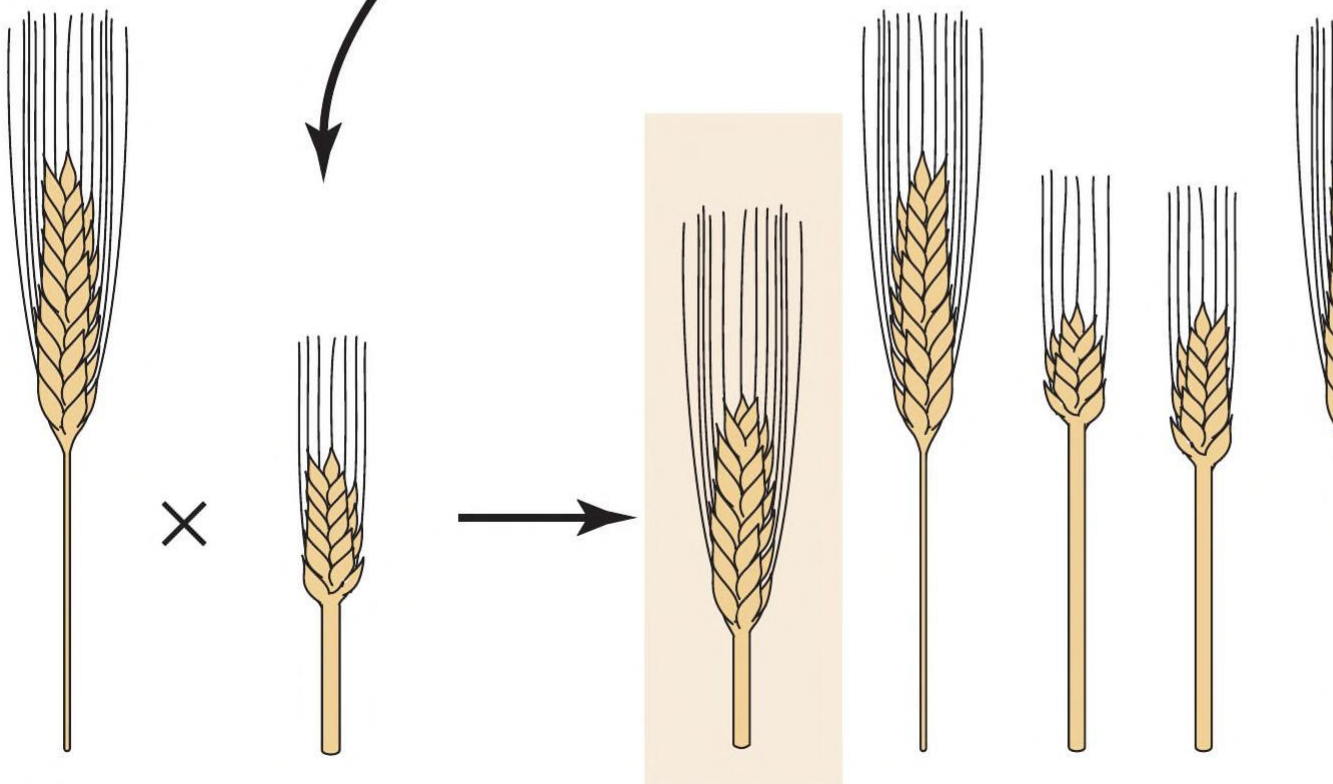
Chăn nuôi thông thường Nhiều thế hệ; chỉ có thể sử dụng (các) gen từ cùng một loài X Thân yếu Mạnh Tôi có thân cây sâu hại quan trọng nhất là côn trùng ăn cỏ. Từ châu chấu trong Kinh thánh (và thời hiện đại) cho đến mọt bông, côn trùng đã liên tục ăn các loại cây trồng mà con người trồng. Sự phát triển của thuốc trừ sâu đã cải thiện tình hình, nhưng thuốc trừ sâu cũng có những vấn đề riêng. Nhiều loại, bao gồm cả organophosphate, tương đối không đặc hiệu và tiêu diệt côn trùng có ích trong hệ sinh thái rộng hơn cũng như các loài gây hại cây trồng. Một số loại thuốc trừ sâu thậm chí còn có tác dụng độc hại đối với các nhóm sinh vật khác. Công nghệ sinh học Một thế hệ; (các) gen từ bất kỳ sinh vật nào có thể được sử dụng Phân lập tế bào soma từ cây cao có năng suất hạt cao (P). 1. Tạo DNA tái tổ hợp với gen cho thân ngắn, khỏe. Các gen có thể từ bất kỳ sinh vật nào. Biến nạp tế bào P và tạo ra cây chuyển gen có thân ngắn, khỏe và cho năng suất hạt cao. 18.12 Biến đổi gen thực vật so với nhân giống cây trồng thông thường Công nghệ sinh học thực vật mang lại nhiều lợi thế tiềm năng so với nhân giống thông thường. Trong ví dụ ở đây, mục tiêu là chuyển (các) gen có thân ngắn, khỏe vào cây lúa mì có sản lượng hạt cao nhưng thân cao, yếu. bao gồm cả con người. Hơn nữa, nhiều loại thuốc trừ sâu tồn tại rất lâu trong môi trường. Một số vi khuẩn tự bảo vệ mình bằng cách tạo ra các protein có thể tiêu diệt côn trùng. Ví dụ, vi khuẩn Bacillus thuringiensis tạo ra một loại protein gây độc cho ấu trùng côn trùng ăn nó. Bacillus thuringiensis \ Tinh thể độc tố 1 giờ chiều Độc tính của protein này lớn hơn 80.000 lần so với thuốc trừ sâu thương mại thông thường. Khi một ấu trùng không may ăn phải vi khuẩn, chất độc sẽ được kích hoạt và liên kết đặc biệt với ruột của côn trùng, tạo ra các lỗ và giết chết côn trùng. Các chế phẩm khô của B. thuringiensis đã được bán trong nhiều thập kỷ dưới dạng thuốc trừ sâu an toàn phân hủy nhanh chóng trong môi trường. Nhưng khả năng phân hủy sinh học của các chế phẩm này là hạn chế của chúng, vì điều đó có nghĩa là vi khuẩn khô phải được sử dụng nhiều lần trong mùa sinh trưởng.

P

Cross a tall plant with high grain production (P) with a short, strong-stemmed plant of the same species.

Ma
to F
par
the

F_1: Select plants
shorter but other



P

Cross selected plants to P.

F_2: Select plants
shorter but othe

388 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học Một phương pháp có tác dụng lâu dài hơn là để cây trồng tự tạo ra chất độc, và đây chính xác là những gì các nhà khoa học thực vật đã làm. Gen độc tố từ B. thuringiensis đã được phân lập, nhân bản và biến đổi rộng rãi bằng cách bổ sung chất kích thích thực vật và các trình tự điều hòa khác. Ngô, bông, đậu nành, cà chua và các loại cây trồng khác hiện đang được trồng thành công với gen bổ sung này. Nông dân trồng các loại cây chuyển gen này sử dụng ít thuốc trừ sâu khác hơn. CÂY TRỒNG KHÁNG VỚI THUỐC DÂY Côn trùng ăn cỏ không phải là mối đe dọa duy nhất đối với nông nghiệp. Cỏ dại có thể mọc trên đồng ruộng và cạnh tranh với cây trồng về nước và chất dinh dưỡng trong đất. Glyphosate là một loại thuốc diệt cỏ hay diệt cỏ hiệu quả và được sử dụng rộng rãi và chỉ có tác dụng đối với thực vật. Nó ức chế hệ thống enzyme trong lục lạp có liên quan đến quá trình tổng hợp axit amin. Glyphosate là một loại thuốc diệt cỏ phổ rộng có thể tiêu diệt hầu hết các loại cỏ dại, nhưng không may là nó cũng giết chết cả cây trồng. Một giải pháp cho vấn đề này là sử dụng nó để loại bỏ cỏ dại trước khi cây trồng bắt đầu phát triển. Nhưng như bất kỳ người làm vườn nào cũng biết, khi cây trồng bắt đầu phát triển, cỏ dại lại xuất hiện. Nếu cây trồng không bị ảnh hưởng bởi thuốc diệt cỏ, thuốc diệt cỏ có thể được phun ra ruộng bất cứ lúc nào mà không gây hại cho cây trồng. Các nhà khoa học đã sử dụng vectơ biểu hiện để tạo ra thực vật tổng hợp một dạng enzyme mục tiêu khác cho glyphosate mà không bị ảnh hưởng bởi thuốc diệt cỏ. Gen của enzyme này đã được đưa vào cây ngô, bông và đậu tương, khiến chúng có khả năng kháng glyphosate. Công nghệ này đã được mở rộng nhanh chóng và hiện nay một tỷ lệ lớn cây bông và đậu tương mang gen này. NGỰA CÓ ĐẶC ĐIỂM DINH DƯỠNG ĐƯỢC CẢI THIỆN Để duy trì sức khỏe, con người phải tiêu thụ đủ lượng (3-carotene, chất mà cơ thể chuyển hóa thành vitamin A. Khoảng 400 triệu người trên toàn thế giới bị thiếu vitamin A, khiến họ dễ bị nhiễm trùng và mù lòa. Một lý do là hạt gạo không chứa (3-carotene, chiếm phần lớn trong khẩu phần ăn của chúng. Hạt gạo thiếu con đường sinh hóa twoenzim tổng hợp p-carotene. Các nhà sinh vật học thực vật Ingo Potrykus và Peter Beyer đã phân lập được một trong những gen quy định con đường p-carotene từ vi khuẩn Erwinia uredovora và loại khác từ cây thủy tiên vàng. Họ đã thêm chất xúc tiến và các tín hiệu khác để biểu hiện trong hạt lúa đang phát triển và sau đó chuyển gen vào cây lúa với hai gen này. Kết quả là cây lúa tạo ra hạt có màu vàng vì về hàm lượng p-carotene cao.Một giống mới hơn với gen ngô thay thế gen từ hoa thuỷ tiên vàng thậm chí còn tạo ra nhiều p-carotene hơn và có màu vàng (Hình 1 8.1 3). Ăn khoảng 150 gam gạo nấu chín này mỗi ngày có thể cung cấp đủ lượng p-carotene mà một người cần. Chủng biến đổi gen mới này đã được lai tạo với các chủng thích nghi với nhiều môi trường địa phương khác nhau, với hy vọng cải thiện chế độ ăn uống của hàng triệu người.CÂY TRỒNG THÍCH ỨNG VỚI MÔI TRƯỜNG Nông nghiệp phụ thuộc vào quản lý sinh thái - điều chỉnh môi trường theo nhu cầu của cây trồng và vật nuôi. Cánh đồng nông trại là một hệ thống phi tự nhiên, do con người thiết kế và phải cẩn thận Loại hoang dã Lúa vàng 1 Lúa vàng 2 18.13 Lúa biến đổi gen Giàu ^-Carotene Giữa và phải: Các hạt từ các giống lúa chuyển gen này có màu vì chúng tạo ra sắc tố p -carotene, được chuyển hóa thành vitamin A trong cơ thể con người. Trái: Hạt gạo bình thường không chứa P-carotene. quản lý để duy trì điều kiện tối ưu cho sự phát triển của cây trồng. Ví dụ, tưới quá nhiều nước có thể làm tăng độ mặn của đất. Lưỡi liềm Phì nhiêu, khu vực nằm giữa sông Tigris và Euphrates ở Trung Đông, nơi có lẽ nền nông nghiệp đã bắt nguồn từ 10.000 năm trước, không còn màu mỡ nữa. Bây giờ nó là sa mạc, phần lớn là do đất có nồng độ muối cao. Rất ít cây có thể phát triển trên đất mặn, một phần do hiệu ứng thẩm thấu dẫn đến héo và một phần do lượng ion muối dư thừa sẽ gây độc cho tế bào thực vật. Một số thực vật có thể chịu được đất mặn vì chúng có protein vận chuyển ion Na+ ra khỏi tế bào chất và vào không bào, nơi các ion có thể tích lũy mà không gây hại cho sự phát triển của thực vật (xem Phần 5.3 để biết mô tả về không bào thực vật). Các nhà khoa học đã phát triển một phiên bản có hoạt tính cao của gen này và sử dụng nó để biến đổi các cây trồng có khả năng chịu mặn kém hơn, bao gồm hạt cải dầu, lúa mì và cà chua. Khi gen này được thêm vào cây cà chua, chúng phát triển trong nước có độ mặn gấp bốn lần mức gây chết người thông thường (Hình 1 8.14). Phát hiện này mở ra triển vọng trồng trọt trên những vùng đất trước đây không sinh sản. Ví dụ này minh họa những gì có thể trở thành một sự thay đổi cơ bản trong mối quan hệ giữa cây trồng và môi trường. Thay vì điều khiển môi trường cho phù hợp với cây trồng, công nghệ sinh học có thể cho phép chúng ta làm cho cây trồng thích nghi với môi trường. Kết quả là, một số tác động tiêu cực của nông nghiệp, chẳng hạn như ô nhiễm nguồn nước, có thể được giảm bớt. Công chúng đang quan ngại về công nghệ sinh học. Đã có những quan ngại về sự an toàn và khôn ngoan của cây trồng biến đổi gen và các sinh vật khác. Những mối lo ngại này tập trung vào ba tuyên

bố: “Việc thao túng gen là sự can thiệp trái tự nhiên vào tự nhiên. “Thực phẩm biến đổi gen không an toàn khi ăn. “Cây trồng biến đổi gen gây nguy hiểm cho môi trường. Những người ủng hộ công nghệ sinh học có xu hướng đồng ý với tuyên bố đầu tiên. Tuy nhiên, họ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ởCác loại ngũ cốc từ các giống lúa chuyển gen này có màu sắc vì chúng tạo ra sắc tố p-carotene, chất này được chuyển hóa thành vitamin A trong cơ thể con người. Trái: Hạt gạo bình thường không chứa P-carotene. quản lý để duy trì điều kiện tối ưu cho sự phát triển của cây trồng. Ví dụ, tưới quá nhiều nước có thể làm tăng độ mặn của đất. Lưỡi liềm Phì nhiêu, khu vực nằm giữa sông Tigris và Euphrates ở Trung Đông, nơi có lẽ nền nông nghiệp đã bắt nguồn từ 10.000 năm trước, không còn màu mỡ nữa. Bây giờ nó là sa mạc, phần lớn là do đất có nồng độ muối cao. Rất ít cây có thể phát triển trên đất mặn, một phần do hiệu ứng thẩm thấu dẫn đến héo và một phần do lượng ion muối dư thừa sẽ gây độc cho tế bào thực vật. Một số thực vật có thể chịu được đất mặn vì chúng có protein vận chuyển ion Na+ ra khỏi tế bào chất và vào không bào, nơi các ion có thể tích lũy mà không gây hại cho sự phát triển của thực vật (xem Phần 5.3 để biết mô tả về không bào thực vật). Các nhà khoa học đã phát triển một phiên bản có hoạt tính cao của gen này và sử dụng nó để biến đổi các cây trồng có khả năng chịu mặn kém hơn, bao gồm hạt cải dầu, lúa mì và cà chua. Khi gen này được thêm vào cây cà chua, chúng phát triển trong nước có độ mặn gấp bốn lần mức gây chết người thông thường (Hình 1 8.14). Phát hiện này mở ra triển vọng trồng trọt trên những vùng đất trước đây không sinh sản. Ví dụ này minh họa những gì có thể trở thành một sự thay đổi cơ bản trong mối quan hệ giữa cây trồng và môi trường. Thay vì điều khiển môi trường cho phù hợp với cây trồng, công nghệ sinh học có thể cho phép chúng ta làm cho cây trồng thích nghi với môi trường. Kết quả là, một số tác động tiêu cực của nông nghiệp, chẳng hạn như ô nhiễm nguồn nước, có thể được giảm bớt. Công chúng đang quan ngại về công nghệ sinh học. Đã có những quan ngại về sự an toàn và khôn ngoan của cây trồng biến đổi gen và các sinh vật khác. Những mối lo ngại này tập trung vào ba tuyên bố: “Việc thao túng gen là sự can thiệp trái tự nhiên vào tự nhiên. “Thực phẩm biến đổi gen không an toàn khi ăn. “Cây trồng biến đổi gen gây nguy hiểm cho môi trường. Những người ủng hộ công nghệ sinh học có xu hướng đồng ý với tuyên bố đầu tiên. Tuy nhiên, họ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ởCác loại ngũ cốc từ các giống lúa chuyển gen này có màu sắc vì chúng tạo ra sắc tố p-carotene, chất này được chuyển hóa thành vitamin A trong cơ thể con người. Trái: Hạt gạo bình thường không chứa P-carotene. quản lý để duy trì điều kiện tối ưu cho sự phát triển của cây trồng. Ví dụ, tưới quá nhiều nước có thể làm tăng độ mặn của đất. Lưỡi liềm Phì nhiêu, khu vực nằm giữa sông Tigris và Euphrates ở Trung Đông, nơi có lẽ nền nông nghiệp đã bắt nguồn từ 10.000 năm trước, không còn màu mỡ nữa. Bây giờ nó là sa mạc, phần lớn là do đất có nồng độ muối cao. Rất ít cây có thể phát triển trên đất mặn, một phần do hiệu ứng thẩm thấu dẫn đến héo và một phần do lượng ion muối dư thừa sẽ gây độc cho tế bào thực vật. Một số thực vật có thể chịu được đất mặn vì chúng có protein vận chuyển ion Na+ ra khỏi tế bào chất và vào không bào, nơi các ion có thể tích lũy mà không gây hại cho sự phát triển của thực vật (xem Phần 5.3 để biết mô tả về không bào thực vật). Các nhà khoa học đã phát triển một phiên bản có hoạt tính cao của gen này và sử dụng nó để biến đổi các cây trồng có khả năng chịu mặn kém hơn, bao gồm hạt cải dầu, lúa mì và cà chua. Khi gen này được thêm vào cây cà chua, chúng phát triển trong nước có độ mặn gấp bốn lần mức gây chết người thông thường (Hình 1 8.14). Phát hiện này mở ra triển vọng trồng trọt trên những vùng đất trước đây không sinh sản. Ví dụ này minh họa những gì có thể trở thành một sự thay đổi cơ bản trong mối quan hệ giữa cây trồng và môi trường. Thay vì điều khiển môi trường cho phù hợp với cây trồng, công nghệ sinh học có thể cho phép chúng ta làm cho cây trồng thích nghi với môi trường. Kết quả là, một số tác động tiêu cực của nông nghiệp, chẳng hạn như ô nhiễm nguồn nước, có thể được giảm bớt. Công chúng đang quan ngại về công nghệ sinh học. Đã có những quan ngại về sự an toàn và khôn ngoan của cây trồng biến đổi gen và các sinh vật khác. Những mối lo ngại này tập trung vào ba tuyên bố: “Việc thao túng gen là sự can thiệp trái tự nhiên vào tự nhiên. “Thực phẩm biến đổi gen không an toàn khi ăn. “Cây trồng biến đổi gen gây nguy hiểm cho môi trường. Những người ủng hộ công nghệ sinh học có xu hướng đồng ý với tuyên bố đầu tiên. Tuy nhiên, họ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ởMột số thực vật có thể chịu được đất mặn vì chúng có protein vận chuyển ion Na+ ra khỏi tế bào chất và vào không bào, nơi các ion có thể tích lũy mà không gây hại cho sự phát triển của thực vật (xem Phần 5.3 để biết mô tả về không bào thực vật). Các nhà khoa học đã phát triển một phiên bản có hoạt

tính cao của gen này và sử dụng nó để biến đổi các cây trồng có khả năng chịu mặn kém hơn, bao gồm hạt cải dầu, lúa mì và cà chua. Khi gen này được thêm vào cây cà chua, chúng phát triển trong nước có độ mặn gấp bốn lần mức gây chết người thông thường (Hình 1 8.14). Phát hiện này mở ra triển vọng trồng trọt trên những vùng đất trước đây không sinh sản. Ví dụ này minh họa những gì có thể trở thành một sự thay đổi cơ bản trong mối quan hệ giữa cây trồng và môi trường. Thay vì điều khiển môi trường cho phù hợp với cây trồng, công nghệ sinh học có thể cho phép chúng ta làm cho cây trồng thích nghi với môi trường. Kết quả là, một số tác động tiêu cực của nông nghiệp, chẳng hạn như ô nhiễm nguồn nước, có thể được giảm bớt. Công chúng đang quan ngại về công nghệ sinh học. Đã có những quan ngại về sự an toàn và khôn ngoan của cây trồng biến đổi gen và các sinh vật khác. Những mối lo ngại này tập trung vào ba tuyên bố: “Việc thao túng gen là sự can thiệp trái tự nhiên vào tự nhiên. “Thực phẩm biến đổi gen không an toàn khi ăn. “Cây trồng biến đổi gen gây nguy hiểm cho môi trường. Những người ủng hộ công nghệ sinh học có xu hướng đồng ý với tuyên bố đầu tiên. Tuy nhiên, họ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ởMột số thực vật có thể chịu được đất mặn vì chúng có protein vận chuyển ion Na+ ra khỏi tế bào chất và vào không bào, nơi các ion có thể tích lũy mà không gây hại cho sự phát triển của thực vật (xem Phần 5.3 để biết mô tả về không bào thực vật). Các nhà khoa học đã phát triển một phiên bản có hoạt tính cao của gen này và sử dụng nó để biến đổi các cây trồng có khả năng chịu mặn kém hơn, bao gồm hạt cải dầu, lúa mì và cà chua. Khi gen này được thêm vào cây cà chua, chúng phát triển trong nước có độ mặn gấp bốn lần mức gây chết người thông thường (Hình 1 8.14). Phát hiện này mở ra triển vọng trồng trọt trên những vùng đất trước đây không sinh sản. Ví dụ này minh họa những gì có thể trở thành một sự thay đổi cơ bản trong mối quan hệ giữa cây trồng và môi trường. Thay vì điều khiển môi trường cho phù hợp với cây trồng, công nghệ sinh học có thể cho phép chúng ta làm cho cây trồng thích nghi với môi trường. Kết quả là, một số tác động tiêu cực của nông nghiệp, chẳng hạn như ô nhiễm nguồn nước, có thể được giảm bớt. Công chúng đang quan ngại về công nghệ sinh học. Đã có những quan ngại về sự an toàn và khôn ngoan của cây trồng biến đổi gen và các sinh vật khác. Những mối lo ngại này tập trung vào ba tuyên bố: “Việc thao túng gen là sự can thiệp trái tự nhiên vào tự nhiên. “Thực phẩm biến đổi gen không an toàn khi ăn. “Cây trồng biến đổi gen gây nguy hiểm cho môi trường. Những người ủng hộ công nghệ sinh học có xu hướng đồng ý với tuyên bố đầu tiên. Tuy nhiên, họ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ởhọ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ởhọ chỉ ra rằng tất cả các loại cây trồng đều không tự nhiên theo nghĩa là chúng đến từ những cây trồng nhân tạo mọc ở

18.6 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? 389 18.14 Cây cà chua chịu mặn Cây chuyển gen chứa gen chịu mặn phát triển mạnh trong nước mặn (A), trong khi cây không có gen chuyển sẽ chết (B). Công nghệ này có thể cho phép trồng trọt trên đất mặn. một môi trường bị thao túng (cánh đồng của nông dân). Công nghệ DNA tái tổ hợp chỉ làm tăng thêm mức độ phức tạp cho những công nghệ này. Để giải quyết mối lo ngại về việc liệu cây trồng biến đổi gen có an toàn cho con người hay không, những người ủng hộ công nghệ sinh học chỉ ra rằng chỉ những gen đơn lẻ được thêm vào và những gen này đặc trưng cho chức năng của thực vật. Ví dụ, độc tố B. thuringiensis do thực vật chuyển gen tạo ra không có tác dụng đối với con người. Tuy nhiên, khi công nghệ sinh học thực vật chuyển từ việc bổ sung các gen cải thiện sự phát triển của thực vật sang việc bổ sung các gen ảnh hưởng đến dinh dưỡng của con người, những lo ngại như vậy sẽ trở nên cấp bách hơn. Nhiều tác động tiêu cực đến môi trường đã được dự kiến. Có lo ngại về khả năng "thoát"; chuyển gen từ cây trồng sang loài khác. Ví dụ, nếu gen kháng thuốc diệt cỏ vô tình được chuyển từ cây trồng sang một loại cỏ dại có liên quan chặt chẽ, thì cỏ dại đó có thể phát triển mạnh ở những khu vực được xử lý thuốc diệt cỏ. Một tác động tiêu cực khác là khả năng việc tăng cường sử dụng thuốc diệt cỏ sẽ chọn lọc những loại cỏ dại có đột biến xuất hiện tự nhiên khiến chúng kháng lại thuốc diệt cỏ đó. Điều này thực sự đang xảy ra. Việc sử dụng rộng rãi glyphosate trên các cánh đồng trồng cây kháng glyphosate đã dẫn đến việc chọn lọc các đột biến hiếm gặp ở cỏ dại khiến chúng kháng glyphosate. Hơn mười loài cỏ dại kháng thuốc đã xuất hiện ở Hoa Kỳ. Như chúng tôi đã đề cập ở phần mở đầu, các nhà khoa học đã phát triển các vi sinh vật có khả năng phân hủy các thành phần của dầu thô. Những thứ này chưa được thải ra môi trường vì những tác động chưa biết mà những sinh vật như vậy có thể gây ra đối với hệ sinh thái tự nhiên. Tuy nhiên,

những sinh vật này có thể là cách nhanh chóng làm sạch các vụ tràn dầu thảm khốc. Vì những lợi ích tiềm tàng của công nghệ sinh học, các nhà khoa học tin rằng việc tiến hành là khôn ngoan, mặc dù phải thận trọng. RECAP 18.6 Công nghệ sinh học đã được sử dụng để sản xuất thuốc và phát triển cây chuyển gen với các đặc tính nông nghiệp và dinh dưỡng được cải thiện. • Ưu điểm của việc sử dụng công nghệ sinh học trong nhân giống cây trồng so với các phương pháp truyền thống là gì? Xem Hình 18.12 – Một số mối quan ngại mà mọi người có thể có về công nghệ sinh học là gì? Xem trang 388-389 Vi sinh vật có công dụng nào khác trong việc làm sạch môi trường không? ĐÁP ÁN Vi sinh vật hiện nay đóng vai trò quan trọng trong việc làm sạch các chất thải do con người tạo ra trong môi trường. Ví dụ, quá trình ủ phân liên quan đến việc sử dụng vi khuẩn để phân hủy các phân tử lớn, bao gồm các polyme và protein giàu carbon trong các chất thải như dăm gỗ, giấy, rơm rạ và phế liệu nhà bếp.Các vi khuẩn khác được sử dụng trong xử lý nước thải để phân hủy chất thải của con người và hóa chất gia dụng trong các nhà máy xử lý nước thải. Như chúng tôi đã đề cập trong câu chuyện mở đầu, nhiều nỗ lực nghiên cứu đã tập trung vào việc phát triển vi khuẩn biến đổi gen có thể được sử dụng để làm sạch môi trường. Một ví dụ thú vị là vi khuẩn kháng bức xạ Deinococcus radiodurans, được thiết kế để kết tủa kim loại nặng và phá vỡ các thành phần của dầu thô. Sinh vật này có thể hữu ích cho việc xử lý sinh học tại các địa điểm bị ô nhiễm phóng xạ.

390 CHƯƠNG 18 DNA tái tổ hợp và công nghệ sinh học 18.1 DNA tái tổ hợp là gì? ™ DNA tái tổ hợp được hình thành bởi sự kết hợp của hai chuỗi DNA từ các nguồn khác nhau. Ôn lại Hình 18.1 – Nhiều enzyme cắt giới hạn thực hiện các vết cắt so le trên hai sợi DNA, tạo ra các đoạn có đầu dính với các bazơ không ghép đôi. – Các đoạn DNA có đầu dính có thể được sử dụng để tạo DNA tái tổ hợp. Các phân tử DNA từ các nguồn khác nhau có thể được cắt bằng cùng một enzyme giới hạn và ghép lại với nhau bằng DNA ligase. Xem lại Hình 18.2 Các gen mới được đưa vào tế bào như thế nào? • Một mục tiêu của công nghệ DNA tái tổ hợp là nhân bản một gen cụ thể, để phân tích hoặc tạo ra sản phẩm protein của nó với số lượng lớn. • Vi khuẩn, nấm men và tế bào thực vật và động vật nuôi cấy thường được sử dụng làm vật chủ cho DNA tái tổ hợp. Việc chèn DNA ngoại lai vào tế bào chủ được gọi là biến nạp hoặc biến nạp (đối với tế bào động vật). Các tế bào được biến đổi hoặc chuyển gen được gọi là tế bào chuyển gen. â€¢ Nhiều phương pháp khác nhau được sử dụng để đưa DNA tái tổ hợp vào tế bào. Chúng bao gồm xử lý tế bào bằng hóa chất hoặc điện, sử dụng vectơ virus và tiêm. Agrobacteria tumefaciens thường được sử dụng để chèn DNA vào tế bào thực vật. Để xác định các tế bào chủ đã tiếp nhận gen ngoại, trình tự được chèn có thể được gắn thẻ bằng một hoặc nhiều gen báo cáo, đây là các dấu hiệu di truyền có kiểu hình dễ nhận biết. Các dấu hiệu có thể lựa chọn cho phép sự phát triển có chọn lọc của các tế bào chuyển gen. Ôn lại Hình 18.3f 18.4 â€¢ Sự sao chép của gen ngoại lai trong tế bào chủ đòi hỏi nó phải trở thành một phần của đoạn DNA chứa bản sao (điểm khởi đầu và điểm cuối của quá trình sao chép). – Vector là các chuỗi DNA có thể mang DNA mới vào tế bào chủ. Plasmid và virus thường được sử dụng làm vectơ. CHƯƠNG TÓM TẮT 18 â€¢ Sản phẩm PCR có thể được sử dụng để nhân bản. DNA tổng hợp chứa bất kỳ trình tự mong muốn nào đều có thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Những công cụ nào khác được sử dụng để nghiên cứu chức năng DNA? “Sự tái tổ hợp tương đồng có thể được sử dụng để loại bỏ một gen trong cơ thể sống. Ôn lại Hình 18.6 – Kỹ thuật làm im lặng gen có thể được sử dụng để làm bất hoạt bản phiên mã mRNA của một gen, điều này có thể cung cấp manh mối về chức năng của gen. RNA hoặc siRNA được tạo ra nhân tạo có thể được thêm vào tế bào để ngăn chặn sự dịch mã của một mRNA cụ thể. Ôn lại Hình 18.7 â€¢ Công nghệ DNA microarray cho phép sàng lọc hàng ngàn chuỗi cDNA cùng một lúc. Ôn lại Hình 1 8.8f HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 18.1 18.5 Công nghệ sinh học là gì? â € ¢ Công nghệ sinh học là việc sử dụng tế bào sống để sản xuất ra các vật liệu hữu ích cho con người. Công nghệ DNA tái tổ hợp đã dẫn đến sự bùng nổ trong công nghệ sinh học. • Các vectơ biểu hiện cho phép gen chuyển được biểu hiện trong tế bào chủ. Ôn lại Hình 18.9f HOẠT ĐỘNG 18.1 Công nghệ sinh học đang thay đổi y học và nông nghiệp như thế nào? â€¢ Kỹ thuật DNA tái tổ hợp đã được sử dụng để tạo ra các protein hữu ích về mặt y tế. Xem lại Hình 18.10 â€¢ Pharming là việc sử dụng thực vật hoặc động vật chuyển gen để sản xuất dược phẩm. Ôn lại Hình 18.11 â€¢ Bởi vì công nghệ DNA tái tổ hợp có một số ưu điểm so với công nghệ sinh học nông nghiệp truyền thống nên nó đang được ứng dụng rộng rãi vào nông nghiệp. Ôn lại Hình 18.12 â€¢ Cây trồng chuyển gen có thể thích nghi với môi trường của chúng chứ không phải ngược lại. Nguồn DNA nào được sử dụng trong nhân bản? • Các đoạn DNA từ bộ gen có thể được chèn vào tế bào chủ để tạo ra thư viện bộ gen.

Ôn lại Hình 18.5A â€¢ Các mRNA được tạo ra trong một mô nhất định tại một thời điểm nhất định có thể được chiết xuất và sử dụng để tạo ra DNA bổ sung (cDNA) bằng cách sao chép ngược. Xem lại Hình 18.5B â€¢ Công chúng đang lo ngại về việc áp dụng công nghệ DNA tái tổ hợp vào sản xuất thực phẩm. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is18

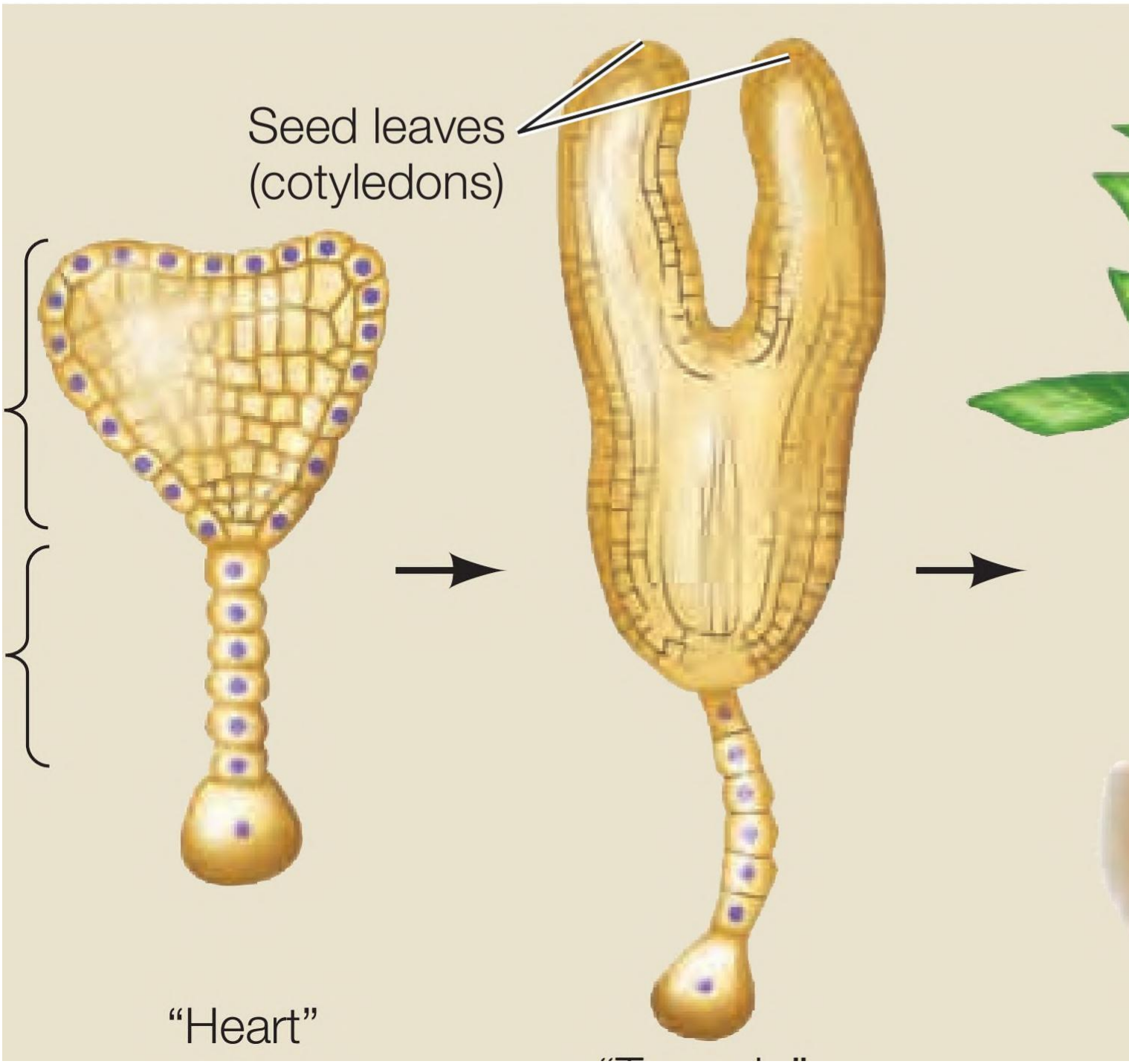
Tóm tắt chương 391 NHỚ CHƯƠNG GHI NHỚ 1. Gen nào sau đây được sử dụng làm gen báo cáo trong quá trình tái tổ hợp DNA với vi khuẩn làm tế bào chủ? Một. rRNA b. Protein huỳnh quang màu xanh lá cây c. Nhạy cảm với kháng sinh d. Khả năng tạo ornithine e. Tổng hợp vitamin 2. Đặc điểm nào không được mong muốn ở vectơ để nhân dòng gen? Một. Nguồn gốc của quá trình sao chép ADN b. Các dấu hiệu di truyền cho sự hiện diện của vectơ c. Nhiều trình tự nhận biết enzyme giới hạn được sử dụng d. Mỗi trình tự nhận biết một hoặc nhiều enzym giới hạn khác nhau e. Các gen không phải là gen mục tiêu để chuyển gen 3. Sự can thiệp RNA (RNAi) ức chế a. Sao chép DNA. b. không phiên mã cũng không dịch mã các gen cụ thể. c. nhận diện vùng khởi động bởi RNA polymerase. d. phiên mã của tất cả các gen. đ. dịch mã các mRNA cụ thể. 4. Một vectơ biểu thức yêu cầu tất cả những điều sau đây ngoại trừ a. gen mã hóa RNA ribosome. b. một gen phóng viên. c. chất thúc đẩy quá trình phiên mã. d. nguồn gốc của sự sao chép DNA. đ. trình tự nhận biết enzym giới hạn. 5. Dược phẩm là thuật ngữ mô tả a. việc sử dụng động vật trong nghiên cứu chuyển gen. b. thực vật tạo ra thực phẩm biến đổi gen. c. tổng hợp thuốc tái tổ hợp bởi vi khuẩn. d. sản xuất động vật nhân bản quy mô lớn. đ. sự tổng hợp thuốc của thực vật hoặc động vật chuyển gen. 6. Điều nào sau đây không thể được sử dụng để kiểm tra xem sự biểu hiện của một gen cụ thể có cần thiết cho một chức năng sinh học cụ thể hay không? Một. ARN b. Công nghệ loại trực tiếp c. Phản nghĩa d. tRNA đột biến e. Đột biến transposon HIỂU & amp; ÁP DỤNG 7. Giả sử bạn đang sử dụng một vectơ plasmid chứa các gen mã hóa tính kháng ampicillin và protein huỳnh quang màu xanh lá cây, với vị trí giới hạn chỉ ở gen sau. Nêu trình tự các bước để chèn một đoạn DNA ngoại lai vào plasmid này, đưa plasmid tái tổ hợp vào vi khuẩn và xác minh rằng plasmid và gen ngoại lai đều có trong vi khuẩn: 1. 2. 3. 4. 5. Biến nạp Tế bào chủ. Chọn khuẩn lạc kháng kháng sinh. Chọn các khuẩn lạc không phát sáng dưới ánh sáng cực tím. Cắt vector và DNA ngoại lai bằng enzyme cắt giới hạn. Gắn plasmid đã tiêu hóa cùng với DNA ngoại lai. Một. 4, 5, 1, 3, 2 b. 4, 5, 1, 2, 3c. 1,3, 4, 2, 5 d. 3, 2, 1, 4, 5 đ. 1,3, 2, 5, 4 amp1 Vị trí hạn chế 8. Trong thư viện bộ gen của DNA ếch ở vi khuẩn E. coli, a. tất cả các tế bào vi khuẩn đều có trình tự DNA ếch giống nhau. b. tất cả các tế bào vi khuẩn đều có trình tự DNA ếch khác nhau. c. mỗi tế bào vi khuẩn có một đoạn DNA ếch ngẫu nhiên. d. mỗi tế bào vi khuẩn có nhiều đoạn ADN của ếch. đ. DNA của ếch luôn được phiên mã thành mRNA trong tế bào vi khuẩn. 9. So sánh PCR (xem Phần 13.5) và nhân bản là các phương pháp khuếch đại gen. Yêu cầu, lợi ích và hạn chế của từng phương pháp là gì? 10. So sánh phương pháp di truyền truyền thống với phương pháp tái tổ hợp ADN để tạo ra cây trồng biến đổi gen. Đối với mỗi trường hợp,mô tả (a) nguồn gen mới; (b) số lượng gen được chuyển giao; và (c) quá trình này mất bao lâu. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 11. Càng cụ thể càng tốt, hãy phác thảo các bước bạn sẽ thực hiện để (a) chèn và biểu hiện gen tạo ra một loại protein hạt mới, giàu dinh dưỡng ở lúa mì và (b) chèn và biểu hiện gen mã hóa enzyme của người ở cừu. sữa 39; 12. Mối quan tâm chính của công chúng về công nghệ sinh học được áp dụng vào thực phẩm là gì? Tại địa phương hoặc quốc gia của bạn, hãy tra cứu các quy định về sản xuất hoặc dán nhãn thực phẩm được sản xuất bằng công nghệ sinh học. Cơ sở khoa học và triết học của những quy định này là gì? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển CHƯƠNG 19.1 Các quá trình phát triển là gì? 19.2 Số phận tế bào được xác định như thế nào? 19.3 Vai trò của biểu hiện gen trong sự phát triển là gì? 19.4 Biểu hiện gen quyết định sự hình thành kiểu mẫu như thế nào? 19.5 Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? ĐÓ LÀ MỘT HIỆU SUẤT TUYỆT VỜI. Ngôi sao bóng chày Bartolo Colon đã ném 5 quả trúng đích cho đội New York Yankees khi họ đánh bại Oakland Athletics. Cuộc hành trình của anh đến ngày hôm đó trên gò đất thật đầy sự kiện. Lớn lên trong nghèo khó ở Cộng hòa Dominica, anh được các đại lý tài năng bóng chày phát hiện khi còn là một thiếu niên, và ở tuổi 20, anh ký hợp đồng với một đội bóng lớn của Hoa Kỳ. Ở tuổi 23, anh đã giành được Giải thưởng Cy Young với tư cách là vận động viên ném bóng hàng đầu của đội bóng chày chuyên nghiệp. Nhưng sau đó Colon đã bị rách một phần nhóm cơ và gân ở khuỷu tay và vai cánh tay ném

bóng của anh ấy. Trong vài năm, phong độ của anh ấy sa sút đáng kể, và anh ấy thậm chí còn bỏ lỡ cả mùa giải. Colon đã trở lại khỏe mạnh hơn bao giờ hết nhờ liệu pháp tế bào gốc mà anh ấy đã nhận được ở Cộng hòa Dominica. Một bác sĩ phẫu thuật đã trích xuất mỡ và tủy xương từ cơ thể của Colon và phân lập tế bào gốc trung mô từ các mô này. Tế bào gốc đang tích cực phân chia, các tế bào không chuyên biệt có khả năng tạo ra các loại tế bào khác nhau tùy thuộc vào tín hiệu chúng nhận được từ cơ thể. Tế bào gốc trung mô có khả năng biệt hóa thành nhiều loại mô liên kết khác nhau, bao gồm xương, sụn, mạch máu, gân và cơ. Tế bào gốc của Colon được tiêm vào khuỷu tay và vai của anh ấy, và vài tháng sau anh ấy dường như đã khỏi bệnh. Các nhà khoa học nhận thấy nhiều hứa hẹn trong việc sử dụng các phương pháp điều trị bằng tế bào gốc để chữa lành nhiều tình trạng bệnh lý, bao gồm ung thư, bệnh Parkinson, chấn thương não và tủy sống, tổn thương tim và cơ bắp khác, tiểu đường, mù lòa - thậm chí là hói đầu. . Ý tưởng cơ bản là tiêm tế bào gốc vào các mô bị tổn thương, nơi chúng sẽ biệt hóa và hình thành các mô mới khỏe mạnh. Nhiều quy trình đang được thử nghiệm ở Mỹ, nhưng cho đến nay, loại tế bào gốc đại tràng Bartolo duy nhất đã giúp sửa chữa những tổn thương ở gân của anh ấy và anh ấy đã có thể ném bóng - và giành chiến thắng - một lần nữa. liệu pháp tế bào gốc được chính phủ Hoa Kỳ phê duyệt là ghép tế bào gốc tạo máu (xem Phần 19.5). Các quốc gia khác, bao gồm Trung Quốc, Mexico, Ukraine và Cộng hòa Dominica, đã có các phòng khám cung cấp nhiều phương pháp điều trị tế bào gốc khác nhau. Các quá trình trong đó một tế bào gốc không chuyên biệt sinh sôi nảy nở và hình thành các tế bào và mô chuyên biệt với hình dáng và chức năng đặc biệt tương tự như các quá trình phát triển xảy ra trong phôi. Phần lớn kiến thức của chúng ta về sinh học phát triển đến từ các nghiên cứu về sinh vật mẫu như ruồi giấm, tuyến trùng, ếch, nhím biển, chuột và loài thực vật có hoa nhỏ Arabidopsis thaliana. Sinh vật nhân chuẩn có nhiều gen giống nhau, và các nguyên tắc tế bào và phân tử làm nền tảng cho sự phát triển của chúng cũng giống nhau.Do đó, những khám phá từ một sinh vật có thể giúp chúng ta hiểu được các sinh vật khác, bao gồm cả chính chúng ta. m Những ứng dụng khác của tế bào gốc có nguồn gốc từ chất béo là gì? Xem câu trả lời ở trang 410.



1 9.1 Quá trình phát triển là gì? 393 PHÁT TRIỂN ĐỘNG VẬT Hợp tử (trứng đã thụ tinh) Tám tế bào Blastula (mặt cắt ngang) Gastrula (mặt cắt ngang) Ấu trùng Sao biển trưởng thành PHÁT TRIỂN THỰC VẬT Cây trưởng thành o Hợp tử (trứng đã thụ tinh) 8 Phôi Hai tế bào Phôi 8 tế bào Phôi Phôi “hình cầu” Hạt giống lá (lá mầm) Phôi “Tim” phôi “Torpedo” 19.1 Từ trứng thụ tinh đến trưởng thành Các giai đoạn phát triển Chuyển sang Hoạt động 19.1 Các giai đoạn phát triển từ hợp tử đến trưởng thành được thể hiện ở động vật và thực vật. Blastula Lifel 0e.com/ac1 9.1 là một khối cầu rỗng chứa các tế bào; gastrula có ba lớp tế bào. Các quá trình phát triển là gì? Phát triển là quá trình trong đó một sinh vật đa bào, bắt đầu từ một tế bào đơn lẻ, trải qua một loạt các thay đổi, đảm nhận các dạng liên tiếp đặc trưng cho vòng đời của nó (Hình 1 9.1). Sau khi trứng được thụ tinh, nó được gọi là hợp tử và trong giai đoạn phát triển sớm nhất, thực vật hoặc động vật được gọi là phôi. Đôi khi phôi được chứa trong một cấu trúc bảo vệ như vỏ hạt, vỏ trứng hoặc tử cung. Phôi không tự quang hợp hoặc tự ăn. Thay vào đó, nó lấy thức ăn từ mẹ trực tiếp (thông qua nhau thai) hoặc gián tiếp (thông qua các chất dinh dưỡng được lưu trữ trong hạt hoặc trứng). Một loạt các giai đoạn phôi thai diễn ra trước sự ra đời của một sinh vật mới, độc lập. Nhiều sinh vật tiếp tục phát triển trong suốt vòng đời của chúng và sự phát triển chỉ dừng lại khi chết. Sự phát triển bao gồm các quá trình riêng biệt nhưng chồng chéo nhau. Những thay đổi phát triển mà một sinh vật trải qua khi nó tiến triển từ trứng được thụ tinh đến trưởng thành trưởng thành bao gồm bốn quá trình: “Quyết định quyết định số phận phát triển của một tế bào – nó sẽ trở thành loại tế bào nào” ” ngay cả trước khi có thể quan sát được bất kỳ đặc điểm nào của loại tế bào đó. Ví dụ, các tế bào gốc trung mô được mô tả trong câu chuyện mở đầu trông có vẻ không chuyên biệt, nhưng số phận trở thành tế bào mô liên kết của chúng đã được xác định. â € ¢ Sự biệt hóa là quá trình phát sinh các loại tế bào khác nhau, dẫn đến các tế bào có cấu trúc và chức năng cụ thể. Ví dụ, tế bào gốc trung mô biệt hóa để trở thành tế bào cơ, mỡ, gân hoặc các tế bào mô liên kết khác. ™ Sự hình thành hình thái (tiếng Hy Lạp có nghĩa là "nguồn gốc của hình thức") là sự tổ chức và phân bố không gian của các tế bào đã biệt hóa vào cơ thể đa bào và các cơ quan của nó. â € ¢ Tăng trưởng là sự gia tăng kích thước của cơ thể và các cơ quan của nó bằng cách phân chia tế bào và mở rộng tế bào. Việc xác định và phân biệt xảy ra phần lớn là do sự biểu hiện gen khác biệt. Các tế bào phát sinh từ quá trình nguyên phân lặp đi lặp lại ở phôi thai ban đầu có thể trông giống nhau về bề ngoài, nhưng chúng sẽ sớm bắt đầu khác nhau về cách biểu hiện của hàng nghìn gen trong bộ gen.



394 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển Phần này của â€¢ â€¢, j-tt, phôi thông thường. Sự hình thành hình thái liên quan đến các gen khác biệt hình thành phía sau biểu hiện và sự tương tác của các tín hiệu khi trưởng thành. giữa các tế bào. Sự hình thành hình thái có thể xảy ra theo nhiều cách: • Sự phân chia tế bào rất quan trọng ở cả thực vật và động vật. “Sự phát triển của tế bào đặc biệt quan trọng trong

quá trình phát triển của thực vật, nơi mà vị trí và hình dạng của tế bào bị hạn chế bởi thành tế bào. â€¢ Sự chuyển động của tế bào rất quan trọng trong quá trình hình thành hình thái động vật. ™ Apoptosis (sự chết tế bào theo chương trình) là điều cần thiết trong sự phát triển của cơ quan. Sự tăng trưởng xảy ra bằng cách mở rộng tế bào. Trong một số trường hợp, sự mở rộng tế bào đi đôi với sự phân chia tế bào, do đó kích thước trung bình của tế bào vẫn giữ nguyên khi mô phát triển; trong các trường hợp khác (đặc biệt là ở mô thực vật), tế bào to ra mà không phân chia, do đó kích thước trung bình của tế bào tăng lên. Sự tăng trưởng tiếp tục trong suốt cuộc đời của cá thể ở một số sinh vật, nhưng đạt đến điểm cuối ổn định ít nhiều ở những sinh vật khác. Số phận tế bào ngày càng bị hạn chế hơn trong quá trình phát triển. Trong quá trình phát triển, mỗi tế bào chưa biệt hóa sẽ trở thành một phần của một loại mô cụ thể - điều này được gọi là số phận tế bào. Việc xác định số phận tế bào xảy ra khi phôi phát triển. Thời điểm xác định này thay đổi tùy theo cơ thể, nhưng thường là khá sớm. Một cách để tìm ra thời điểm là cấy tế bào từ phôi này sang vùng khác của phôi nhận (Hình 1 9.2). Các tế bào được cấy ghép có áp dụng mô hình biệt hóa của môi trường mới xung quanh hay chúng tiếp tục đi trên con đường riêng của mình với số phận đã được định sẵn? Ở phôi lưỡng cư, quá trình xác định phôi xảy ra sớm. Nếu mô của người hiến tặng là từ phôi giai đoạn đầu (blastula), nó sẽ chấp nhận số phận của môi trường xung quanh mới. Trong trường hợp này, số phận tế bào chưa được xác định và bị ảnh hưởng bởi môi trường ngoại bào. Nhưng nếu mô của người hiến tặng là từ phôi cũ (gastrula), nó sẽ tiếp tục con đường phát triển ban đầu. Trong trường hợp này, số phận tế bào đã được xác định và không còn bị ảnh hưởng bởi môi trường ngoại bào nữa. Việc xác định số phận tế bào bị ảnh hưởng bởi những thay đổi trong biểu hiện gen cũng như môi trường ngoại bào. Xác định không phải là thứ có thể nhìn thấy dưới kính hiển vi - các tế bào không thay đổi hình dáng bên ngoài khi chúng được xác định. Tiếp theo quá trình xác định là sự biệt hóa - những thay đổi thực tế về sinh hóa, cấu trúc và chức năng dẫn đến các loại tế bào khác nhau. Quyết tâm là một cam kết; sự hiện thực hóa cuối cùng của cam kết đó là sự khác biệt. Trong quá trình phát triển của động vật, số phận tế bào ngày càng bị hạn chế hơn. Điều này có thể được hình dung dưới dạng tiềm năng của tế bào, tức là khả năng biệt hóa của tế bào thành các loại tế bào khác: Phần phôi này thường tạo thành mặt trước của con trưởng thành.Người hiến tặng phôi sớm Phôi cũ hơn Người hiến tặng Việc cấy ghép mô từ phần “hình thành phía sau” của phôi sớm này sang vùng “hình thành phía trước” của phôi khác khiến mô của người hiến tặng phải chịu số phận trong môi trường mới của nó. 19.2 Số phận của tế bào được quyết định trong quá trình cấy ghép phôi Các thí nghiệm sử dụng phôi lưỡng cư cho thấy số phận của tế bào được xác định khi phôi sớm phát triển. Khi thí nghiệm cấy ghép tương tự được thực hiện trên phôi cũ, mô của người hiến tặng không thay đổi số phận của nó. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 19.1 Số phận tế bào Life10e.com/at1 9.1 â€¢ Các tế bào của phôi sớm là toàn năng (toti, "tất cả"; mạnh mẽ, "có khả năng"); chúng có khả năng biệt hóa thành bất kỳ loại tế bào nào, kể cả nhiều tế bào phôi hơn. â€¢ Ở giai đoạn sau của phôi, nhiều tế bào có tính đa năng (pluri , "nhiều"); chúng có khả năng phát triển thành hầu hết các loại tế bào khác, nhưng chúng không thể hình thành phôi mới. • Qua các giai đoạn phát triển sau này, bao gồm cả tuổi trưởng thành, một số tế bào gốc nhất định có nhiều tiềm năng; chúng có thể biệt hóa thành nhiều loại tế bào khác nhau có liên quan. Tế bào gốc trung mô (xem câu chuyện mở đầu) là một loại tế bào gốc đa năng. â€¢ Nhiều tế bào trong cơ thể trưởng thành không có khả năng hoạt động; chúng chỉ có thể tạo ra một loại tế bào - của chính chúng. Như bạn sẽ thấy trong Phần 19.5, nhiều loại tế bào thực vật có thể được xử lý trong phòng thí nghiệm để biệt hóa, hình thành phôi và phát triển thành cây mới. Gần đây hơn, các nhà nghiên cứu đã tìm ra cách điều khiển một số tế bào động vật có vú để khiến chúng biệt hóa và sau đó tái biệt hóa thành các mô mới. Vì vậy, mặc dù số phận tế bào ngày càng bị hạn chế hơn trong quá trình phát triển bình thường, quá trình này có thể được thay đổi trong phòng thí nghiệm. RECAP (19.1 Sự phát triển diễn ra thông qua các quá trình xác định, biệt hóa, hình thành và phát triển. Các tế bào trong phôi rất sớm chưa được xác định số phận của chúng; khi quá trình phát triển tiếp tục, số phận tiềm năng của chúng ngày càng bị hạn chế. là bốn quá trình phát triển? Xem trang 393 â€¢ Các thí nghiệm thuộc loại được minh họa trong Hình 19.2 cho chúng ta biết điều gì về số phận của tế bào được xác định như thế nào? Xem trang 394 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa toàn năng, đa năng và tế bào đa năng Xem trang 394nhiều tế bào là đa năng (pluri , "nhiều"); chúng có khả năng phát triển thành hầu hết các loại tế bào khác, nhưng chúng không thể hình thành phôi mới. • Qua các giai đoạn phát triển sau này, bao gồm cả tuổi trưởng thành, một số tế bào gốc nhất định có nhiều tiềm năng; chúng có thể biệt hóa thành nhiều loại tế bào khác nhau có liên quan. Tế bào gốc trung mô (xem câu chuyện mở đầu) là một loại tế bào gốc đa năng.

â€¢ Nhiều tế bào trong cơ thể trưởng thành không có khả năng hoạt động; chúng chỉ có thể tạo ra một loại tế bào - của chính chúng. Như bạn sẽ thấy trong Phần 19.5, nhiều loại tế bào thực vật có thể được xử lý trong phòng thí nghiệm để biệt hóa, hình thành phôi và phát triển thành cây mới. Gần đây hơn, các nhà nghiên cứu đã tìm ra cách điều khiển một số tế bào động vật có vú để khiến chúng biệt hóa và sau đó tái biệt hóa thành các mô mới. Vì vậy, mặc dù số phận tế bào ngày càng bị hạn chế hơn trong quá trình phát triển bình thường, quá trình này có thể được thay đổi trong phòng thí nghiệm. RECAP (19.1 Sự phát triển diễn ra thông qua các quá trình xác định, biệt hóa, hình thành và phát triển. Các tế bào trong phôi rất sớm chưa được xác định số phận của chúng; khi quá trình phát triển tiếp tục, số phận tiềm năng của chúng ngày càng bị hạn chế. là bốn quá trình phát triển? Xem trang 393 â€¢ Các thí nghiệm thuộc loại được minh họa trong Hình 19.2 cho chúng ta biết điều gì về số phận của tế bào được xác định như thế nào? Xem trang 394 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa toàn năng, đa năng và tế bào đa năng Xem trang 394nhiều tế bào là đa năng (pluri , "nhiều"); chúng có khả năng phát triển thành hầu hết các loại tế bào khác, nhưng chúng không thể hình thành phôi mới. • Qua các giai đoạn phát triển sau này, bao gồm cả tuổi trưởng thành, một số tế bào gốc nhất định có nhiều tiềm năng; chúng có thể biệt hóa thành nhiều loại tế bào khác nhau có liên quan. Tế bào gốc trung mô (xem câu chuyện mở đầu) là một loại tế bào gốc đa năng. â€¢ Nhiều tế bào trong cơ thể trưởng thành không có khả năng hoạt động; chúng chỉ có thể tạo ra một loại tế bào - của chính chúng. Như bạn sẽ thấy trong Phần 19.5, nhiều loại tế bào thực vật có thể được xử lý trong phòng thí nghiệm để biệt hóa, hình thành phôi và phát triển thành cây mới. Gần đây hơn, các nhà nghiên cứu đã tìm ra cách điều khiển một số tế bào động vật có vú để khiến chúng biệt hóa và sau đó tái biệt hóa thành các mô mới. Vì vậy, mặc dù số phận tế bào ngày càng bị hạn chế hơn trong quá trình phát triển bình thường, quá trình này có thể được thay đổi trong phòng thí nghiệm. RECAP (19.1 Sự phát triển diễn ra thông qua các quá trình xác định, biệt hóa, hình thành và phát triển. Các tế bào trong phôi rất sớm chưa được xác định số phận của chúng; khi quá trình phát triển tiếp tục, số phận tiềm năng của chúng ngày càng bị hạn chế. là bốn quá trình phát triển? Xem trang 393 â€¢ Các thí nghiệm thuộc loại được minh họa trong Hình 19.2 cho chúng ta biết điều gì về số phận của tế bào được xác định như thế nào? Xem trang 394 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa toàn năng, đa năng và tế bào đa năng Xem trang 394

19.2 Số phận tế bào được xác định như thế nào? 395 Chúng ta đã thảo luận về các quá trình cơ bản xảy ra trong quá trình phát triển và thấy rằng việc xác định số phận tế bào xảy ra trước khi tế bào biệt hóa và trở nên chuyên biệt. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang cơ chế xác định số phận tế bào. Số phận tế bào được xác định như thế nào? Trứng được thụ tinh trải qua nhiều quá trình phân chia tế bào để tạo ra nhiều tế bào biệt hóa trong cơ thể (chẳng hạn như tế bào gan, cơ và thần kinh). Làm thế nào một tế bào có thể tạo ra nhiều loại tế bào khác nhau như vậy? Có hai cách xảy ra quá trình xác định: • Sự phân chia tế bào chất (phân chia tế bào chất không đồng đều). Một yếu tố trong trứng, hợp tử hoặc tế bào tiền thân có thể phân bố không đồng đều trong tế bào chất. Sau khi phân chia tế bào, yếu tố này tồn tại ở một số tế bào con hoặc vùng của tế bào, nhưng không tồn tại ở các tế bào con hoặc vùng khác. ™ Cảm ứng (giao tiếp giữa các tế bào). Một yếu tố được một số tế bào nhất định tích cực sản xuất và tiết ra để khiến các tế bào khác trở nên xác định. Cực động vật 19.3 Nguyên lý phân chia tế bào chất Sự phân bố không đồng đều của một số thành phần trong tế bào chất của tế bào có thể quyết định số phận của con cháu nó. Sự phân chia tế bào chất có thể quyết định sự phân cực và số phận của tế bào. Một số khác biệt trong kiểu biểu hiện gen là kết quả của sự khác biệt về tế bào chất giữa các tế bào. Một sự khác biệt về tế bào chất như vậy là sự xuất hiện của các tế bào 'Top" và "dưới cùng" phần cuối của một sinh vật hoặc cấu trúc; sự khác biệt như vậy được gọi là sự phân cực. Nhiều ví dụ về sự phân cực được quan sát thấy trong quá trình phát triển. Đầu của chúng ta khác với phần sau của chúng ta, và đầu xa (xa) của cánh tay và chân (cổ tay, mắt cá chân, ngón tay, ngón chân) khác với đầu gần (gần) (vai và hông). Sự phân cực có thể phát triển sớm; ngay cả trong trứng đã thụ tinh, lòng đỏ và các yếu tố khác thường được phân bố không đối xứng. Trong quá trình phát triển ban đầu ở động vật, tính phân cực được xác định bởi cực động vật ở phía trên hợp tử và cực thực vật ở phía dưới. Sự phân cực này có thể dẫn đến việc xác định số phận tế bào ở giai đoạn phát triển rất sớm. Ví dụ, phôi nhím biển có thể được chia đôi ở giai đoạn tám tế bào theo hai cách: Cực động vật Kim thủy tinh Giai đoạn 8 tế bào Cực thực vật Nếu hai nửa của những phôi này (mỗi nửa có bốn tế bào) được phép phát triển, kết quả là khác biệt đáng kể ở hai lần cắt khác nhau: â€¢ Nếu phôi được cắt thành nửa trên và nửa dưới (trái, trên), nửa dưới sẽ phát triển thành một con nhím biển nhỏ và

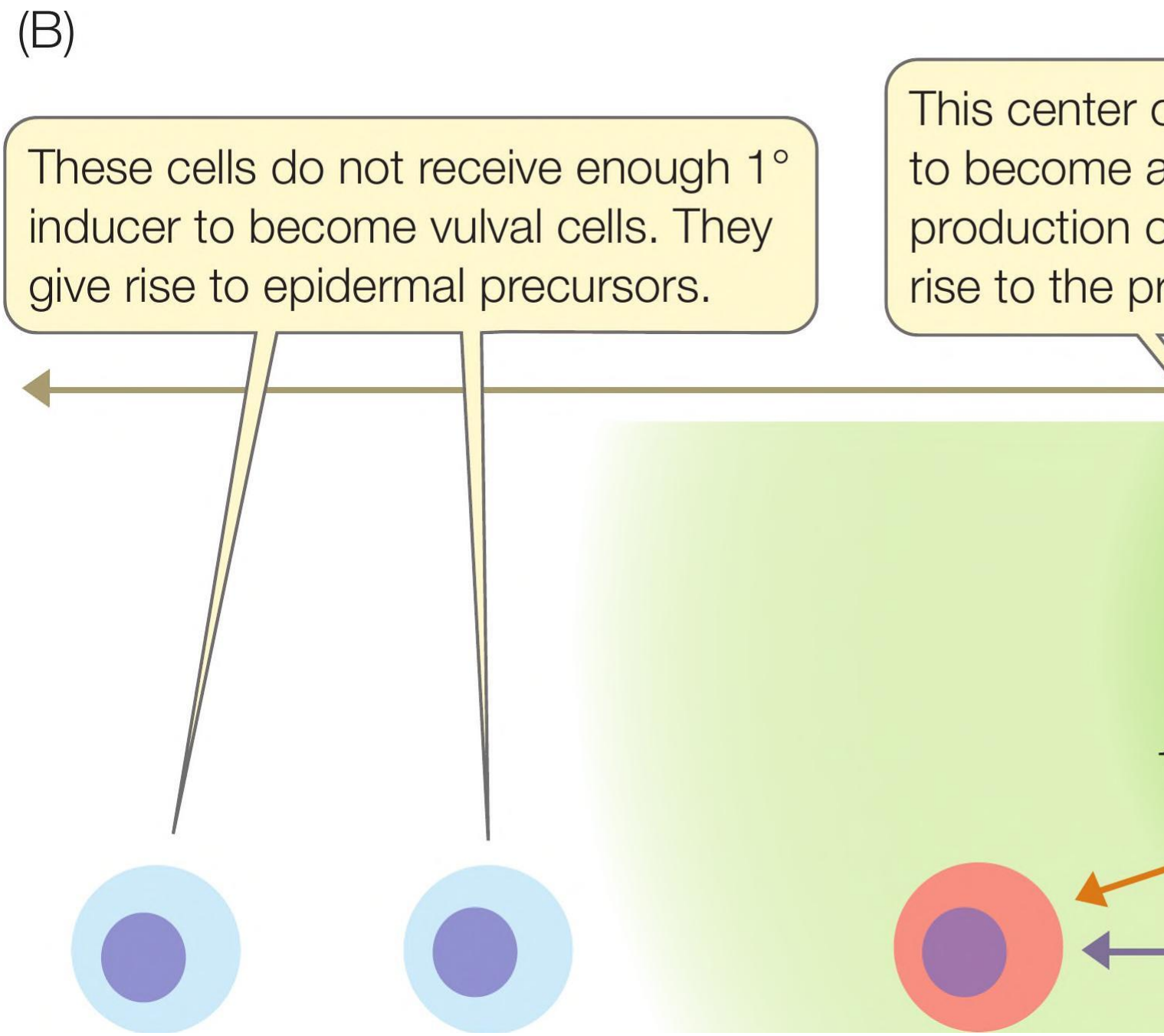
nửa trên không phát triển chút nào. â€¢ Nếu phôi được cắt thành hai nửa bên (bên phải, phía trên), cả hai nửa sẽ phát triển thành nhím biển nhỏ. Sj&lH Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 1 9.2 Sự bất đối xứng ban đầu trong phôi HfsKb Lifel Oe.com/atl 9.2 Những kết quả này chỉ ra rằng nửa trên và nửa dưới của phôi nhím biển tám tế bào đã phát triển những số phận khác biệt. Những quan sát như vậy đã dẫn đến mô hình phân chia tế bào chất như trên Hình 1 9.3.Mô hình này cho biết một số chất gọi là yếu tố quyết định tế bào chất được phân bố không đồng đều trong tế bào chất của trứng. Các yếu tố quyết định tế bào chất bao gồm các protein cụ thể, các RNA điều hòa nhỏ và mRNA và chúng đóng vai trò điều khiển sự phát triển phôi của nhiều sinh vật. Điều gì giải thích cho sự phân bố không đồng đều của các yếu tố quyết định này? Bộ khung tế bào góp phần vào sự phân bố không đối xứng của các yếu tố quyết định tế bào chất trong trứng. Hãy nhớ lại Phần 5.3 rằng chức năng quan trọng của các vi ống và vi sợi trong khung tế bào là giúp di chuyển các vật liệu xung quanh trong tế bào. Hai đặc tính cho phép các cấu trúc này thực hiện được điều này: - Các vi ống và vi sợi có tính phân cực - chúng phát triển bằng cách thêm các tiểu đơn vị vào đầu dương. • Khung tế bào có thể liên kết các protein vận động được sử dụng để vận chuyển các yếu tố quyết định tế bào chất. Ví dụ, trong trứng nhím biển có một loại protein liên kết với cả đầu (+) đang phát triển của vi sợi và với mRNA mã hóa yếu tố quyết định tế bào chất. Khi vi sợi phát triển về phía một đầu của tế bào, nó sẽ mang theo mRNA. Sự phân bố không đối xứng của mRNA dẫn đến sự phân bố tương tự của protein mà nó mã hóa. Chất cảm ứng truyền từ tế bào này sang tế bào khác có thể quyết định số phận của tế bào. Thuật ngữ "cảm ứng"; có ý nghĩa khác nhau trong những bối cảnh khác nhau. Trong sinh học, nó có thể được sử dụng rộng rãi để chỉ sự khởi đầu

396 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển hoặc nguyên nhân của một sự thay đổi hoặc quá trình. Nhưng trong bối cảnh biệt hóa tế bào, nó đề cập đến các sự kiện báo hiệu mà qua đó các tế bào trong một sinh vật đang phát triển giao tiếp và ảnh hưởng đến số phận phát triển của nhau. Cảm ứng liên quan đến tín hiệu hóa học và cơ chế truyền tín hiệu. Chúng tôi sẽ mô tả hai ví dụ về hình thức cảm ứng này: một ở mắt của động vật có xương sống đang phát triển và một ở cấu trúc sinh sản đang phát triển của tuyến trùng Caenorhaloditis elegans. XÁC ĐỊNH Thấu kính ở mắt động vật có xương sống Sự phát triển của thấu kính ở mắt động vật có xương sống là một ví dụ kinh điển về cảm ứng. Ở phôi ếch, não trước đang phát triển phình ra ở cả hai bên tạo thành các túi thị giác, các túi này sẽ giãn nở cho đến khi chúng tiếp xúc với các tế bào ở bề mặt đầu (Hình 19.4). Mô bề mặt ở vùng tiếp xúc dày lên, tạo thành một mảng thấu kính - mô cuối cùng sẽ tạo thành thấu kính. Placode thấu kính uốn cong vào trong, tự gập lại và cuối cùng tách ra khỏi mô bề mặt để tạo ra cấu trúc sẽ phát triển thành thấu kính. Nếu túi quang đang phát triển bị cắt đi trước khi nó tiếp xúc với các tế bào bề mặt thì sẽ không có dạng thấu kính. Việc đặt một rào cản không thấm nước giữa túi quang và các tế bào bề mặt cũng ngăn cản sự hình thành của thấu kính. Những quan sát này cho thấy mô bề mặt bắt đầu phát triển thành thấu kính khi nó nhận được tín hiệu từ túi quang. Tín hiệu như vậy được gọi là bộ cảm ứng (hệ số tín hiệu). Chất cảm ứng kích hoạt trình tự biểu hiện gen trong các tế bào phản ứng. Làm thế nào các tế bào kích hoạt các bộ gen khác nhau chi phối sự phát triển và chỉ đạo việc hình thành các kế hoạch cơ thể là mối quan tâm lớn của các nhà sinh học phát triển và tiến hóa. Họ sử dụng các sinh vật mẫu để nghiên cứu các nguyên tắc chính chi phối các quá trình này. XÁC ĐỊNH VỆ SINH Ở Tuyến trùng Bộ gen của tuyến trùng Caenorhabditis elegans là một trong những bộ gen của sinh vật nhân chuẩn đầu tiên được giải trình tự (xem Phần 17.3). Nó phát triển từ trứng được thụ tinh đến ấu trùng chỉ trong khoảng 8 giờ và giun trưởng thành chỉ trong 3,5 ngày. Quá trình này có thể dễ dàng quan sát được bằng cách sử dụng kính hiển vi mổ xẻ có độ phóng đại thấp vì lớp vỏ bao phủ cơ thể trong suốt (Hình 19.5A). Tuyến trùng trưởng thành là loài lưỡng tính, chứa cả cơ quan sinh sản đực và cái. Nó đẻ trứng qua một lỗ chân lông gọi là âm hộ trên bề mặt bụng (phía dưới). Trong quá trình phát triển, một tế bào duy nhất, được gọi là tế bào neo, tạo ra âm hộ từ sáu tế bào trên bề mặt bụng của giun. Trong trường hợp này có hai tín hiệu phân tử: cảm ứng sơ cấp (1Â°) và cảm ứng thứ cấp (2Â°). Mỗi tế bào trong số sáu tế bào bụng có ba số phận có thể xảy ra: nó có thể trở thành tế bào tiền thân âm hộ sơ cấp, tế bào tiền thân âm hộ thứ cấp hoặc đơn giản trở thành một phần của da giun - tế bào biểu bì. Bạn có thể theo dõi chuỗi sự kiện trong Hình 19.5B.Độ dốc nồng độ của chất cảm ứng chính, LIN-3, là yếu tố then chốt. (LIN là viết tắt của tuổi dòng tế bào bất thường.) Tế bào neo tạo ra protein LIN-3, protein này khuếch tán ra khỏi tế bào và tạo thành một gradient nồng độ so với các tế bào lân cận. Ba tế bào nhận được nhiều LIN-3 hơn các tế bào khác và trở thành tế bào tiền thân âm hộ; các tế bào ở xa tế bào neo nhận

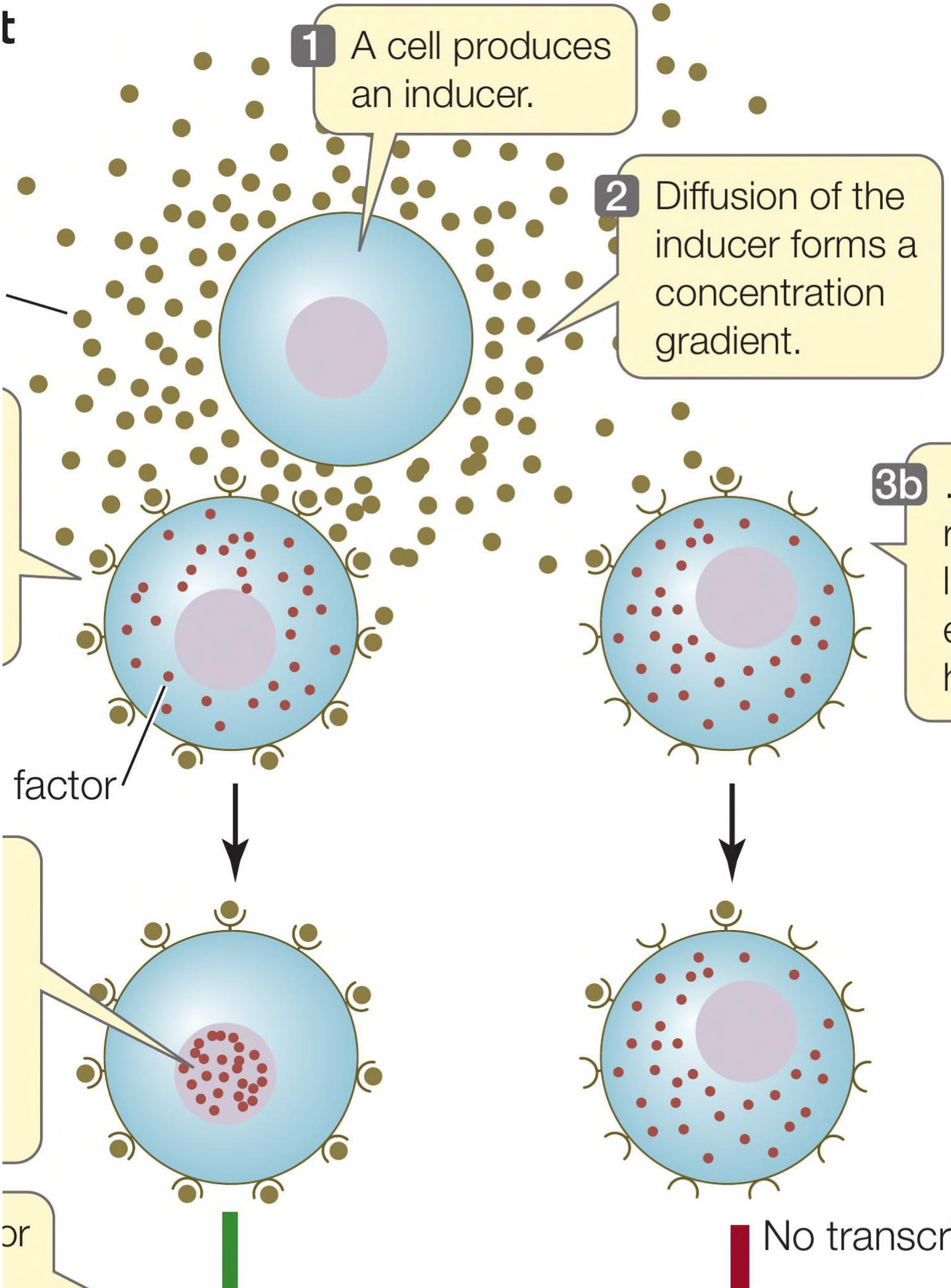
được ít LIN-3 hơn và trở thành tế bào biểu bì. Ô gần ô neo nhất nhận được nhiều LIN-3 nhất - đủ LIN-3 để bật biểu hiện của cảm ứng thứ cấp. Chất cảm ứng thứ cấp sau đó tác động lên hai tế bào liền kề. Sự kiện cảm ứng thứ hai này dẫn đến hai loại tế bào tiền thân âm hộ: sơ cấp và thứ cấp. Cảm ứng dẫn đến việc kích hoạt hoặc bất hoạt các bộ gen cụ thể thông qua các tầng truyền tín hiệu. Sự biểu hiện gen khác biệt này dẫn đến sự biệt hóa tế bào. RECAP Xác định số phận tế bào liên quan đến sự phân chia và cảm ứng tế bào chất. Sự phân chia tế bào chất là sự phân bố không đồng đều các sản phẩm gen trong trứng, hợp tử hoặc phôi sớm. Cảm ứng xảy ra khi một tế bào hoặc mô gửi tín hiệu hóa học đến một tế bào hoặc mô khác. • Làm thế nào mà sự phân chia tế bào chất dẫn đến sự phân cực ở trứng được thụ tinh và sự phân cực ảnh hưởng như thế nào đến việc xác định số phận của tế bào? Xem trang. 395 và Hình 19.3 â€¢ Mô tả sự cảm ứng ảnh hưởng như thế nào đến sự hình thành mô ở mắt của động vật có xương sống. Xem trang 395-396 và Hình 19.4 – Mô tả quá trình cảm ứng trong quá trình phát triển âm hộ của tuyến trùng. Xem trang. 396 và Hình 19.5 19.4 Các yếu tố cảm ứng phôi trong sự phát triển mắt của động vật có xương sống Mắt của ếch phát triển khi các tế bào khác nhau gây ra sự thay đổi ở các tế bào lân cận. Túi thị giác phình ra từ não trước. 0| Túi quang tạo ra các mô phía trên để tạo thành mảng thấu kính. 0) Cốc quang hình thành và tạo ra sự hình thành thấu kính. Â £) Thấu kính đang phát triển tách ra khỏi mô bề mặt và khiến nó hình thành giác mạc, bề mặt bên ngoài của mắt. Đầu ếch (nhìn từ phía sau)Cảm ứng xảy ra khi một tế bào hoặc mô gửi tín hiệu hóa học đến một tế bào hoặc mô khác. • Làm thế nào mà sự phân chia tế bào chất dẫn đến sự phân cực ở trứng được thụ tinh và sự phân cực ảnh hưởng như thế nào đến việc xác định số phận của tế bào? Xem trang. 395 và Hình 19.3 â€¢ Mô tả sự cảm ứng ảnh hưởng như thế nào đến sự hình thành mô ở mắt của động vật có xương sống. Xem trang 395-396 và Hình 19.4 – Mô tả quá trình cảm ứng trong quá trình phát triển âm hộ của tuyến trùng. Xem trang. 396 và Hình 19.5 19.4 Các yếu tố cảm ứng phôi trong sự phát triển mắt của động vật có xương sống Mắt của ếch phát triển khi các tế bào khác nhau gây ra sự thay đổi ở các tế bào lân cận. Túi thị giác phình ra từ não trước. 0| Túi quang tạo ra các mô phía trên để tạo thành mảng thấu kính. 0) Cốc quang hình thành và tạo ra sự hình thành thấu kính. Â £) Thấu kính đang phát triển tách ra khỏi mô bề mặt và khiến nó hình thành giác mạc, bề mặt bên ngoài của mắt. Đầu ếch (nhìn từ phía sau)Cảm ứng xảy ra khi một tế bào hoặc mô gửi tín hiệu hóa học đến một tế bào hoặc mô khác. • Làm thế nào mà sự phân chia tế bào chất dẫn đến sự phân cực ở trứng được thụ tinh và sự phân cực ảnh hưởng như thế nào đến việc xác định số phận của tế bào? Xem trang. 395 và Hình 19.3 â€¢ Mô tả sự cảm ứng ảnh hưởng như thế nào đến sự hình thành mô ở mắt của động vật có xương sống. Xem trang 395-396 và Hình 19.4 – Mô tả quá trình cảm ứng trong quá trình phát triển âm hộ của tuyến trùng. Xem trang. 396 và Hình 19.5 19.4 Các yếu tố cảm ứng phôi trong sự phát triển mắt của động vật có xương sống Mắt của ếch phát triển khi các tế bào khác nhau gây ra sự thay đổi ở các tế bào lân cận. Túi thị giác phình ra từ não trước. 0| Túi quang tạo ra các mô phía trên để tạo thành mảng thấu kính. 0) Cốc quang hình thành và tạo ra sự hình thành thấu kính. Â £) Thấu kính đang phát triển tách ra khỏi mô bề mặt và khiến nó hình thành giác mạc, bề mặt bên ngoài của mắt. Đầu ếch (nhìn từ phía sau)

1 9.3 Vai trò của biểu hiện gen trong quá trình phát triển là gì? 397 (A) K1 mm 19.5 Cảm ứng trong quá trình phát triển âm hộ ở Caenorhabditis elegans (A) Ở tuyến trùng C. elegans (được hiển thị bằng màu giả ở đây), có thể theo dõi tất cả sự phân chia tế bào từ trứng đã thụ tinh đến 959 tế bào được tìm thấy ở người lớn. (B) Trong quá trình phát triển âm hộ, một phân tử được tiết ra bởi tế bào neo (protein LIN-3) đóng vai trò là chất cảm ứng chính (1Â°). Tế bào tiền thân sơ cấp (tế bào nhận được nồng độ LIN-3 cao nhất) sau đó tiết ra chất cảm ứng thứ cấp (2Â°) tác động lên các tế bào lân cận của nó. Các kiểu biểu hiện gen được kích hoạt bởi các công tắc phân tử này sẽ quyết định số phận của tế bào. Không có chất cảm ứng sơ cấp Chất cảm ứng sơ cấp cộng với chất cảm ứng thứ cấp Số lượng cao nhất của chất cảm ứng sơ cấp Chất cảm ứng sơ cấp cộng với chất cảm ứng thứ cấp Không có chất cảm ứng sơ cấp Biểu bì thứ cấp Sơ cấp Thứ cấp Tiền chất biểu bì tiền chất tiền chất tiền chất tiền chất 1 1 1 1 1 1 n n A y â— — J J r Biểu bì Âm hộ Biểu bì Chúng ta đã thấy rằng sự phân chia và cảm ứng tế bào chất đều ảnh hưởng đến việc quyết định số phận tế bào. Chúng ta đã thấy hai ví dụ về cách cảm ứng dẫn đến sự hình thành cơ quan trong việc phát triển các sinh vật đa bào. Tiếp theo chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn cách biểu hiện gen ảnh hưởng đến việc xác định và biệt hóa số phận tế bào. Vai trò của biểu hiện gen trong sự phát triển là gì? Mặc dù mọi tế bào đều chứa tất cả các gen cần thiết để tạo ra mọi protein được mã hóa bởi bộ gen của sinh vật, nhưng mỗi tế bào chỉ biểu hiện các gen được chọn lọc. Ví

dụ, một số tế bào trong nang tóc tạo ra keratin, loại protein tạo nên tóc, trong khi các loại tế bào khác trong cơ thể thì không. Điều gì quyết định liệu một tế bào có sản xuất keratin hay không? Chương 16 đã mô tả một số cách mà tế bào điều chỉnh sự biểu hiện gen và sản xuất protein - bằng cách kiểm soát quá trình phiên mã, dịch mã và sửa đổi protein sau dịch mã. Các cơ chế kiểm soát biểu hiện gen trong quá trình xác định số phận tế bào và biệt hóa tế bào thường hoạt động ở cấp độ phiên mã. Việc xác định số phận tế bào liên quan đến các con đường truyền tín hiệu dẫn đến sự biểu hiện gen khác biệt Như chúng ta đã thấy, việc xác định số phận tế bào có thể xảy ra bằng quá trình cảm ứng. Khi một phân tử cảm ứng liên kết với thụ thể đặc hiệu của nó trên bề mặt tế bào, con đường truyền tín hiệu sẽ dẫn đến việc kích hoạt một hoặc nhiều yếu tố phiên mã. Hãy nhớ lại rằng các yếu tố phiên mã là các protein liên kết DNA điều chỉnh sự biểu hiện của các gen cụ thể (xem Phần 16.2). Hình 19.6 minh họa sự cảm ứng của một tế bào (ô bên trái), được tiếp xúc với nồng độ chất cảm ứng cao. Điều này dẫn đến việc kích hoạt một yếu tố phiên mã trong tế bào chất, khiến nó đi vào nhân và kích hoạt sự biểu hiện của một gen cụ thể. Tế bào bên phải tiếp xúc với nồng độ chất cảm ứng thấp hơn và kết quả là biểu hiện gen không được kích hoạt.



398 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển 19.6 Cảm ứng Nồng độ của chất cảm ứng ảnh hưởng trực tiếp đến mức độ hoạt hóa của yếu tố phiên mã. Chất cảm ứng hoạt động bằng cách liên kết với một thụ thể trên tế bào đích. Sự gắn kết này được theo sau bởi sự truyền tín hiệu liên quan đến việc kích hoạt yếu tố phiên mã hoặc chuyển vị trí từ tế bào chất sang nhân. Trong nhân nó có tác dụng kích thích sự biểu hiện của các gen liên quan đến sự biệt hóa tế bào. Hóa ra là sự phát triển thường được kiểm soát bởi những loại công tắc phân tử này, cho phép tế bào đi theo một trong hai con đường thay thế. Một thách thức đối với các nhà sinh học phát triển là tìm ra những công tắc này và xác định cách chúng hoạt động. Trong trường hợp phát triển âm hộ ở tuyến trùng (xem Hình 19.5), LIN-3 là chất cảm ứng chính quyết định số phận của các tế bào tiền thân âm hộ. LIN-3 là yếu tố tăng trưởng tương đồng với yếu tố tăng trưởng ở động vật có xương sống được gọi là EGF (tác nhân/tăng trưởng biểu bì). LIN-3 liên kết với một thụ thể trên bề mặt của các tế bào tiền thân âm hộ, khởi động một tầng truyền tín hiệu liên quan đến protein Ras và MAP kinase (xem Hình 7.10). Điều này dẫn đến sự phiên mã tăng lên của các gen liên quan đến sự biệt hóa của tế bào âm hộ. Phiên mã gen khác biệt là dấu hiệu đặc trưng của sự biệt hóa tế bào. Gen quy định (3-globin, một trong những thành phần protein của huyết sắc tố, được biểu hiện trong các tế bào hồng cầu khi chúng hình thành trong tủy xương của động vật có vú. Gen này cũng hiện diện. "nhưng chưa được biểu hiện - trong các tế bào thần kinh trong não (không tạo ra huyết sắc tố) có thể được chứng minh bằng phương pháp lai axit nucleic. Hãy nhớ lại rằng trong quá trình lai axit nucleic, một đầu dò làm từ DNA chuỗi đơn hoặc RNA có trình tự đã biết được thêm vào biến tính DNA để tiết lộ các vùng mã hóa bổ sung trong mẫu DNA (xem Hình 14.7) Một đầu dò tìm gen 3-globin có thể được áp dụng cho DNA từ các tế bào não và tế bào hồng cầu chưa trưởng thành (hãy nhớ rằng các tế bào hồng cầu trưởng thành của động vật có vú mất nhân trong quá trình Trong cả hai trường hợp, đầu dò tìm thấy phần bổ sung của nó, cho thấy rằng (gen 3-globin hiện diện ở cả hai loại tế bào. Tuy nhiên, nếu (3-glob trong đầu dò được áp dụng cho mRNA, chứ không phải DNA, từ nó tìm thấy hai loại tế bào (mRNA 3-globin chỉ có trong hồng cầu, không có trong tế bào não. Kết quả này cho thấy gen này chỉ được biểu hiện ở một trong hai loại tế bào. Điều gì dẫn đến sự biểu hiện gen khác biệt này? Một ví dụ được nghiên cứu kỹ lưỡng về sự biệt hóa tế bào là sự chuyển đổi các tế bào tiền thân cơ chưa biệt hóa thành các tế bào được định sẵn để hình thành cơ (Hình 19.7). Trong phôi của động vật có xương sống, những tế bào này đến từ một lớp mô gọi là trung bì (xem Phần 44.3). Một sự kiện quan trọng trong sự cam kết của các tế bào này để trở thành 19.7 Phiên mã và biệt hóa trong sự hình thành tế bào cơ Sản xuất yếu tố phiên mã MyoD rất quan trọng trong quá trình biệt hóa tế bào cơ.Các phân tử cảm ứng ffln Tế bào này nhận được nhiều phân tử cảm ứng liên kết với nhiều thụ thể... Yếu tố phiên mã Liên kết cảm ứng dẫn đến việc kích hoạt yếu tố phiên mã hoặc chuyển vị trí đến nhân. Yếu tố phiên mã liên kết với chất khởi động, kích hoạt quá trình phiên mã gen. I Protein do gen mã hóa kích thích sự biệt hóa tế bào. ...trong khi tế bào này nhận được rất ít chất cảm ứng, mặc dù nó có các thụ thể. DNA Promoter Protein không được sản xuất và tế bào không thể biệt hóa. Chất đạm | Trong các tế bào phôi đa năng, MyoD được sản xuất và liên kết với vùng khởi động của gen p21. MyoD DNA Mesoderm Myoblasts Chu kỳ tế bào bị chặn ở G1, cho phép xảy ra sự biệt hóa. Promoter mRNA Tế bào cơ Các yếu tố phiên mã khác có liên quan đến sự biệt hóa cuối cùng của nguyên bào cơ thành tế bào cơ trưởng thành.


t
1 A cell produces an inducer.
2 Diffusion of the inducer forms a concentration gradient.
3b
factor
or
No transcr

19.4 Biểu hiện gen quyết định sự hình thành kiểu mẫu như thế nào? Cơ 399 là chúng ngừng phân chia. Thật vậy, ở nhiều phần của phôi, sự phân chia tế bào và biệt hóa tế bào loại trừ lẫn nhau. Tín hiệu tế bào kích hoạt gen tạo ra yếu tố phiên mã gọi là MyoD (đối với gen xác định nguyên bào cơ); điều này lại kích hoạt gen p21, một chất ức chế kinase phụ thuộc cyclin (Cdk's) thường kích thích chu kỳ tế bào ở G1 (xem Hình 11.6). Sự biểu hiện của gen p21 làm cho chu kỳ tế bào dừng lại và các yếu tố phiên mã khác sau đó sẽ xâm nhập vào hình ảnh để quá trình biệt hóa có thể diễn ra. Điều thú vị là myoD cũng được kích hoạt trong các tế bào gốc có trong cơ trưởng thành, cho thấy vai trò của yếu tố phiên mã này trong việc sửa chữa mô cơ khi nó bị tổn thương và hao mòn. Các gen như myoD chỉ đạo các quyết định cơ bản nhất trong quá trình phát triển (thường bằng cách điều chỉnh các gen khác trên các nhiễm sắc thể khác) thường mã hóa các yếu tố phiên mã. Trong một số trường hợp, một yếu tố phiên mã có thể khiến tế bào biệt hóa theo một cách nhất định. Ở những nơi khác, sự tương tác phức tạp giữa gen và protein xác định trình tự các sự kiện phiên mã dẫn đến sự khác biệt. RECAP Xác định số phận tế bào liên quan đến việc kích hoạt các đường dẫn truyền tín hiệu dẫn đến sự biểu hiện gen khác biệt. Sự biệt hóa liên quan đến sự biểu hiện gen chọn lọc, được kiểm soát ở cấp độ phiên mã bởi các yếu tố phiên mã. • Làm thế nào để các phân tử cảm ứng gây ra những thay đổi trong biểu hiện gen? Xem trang 397-398 và Hình 19.6. Bạn có thể sử dụng kỹ thuật nào để xác định các gen biểu hiện trong quá trình biệt hóa tế bào? Xem trang. 398 – Mô tả vai trò của các yếu tố phiên mã trong việc kiểm soát sự biệt hóa. Xem trang 398-399 và Hình 19.7 Chúng ta đã thấy số phận tế bào được xác định như thế nào và chúng ta đã xem xét vai trò của biểu hiện gen trong việc xác định và biệt hóa số phận tế bào. Bây giờ chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn cách biểu hiện gen ảnh hưởng đến sự biệt hóa và hình thái. Biểu hiện gen xác định sự hình thành mẫu như thế nào? Sự hình thành mô hình là quá trình dẫn đến việc tổ chức không gian của mô hoặc sinh vật. Nó gắn bó chặt chẽ với sự hình thành hình thái, việc tạo ra hình dạng cơ thể. Bạn có thể mong đợi quá trình hình thành hình thái liên quan đến rất nhiều sự phân chia tế bào, sau đó là sự biệt hóa - và đúng như vậy. Nhưng điều bạn có thể không mong đợi là số lượng tế bào chết theo chương trình - apoptosis - xảy ra trong quá trình hình thành hình thái. Nhiều protein tương tác để xác định sự chết tế bào theo chương trình phát triển. Chúng tôi đã lưu ý trong Phần 11.6 rằng apoptosis là một chuỗi các sự kiện được lập trình dẫn đến chết tế bào. Apoptosis là một phần không thể thiếu trong sự phát triển và cuộc sống bình thường của một sinh vật. Ví dụ, trong phôi thai của con người thời kỳ đầu, bàn tay và bàn chân trông giống như những mái chèo nhỏ: các mô sẽ trở thành ngón tay và ngón chân được nối với nhau bằng mô liên kết. Giữa ngày thứ 41 và 56 của quá trình phát triển, các tế bào giữa các ngón sẽ chết,giải phóng từng ngón tay và ngón chân: Ngày 41 Ngày 56 Nhiều tế bào và cấu trúc hình thành rồi biến mất trong quá trình phát triển, trong các quá trình liên quan đến quá trình tự hủy. Các sinh vật mẫu rất hữu ích trong việc nghiên cứu các gen và protein liên quan đến quá trình apoptosis. Các đột biến có kiểu hình chết tế bào bị thay đổi đã được sử dụng để xác định các gen và protein liên quan. Ví dụ, giun tròn C. Elegans tạo ra chính xác 1.090 tế bào soma khi nó phát triển từ trứng được thụ tinh thành giun trưởng thành, nhưng 131 tế bào trong số đó sẽ chết, để lại 959 tế bào ở giun trưởng thành. Sự kích hoạt tuần tự của hai protein có tên CED-4 và CED-3 (đối với sự chết của tế bào) dường như kiểm soát quá trình chết theo chương trình của tế bào (Hình 19.8A). Một loại protein thứ ba có tên CED-9, được gắn vào bên ngoài ty thể, ức chế quá trình tự chết theo chương trình trong các tế bào không được lập trình để chết. Trong các ô này, CED-9 liên kết CED-4 và ngăn nó kích hoạt CED-3. Nếu tế bào nhận được tín hiệu apoptosis, CED-9 sẽ giải phóng CED-4, sau đó kích hoạt CED-3, một protease (một loại enzyme phân hủy protein). Một hệ thống tương tự kiểm soát quá trình apoptosis trong quá trình phát triển của con người. Con đường apoptosis ở người liên quan đến một loại protease gọi là caspase (xem Hình 11.23). Caspase có trình tự axit amin tương tự CED-3 ở C. Elegans. Hơn nữa, các protein Bcl-2 và Apafl của con người giống nhau ở (A) C. Elegans (B) Tế bào thần kinh của con người j CED-9 Tế bào chất J CED-4 CED-3 Apoptosis Apafl * Caspase-9 * Caspase-3 * Apoptosis 19.8 Con đường đối với bệnh apoptosis Ở giun C. Elegans (A) và con người (B), các con đường dẫn đến apoptosis tương tự được kiểm soát bởi các gen có trình tự và chức năng tương tự.Elegans (B) Tế bào thần kinh của con người j CED-9 Tế bào chất J CED-4 CED-3 Apoptosis Apafl * Caspase-9 * Caspase-3 * Apoptosis 19.8 Con đường gây ra apoptosis ở giun C. Elegans (A) và con người (B), tương tự con đường gây ra apoptosis được kiểm soát bởi các gen có trình tự và chức năng tương tự.Elegans (B) Tế bào thần kinh của con người j CED-9 Tế bào chất J CED-4 CED-3 Apoptosis Apafl *

Caspase-9 * Caspase-3 * Apoptosis 19.8 Con đường gây ra apoptosis ở giun C. Elegans (A) và con người (B), tương tự con đường gây ra apoptosis được kiểm soát bởi các gen có trình tự và chức năng tương tự.

400 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển Hoa trưởng thành (B) Vòng 1: Vòng 2: Vòng 3: Vòng 4: lá đài nhị hoa (C) Sự phân hóa hoa sớm (mô phân sinh) Bốn cơ quan trong hoa được xác định bởi bốn nhóm: tế bào ở mô phân sinh. Sự kết hợp của AA, AB, BC và CC mỗi loại có tác dụng kích thích sự biểu hiện gen cho một cơ quan cụ thể. Các gen nhận dạng cơ quan biểu hiện yếu tố phiên mã 19.9 Các gen nhận dạng cơ quan ở hoa Arabidopsis Hoa (A) Bốn cơ quan của hoa – lá noãn (màu vàng), nhị hoa (xanh lá cây), cánh hoa (tím) và lá đài (hồng) – mọc ở các vòng xoắn phát triển từ mô phân sinh hoa. (B) Các cơ quan của hoa được xác định bởi ba loại gen nhận dạng cơ quan mà các sản phẩm polypeptide của chúng kết hợp thành từng cặp để tạo thành các yếu tố phiên mã. (C) Sự kết hợp của các tiểu đơn vị polypeptide trong các yếu tố phiên mã sẽ kích hoạt sự biểu hiện gen ở các cơ quan cụ thể. Cấu trúc hoa Vòng 1 Vòng 2 Vòng 3 Vòng 4 B B A A C C AA AB BC CC 1 1 1 1 Cánh hoa lá đài Nhị hoa Cấu trúc và chức năng tương ứng của các protein C. Elegans CED-9 và CED-4 (Hình 1 9.8B). Vì vậy, con người và tuyến trùng, hai loài cách nhau hơn 600 triệu năm lịch sử tiến hóa, có các gen tương tự kiểm soát quá trình chết tế bào theo chương trình. Việc bảo tồn con đường này cho thấy tầm quan trọng của nó: hầu hết các đột biến trong gen kiểm soát con đường này đều có hại và quá trình tiến hóa sẽ chọn lọc chống lại chúng. Thực vật có gen nhận dạng cơ quan Giống như động vật, thực vật có các cơ quan - ví dụ như lá và rễ. Nhiều loài thực vật tạo thành hoa và nhiều hoa bao gồm bốn loại cơ quan: đài hoa, cánh hoa, nhị hoa (cơ quan sinh sản đực) và lá noãn (cơ quan sinh sản cái). Các cơ quan hoa này xuất hiện thành các vòng xoắn đồng tâm, với các nhóm của từng loại cơ quan bao quanh một trục trung tâm. Các lá đài ở bên ngoài và lá noãn ở bên trong (Hình 1 9.9A). Ở cây mô hình Arabidopsis thaliana (cải xoong), hoa phát triển theo hình tròn xung quanh đỉnh chồi khi nó phát triển và dài ra. Ở đỉnh chồi và ở các bộ phận khác của cây, nơi xảy ra sự phát triển và biệt hóa (chẳng hạn như đầu rễ), có các nhóm tế bào không phân biệt, phân chia nhanh chóng được gọi là mô phân sinh. Mỗi bông hoa bắt đầu như một mô phân sinh hoa gồm khoảng 700 tế bào không phân biệt được sắp xếp thành hình vòm và bốn vòng phát triển từ mô phân sinh này. Danh tính của một whorl cụ thể được xác định như thế nào? Ba loại gen được gọi là gen nhận dạng cơ quan mã hóa các protein hoạt động kết hợp với nhau để tạo ra các đặc điểm hình vòng cụ thể (Hình 19.9B và C): Các gen trong lớp A được biểu hiện ở vòng 1 và 2 (lần lượt tạo thành đài hoa và cánh hoa) . ™ Các gen thuộc lớp B được biểu hiện ở vòng 2 và 3 (tạo thành cánh hoa và nhị hoa). â€¢ Các gen thuộc lớp C được biểu hiện ở vòng 3 và 4 (tạo thành nhị hoa và lá noãn). Những gen này mã hóa các yếu tố phiên mã hoạt động dưới dạng các dime, nghĩa là các protein có hai tiểu đơn vị polypeptide.Thành phần của dimer xác định gen nào được kích hoạt bởi yếu tố phiên mã. Ví dụ, một dimer được tạo thành từ hai monome loại A sẽ kích hoạt quá trình phiên mã của các gen tạo nên lá đài; một dimer được tạo thành từ các monome A và B sẽ tạo ra các cánh hoa, v.v. Một đặc điểm chung của protein A, B và C, cũng như nhiều yếu tố phiên mã thực vật khác, là miền liên kết DNA được gọi là hộp MADS. Cái tên "MADS" xuất phát từ tên viết tắt của bốn gen mã hóa protein có miền này. Hai dòng bằng chứng thực nghiệm hỗ trợ mô hình này để xác định cơ quan hoa: • Đột biến mất chức năng: ví dụ, đột biến ở gen loại A dẫn đến không có đài hoa hoặc cánh hoa. • Đột biến tăng chức năng: ví dụ, gen khởi động của gen loại C có thể được ghép đôi một cách nhân tạo với gen loại A. TRONG

19.4 Biểu hiện gen quyết định sự hình thành kiểu mẫu như thế nào? 401 trong trường hợp này, gen loại A được biểu hiện ở cả bốn vòng, dẫn đến chỉ có lá đài và cánh hoa. Ở bất kỳ sinh vật nào, việc thay thế cơ quan này bằng cơ quan khác được gọi là homeosis và loại đột biến này là đột biến homeotic. Sự phiên mã của các gen nhận dạng cơ quan hoa được kiểm soát bởi các sản phẩm gen khác, bao gồm cả protein LEAFY. Thực vật bị đột biến mất chức năng ở gen LEAFY tạo ra thân thay vì hoa, với số lượng lá biến đổi tăng lên gọi là lá bắc. Protein LEAFY loại hoang dã là yếu tố phiên mã kích thích sự biểu hiện của gen loại A, B và C để chúng tạo ra hoa. Phát hiện này có ứng dụng thực tế. Thông thường, cây có múi phải mất từ 6 đến 20 năm mới ra hoa và kết trái. Các nhà khoa học đã tạo ra cây cam chuyển gen biểu hiện gen LEAFY kết hợp với gen khởi động được biểu hiện mạnh mẽ. Những cây này ra hoa và đậu quả sớm hơn nhiều năm so với cây bình thường. Độ dốc hình thái cung cấp thông tin vị trí Trong quá trình phát triển, câu hỏi quan trọng của tế bào "Tôi sẽ là gì?"

thường được trả lời một phần bằng "Tôi đang ở đâu?" Hãy nghĩ đến các tế bào ở tuyến trùng đang phát triển, chúng có thể phát triển thành các phần khác nhau của âm hộ tùy thuộc vào vị trí của chúng so với tế bào neo (xem Hình 19.5). "Ý nghĩa" không gian này; được gọi là thông tin vị trí. Thông tin về vị trí thường xuất hiện dưới dạng chất cảm ứng gọi là morphogen, chất này khuếch tán từ một tế bào hoặc nhóm tế bào sang các tế bào xung quanh, thiết lập một gradient nồng độ (như chúng ta đã thấy đối với LIN-3 trong cảm ứng âm hộ của C. Elegans). Có hai yêu cầu để một tín hiệu được coi là morphogen: • Nó phải ảnh hưởng trực tiếp đến các tế bào đích, thay vì kích hoạt tín hiệu thứ cấp ảnh hưởng đến các tế bào đích. • Nồng độ tín hiệu khác nhau sẽ gây ra những hiệu ứng khác nhau. Nhà sinh vật học phát triển Lewis Wolpert sử dụng "mô hình lá cờ Pháp" để giải thích các hình thái (Hình 1 9.1 0). Mô hình này có thể được áp dụng để phân biệt âm hộ ở C. Elegans và cho sự phát triển của chi của động vật có xương sống. Chi của động vật có xương sống phát triển từ một chồi chi có hình mái chèo (Hình 1 9.1 1). Các ô phát triển thành các chữ số khác nhau phải nhận thông tin vị trí; nếu không, chi sẽ hoàn toàn vô tổ chức - hãy tưởng tượng một bàn tay chỉ có ngón cái hoặc ngón út. Một nhóm tế bào ở đáy sau của chồi chi, ngay nơi nó nối với thành cơ thể, được gọi là vùng hoạt động phân cực (ZPA). Các tế bào của ZPA tiết ra một loại protein hình thái gọi là Sonic /zedge/zog (Shh). Shh tạo thành một gradient xác định trục sau-trước (ngón út đến ngón cái) của chi đang phát triển. Ở người và các loài linh trưởng khác, các tế bào tiếp xúc với liều Shh cao nhất sẽ hình thành ngón tay út; những người nhận được liều thấp nhất sẽ phát triển thành ngón tay cái.Một loạt các yếu tố phiên mã thiết lập sự phân chia cơ thể ở ruồi giấm Có lẽ ví dụ được nghiên cứu tốt nhất về cách các hình thái quyết định số phận tế bào là sự phân chia cơ thể ở ruồi giấm Drosophila melanogaster. Các phần cơ thể của sinh vật mẫu này là i Mỗi tế bào có khả năng phát triển thành màu xanh lam, trắng hoặc đỏ. Giá trị vị trí được các ô diễn giải, phân biệt để tạo thành một mẫu. I Cờ Pháp 19.10 Mẫu cờ Pháp Trong "cờ Pháp" mô hình, gradient nồng độ của một hình thái khuếch tán sẽ báo hiệu cho từng tế bào để xác định vị trí của nó. rõ ràng là khác nhau. Ruồi trưởng thành có phần đầu phía trước (gồm nhiều đốt hợp nhất), ba đốt ngực khác nhau và tám đốt bụng ở phía sau. Mỗi đoạn phát triển thành các bộ phận cơ thể khác nhau: ví dụ: râu và mắt phát triển từ các đoạn đầu, cánh phát triển từ ngực, v.v. Vòng đời của Drosophila từ trứng được thụ tinh đến trưởng thành mất khoảng 2 tuần ở nhiệt độ phòng. Trứng nở thành ấu trùng, sau đó tạo thành nhộng, cuối cùng biến dạng Ngón út hình thành khi có nhiều Shh. ZPA tạo ra Shh hình thái, tạo ra một gradient trên các tế bào sẽ hình thành các chi. 19.11 Đặc điểm kỹ thuật của chi có xương sống và mô hình lá cờ Pháp Vùng hoạt động phân cực (ZPA) ở chồi chi của phôi tiết ra gen nhím Sonic (Shh). Các tế bào trong chồi hình thành các chữ số khác nhau tùy thuộc vào nồng độ Shh.

402 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển ở ruồi trưởng thành. Vào thời điểm ấu trùng xuất hiện - khoảng 24 giờ sau khi thụ tinh - sẽ có những phân đoạn dễ nhận biết. Các phần ngực và phần bụng đều trông giống nhau, nhưng số phận các tế bào của chúng để trở thành các phần trưởng thành khác nhau đã được xác định. Cũng như các sinh vật khác, quá trình thụ tinh ở Drosophila dẫn đến một loạt quá trình nguyên phân nhanh chóng. Tuy nhiên, 12 chu kỳ phân chia hạt nhân đầu tiên không đi kèm với quá trình phân bào. Vì vậy, một phôi đa nhân hình thành thay vì phôi đa bào (nhân được nhuộm màu sáng trong ảnh vi mô bên dưới): Nhân phôi Chu kỳ 1 Chu kỳ 5 Chu kỳ 9 Không có màng tế bào để vượt qua, các hình thái có thể khuếch tán dễ dàng trong phôi. Ở đây chúng tôi tập trung vào các sự kiện quyết định xảy ra trong 24 giờ đầu tiên sau khi thụ tinh. Các sự kiện dẫn đến việc xác định số phận tế bào ở Drosophila đã được làm sáng tỏ bằng phương pháp di truyền thực nghiệm: “Đầu tiên, các đột biến phát triển đã được xác định. Ví dụ, một chủng đột biến có thể tạo ra ấu trùng có hai đầu hoặc không có phân đoạn. Sau đó, đột biến được so sánh với ruồi hoang dã và gen gây ra lỗi phát triển cũng như sản phẩm protein của gen (nếu thích hợp) được phân lập. Cuối cùng, các thí nghiệm với gen (tạo ra ruồi chuyển gen) và protein (tiêm protein vào trứng hoặc vào phôi) đã được thực hiện để xác nhận vai trò của chúng trong con đường phát triển được đề xuất. Những phương pháp tiếp cận này cho thấy một mô hình tuần tự (tầng) biểu hiện gen dẫn đến việc xác định từng đoạn trong vòng 24 giờ sau khi thụ tinh. Một số loại gen có liên quan: â€¢ Các gen ảnh hưởng từ mẹ thiết lập các trục chính (trước-sau và lưng-bụng) của trứng. • Các gen phân đoạn xác định ranh giới và độ phân cực của mỗi phân đoạn. • Gen Hox xác định cơ quan nào sẽ được tạo ra ở một vị trí nhất định. GEN TÁC DỤNG CỦA MẸ Giống như trứng và phôi ban đầu của nhím biển. Trứng và ấu trùng Drosophila được đặc trưng bởi các yếu tố quyết định tế bào chất phân bố không đều (xem Hình 19.3). Những yếu tố quyết định phân tử này là

sản phẩm của các gen tác động cụ thể của mẹ. Các gen được phiên mã trong tế bào buồng trứng của người mẹ và các mRNA được truyền đến trứng bằng cầu nối tế bào chất. Hai gen tác động lên mẹ có tên là bicoid và nanos giúp xác định trục trước-sau của trứng. (Trục lưng-bụng được xác định bởi các gen tác động khác của mẹ mà sẽ không được mô tả ở đây.) Các mRNA của bicoid và nano khuếch tán từ tế bào của mẹ vào phần sẽ là đầu trước của trứng. MRNA bicoid được dịch mã thành protein bicoid, một yếu tố phiên mã khuếch tán ra khỏi đầu trước, thiết lập một gradient trong tế bào chất của trứng (Hình 1 9.1 2A). Trong khi đó, bộ khung tế bào của trứng vận chuyển nanos mRNA từ đầu trước của trứng, nơi nó được lắng đọng, đến đầu sau, nơi nó được dịch mã (Hình 19.12B). Hoạt động của Bicoid và Nanos thiết lập một gradient của một loại protein khác, gọi là Hunchback, xác định đầu trước và đầu sau của phôi. Ban đầu, mRNA của gù lưng được phân bố đều trong phôi, nhưng Nanos ức chế sự dịch mã của nó, do đó ngăn chặn sự tích tụ protein Hunchback ở đầu sau của phôi (Hình 19.12C). Trong khi đó, ở đầu trước của phôi, Bicoid kích thích tăng phiên mã gen gù lưng, do đó làm tăng lượng mRNA của người gù (và do đó là protein Hunchback) và tăng cường hơn nữa độ dốc của Hunchback. Các nhà sinh học đã làm sáng tỏ những con đường này như thế nào? Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn các phương pháp thử nghiệm được sử dụng trong trường hợp này. • Những con cái đồng hợp tử về một đột biến bicoid cụ thể sẽ tạo ra ấu trùng không có đầu và không có ngực; do đó cần phải có protein Bicoid để các cấu trúc phía trước phát triển. â € ¢ Nếu trứng của những đột biến bicoid này được tiêm tế bào chất từ vùng phía trước của trứng dại vào đầu phía trước, thì trứng được tiêm sẽ phát triển thành ấu trùng bình thường. Thí nghiệm này cũng cho thấy protein Bicoid có liên quan đến sự phát triển của cấu trúc phía trước. â€¢ Nếu tế bào chất từ vùng phía trước của một quả trứng hoang dã được tiêm vào vùng phía sau của một quả trứng khác, các cấu trúc phía trước sẽ phát triển ở đó. Mức độ cảm ứng phụ thuộc vào lượng tế bào chất được tiêm vào. “Trứng từ những con cái đột biến nano đồng hợp tử phát triển thành ấu trùng bị thiếu các đoạn bụng. â€¢ Nếu tế bào chất từ vùng sau của trứng hoang dã được tiêm vào vùng sau của trứng đột biến nano, nó sẽ phát triển bình thường. Những thí nghiệm này và những thí nghiệm khác đã giúp các nhà khoa học hiểu được chuỗi các sự kiện quyết định số phận tế bào. Các sự kiện liên quan đến bicoid, nano và gù lưng bắt đầu trước khi thụ tinh và tiếp tục sau đó, trong giai đoạn đa nhân, kéo dài vài giờ. Ở giai đoạn này phôi trông giống như một chùm hạt nhân không thể phân biệt được dưới kính hiển vi ánh sáng. Nhưng số phận của tế bào đã bắt đầu được xác định. Sau khi đã xác định được đầu trước và đầu sau, bước tiếp theo trong quá trình hình thành mẫu là xác định số đoạn và vị trí.• Những con cái đồng hợp tử về một đột biến bicoid cụ thể sẽ tạo ra ấu trùng không có đầu và không có ngực; do đó cần phải có protein Bicoid để các cấu trúc phía trước phát triển. â € ¢ Nếu trứng của những đột biến bicoid này được tiêm tế bào chất từ vùng phía trước của trứng dại vào đầu phía trước, thì trứng được tiêm sẽ phát triển thành ấu trùng bình thường. Thí nghiệm này cũng cho thấy protein Bicoid có liên quan đến sự phát triển của cấu trúc phía trước. â€¢ Nếu tế bào chất từ vùng phía trước của một quả trứng hoang dã được tiêm vào vùng phía sau của một quả trứng khác, các cấu trúc phía trước sẽ phát triển ở đó. Mức độ cảm ứng phụ thuộc vào lượng tế bào chất được tiêm vào. “Trứng từ những con cái đột biến nano đồng hợp tử phát triển thành ấu trùng bị thiếu các đoạn bụng. â€¢ Nếu tế bào chất từ vùng sau của trứng hoang dã được tiêm vào vùng sau của trứng đột biến nano, nó sẽ phát triển bình thường. Những thí nghiệm này và những thí nghiệm khác đã giúp các nhà khoa học hiểu được chuỗi các sự kiện quyết định số phận tế bào. Các sự kiện liên quan đến bicoid, nano và gù lưng bắt đầu trước khi thụ tinh và tiếp tục sau đó, trong giai đoạn đa nhân, kéo dài vài giờ. Ở giai đoạn này phôi trông giống như một chùm hạt nhân không thể phân biệt được dưới kính hiển vi ánh sáng. Nhưng số phận của tế bào đã bắt đầu được xác định. Sau khi đã xác định được đầu trước và đầu sau, bước tiếp theo trong quá trình hình thành mẫu là xác định số đoạn và vị trí.• Những con cái đồng hợp tử về một đột biến bicoid cụ thể sẽ tạo ra ấu trùng không có đầu và không có ngực; do đó cần phải có protein Bicoid để các cấu trúc phía trước phát triển. â € ¢ Nếu trứng của những đột biến bicoid này được tiêm tế bào chất từ vùng phía trước của trứng dại vào đầu phía trước, thì trứng được tiêm sẽ phát triển thành ấu trùng bình thường. Thí nghiệm này cũng cho thấy protein Bicoid có liên quan đến sự phát triển của cấu trúc phía trước. â€¢ Nếu tế bào chất từ vùng phía trước của một quả trứng hoang dã được tiêm vào vùng phía sau của một quả trứng khác, các cấu trúc phía trước sẽ phát triển ở đó. Mức độ cảm ứng phụ thuộc vào lượng tế bào chất được tiêm vào. “Trứng từ những con cái đột biến nano đồng hợp tử phát triển thành ấu trùng bị thiếu các đoạn bụng. â€¢ Nếu tế bào chất từ vùng sau của trứng hoang dã được tiêm vào vùng sau của trứng đột biến nano, nó sẽ phát triển bình thường. Những thí nghiệm này và những thí nghiệm

khác đã giúp các nhà khoa học hiểu được chuỗi các sự kiện quyết định số phận tế bào. Các sự kiện liên quan đến bicoid, nano và gù lưng bắt đầu trước khi thụ tinh và tiếp tục sau đó, trong giai đoạn đa nhân, kéo dài vài giờ. Ở giai đoạn này phôi trông giống như một chùm hạt nhân không thể phân biệt được dưới kính hiển vi ánh sáng. Nhưng số phận của tế bào đã bắt đầu được xác định. Sau khi đã xác định được đầu trước và đầu sau, bước tiếp theo trong quá trình hình thành mẫu là xác định số đoạn và vị trí.

19.4 Biểu hiện gen quyết định sự hình thành kiểu mẫu như thế nào? 403 (A) Bicoid Anterior Posterior Localized bicoid mRNA bicoid mRNA tập trung ở đầu trước của trứng. Phân bố mRNA bicoid Phân bố protein bicoid Nồng độ cao nhất của protein bicoid là ở đầu trước, nơi nó kích thích sự phát triển của các cấu trúc phía trước. _ (B) Nanos Anterior Posterior Phân phối nanos mRNA Phân phối protein Nanos Protein Nanos tập trung ở đầu sau của trứng và ức chế sự hình thành cấu trúc phía trước. V _ _ r (C) Phân bố gù lưng của mRNA lưng gù 19.12 Nồng độ của protein bicoid và Nanos xác định trục trước-sau Trục trước-sau của Drosophila phát sinh từ độ dốc của các hình thái được mã hóa bởi (A) bicoid và (B) nanos. Cùng với nhau, Bicoid và Nano thiết lập gradient nồng độ của Hunchback (C). Phân phối Nanos protein Hunchback ức chế sự dịch mã của mRNA của người gù ở đầu sau; Protein lưng gù chỉ được tạo ra ở đầu trước. GEN PHÂN ĐOẠN Số lượng và độ phân cực của các đoạn ấu trùng Drosophila được xác định bởi các gen phân đoạn. Những gen này được biểu hiện khi có khoảng 6.000 nhân trong phôi (khoảng 3 giờ sau khi thụ tinh). Ba loại gen phân đoạn hoạt động lần lượt để điều chỉnh các chi tiết ngày càng mịn hơn của kiểu phân đoạn: • Các gen khoảng cách tổ chức các khu vực rộng dọc theo trục trước-sau. Đột biến ở các gen khoảng cách dẫn đến những khoảng trống trong sơ đồ cơ thể - sự thiếu sót của một số đoạn ấu trùng liên tiếp. â€¢ Các gen quy tắc ghép đôi chia phôi thành các đơn vị, mỗi đơn vị có hai đoạn. Đột biến ở các gen quy định cặp đôi dẫn đến phôi bị thiếu mọi đoạn khác. • Các gen phân cực phân đoạn xác định ranh giới và tổ chức trước-sau của các phân đoạn riêng lẻ. Đột biến ở các gen phân cực đoạn có thể dẫn đến các đoạn trong đó cấu trúc phía sau được thay thế bằng cấu trúc phía trước đảo ngược (hình ảnh phản chiếu). Sự biểu hiện của các gen này là tuần tự (Hình 1 9.1 3). Sản phẩm của các gen khoảng trống sẽ kích hoạt các gen quy tắc cặp và các sản phẩm của gen quy tắc cặp sẽ kích hoạt các gen phân cực đoạn. Đến cuối giai đoạn này, các hạt nhân xuyên suốt phôi "biết"; chúng sẽ thuộc phân khúc nào của ruồi trưởng thành. Tập gen tiếp theo trong tầng xác định hình thức và chức năng của từng đoạn. HOX GENES Các gen Hox (cho "Homeobox") mã hóa một họ các yếu tố phiên mã được biểu hiện bằng các cách kết hợp khác nhau dọc theo chiều dài của phôi và giúp xác định số phận tế bào trong mỗi phân đoạn. Sự biểu hiện gen Hox yêu cầu các tế bào của một đoạn ở đầu tạo ra mắt, các tế bào của một đoạn ở ngực tạo ra cánh, v.v. Các gen Drosophila Hox xuất hiện thành hai cụm trên nhiễm sắc thể số 3, theo thứ tự giống như các đoạn mà chúng xác định chức năng (Hình 19.14). Đến khi ấu trùng ruồi đục quả nở, các phân đoạn của nó đã hoàn toàn được xác định.Các gen Hox được chia sẻ ở tất cả các loài động vật và là các gen đồng nhất - nghĩa là, một đột biến ở gen Hox có thể dẫn đến việc một cơ quan này bị thay thế bởi một cơ quan khác. Ở Drosophila , các gen ảnh hưởng của mẹ, gen phân đoạn và gen Hox tương tác với nhau để "xây dựng"; một ấu trùng từng bước một, bắt đầu từ trứng chưa được thụ tinh. Làm sao chúng ta biết được gen Hox xác định đặc tính của từng phân đoạn? Một manh mối đến từ

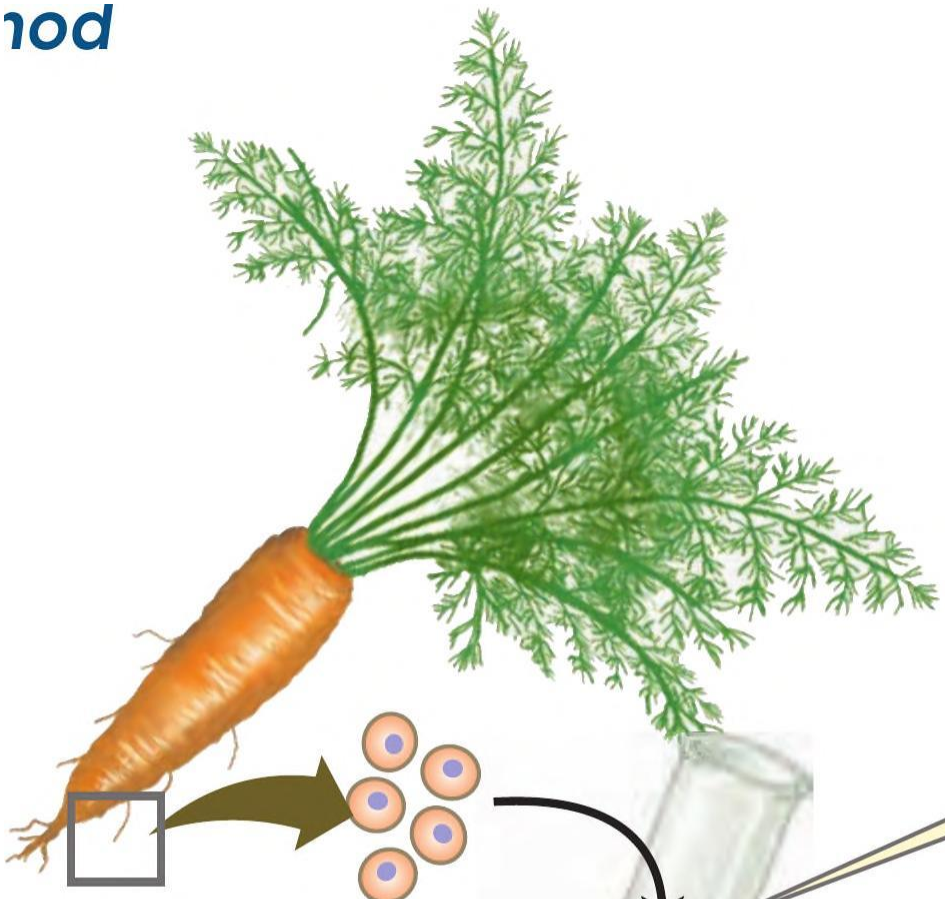
404 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển 19.13 Một chuỗi gen kiểm soát sự hình thành kiểu mẫu trong phôi Drosophila (A) Các gen ảnh hưởng từ mẹ tạo ra khoảng cách, quy luật cặp đôi và các gen phân cực phân đoạn - được gọi chung là các gen phân đoạn. (B) Biểu hiện của hai gen khoảng cách, gù lưng (màu cam) và Kruppel (màu xanh lá cây), chồng chéo; cả hai gen đều được phiên mã ở vùng màu vàng. (C) Gen quy tắc cặp fushi tarazu được phiên mã ở vùng màu xanh đậm. (D) Gen phân cực đoạn được khắc (màu xanh lá cây tươi sáng) được nhìn thấy ở đây ở giai đoạn nâng cao hơn một chút so với mô tả trong (A). Ví dụ, vào cuối giai đoạn này, một nhóm nhân ở phía trước của phôi được xác định sẽ trở thành đoạn đầu đầu tiên ở ruồi trưởng thành. (B) (C) (D) Xin chào Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 1 9.3 Sự hình thành mô hình trong Drosophila Phôi Lifel 0e.com/at1 9.3 (A) Chuyển đến Media Clip 19.1 Sự phát triển ngoạn mục của ruồi trong 3D Lifel Oe.com/mcl 9.1 Mẹ gen hiệu ứng xác định trục trước sau và tạo ra ba loại gen phân đoạn. JL. . các gen phân cực phân đoạn xác định ranh giới và hướng trước-sau của mỗi phân đoạn... ...và các gen Hox xác định vai trò của từng phân đoạn. đột biến nội tiết. Một đột biến ở gen Hox khiến cho chân mọc

lên trên đầu thay cho râu (Hình 19.15). Khi một gen Hox khác, ultrabithorax bị đột biến, một cặp cánh phụ sẽ phát triển ở đoạn ngực nơi mà cánh thường không xuất hiện (xem Hình 20.3). Vì vậy, chức năng (wildtype) bình thường của gen Hox phải là "nói"; một đoạn cơ quan nào để hình thành. Các gen antenpedia và ultrabithorax đều mã hóa các yếu tố phiên mã và có trình tự cặp base 180 chung được gọi là homeobox. Nó mã hóa một chuỗi 60 axit amin được gọi là miền nội địa. Miền nội địa nhận biết và liên kết với một trình tự DNA cụ thể trong các vùng khởi động của mục tiêu. Sơ đồ này mô phỏng gần đúng vị trí biểu hiện gen trong phôi. Phôi Drosophila (1 0 giờ) pb Dfd Scr Antp Ubx AbdAAbdB â– â– -được xác định 7 7 J bởi gen này. Cụm Antennapedia Cụm Bithorax 19.14 Gen Hox ở ruồi giấm xác định đặc tính phân đoạn Hai cụm gen Hox trên nhiễm sắc thể số 3 (giữa) xác định chức năng phân đoạn ở ruồi trưởng thành (trên cùng). Những gen này được biểu hiện trong phôi (phía dưới) rất lâu trước khi cấu trúc của các đoạn thực sự xuất hiện. gen. Miền protein này được tìm thấy trong các yếu tố phiên mã điều hòa sự phát triển ở nhiều loài động vật khác có trục trước sau. Ý nghĩa tiến hóa của những con đường phát triển chung này sẽ được thảo luận ở Chương 20. Như chúng ta đã thấy, cả thực vật và động vật đều có các gen đồng nhất xác định đặc điểm nhận dạng của cơ quan. Tuy nhiên, các gen nội địa ở thực vật và động vật khác nhau về trình tự DNA và cấu trúc protein được mã hóa. Điều này không có gì đáng ngạc nhiên, vì Đột biến tại nhà ở Drosophila Đột biến của gen Hox khiến các bộ phận cơ thể hình thành trên các đoạn không phù hợp.(A) Một loại ruồi giấm hoang dã. (B) Một con ruồi giấm đột biến antenpedia.

19.5 Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? 405 tổ tiên chung cuối cùng của thực vật và động vật là đơn bào, và do đó đa bào tiến hóa độc lập ở thực vật và động vật. RECAP Các tầng yếu tố phiên mã chi phối sự hình thành kiểu mẫu và sự phát triển tiếp theo của các cơ quan động vật và thực vật. Thông thường các yếu tố phiên mã này tạo ra hoặc phản ứng với các gradient hình thái. Ở thực vật, số phận tế bào thường được xác định bởi gen hộp MADS; ở phôi động vật, số phận tế bào được quyết định một phần bởi gen Hox. • Apoptosis quan trọng như thế nào trong việc hình thành phôi đang phát triển? Xem trang. 399 â€¢ Các gen nhận dạng cơ quan hoạt động như thế nào ở cây Arabidopsis? Xem trang 400-401 và Hình 19.9 – Liệt kê các thuộc tính chính của morphogen. Protein Bicoid phù hợp với định nghĩa này như thế nào? Xem trang 401-402 và Hình 19.12 – Sự nhận dạng các đoạn được thiết lập như thế nào trong phôi Drosophila? Ôn lại trang 401-403 và Hình 19.13 Liệu tế bào trung diệp trong lá cây hay tế bào gan ở con người có sự cam kết không thể thay đổi được đối với chuyên môn đó? Trong hoàn cảnh thí nghiệm phù hợp, sự biệt hóa có thể đảo ngược ở một số tế bào. Phần tiếp theo sẽ mô tả cách một số tế bào có thể được điều khiển để biểu hiện các bộ gen khác nhau được sử dụng trong quá trình biệt hóa. Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? Hợp tử có khả năng tạo ra mọi loại tế bào trong cơ thể; nói cách khác, nó là toàn năng. Bộ gen của nó chứa các hướng dẫn về tất cả các cấu trúc và chức năng sẽ phát sinh trong suốt vòng đời của sinh vật. Trong quá trình phát triển sau này, tế bào con cháu của hợp tử mất đi tính toàn năng và trở nên kiên quyết. Những tế bào được xác định này sau đó biệt hóa thành các tế bào chuyên biệt. Tế bào gan người và tế bào trung mô lá thường giữ được hình dạng và chức năng biệt hóa trong suốt cuộc đời của chúng. Nhưng điều này không nhất thiết có nghĩa là họ đã mất đi tính toàn năng của mình một cách không thể thay đổi được. Hầu hết các tế bào đã biệt hóa ở động vật hoặc thực vật đều có nhân chứa toàn bộ bộ gen của sinh vật và do đó chúng có khả năng di truyền về tính toàn năng. Ở đây chúng ta sẽ khám phá một số ví dụ về khả năng này đã được chứng minh bằng thực nghiệm như thế nào. Tế bào thực vật có thể có tính toàn năng. Tế bào rễ cà rốt thường phải đối mặt với một tương lai đen tối. Nó không thể quang hợp và thường không tạo ra cây cà rốt mới. Tuy nhiên, vào năm 1958, Frederick Steward tại Đại học Cornell đã chỉ ra rằng nếu ông tách tế bào từ rễ cà rốt và duy trì chúng trong môi trường dinh dưỡng thích hợp, ông có thể khiến chúng phân hóa - mất đi các đặc tính biệt hóa của chúng. Các tế bào có thể phân chia và tạo ra hàng loạt tế bào chưa phân biệt được gọi là calli (gọi là "callus" số ít), có thể được duy trì trong môi trường nuôi cấy vô thời hạn. Hơn nữa, nếu chúng được cung cấp các tín hiệu hóa học phù hợp, tế bào có thể phát triển thành phôi và cuối cùng thành cây mới hoàn chỉnh (Hình NVESTIGATINGLIFE ^^^^^ 19.16 Nhân bản thực vật Khi các tế bào được lấy ra khỏi thực vật và đưa vào môi trường có chất dinh dưỡng và hormone, chúng sẽ mất đi nhiều đặc tính chuyên biệt - nói cách khác, chúng mất đi sự khác biệt. Những tế bào này có giữ được khả năng biệt hóa trở lại không? Frederick Steward phát hiện ra rằng tế bào cà rốt được nuôi cấy thực sự vẫn giữ được khả năng phát triển thành phôi và cây mới.3 GIẢ THUYẾT Các tế

bào thực vật đã biệt hóa có thể là toàn năng và có thể được tạo ra để tạo ra tất cả các loại tế bào của cây. Phương pháp Rễ cây cà rốt Sau khi cấy xuống đất sẽ tạo ra một cây màu mỡ. Kết quả -4 Mô sẹo được trồng trong môi trường chuyên biệt có chứa hormone và chất dinh dưỡng để phôi cây có thể hình thành và phát triển. Một tế bào biệt hóa sẽ phân chia... ...và phát triển thành một khối tế bào gọi là mô sẹo. Các khối tế bào biệt hóa được phát triển trong môi trường dinh dưỡng, nơi chúng mất biệt hóa (mất khả năng biệt hóa). KẾT LUẬN Các tế bào thực vật đã biệt hóa có thể có tính toàn năng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aSteward, F. C., và cộng sự. 1958. Tạp chí Thực vật học Hoa Kỳ 45: 705-709. 19.16). Vì các cây mới có gen giống hệt với các tế bào mà chúng sinh ra nên chúng là bản sao của cây cà rốt ban đầu. Khả năng nhân bản toàn bộ cây cà rốt từ một tế bào rễ đã biệt hóa cho thấy rằng tế bào đó chứa bộ gen cà rốt hoàn chỉnh, có chức năng và trong điều kiện thích hợp.

nod



Root of
carrot plant

1 Clum
cells
nutrie
they
their

2 A dec
cell d

3 …and
a mas
a call

4 The c
speci
horm
so tha

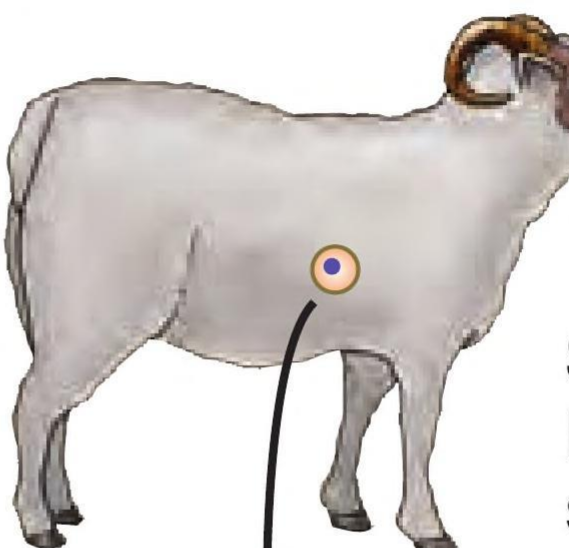
406 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển Tế bào và con cháu của nó có thể biểu hiện các gen thích hợp theo đúng trình tự để hình thành cây mới. Nhiều loại tế bào từ các loài thực vật khác cho thấy hành vi tương tự trong phòng thí nghiệm. Khả năng tạo ra toàn bộ cây trồng từ một tế bào duy nhất là vô giá trong nông nghiệp và lâm nghiệp. Ví dụ, cây từ rừng trồng được sử dụng để làm giấy, gỗ xẻ và các sản phẩm khác. Để thay thế cây một cách đáng tin cậy, các công ty lâm nghiệp tái sinh cây mới từ lá của những cây được chọn với những đặc điểm mong muốn. Đặc điểm của các dòng vô tính này đồng đều và dễ dự đoán hơn so với các cây trồng từ hạt. Chuyển giao hạt nhân cho phép nhân bản động vật. Tế bào soma của động vật không thể được thao tác dễ dàng như tế bào thực vật. Tuy nhiên, các thí nghiệm như thí nghiệm ở trang 395 đã chứng minh tính toàn năng của các tế bào phôi sớm ở động vật. Ở người, tính toàn năng này cho phép cả sàng lọc di truyền (xem Phần 15.4) và một số công nghệ hỗ trợ sinh sản nhất định (xem Phần 43.4). Phôi người có thể được phân lập trong phòng thí nghiệm và một hoặc một vài tế bào được lấy ra và kiểm tra để xác định xem có tồn tại một tình trạng di truyền nhất định hay không. Do tính toàn năng của chúng, các tế bào còn lại có thể phát triển thành phôi hoàn chỉnh, phôi này có thể được cấy vào tử cung của người mẹ, nơi nó phát triển thành bào thai và trẻ sơ sinh bình thường. Một tế bào phôi động vật biệt lập thường sẽ không phát triển thành một sinh vật hoàn chỉnh, nhưng nhân của tế bào đó có tiềm năng di truyền để làm điều đó. Các thí nghiệm chuyển giao hạt nhân đã chỉ ra rằng thông tin di truyền từ một tế bào động vật có thể được sử dụng để tạo ra động vật nhân bản. Robert Briggs và Thomas King đã thực hiện những thí nghiệm đầu tiên như vậy vào những năm 1950 bằng phôi ếch. Đầu tiên, họ loại bỏ nhân từ những quả trứng chưa được thụ tinh, tạo thành những quả trứng có nhân. Sau đó, bằng những chiếc kim thủy tinh rất mảnh, họ chọc thủng các tế bào từ phôi ban đầu và lấy ra các phần bên trong chúng, bao gồm cả nhân. Mỗi nhân được tiêm vào một quả trứng đã được mã hóa. Họ kích thích trứng phân chia, và nhiều trứng tiếp tục hình thành phôi, và cuối cùng là ếch, là những bản sao từ hạt nhân được cấy ban đầu. Những thí nghiệm này dẫn đến hai kết luận quan trọng: “Không có thông tin nào bị mất khỏi nhân tế bào khi chúng trải qua giai đoạn đầu của quá trình phát triển phôi thai. Nguyên tắc cơ bản này của sinh học phát triển được gọi là sự tương đương về gen. “Môi trường tế bào chất xung quanh nhân tế bào có thể thay đổi số phận của nó. Nhiều nghiên cứu gần đây đã chứng minh rằng một tế bào từ một động vật đã phát triển đầy đủ có thể được tạo ra để phân biệt và tạo ra một cá thể hoàn toàn mới. Năm 1996, Ian Wilmut và các đồng nghiệp của ông tại Viện Roslin ở Edinburgh đã nhân bản được loài động vật có vú đầu tiên bằng phương pháp chuyển nhân tế bào soma. Phương pháp này liên quan đến việc hợp nhất một tế bào soma (không sinh sản) từ một động vật trưởng thành, chứa nhân của người hiến, với một quả trứng đã được bỏ nhân.Các tế bào hiến tặng đã biệt hóa hoàn toàn được phân lập từ bầu vú của cừu cái Finn Dorset và bị thiếu chất dinh dưỡng trong một tuần, khiến các tế bào ngừng hoạt động ở pha G1 của chu kỳ tế bào. Một trong những tế bào này là ^^^ ^^^ RESEARCHTOOLS 19.17 Nhân bản động vật có vú Quy trình thí nghiệm được mô tả ở đây đã tạo ra động vật có vú được nhân bản đầu tiên, một con cừu Finn Dorset tên là Dolly (hiển thị bên trái trong ảnh). Khi trưởng thành, Dolly giao phối và sau đó sinh ra một đứa con bình thường (con cừu ở bên phải), do đó chứng tỏ khả năng di truyền của động vật có vú được nhân bản. | Tế bào được loại bỏ khỏi bầu vú của cừu cái Finn Dorset. Trứng được nhân (từ cừu #2) Cừu mặt đen Scotland (#3) Phôi sớm phát triển và được cấy vào một con cừu cái dễ tiếp nhận. Phôi phát triển và một con cừu Finn Dorset, giống hệt về mặt di truyền với #1, được sinh ra. hợp nhất với một quả trứng đã được lấy nhân từ một con cừu cái Mặt đen Scotland, và tế bào hợp nhất này bắt đầu phân chia. Sau nhiều lần phân chia tế bào, phôi sớm được cấy vào tử cung của người mẹ thay thế. Cuối cùng, một con cừu tên Dolly đã ra đời (Hình 19.17). Dolly thể hiện tất cả những đặc điểm của một con cừu Finn Dorset: nó mang vật liệu di truyền giống như người hiến tặng hạt nhân, và do đó là bản sao của người hiến tặng đó.

1 Cells are removed from the udder of a Finn Dorset ewe.

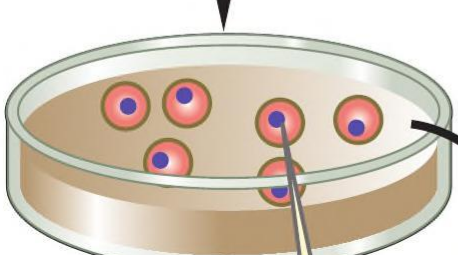
2 An egg is removed fro
Scottish Blackface ew



Finn Dorset sheep (#1)



Nucleus



Mic

3 Udder cells are deprived of nutrients in culture to halt the cell cycle prior to DNA replication.

4

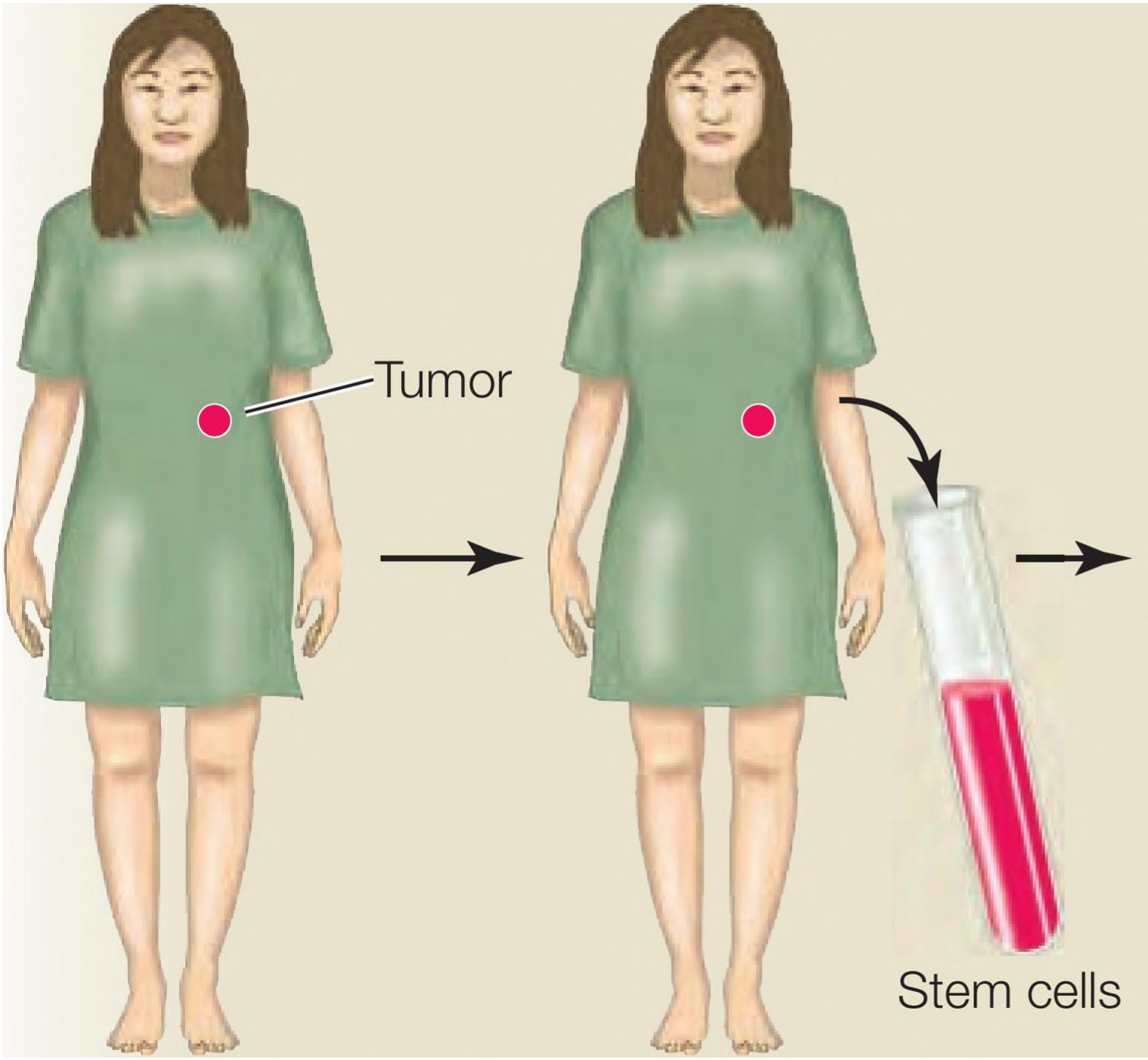
Donor nucl
(from sheep

19.5 Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? 407 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Nhân bản một bài báo gốc về động vật có vú Wilmut, l.# A. E. Schnieke, J. McWhir, A. J. Kind, và K. H. S. Campbell. 1997. Con cái có khả năng sống được có nguồn gốc từ tế bào bào thai và động vật có vú trưởng thành. Bản chất 385: 810-813. Phân tích dữ liệu Năm 1997, Ian Wilmut và các đồng nghiệp đã công bố nhân bản thành công đầu tiên một loài động vật có vú bằng chuyển nhân tế bào soma (SCNT; xem Hình 19.17). Nhóm nghiên cứu đã hợp nhất các tế bào biểu mô tuyến vú từ một con cừu hiến tặng (một con cừu Finn Dorset) với trứng được lấy nhân từ một con cừu thuộc giống khác (Scotland Blackface). Trứng được kích thích để phân chia và phôi thu được sẽ được cấy vào tử cung của cừu cái nhận (cừu mẹ thay thế; cũng là cừu mặt đen Scotland). Điều này dẫn đến sự ra đời của một con cừu sống, Dolly, có gen giống hệt với con cừu cái đã hiến tế bào vú. Công trình này đã chứng minh rằng, trong những hoàn cảnh thích hợp, tế bào động vật có tính toàn năng. Ngoài một số vấn đề đạo đức xung quanh ý tưởng nhân bản động vật có vú, bản thân việc sử dụng kỹ thuật SCNT cũng gây ra những lo ngại về mặt khoa học và y tế. Một mối quan tâm là nguy cơ lão hóa sớm. Ban đầu Dolly có vẻ là một con cừu khỏe mạnh, nhưng khi lên bốn tuổi, cô bé bị viêm khớp nặng, một tình trạng thường xảy ra ở những con vật lớn tuổi. Năm 1999, nghiên cứu được công bố trên tạp chí Nature cho thấy Dolly có thể dễ bị lão hóa sớm do telomere trong tế bào của cô bị rút ngắn. (Xem Phần 13.3 để thảo luận về telomere và vai trò của chúng trong quá trình sao chép và lão hóa DNA.) Dolly được an tử khi mới 6 tuổi, tức là xấp xỉ một nửa tuổi thọ bình thường của một con cừu. CÂU HỎI 1 Ngoài các tế bào biểu mô tuyến vú (ME), nhóm của Wilmut còn thử nhân bản bằng cách chuyển nhân từ nguyên bào sợi của bào thai (FB) và tế bào có nguồn gốc từ phôi (EC). Các kết quả được hiển thị trong bảng. Bạn có thể kết luận gì về hiệu quả của quá trình nhân bản này? CÂU HỎI 2 So sánh hiệu quả của việc nhân bản bằng cách sử dụng các nhà tài trợ hạt nhân từ các nguồn khác nhau. Bạn có thể kết luận gì về khả năng lập trình lại của các hạt nhân khác nhau? Số lần thử tiến triển đến từng giai đoạn Giai đoạn ME FB EC Sự kết hợp trứng 277 172 385 Phôi chuyển sang cừu cái nhận 29 34 72 Mang thai 1 4 14 Cừu sống 1 2 4 CÂU HỎI 3 Dấu hiệu DNA đa hình được sử dụng để phân tích cấu tạo gen của Dolly -hướng lên. Dữ liệu cho bốn điểm đánh dấu lặp lại song song ngắn (STR) (FCB 1 1, FCB 304, MAF 33 và MAF 209) được hiển thị trong hình. (Xem Phần 15.3 và Hình 15.14A để biết giải thích về phân tích STR.) Trong gel điện di, các kiểu gen khác nhau tạo ra các dải DNA có kích thước khác nhau. Một mẫu DNA của Dolly được so sánh với các mẫu từ người hiến tặng hạt nhân của cô ấy (tế bào vú từ một con cừu cái Finn Dorset) và từ người nhận (mẹ thay thế của cô ấy, một con cừu cái Scotland Blackface). Các dải DNA của Dolly có cùng kích thước với các dải DNA từ người hiến tặng hạt nhân hoặc từ người mẹ thay thế của cô ấy không? Điều này cho thấy điều gì về cấu trúc di truyền của Dolly? c .CD ^ FCB 11 FCB 304 MAF 33 MAF 209 Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Việc sản xuất Dolly đã chứng minh rằng một tế bào đã biệt hóa hoàn toàn từ một sinh vật trưởng thành có thể trở lại trạng thái toàn năng và tế bào này có thể được sử dụng để tạo ra một tế bào mới động vật. Nhiều loài động vật khác, bao gồm mèo, chó, ngựa, lợn, thỏ và chuột, đã được nhân bản bằng chuyển giao hạt nhân. Việc nhân bản động vật có những ứng dụng thực tế và đã cho chúng ta những thông tin quan trọng về sinh học phát triển. Có một số lý do để nhân bản động vật: • Mở rộng số lượng động vật có giá trị: Một mục tiêu trong các thí nghiệm của Wilmut là phát triển một phương pháp nhân bản động vật chuyển gen với các kiểu hình hữu ích. Ví dụ, như chúng tôi đã đề cập ở Phần 18.6, một con bò đã được biến đổi gen để tạo ra hormone tăng trưởng của con người trong sữa của nó. Con vật này sau đó được nhân bản để tạo ra thêm những con bò làm điều tương tự. Chỉ có 15 con bò như vậy mới đáp ứng được nhu cầu của thế giới về loại thuốc này, loại thuốc được sử dụng để điều trị vóc dáng thấp bé do thiếu hụt hormone tăng trưởng. â€¢ Bảo tồn các loài có nguy cơ tuyệt chủng : Bò banteng, họ hàng của bò, là loài động vật có nguy cơ tuyệt chủng đầu tiên được nhân bản. Một quả trứng được nhân từ một con bò và một con bò mẹ thay thế đã được sử dụng. Nhân bản có thể là cách duy nhất để cứu một số loài có nguy cơ tuyệt chủng với tỷ lệ sinh sản tự nhiên thấp, chẳng hạn như gấu trúc khổng lồ. â€¢ Sự tồn tại của thú cưng: Nhiều người nhận được lợi ích cá nhân to lớn từ thú cưng và cái chết của thú cưng có thể rất nặng nề. Các công ty đã được thành lập để nhân bản chó và mèo từ các tế bào do chủ nhân của chúng cung cấp. Tất nhiên, các đặc điểm hành vi của thú cưng yêu quý, chắc chắn một phần bắt nguồn từ môi trường, có thể không giống ở thú cưng được nhân bản như ở bố mẹ di truyền của nó.và một con bò mẹ thay thế đã được sử dụng. Nhân bản có thể là cách duy nhất để cứu một số loài có nguy cơ tuyệt chủng với tỷ lệ sinh sản tự nhiên thấp, chẳng hạn như gấu trúc khổng lồ. â€¢ Sự tồn tại của thú cưng: Nhiều người nhận được lợi ích cá nhân to lớn

từ thú cưng và cái chết của thú cưng có thể rất nặng nề. Các công ty đã được thành lập để nhân bản chó và mèo từ các tế bào do chủ nhân của chúng cung cấp. Tất nhiên, các đặc điểm hành vi của thú cưng yêu quý, chắc chắn một phần bắt nguồn từ môi trường, có thể không giống ở thú cưng được nhân bản như ở bố mẹ di truyền của nó.và một con bò mẹ thay thế đã được sử dụng. Nhân bản có thể là cách duy nhất để cứu một số loài có nguy cơ tuyệt chủng với tỷ lệ sinh sản tự nhiên thấp, chẳng hạn như gấu trúc khổng lồ. â€¢ Sự tồn tại của thú cưng: Nhiều người nhận được lợi ích cá nhân to lớn từ thú cưng và cái chết của thú cưng có thể rất nặng nề. Các công ty đã được thành lập để nhân bản chó và mèo từ các tế bào do chủ nhân của chúng cung cấp. Tất nhiên, các đặc điểm hành vi của thú cưng yêu quý, chắc chắn một phần bắt nguồn từ môi trường, có thể không giống ở thú cưng được nhân bản như ở bố mẹ di truyền của nó.

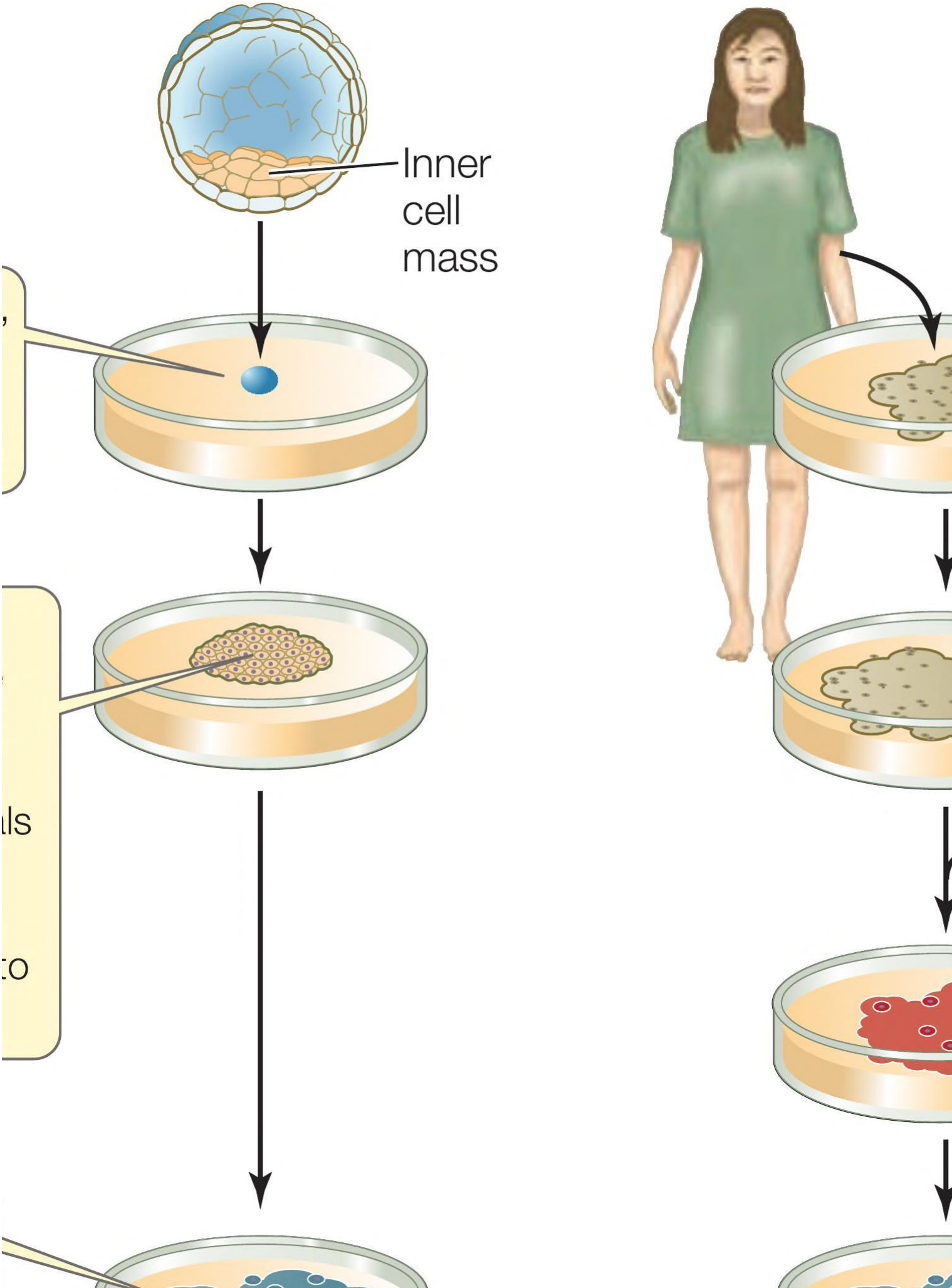
408 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển 19.18 Cấy ghép tế bào gốc Tế bào gốc đa năng có thể được sử dụng trong cấy ghép tế bào gốc tạo máu để thay thế các tế bào gốc bị phá hủy bởi liệu pháp điều trị ung thư. Xạ trị và điều trị bằng thuốc tiêu diệt tế bào gốc máu cũng như tế bào khối u. I Trước khi điều trị, tế bào gốc được lấy ra khỏi máu và được nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. 1 J 3 Liệu pháp liều cao tiêu diệt khối u và tế bào gốc. VJ E | Tế bào gốc máu được đưa trở lại cơ thể bệnh nhân. VJ Tế bào gốc đa năng biệt hóa để đáp ứng với các tín hiệu môi trường Tế bào gốc đã được đề cập nhiều lần trong chương này (ví dụ, trong câu chuyện mở đầu). Tế bào gốc là những tế bào không phân chia nhanh chóng, có thể biệt hóa thành nhiều loại tế bào khác nhau. Ở thực vật, tế bào gốc xuất hiện ở mô phân sinh. Nói chung, thực vật có ít loại tế bào rộng hơn (15-20) so với động vật (khoảng 200). Ở động vật có vú, tế bào gốc được tìm thấy trong các mô trưởng thành cần được thay thế tế bào thường xuyên, chẳng hạn như da, lớp lót bên trong ruột và tủy xương, nơi hình thành các tế bào máu và các loại tế bào khác. Các nhà sinh học tế bào người Canada Ernest McCulloch và James Till đã phát hiện ra tế bào gốc của động vật có vú vào đầu những năm 1960 khi họ tiêm tế bào tủy xương vào chuột trưởng thành. Họ nhận thấy rằng những con chuột nhận đã phát triển các khối mô nhỏ ở lá lách của chúng. Khi quan sát kỹ hơn các khối, họ phát hiện ra rằng mỗi khối được cấu tạo từ các tế bào gốc chưa phân biệt. Trước đó, tế bào gốc được cho là chỉ có trong phôi động vật. Các tế bào gốc được tìm thấy ở động vật trưởng thành không phải là tế bào toàn năng vì khả năng biệt hóa của chúng chỉ giới hạn ở một số loại tế bào. Nói cách khác, chúng có tính đa năng (xem Phần 19.1). Ví dụ, có hai loại tế bào gốc đa năng trong tủy xương. Tế bào gốc tạo máu tạo ra tế bào hồng cầu và bạch cầu, trong khi tế bào gốc trung mô (giống như tế bào được sử dụng để điều trị vết thương của Đại tá Bartolo trong câu chuyện mở đầu) tạo ra xương và các mô liên kết, bao gồm cả cơ. Sự tăng sinh và biệt hóa của các tế bào gốc đa năng là "theo yêu cầu." Ví dụ, tế bào gốc tạo máu tăng sinh trong tủy xương để đáp ứng với các yếu tố tăng trưởng và các tế bào gốc bổ sung được giải phóng vào máu. Đây là cơ sở của một liệu pháp quan trọng được gọi là ghép tế bào gốc tạo máu (Hình 19.18). Một số phương pháp điều trị ung thư tiêu diệt tất cả các tế bào đang phân chia trong cơ thể, do đó tế bào gốc tạo máu có thể bị cạn kiệt ở những bệnh nhân được điều trị bằng các phương pháp này. Để giải quyết vấn đề này, tế bào gốc được lấy từ tủy xương hoặc máu của bệnh nhân (trước khi điều trị ung thư) hoặc của người hiến tặng, sau đó tế bào được tiêm lại vào bệnh nhân sau khi điều trị ung thư. Tín hiệu từ các tế bào lân cận có thể kích thích sự biệt hóa tế bào gốc. Nhiều thí nghiệm có kiểm soát đã chỉ ra rằng các mô động vật bị hư hỏng (ví dụ,tim và gân) được tiêm tế bào gốc có thể chữa lành hiệu quả hơn các mô không được điều trị bằng phương pháp này. Các cơ chế mà điều này xảy ra vẫn chưa rõ ràng. Có một số bằng chứng cho thấy các tế bào được tiêm thực sự có thể tự chèn vào mô bị tổn thương và biệt hóa thành tế bào mới của mô đó. Ngoài ra, các tế bào được tiêm có thể tiết ra các yếu tố tăng trưởng và các phân tử khác khiến các tế bào ở mô xung quanh tái tạo thành mô khỏe mạnh. Bất kể cơ chế nào mà tế bào gốc đa năng góp phần chữa lành các mô bị tổn thương thì việc sử dụng chúng trong điều trị bệnh vẫn rất hứa hẹn. Tế bào gốc đa năng có thể thu được bằng hai cách Như đã nêu trước đó, tế bào gốc toàn năng có thể biệt hóa thành bất kỳ loại tế bào nào chỉ được tìm thấy ở phôi rất sớm. Ở cả chuột và người, giai đoạn phôi thai muộn hơn một chút là một khối cầu rỗng gồm các tế bào được gọi là phôi nang (xem Hình 44.4). Một nhóm tế bào trong phôi nang có tính đa năng: chúng có thể biệt hóa thành hầu hết các loại tế bào nhưng không thể hình thành một cơ thể hoàn chỉnh. Ở chuột, những tế bào gốc phôi (ESC) này có thể được loại bỏ khỏi phôi nang và phát triển trong môi trường nuôi cấy trong phòng thí nghiệm gần như vô thời hạn, nếu được cung cấp các điều kiện thích hợp. Khi ESC của chuột nuôi cấy được tiêm trở lại vào một phôi nang chuột khác, các tế bào gốc sẽ trộn với các tế bào

thường trú và biệt hóa để tạo thành tất cả các loại tế bào ở chuột. Điều này chỉ ra rằng ESC không mất đi bất kỳ tiềm năng phát triển nào khi phát triển trong phòng thí nghiệm. ESC phát triển trong phòng thí nghiệm cũng có thể được tạo ra để phân biệt theo một cách cụ thể nếu tín hiệu phù hợp được cung cấp (Hình 1 9.1 9A). Ví dụ, việc điều trị ESC của chuột bằng dẫn xuất vitamin A khiến chúng hình thành tế bào thần kinh, trong khi đóKhi ESC của chuột nuôi cấy được tiêm trở lại vào một phôi nang chuột khác, các tế bào gốc sẽ trộn với các tế bào thường trú và biệt hóa để hình thành tất cả các loại tế bào ở chuột. Điều này chỉ ra rằng ESC không mất đi bất kỳ tiềm năng phát triển nào khi phát triển trong phòng thí nghiệm. ESC phát triển trong phòng thí nghiệm cũng có thể được tạo ra để phân biệt theo một cách cụ thể nếu tín hiệu phù hợp được cung cấp (Hình 1 9.1 9A). Ví dụ, việc điều trị ESC của chuột bằng dẫn xuất vitamin A khiến chúng hình thành tế bào thần kinh, trong khi đóKhi ESC của chuột nuôi cấy được tiêm trở lại vào một phôi nang chuột khác, các tế bào gốc sẽ trộn với các tế bào thường trú và biệt hóa để tạo thành tất cả các loại tế bào ở chuột. Điều này chỉ ra rằng ESC không mất đi bất kỳ tiềm năng phát triển nào khi phát triển trong phòng thí nghiệm. ESC phát triển trong phòng thí nghiệm cũng có thể được tạo ra để phân biệt theo một cách cụ thể nếu tín hiệu phù hợp được cung cấp (Hình 1 9.1 9A). Ví dụ, việc điều trị ESC của chuột bằng dẫn xuất vitamin A khiến chúng hình thành tế bào thần kinh, trong khi đó



19.5 Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? 409 (A) Tế bào gốc phôi (B) Tế bào gốc đa năng cảm ứng CP Phôi sớm hoặc phôi nang, được nuôi cấy trong môi trường dinh dưỡng. Lớp bên ngoài xẹp xuống và khối tế bào bên trong được giải phóng khỏi phôi. Hóa chất được thêm vào để phân chia khối tế bào bên trong thành các khối nhỏ hơn. các yếu tố tăng trưởng khác thúc đẩy chúng hình thành các tế bào máu. Những thí nghiệm như vậy chứng minh cả hai tế bào đều có khả năng hoạt động bình thường. tiềm năng phát triển và vai trò của các tín hiệu môi trường. Phát hiện này làm tăng khả năng sử dụng môi trường nuôi cấy ESC làm nguồn tế bào biệt hóa để sửa chữa các mô cụ thể, chẳng hạn như tuyến tụy bị tổn thương trong bệnh tiểu đường hoặc não bị trục trặc trong bệnh Parkinson. ESC có thể được thu hoạch từ phôi người được thụ thai bằng phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm ("dưới kính" – trong phòng thí nghiệm), với sự đồng ý của người hiến tặng. Vì thường có nhiều hơn một phôi được thụ thai trong quy trình này nên những phôi không được sử dụng để sinh sản có thể được sử dụng để phân lập tế bào gốc phôi. Những tế bào này sau đó có thể

được nuôi cấy trong phòng thí nghiệm và được sử dụng làm nguồn mô để cấy ghép vào những bệnh nhân bị tổn thương mô. Có hai vấn đề với cách tiếp cận này: • Một số người phản đối việc tiêu hủy phôi người vì mục đích này. “Các tế bào gốc và các mô có nguồn gốc từ chúng sẽ gây ra phản ứng miễn dịch ở người nhận (xem Chương 42). Shinya Yamanaka và các đồng nghiệp tại Đại học Kyoto ở Nhật Bản đã phát triển một phương pháp khác để tạo ra tế bào gốc đa năng giải quyết được hai vấn đề này (Hình 19.19B). Thay vì chiết xuất ESC từ phôi nang, họ tạo ra tế bào gốc đa năng từ tế bào da. Họ đã phát triển phương pháp này một cách có hệ thống: 1. Đầu tiên, họ sử dụng các vi mô (xem Hình 18.8) để so sánh các gen biểu hiện trong ESC với các tế bào không phải tế bào gốc. Họ tìm thấy một số gen được biểu hiện duy nhất ở mức độ cao trong ESC. Những gen này được cho là cần thiết cho trạng thái và chức năng không phân biệt của tế bào gốc. Các tế bào phát triển thành một khối tế bào đa năng. Tế bào da được lấy ra khỏi cơ thể bệnh nhân. 19.19 Hai cách để thu được tế bào gốc đa năng Có thể lấy tế bào gốc đa năng từ phôi người (A) hoặc bằng cách thêm các gen có biểu hiện cao vào tế bào da để biến chúng thành tế bào gốc (B). SirJSH Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 1 9.4 Tế bào gốc phôi Lifel 0e.com/at1 9.4 Tế bào được nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Các tế bào phát triển thành một khối tế bào đa năng. Mô xương Mô cơ Chất kích thích hoạt động mô thần kinh được thêm vào. ^ _ _ _ v Các ô mang vectơ được chọn. Một vectơ mang một số gen được điều khiển bởi một tế bào /\ được tạo ra để biệt hóa thành các tế bào chuyên biệt và được cấy ghép vào bệnh nhân khi cần thiết. v _ y 2. Tiếp theo, họ phân lập các gen, ghép chúng với các gen khởi động có biểu hiện cao và đưa chúng vào tế bào da (xem Phần 18.5). Họ phát hiện ra rằng các tế bào da hiện biểu hiện các gen mới được thêm vào ở mức cao. 3. Cuối cùng,họ đã chỉ ra rằng các tế bào da bị biến đổi là đa năng và có thể được tạo ra để biệt hóa thành nhiều mô. Họ gọi những tế bào này là tế bào gốc đa năng cảm ứng (tế bào iPS). Bởi vì tế bào iPS có thể được tạo ra từ tế bào da của người được điều trị nên có thể tránh được phản ứng miễn dịch. Những tế bào như vậy đã được sử dụng để trị liệu tế bào ở động vật đối với các bệnh tương tự như bệnh Parkinson ở người (rối loạn não), tiểu đường và thiếu máu hồng cầu hình liềm. Nếu có thể chứng minh một cách thuyết phục rằng tế bào iPS có các đặc tính giống như ESC thì việc sử dụng của con người chắc chắn sẽ tuân theo. RECAP Các tế bào đã biệt hóa vẫn giữ được khả năng biệt hóa thành các loại tế bào khác khi có các tín hiệu hóa học thích hợp. Điều này đã làm cho công nghệ nhân bản và tế bào gốc trở nên khả thi. â€¢ Tế bào gốc được tìm thấy trong các mô của cơ thể người trưởng thành khác với tế bào gốc phôi như thế nào? Xem trang. 408 â€¢ Hai cách để tạo ra tế bào gốc đa năng là gì? Xem trang 408-409 và Hình 19.19


Inner
cell
mass

410 CHƯƠNG 19 Biểu hiện gen khác biệt trong quá trình phát triển # Các ứng dụng khác của tế bào gốc có nguồn gốc từ mỡ là gì? ĐÁP ÁN Tại Hoa Kỳ, các bác sĩ thú y sử dụng tế bào gốc đa năng có nguồn gốc từ mỡ để điều trị vết thương và viêm xương khớp ở động vật. Trong những trường hợp này, tiêm tế bào gốc giúp cải thiện quá trình chữa lành vết thương ở gân ở ngựa và giảm bớt các triệu chứng viêm xương khớp ở chó. Một quy trình đã được phát triển để phân lập số lượng lớn tế bào gốc từ bệnh nhân trong phòng phẫu thuật. Chúng có thể được sử dụng ngay lập tức để sửa chữa các mô, chẳng hạn như sau phẫu thuật ung thư vú. Các quá trình phát triển là gì? Một sinh vật đa bào bắt đầu phát triển từ khi còn là phôi thai. Một loạt các giai đoạn phôi thai xảy ra trước sự ra đời của một sinh vật độc lập. Ôn lại Hình 19.1, HOẠT ĐỘNG 19.1 Các quá trình phát triển là xác định, biệt hóa, hình thành và phát triển. Sự biểu hiện gen khác biệt chịu trách nhiệm cho sự khác biệt giữa các loại tế bào. Số phận của tế bào được xác định bởi các yếu tố môi trường, chẳng hạn như vị trí của tế bào trong phôi, cũng như bởi các ảnh hưởng nội bào. Ôn lại Hình 19.2, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 19.1 Tiếp theo việc xác định là sự biệt hóa, những thay đổi thực tế về sinh hóa, cấu trúc và chức năng dẫn đến tạo ra các loại tế bào khác nhau. Quyết tâm là một cam kết; sự khác biệt là việc thực hiện cam kết đó. Trong quá trình phát triển, tế bào phôi giảm hiệu lực tế bào. Các tế bào toàn năng (chẳng hạn như hợp tử) có khả năng hình thành mọi loại tế bào trong cơ thể trưởng thành. Tế bào đa năng có thể tạo ra hầu hết các loại tế bào, tế bào đa năng có thể tạo ra một số loại tế bào và tế bào không có khả năng chỉ tạo ra một loại tế bào. Số phận tế bào được xác định như thế nào? Sự phân chia tế bào chất - sự phân bố không đồng đều của các yếu tố quyết định tế bào chất trong trứng, hợp tử hoặc phôi sớm - có thể tạo ra sự phân cực và dẫn đến việc xác định số phận tế bào. Ôn lại Hình 19.3, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 19.2 Cảm ứng là một quá trình trong đó các mô phôi động vật chỉ đạo sự phát triển của các tế bào và mô lân cận bằng cách tiết ra các tín hiệu hóa học, được gọi là chất cảm ứng. Ôn lại các hình 19.4, 19.5 Vai trò của biểu hiện gen trong quá trình phát triển là gì? Chất cảm ứng hoạt động thông qua các con đường truyền tín hiệu để xác định số phận của tế bào. Ôn lại Hình 19.6 Sự biểu hiện gen khác biệt dẫn đến sự biệt hóa tế bào. Các yếu tố phiên mã đặc biệt quan trọng trong việc điều hòa biểu hiện gen trong quá trình biệt hóa. Sự tương tác phức tạp của nhiều gen và sản phẩm của chúng chịu trách nhiệm cho sự khác biệt trong quá trình phát triển. Xem lại Hình 19.7 Biểu hiện gen quyết định sự hình thành kiểu mẫu như thế nào? Sự hình thành mô hình là quá trình dẫn đến việc tổ chức không gian của mô hoặc sinh vật. CHƯƠNG TÓM TẮT Trong quá trình phát triển, việc loại bỏ có chọn lọc các tế bào bằng quá trình apoptosis là kết quả của sự biểu hiện của các gen cụ thể. Ôn lại Hình 19.8 Lá đài, cánh hoa, nhị hoa,và lá noãn hình thành ở thực vật là kết quả của sự tương tác tổ hợp giữa các yếu tố phiên mã được mã hóa bởi các gen nhận dạng cơ quan. Ôn lại Hình 19.9 Các yếu tố phiên mã được mã hóa bởi các gen nhận dạng cơ quan hoa có chứa một chuỗi axit amin gọi là hộp MADS có thể liên kết với DNA. Cả thực vật và động vật đều sử dụng thông tin vị trí làm cơ sở cho việc hình thành mô hình. Thông tin vị trí thường xuất hiện dưới dạng tín hiệu gọi là morphogen. Nồng độ khác nhau của morphogen gây ra những tác dụng khác nhau. Xem Hình 19.10, 19.11 Ở ruồi giấm D. melanogaster, một loạt hoạt động phiên mã thiết lập các trục của phôi, sự phát triển của các phân đoạn và cuối cùng là quyết định số phận tế bào trong mỗi phân đoạn. Dòng thác liên quan đến sự biểu hiện tuần tự của các gen tác động của mẹ, gen khoảng cách, gen quy tắc cặp, gen phân cực và gen Hox. Ôn lại Hình 19.13, 19.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 19.3 Gen Hox giúp xác định số phận tế bào trong phôi của tất cả các loài động vật. Homeobox là một chuỗi DNA được tìm thấy trong gen Hox và các gen khác mã hóa các yếu tố phiên mã. Trình tự các axit amin được mã hóa bởi homeobox được gọi là homeodomain. Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? • Khả năng tạo dòng vô tính từ các tế bào đã biệt hóa thể hiện nguyên lý tương đương về gen. Ôn lại Hình 19.16, 19.17 â€¢ Tế bào gốc tạo ra các tế bào con có khả năng biệt hóa khi được cung cấp các tín hiệu nội bào thích hợp. Một số tế bào gốc đa năng trong cơ thể trưởng thành có thể biệt hóa thành một số lượng hạn chế các loại tế bào để thay thế tế bào chết và duy trì các mô. Ôn lại Hình 19.18 â€¢ Tế bào gốc phôi là tế bào đa năng và có thể nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Trong điều kiện môi trường thích hợp, những tế bào này có thể biệt hóa thành hầu hết mọi loại mô. Tế bào gốc đa năng cảm ứng có đặc điểm tương tự. Điều này đã dẫn đến sự ra đời của các công nghệ được thiết kế để thay thế các tế bào hoặc mô bị tổn thương do chấn thương hoặc bệnh tật. Xem lại Hình 19.19, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 19.4 0SJi0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HhStK Life10e.com/is193 gen Hox giúp xác định số phận tế bào trong phôi của mọi loài động vật. Homeobox là một chuỗi DNA được tìm thấy trong gen Hox và các gen khác mã hóa các yếu tố

phiên mã. Trình tự các axit amin được mã hóa bởi homeobox được gọi là homeodomain. Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? • Khả năng tạo dòng vô tính từ các tế bào đã biệt hóa thể hiện nguyên lý tương đương về gen. Ôn lại Hình 19.16, 19.17 â€¢ Tế bào gốc tạo ra các tế bào con có khả năng biệt hóa khi được cung cấp các tín hiệu nội bào thích hợp. Một số tế bào gốc đa năng trong cơ thể trưởng thành có thể biệt hóa thành một số lượng hạn chế các loại tế bào để thay thế tế bào chết và duy trì các mô. Ôn lại Hình 19.18 â€¢ Tế bào gốc phôi là tế bào đa năng và có thể nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Trong điều kiện môi trường thích hợp, những tế bào này có thể biệt hóa thành hầu hết mọi loại mô. Tế bào gốc đa năng cảm ứng có đặc điểm tương tự. Điều này đã dẫn đến sự ra đời của các công nghệ được thiết kế để thay thế các tế bào hoặc mô bị tổn thương do chấn thương hoặc bệnh tật. Xem lại Hình 19.19, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 19.4 0SJi0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HhStK Life10e.com/is193 gen Hox giúp xác định số phận tế bào trong phôi của mọi loài động vật. Homeobox là một chuỗi DNA được tìm thấy trong gen Hox và các gen khác mã hóa các yếu tố phiên mã. Trình tự các axit amin được mã hóa bởi homeobox được gọi là homeodomain. Sự biệt hóa tế bào có thể đảo ngược được không? • Khả năng tạo dòng vô tính từ các tế bào đã biệt hóa thể hiện nguyên lý tương đương về gen. Ôn lại Hình 19.16, 19.17 â€¢ Tế bào gốc tạo ra các tế bào con có khả năng biệt hóa khi được cung cấp các tín hiệu nội bào thích hợp. Một số tế bào gốc đa năng trong cơ thể người trưởng thành có thể biệt hóa thành một số lượng hạn chế các loại tế bào để thay thế tế bào chết và duy trì các mô. Ôn lại Hình 19.18 â€¢ Tế bào gốc phôi là tế bào đa năng và có thể nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Trong điều kiện môi trường thích hợp, những tế bào này có thể biệt hóa thành hầu hết mọi loại mô. Tế bào gốc đa năng cảm ứng có đặc điểm tương tự. Điều này đã dẫn đến sự ra đời của các công nghệ được thiết kế để thay thế các tế bào hoặc mô bị tổn thương do chấn thương hoặc bệnh tật. Xem lại Hình 19.19, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 19.4 0SJi0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HhStK Life10e.com/is19

Tóm tắt chương 41 1 ÔN LẠI CHƯƠNG GHI NHỚ 1. Câu nào về quyết tâm là đúng? Một. Sự khác biệt đi trước sự quyết tâm. b. Tất cả các tế bào được xác định sau hai lần phân chia tế bào ở hầu hết các sinh vật. c. Một tế bào đã xác định sẽ giữ nguyên quyết định đó bất kể nó được đặt ở đâu trong phôi. d. Một ô thay đổi diện mạo khi nó được xác định. đ. Một tế bào biệt hóa có kiểu phiên mã giống như một tế bào xác định. 2. Thí nghiệm nhân bản vô tính trên cừu, ếch và chuột đã cho thấy a. nhân của tế bào trưởng thành không có tính đa năng. b. nhân của tế bào phôi có thể có tính toàn năng. c. nhân của các tế bào biệt hóa có các gen khác với nhân hợp tử. d. sự biệt hóa hoàn toàn có thể đảo ngược ở tất cả các tế bào của ếch. đ. sự khác biệt liên quan đến những thay đổi vĩnh viễn trong bộ gen. 3. Thuật ngữ " cảm ứng" mô tả một quá trình trong đó một ô hoặc nhiều ô a. ảnh hưởng đến sự phát triển của một tế bào hoặc nhóm tế bào khác. b. kích hoạt sự di chuyển của tế bào trong phôi. c. kích thích sự phiên mã của gen của chính họ. d. tổ chức tế bào chất của trứng trước khi thụ tinh. đ. ức chế sự di chuyển của phôi. 4. Phát biểu nào về quy nạp là không đúng? Một. Một nhóm tế bào thúc đẩy các tế bào lân cận phát triển theo một cách nhất định. b. Nó kích hoạt một chuỗi biểu hiện gen trong các tế bào mục tiêu. c. Các tế bào đơn lẻ không thể tạo thành một chất cảm ứng. d. Một mô có thể được tạo ra cũng như có thể tạo ra một chất cảm ứng. đ. Việc xác định hóa học của các chất gây cảm ứng cụ thể vẫn chưa đạt được. 5. Đột biến nội môi a. thường nghiêm trọng và dẫn đến các cấu trúc ở những nơi không phù hợp. b. gây ra những thay đổi tinh tế ở dạng ấu trùng hoặc trưởng thành. c. chỉ xảy ra ở prokaryote. d. không ảnh hưởng đến DNA của động vật. đ. bị giới hạn trong vùng hoạt động phân cực. 6. Câu nào nói về homeobox là không đúng? Một. Nó được phiên âm và dịch. b. Nó chỉ được tìm thấy ở động vật. c. Các protein chứa homeodomain liên kết với DNA. d. Đó là một chuỗi DNA được chia sẻ bởi nhiều gen. đ. Nó xảy ra trong gen Hox. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Ở ruồi giấm, các gen sau đây được sử dụng để xác định độ phân cực của các đoạn: (k) gen khoảng trống; (1) Gen Hox; (m) gen ảnh hưởng từ mẹ; (n) cặp gen quy định. Các gen này được biểu hiện theo thứ tự nào trong quá trình phát triển? Một. k, 1, m, n b. 1, k, n, m c. m, k, n, 1 d. n, k, m, 1 e. n, m, k, 1 8. Các nhà sinh học phân tử có thể gắn gen vào các chất hoạt hóa và đưa chúng vào tế bào (xem Phần 18.5). Điều gì sẽ xảy ra nếu những điều sau đây được chèn vào và thể hiện quá mức? Giải thích câu trả lời của bạn. Một. ced-9 trong tiền thân tế bào thần kinh phôi của C. Elegans b. myoD trong các nguyên bào cơ không phân biệt c. gen của nhím Sonic ở chồi chân gà d. nano ở đầu trước của phôi Drosophila 9. Một phương pháp hiệu quả để kiểm tra chức năng của một gen đang phát triển là tạo ra một "loại trực tiếp"; sinh vật trong đó gen được đề

cập đã bị bất hoạt (xem Phần 18.4). Bạn nghĩ điều gì sẽ xảy ra trong mỗi trường hợp sau? Một.hạ gục ced-9 ở C. Elegans b. loại bỏ các nano ở Drosophila 10. Nếu bạn muốn một bông hoa hồng chỉ có cánh hoa, bạn sẽ tìm kiếm loại đột biến vi lượng đồng căn nào trong bộ gen của hoa hồng? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 11. Trong quá trình phát triển, khả năng biệt hóa của tế bào động vật ngày càng hạn chế. Trong quá trình bình thường, hầu hết các tế bào ở động vật trưởng thành chỉ có khả năng là một hoặc một vài loại tế bào. Trên cơ sở những gì bạn đã học được trong chương này, hãy thảo luận về các cơ chế có thể làm hạn chế dần dần tiềm năng của tế bào. 12. Nhân bản bao gồm việc lập trình lại đáng kể sự biểu hiện gen trong một tế bào đã biệt hóa để nó hoạt động giống như một tế bào trứng. Bạn sẽ điều tra việc lập trình lại này như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Gen, sự phát triển và tiến hóa CHƯƠNG 20.1 Những thay đổi nhỏ về di truyền có thể dẫn đến những thay đổi lớn về kiểu hình như thế nào? 20.2 Làm thế nào các đột biến có tác động lớn chỉ có thể thay đổi một bộ phận của cơ thể? 20.3 Những thay đổi về phát triển có thể dẫn đến sự khác biệt giữa các loài như thế nào? 20.4 Môi trường có thể điều chỉnh sự phát triển như thế nào? 20.5 Các gen phát triển hạn chế sự tiến hóa như thế nào? HÌNH MINH HỌA BIỂU TƯỢNG về thuyết tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên của Charles Darwin là loài chim sẻ ở Galapagos. Mỗi hòn đảo trong quần đảo là nơi sinh sống của nhiều loài chim nhỏ, có màu xỉn. Mỏ của chúng có nhiều hình dạng và kích cỡ khác nhau, từ mỏ dày, ngắn, khỏe của các loài ăn hạt cho đến mỏ mỏng, dài của các loài ăn côn trùng. Darwin đã viết rằng "Nhìn thấy sự phân cấp và đa dạng về cấu trúc ở một nhóm nhỏ các loài chim có quan hệ mật thiết với nhau, người ta có thể thực sự tưởng tượng rằng từ một số ít loài chim ban đầu ở quần đảo này, một loài đã được chọn lọc và biến đổi cho các mục đích khác nhau." Darwin không biết gì về cơ sở di truyền của sự biến đổi đó. Bây giờ chúng tôi đã làm như vậy, nhưng những khám phá gần đây đã thay đổi phần lớn suy nghĩ của chúng tôi về một số khía cạnh nhất định của di truyền học tiến hóa. Dựa trên di truyền học Mendel và giáo điều trung tâm rằng gen mã hóa protein, hầu hết các giải thích về sự thay đổi tiến hóa đều tập trung vào tác động của đột biến gen lên các protein cấu trúc tạo nên từng sinh vật. Bây giờ chúng ta biết rằng cơ chế tiến hóa có thể phụ thuộc nhiều vào những thay đổi trong trình tự điều hòa kiểm soát thời gian, số lượng và vị trí biểu hiện gen cũng như vào những đột biến làm thay đổi chính các gen cấu trúc. Mỏ của chim sẻ phát triển từ các mô ở phía trước của phôi sẽ tạo thành xương mặt. Sự phân chia tế bào trong mô phôi này được kiểm soát bởi các protein truyền tín hiệu, một trong số đó được gọi là protein hình thái xương 4 (BMP4); một loại khác là protein peaceodulin. Nếu BMP4 xuất hiện sớm và với số lượng lớn, mỏ sẽ trở nên rộng và sâu. Nếu sự đa dạng của mỏ có thể tiến hóa thông qua những thay đổi trong quá trình phát triển Các gen biểu hiện trong quá trình phát triển phôi ảnh hưởng đến chiều dài và độ sâu của mỏ ở chim. Những thay đổi trong kiểu biểu hiện của những gen này đã góp phần vào sự tiến hóa của mỏ đặc biệt của bồ nông Úc (Pelecanus conspicillatus) và mòng biển bạc (Chroicocephalus novaehollandiae). peaceodulin xuất hiện sớm và với số lượng lớn, mỏ sẽ dài ra và mỏng hơn. Do đó cấu trúc mỏ bị ảnh hưởng bởi những thay đổi về thời gian sản xuất protein cũng như lượng protein được tạo ra. Sự khác biệt về mỏ giữa các loài chim sẻ Galapagos rất ấn tượng, nhưng hãy xem xét những chiếc mỏ đa dạng được thấy ở các loài chim khác - chim ruồi, hồng hạc, chim tucan và bồ nông, chỉ kể tên một số loài. Phải chăng sự khác biệt đáng kể về kích thước và hình dạng mỏ cũng là kết quả của những thay đổi trong kiểu biểu hiện của BMP4 và peaceodulin? Việc nhận ra rằng sự thay đổi tiến hóa lớn có thể là kết quả của những thay đổi tinh tế về không gian, thời gian,và sự phân bố định lượng của các phân tử tín hiệu và những thay đổi trong vùng không mã hóa của DNA kiểm soát biểu hiện gen đã cách mạng hóa việc nghiên cứu về tiến hóa, tạo ra lĩnh vực mới về sinh học phát triển tiến hóa. Các kiểu biểu hiện gen liên quan đến việc hình thành các loại mỏ đa dạng của loài chim như thế nào? Xem câu trả lời ở trang 424.



20.1 Làm thế nào những thay đổi di truyền nhỏ có thể dẫn đến những thay đổi lớn về kiểu hình? 413 Â©Làm thế nào những thay đổi di truyền nhỏ có thể dẫn đến những thay đổi lớn về kiểu hình? Đột biến gen là nguồn gốc của biến dị cho quá trình tiến hóa. Nhưng hầu hết các đột biến gen chỉ thay đổi một nucleotide duy nhất trong một bộ gen rất lớn. Làm thế nào những thay đổi nhỏ như vậy có thể dẫn đến sự đa dạng to lớn mà chúng ta thấy ở các sinh vật sống? Câu hỏi này đã trở nên gay gắt trong những năm gần đây khi nhận ra rằng số lượng gen mã hóa protein thực tế ở nhiều loài ít hơn nhiều so với dự kiến (ví dụ chỉ khoảng 21.000 ở người). Hơn nữa, bộ gen của các loài liên quan trông rất khác nhau có thể rất giống nhau, như trường hợp bộ gen của người và tinh tinh, giống nhau hơn 95%. Một phần câu trả lời cho câu hỏi này đã được tìm thấy theo nhiều cách tinh tế khác nhau mà biểu hiện gen được kiểm soát theo thời gian, không gian và số lượng trong quá trình phát triển. Nghiên cứu về mối quan hệ giữa phát triển và tiến hóa đã mở ra lĩnh vực mới về sinh học phát triển tiến hóa, hay evo-devo. Các nguyên tắc cơ bản của evo-devo là: â€¢ Các sinh vật có chung cơ chế phát triển phân tử tương tự bao gồm 'Bộ công cụ" của các phân tử điều hòa kiểm soát sự biểu hiện của gen. Các phân tử điều hòa của bộ công cụ có thể hoạt động độc lập trong các mô và vùng khác nhau của cơ thể, tạo điều kiện cho sự thay đổi tiến hóa theo mô-đun. • Sự khác biệt trong quá trình phát triển có thể phát sinh từ những thay đổi về thời gian hoạt động của phân tử điều hòa, vị trí hoạt động hoặc số lượng hoạt động của nó. â€¢ Sự khác biệt giữa các loài có thể phát sinh từ sự thay đổi trong biểu hiện của gen phát triển. ™ Những thay đổi trong quá trình phát triển có thể phát sinh từ những ảnh hưởng của môi trường đến quá trình phát triển. Sự phát triển của một sinh vật đa bào từ một quả trứng được thụ tinh - một tế bào đơn lẻ - liên quan đến một mô hình biểu hiện gen tuần tự phức tạp. Khi các nhà sinh học phát triển bắt đầu mô tả các sự kiện chịu trách nhiệm cho sự biệt hóa và tăng sinh có kiểm soát của các tế bào và mô ở cấp độ phân tử, họ đã tìm thấy các gen và con đường điều hòa chung ở các sinh vật trông không giống nhau chút nào, chẳng hạn như các gen điều khiển mắt. phát triển ở ruồi giấm và chuột. Các gen phát triển ở các sinh vật có họ hàng xa là tương tự nhau. Khoảng chục loại mắt chính được tìm thấy ở các loài động vật khác nhau, bao gồm mắt giống máy ảnh của con người và mắt kép của côn trùng (xem Phần 46.4). Mặc dù mắt của côn trùng và động vật có xương sống tiến hóa độc lập nhưng một khám phá đáng chú ý vào những năm 1990 cho thấy các con đường phát triển chung đều liên quan đến nguồn gốc của mắt ở cả hai nhóm. Các nhà sinh vật học phát triển người Thụy Sĩ Rebecca Quiring và Walter Gehring đang sử dụng các dòng ruồi giấm đột biến để xác định các yếu tố phiên mã liên quan đến sự phát triển của ruồi. Một trong những đột biến này, được đặt tên thích hợp là không có mắt, đã tạo ra ruồi không có mắt.Quiring và Gehring đã phân lập được sản phẩm protein của gen không có mắt mà họ xác định là yếu tố phiên mã kiểm soát các gen chịu trách nhiệm cho sự phát triển của mắt. Bằng cách tạo ra các cấu trúc DNA tái tổ hợp cho phép biểu hiện gen không mắt trong các mô phôi khác nhau của ruồi chuyển gen, họ có thể tạo ra ruồi có thêm mắt trên nhiều bộ phận cơ thể khác nhau như chân, râu và dưới cánh. Một bất ngờ lớn xảy ra khi tìm kiếm cơ sở dữ liệu cho thấy trình tự gen không có mắt tương tự như trình tự gen Pax6 ở chuột; Pax6 khi bị đột biến sẽ dẫn tới sự phát triển của mắt nhỏ bất thường. Phải chăng đôi mắt cực kỳ khác nhau của ruồi và chuột là những biến thể của một chủ đề phát triển chung? Để kiểm tra sự tương đồng về chức năng giữa gen côn trùng và động vật có vú, Gehring và các đồng nghiệp đã lặp lại thí nghiệm của họ trên ruồi, nhưng sử dụng gen Pax6 của chuột thay vì gen không có mắt của ruồi. Một lần nữa, mắt phát triển ở nhiều vị trí khác nhau trên ruồi biến đổi gen. Do đó, một gen mà biểu hiện thường dẫn đến sự phát triển của mắt động vật có vú giờ đây lại dẫn đến sự phát triển của mắt côn trùng rất khác. Chúng ta phải nhìn về quá khứ rất xa trong thời gian tiến hóa để tìm ra tổ tiên chung của ruồi giấm và chuột. Tuy nhiên, gen không có mắt và gen Pax6 chứa các trình tự có tính bảo tồn cao, không chỉ ở hai loài mô hình này mà còn ở các loài khác (Hình 20.1). Các nhà sinh học gọi những gen như vậy là tương đồng, nghĩa là chúng tiến hóa từ một gen có trong một tổ tiên chung. Trong những năm gần đây, một số lượng lớn các gen tương đồng (bộ công cụ điều hòa) đã được chứng minh là có khả năng kiểm soát sự phát triển ở các loài có quan hệ họ hàng xa. Một ví dụ ấn tượng hơn nữa về sự tương đồng ở các gen kiểm soát sự phát triển ở động vật là cụm gen Hox đã được thảo luận ở Chương 19. Bộ gen này mã hóa các yếu tố phiên mã cung cấp thông tin vị trí và kiểm soát mô hình phát triển ở các phần cơ thể khác nhau của phôi. (xem Hình 19.14). Các gen trong cụm Hox có chung một trình tự tương đồng, gọi là homeobox. Sự giống nhau giữa các trình tự gen lặp lại của homeobox gợi ý rằng các gen Hox phát sinh thông qua quá trình sao chép của một gen tổ tiên, sau đó chúng phân tách để đảm nhận các chức năng mới (xem Phần 24.3). Sự sao chép ban đầu mang lại sự bảo vệ khỏi các

đột biến mất chức năng ở những gen quan trọng này. Một bản sao của gen có thể cung cấp chức năng quan trọng ngay cả khi bản sao kia có những đột biến làm thay đổi chức năng của nó. Các chức năng mới trong các gen nhân đôi sau đó có thể được ưu tiên thông qua chọn lọc tự nhiên. Do đó, sự trùng lặp và phân kỳ cho phép thực hiện các "thí nghiệm tiến hóa" sử dụng các bộ gen nhân đôi như cụm Hox. Giả thuyết nhân đôi và phân kỳ nhận được sự ủng hộ từ lịch sử tiến hóa sâu sắc (nghĩa là những phân kỳ rất sớm trên cây sự sống) của gen Hox. Hai cụm gen Hox được tìm thấy ở loài cnidarians (sứa và họ hàng của chúng),một biểu hiện ở phía trước của ấu trùng và một biểu hiện ở phía sau của ấu trùng. Số lượng gen Hox tăng lên ở những động vật có tính đối xứng hai bên (xem Phần 31.2) khi độ phức tạp của kiểu hình trục cơ thể tăng lên. Sự gia tăng gen Hox đạt mức tối đa ở động vật có xương sống, nơi không chỉ có nhiều gen Hox hơn trong mỗi cụm mà còn có bốn cụm, mỗi cụm nằm trên một nhiễm sắc thể khác nhau. So sánh

414 CHƯƠNG 20 Gen, sự phát triển và tiến hóa Gen Pax6 của chuột: DNA GTATCCAACGGTTGTGTGAGTAAAATTCTGGGCAGGTATTACGAGACTGGCTCCATCAGA Amino VSNGCVSKI LGRYYETGS I R Acid Gen không mắt ruồi: 77% GTATCAAATGGATGTGTGAGCAAAATTCTCGGGAGGTATTATGAAACAGGAAGCATACGA 100% VSNGCVS K I LGRYYETGS I R Gen kiểm soát mắt cá mập: 85% VATCCAACGGTTCTGTCAGTAAAATCCTGGGCAGATACTATGAAACAGGATCCATCAGA 100% VSNGCVSKI LG RYYETGSI R Kiểm soát mắt mực gen: 78% GTTCTCCAACGGCTGCGTTAGCAAGATTCTCGGACGGTACTATGAGACGGGCTCCATAAGA 100% VSNGCVSKI LGRYYETGSIR 20.1 Trình tự DNA Sự giống nhau về trình tự DNA trong phát triển mắt Các gen kiểm soát sự phát triển của mắt chứa các vùng được bảo tồn cao, ngay cả giữa các loài có mắt rất khác nhau. Các trình tự này, từ vùng được bảo tồn của gen Pax6 và các trình tự tương đồng của nó ở các loài khác, tương tự nhau ở cấp độ DNA (trình tự trên cùng trong mỗi cặp) và giống hệt nhau ở cấp độ axit amin (trình tự dưới cùng). Tỷ lệ phần trăm bên cạnh trình tự biểu thị tỷ lệ phần trăm trùng khớp với trình tự DNA và protein tương ứng ở chuột. Những cụm gen này ở các loài có quan hệ họ hàng xa như Drosophila và chuột, các gen được sắp xếp thành các cụm tương tự và được biểu hiện theo các kiểu tương tự dọc theo trục cơ thể của phôi của chúng (Hình 20.2). Sự tương đồng của gen Hox giữa các loài động vật là rất đáng chú ý. Trải qua hàng triệu năm trôi qua kể từ lần cuối cùng loài cnidarians, côn trùng và động vật có xương sống có chung một tổ tiên, các gen quy định các yếu tố phiên mã này đã được bảo tồn. Sự bảo tồn này vượt ra ngoài những điểm tương đồng về trình tự và tổ chức gen với những điểm tương đồng về cấu trúc và chức năng của protein trong quá trình phát triển. Những điểm tương đồng này khiến các nhà sinh vật học hình thành một trong những nguyên tắc cơ bản của evodevo: Các cơ chế phát triển chung được kiểm soát bởi các chuỗi DNA cụ thể bao gồm một bộ công cụ di truyền đã được sửa đổi và cải tổ để tạo ra sự đa dạng đáng chú ý của thực vật, động vật và các sinh vật khác mà chúng ta biết ngày nay. Những thay đổi nhỏ trong việc áp dụng bộ công cụ di truyền - khi nào, ở đâu và mức độ biểu hiện của các gen yếu tố phiên mã - ảnh hưởng đến sự phát triển của sinh vật và tạo ra sự biến đổi mà chọn lọc tự nhiên có thể tác động. Đầu A Ngực (T 1 -T3) Bụng (A1-A8) r ^ r r"-\ r^\ / . MỘT . >. Chuột bl b2 b3 b4 b5 b6 b7 b8 b9 Hoxb (khxvj aa Phôi chuột (1 2 ngày) Ống thần kinh 20.2 Gen điều hòa thể hiện kiểu biểu hiện tương tự Các gen tương đồng mã hóa các yếu tố phiên mã giống nhau được biểu hiện theo kiểu tương tự dọc theo trục trước-sau của cả hai loài côn trùng và động vật có xương sống. Các gen Hox của chuột (và con người) hiện diện ở nhiều bản sao, điều này ngăn cản một đột biến đơn lẻ gây ra tác động mạnh mẽ.

20.2 Làm thế nào các đột biến có tác động lớn chỉ có thể thay đổi một bộ phận của cơ thể? 415 RECAP Những thay đổi trong quá trình phát triển dẫn đến nhiều thay đổi về hình thái dẫn đến sự tiến hóa về hình dạng và chức năng cơ thể. Nghiên cứu về các khía cạnh tiến hóa của sự phát triển đã tiết lộ rằng một bộ công cụ di truyền bao gồm các gen điều hòa được bảo tồn cao sẽ chi phối sự hình thành kiểu mẫu ở các sinh vật đa bào. ™ Mô tả ý nghĩa của các nhà sinh học phát triển tiến hóa khi nói đến bộ công cụ di truyền. Xem trang 41 3 và 41 4 â€¢ Câu chuyện về gen xác định mắt Pax6 và gen không có mắt ủng hộ tuyên bố rằng gen kiểm soát sự phát triển có tính bảo tồn cao như thế nào? Xem trang. 41 3 và Hình 20.1 â€¢ Sử dụng gen Hox làm ví dụ, giải thích sự nhân đôi và phân kỳ đã tạo điều kiện cho sự tiến hóa phức tạp về hình dạng cơ thể như thế nào.

Xem trang 413-414 và Hình 20.2 Chúng ta đã thấy trong Chương 19 rằng nhiều đột biến phát triển ở ruồi giấm dẫn đến những bất thường đáng chú ý chỉ ảnh hưởng đến một cấu trúc, đoạn hoặc vùng duy nhất (ví dụ: đoạn đầu tạo thành chân; xem Hình 19.15). Phần còn lại của phôi thường không bị ảnh hưởng. Sao có thể như thế được? Làm thế nào các đột biến có tác động lớn chỉ có thể thay đổi một bộ phận của cơ thể? Sự phát triển bao gồm sự tương tác giữa các sản phẩm gen tạo ra một chuỗi các sự kiện phiên mã dẫn đến sự biểu hiện gen khác biệt. Các ví dụ về đột biến nội môi tiết lộ rằng các quá trình này có thể được định vị ở các mô hoặc vùng khác nhau của phôi. Do đó, phôi có thể được coi là bao gồm các mô-đun bao gồm cả gen và các con đường truyền tín hiệu khác nhau xác định các cấu trúc vật lý cụ thể như mắt, các phần cơ thể, cánh hoặc chân. Bởi vì các gen phát triển có thể được kiểm soát riêng biệt trong các mô-đun khác nhau, nên các cấu trúc phát sinh từ các mô-đun khác nhau có thể thay đổi độc lập với nhau trong cả thời gian phát triển và tiến hóa. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 20.1 'SjLjS Tính mô đun Lifel 0e.com/at20.1 Công tắc di truyền chi phối cách sử dụng bộ công cụ di truyền Các mô-đun phát triển dựa trên một tập hợp hướng dẫn di truyền chung có thể tiến hóa riêng biệt trong một loài vì công tắc di truyền kiểm soát cách thức bộ công cụ được sử dụng. Những công tắc này bao gồm các yếu tố thúc đẩy gen và các yếu tố phiên mã liên kết với các yếu tố thúc đẩy, cũng như các chất tăng cường và chất ức chế có thể điều chỉnh sự tương tác của các yếu tố phiên mã và yếu tố thúc đẩy (xem Phần 16.2). Các tầng tín hiệu tạo ra từ sự tương tác của các yếu tố phiên mã, chất tăng cường và chất ức chế với chất kích thích gen xác định vị trí, thời điểm và mức độ bật và tắt gen. Nhiều công tắc điều khiển từng gen, tạo ra các mẫu biểu hiện khác nhau ở các vị trí khác nhau. Bằng cách này, các phần tử của bộ công cụ di truyền có thể tham gia vào nhiều quá trình phát triển và vẫn cho phép các mô-đun riêng lẻ phát triển và tiến hóa độc lập.Công tắc di truyền tích hợp thông tin vị trí trong phôi đang phát triển và đóng vai trò quan trọng trong việc xác định lộ trình phát triển của các mô-đun khác nhau. Ví dụ, ở Drosophila, mỗi gen Hox mã hóa cho một yếu tố phiên mã được biểu hiện trong một đoạn hoặc phần phụ cụ thể của ruồi đang phát triển. Kiểu mẫu và chức năng của từng đoạn phụ thuộc vào gen Hox duy nhất hoặc sự kết hợp của các gen Hox được biểu hiện trong đoạn đó. Ví dụ, chúng ta hãy xem sự phát triển của cánh ở côn trùng. Loài Drosophila là thành viên của nhóm côn trùng Diptera, có nghĩa là "hai cánh". - nghĩa là chúng có một đôi cánh, trong khi hầu hết các loài côn trùng có hai đôi cánh (tức là bốn cánh). Một cặp cánh của loài lưỡng bội phát triển trên đốt ngực thứ hai, nơi biểu hiện anten gen Hox (Antp). Antp cũng được biểu hiện ở đoạn ngực thứ ba, nhưng trong đoạn đó, một cặp cơ quan giữ thăng bằng được gọi là dây dẫn phát triển ở các loài lưỡng bội. Một sự khác biệt quan trọng giữa các đoạn ngực 2 và 3 là một gen Hox khác, ultrabithorax (Ubx), được biểu hiện cùng với Antp ở đoạn 3. Ubx ức chế sự biểu hiện của Antp ở các loài lưỡng bội. Nếu Ubx bị bất hoạt do đột biến, một cặp cánh thứ hai sẽ hình thành ở đoạn ngực thứ 3, như điển hình của nhiều nhóm côn trùng khác (Hình 20.3). Do đó, một số khác biệt lớn về hình thái giữa các nhóm động vật có thể là kết quả của những thay đổi tương đối nhỏ trong biểu hiện gen. Phôi Drosophila Ở đoạn thứ hai, các gen được phiên mã tạo ra các cánh lớn có gân. Phiên mã DNA Gen tạo cánh / Ở đoạn thứ ba, protein Ubx ức chế quá trình phiên mã gen cánh. Protein Promoter Phiên mã Không phiên mã 20.3 Các phân đoạn Phân biệt dưới sự kiểm soát của công tắc di truyền Sự liên kết của một protein duy nhất, Ultrabithorax (Ubx), xác định xem một đoạn ngực tạo ra cánh đầy đủ hay dây.cặp cánh thứ hai hình thành ở đốt ngực thứ 3, đặc trưng của nhiều nhóm côn trùng khác (Hình 20.3). Do đó, một số khác biệt lớn về hình thái giữa các nhóm động vật có thể là kết quả của những thay đổi tương đối nhỏ trong biểu hiện gen. Phôi Drosophila Ở đoạn thứ hai, các gen được phiên mã tạo ra các cánh lớn có gân. Phiên mã DNA Gen tạo cánh / Ở đoạn thứ ba, protein Ubx ức chế quá trình phiên mã gen cánh. Protein Promoter Phiên mã Không phiên mã 20.3 Các phân đoạn Phân biệt dưới sự kiểm soát của công tắc di truyền Sự liên kết của một protein duy nhất, Ultrabithorax (Ubx), xác định xem một đoạn ngực tạo ra cánh đầy đủ hay dây.cặp cánh thứ hai hình thành ở đốt ngực thứ 3, đặc trưng của nhiều nhóm côn trùng khác (Hình 20.3). Do đó, một số khác biệt lớn về hình thái giữa các nhóm động vật có thể là kết quả của những thay đổi tương đối nhỏ trong biểu hiện gen. Phôi Drosophila Ở đoạn thứ hai, các gen được phiên mã tạo ra các cánh lớn có gân. Phiên mã DNA Gen tạo cánh / Ở đoạn thứ ba, protein Ubx ức chế quá trình phiên mã gen cánh. Protein Promoter Phiên mã Không phiên mã 20.3 Các phân đoạn Phân biệt dưới sự kiểm soát của công tắc di truyền Sự liên kết của một protein duy nhất, Ultrabithorax (Ubx), xác định xem một đoạn ngực tạo ra cánh đầy đủ hay dây.

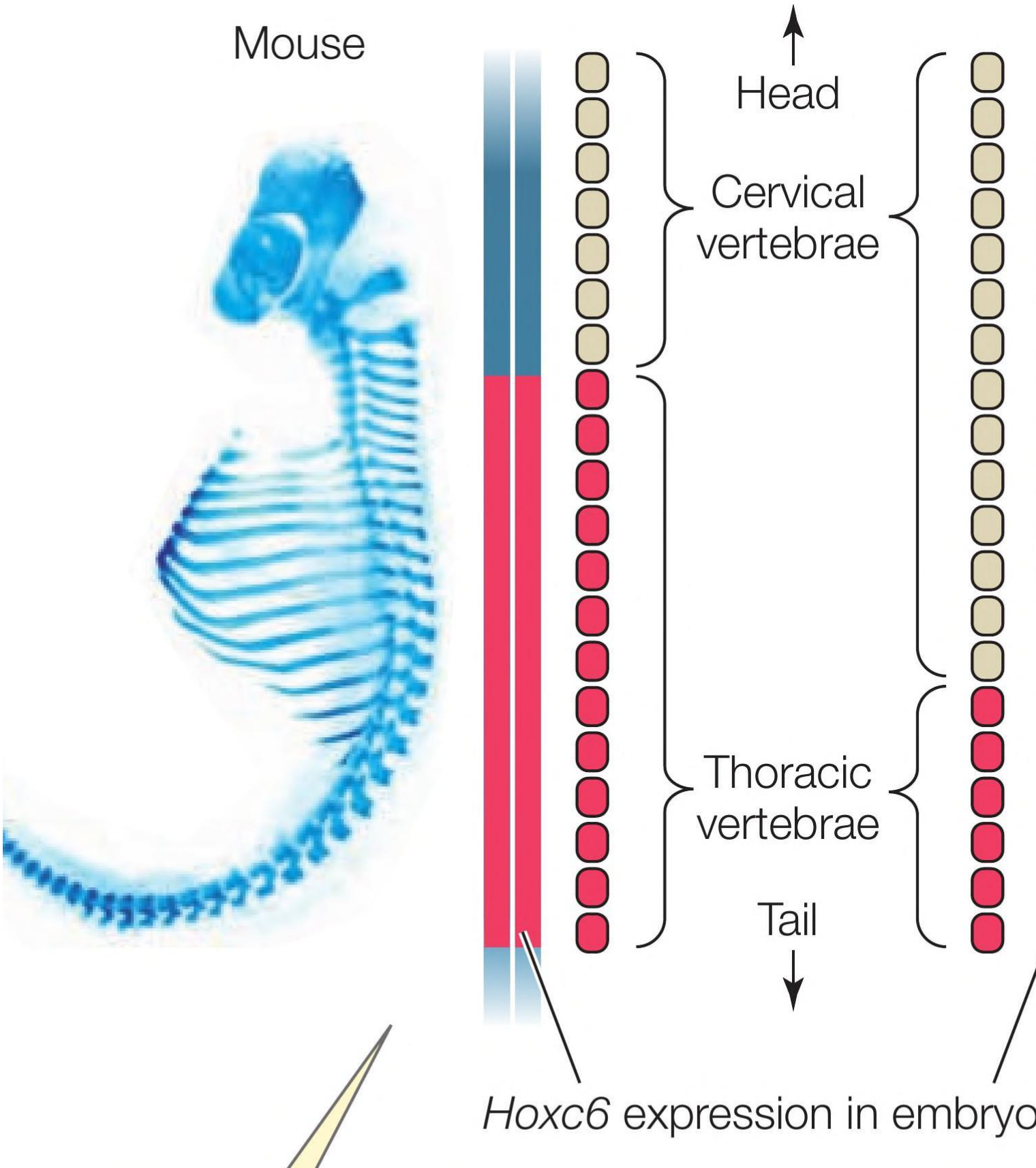
416 CHƯƠNG 20 Gen, Sự phát triển và Tiến hóa 20.4 Phép đo dị hình và Mỏ của loài chim sẻ (A) Mỏ chim có thể được đo theo ba chiều (chiều dài, chiều rộng và chiều sâu) nhằm mục đích so sánh các loài khác nhau. (B) Trong số các loài chim sẻ Galapagos, các đột biến dẫn đến các kiểu biểu hiện BMP4 và peaceodulin (CaM) khác nhau là nguyên nhân gây ra các loài khác nhau. kích thước và hình dạng mỏ phù hợp để khai thác các loại thức ăn khác nhau. Chim sẻ mỏ nhọn tổ tiên Thấp BMP4: độ sâu/chiều rộng mỏ thấp CaM thấp: mỏ ngắn Chế độ ăn hỗn hợp hạt và côn trùng r \ \ Nghiền thăm dò xương rồng Thăm dò hạt xương rồng y hoa và quả y hoa và quả > f v Nghiền hạt cứng/lớn BMP4 thấp: Thấp-trung bình BMP4: Trung bình BMP4: Sớm/cao BMP4: độ sâu/chiều rộng mỏ thấp độ sâu/chiều rộng mỏ vừa phải độ sâu/chiều rộng mỏ vừa phải độ sâu/chiều rộng mỏ cao CaM cao: CaM cao: CaM thấp : CaM thấp: mỏ thon dài mỏ dài mỏ ngắn Mỏ ngắn Xương rồng sẻ (G. scandens) Chim sẻ xương rồng lớn (G. conirostris) Chim sẻ mặt đất trung bình (G. fortis) Chim sẻ đất lớn (G. magnirostris) Tính mô đun cho phép có sự khác biệt trong các mẫu biểu hiện gen Do tính mô đun, các yếu tố phiên mã và các gen khác của bộ công cụ có thể điều chỉnh sự biểu hiện của gen cấu trúc với số lượng khác nhau, tại các thời điểm khác nhau và ở các vị trí khác nhau. Phép đo độ lệch Chúng ta đã thấy một ví dụ về phép đo độ lệch (" thước đo khác nhau") ở phần mở đầu của chương này khi chúng ta mô tả sự phát triển mỏ ở loài chim sẻ Galapagos. Các nghiên cứu tiết lộ rằng kích thước và hình dạng mỏ ở những loài chim này bị ảnh hưởng bởi mức độ biểu hiện (tức là lượng protein được tạo ra) của hai gen điều hòa. Lượng tương đối của các protein này quyết định mỏ của một cá thể dài, mỏng và hẹp hay ngắn, dày và sâu (Hình 20.4). DỊ ĐỒNG Sự tiến hóa của cổ hươu cao cổ cung cấp một ví dụ về dị thời gian ("thời gian khác nhau"). Hươu cao cổ, giống như tất cả các loài động vật có vú ngoại trừ lợn biển và con lười, có bảy đốt sống cổ (cổ). Vì vậy, hươu cao cổ không có cổ dài hơn bằng cách thêm nhiều đốt sống hơn. Tuy nhiên, đốt sống cổ của hươu cao cổ dài hơn nhiều so với các động vật có vú khác (Hình 20.5). Sự phát triển xương ở động vật có vú là kết quả của sự tăng sinh của các tế bào sản xuất sụn gọi là tế bào sụn. Sự phát triển của xương 20.5 Sự không đồng bộ trong quá trình phát triển cổ dài hơn Có bảy đốt sống ở cổ của hươu cao cổ (trái) và con người (phải; không tính theo tỷ lệ). Nhưng đốt sống của hươu cao cổ dài hơn nhiều (25 cm so với 1,5 cm) vì trong quá trình phát triển, quá trình tăng trưởng tiếp tục trong một khoảng thời gian dài hơn. Sự khác biệt về thời gian này được gọi là dị thời gian. (Hươu cao cổ


1

20.2 Làm thế nào các đột biến có tác động lớn chỉ có thể thay đổi một bộ phận của cơ thể? 417 Chân sau của gà Chân sau của vịt Chân sau của gà con không tạo ra Gremlin (một chất ức chế BMP4) trong màng. Chân vịt tạo ra Gremlin trong màng. Webbing trải qua quá trình apoptosis, dẫn đến các ngón chân của con trưởng thành bị tách ra. V Thuốc nhuộm màu đỏ cho thấy mô hình tế bào chết (apoptosis). 20.6 Những thay đổi trong biểu hiện Gremlin Tương quan với những thay đổi trong cấu trúc chi sau Cột bên trái của các bức ảnh cho thấy sự phát triển của bàn chân ở gà; cột bên phải thể hiện sự phát triển bàn chân của vịt. Protein Gremlin trong màng chân vịt ức chế tín hiệu BMP4, do đó ngăn chặn màng phôi trải qua quá trình apoptosis. bị dừng lại bởi một tín hiệu di truyền dẫn đến hiện tượng apoptosis hoặc chết tế bào của tế bào sụn và vôi hóa chất nền xương (xem Phần 48.3). Ở hươu cao cổ, quá trình truyền tín hiệu này bị trì hoãn ở đốt sống cổ, do đó các đốt sống này phát triển dài hơn. Do đó, sự tiến hóa của những chiếc cổ dài hơn là kết quả của những thay đổi về thời gian biểu hiện của các gen kiểm soát sự hình thành xương. HETEROTOPY Những khác biệt về không gian trong sự biểu hiện của một gen phát triển được gọi là dị hình (“nơi khác nhau”), được minh họa bằng sự phát triển khác nhau của bàn chân ở vịt và gà. Bàn chân của tất cả các phôi chim đều có mạng da nối các ngón chân. Lớp màng này được giữ lại ở vịt trưởng thành (và các loài chim thủy sinh khác) nhưng không có ở gà trưởng thành (và CÁC CUỘC SỐNG ĐIỀU TRA khác 20.7 Thay đổi hình thức phần phụ Vịt có chân có màng và gà không có màng - một sự khác biệt lớn trong khả năng thích nghi của các loài này Webbing ban đầu hiện diện trong phôi gà, nhưng trải qua quá trình apoptosis được kích thích bởi protein BMP4. Ở vịt, một loại protein khác, Gremlin, liên kết với BMP4 và ức chế nó, ngăn ngừa apoptosis và dẫn đến chân có màng. Juan Hurle và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Cantabria ở Tây Ban Nha đã hỏi điều gì sẽ xảy ra nếu Gremlin được đặt vào chân gà đang phát triển.3 GIẢ THUYẾT Thêm protein Gremlin (chất ức chế BMP4) vào chân gà đang phát triển sẽ biến nó thành bàn chân giống vịt. vỏ và cẩn thận thêm các hạt tiết Gremlin vào màng của các chi sau phôi gà. Thêm các hạt không chứa Gremlin vào các chi sau khác (đối chứng). Đóng trứng lại và quan sát sự phát triển của các chi. Kết quả Ở các chi sau được tiết ra Gremlin, mạng lưới không trải qua quá trình chết theo chương trình và chi sau giống với mạng của một con vịt. Các chi sau điều khiển phát triển thành hình con gà bình thường. Đối chứng Gremlin bổ sung KẾT LUẬN Những thay đổi trong biểu hiện gen Gremlin gây ra những khác biệt lớn về hình thái trong màng chân chim. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aMerino, R. và cộng sự. 1999. Phát triển 126: 5515-5522. chim không thủy sinh). Việc mất mạng được kiểm soát bởi protein tín hiệu BMP4,như chúng tôi đã lưu ý, cũng liên quan đến sự phát triển của mỏ (một ví dụ khác về việc sử dụng bộ công cụ di truyền phổ biến để tạo ra các loại thay đổi khác nhau). Protein BMP4 hướng dẫn các tế bào sản xuất màng trải qua quá trình apoptosis và do đó loại bỏ màng giữa các ngón chân. Các chi sau của cả phôi vịt và phôi gà đều biểu hiện gen BMP 4 ở màng giữa các ngón chân; tuy nhiên, chúng khác nhau về biểu hiện gen Gremlin, gen mã hóa protein ức chế biểu hiện BMP4 (Hình 20.6). Ở vịt, nhưng không có ở gà. Gremlin được biểu hiện trong các tế bào màng và protein Gremlin ức chế sự biểu hiện BMP4. Không có protein BMP4 để kích thích quá trình tự hủy, bàn chân có màng sẽ phát triển. Nếu chân sau của gà con được tiếp xúc thử nghiệm với Gremlin trong quá trình phát triển thì gà trưởng thành sẽ có chân có màng giống như vịt (Hình 20.7).

418 CHƯƠNG 20 Gen, Sự phát triển và Tiến hóa TÓM TẮT 20.2 Các gen trong bộ công cụ di truyền hoạt động độc lập giữa các mô-đun của phôi đang phát triển. Có nhiều cách khác nhau trong đó sự biểu hiện của các gen phát triển này có thể khác nhau giữa các loài, dẫn đến những khác biệt lớn về hình thái. Chúng có thể khác nhau về mức độ biểu hiện (dị hình), về thời gian biểu hiện (dị thời) hoặc về vị trí biểu hiện (dị hình). • Công tắc di truyền là gì và chúng có thể thay đổi cách biểu hiện của một gen cụ thể như thế nào? Xem trang. 415 và Hình 20.3 â€¢ Giải thích cách phép đo không đồng nhất và chọn lọc tự nhiên tạo ra các biến thể mỏ mà chúng ta thấy ở loài chim sẻ Galapagos ngày nay. Xem trang. 416 và Hình 20.4 â€¢ Tính dị thời liên quan như thế nào đến quá trình tiến hóa chiếc cổ dài của hươu cao cổ? Xem trang 416-417 và Hình 20.5 â€¢ Giải thích tại sao sự khác biệt về màng của chân vịt và chân gà là một ví dụ về dị thể. Xem trang. 417 và Hình 20.6 Các thao tác di truyền và nghiên cứu về sự hình thành mô hình trong phôi đã chỉ ra rằng các tín hiệu giống nhau có thể kiểm soát sự phát triển của các cấu trúc khác nhau trong một cá thể sinh vật. Như chúng tôi đã lưu ý, protein BMP4 thúc đẩy quá trình apoptosis giữa các ngón đang phát triển ở chân chim và cũng liên quan

đến việc hình thành mỏ chim. Có lẽ không có gì ngạc nhiên khi BMP4 – protein hình thái xương số 4 – cũng tham gia vào quá trình hình thành xương. Phải chăng các quá trình tạo ra nhiều cấu trúc bên trong một sinh vật cũng có thể giải thích cách các cấu trúc khác nhau phát triển ở các loài khác nhau? Những thay đổi về phát triển có thể dẫn đến sự khác biệt giữa các loài như thế nào? Chúng ta đã thấy trong trường hợp chim sẻ Galapagos những thay đổi tinh vi trong biểu hiện của gen phát triển có thể làm thay đổi hình thái của mỏ dẫn đến sự thích nghi để khai thác các loại thức ăn khác nhau (xem Hình 20.4). Những khác biệt nhỏ trong sự biểu hiện của các gen phát triển có thể tạo ra những khác biệt thậm chí còn lớn hơn giữa các loài. Sự khác biệt trong kiểu biểu hiện gen Hox dẫn đến sự khác biệt lớn về sơ đồ cơ thể. Đặc điểm chẩn đoán của động vật có xương sống là cột sống của chúng, nhưng các cột sống biểu hiện sự khác biệt đáng kể giữa các nhóm động vật có xương sống. Ví dụ, hầu hết các loài động vật có vú đều có 7 đốt sống cổ, nhưng loài chim có thể có nhiều đốt sống cổ hơn; gà có 14 và thiên nga có 25. Động vật có vú có 13 đốt sống ngực với xương sườn, chim có ít hơn và rắn có nhiều hơn. Những khác biệt đáng kể này là kết quả của các mô hình không gian biểu hiện gen Hox chi phối quá trình chuyển đổi từ vùng này sang vùng khác (Hình 20.8). Ví dụ, giới hạn biểu hiện trước của Hoxc6 luôn rơi vào ranh giới giữa đốt sống cổ và đốt sống ngực ở động vật có vú và chim. Ngoài ra, đoạn trước nhất biểu hiện Hoxc6 là đoạn trong đó những thay đổi trong biểu hiện gen và sự tiến hóa của sự khác biệt về cột sống trong kiểu biểu hiện Hoxc6 dẫn đến ranh giới khác nhau giữa đốt sống cổ và đốt sống ngực ở chuột và gà con.chi trước sẽ phát triển. Phía sau đoạn đó, Hoxc6 và Hoxc8 hoạt động cùng nhau để kích thích sự phát triển của đốt sống và xương sườn - tức là đốt sống ngực. Theo thời gian tiến hóa, những thay đổi di truyền làm mở rộng hoặc thu hẹp các miền biểu hiện của các gen Hox khác nhau dẫn đến những thay đổi về số lượng đặc trưng của các đốt sống khác nhau. Đột biến trong các gen phát triển có thể tạo ra những thay đổi lớn về hình thái. Đôi khi, một thay đổi lớn về phát triển là do sự thay đổi trong chính phân tử điều hòa chứ không phải là sự thay đổi về vị trí, thời gian hoặc mức độ biểu hiện. Đây được gọi là kiểu dị hình ("loại khác"). Một ví dụ điển hình về kiểu dị hình là gen kiểm soát số lượng chân ở động vật chân đốt. Động vật chân đốt đều có vùng đầu, ngực và bụng với số lượng đốt khác nhau. Côn trùng, chẳng hạn như Drosophila, có ba cặp chân trên ba đốt ngực, trong khi rết có nhiều chân ở cả ngực và bụng. Tất cả các loài động vật chân đốt đều biểu hiện một gen có tên là Distalless (Dll) kiểm soát sự phát triển của các đốt chân. Ở côn trùng. Biểu hiện DLL bị ức chế ở các đoạn bụng bởi gen Hox Ubx. Ubx được biểu hiện ở các đoạn bụng của tất cả các loài động vật chân đốt, nhưng nó có tác dụng khác nhau ở các loài khác nhau. Ở rết, protein Ubx kích hoạt sự biểu hiện của gen Dll để thúc đẩy quá trình hình thành chân. Trong quá trình tiến hóa của côn trùng, sự thay đổi trong trình tự gen Ubx dẫn đến protein Ubx bị biến đổi có tác dụng ức chế biểu hiện DLL ở các đoạn bụng. Cây phát sinh chủng loài của động vật chân đốt cho thấy sự thay đổi Ubx này xảy ra ở tổ tiên của côn trùng, đồng thời với việc mất đi các chân bụng (Hình 20.9).Protein Ubx kích hoạt sự biểu hiện của gen DLL để thúc đẩy quá trình hình thành chân. Trong quá trình tiến hóa của côn trùng, sự thay đổi trong trình tự gen Ubx dẫn đến protein Ubx bị biến đổi có tác dụng ức chế biểu hiện DLL ở các đoạn bụng. Cây phát sinh chủng loài của động vật chân đốt cho thấy sự thay đổi Ubx này xảy ra ở tổ tiên của côn trùng, đồng thời với việc mất đi các chân bụng (Hình 20.9).Protein Ubx kích hoạt sự biểu hiện của gen DLL để thúc đẩy quá trình hình thành chân. Trong quá trình tiến hóa của côn trùng, sự thay đổi trong trình tự gen Ubx dẫn đến protein Ubx bị biến đổi có tác dụng ức chế biểu hiện DLL ở các đoạn bụng. Cây phát sinh chủng loài của động vật chân đốt cho thấy sự thay đổi Ubx này xảy ra ở tổ tiên của côn trùng, đồng thời với việc mất đi các chân bụng (Hình 20.9).


Mouse
Head
Cervical vertebrae
Thoracic vertebrae
Tail
Hoxc6 expression in embryo
In the mouse embryo, the transition from cervical to thoracic vertebrae in the spine occurs at the anterior
In the
of *Ho*
down

20.3 Những thay đổi về phát triển có thể dẫn đến sự khác biệt giữa các loài như thế nào? 419 Ruồi muỗi bướm bướm bướm Trong dòng dõi côn trùng, một đột biến ở gen Ubx ngăn cản sự hình thành chân ở các đoạn bụng. Côn trùng Rết Tôm Nhện Onychophoran { | \ Hầu hết các loài động vật chân đốt đều có chân mọc ra từ phần bụng của chúng. \ _ _ _ J 20.9 Đột biến ở gen Hox đã làm thay đổi số lượng chân ở côn trùng Trong dòng côn trùng (hộp màu xanh) của động vật chân đốt, một sự thay đổi ở gen Ubx dẫn đến một loại protein ức chế gen Dll, cần thiết để chân hình thành. Bởi vì côn trùng biểu hiện gen Ubx đã được sửa đổi này ở các đoạn bụng của chúng nên không có chân nào phát triển từ những đoạn này. Các động vật chân đốt khác, chẳng hạn như rết, tạo ra protein Ubx chưa biến đổi và mọc chân từ các đoạn bụng của chúng. Một ví dụ về kiểu dị hình có tác động rất lớn đến nguồn cung cấp thực phẩm của chúng ta là một gen chịu trách nhiệm một phần cho việc tạo ra những hạt ngô nội địa dễ dàng tiếp cận được. Họ hàng hoang dã của ngô thuần hóa - một loại cây có tên là teosinte - có hạt được bọc trong lớp vỏ cứng (glumes) phát triển dưới sự kiểm soát của một gen có tên là Tgal. Sự "giải phóng" Số hạt ăn được từ những lớp vỏ này đã cách mạng hóa tầm quan trọng của loại ngũ cốc này đối với nền nông nghiệp của con người một phần dựa trên sự đột biến ở Tgal dẫn đến một loại protein khác với dạng tổ tiên bởi một axit amin duy nhất. Các thí nghiệm di truyền đã chỉ ra rằng khi đưa gen Tgal của ngô thuần hóa vào teosinte, hạt teosinte sẽ thoát ra khỏi keo; ngược lại, khi gen teosinte Tgal được đưa vào ngô nhà, nhiều hạt ngô được bao bọc trong các hạt cứng (Hình 20.10). (A) (B) 20.10 Kết quả của sự dị loại Các hạt ăn được của teosinte, loại hạt mà ngô (Zea mays) được thuần hóa, được bọc trong một lớp vỏ cứng hoặc keo. Hạt ngô không có keo nên có thể dễ dàng tiếp cận. Tgal, gen có sản phẩm kiểm soát sự hình thành keo, khác nhau giữa hai loài bởi một axit amin. (A) Nếu gen Tgal của ngô thuần hóa được đưa vào teosinte, các keo không hoàn chỉnh và mở ra để lộ một phần hạt. (B) Nếu teosinte Tgal được cho vào ngô, các hạt sẽ hình thành trên hạt. hạt nhân

420 CHƯƠNG 20 Gen, sự phát triển và tiến hóa TÓM LƯỢC Những thay đổi trong công tắc di truyền, xác định gen sẽ được biểu hiện ở đâu, khi nào và ở mức độ nào, có thể dẫn đến những thay đổi lớn về hình thái. Chọn lọc tự nhiên có thể dẫn đến sự cố định của những khác biệt này và sự hình thành loài tiếp theo. â€¢ Làm thế nào biểu hiện gen Hox có thể giải thích sự khác biệt trong cột sống của các nhóm động vật có xương sống khác nhau? Xem trang. 418 – Hoạt động của Ubx giải thích thế nào về việc côn trùng có ba đôi chân và rết có nhiều? Xem trang. 418 và Hình 20.9 â€¢ Giải thích tại sao kiểu dị hình tạo ra sự khác biệt lớn về hình thái giữa ngô và họ hàng hoang dã có liên quan của nó, teosinte. Xem trang. 419 và Hình 20.10 Chương này tập trung vào cách các tầng tín hiệu di truyền mô-đun kiểm soát sự phát triển của sinh vật và cách những thay đổi trong công tắc di truyền có thể tạo ra sự khác biệt giữa các loài. Các quá trình này diễn ra từ thông tin di truyền có trong trứng được thụ tinh, nhưng thông tin từ môi trường cũng có thể ảnh hưởng đến các tầng tín hiệu di truyền và do đó làm thay đổi hình dạng của sinh vật. Môi trường có thể điều chỉnh sự phát triển như thế nào? Trong một số trường hợp, tín hiệu môi trường tạo ra những thay đổi phát triển ảnh hưởng đến hình thái (kiểu hình) của sinh vật. Khả năng của một sinh vật thay đổi sự phát triển của nó để đáp ứng với các điều kiện môi trường được gọi là tính dẻo phát triển hoặc tính dẻo kiểu hình; điều đó có nghĩa là một kiểu gen duy nhất có khả năng tạo ra hai hoặc nhiều kiểu hình khác nhau. Sj-gE Tới Media Clip 20.1 Sự phát triển do động vật ăn thịt gây ra Lifel 0e.com/mc20.1 Nhiệt độ có thể xác định giới tính Phần 12.4 mô tả cách các cơ chế di truyền có thể xác định giới tính. Tuy nhiên, ở một số loài bò sát, giới tính được xác định không phải bởi sự khác biệt di truyền giữa các cá thể mà bởi nhiệt độ ấp trứng. Nghiên cứu trong phòng thí nghiệm của David Crews tại Đại học Texas đã chỉ ra rằng nếu trứng của loài rùa tai đỏ (Trachemys scripta) được ấp ở nhiệt độ dưới 28,6°C thì tất cả rùa con mới nở đều là con đực, trong khi trứng được ấp trên 29,4°C. °C đều sinh ra con cái. Ở giữa hai nhiệt độ này – phạm vi nhiệt độ dưới 1°C – một lứa trứng sẽ sinh ra cả con đực và con cái (Hình 20.11). Ở các loài khác xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ, nhiệt độ ủ để sinh ra con đực và con cái có thể khác nhau. Do đó, ảnh hưởng của nhiệt độ đến việc xác định giới tính có thể khác nhau giữa các loài. Nhưng làm thế nào nhiệt độ có thể kiểm soát được độ dẻo phát triển? Ở tất cả các phôi của động vật có xương sống, sự phát triển của các cơ quan sinh dục nam và nữ được kiểm soát bởi hoạt động của các hormone steroid sinh dục. Đây là trường hợp giới tính của sinh vật 20.11 Con cái nóng bỏng, Con đực lạnh lùng Giới tính của rùa tai đỏ phụ thuộc vào nhiệt độ ấp trứng. Nhiệt độ cao hơn chỉ tạo ra con cái và nhiệt độ thấp hơn chỉ tạo ra con đực, rõ ràng là do sự nhạy cảm với nhiệt độ trong quá trình tổng hợp hormone giới tính.sự xác

định được kiểm soát bởi kiểu gen của nó hoặc bởi nhiệt độ. Quá trình sinh tổng hợp steroid sinh dục ở cả nam và nữ đều bắt đầu bằng cholesterol và trải qua nhiều phản ứng hóa học để tạo ra steroid sinh dục nam (androgen) và steroid sinh dục nữ (estrogen). Trong trình tự sinh tổng hợp này, bước tạo ra androgen đầu tiên - testosterone - diễn ra trước bước tạo ra estrogen; do đó cả nam và nữ đều sản xuất testosterone. Cholesterol Testosterone Aromatase Estrogen Các nội tiết tố androgen khác Ở động vật được xác định giới tính được kiểm soát nhiệt độ, nhiệt độ ủ bệnh sẽ kiểm soát sự biểu hiện của enzyme aromatase, enzyme này chuyển đổi testosterone thành estrogen. Nếu aromatase được biểu hiện nhiều thì estrogen chiếm ưu thế và cơ quan sinh dục nữ phát triển. Nếu aromatase không được biểu hiện thì testosterone chiếm ưu thế và cơ quan sinh dục nam phát triển. Áp dụng estrogen vào trứng sẽ dẫn đến sự phát triển của con cái, ngay cả ở nhiệt độ gây ra con đực. Ưu điểm tiến hóa của cơ chế xác định giới tính này là gì? Nhiệt độ ấp có thể ảnh hưởng đến các khía cạnh khác của kiểu hình của sinh vật đang phát triển ngoài giới tính của nó, chẳng hạn như tốc độ tăng trưởng và kích thước cơ thể trưởng thành cuối cùng. Ví dụ, con trượt tai đỏ lớn hơn con đực và con cái lớn nhất đẻ nhiều trứng hơn con cái nhỏ hơn. Nhưng ngay cả những con đực nhỏ cũng có thể sản xuất đủ tinh trùng để thụ tinh cho tất cả trứng của những con cái lớn hơn. Vì những lý do này, nhiệt độ ủ có thể có tác động khác biệtnhiệt độ ủ có thể có tác động khác biệtnhiệt độ ủ có thể có tác động khác biệt

Trachemys scripta



20.4 Môi trường có thể điều chỉnh sự phát triển như thế nào? 421 NVESTIGATINGLIFE 20.12 Việc xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ có thể liên quan đến sự khác biệt về thể chất-giới tính Ở một số loài bò sát, giới tính được xác định bởi nhiệt độ ủ của phôi đang phát triển. Điều này dẫn đến giả thuyết rằng nhiệt độ kích thích con đực trong quá trình phát triển dẫn đến con đực có khả năng sinh sản cao hơn. Daniel Warner và Rick Shine tại Đại học Sydney, Australia đã thử nghiệm giả thuyết này bằng cách sử dụng một loại thuốc ngăn chặn sự tổng hợp estrogen, khiến nam giới phát triển thay vì nữ giới ở nhiệt độ cao và thấp. Những con đực này có khả năng sinh sản thấp hơn nhiều so với những con đực phát triển ở nhiệt độ sinh dục nam bình thường (ở mức trung bình). Ngược lại, con cái thể hiện khả năng thích ứng cao nhất khi chúng phát triển từ trứng được ấp ở nhiệt độ cao hơn.3 GIẢ THUYẾT Nhiệt độ ấp có ảnh hưởng khác biệt đến khả năng sinh sản thành công ở thằn lằn. Phương pháp Kết quả Ủ trứng jacky dragon (Amphibolurus muricatus) ở nhiệt độ 23°C, 27°C và 33°C. Bôi chất ức chế aromatase lên một nửa quả trứng. Nuôi thằn lằn trong môi trường tự nhiên và ghi lại số lượng con được sinh ra. Trứng chưa được xử lý: con đực ở 27°C; con cái ở 23°C và 33Â°C Trứng được xử lý bằng chất ức chế: con đực ở 23°C, 27°C và 33Â°C Con đực đến từ nhiệt độ ấp 27Â°C và con cái đến từ nhiệt độ ấp 33°C có tỷ lệ lớn nhất sinh sản thành công. 2 CD o h- =3 O -O ^ o CD o _Q O. E g 1 I => Z Q. o o Nam â– i. Con cái U 23 27 33 23 27 33 Nhiệt độ ấp (Â°C) KẾT LUẬN Nhiệt độ ấp trong quá trình phát triển có ảnh hưởng khác nhau đến thể lực của rồng jacky đực và rồng cái, và do đó có thể là áp suất chọn lọc dẫn đến mô hình xác định nhiệt độ giới tính ở loài này. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aWamer, D. A. và R. Shine. 2008. Thiên nhiên 451: 566-568. đến khả năng sinh sản thành công của con đực và con cái trong quần thể. Hình 20.1 2 mô tả một thí nghiệm cho thấy rõ ràng nhiệt độ ấp ảnh hưởng khác nhau đến khả năng sinh sản thành công của con đực và con cái ở một loài thằn lằn. Thông tin về chế độ ăn uống có thể là yếu tố dự đoán tình trạng bệnh trong tương lai. Ở một số loài có tuổi thọ ngắn, một cá thể chỉ có thể gặp phải một trong số những môi trường theo mùa riêng biệt nhưng có thể dự đoán được. Tính linh hoạt phát triển cho phép những cá thể như vậy phát triển kiểu hình giúp nâng cao khả năng sống sót của chúng trong môi trường mà chúng sẽ gặp phải khi trưởng thành. Một ví dụ điển hình là loài bướm Nemoria arizonaria, loài này sinh sản hai thế hệ mỗi năm. Sâu bướm từ trứng đã trải qua mùa đông và nở vào mùa xuân ăn hoa cây sồi, hay còn gọi là catkins, hiện diện vào thời điểm đó trong năm. Những con sâu bướm này hoàn thành quá trình phát triển của chúng và biến thành bướm trưởng thành vào mùa hè. Bướm đêm mùa hè đẻ trứng trên lá sồi và sâu non nở ra ăn lá trưởng thành.Khi những con sâu bướm này biến thành bướm đêm trưởng thành, chúng đẻ trứng qua mùa đông và nở vào mùa xuân năm sau khi những con mèo lại nở hoa. Mặc dù những con sâu bướm mới nở đều trông giống nhau, nhưng hình dạng cơ thể của sâu bướm mùa xuân giống với những con sâu bướm (Hình 20.1 3A), trong khi hình dạng cơ thể của những con sâu bướm mùa hè lại giống những cành sồi non (Hình 20.1 3B). Chế độ ăn ấu trùng khác nhau của chúng - nghĩa là tính sinh hóa khác nhau của các phân tử trong lá sồi so với lá sồi trưởng thành - gây ra những thay đổi về phát triển dẫn đến hai kiểu hình khác nhau, mỗi kiểu hình đều khó hiểu trong môi trường tương ứng. Tính dẻo kiểu hình này dẫn đến khả năng săn mồi thấp hơn và tăng khả năng tiến hóa. Một loạt các tín hiệu môi trường ảnh hưởng đến sự phát triển Ngoài nhiệt độ và chế độ ăn uống, các tín hiệu môi trường khác có thể bắt đầu thay đổi quá trình phát triển. Một nguồn thông tin môi trường phổ biến là ánh sáng mặt trời, cung cấp thông tin dự đoán về những thay đổi theo mùa. Bên ngoài vùng xích đạo, ngày kéo dài báo hiệu mùa xuân và mùa hè trong khi ngày ngắn lại báo hiệu mùa đông đang đến. Nhiều loài côn trùng sử dụng độ dài ngày để bước vào hoặc thoát ra khỏi thời kỳ ngừng phát triển hoặc sinh sản được gọi là hoành hành, giúp chúng sống sót tốt hơn trong điều kiện khắc nghiệt. Hươu, nai sừng tấm và nai sừng tấm sử dụng độ dài ngày để tính thời gian phát triển và rụng gạc.

422 CHƯƠNG 20 Gen, sự phát triển và tiến hóa Sâu bướm Nemoria arizonaria trưởng thành vào mùa hè Catkins Mùa xuân: Sâu bướm ăn catkins Mùa hè: Sâu bướm ăn lá Trong ánh sáng, thân ngắn hơn và lá to hơn. Trong bóng tối, thân dài ra và sự phát triển của lá giảm đi. 20.13 Hình dạng mùa xuân và mùa hè của sâu bướm (A) Sâu bướm mùa xuân của sâu bướm Nemoria arizonaria trông giống như những con sâu bướm bằng gỗ sồi mà chúng ăn. Chúng phát triển thành con trưởng thành (như hình trên), đẻ trứng trên lá sồi. (B) Sâu bướm mùa hè ăn lá sồi và được ngụy trang bằng hình dạng giống với cành cây sồi. 20.14 Cây tìm kiếm ánh sáng Cây đậu bên trái được trồng trong điều kiện ánh sáng yếu. Các tế bào của cây đã dài ra để phản ứng với

ánh sáng yếu và cây trở nên khẳng khiu. Cây đối chứng bên phải được trồng trong điều kiện ánh sáng bình thường. và nhiều sinh vật sử dụng độ dài ngày để tối ưu hóa thời gian sinh sản hoặc di cư. Nhiều loài thực vật bắt đầu ra hoa để phản ứng với độ dài của đêm (thiếu ánh sáng) và ở một số loài thực vật, những thay đổi trong quá trình phát triển được gây ra bởi các bước sóng ánh sáng nhất định. Bạn có thể thắc mắc tại sao các quá trình như sự phát triển của gạc hươu, thời gian sinh sản và di cư theo mùa lại được xem xét trong chương về phát triển. Sự phát triển bao gồm nhiều hơn những sự kiện xảy ra trước khi một sinh vật đạt đến độ trưởng thành. Sự phát triển bao gồm những thay đổi về hình dạng và chức năng cơ thể có thể xảy ra trong suốt cuộc đời của sinh vật. Ví dụ, những cây gỗ đỏ khổng lồ hàng nghìn năm tuổi vẫn có các mô không phân biệt được gọi là mô phân sinh tạo ra các mô khác biệt mới - thân, lá, cấu trúc sinh sản, v.v. - trong suốt vòng đời của cây. Những quá trình phát triển này không phải là việc đọc đơn giản một chương trình di truyền; chúng được điều chỉnh để tối ưu hóa hình thái thực vật trong môi trường mà sinh vật phát triển. Ánh sáng mà cây cần để quang hợp là tín hiệu môi trường quan trọng trong quá trình phát triển của cây. Ánh sáng mờ kích thích tế bào thân dài ra, làm cho cây mọc trong bóng râm trở nên cao và khẳng khiu (Hình 20.14). Tính linh hoạt phát triển này có tính thích nghi vì cây cao, khẳng khiu có nhiều khả năng tiếp cận được vùng ánh sáng mạnh hơn so với cây vẫn nhỏ gọn và rậm rạp. Cây trong điều kiện đủ ánh sáng không cần phải cao lên và do đó có thể tiêu tốn nhiều năng lượng hơn để tạo ra lá. RECAP Tính linh hoạt trong phát triển cho phép một số sinh vật đang phát triển điều chỉnh hình dạng của chúng để phù hợp với môi trường chúng sống. Các sinh vật phản ứng với các tín hiệu môi trường là những yếu tố dự báo chính xác về các điều kiện trong tương lai. Sự phát triển tiếp tục trong suốt cuộc đời và có thể dẫn đến những thay đổi thích nghi về hình dạng và chức năng của sinh vật trưởng thành. • Mô tả một số ví dụ về cách kiểu hình có thể phản ứng với các tín hiệu môi trường. Xem trang 420-422 và Hình 20.11, 20.13 và 20.14. Làm thế nào bạn xác định được liệu tác động môi trường đối với sự phát triển có mang tính thích ứng hay không? Xem trang.420-421 và Hình 20.12

Summer adult

Nemoria arizonaria
caterpillars

Catkins

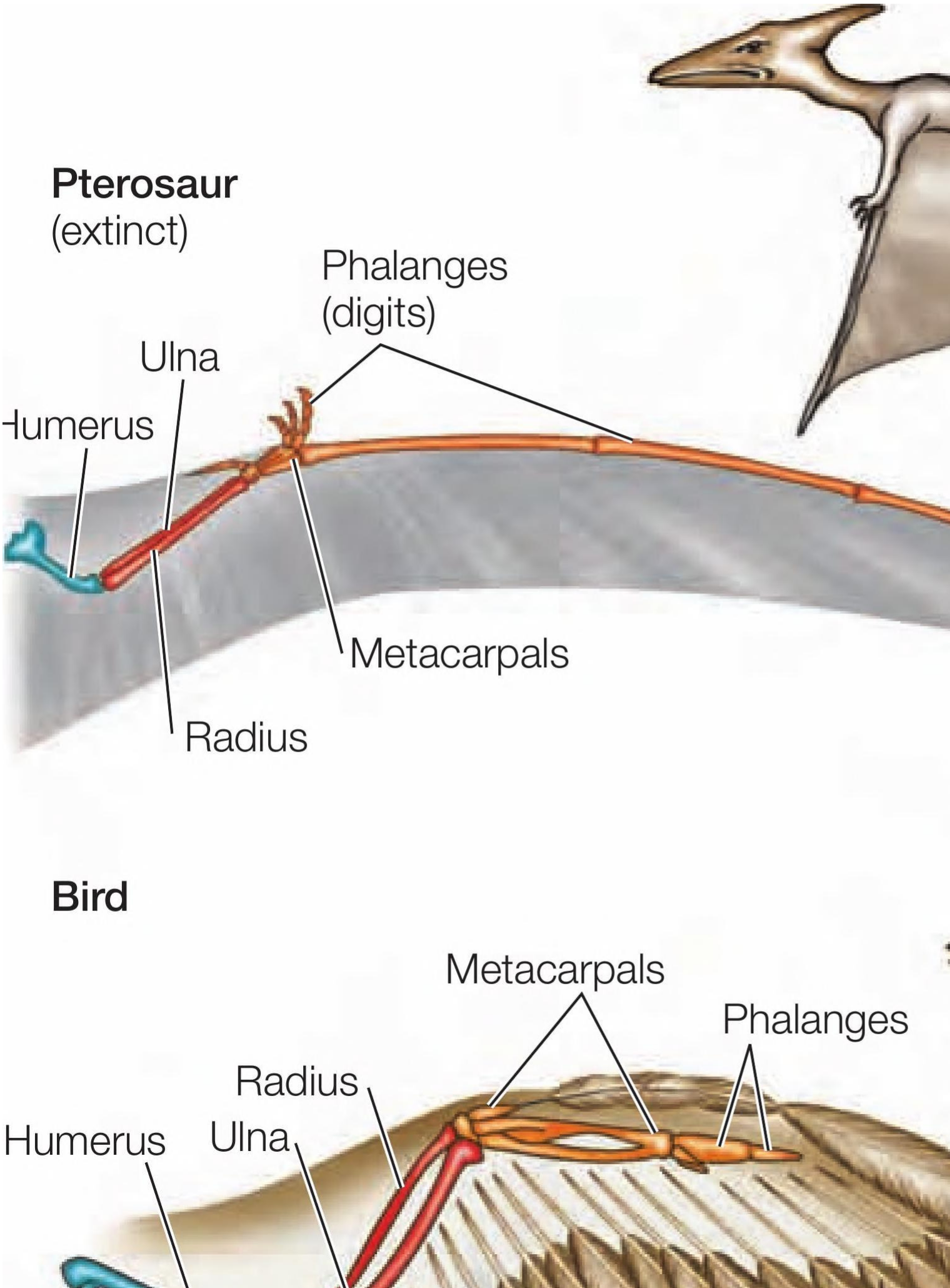
(B)







20.5 Các gen phát triển hạn chế sự tiến hóa như thế nào? 423 Những phản ứng thích hợp trước những điều kiện môi trường mới có thể sẽ tiến hóa theo thời gian, nhưng đâu là giới hạn của sự tiến hóa đó? Các gen phát triển quy định các cấu trúc và hình thức khả thi ở mức độ nào? Â ©Các gen phát triển hạn chế sự tiến hóa như thế nào? Bốn thập kỷ trước, nhà di truyền học người Pháp Francois Jacob đã đưa ra sự so sánh rằng quá trình tiến hóa diễn ra giống như một thợ sửa chữa, lắp ráp các cấu trúc mới bằng cách kết hợp và sửa đổi các vật liệu sẵn có, chứ không giống như một kỹ sư, người được tự do phát triển các thiết kế khác biệt đáng kinh ngạc (một động cơ phản lực để thay thế ví dụ như động cơ dẫn động bằng cánh quạt). Chúng ta đã thấy rằng quá trình tiến hóa về hình thái thường không bị chi phối bởi việc tiếp nhận các gen hoàn toàn mới mà tiến hành chủ yếu bằng " mày mò" với các kiểu biểu hiện của các gen hiện có. Do đó, các gen phát triển và sự biểu hiện của chúng hạn chế sự tiến hóa theo hai cách chính: â€¢ Gần như tất cả những đổi mới về tiến hóa đều là sự biến đổi của các cấu trúc đã tồn tại trước đó. “Bộ gen điều hòa cơ bản kiểm soát sự phát triển được bảo tồn rộng rãi, chỉ thay đổi chậm trong quá trình tiến hóa. Sự tiến hóa thường tiến hành bằng cách thay đổi những gì đã có. Các đặc điểm của sinh vật thường tiến hóa từ các đặc điểm có sẵn ở tổ tiên của chúng. "gen cánh" mới không đột nhiên xuất hiện ở côn trùng, chim, dơi; thay vào đó, đôi cánh xuất hiện dưới dạng sửa đổi các cấu trúc hiện có. Cánh tiến hóa độc lập ở côn trùng và động vật có xương sống - một lần ở côn trùng và trong ba trường hợp độc lập ở động vật có xương sống (Hình 20.15). Cánh của động vật có xương sống được biến đổi chi trước và có nhiều bộ phận cơ bản giống nhau. Chúng có xương cánh tay nối cánh với phần còn lại của bộ xương; hai xương dài hơn (bán kính và xương trụ) nhô ra khỏi xương cánh tay; và xương bàn tay và đốt ngón tay (chữ số). Mặc dù các yếu tố này hiện diện ở tất cả các loại cánh của động vật có xương sống, nguồn gốc độc lập của các cánh của động vật có xương sống được thấy rõ qua vai trò khác nhau mà các yếu tố xương này đóng trong mỗi loại cánh. Trong quá trình phát triển, những xương này phát triển với chiều dài và trọng lượng khác nhau ở các sinh vật khác nhau và quá trình tiến hóa diễn ra theo những con đường khác nhau để tạo ra cánh chim, dơi và thằn lằn bay. Các gen điều hòa phát triển cũng ảnh hưởng đến việc sinh vật mất cấu trúc như thế nào. Tổ tiên của loài rắn ngày nay đã mất đi chi trước do sự thay đổi biểu hiện từng đoạn của gen Hox. Dòng dõi rắn sau đó bị mất chi sau do mất biểu hiện gen Sonic hedgehog trong mô chồi chi. Một số loài rắn, chẳng hạn như trăn và trăn, có xương chậu và xương chân trên thô sơ. Pterosaur (tuyệt chủng) Ulna Humerus 20.15 Đôi cánh tiến hóa ba lần ở động vật có xương sống Cánh của thằn lằn bay (động vật có xương sống biết bay sớm nhất, sống từ 265 đến 220 triệu năm trước), chim và dơi đều là các chi trước đã được biến đổi và được cấu tạo từ các thành phần xương giống nhau . Tuy nhiên, những thành phần này,có hình dạng khác nhau trong các nhóm khác nhau, hỗ trợ cho sự tiến hóa độc lập của các cánh trong mỗi nhóm. Các gen phát triển được bảo tồn có thể dẫn đến tiến hóa song song. Sự tồn tại của các gen phát triển được bảo tồn cao khiến cho các đặc điểm giống nhau sẽ tiến hóa lặp đi lặp lại, đặc biệt là giữa các loài có quan hệ họ hàng gần gũi. Quá trình này được gọi là tiến hóa song song, và một ví dụ điển hình là loài cá nhỏ, cá gai ba gai (Gasterosteus aculeatus).


Pterosaur
(extinct)
Phalanges
(digits)
Ulna
Humerus
Metacarpals
Radius
Bird
Metacarpals
Phalanges
Radius
Humerus
Ulna

424 CHƯƠNG 20 Gen, sự phát triển và tiến hóa Biểu hiện gen Pitxl (nhìn từ khung chậu) A \ Các mảng xương và gai rõ rệt đặc trưng cho cá gai biển. v , _ J Cột sống vùng chậu Không có biểu hiện Pitxl Lớp giáp xương không có ở hầu hết cá gai nước ngọt, cũng như biểu hiện Pitxl. 20.16 Sự tiến hóa kiểu hình song song ở cá gai Một gen phát triển, Pitxl, mã hóa một yếu tố phiên mã kích thích sản xuất các tấm và gai. Gen này hoạt động ở cá gai biển, nhưng bị đột biến và không hoạt động ở nhiều quần thể cá nước ngọt khác nhau. Việc đột biến này được tìm thấy ở các quần thể nước ngọt cách xa và biệt lập về mặt địa lý là bằng chứng cho sự tiến hóa song song. Cá gai phân bố rộng khắp Đại Tây Dương và Thái Bình Dương; chúng cũng được tìm thấy ở nhiều hồ và sông nước ngọt. Cá gai biển dành phần lớn cuộc đời của chúng ở biển nhưng lại quay trở lại vùng nước ngọt để sinh sản. Các thành viên của quần thể nước ngọt bị cô lập trong hồ không bao giờ gặp phải nước mặn. Bằng chứng di truyền cho thấy quần thể nước ngọt đã phát sinh từ quần thể biển nhiều lần và độc lập. Cá gai biển có cấu trúc bảo vệ chúng khỏi các loài cá biển săn mồi; đây là những tấm xương và xương chậu phát triển tốt với các gai xương chậu làm rách miệng kẻ săn mồi. Cá gai nước ngọt không phải đối mặt với những nguy cơ săn mồi như vậy; Áo giáp của họ giảm đi nhiều, gai lưng và gai xương chậu ngắn hơn hoặc thậm chí thiếu (Hình 20.16). Sự khác biệt giữa cá gai biển và cá gai nước ngọt không phải do điều kiện môi trường gây ra. Các loài sinh vật biển được nuôi trong nước ngọt vẫn phát triển áo giáp và gai. Sự khác biệt là do sự biểu hiện của gen điều hòa phát triển, Pitxl. Gen này mã hóa cho một yếu tố phiên mã thường được biểu hiện ở các vùng phôi đang phát triển mà ở cá gai biển tạo thành đầu, thân, đuôi và xương chậu. Tuy nhiên, trong các quần thể cá gai nước ngọt riêng biệt và cách ly lâu dài từ Nhật Bản, British Columbia, California và Iceland, gen Pitxl không còn biểu hiện ở xương chậu và gai không phát triển. Sự thay đổi tương tự trong biểu hiện gen điều hòa này dẫn đến những thay đổi kiểu hình tương tự một cách độc lập ở một số quần thể khác nhau và do đó là một ví dụ điển hình về tiến hóa song song. Có một cơ chế chọn lọc chung nào đang hoạt động trong những trường hợp này không, và cơ chế đó có thể là gì? Một giả thuyết hợp lý là việc giảm áp lực săn mồi trong môi trường nước ngọt cho phép tăng khả năng sinh sản thành công đối với cá gai vốn đầu tư ít năng lượng hơn vào việc phát triển các cấu trúc bảo vệ không cần thiết. Gần như tất cả những đổi mới tiến hóa đều là những sửa đổi của các cấu trúc hiện có trước đó. Việc bảo tồn nhiều gen điều hòa phát triển khiến cho các đặc điểm tương tự có khả năng tiến hóa nhiều lần. â€¢ Các dạng cơ thể đa dạng đã tiến hóa như thế nào bằng cách sửa đổi các cấu trúc hiện có? Xem trang. 423 và Hình 20.15 â€¢ Sự khác biệt giữa cá gai biển và cá gai nước ngọt minh họa cho sự tiến hóa song song thông qua những thay đổi trong quy định gen như thế nào? Xem trang. 424 và Hình 20.16 Nhiều đặc điểm mới đã xuất hiện trong quá trình tiến hóa, nhưng hầu hết chúng đều không tồn tại được dù chỉ một thế hệ. Phần Sáu của cuốn sách này sẽ xem xét các quá trình tiến hóa - những lực lượng mạnh mẽ ảnh hưởng đến sự tồn tại và sinh sản thành công của các dạng sống khác nhau. Chúng ta sẽ xem xét cách thức các khả năng thích nghi khác nhau trở nên phổ biến trong các môi trường khác nhau, dẫn đến sự đa dạng đặc biệt của sự sống trên Trái đất ngày nay, điều mà chúng ta sẽ mô tả chi tiết hơn trong Phần Bảy. Các kiểu biểu hiện gen liên quan đến việc hình thành các loại mỏ đa dạng của loài chim như thế nào? TRẢ LỜI Như được mô tả trong Hình 20.4, các nghiên cứu về chim sẻ Galapagos chỉ ra rằng mức độ biểu hiện protein BMP4 cao có liên quan đến mỏ ngắn, khỏe của chim sẻ đất và biểu hiện peaceodulin cao có liên quan đến mỏ hẹp, sắc nhọn của chim sẻ xương rồng. Thời gian và mức độ biểu hiện của các gen quy định hai loại protein này, dưới sự kiểm soát của các yếu tố phiên mã và các yếu tố thúc đẩy, tăng cường và ức chế của chúng – bộ công cụ di truyền – dẫn đến những biến đổi hình thái của loài chim. mỏ. Cũng hãy xem xét sự khác biệt giữa mỏ gà ngắn, hẹp, nhọn và mỏ dài, dày, rộng của vịt. Trong các nghiên cứu khác, phân tích BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà và vịt cho thấy biểu hiện của nó cao hơn ở phôi vịt. Sử dụng các phương tiện di truyền phân tử để tăng cường biểu hiện BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà con sẽ mang lại mỏ to hơn, rộng hơn và khỏe mạnh hơn ở gà trưởng thành. Việc ngăn chặn biểu hiện BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà dẫn đến chim trưởng thành có mỏ rất nhỏ. Do đó, ở hai nhóm chim có quan hệ họ hàng xa này, các gen điều hòa phát triển giống nhau đều tham gia vào việc hình thành hình thái mỏ.Thời gian và mức độ biểu hiện của các gen quy định hai loại protein này, dưới sự kiểm soát của các yếu tố phiên mã và các yếu tố thúc đẩy, tăng cường và ức chế của chúng – bộ công cụ di truyền – dẫn đến những biến đổi hình thái của loài chim. mỏ. Cũng hãy xem xét sự khác biệt giữa mỏ gà ngắn, hẹp, nhọn và mỏ dài, dày, rộng của vịt. Trong các nghiên cứu khác, phân tích BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà và vịt cho thấy biểu hiện của nó cao hơn ở phôi vịt. Sử dụng các phương tiện di truyền phân tử để tăng

cường biểu hiện BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà con sẽ mang lại mỏ to hơn, rộng hơn và khỏe mạnh hơn ở gà trưởng thành. Việc ngăn chặn biểu hiện BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà dẫn đến chim trưởng thành có mỏ rất nhỏ. Do đó, ở hai nhóm chim có quan hệ họ hàng xa này, các gen điều hòa phát triển giống nhau đều tham gia vào việc hình thành hình thái mỏ.Thời gian và mức độ biểu hiện của các gen quy định hai loại protein này, dưới sự kiểm soát của các yếu tố phiên mã và các yếu tố thúc đẩy, tăng cường và ức chế của chúng – bộ công cụ di truyền – dẫn đến những biến đổi hình thái của loài chim. mỏ. Cũng hãy xem xét sự khác biệt giữa mỏ gà ngắn, hẹp, nhọn và mỏ dài, dày, rộng của vịt. Trong các nghiên cứu khác, phân tích BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà và vịt cho thấy biểu hiện của nó cao hơn ở phôi vịt. Sử dụng các phương tiện di truyền phân tử để tăng cường biểu hiện BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà con sẽ mang lại mỏ to hơn, rộng hơn và khỏe mạnh hơn ở gà trưởng thành. Việc ngăn chặn biểu hiện BMP4 trong mô mỏ đang phát triển của gà dẫn đến chim trưởng thành có mỏ rất nhỏ. Do đó, ở hai nhóm chim có quan hệ họ hàng xa này, các gen điều hòa phát triển giống nhau đều tham gia vào việc hình thành hình thái mỏ.

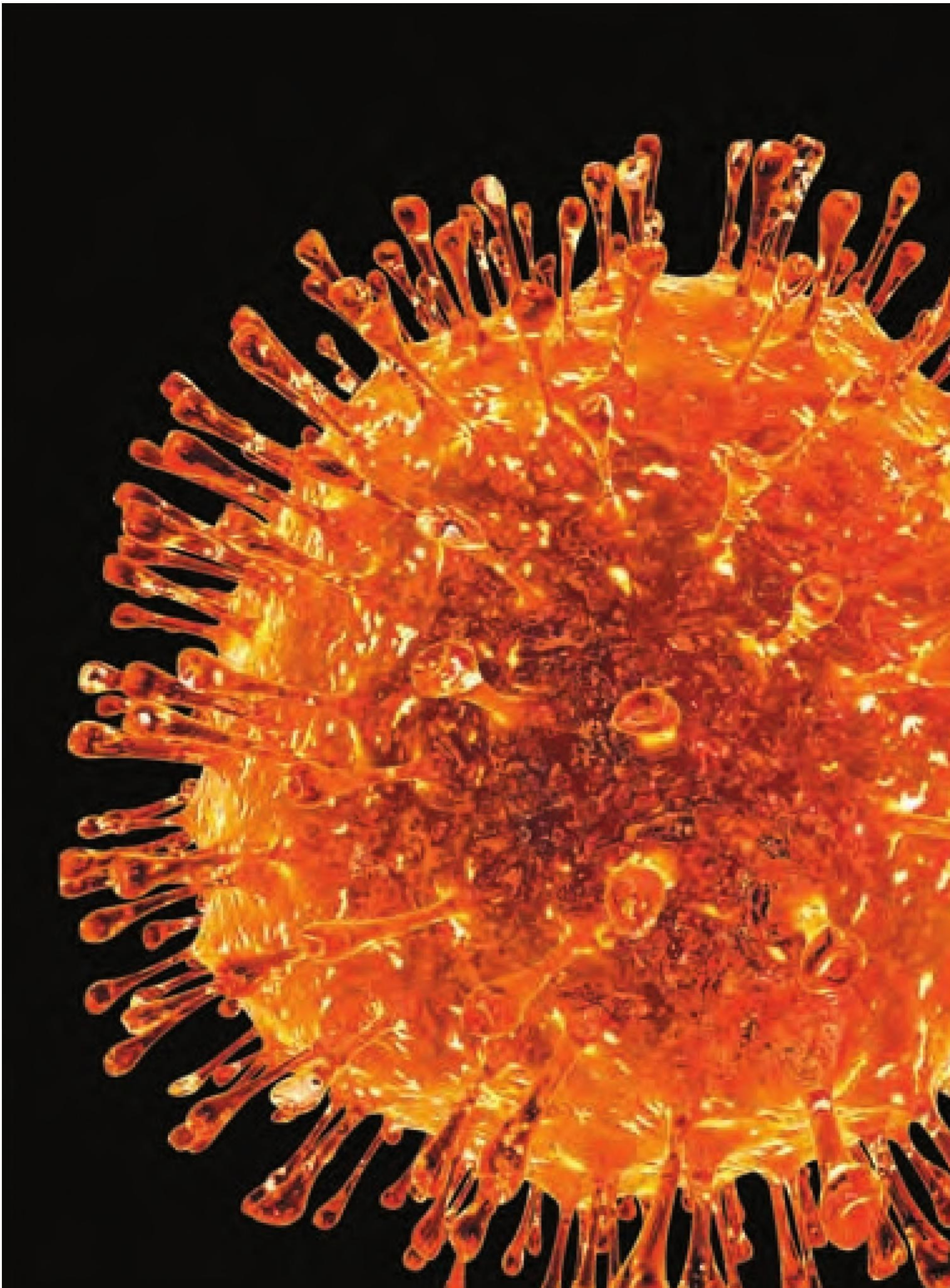
Tóm tắt chương 425 Làm thế nào những thay đổi di truyền nhỏ có thể dẫn đến những thay đổi lớn về kiểu hình? “Sinh học phát triển tiến hóa, hay evo-devo, là nghiên cứu về các khía cạnh tiến hóa của sự phát triển. Lĩnh vực này tập trung vào các cơ chế phân tử làm nền tảng cho sự phát triển của sự đa dạng về kiểu hình. â€¢ Những thay đổi trong quá trình phát triển làm cơ sở cho những thay đổi tiến hóa về hình thái tạo ra sự khác biệt về hình dạng cơ thể. â € ¢ Những điểm tương đồng trong cơ chế phát triển cơ bản giữa các orqanism rất khác nhau phản ánh tổ tiên chung. Ôn lại Hình 20.1 â€¢ Sự đa dạng tiến hóa được tạo ra bằng cách sử dụng một số lượng gen điều hòa khiêm tốn. • Các gen mã hóa các yếu tố phiên mã và các protein điều hòa khác chi phối sự hình thành kiểu mẫu trong cơ thể đang phát triển của sinh vật đa bào có thể được coi là một bộ công cụ di truyền. Những gen điều hòa này đã được bảo tồn cao trong suốt quá trình tiến hóa. Xem lại Hình 20.2 Làm thế nào các đột biến có tác động lớn chỉ có thể thay đổi một bộ phận của cơ thể? â€¢ Cơ thể của các sinh vật đang phát triển và trưởng thành được tổ chức thành các đơn vị hoặc mô-đun độc lập, có thể được sửa đổi độc lập. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 20.1 – Bộ công cụ di truyền bao gồm các công tắc di truyền - bộ khởi động, bộ tăng cường và bộ ức chế - có thể thay đổi biểu hiện của các gen phát triển trong các mô-đun khác nhau một cách độc lập với nhau. Các gen phát triển có thể được biểu hiện theo kiểu mô-đun với số lượng khác nhau (dị hình), tại các thời điểm khác nhau (dị thời gian) hoặc ở các vị trí khác nhau (dị hình). Xem lại Hình 20.3-20.6 Những thay đổi về phát triển có thể dẫn đến sự khác biệt giữa các loài như thế nào? Những thay đổi trong công tắc di truyền quyết định một tập hợp gen sẽ được biểu hiện ở đâu, khi nào và ở mức độ nào là cơ sở cho cả quá trình chuyển đổi tóm tắt chương(20) của một cá thể từ trứng sang trưởng thành và sự tiến hóa của những khác biệt giữa các loài. • Sự khác biệt về hình thái giữa các loài có thể là kết quả của đột biến gen quy định sự phát triển của các mô-đun như các đoạn cơ thể hoặc cánh. Xem lại Hình 20. 8# 20.9 Môi trường có thể điều chỉnh sự phát triển như thế nào? “Khả năng của một sinh vật thay đổi sự phát triển của nó để đáp ứng với các điều kiện môi trường được gọi là tính dẻo phát triển, hay kiểu hình. “Ở nhiều loài bò sát, sự phát triển giới tính được xác định bởi nhiệt độ ấp trứng, nhiệt độ này tác động thông qua các gen kiểm soát việc sản xuất, biến đổi và hoạt động của hormone giới tính. Xem lại Hình 20.11 â€¢ Ý nghĩa thích ứng của tính linh hoạt trong phát triển không phải lúc nào cũng rõ ràng, nhưng các thí nghiệm có thể kiểm tra tác động lên thành công sinh sản. Xem lại Hình 20.12 â€¢ Một số tín hiệu môi trường, chẳng hạn như những tín hiệu dự đoán các mùa, rất đều đặn và có thể thúc đẩy sự thích nghi theo mùa ở hình dạng và chức năng cơ thể. Xem lại Hình 20.13 â€¢ Các tín hiệu môi trường kích hoạt sự thay đổi trong quá trình phát triển rất đa dạng và có thể tác động ở bất kỳ giai đoạn nào trong vòng đời của một sinh vật.Các gen phát triển hạn chế sự tiến hóa như thế nào? “Hầu như tất cả những đổi mới mang tính tiến hóa đều là sự sửa đổi các cấu trúc có sẵn. Xem lại Hình 20.15 â€¢ Bởi vì nhiều gen chi phối sự phát triển đã được bảo tồn cao, các đặc điểm tương tự có khả năng tiến hóa lặp đi lặp lại, đặc biệt là giữa các loài có quan hệ họ hàng gần gũi. Quá trình này được gọi là tiến hóa kiểu hình song song. Ôn lại Hình 20.16 Xem HOẠT ĐỘNG 20.1 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính về ijJsfigS. Hướng dẫn và Hoạt động bằng Hoạt hình mm* Lifel 0e.com/is20 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Điều nào sau đây không phải là một trong những nguyên tắc của sinh học phát triển tiến hóa (evo-devo)? Một. Các nhóm động vật có chung cơ

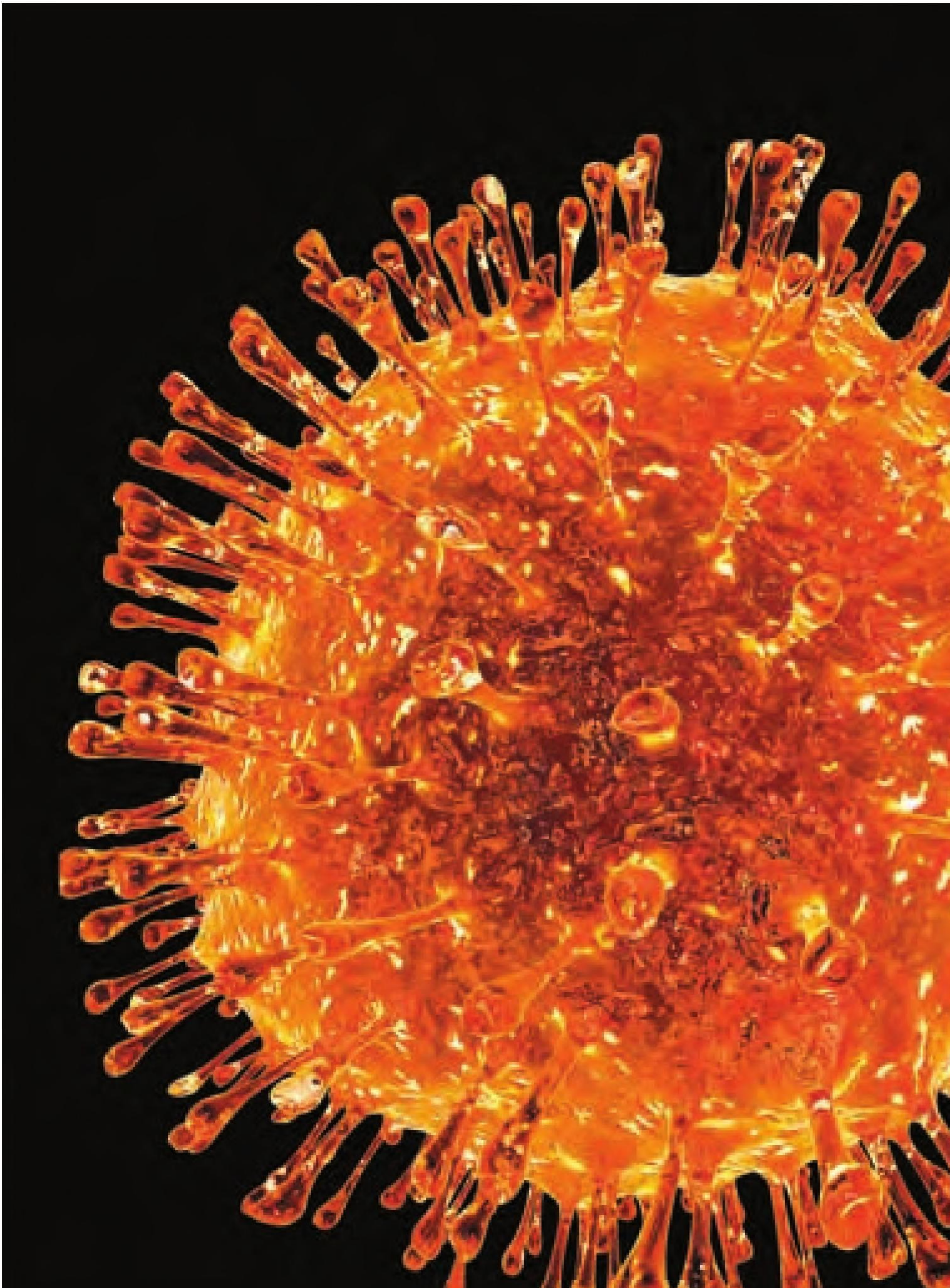
chế phân tử về hình thái học. b. Những thay đổi về thời gian biểu hiện gen rất quan trọng trong quá trình tiến hóa của các cấu trúc mới. c. Sự tiến hóa của sự phát triển không đáp ứng với môi trường. d. Những thay đổi về vị trí biểu hiện gen trong phôi có thể dẫn đến những cấu trúc mới. đ. Sự tiến hóa thường xảy ra bằng cách sửa đổi các gen và con đường phát triển hiện có. 2. Con đường kiểm soát sự phát triển quyết định sơ đồ cơ thể từng phần ở Drosophila a. có trình tự gen và cách sắp xếp nhiễm sắc thể tương tự ở chuột. b. là duy nhất của côn trùng. c. chỉ xác định những cơ quan phát sinh ở các đoạn đầu. d. kích thích sự phát triển của các cánh ở từng đoạn ngực. đ. phát sinh thông qua các gen mới chưa từng tồn tại trước đây dưới bất kỳ hình thức nào.

426 CHƯƠNG 20 Gen, Sự phát triển và Tiến hóa 3. Quá trình trong đó những thay đổi về thời gian biểu hiện gen phát triển có thể làm thay đổi hình dạng của một sinh vật được gọi là a. dị thời b. tính dẻo phát triển c. sự thích nghi. d. tính mô-đun e. phép đo dị hình. 4. Tính mô đun rất quan trọng cho sự phát triển vì nó a. đảm bảo rằng tất cả các đơn vị của phôi đang phát triển sẽ thay đổi một cách phối hợp b. phối hợp việc thiết lập trục trước sau của phôi đang phát triển. c. cho phép những thay đổi trong gen phát triển làm thay đổi một bộ phận của cơ thể mà không ảnh hưởng đến các bộ phận khác. d. đảm bảo rằng thời gian biểu hiện gen là như nhau ở tất cả các phần của phôi đang phát triển. đ. cho phép các sinh vật được xây dựng từng mô-đun một. 5. Các sinh vật thường phản ứng với các tín hiệu môi trường dự đoán chính xác các điều kiện trong tương lai bằng cách a. ngừng phát triển cho đến khi tín hiệu thay đổi. b. thay đổi sự phát triển của chúng để thích ứng với môi trường trong tương lai. c. thay đổi sự phát triển của chúng sao cho con trưởng thành có thể sinh ra con cái thích nghi với môi trường trong tương lai. d. tạo ra các đột biến mới. đ. phát triển bình thường vì các điều kiện dự đoán có thể không kéo dài. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Bạn dự đoán điều gì sẽ xảy ra nếu ngăn chặn sự biểu hiện của Gremlin ở chân phôi vịt? 7. Nếu bạn sử dụng chất ức chế aromatase cho trứng rùa tai đỏ đang được ấp ở nhiệt độ ấm và mát thì kết quả sẽ như thế nào? 8. Ở chuột, Hoxc6 lần đầu tiên được biểu hiện ở phần sau của đoạn cơ thể thứ mười hai (somite) và đánh dấu ranh giới giữa vùng cổ và vùng ngực của cột sống. Hoxc8 được biểu hiện ở phía sau nhiều hơn một chút và cùng tồn tại với Hoxc6 trong phần lớn chiều dài của vùng ngực (nơi hình thành xương sườn). Ngược lại, ở con trăn đang phát triển, Hoxc6 và Hoxc8 được biểu hiện cùng nhau dọc theo hầu hết chiều dài của phôi. Bạn có thể đưa ra giả thuyết nào về vai trò của các gen Hox này trong sự phát triển các đặc điểm của trục cơ thể ở chuột và rắn? PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 9. Trong một loạt thí nghiệm trên phôi gà, các nhà nghiên cứu đã áp dụng các nồng độ BMP4 khác nhau vào vùng phát triển mỏ của phôi; sau đó họ đo kích thước của sụn mỏ ở giai đoạn phát triển sau này. Dựa trên dữ liệu của họ trong bảng dưới đây, bạn sẽ kết luận gì về vai trò của BMP4 đối với sự phát triển của mỏ? Lượng BMP4 Đường kính sụn (mm) Không (đối chứng) 0,5 0,1 đơn vị 0,7 0,3 đơn vị 1,0 1,0 đơn vị 1,8 10. Plasmodium vivax là sinh vật đơn bào gây ra một dạng bệnh sốt rét. Khi P. vivax xâm nhập vào máu, nó sẽ gắn vào glycoprotein trên hồng cầu. Glycoprotein tương tự cũng được tìm thấy trên nhiều loại tế bào khác. Một số quần thể người ở Châu Phi miễn dịch với P. vivax vì họ thiếu glycoprotein đặc biệt này nhưng chỉ có trên các tế bào hồng cầu của họ. Sự phiên mã của glycoprotein này chịu ảnh hưởng của một số chất tăng cường,và loại biểu hiện ở tiền thân tế bào hồng cầu bị đột biến ở quần thể miễn dịch với dạng sốt rét này. Trường hợp này minh họa điều gì về mặt phát triển tiến hóa? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

PHẦN SÁU Các mô hình và quá trình tiến hóa Cơ chế tiến hóa CHƯƠNG 21.1 Mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết trong tiến hóa là gì? 21.2 Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? 21.3 Các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa như thế nào? 21.4 Biến thể di truyền được phân bố và duy trì như thế nào trong quần thể? 21.5 Những hạn chế về tiến hóa là gì? Một mầm bệnh chết người Hình ảnh của một nghệ sĩ về vi rút cúm HI N1 vốn là mục tiêu của vắc xin cúm gần đây. Các gai tượng trưng cho các protein bề mặt của virus, có sự tiến hóa nhanh chóng cho phép virus cúm thoát khỏi hệ thống miễn dịch của vật chủ. Ngày 11 tháng 11 năm 1918, một hiệp định đình chiến được ký kết ở Pháp báo hiệu sự kết thúc của Thế chiến thứ nhất. Nhưng số người chết trong 4 năm chiến tranh đã sớm vượt qua số thương vong của một trận dịch cúm lớn bắt đầu vào mùa xuân năm 1918 giữa các nước. những người lính trong doanh trại quân đội Hoa Kỳ. Trong 18 tháng tiếp theo, chủng vi-rút cúm đặc biệt này lan rộng khắp toàn cầu, giết chết hơn 50 triệu người trên toàn thế giới - nhiều

hơn gấp đôi số ca tử vong liên quan đến chiến đấu. Đại dịch 1 91 8-1 91 9 rất đáng chú ý vì tỷ lệ tử vong ở thanh niên - những người thường ít tử vong vì cúm hơn người già hoặc người trẻ - cao gấp 20 lần so với các trận dịch cúm trước đây. hoặc kể từ đó. Tại sao loại virus đặc biệt đó lại gây chết người đến vậy, đặc biệt là đối với những người có sức khỏe bình thường? Chủng cúm năm 1918 đã gây ra phản ứng đặc biệt mạnh mẽ trong hệ thống miễn dịch của con người. Phản ứng thái quá này có nghĩa là những người có hệ thống miễn dịch mạnh có khả năng bị ảnh hưởng nghiêm trọng hơn. Tuy nhiên, trong hầu hết các trường hợp, hệ thống miễn dịch giúp chúng ta chống lại vi-rút; phản ứng này là cơ sở của tiêm chủng. Kể từ năm 1945, các chương trình quản lý vắc xin cúm đã giúp kiểm soát số lượng và mức độ nghiêm trọng của các đợt bùng phát cúm. Tuy nhiên, vắc xin năm ngoái có thể sẽ không có hiệu quả đối với vi rút năm nay. Các chủng virus cúm mới đang tiến hóa liên tục, đảm bảo sự biến đổi di truyền trong quần thể virus. Nếu những loại virus này không tiến hóa, chúng ta sẽ trở nên kháng thuốc với chúng và việc tiêm phòng hàng năm sẽ trở nên không cần thiết. Nhưng vì vi-rút tiến hóa nên các nhà sinh học phải phát triển một loại vắc-xin cúm mới và khác nhau mỗi năm. Hệ thống miễn dịch của động vật có xương sống nhận biết các protein trên bề mặt virus, vì vậy những thay đổi trong các protein này có nghĩa là virus có thể thoát khỏi sự phát hiện. Những chủng vi rút có số lượng thay đổi lớn nhất đối với protein bề mặt của chúng có nhiều khả năng tránh bị phát hiện và lây nhiễm sang vật chủ nhất, và do đó có lợi thế hơn các chủng khác. Các nhà sinh học có thể quan sát quá trình tiến hóa bằng cách theo dõi những thay đổi trong protein của vi rút cúm từ năm này sang năm khác. Chúng ta tìm hiểu rất nhiều về các quá trình tiến hóa bằng cách kiểm tra các sinh vật tiến hóa nhanh chóng như virus và những nghiên cứu này góp phần vào sự phát triển của lý thuyết tiến hóa. Ngược lại, thuyết tiến hóa được ứng dụng vào nhiều ứng dụng thực tế,chẳng hạn như việc phát triển các chiến lược tốt hơn để chống lại những căn bệnh chết người. m Các nhà sinh vật học sử dụng lý thuyết tiến hóa như thế nào để phát triển vắc-xin cúm tốt hơn? Xem câu trả lời ở trang 446.





428 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa Mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết trong tiến hóa là gì? Quần thể sinh học thay đổi cấu trúc di truyền của chúng theo thời gian. Sự thay đổi thành phần di truyền của quần thể theo thời gian được gọi là tiến hóa. Chúng ta có thể và thực sự quan sát sự thay đổi tiến hóa một cách thường xuyên, cả trong các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm và trong các quần thể tự nhiên. Chúng tôi đo lường tốc độ phát sinh các đột biến mới, quan sát sự lây lan của các biến thể di truyền mới trong quần thể và xem tác động của sự thay đổi di truyền đối với hình dạng và chức năng của sinh vật. Trong hồ sơ hóa thạch, chúng tôi quan sát thấy những thay đổi hình thái lâu dài là kết quả của những thay đổi di truyền cơ bản. Những thay đổi cơ bản này trong cấu trúc di truyền của quần thể thúc đẩy nguồn gốc và sự tuyệt chủng của các loài cũng như thúc đẩy sự đa dạng hóa của cuộc sống. Ngoài việc quan sát và ghi lại những thay đổi vật lý theo thời gian tiến hóa, các nhà sinh học đã tích lũy được một lượng lớn bằng chứng cho chúng ta thấy những thay đổi này xảy ra như thế nào và những thay đổi tiến hóa nào đã xảy ra trong quá khứ. Sự hiểu biết thu được về cơ chế của sự thay đổi tiến hóa được gọi là lý thuyết tiến hóa. Chúng tôi liên tục áp dụng lý thuyết tiến hóa để phòng ngừa và điều trị bệnh tật, phát triển các loại cây trồng và phương pháp thực hành nông nghiệp tốt hơn cũng như phát triển các quy trình công nghiệp tạo ra các phân tử mới có đặc tính hữu ích. Ở cấp độ cơ bản hơn, lý thuyết tiến hóa cho phép các nhà sinh học hiểu được sự đa dạng của cuộc sống và cách các loài tương tác với nhau. Nó còn giúp chúng ta đưa ra những dự đoán về thế giới sinh học. Trong lời nói hàng ngày, mọi người có xu hướng sử dụng từ 'Lý thuyết" có nghĩa là một giả thuyết chưa được kiểm chứng, hoặc thậm chí là một phỏng đoán. Nhưng "thuyết tiến hóa" không đề cập đến bất kỳ giả thuyết đơn lẻ nào và chắc chắn nó không phải là sự phỏng đoán. Một số nhà khoa học đã nắm bắt được khái niệm về sự thay đổi tiến hóa ngay cả trước khi Charles Darwin mô tả rõ ràng những quan sát của ông, đưa ra kết luận và đưa ra lời giải thích rõ ràng về tiến hóa trong Nguồn gốc các loài. Việc khám phá lại các thí nghiệm của Gregor Mendel và việc thiết lập các nguyên tắc di truyền sau đó vào đầu những năm 1900 đã tạo tiền đề cho một lượng lớn nghiên cứu. Vào cuối thế kỷ 20, những phát hiện từ nhiều lĩnh vực sinh học đã củng cố vững chắc những tiền đề cơ bản của Darwin về tổ tiên chung của sự sống và vai trò của chọn lọc tự nhiên như một cơ chế tiến hóa quan trọng. Ngày nay, một loạt dữ liệu địa chất, hình thái và phân tử đều hỗ trợ cơ sở thực tế của quá trình tiến hóa. Khi đề cập đến thuyết tiến hóa, chúng ta đề cập đến sự hiểu biết của chúng ta về các cơ chế dẫn đến sự thay đổi di truyền ở quần thể theo thời gian. Trong nhiều trường hợp, chúng ta có thể quan sát quá trình tiến hóa một cách trực tiếp, như trường hợp của virus cúm được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Trong thời gian dài hơn nhiều, chúng ta có thể quan sát những thay đổi tiến hóa trong hồ sơ hóa thạch. Tuy nhiên, đó là thuyết tiến hóa,điều đó cho phép chúng ta áp dụng hiểu biết của mình về sự tiến hóa vào các vấn đề trong y học, nông nghiệp, công nghiệp và toàn bộ sinh học. 0HJ0 Chuyển đến Media Clip 21.1 â– JfeSjK Theo dõi quá trình tiến hóa trong thời gian thực 0Fc!2^ Lifel 0e.com/mc21 .1 Darwin và Wallace đưa ra ý tưởng về tiến hóa bằng chọn lọc tự nhiên Vào đầu những năm 1800, nó vẫn chưa được nhiều người biết rõ cuộc sống đó phát triển. Nhưng một số nhà sinh vật học đã gợi ý rằng các loài sống trên Trái đất đã thay đổi theo thời gian - nghĩa là quá trình tiến hóa đã diễn ra. Jean-Baptiste Lamarck đã đưa ra bằng chứng thuyết phục cho sự thật về tiến hóa vào năm 1809, nhưng ý tưởng của ông về tiến hóa diễn ra như thế nào lại không thuyết phục. Vào thời điểm đó, chưa ai hình dung ra được một cơ chế khả thi cho quá trình tiến hóa. Vào những năm 1820, chàng trai trẻ Charles Darwin trở nên say mê quan tâm đến các chủ đề địa chất (với ý nghĩa mới về thời đại vĩ đại của Trái đất) và lịch sử tự nhiên (nghiên cứu khoa học về cách các sinh vật khác nhau hoạt động và thực hiện cuộc sống của chúng trong tự nhiên) . Bất chấp những sở thích này, anh đã lên kế hoạch, theo lệnh của cha mình, trở thành một bác sĩ. Nhưng cuộc phẫu thuật được tiến hành mà không gây mê đã khiến Darwin buồn nôn, và ông đã từ bỏ ngành y để theo học tại Đại học Cambridge để theo đuổi sự nghiệp giáo sĩ trong Giáo hội Anh. Luôn quan tâm đến khoa học hơn là thần học, ông bị thu hút bởi các nhà khoa học trong khoa, đặc biệt là nhà thực vật học John Henslow. Năm 1831, Henslow đề nghị Darwin đảm nhận một vị trí trên HMS Beagle, một tàu Hải quân Hoàng gia Anh đang chuẩn bị cho chuyến khảo sát vòng quanh thế giới (Hình 21.1). Bất cứ khi nào có thể trong chuyến hành trình kéo dài 5 năm, Darwin đều lên bờ để nghiên cứu đá cũng như quan sát và thu thập thực vật và động vật. Anh nhận thấy sự khác biệt nổi bật giữa các loài anh thấy ở Nam Mỹ và các loài ở Châu Âu. Ông quan sát thấy rằng các loài ở vùng ôn đới Nam Mỹ (Argentina và Chile) giống với các loài ở vùng nhiệt đới Nam Mỹ (Brazil) hơn là các loài ôn đới châu Âu. Khi khám phá các hòn đảo thuộc quần đảo Galapagos, phía tây Ecuador, ông lưu ý rằng hầu hết các loài động vật đều là loài đặc hữu (không tìm thấy

ở nơi nào khác) của quần đảo, mặc dù chúng tương tự như các loài động vật được tìm thấy trên đất liền Nam Mỹ. Darwin cũng quan sát thấy hệ động vật ở Galapagos khác nhau giữa các đảo. Ông cho rằng trong thời gian trước đó một số loài động vật từ lục địa Nam Mỹ đã đến quần đảo và sau đó đã trải qua những thay đổi khác nhau và đặc biệt trên mỗi hòn đảo. Ông tự hỏi điều gì có thể gây ra những thay đổi này. Khi trở lại Anh vào năm 1836, Darwin tiếp tục suy ngẫm về những quan sát của mình. Những suy ngẫm của ông bị ảnh hưởng mạnh mẽ bởi nhà địa chất học Charles Lyell, người vài năm trước đó đã phổ biến ý tưởng rằng Trái đất được hình thành bởi các lực tác động chậm lại vẫn còn tác dụng. Darwin lập luận rằng lối suy nghĩ tương tự có thể được áp dụng cho thế giới sống. Trong thập kỷ tiếp theo,ông đã phát triển khuôn khổ của một lý thuyết giải thích về sự thay đổi tiến hóa dựa trên ba mệnh đề chính: â € ¢ Loài không phải là bất biến; chúng thay đổi theo thời gian. Các loài khác nhau có chung một tổ tiên và dần dần tách ra khỏi nhau theo thời gian (một khái niệm mà Darwin gọi là nguồn gốc có biến đổi). “Những thay đổi về loài theo thời gian có thể được giải thích bằng chọn lọc tự nhiên: sự sống sót và sinh sản khác biệt của các cá thể dựa trên sự biến đổi về đặc điểm của chúng.

21.1 Mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết trong tiến hóa là gì? 429 21.1 Darwin và chuyến hành trình của Beagle Nhiệm vụ của HMS Beagle là lập bản đồ các đại dương và thu thập thông tin hải dương học và sinh học từ khắp nơi trên thế giới. Bản đồ thế giới chỉ đường đi của tàu; bản đồ bên trong cho thấy Quần đảo Galapagos, nơi các sinh vật là nguồn cung cấp ý tưởng quan trọng của Darwin về chọn lọc tự nhiên. Bức chân dung là của Charles Darwin ở tuổi 27, ngay sau khi Beagle trở về Anh. Đi tới Hoạt động 21 .1 Cuộc hành trình của Darwin 0e.com/ac21 .1 Galapagos & Quần đảo Pinta Marchena O â€¢ Genovesa Fernandina iSanta Cruz Santa Fe & Isabela Tortuga San Cristobal Santa Maria Esp^ola Mệnh đề đầu tiên trong số này không phải chỉ có ở Darwin; một số tác giả trước đó đã lập luận về thực tế của sự tiến hóa. Một ý tưởng mang tính cách mạng hơn là đề xuất thứ hai của ông, rằng các loài khác nhau có quan hệ họ hàng với nhau thông qua nguồn gốc chung. Nhưng Darwin có lẽ được biết đến nhiều nhất với mệnh đề thứ ba, đó là chọn lọc tự nhiên. Darwin nhận ra rằng số lượng cá thể của hầu hết các loài được sinh ra đều nhiều hơn số lượng sống sót để sinh sản. Ông cũng biết rằng, mặc dù con cái thường giống bố mẹ, nhưng con cái không giống nhau hoặc giống bố mẹ. Cuối cùng, ông nhận thức rõ thực tế là những người nhân giống cây trồng và vật nuôi thường lựa chọn đàn giống của mình dựa trên sự xuất hiện của những đặc điểm cụ thể. Theo thời gian, sự lựa chọn này dẫn đến những thay đổi đáng kể về diện mạo của con cháu của những loài thực vật hoặc động vật đó. Trong các quần thể tự nhiên, chẳng phải những cá thể có cơ hội sống sót và sinh sản tốt nhất cũng sẽ được "chọn lọc" tương tự như vậy sao? và do đó truyền lại những đặc điểm của chúng cho thế hệ tiếp theo? Ý tưởng đơn giản nhưng mạnh mẽ của Darwin là thiên nhiên đã chọn lọc các quần thể tự nhiên dựa trên những đặc điểm mang lại khả năng sống sót cao hơn và cuối cùng là khả năng sinh sản cao hơn. \ â€œA Tasmania New Zealand Năm 1844, Darwin viết một bài tiểu luận dài mô tả vai trò của chọn lọc tự nhiên như một cơ chế tiến hóa, nhưng ông miễn cưỡng xuất bản nó, muốn thu thập thêm bằng chứng. Bàn tay của Darwin bị ép buộc vào năm 1858 khi ông nhận được một lá thư và bản thảo từ một nhà tự nhiên học người Anh du hành khác, Alfred Russel Wallace, người đang nghiên cứu hệ sinh vật của Quần đảo Mã Lai. Wallace yêu cầu Darwin đánh giá bản thảo của ông, trong đó có lời giải thích về chọn lọc tự nhiên gần giống với lời giải thích của Darwin. Lúc đầu, Darwin rất thất vọng vì tin rằng Wallace đã đánh trước ý tưởng của mình. Các phần trong bài tiểu luận năm 1844 của Darwin, cùng với bản thảo của Wallace, đã được trình bày cho Hiệp hội Linnean ở Luân Đôn vào ngày 1 tháng 7 năm 1858, qua đó ghi nhận cả hai người đã đưa ra ý tưởng về chọn lọc tự nhiên. Darwin sau đó đã nhanh chóng hoàn thành cuốn Nguồn gốc các loài, được xuất bản vào năm sau. Mặc dù Darwin và Wallace độc lập trình bày khái niệm chọn lọc tự nhiên, nhưng Darwin đã phát triển ý tưởng của mình trước tiên.Hơn nữa, Nguồn gốc các loài đã được chứng minh là một tác phẩm học thuật tuyệt vời cung cấp bằng chứng đầy đủ từ nhiều lĩnh vực ủng hộ cả tiền đề của tiến hóa lẫn vai trò của chọn lọc tự nhiên như một cơ chế tiến hóa. Do đó, cả hai khái niệm đều gắn liền với Darwin hơn là với Wallace. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .1 Chọn lọc tự nhiên Lifel 0e.com/at21 .1




North
Ameri
Galápagos

430 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa Việc xuất bản cuốn Nguồn gốc các loài năm 1859 đã khuấy động sự quan tâm (và tranh cãi) đáng kể giữa các nhà khoa học cũng như công chúng. Các nhà khoa học đã dành phần lớn thời gian còn lại của thế kỷ 19 để thu thập dữ liệu sinh học và cổ sinh vật học để kiểm tra các ý tưởng tiến hóa và ghi lại lịch sử sự sống trên Trái đất. Đến năm 1900, thực tế về tiến hóa sinh học (được định nghĩa vào thời điểm đó là sự thay đổi các đặc điểm vật lý của quần thể theo thời gian) đã được xác lập vượt xa mọi nghi ngờ hợp lý. Nhưng cơ sở di truyền của sự thay đổi tiến hóa vẫn chưa được hiểu rõ. sân khấu cho một "tổng hợp hiện đại" về di truyền và tiến hóa diễn ra trong giai đoạn 1936-1947. Một số người đóng góp chính cho sự tổng hợp này và một vài cuốn sách của họ được liệt kê trong Hình 21.2. Mặc dù nhiễm sắc thể đã sớm được hiểu là cơ sở truyền gen ở sinh vật nhân chuẩn, cấu trúc phân tử của chúng vẫn còn là một bí ẩn cho đến ngay sau quá trình tổng hợp hiện đại. Sau đó, vào năm 1953, James Watson và Francis Crick công bố bài báo của họ về cấu trúc của DNA, mở ra cánh cửa cho thuyết Tiến hóa tiếp tục phát triển trong thế kỷ qua. Ngay sau năm 1900, một số cá nhân đã khám phá lại công trình của Mendel (trước đó đã được xuất bản năm 1866 nhưng hiếm khi được đọc hoặc trích dẫn) và các cơ chế di truyền cơ bản bắt đầu được làm sáng tỏ. Trong những thập kỷ đầu tiên của thế kỷ 20, các nghiên cứu của Thomas Hunt Morgan về ruồi giấm đã giúp ông khám phá ra vai trò của nhiễm sắc thể trong quá trình di truyền. Trong những năm 1920 và đầu những năm 1930, các nguyên tắc chính của di truyền quần thể đã được thiết lập, cơ sở di truyền của biến thể mới (tức là đột biến) bắt đầu được hiểu và các cơ chế tiến hóa như trôi dạt di truyền đã được mô tả (xem Phần 21.2). Bộ tác phẩm này 1830-1833 Charles Lyell xuất bản Nguyên tắc Địa chất, phổ biến ý tưởng rằng Trái đất được hình thành bởi các lực tác động chậm vẫn còn hoạt động cho đến ngày nay 1858 Wallace và Darwin xuất bản các bài báo về chọn lọc tự nhiên 1809 Jean-Baptiste Lamarck’s Philosophic Zoologique xuất bản, trình bày những ý tưởng ban đầu về cơ chế tiến hóa 1844 Bài tiểu luận đầu tiên của Darwin về chọn lọc tự nhiên 1866 Mendel xuất bản bài báo của ông về di truyền học hạt đậu; Haeckel xuất bản sơ đồ Cây sự sống 1859 Darwin xuất bản Về nguồn gốc các loài HI r 1908 T. H. Morgan thành lập phòng thí nghiệm Drosophila tại Đại học Columbia, làm rõ vai trò của nhiễm sắc thể trong di truyền 1900 Tái khám phá công trình của Mendel bởi nhiều cá nhân 1 937 Di truyền học và Nguồn gốc các loài của Theodosius Dobzhansky 1 942 Hệ thống học và nguồn gốc các loài của Ernst Mayr 1944 Nhịp độ và phương thức tiến hóa của G. G. Simpson 1 950 Sự biến đổi và tiến hóa ở thực vật của G. L. Stebbins 1 953 Bài viết về DNA của James Watson và Francis Crick cấu trúc 1 959 Sự tiến hóa trên cấp độ loài của Bernhard Rensch 1962 Giả thuyết về đồng hồ phân tử của Emile Zuckerkandl và Linus Pauling,— 1968 Lý thuyết trung lập về tiến hóa phân tử của Motoo Kimura 1970 Tiến hóa nhờ sao chép gen của Susumu Ohno 1975 Sinh học xã hội của E. O. Wilson r 1975-1 979 Phát triển các phương pháp giải trình tự DNA nhanh chóng 2000 1831-1836 Darwin đóng vai trò là nhà tự nhiên học trên HMS Beagle 1836-1858 Darwin phát triển ý tưởng của mình rằng tiến hóa có thể được giải thích bằng nguồn gốc với sự biến đổi và chọn lọc tự nhiên 1858-1 900 Nghiên cứu về tiến hóa chủ yếu là các nghiên cứu về cổ sinh vật học, phát triển và hình thái học 21.2 Các cột mốc quan trọng trong sự phát triển của thuyết tiến hóa Nhiều nhà sinh học đã đóng góp cho chúng ta sự hiểu biết hiện tại về sự tiến hóa trong hai thế kỷ qua. Sinh học tiến hóa vẫn là một lĩnh vực nghiên cứu và khám phá tích cực. 1918-1936 Cơ sở di truyền quần thể của R. A. Fisher, J. B. S. Haldane và S. Wright I 1900-1918 Các nguyên tắc cơ bản của di truyền thừa kế được thiết lập 1947-1 960 Nhấn mạnh vào tiến hóa nhiễm sắc thể, các mô hình hình thành loài, biến đổi địa lý, sự phát triển liên tục của di truyền quần thể 1 980-Hiện tại Sự gia tăng theo cấp số nhân trong các nghiên cứu về tiến hóa, đặc biệt là tiến hóa phân tử, các ứng dụng phát sinh gen, nghiên cứu thực nghiệm và các quá trình phát triển của tiến hóa 1960-1980 Giới thiệu các nghiên cứu phân tử về biến thể 1 936-1 947; phát triển các “phương pháp định lượng hiện đại để tổng hợp phát sinh gen” trong phân tích, nâng cao hiểu biết về di truyền và chọn lọc giới tính, tiến hóa hành vi, tiến hóa và đồng tiến hóa

21.1 Mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết trong tiến hóa là gì? 431 sự hiểu biết chi tiết hiện nay của chúng ta về cơ chế tiến hóa phân tử. Đến những năm 1960, các nhà sinh học có thể nghiên cứu và ghi lại những thay đổi về tần số alen trong quần thể theo thời gian (xem Phần 21.3). Hầu hết công việc ban đầu này nhất thiết phải tập trung vào các biến thể của protein khác nhau trong và giữa các quần thể và loài bởi vì, mặc dù cấu trúc phân tử của DNA đã được biết đến, việc sắp xếp các đoạn DNA dài vẫn chưa thực tế. Tuy nhiên, nhiều tiến bộ quan trọng đã xảy ra trong lý thuyết tiến hóa trong thời gian này. Những tiến bộ này không chỉ tập

trung vào sự hiểu biết di truyền về sự tiến hóa. Ví dụ, cuốn sách Sinh học xã hội năm 1975 của E. O. Wilson đã tiếp thêm sinh lực cho các nghiên cứu về sự tiến hóa của hành vi (một chủ đề đã thu hút Darwin). Vào cuối những năm 1970, một số kỹ thuật đã được phát triển cho phép giải trình tự nhanh chóng các đoạn DNA dài, từ đó cho phép các nhà nghiên cứu xác định được trình tự axit amin của protein. Khả năng này đã mở ra một cánh cửa mới cho các nhà sinh học tiến hóa, những người giờ đây có thể khám phá cấu trúc của gen và protein, đồng thời ghi lại những thay đổi tiến hóa bên trong và giữa các loài theo những cách chưa từng có trước đây. Trong ba thập kỷ qua, hơn một phần tư triệu bài báo khoa học về quan sát, thí nghiệm và lý thuyết tiến hóa đã được xuất bản. Biến thể di truyền góp phần tạo ra biến đổi kiểu hình Để một quần thể tiến hóa, các thành viên của nó phải sở hữu biến thể di truyền có thể di truyền, đây là nguyên liệu thô mà các cơ chế tiến hóa hoạt động. Trong cuộc sống hàng ngày, chúng ta không trực tiếp quan sát được thành phần di truyền của sinh vật. Những gì chúng ta thấy là kiểu hình, những biểu hiện vật lý của sinh vật. gen (bao gồm cả sự tương tác giữa các gen đó). Các đặc điểm của kiểu hình là các đặc điểm của nó - ví dụ như màu mắt. Hình dạng cụ thể của một nhân vật, chẳng hạn như đôi mắt nâu, là một đặc điểm. Đặc điểm di truyền là đặc điểm ít nhất được xác định một phần bởi gen của sinh vật. Cấu trúc di truyền quy định một tính cách được gọi là kiểu gen của nó. Một quần thể tiến hóa khi các cá thể có kiểu gen khác nhau tồn tại hoặc sinh sản với tốc độ khác nhau. Các dạng khác nhau của gen, được gọi là alen, có thể tồn tại ở một locus (một vị trí cụ thể trên nhiễm sắc thể). Tại bất kỳ locus nào, một cá thể lưỡng bội mang không quá hai trong số tất cả các alen tìm thấy trong quần thể. Tổng tất cả các bản sao của tất cả các alen ở tất cả các locus được tìm thấy trong quần thể tạo nên vốn gen của quần thể đó. Chúng ta cũng có thể tham khảo "nhóm gen" cho một locus cụ thể (Hình 21 .3). Vốn gen chứa biến thể di truyền tạo ra các đặc điểm kiểu hình mà chọn lọc tự nhiên tác động. Sự tiến hóa có thể được định nghĩa là sự thay đổi tỷ lệ các alen trong vốn gen theo thời gian. Vì vậy, để hiểu được sự tiến hóa và vai trò của các cơ chế tiến hóa khác nhau, chúng ta cần biết quần thể có bao nhiêu biến thể di truyền,nguồn gốc của biến thể di truyền đó là gì và biến thể di truyền thay đổi như thế nào trong quần thể theo không gian và thời gian. Việc nghiên cứu cơ sở di truyền của quá trình tiến hóa trở nên khó khăn hơn bởi thực tế là chỉ riêng kiểu gen không quyết định được tất cả các kiểu hình. Ví dụ, khi một alen trội so với một alen khác, một kiểu hình cụ thể có thể được tạo ra bởi nhiều hơn. Mỗi hình bầu dục đại diện cho một cá thể. Ba alen X1, X2 và X3 tồn tại ở locus X trong quần thể này. Mỗi cá thể lưỡng bội mang hai bản sao của gen X, có thể là các alen giống nhau hoặc khác nhau. Không có cá thể lưỡng bội nào có thể có nhiều hơn hai alen. Vốn gen của quần thể 21.3 Nhóm gen Vốn gen là tổng của tất cả các alen được tìm thấy trong một quần thể hoặc tại một locus cụ thể trong quần thể đó. Hình này cho thấy vốn gen của một locus X trong quần thể sinh vật lưỡng bội. Tần số alen trong trường hợp này là 0,20 đối với Xv 0,50 đối với X2 và 0,30 đối với X3 (xem Hình 21 .10). một kiểu gen (ví dụ: các cá thể AA và Aa có thể giống hệt nhau về kiểu hình). Ngoài ra, như chúng tôi đã mô tả trong Phần 20.4, một kiểu gen nhất định có thể tạo ra các kiểu hình khác nhau tùy thuộc vào điều kiện môi trường gặp phải trong quá trình phát triển. Ví dụ, các tế bào của tất cả các lá trên cây hoặc cây bụi thường giống nhau về mặt di truyền, tuy nhiên các lá của cùng một cây thường khác nhau về hình dạng và kích thước, chẳng hạn như tùy thuộc vào lượng ánh sáng xung quanh mà chúng nhận được. RECAP Sự thay đổi tiến hóa có thể được quan sát trực tiếp trong các quần thể sinh học. Chọn lọc tự nhiên là một trong những cơ chế chính dẫn đến sự tiến hóa. Nó tác động lên biến thể di truyền, cần thiết cho sự thay đổi tiến hóa xảy ra. â€¢ Bạn sẽ trả lời thế nào khi có người nói rằng tiến hóa "chỉ là một lý thuyết"? Xem trang 428-430 – Trình bày rõ nguyên tắc chọn lọc tự nhiên và giải thích chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thay đổi tiến hóa như thế nào. Xem trang 428-429 – Bạn nghĩ điều gì là quan trọng nhất trong số những khám phá và đột phá công nghệ đã mang lại cho các nhà sinh vật học sự hiểu biết thấu đáo hơn về quá trình tiến hóa kể từ thời Darwin? Xem trang 430-431 và Hình 21.2 Mặc dù tầm quan trọng của chọn lọc tự nhiên đối với tiến hóa đã được xác nhận trong hàng nghìn nghiên cứu khoa học, nhưng đó không phải là quá trình duy nhất thúc đẩy tiến hóa. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một cái nhìn đầy đủ hơn về các quá trình tiến hóa và cách chúng vận hành.Không có cá thể lưỡng bội nào có thể có nhiều hơn hai alen. Vốn gen của quần thể 21.3 Nhóm gen Vốn gen là tổng của tất cả các alen được tìm thấy trong một quần thể hoặc tại một locus cụ thể trong quần thể đó. Hình này cho thấy vốn gen của một locus X trong quần thể sinh vật lưỡng bội. Tần số alen trong trường hợp này là 0,20 đối với Xv 0,50 đối với X2 và 0,30 đối với X3 (xem Hình 21 .10). một kiểu gen (ví dụ: các cá thể AA và Aa có thể giống hệt nhau về kiểu hình). Ngoài ra, như chúng tôi đã mô tả trong Phần 20.4, một kiểu gen nhất định có

thể tạo ra các kiểu hình khác nhau tùy thuộc vào điều kiện môi trường gặp phải trong quá trình phát triển. Ví dụ, các tế bào của tất cả các lá trên cây hoặc cây bụi thường giống nhau về mặt di truyền, tuy nhiên các lá của cùng một cây thường khác nhau về hình dạng và kích thước, chẳng hạn như tùy thuộc vào lượng ánh sáng xung quanh mà chúng nhận được. RECAP Sự thay đổi tiến hóa có thể được quan sát trực tiếp trong các quần thể sinh học. Chọn lọc tự nhiên là một trong những cơ chế chính dẫn đến sự tiến hóa. Nó tác động lên biến thể di truyền, cần thiết cho sự thay đổi tiến hóa xảy ra. â€¢ Bạn sẽ trả lời thế nào khi có người nói rằng tiến hóa "chỉ là một lý thuyết"? Xem trang 428-430 – Trình bày rõ nguyên tắc chọn lọc tự nhiên và giải thích chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thay đổi tiến hóa như thế nào. Xem trang 428-429 – Bạn nghĩ điều gì là quan trọng nhất trong số những khám phá và đột phá công nghệ đã mang lại cho các nhà sinh vật học sự hiểu biết thấu đáo hơn về quá trình tiến hóa kể từ thời Darwin? Xem trang 430-431 và Hình 21.2 Mặc dù tầm quan trọng của chọn lọc tự nhiên đối với tiến hóa đã được xác nhận trong hàng nghìn nghiên cứu khoa học, nhưng đó không phải là quá trình duy nhất thúc đẩy tiến hóa. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một cái nhìn đầy đủ hơn về các quá trình tiến hóa và cách chúng vận hành.Không có cá thể lưỡng bội nào có thể có nhiều hơn hai alen. Vốn gen của quần thể 21.3 Nhóm gen Vốn gen là tổng của tất cả các alen được tìm thấy trong một quần thể hoặc tại một locus cụ thể trong quần thể đó. Hình này cho thấy vốn gen của một locus X trong quần thể sinh vật lưỡng bội. Tần số alen trong trường hợp này là 0,20 đối với Xv 0,50 đối với X2 và 0,30 đối với X3 (xem Hình 21 .10). một kiểu gen (ví dụ: các cá thể AA và Aa có thể giống hệt nhau về kiểu hình). Ngoài ra, như chúng tôi đã mô tả trong Phần 20.4, một kiểu gen nhất định có thể tạo ra các kiểu hình khác nhau tùy thuộc vào điều kiện môi trường gặp phải trong quá trình phát triển. Ví dụ, các tế bào của tất cả các lá trên cây hoặc cây bụi thường giống nhau về mặt di truyền, tuy nhiên các lá của cùng một cây thường khác nhau về hình dạng và kích thước, chẳng hạn như tùy thuộc vào lượng ánh sáng xung quanh mà chúng nhận được. RECAP Sự thay đổi tiến hóa có thể được quan sát trực tiếp trong các quần thể sinh học. Chọn lọc tự nhiên là một trong những cơ chế chính dẫn đến sự tiến hóa. Nó tác động lên biến thể di truyền, cần thiết cho sự thay đổi tiến hóa xảy ra. “Bạn sẽ trả lời thế nào khi có người nói rằng tiến hóa "chỉ là một lý thuyết"? Xem trang 428-430 – Trình bày rõ nguyên tắc chọn lọc tự nhiên và giải thích chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thay đổi tiến hóa như thế nào. Xem trang 428-429 – Bạn nghĩ điều gì là quan trọng nhất trong số những khám phá và đột phá công nghệ đã mang lại cho các nhà sinh vật học sự hiểu biết thấu đáo hơn về quá trình tiến hóa kể từ thời Darwin? Xem trang 430-431 và Hình 21.2 Mặc dù tầm quan trọng của chọn lọc tự nhiên đối với tiến hóa đã được xác nhận trong hàng nghìn nghiên cứu khoa học, nhưng đó không phải là quá trình duy nhất thúc đẩy tiến hóa. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một cái nhìn đầy đủ hơn về các quá trình tiến hóa và cách chúng vận hành.â€¢ Bạn sẽ trả lời thế nào khi có người nói rằng tiến hóa "chỉ là một lý thuyết"? Xem trang 428-430 – Trình bày rõ nguyên tắc chọn lọc tự nhiên và giải thích chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thay đổi tiến hóa như thế nào. Xem trang 428-429 – Bạn nghĩ điều gì là quan trọng nhất trong số những khám phá và đột phá công nghệ đã mang lại cho các nhà sinh vật học sự hiểu biết thấu đáo hơn về quá trình tiến hóa kể từ thời Darwin? Xem trang 430-431 và Hình 21.2 Mặc dù tầm quan trọng của chọn lọc tự nhiên đối với tiến hóa đã được xác nhận trong hàng nghìn nghiên cứu khoa học, nhưng đó không phải là quá trình duy nhất thúc đẩy tiến hóa. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một cái nhìn đầy đủ hơn về các quá trình tiến hóa và cách chúng vận hành.“Bạn sẽ trả lời thế nào khi có người nói rằng tiến hóa "chỉ là một lý thuyết"? Xem trang 428-430 – Trình bày rõ nguyên tắc chọn lọc tự nhiên và giải thích chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thay đổi tiến hóa như thế nào. Xem trang 428-429 – Bạn nghĩ điều gì là quan trọng nhất trong số những khám phá và đột phá công nghệ đã mang lại cho các nhà sinh vật học sự hiểu biết thấu đáo hơn về quá trình tiến hóa kể từ thời Darwin? Xem trang 430-431 và Hình 21.2 Mặc dù tầm quan trọng của chọn lọc tự nhiên đối với tiến hóa đã được xác nhận trong hàng nghìn nghiên cứu khoa học, nhưng đó không phải là quá trình duy nhất thúc đẩy tiến hóa. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một cái nhìn đầy đủ hơn về các quá trình tiến hóa và cách chúng vận hành.

 Cơ chế tiến hóa Cơ chế biến đổi tiến hóa là gì? Mặc dù từ " sự tiến hóa" thường được dùng theo nghĩa chung có nghĩa đơn giản là "thay đổi" sự tiến hóa trong bối cảnh sinh học đề cập cụ thể đến những thay đổi trong cấu trúc di truyền của quần thể theo thời gian. Những thay đổi phát triển xảy ra ở một cá thể trong suốt vòng đời không phải là kết quả của sự thay đổi tiến hóa. Tiến hóa là sự thay đổi di truyền xảy ra

trong một quần thể - một nhóm cá thể của một loài sống và giao phối với nhau trong một khu vực địa lý cụ thể. Điều quan trọng cần nhớ là các cá nhân không tiến hóa; dân số làm. Chọn lọc tự nhiên là một cơ chế tiến hóa quan trọng, nhưng nó không hoạt động một mình. Bốn quá trình bổ sung - đột biến, dòng gen, trôi dạt di truyền và giao phối không ngẫu nhiên - ảnh hưởng đến cấu trúc di truyền của quần thể theo thời gian và do đó có thể dẫn đến tiến hóa. Đột biến tạo ra biến dị di truyền Nguồn biến dị di truyền là đột biến. Như được mô tả trong Phần 15.1, đột biến là bất kỳ sự thay đổi nào trong trình tự nucleotide của DNA của sinh vật. Quá trình sao chép DNA không hoàn hảo và một số thay đổi xuất hiện hầu như mỗi khi bộ gen được sao chép. Đột biến xảy ra ngẫu nhiên liên quan đến chi phí hoặc lợi ích của chúng đối với sinh vật; chính sự chọn lọc tự nhiên tác động lên sự biến đổi ngẫu nhiên này dẫn đến sự thích nghi. Hầu hết các đột biến đều có hại cho vật mang chúng (đột biến có hại) hoặc không có tác dụng gì (đột biến trung tính). Nhưng một số đột biến là có lợi, và ngay cả các alen trung tính hoặc có hại trước đây cũng có thể trở nên có lợi nếu điều kiện môi trường thay đổi. Ngoài ra, đột biến có thể khôi phục lại biến thể di truyền mà các cơ chế tiến hóa khác đã loại bỏ. Như vậy đột biến vừa tạo ra vừa giúp duy trì biến dị di truyền trong quần thể. Tỷ lệ đột biến có thể rất cao, đặc biệt ở virus, một số virus có tỷ lệ đột biến cao tới 10-3 thay đổi trên mỗi nucleotide trong mỗi thế hệ. Sự tiến hóa nhanh chóng của vi rút cúm thách thức việc sản xuất vắc xin hiệu quả, như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này. Ở một số gen của sinh vật nhân chuẩn, tỷ lệ đột biến thấp hơn nhiều (theo thứ tự 10-8 đến 10-9 thay đổi trên mỗi cặp bazơ trong mỗi thế hệ). Tuy nhiên, ngay cả tỷ lệ đột biến tổng thể thấp cũng tạo ra biến thể di truyền đáng kể vì mỗi gen trong số lượng lớn gen có thể thay đổi và do nhiều quần thể chứa số lượng lớn cá thể. Ví dụ: nếu xác suất xảy ra đột biến điểm (thêm, xóa hoặc thay thế một bazơ) là 10-9 trên mỗi cặp bazơ trong mỗi thế hệ, thì mỗi giao tử của con người - DNA chứa 3 x 109 cặp bazơ - trung bình sẽ có ba đột biến điểm mới (3 x 109 x 10-9 = 3), và mỗi hợp tử lưỡng bội sẽ mang trung bình sáu đột biến mới. Do đó, dân số hiện nay khoảng 7 tỷ người được cho là sẽ mang khoảng 42 tỷ đột biến mới (tức là,những thay đổi trong trình tự nucleotide của DNA mà thế hệ trước đó không có). Vì vậy, mặc dù tỷ lệ đột biến ở người thấp, quần thể người vẫn chứa đựng những biến thể di truyền khổng lồ mà các cơ chế tiến hóa khác có thể tác động. Chọn lọc các chồi ngọn Lựa chọn các cụm hoa Bắp cải Lựa chọn các chồi bên Brassica oleracea (một loại mù tạt dại phổ biến) Chọn lọc thân và hoa Chọn lọc thân Cải Brussels Cải xoăn Kohlrabi Cải xoăn 21.4 Nhiều loại rau từ một loài Tất cả các loại cây trồng được trình bày ở đây đều có nguồn gốc từ một loài hoang dã duy nhất loài mù tạt. Các nhà nông nghiệp châu Âu đã sản xuất ra những loài cây trồng này bằng cách chọn lọc và nhân giống những cây có chồi, thân, lá hoặc hoa lớn bất thường. Các kết quả chứng minh số lượng lớn các biến thể có trong vốn gen của loài tổ tiên. Hãy nhớ lại Phần 21.1 rằng nguồn gen là tổng của các biến thể di truyền trong quần thể. Đột biến thêm các alen mới vào vốn gen. Các nhà sinh học sử dụng hai thước đo đơn giản để mô tả sự biến đổi trong một nhóm gen nhất định. Tỷ lệ của mỗi alen trong vốn gen là tần số alen của nó. Tương tự, tỷ lệ mỗi kiểu gen giữa các cá thể trong quần thể chính là tần số kiểu gen của nó. Việc tính toán tần số alen và kiểu gen trong quần thể cho phép các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa, như sẽ được mô tả trong Phần 21.3. Sự chọn lọc tác động lên biến dị di truyền dẫn đến các kiểu hình mới. Kết quả của đột biến là vốn gen của gần như tất cả các quần thể đều chứa biến thể ở nhiều tính trạng. Việc lựa chọn biến thể này có thể tạo ra sự thay đổi tiến hóa nhanh chóng và quá trình tiến hóa có thể diễn ra theo nhiều hướng khác nhau. Ví dụ, chọn lọc nhân tạo - sự lựa chọn có chủ đích các kiểu hình cụ thể của con người - trên các đặc điểm khác nhau trong một loài mù tạt hoang dã ở châu Âu đã dẫn đến nhiều loại cây trồng khác nhau (Hình 21.4). Các nhà nông học có thể đạt được những kết quả này nhờ vào nguồn gen của quần thể mù tạt ban đầuCác nhà sinh học sử dụng hai thước đo đơn giản để mô tả sự biến đổi trong một nhóm gen nhất định. Tỷ lệ của mỗi alen trong vốn gen là tần số alen của nó. Tương tự, tỷ lệ mỗi kiểu gen giữa các cá thể trong quần thể chính là tần số kiểu gen của nó. Việc tính toán tần số alen và kiểu gen trong quần thể cho phép các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa, như sẽ được mô tả trong Phần 21.3. Sự chọn lọc tác động lên biến dị di truyền dẫn đến các kiểu hình mới. Kết quả của đột biến là vốn gen của gần như tất cả các quần thể đều chứa biến thể ở nhiều tính trạng. Việc lựa chọn biến thể này có thể tạo ra sự thay đổi tiến hóa nhanh chóng và quá trình tiến hóa có thể diễn ra theo nhiều hướng khác nhau. Ví dụ, chọn lọc nhân tạo - sự lựa chọn có chủ đích các kiểu hình cụ thể của con người - trên các đặc điểm khác nhau trong một loài mù tạt hoang dã ở châu Âu đã dẫn đến nhiều loại cây trồng khác nhau (Hình 21.4). Các nhà nông học có thể đạt được những kết quả này nhờ vào nguồn gen của quần thể mù tạt ban đầuCác nhà sinh học sử dụng hai thước đo đơn giản để mô tả sự

biến đổi trong một nhóm gen nhất định. Tỷ lệ của mỗi alen trong vốn gen là tần số alen của nó. Tương tự, tỷ lệ mỗi kiểu gen giữa các cá thể trong quần thể chính là tần số kiểu gen của nó. Việc tính toán tần số alen và kiểu gen trong quần thể cho phép các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa, như sẽ được mô tả trong Phần 21.3. Sự chọn lọc tác động lên biến dị di truyền dẫn đến các kiểu hình mới. Kết quả của đột biến là vốn gen của gần như tất cả các quần thể đều chứa biến thể ở nhiều tính trạng. Việc lựa chọn biến thể này có thể tạo ra sự thay đổi tiến hóa nhanh chóng và quá trình tiến hóa có thể diễn ra theo nhiều hướng khác nhau. Ví dụ, chọn lọc nhân tạo - sự lựa chọn có chủ đích các kiểu hình cụ thể của con người - trên các đặc điểm khác nhau trong một loài mù tạt hoang dã ở châu Âu đã dẫn đến nhiều loại cây trồng khác nhau (Hình 21.4). Các nhà nông học có thể đạt được những kết quả này nhờ vào nguồn gen của quần thể mù tạt ban đầu

Selection for lateral buds



Brussels sprouts

21.5 Chọn lọc nhân tạo Charles Darwin, người nuôi chim bồ câu như một thú vui, đã ghi nhận những tác động tương tự trong chọn lọc nhân tạo và chọn lọc tự nhiên. Sự "lạ mắt"; những con chim bồ câu được hiển thị ở đây đại diện cho 3 trong số hơn 300 giống có nguồn gốc từ chim bồ câu đá hoang dã (Columba livia; trái) bằng cách chọn lọc nhân tạo trên các đặc điểm như màu sắc và sự phân bố lông. chứa sự biến đổi trong các alen của các đặc tính quan tâm (chẳng hạn như độ dày của thân hoặc số lượng lá). Như chúng tôi đã lưu ý ở Phần 21.1, Darwin đã so sánh sự chọn lọc nhân tạo này của các nhà nhân giống động vật và thực vật với chọn lọc tự nhiên. Nhiều quan sát của Darwin về bản chất của sự biến đổi và chọn lọc đều đến từ các loài thực vật và động vật được thuần hóa. Darwin đã nhân giống chim bồ câu và do đó biết được sự đa dạng đáng kinh ngạc về màu sắc, kích thước, hình dạng và hành vi mà các nhà lai tạo có thể đạt được ở những con chim này (Hình 21.5). Ông nhận ra sự tương đồng chặt chẽ giữa sự chọn lọc của các nhà lai tạo và sự chọn lọc trong tự nhiên. Chọn lọc tự nhiên tạo ra những đặc điểm giúp sinh vật tồn tại và sinh sản hiệu quả hơn; chọn lọc nhân tạo đã tạo ra những đặc điểm được các nhà lai tạo con người ưa thích hơn, vì bất kỳ lý do gì. Các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm cũng chứng minh khả năng chọn lọc dẫn đến thay đổi tiến hóa, thường dẫn đến các quần thể con cháu chứa các kiểu hình không có trong quần thể tổ tiên. Trong một thí nghiệm như vậy, các nhà điều tra, bắt đầu với quần thể ruồi giấm Drosophila melanogaster với số lượng lông bụng ở mức trung bình, đã lai tạo ra hai quần thể mới. Một quần thể được chọn có số lượng lông cao và quần thể còn lại có số lượng lông thấp. Sau 35 thế hệ, tất cả ruồi ở cả dòng có lông cao và lông thấp đều có số lượng lông nằm ngoài phạm vi được thấy trong quần thể ban đầu (Hình 21.6). Trong thí nghiệm này, chọn lọc nhân tạo đã dẫn đến sự kết hợp mới của nhiều gen khác nhau có trong quần thể ban đầu, do đó biến thể kiểu hình ở các thế hệ tiếp theo nằm ngoài biến thể kiểu hình ở quần thể ban đầu. Chọn lọc tự nhiên cũng hoạt động theo cách tương tự. Sự khác biệt nhỏ về đặc điểm giữa các cá thể làm tăng cơ hội sống sót và sinh sản của một cá thể nhất định, điều này làm tăng tần suất đặc điểm được ưa chuộng ở thế hệ tiếp theo. Một đặc điểm ưa thích tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên được gọi là sự thích nghi; từ này được sử dụng để mô tả cả đặc điểm và quá trình tạo ra đặc điểm đó. Các nhà sinh học coi một sinh vật đang thích nghi với một môi trường cụ thể khi họ có thể chứng minh rằng một sinh vật hơi khác một chút sẽ sinh sản và tồn tại kém hơn trong môi trường đó. Để hiểu sự thích nghi, các nhà sinh học so sánh hoạt động của các cá thể có đặc điểm khác nhau. Một hệ quả của quá trình quan sát tự nhiên là việc loại bỏ các đột biến có hại khỏi quần thể. Những cá thể mang đột biến có hại sẽ ít có khả năng sống sót và sinh sản,vì vậy chúng ít có khả năng truyền alen của mình cho thế hệ tiếp theo. Các nhà sinh học thường phân biệt giữa hai loại chọn lọc rộng: chọn lọc tích cực (chọn lọc những thay đổi có lợi) và chọn lọc thanh lọc (chọn lọc chống lại những thay đổi có hại). Dòng gen có thể làm thay đổi tần số alen Một số quần thể bị cô lập hoàn toàn với các quần thể khác cùng loài. Sự di cư của các cá thể và sự di chuyển của giao tử (ví dụ như trong phấn hoa) giữa các quần thể - một hiện tượng gọi là dòng gen - có thể làm thay đổi tần số alen trong quần thể. Nếu các cá thể đến sống sót Quần thể ban đầu Quần thể được chọn vì số lượng lông thấp. Lông bụng Các quần thể được chọn lọc ở mức độ thấp và cao không trùng lặp với quần thể ban đầu. Dân số được lựa chọn cho số lượng lông cao. 40 50 60 70 80 Số lượng lông 90 100 110 21.6 Chọn lọc nhân tạo tiết lộ sự biến đổi di truyền Khi các nhà điều tra đưa Drosophila melanogaster vào chọn lọc nhân tạo về số lượng lông bụng, đặc điểm đó đã tiến hóa nhanh chóng. Biểu đồ cho thấy số lượng ruồi có số lượng lông khác nhau trong quần thể ban đầu và sau 35 thế hệ chọn lọc nhân tạo để có số lượng lông thấp và cao.



434 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa 21.7 Điểm nghẽn dân số Sự tắc nghẽn dân số xảy ra khi chỉ có một số cá thể sống sót sau một sự kiện ngẫu nhiên. Kết quả có thể là sự thay đổi tần số alen trong quần thể. nếu như - ; - ^ Quần thể ban đầu có tần số alen đỏ và vàng xấp xỉ bằng nhau. Một sự kiện môi trường ngẫu nhiên làm giảm đáng kể quy mô dân số. 0 Tần số alen ở quần thể sống sót khác với tần số alen của quần thể ban đầu. Khi quần thể tăng lên sau sự kiện thắt cổ chai, tần số alen của nó phản ánh quần thể còn sống sót (nhiều alen đỏ hơn vàng). và sinh sản ở vị trí mới, chúng có thể thêm các alen mới vào vốn gen của quần thể hoặc có thể thay đổi

tần số các alen có trong quần thể ban đầu. Khoảng 35.000 năm trước, con người hiện đại đã mở rộng phạm vi của họ sang phạm vi của người Neanderthal ở Châu Âu và Tây Á. Mặc dù con người hiện đại đã thay thế phần lớn người Neanderthal trong 7.000 năm tiếp theo, một số giao phối giữa các quần thể này đã xảy ra, bằng chứng là sự hiện diện của một tỷ lệ nhỏ gen của người Neanderthal trong quần thể người hiện đại phi châu Phi. Sự kết hợp các gen của người Neanderthal là một ví dụ về dòng gen. Những đặc điểm như tóc đỏ (thường thấy ở quần thể người Neanderthal) có thể đã xâm nhập vào quần thể người hiện đại theo cách này. Sự trôi dạt di truyền có thể gây ra những thay đổi lớn trong các quần thể nhỏ. Ở những quần thể nhỏ, sự trôi dạt di truyền - những thay đổi ngẫu nhiên về tần số alen từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo - có thể tạo ra những thay đổi lớn về tần số alen theo thời gian. Các alen có hại có thể tăng tần số và các alen có lợi hiếm gặp có thể bị mất đi. Ngay cả trong các quần thể lớn, sự trôi dạt di truyền có thể ảnh hưởng đến tần số của các alen trung tính (không ảnh hưởng đến tỷ lệ sống sót và sinh sản của các cá thể mang chúng). Để minh họa tác động của sự trôi dạt di truyền, giả sử chỉ có hai con cái trong một quần thể nhỏ chuột màu nâu bình thường và một trong số những con cái này mang một alen trội mới phát sinh tạo ra lông đen. Ngay cả khi không có bất kỳ sự chọn lọc nào, khó có khả năng hai con cái sẽ sinh ra số lượng con giống hệt nhau. Ngay cả khi chúng sinh ra số lứa đẻ giống hệt nhau và số lứa đẻ giống nhau, thì những sự kiện ngẫu nhiên không liên quan gì đến các đặc điểm di truyền vẫn có khả năng dẫn đến tỷ lệ tử vong khác nhau ở con cái của chúng. Ví dụ, nếu mỗi con cái sinh ra một lứa, nhưng một trận lũ lụt bao trùm tổ của con cái màu đen và giết chết nó cùng con cái, thì alen mới có thể bị mất khỏi quần thể chỉ sau một thế hệ. Ngược lại, nếu lứa con cái màu nâu bị mất đi, thì tần số alen (và kiểu hình) mới phát sinh của lông đen sẽ tăng lên đáng kể chỉ sau một thế hệ. Sự trôi dạt di truyền đặc biệt mạnh mẽ khi quần thể bị giảm kích thước đáng kể. .Ngay cả những quần thể thường có quy mô lớn đôi khi cũng có thể phải trải qua những điều kiện môi trường mà chỉ một số lượng nhỏ cá thể có thể sống sót, một tình huống được gọi là tắc nghẽn dân số. Tác động của sự trôi dạt di truyền trong tình huống như vậy được minh họa trong Hình 21.7, trong đó đậu đỏ và đậu vàng đại diện cho hai alen của một gen. Hầu hết các hạt đậu trong mẫu nhỏ của "quần thể" đó là "sống sót" sự kiện thắt cổ chai chỉ tình cờ có màu đỏ, vì vậy quần thể mới có tần suất đậu đỏ cao hơn nhiều so với thế hệ trước. Trong một quần thể thực tế, tần số alen đỏ và vàng sẽ được mô tả là "trôi dạt". Một quần thể bị buộc phải vượt qua một nút thắt cổ chai có khả năng mất đi nhiều biến thể di truyền. Ví dụ, khi người châu Âu lần đầu tiên đến Bắc Mỹ, hàng triệu con gà thảo nguyên lớn hơn (Tympanuchus cupido) sinh sống ở vùng thảo nguyên Trung Tây. Do nạn săn bắt và phá hủy môi trường sống của những người định cư mới, quần thể loài này ở Illinois đã giảm mạnh từ khoảng 100 triệu con chim vào năm 1900 xuống còn dưới 50 cá thể vào những năm 1990. So sánh DNA từ các loài chim được thu thập vào giữa thế kỷ 20 với DNA từ quần thể còn sống sót vào những năm 1990 cho thấy gà đồng cỏ Illinois đã mất phần lớn sự đa dạng di truyền của chúng. Mất biến thể di truyền trong các quần thể nhỏ là một trong những vấn đề mà các nhà sinh học phải đối mặt khi cố gắng bảo vệ các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Sự trôi dạt di truyền có thể có tác động tương tự khi một số cá thể tiên phong xâm chiếm một khu vực mới. Do kích thước nhỏ nên quần thể xâm chiếm khó có thể sở hữu tất cả các alen được tìm thấy trong vốn gen của quần thể nguồn. Kết quả làm giảm biến thể di truyền, được gọi là hiệu ứng sáng lập, tương đương với kết quả ở một quần thể lớn bị giảm do tắc nghẽn. Ví dụ, khi một số người di cư qua eo biển Bering để xâm chiếm châu Mỹ, họ đã mang theo một mẫu nhỏ về sự đa dạng di truyền hiện có ở các quần thể châu Á. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .2 Sự trôi dạt di truyền [â– UsS Lifel 0e.com/at21 .2 Giao phối không ngẫu nhiên có thể thay đổi tần số kiểu gen hoặc alen Các kiểu giao phối thường làm thay đổi tần số kiểu gen vì các cá thể trong quần thể không chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên. Ví dụ, hiện tượng tự thụ tinh phổ biến ở nhiều nhóm sinh vật, đặc biệt là thực vật. Bất cứ khi nào các cá thể ưu tiên giao phối với các cá thể khác có cùng kiểu gen (bao gồm cả chính chúng), các kiểu gen đồng hợp tử sẽ tăng lên và các kiểu gen dị hợp tử sẽ giảm dần theo tần số theo thời gian. Cácvì vậy dân số mới có tần suất đậu đỏ cao hơn nhiều so với thế hệ trước. Trong một quần thể thực tế, tần số alen đỏ và vàng sẽ được mô tả là "trôi dạt". Một quần thể bị buộc phải vượt qua một nút thắt cổ chai có khả năng mất đi nhiều biến thể di truyền. Ví dụ, khi người châu Âu lần đầu tiên đến Bắc Mỹ, hàng triệu con gà thảo nguyên lớn hơn (Tympanuchus cupido) sinh sống ở vùng thảo nguyên Trung Tây. Do nạn săn bắt và phá hủy môi trường sống của những người định cư mới, quần thể loài này ở Illinois đã giảm mạnh từ khoảng 100 triệu con chim vào năm 1900 xuống còn dưới 50 cá thể vào những năm 1990. So sánh DNA từ các loài chim được thu thập vào giữa thế kỷ 20 với DNA từ quần thể còn sống sót vào những năm 1990 cho thấy gà

đồng cỏ Illinois đã mất phần lớn sự đa dạng di truyền của chúng. Mất biến thể di truyền trong các quần thể nhỏ là một trong những vấn đề mà các nhà sinh học phải đối mặt khi cố gắng bảo vệ các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Sự trôi dạt di truyền có thể có tác động tương tự khi một số cá thể tiên phong xâm chiếm một khu vực mới. Do kích thước nhỏ nên quần thể xâm chiếm khó có thể sở hữu tất cả các alen được tìm thấy trong vốn gen của quần thể nguồn. Kết quả làm giảm biến thể di truyền, được gọi là hiệu ứng sáng lập, tương đương với kết quả ở một quần thể lớn bị giảm do tắc nghẽn. Ví dụ, khi một số người di cư qua eo biển Bering để xâm chiếm châu Mỹ, họ đã mang theo một mẫu nhỏ về sự đa dạng di truyền hiện có ở các quần thể châu Á. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .2 Sự trôi dạt di truyền [â– UsS Lifel 0e.com/at21 .2 Giao phối không ngẫu nhiên có thể thay đổi tần số kiểu gen hoặc alen Các kiểu giao phối thường làm thay đổi tần số kiểu gen vì các cá thể trong quần thể không chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên. Ví dụ, hiện tượng tự thụ tinh phổ biến ở nhiều nhóm sinh vật, đặc biệt là thực vật. Bất cứ khi nào các cá thể ưu tiên giao phối với các cá thể khác có cùng kiểu gen (bao gồm cả chính chúng), các kiểu gen đồng hợp tử sẽ tăng lên và các kiểu gen dị hợp tử sẽ giảm dần theo tần số theo thời gian. Cácvì vậy dân số mới có tần suất đậu đỏ cao hơn nhiều so với thế hệ trước. Trong một quần thể thực tế, tần số alen đỏ và vàng sẽ được mô tả là "trôi dạt". Một quần thể bị buộc phải vượt qua một nút thắt cổ chai có khả năng mất đi nhiều biến thể di truyền. Ví dụ, khi người châu Âu lần đầu tiên đến Bắc Mỹ, hàng triệu con gà thảo nguyên lớn hơn (Tympanuchus cupido) sinh sống ở vùng thảo nguyên Trung Tây. Do nạn săn bắt và phá hủy môi trường sống của những người định cư mới, quần thể loài này ở Illinois đã giảm mạnh từ khoảng 100 triệu con chim vào năm 1900 xuống còn dưới 50 cá thể vào những năm 1990. So sánh DNA từ các loài chim được thu thập vào giữa thế kỷ 20 với DNA từ quần thể còn sống sót vào những năm 1990 cho thấy gà đồng cỏ Illinois đã mất phần lớn sự đa dạng di truyền của chúng. Mất biến thể di truyền trong các quần thể nhỏ là một trong những vấn đề mà các nhà sinh học phải đối mặt khi cố gắng bảo vệ các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Sự trôi dạt di truyền có thể có tác động tương tự khi một số cá thể tiên phong xâm chiếm một khu vực mới. Do kích thước nhỏ nên quần thể xâm chiếm khó có thể sở hữu tất cả các alen được tìm thấy trong vốn gen của quần thể nguồn. Kết quả làm giảm biến thể di truyền, được gọi là hiệu ứng sáng lập, tương đương với kết quả ở một quần thể lớn bị giảm do tắc nghẽn. Ví dụ, khi một số người di cư qua eo biển Bering để xâm chiếm châu Mỹ, họ đã mang theo một mẫu nhỏ về sự đa dạng di truyền hiện có ở các quần thể châu Á. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .2 Sự trôi dạt di truyền [â– UsS Lifel 0e.com/at21 .2 Giao phối không ngẫu nhiên có thể thay đổi tần số kiểu gen hoặc alen Các kiểu giao phối thường làm thay đổi tần số kiểu gen vì các cá thể trong quần thể không chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên. Ví dụ, hiện tượng tự thụ tinh phổ biến ở nhiều nhóm sinh vật, đặc biệt là thực vật. Bất cứ khi nào các cá thể ưu tiên giao phối với các cá thể khác có cùng kiểu gen (bao gồm cả chính chúng), các kiểu gen đồng hợp tử sẽ tăng lên và các kiểu gen dị hợp tử sẽ giảm dần theo tần số theo thời gian. CácMất biến thể di truyền trong các quần thể nhỏ là một trong những vấn đề mà các nhà sinh học phải đối mặt khi cố gắng bảo vệ các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Sự trôi dạt di truyền có thể có tác động tương tự khi một số cá thể tiên phong xâm chiếm một khu vực mới. Do kích thước nhỏ nên quần thể xâm chiếm khó có thể sở hữu tất cả các alen được tìm thấy trong vốn gen của quần thể nguồn. Kết quả làm giảm biến thể di truyền, được gọi là hiệu ứng sáng lập, tương đương với kết quả ở một quần thể lớn bị giảm do tắc nghẽn. Ví dụ, khi một số người di cư qua eo biển Bering để xâm chiếm châu Mỹ, họ đã mang theo một mẫu nhỏ về sự đa dạng di truyền hiện có ở các quần thể châu Á. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .2 Sự trôi dạt di truyền [â– UsS Lifel 0e.com/at21 .2 Giao phối không ngẫu nhiên có thể thay đổi tần số kiểu gen hoặc alen Các kiểu giao phối thường làm thay đổi tần số kiểu gen vì các cá thể trong quần thể không chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên. Ví dụ, hiện tượng tự thụ tinh phổ biến ở nhiều nhóm sinh vật, đặc biệt là thực vật. Bất cứ khi nào các cá thể ưu tiên giao phối với các cá thể khác có cùng kiểu gen (bao gồm cả chính chúng), các kiểu gen đồng hợp tử sẽ tăng lên và các kiểu gen dị hợp tử sẽ giảm dần theo tần số theo thời gian. CácMất biến thể di truyền trong các quần thể nhỏ là một trong những vấn đề mà các nhà sinh học phải đối mặt khi cố gắng bảo vệ các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Sự trôi dạt di truyền có thể có tác động tương tự khi một số cá thể tiên phong xâm chiếm một khu vực mới. Do kích thước nhỏ nên quần thể xâm chiếm khó có thể sở hữu tất cả các alen được tìm thấy trong vốn gen của quần thể nguồn. Kết quả làm giảm biến thể di truyền, được gọi là hiệu ứng sáng lập, tương đương với kết quả ở một quần thể lớn bị giảm do tắc nghẽn. Ví dụ, khi một số người di cư qua eo biển Bering để xâm chiếm châu Mỹ, họ đã mang theo một mẫu nhỏ về sự đa dạng di truyền hiện có ở các quần thể châu Á. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .2 Sự trôi dạt di

truyền [â– UsS Lifel 0e.com/at21 .2 Giao phối không ngẫu nhiên có thể thay đổi tần số kiểu gen hoặc alen Các kiểu giao phối thường làm thay đổi tần số kiểu gen vì các cá thể trong quần thể không chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên. Ví dụ, hiện tượng tự thụ tinh phổ biến ở nhiều nhóm sinh vật, đặc biệt là thực vật. Bất cứ khi nào các cá thể ưu tiên giao phối với các cá thể khác có cùng kiểu gen (bao gồm cả chính chúng), các kiểu gen đồng hợp tử sẽ tăng lên và các kiểu gen dị hợp tử sẽ giảm dần theo tần số theo thời gian. Các

21.2 Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? 435 21.8 Lợi thế là gì? Chiếc đuôi rộng của chim góa phụ đuôi dài châu Phi đực hạn chế khả năng bay của nó. Darwin cho rằng sự tiến hóa của đặc điểm dường như không thích nghi này là do chọn lọc giới tính. tác dụng ngược lại (nhiều dị hợp tử hơn, ít đồng hợp tử hơn) được mong đợi khi các cá thể giao phối chủ yếu hoặc hoàn toàn với các cá thể có kiểu gen khác nhau. Các hệ thống giao phối không ngẫu nhiên không ảnh hưởng đến thành công sinh sản tương đối của các cá thể tạo ra những thay đổi về tần số kiểu gen nhưng không ảnh hưởng đến tần số alen và do đó bản thân chúng không gây ra sự thay đổi tiến hóa trong quần thể. Tuy nhiên, các hệ thống giao phối không ngẫu nhiên dẫn đến thành công sinh sản khác nhau giữa các cá thể thực sự tạo ra sự thay đổi tần số alen từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo. Lựa chọn giới tính xảy ra khi các cá thể của một giới tính thích giao phối với những cá thể cụ thể khác giới hơn là ngẫu nhiên. Lựa chọn giới tính lần đầu tiên được đề xuất bởi Charles Darwin, người đã phát triển ý tưởng giải thích sự tiến hóa của những đặc điểm dễ thấy có vẻ như cản trở sự sống sót, chẳng hạn như màu sắc tươi sáng, đuôi dài và các màn tán tỉnh phức tạp ở con đực của nhiều loài. Ông đưa ra giả thuyết rằng những đặc điểm này hoặc là cải thiện khả năng của người mang chúng trong việc cạnh tranh để tiếp cận bạn tình (chọn lọc cùng giới tính) hoặc làm cho người mang chúng trở nên hấp dẫn hơn đối với các thành viên khác giới (chọn lọc liên giới tính). Khái niệm lựa chọn giới tính đã bị bỏ qua hoặc bị nghi ngờ trong nhiều thập kỷ, nhưng các cuộc điều tra gần đây đã chứng minh tầm quan trọng của nó. Darwin lập luận rằng trong khi chọn lọc tự nhiên thường ưu tiên những đặc điểm giúp nâng cao khả năng sống sót của con cái hoặc con cháu của chúng, thì chọn lọc giới tính chủ yếu là nhằm sinh sản thành công. Một con vật sống sót nhưng không thể sinh sản sẽ không đóng góp được gì cho thế hệ tiếp theo. Do đó, chọn lọc giới tính có thể ưu tiên những đặc điểm giúp nâng cao cơ hội sinh sản của một cá thể ngay cả khi chúng làm giảm cơ hội sống sót của cá thể đó. Ví dụ: con cái có nhiều khả năng nhìn thấy hoặc nghe thấy con đực có đặc điểm dễ thấy hơn (và do đó có nhiều khả năng giao phối với những con đực đó hơn), mặc dù đặc điểm dễ thấy đó có thể làm tăng khả năng con đực bị kẻ săn mồi nhìn thấy hoặc nghe thấy. . Tín hiệu tình dục cũng có thể chỉ ra một kiểu gen thành công ở con đực. Ví dụ, ở nhiều loài ếch, con cái thích con đực NVESTIGATINGLIFE ^^ ^^ ^^ ^^ H 21.9 Lựa chọn giới tính trong hành động Nhà sinh thái học hành vi Malte Andersson đã kiểm tra giả thuyết của Darwin rằng đuôi dài quá mức tiến hóa ở chim góa phụ đực vì con cái ưa thích những con đực đuôi dài tăng khả năng giao phối và sinh sản thành công.3 GIẢ THUYẾT Chim góa phụ cái thích giao phối với con đực có cái đuôi dài nhất; do đó, những con đực đuôi dài hơn được ưa chuộng bởi sự chọn lọc giới tính vì chúng sẽ sinh ra nhiều con hơn. Phương pháp 1 . Bắt những con đực và kéo dài hoặc rút ngắn đuôi một cách nhân tạo bằng cách cắt hoặc dán lông vũ.Trong nhóm đối chứng, cắt và thay đuôi theo chiều dài bình thường (để kiểm soát tác động của việc cắt đuôi). 2. Thả con đực để thiết lập lãnh thổ và giao phối. 3. Đếm số tổ có trứng hoặc con non trên lãnh thổ của mỗi con đực. Kết quả Những con chim góa đực có đuôi được cắt ngắn nhân tạo đã thiết lập và bảo vệ thành công các địa điểm trưng bày nhưng lại sinh ra ít con hơn so với những con đực đối chứng hoặc không bị điều khiển. Những con đực có đuôi dài nhân tạo sinh ra nhiều con nhất. kéo dài (không bị điều khiển) và thay thế) rút ngắn KẾT LUẬN Chọn lọc giới tính ở Euplectes progne đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự tiến hóa của đuôi dài ở con đực. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. "Andersson, M. 1982. Thiên nhiên 299: 818-820 với các cuộc gọi tần số thấp. Tiếng kêu của con đực thay đổi tùy theo kích thước cơ thể và tiếng kêu tần số thấp là dấu hiệu của một con ếch có thân hình lớn. Ếch biểu hiện sự tăng trưởng không xác định - nghĩa là chúng tiếp tục phát triển vô thời hạn - vì vậy ếch lớn là ếch sống lâu. Trong trường hợp này, tiếng kêu của con đực thể hiện điều được coi là tín hiệu trung thực về khả năng tồn tại của con đực trong môi trường địa phương. Một đặc điểm mà Darwin cho là do chọn lọc giới tính là chiếc đuôi đáng chú ý của loài chim góa phụ đuôi dài đực châu Phi, dài hơn đầu và thân của con chim cộng lại (Hình 21.8) và làm suy yếu khả năng bay của nó. Những con chim góa đực thường lựa chọn và bảo vệ một lãnh thổ nơi chúng thực hiện các màn tán tỉnh để thu hút con cái. Malte Andersson đã

điều tra xem liệu chọn lọc giới tính có thúc đẩy sự tiến hóa của đuôi chim góa phụ hay không (Hình 21.9). Anh ta bắt những con chim góa đực và cắt đuôi của một số cá thể trong khi kéo dài đuôi của những cá thể khác một cách giả tạo (bằng cách dán thêm lông vũ). Sau đó, anh ta cắt và dán lại lông đuôi của những con đực khác để làm vật kiểm soát. Khi được thả ra, cả con đực đuôi ngắn và đuôi dài đều bảo vệ thành công lãnh thổ trưng bày của mình, cho thấy rằng đuôi dài không mang lại lợi thế trong cuộc cạnh tranh giữa con đực và con đực.chúng tiếp tục phát triển vô thời hạn - vì vậy một con ếch lớn là một con ếch sống lâu. Trong trường hợp này, tiếng kêu của con đực thể hiện điều được coi là tín hiệu trung thực về khả năng tồn tại của con đực trong môi trường địa phương. Một đặc điểm mà Darwin cho là do chọn lọc giới tính là chiếc đuôi đáng chú ý của loài chim góa phụ đuôi dài đực châu Phi, dài hơn đầu và thân của con chim cộng lại (Hình 21.8) và làm suy yếu khả năng bay của nó. Những con chim góa đực thường lựa chọn và bảo vệ một lãnh thổ nơi chúng thực hiện các màn tán tỉnh để thu hút con cái. Malte Andersson đã điều tra xem liệu chọn lọc giới tính có thúc đẩy sự tiến hóa của đuôi chim góa phụ hay không (Hình 21.9). Anh ta bắt những con chim góa đực và cắt đuôi của một số cá thể trong khi kéo dài đuôi của những cá thể khác một cách giả tạo (bằng cách dán thêm lông vũ). Sau đó, anh ta cắt và dán lại lông đuôi của những con đực khác để làm vật kiểm soát. Khi được thả ra, cả con đực đuôi ngắn và đuôi dài đều bảo vệ thành công lãnh thổ trưng bày của mình, cho thấy rằng đuôi dài không mang lại lợi thế trong cuộc cạnh tranh giữa con đực và con đực.chúng tiếp tục phát triển vô thời hạn - vì vậy một con ếch lớn là một con ếch sống lâu. Trong trường hợp này, tiếng kêu của con đực thể hiện điều được coi là tín hiệu trung thực về khả năng tồn tại của con đực trong môi trường địa phương. Một đặc điểm mà Darwin cho là do chọn lọc giới tính là chiếc đuôi đáng chú ý của loài chim góa phụ đuôi dài đực châu Phi, dài hơn đầu và thân của con chim cộng lại (Hình 21.8) và làm suy yếu khả năng bay của nó. Những con chim góa đực thường lựa chọn và bảo vệ một lãnh thổ nơi chúng thực hiện các màn tán tỉnh để thu hút con cái. Malte Andersson đã điều tra xem liệu chọn lọc giới tính có thúc đẩy sự tiến hóa của đuôi chim góa phụ hay không (Hình 21.9). Anh ta bắt những con chim góa đực và cắt đuôi của một số cá thể trong khi kéo dài đuôi của những cá thể khác một cách giả tạo (bằng cách dán thêm lông vũ). Sau đó, anh ta cắt và dán lại lông đuôi của những con đực khác để làm vật kiểm soát. Khi được thả ra, cả con đực đuôi ngắn và đuôi dài đều bảo vệ thành công lãnh thổ trưng bày của mình, cho thấy rằng đuôi dài không mang lại lợi thế trong cuộc cạnh tranh giữa con đực và con đực.

436 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa Tuy nhiên, những con đực có đuôi dài nhân tạo thu hút con cái nhiều hơn khoảng bốn lần so với những con đực có đuôi ngắn. Tại sao chim góa cái lại thích con đực có đuôi dài? Các nhà sinh học đã phát triển một số giả thuyết. Một khả năng là khả năng phát triển và duy trì một đặc điểm đắt giá như đuôi dài có thể cho thấy con đực mang đặc điểm đó rất mạnh mẽ và khỏe mạnh. Nếu vậy, thì những con cái bị thu hút bởi những cái đuôi dài sẽ bị thu hút gián tiếp bởi những con đực khỏe mạnh, mạnh mẽ, có thể mang những gen có lợi sẽ dẫn đến khả năng sống sót cao ở con cái của chúng. Một khả năng khác là con cái đánh giá kích thước cơ thể của con đực dựa trên chiều dài tổng thể của nó và chúng thích con đực lớn hơn. Cũng có thể chiếc đuôi dài kích thích hệ thống thị giác của phụ nữ vì những lý do không liên quan đến bất kỳ khía cạnh nào về sức khỏe hoặc sinh lực của nam giới; lý do tại sao con cái thích những đặc điểm được lựa chọn theo giới tính không phải lúc nào cũng rõ ràng. Điều rõ ràng là sở thích của phụ nữ thường dẫn đến sự phát triển của các cách trang điểm và màn giao phối ấn tượng của nam giới. RECAP Cơ chế tiến hóa là các quá trình làm thay đổi cấu trúc di truyền của quần thể. Những cơ chế này bao gồm chọn lọc tự nhiên, đột biến, dòng gen, trôi dạt di truyền và giao phối không ngẫu nhiên. ™ Phân biệt giữa chọn lọc tích cực và chọn lọc thanh lọc. Xem trang. 433 â€¢ Giải thích tại sao sự trôi dạt di truyền có thể gây ra những thay đổi lớn ở các quần thể nhỏ. Xem trang. 434 và Hình 21.7 â€¢ Mô tả một số ví dụ khác (ngoài những ví dụ được mô tả trong cuốn sách này) về những đặc điểm có thể đã tiến hóa thông qua chọn lọc giới tính. CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 21.10 Tính tần số alen và kiểu gen Tần số alen và kiểu gen của một locus gen có hai alen trong quần thể có thể được tính bằng các phương trình trong bảng 1. Khi áp dụng các phương trình cho hai quần thể (bảng 2), chúng ta thấy rằng tần số của các alen A và a ở hai quần thể giống nhau, nhưng các alen được phân bố khác nhau giữa các kiểu gen dị hợp tử và đồng hợp tử. T Trong quần thể bất kỳ, trong đó N là tổng số cá thể trong quần thể: Tần số _ _ 2NAA + NAa Tần số _ _ 2Naa + NAa của alen A = P = 2N của alen a = q = 2N Tần số của kiểu gen AA = NAA/ N Tần số kiểu gen Aa = NAJN Tần số kiểu gen aa = Naa/N f Tính tần số alen và

kiểu gen của hai quần thể riêng biệt N = 200: Quần thể 1 (chủ yếu là đồng hợp tử) Quần thể 2 (chủ yếu là dị hợp tử) Naa = 90, NAg = 40 , và Naa =70 Naa = 45, NAa = 130, và Naa =25 p - 180 + 40- 0,55 r 400 P- 90,â¢30â€” Â°'55 K 400 140 + 40 .. .. q = â€” â€” â€” = 0,45 M 400 q ~ 50 + 130- 0,45 M 400 Tần số. AA = 90/200 = 0,45 Tần số. Tần số Aa = 40/200 = 0,20. aa = 70/200 = 0,35 tần số. AA = 45/200 = 0,225 Tần số. Aa = 1 30/200 = 0,65 Tần số. aa = 25/200 = 0,125 Các cơ chế tiến hóa được thảo luận cho đến nay hoạt động bằng cách thay đổi tần số alen và kiểu gen trong quần thể. Những thay đổi này được các nhà sinh vật học đo lường như thế nào? Nói cách khác,làm thế nào chúng ta biết rằng sự tiến hóa đang diễn ra? Â © Các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa như thế nào? Phần lớn quá trình tiến hóa xảy ra thông qua những thay đổi dần dần về tần số tương đối của các alen khác nhau trong quần thể từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo. Như chúng ta sẽ thấy trong Chương 24, những thay đổi lớn về di truyền cũng có thể xảy ra đột ngột, chẳng hạn như xảy ra khi hai quần thể tách biệt trước đây hợp nhất và lai tạo. Nhưng trong hầu hết các trường hợp, chúng ta có thể đo lường sự tiến hóa bằng cách xem xét những thay đổi dần dần về tần số alen và kiểu gen (hoặc kiểu hình tương ứng của chúng) trong quần thể. Sự thay đổi tiến hóa có thể được đo bằng tần số alen và kiểu gen. Để đo chính xác tần số alen trong quần thể, chúng ta cần đếm mọi alen ở mọi locus ở mỗi cá thể trong quần thể. May mắn thay, chúng ta không cần phải thực hiện các phép đo hoàn chỉnh như vậy vì chúng ta có thể ước tính tần số alen một cách đáng tin cậy cho một locus nhất định bằng cách đếm các alen trong một mẫu các cá thể trong quần thể. Tổng tần số alen tại một locus bằng 1, do đó đo dải tần số alen từ 0 đến 1. Tần số alen được tính theo công thức sau: số bản sao của alen trong quần thể ^ tổng cộng số lượng bản sao của tất cả các alen trong quần thể Nếu chỉ tìm thấy hai alen (chúng ta gọi là A và a) trong số các thành viên của quần thể lưỡng bội, thì các alen đó có thể kết hợp để tạo thành ba kiểu gen khác nhau: AA, Aa và à. Một quần thể có nhiều hơn một alen tại một locus được cho là đa hình ("nhiều dạng") tại locus đó. Áp dụng công thức trên, như trong Hình 21 .1 0, chúng ta có thể tính tần số tương đối của các alen A và a trong quần thể N cá thể: â€¢ Gọi Naa là số cá thể đồng hợp tử của alen A { AA). â€¢ Gọi NAa là số dị hợp tử {Aa). â€¢ Gọi Naa là số đồng hợp tử của alen a (aa). Lưu ý rằng NAA + NAa + Naa = N, tổng số cá thể trong quần thể và tổng số bản sao của cả hai alen có trong quần thể là 2 N, vì mỗi cá thể là lưỡng bội. Mỗi cá thể AA có hai bản sao của alen A.chúng ta không cần thực hiện các phép đo hoàn chỉnh như vậy bởi vì chúng ta có thể ước tính tần số alen một cách đáng tin cậy cho một locus nhất định bằng cách đếm các alen trong một mẫu các cá thể trong quần thể. Tổng tần số alen tại một locus bằng 1, do đó đo dải tần số alen từ 0 đến 1. Tần số alen được tính theo công thức sau: số bản sao của alen trong quần thể ^ tổng cộng số lượng bản sao của tất cả các alen trong quần thể Nếu chỉ tìm thấy hai alen (chúng ta gọi là A và a) trong số các thành viên của quần thể lưỡng bội, thì các alen đó có thể kết hợp để tạo thành ba kiểu gen khác nhau: AA, Aa và à. Một quần thể có nhiều hơn một alen tại một locus được cho là đa hình ("nhiều dạng") tại locus đó. Áp dụng công thức trên, như trong Hình 21 .1 0, chúng ta có thể tính tần số tương đối của các alen A và a trong quần thể N cá thể: â€¢ Gọi Naa là số cá thể đồng hợp tử của alen A { AA). â€¢ Gọi NAa là số dị hợp tử {Aa). â€¢ Gọi Naa là số đồng hợp tử của alen a (aa). Lưu ý rằng NAA + NAa + Naa = N, tổng số cá thể trong quần thể và tổng số bản sao của cả hai alen có trong quần thể là 2 N, vì mỗi cá thể là lưỡng bội. Mỗi cá thể AA có hai bản sao của alen A.chúng ta không cần thực hiện các phép đo hoàn chỉnh như vậy bởi vì chúng ta có thể ước tính tần số alen một cách đáng tin cậy cho một locus nhất định bằng cách đếm các alen trong một mẫu các cá thể trong quần thể. Tổng tần số alen tại một locus bằng 1, do đó đo dải tần số alen từ 0 đến 1. Tần số alen được tính theo công thức sau: số bản sao của alen trong quần thể ^ tổng cộng số lượng bản sao của tất cả các alen trong quần thể Nếu chỉ tìm thấy hai alen (chúng ta gọi là A và a) trong số các thành viên của quần thể lưỡng bội, thì các alen đó có thể kết hợp để tạo thành ba kiểu gen khác nhau: AA, Aa và à. Một quần thể có nhiều hơn một alen tại một locus được cho là đa hình ("nhiều dạng") tại locus đó. Áp dụng công thức trên, như trong Hình 21 .1 0, chúng ta có thể tính tần số tương đối của các alen A và a trong quần thể N cá thể: â€¢ Gọi Naa là số cá thể đồng hợp tử của alen A { AA). â€¢ Gọi NAa là số dị hợp tử {Aa). â€¢ Gọi Naa là số đồng hợp tử của alen a (aa). Lưu ý rằng NAA + NAa + Naa = N, tổng số cá thể trong quần thể và tổng số bản sao của cả hai alen có trong quần thể là 2 N, vì mỗi cá thể là lưỡng bội. Mỗi cá thể AA có hai bản sao của alen A.

 và mỗi cá thể Aa có một bản sao của alen A. Do đó, tổng số alen A trong quần thể là 2 NAA + NAa. Tương tự, tổng số alen a trong quần thể là 2

Naa + NAa. Nếu p đại diện cho tần số của A và q đại diện cho tần số của a thì ' IN và r IN Các tính toán trong Hình 21.10 thể hiện hai điểm quan trọng. Đầu tiên, lưu ý rằng với mỗi quần thể, p + q = 1, có nghĩa là q = 1 - p. Vì vậy, khi chỉ có hai alen tại một locus nhất định trong quần thể, chúng ta có thể tính tần số của một alen và thu được tần số của alen thứ hai bằng cách trừ. Nếu chỉ có một alen tại một locus nhất định trong quần thể thì tần số của nó là 1: Quần thể khi đó là đơn hình ("một dạng") tại locus đó và alen đó được cho là cố định. Điều thứ hai cần lưu ý là quần thể 1 (bao gồm chủ yếu là đồng hợp tử) và quần thể 2 (bao gồm chủ yếu là dị hợp tử) có cùng tần số alen đối với A và a; do đó chúng có cùng vốn gen cho locus này. Tuy nhiên, do các alen trong vốn gen được phân bố khác nhau giữa các cá thể nên tần số kiểu gen của hai quần thể cũng khác nhau. Tần số của các alen khác nhau ở mỗi locus và tần số của các kiểu gen khác nhau trong quần thể mô tả cấu trúc di truyền của quần thể đó. Tần số alen đo lượng biến thể di truyền trong quần thể; tần số kiểu gen cho thấy sự phân bố biến thể di truyền của quần thể giữa các thành viên của nó như thế nào. Các thước đo khác, chẳng hạn như tỷ lệ các locus đa hình, cũng được sử dụng để đo lường sự biến đổi trong quần thể. Với những phép đo này, có thể xem xét cấu trúc di truyền của một quần thể thay đổi như thế nào hoặc giữ nguyên như thế nào qua các thế hệ - tức là để đo lường sự thay đổi tiến hóa. Sự tiến hóa sẽ xảy ra trừ khi tồn tại những điều kiện hạn chế nhất định. Năm 1908, nhà toán học người Anh Godfrey Hardy và bác sĩ người Đức Wilhelm Weinberg đã độc lập suy luận ra những điều kiện phải chiếm ưu thế nếu cấu trúc di truyền của một quần thể muốn giữ nguyên theo thời gian. Nếu những điều kiện mà họ xác định không tồn tại thì quá trình tiến hóa sẽ xảy ra. Nguyên tắc kết quả được gọi là trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg. Trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg tạo thành một mô hình trong đó tần số alen không thay đổi qua các thế hệ và tần số kiểu gen có thể được dự đoán từ tần số alen. Kỳ vọng về trạng thái cân bằng HardyWeinberg chỉ áp dụng cho các sinh vật sinh sản hữu tính. Một số điều kiện phải được đáp ứng để một quần thể ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg (bạn nên lưu ý rằng điều kiện này tương ứng nghịch với năm cơ chế tiến hóa chính được thảo luận trong Phần 21.2): â€¢ Không có đột biến. Các alen có trong quần thể không thay đổi và không có alen mới nào được thêm vào vốn gen. â€¢ Không có sự lựa chọn giữa các kiểu gen.Các cá thể có kiểu gen khác nhau có khả năng sống sót và tỷ lệ sinh sản như nhau. â€¢ Không có dòng gen. Không có sự di chuyển của các cá thể hoặc giao tử vào hoặc ra khỏi quần thể hoặc tiếp xúc sinh sản với các quần thể khác. ™ Quy mô dân số là vô hạn. Dân số càng lớn thì ảnh hưởng của sự trôi dạt di truyền càng nhỏ. € Giao phối là ngẫu nhiên. Các cá nhân không ưu tiên chọn bạn tình có kiểu gen nhất định. Nếu những điều kiện lý tưởng này được duy trì thì sẽ có hai hậu quả lớn xảy ra. Đầu tiên, tần số của các alen tại một locus không đổi từ thế hệ này sang thế hệ khác - nghĩa là không có sự thay đổi tiến hóa nào xảy ra trong quần thể. Thứ hai, sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, các kiểu gen xuất hiện ở tần số sau: Kiểu gen AA Aa aa Tần số p2 2 pq q2 Để hiểu tại sao những hậu quả này lại quan trọng, hãy bắt đầu bằng cách xem xét một quần thể không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chẳng hạn như thế hệ I trong Hình 21 .1 1 . Điều này có thể xảy ra, ví dụ, nếu quần thể ban đầu được thành lập bởi những người di cư từ một số quần thể khác, do đó vi phạm giả định của Hardy-Weinberg về không có dòng gen. Trong ví dụ này, thế hệ I có nhiều cá thể đồng hợp tử hơn và ít cá thể dị hợp tử hơn so với dự kiến ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg (một tình trạng được gọi là thiếu hụt dị hợp tử). Ngay cả với một quần thể ban đầu không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chúng ta có thể dự đoán rằng sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, nếu các giả định Hardy-Weinberg khác không bị vi phạm, thì tần số alen sẽ không thay đổi, nhưng tần số kiểu gen sẽ quay trở lại. theo kỳ vọng của Hardy-Weinberg. Hãy cùng khám phá lý do tại sao điều này lại đúng. Ở thế hệ I của Hình 21.11, tần số của alen A (p) là 0,55. Bởi vì chúng tôi giả định rằng các cá thể chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên, không liên quan đến kiểu gen của chúng, các giao tử mang A hoặc tổ hợp một cách ngẫu nhiên - nghĩa là, như được dự đoán bởi tần số alen p và q. Trong ví dụ này, xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.Dân số càng lớn thì ảnh hưởng của sự trôi dạt di truyền càng nhỏ. € Giao phối là ngẫu nhiên. Các cá nhân không ưu tiên chọn bạn tình có kiểu gen nhất định. Nếu những điều kiện lý tưởng này được duy trì thì sẽ có hai hậu quả lớn xảy ra. Đầu

tiên, tần số của các alen tại một locus không đổi từ thế hệ này sang thế hệ khác - nghĩa là không có sự thay đổi tiến hóa nào xảy ra trong quần thể. Thứ hai, sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, các kiểu gen xuất hiện ở tần số sau: Kiểu gen AA Aa aa Tần số p2 2 pq q2 Để hiểu tại sao những hậu quả này lại quan trọng, hãy bắt đầu bằng cách xem xét một quần thể không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chẳng hạn như thế hệ I trong Hình 21 .1 1 . Điều này có thể xảy ra, ví dụ, nếu quần thể ban đầu được thành lập bởi những người di cư từ một số quần thể khác, do đó vi phạm giả định của Hardy-Weinberg về không có dòng gen. Trong ví dụ này, thế hệ I có nhiều cá thể đồng hợp tử hơn và ít cá thể dị hợp tử hơn so với dự kiến ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg (một tình trạng được gọi là thiếu hụt dị hợp tử). Ngay cả với một quần thể ban đầu không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chúng ta có thể dự đoán rằng sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, nếu các giả định Hardy-Weinberg khác không bị vi phạm, thì tần số alen sẽ không thay đổi, nhưng tần số kiểu gen sẽ quay trở lại. theo kỳ vọng của Hardy-Weinberg. Hãy cùng khám phá lý do tại sao điều này lại đúng. Ở thế hệ I của Hình 21.11, tần số của alen A (p) là 0,55. Bởi vì chúng tôi giả định rằng các cá thể chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên, không liên quan đến kiểu gen của chúng, các giao tử mang A hoặc tổ hợp một cách ngẫu nhiên - nghĩa là, như được dự đoán bởi tần số alen p và q. Trong ví dụ này, xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.Dân số càng lớn thì ảnh hưởng của sự trôi dạt di truyền càng nhỏ. € Giao phối là ngẫu nhiên. Các cá nhân không ưu tiên chọn bạn tình có kiểu gen nhất định. Nếu những điều kiện lý tưởng này được duy trì thì sẽ có hai hậu quả lớn xảy ra. Đầu tiên, tần số của các alen tại một locus không đổi từ thế hệ này sang thế hệ khác - nghĩa là không có sự thay đổi tiến hóa nào xảy ra trong quần thể. Thứ hai, sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, các kiểu gen xuất hiện ở tần số sau: Kiểu gen AA Aa aa Tần số p2 2 pq q2 Để hiểu tại sao những hậu quả này lại quan trọng, hãy bắt đầu bằng cách xem xét một quần thể không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chẳng hạn như thế hệ I trong Hình 21 .1 1 . Điều này có thể xảy ra, ví dụ, nếu quần thể ban đầu được thành lập bởi những người di cư từ một số quần thể khác, do đó vi phạm giả định của Hardy-Weinberg về không có dòng gen. Trong ví dụ này, thế hệ I có nhiều cá thể đồng hợp tử hơn và ít cá thể dị hợp tử hơn so với dự kiến ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg (một tình trạng được gọi là thiếu hụt dị hợp tử). Ngay cả với một quần thể ban đầu không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chúng ta có thể dự đoán rằng sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, nếu các giả định Hardy-Weinberg khác không bị vi phạm, thì tần số alen sẽ không thay đổi, nhưng tần số kiểu gen sẽ quay trở lại. theo kỳ vọng của Hardy-Weinberg. Hãy cùng khám phá lý do tại sao điều này lại đúng. Ở thế hệ I của Hình 21.11, tần số của alen A (p) là 0,55. Bởi vì chúng tôi giả định rằng các cá thể chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên, không liên quan đến kiểu gen của chúng, các giao tử mang A hoặc tổ hợp một cách ngẫu nhiên - nghĩa là, như được dự đoán bởi tần số alen p và q. Trong ví dụ này, xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.bắt đầu bằng cách xem xét một quần thể không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chẳng hạn như thế hệ I trong Hình 21 .1 1 . Điều này có thể xảy ra, ví dụ, nếu quần thể ban đầu được thành lập bởi những người di cư từ một số quần thể khác, do đó vi phạm giả định của Hardy-Weinberg về không có dòng gen. Trong ví dụ này, thế hệ I có nhiều cá thể đồng hợp tử hơn và ít cá thể dị hợp tử hơn so với dự kiến ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg (một tình trạng được gọi là thiếu hụt dị hợp tử). Ngay cả với một quần thể ban đầu không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chúng ta có thể dự đoán rằng sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, nếu các giả định Hardy-Weinberg khác không bị vi phạm, thì tần số alen sẽ không thay đổi, nhưng tần số kiểu gen sẽ quay trở lại. theo kỳ vọng của Hardy-Weinberg. Hãy cùng khám phá lý do tại sao điều này lại đúng. Ở thế hệ I của Hình 21.11, tần số của alen A (p) là 0,55. Bởi vì chúng tôi giả định rằng các cá thể chọn bạn tình một cách

ngẫu nhiên, không liên quan đến kiểu gen của chúng, các giao tử mang A hoặc tổ hợp một cách ngẫu nhiên - nghĩa là, như được dự đoán bởi tần số alen p và q. Trong ví dụ này, xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.bắt đầu bằng cách xem xét một quần thể không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chẳng hạn như thế hệ I trong Hình 21 .1 1 . Điều này có thể xảy ra, ví dụ, nếu quần thể ban đầu được thành lập bởi những người di cư từ một số quần thể khác, do đó vi phạm giả định của Hardy-Weinberg về không có dòng gen. Trong ví dụ này, thế hệ I có nhiều cá thể đồng hợp tử hơn và ít cá thể dị hợp tử hơn so với dự kiến ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg (một tình trạng được gọi là thiếu hụt dị hợp tử). Ngay cả với một quần thể ban đầu không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, chúng ta có thể dự đoán rằng sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, nếu các giả định Hardy-Weinberg khác không bị vi phạm, thì tần số alen sẽ không thay đổi, nhưng tần số kiểu gen sẽ quay trở lại. theo kỳ vọng của Hardy-Weinberg. Hãy cùng khám phá lý do tại sao điều này lại đúng. Ở thế hệ I của Hình 21.11, tần số của alen A (p) là 0,55. Bởi vì chúng tôi giả định rằng các cá thể chọn bạn tình một cách ngẫu nhiên, không liên quan đến kiểu gen của chúng, các giao tử mang A hoặc tổ hợp một cách ngẫu nhiên - nghĩa là, như được dự đoán bởi tần số alen p và q. Trong ví dụ này, xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.xác suất để một tinh trùng hoặc trứng cụ thể mang alen A là 0,55. Nói cách khác, 55 trong số 100 tinh trùng hoặc trứng được lấy mẫu ngẫu nhiên sẽ mang alen A. Vì q-\-p nên xác suất tinh trùng hoặc trứng mang alen là 1 - 0,55 = 0,45. Để có được xác suất hai giao tử mang A kết hợp với nhau khi thụ tinh, chúng ta nhân hai xác suất xuất hiện độc lập của chúng: pxp = p2 = (0,55)2 = 0,3025 Do đó, 0,3025, hay 30,25 phần trăm, của con cái ở thế hệ II sẽ có đồng hợp tử có kiểu gen AA. Tương tự, xác suất để hai giao tử mang a kết hợp với nhau là qxq = q2 = (o,45)2 = 0,2025, nghĩa là 20,25% thế hệ II sẽ có kiểu gen aa.

438 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa thế hệ I (Quần thể sáng lập) MM Kiểu gen AA Aa aa Tần số 0,45 0,20 0,35 kiểu gen trong quần thể (không ở trạng thái cân bằng CTNH) Tần số 0,45 + 0,10 0,10 + 0,35 alen trong quần thể ^ - y - J ^ - y p = o 55 q = 0 45 (không đổi) A Giao tử a Theo giả định về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, tần số alen p và q không đổi từ thế hệ này sang thế hệ khác. Nếu các giả định của Hardy-Weinberg bị vi phạm và tần số kiểu gen ở thế hệ bố mẹ bị thay đổi (ví dụ, do mất một số lượng lớn các cá thể AA khỏi quần thể), thì tần số alen ở thế hệ tiếp theo sẽ bị thay đổi. Tuy nhiên, dựa trên tần số alen mới, một thế hệ giao phối ngẫu nhiên khác sẽ đủ để khôi phục tần số kiểu gen về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg. T-C? h; Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .3 Cân bằng Hardy-Weinberg Lifel 0e.com/at21 .3 Thế hệ II (cân bằng Hardy-Weinberg được khôi phục) 21.11 Một thế hệ giao phối ngẫu nhiên khôi phục Cân bằng HardyWeinberg Thế hệ I của quần thể này bao gồm những người di cư từ nhiều nguồn khác nhau quần thể và do đó ban đầu không ở trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg. Sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, tần số alen không thay đổi và tần số kiểu gen trở lại mức mong đợi của Hardy-Weinberg. Độ dài các cạnh của mỗi hình chữ nhật tỷ lệ thuận với tần số alen trong quần thể; diện tích hình chữ nhật tỷ lệ thuận với tần số kiểu gen. Có hai cách để tạo ra dị

hợp tử. Tinh trùng A có thể kết hợp với trứng với xác suất là p x q; hoặc tinh trùng có thể kết hợp với trứng A, xác suất là q x p. Do đó, xác suất tổng thể để thu được dị hợp tử là 2 pq, hay 0,495 trong ví dụ này. Tần số của các kiểu gen AA, Aa và aa ở thế hệ II trong Hình 21.11 hiện đáp ứng mong đợi của Hardy-Weinberg và tần số của hai alen (p và q) không thay đổi so với thế hệ I. Những sai lệch so với trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg cho thấy rằng quá trình tiến hóa đang diễn ra Bạn có thể đã nhận ra rằng các quần thể trong tự nhiên không bao giờ đáp ứng được những điều kiện nghiêm ngặt cần thiết để đạt trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg - điều này giải thích tại sao tất cả các quần thể sinh vật đều tiến hóa. Vậy tại sao mô hình này lại được coi là quan trọng đối với việc nghiên cứu sự tiến hóa? Có hai lý do. Đầu tiên, kỳ vọng về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg rất hữu ích cho việc dự đoán tần số kiểu gen gần đúng của quần thể từ tần số alen của nó. Thứ hai - và quan trọng nhất - mô hình cho phép các nhà sinh học đánh giá cơ chế tiến hóa nào đang tác động lên một quần thể cụ thể. Các mô hình sai lệch cụ thể so với trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg có thể giúp chúng ta xác định các cơ chế khác nhau của sự thay đổi tiến hóa. Chọn lọc tự nhiên tác động trực tiếp lên kiểu hình Mặc dù tiến hóa được định nghĩa là những thay đổi trong thành phần di truyền của quần thể từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo,chọn lọc tự nhiên tác động trực tiếp lên kiểu hình - nghĩa là lên các đặc điểm vật lý được biểu hiện bởi một sinh vật có kiểu gen nhất định - và do đó chỉ tác động gián tiếp lên kiểu gen. Sự đóng góp sinh sản của một kiểu hình cho các thế hệ tiếp theo so với sự đóng góp của các kiểu hình khác được gọi là sự phù hợp của nó. Những thay đổi về tỷ lệ sinh sản không nhất thiết làm thay đổi cấu trúc di truyền của quần thể. Ví dụ, nếu tất cả các cá thể trong một quần thể đều có mức tăng sinh sản như nhau (chẳng hạn như trong một năm môi trường thuận lợi), thì cấu trúc di truyền của quần thể sẽ không thay đổi. Những thay đổi về số lượng con cái là nguyên nhân làm tăng hoặc giảm quy mô của quần thể, nhưng chỉ những thay đổi về mức độ thành công tương đối của các kiểu hình khác nhau trong quần thể mới dẫn đến những thay đổi về tần số alen từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo. Sự phù hợp của các cá thể có kiểu hình cụ thể là hàm số của xác suất sống sót của những cá thể đó nhân với số con trung bình mà chúng sinh ra trong suốt cuộc đời của chúng. Nói cách khác, mức độ phù hợp của một kiểu hình được xác định bởi tỷ lệ sống sót và sinh sản tương đối của các cá thể có kiểu hình đó.

Frequency of *AA* genotype = $p \times p = 0.3025$.

Eggs

A



AA (p^2)
$= 0.55 \times 0.55$
$= 0.3025$

Aa
$= 0$
$= 0$

a



Aa (*pq*)
$= 0.55 \times 0.45$
$= 0.2475$

aa
$= 0$
$= 0$

$p = 0.55$

q

The frequency of the *Aa* genotype is the sum of these two boxes, or $2pq = 0.495$.

(A) Chọn lọc ổn định Cân nặng khi sinh trung bình (B) Chọn lọc định hướng (C) Chọn lọc đột phá Tính trạng kiểu hình (z) Tính trạng kiểu hình (z) 21.12 Chọn lọc tự nhiên có thể hoạt động theo nhiều cách Các biểu đồ ở cột bên trái cho thấy mức độ phù hợp của các cá thể với kiểu hình khác nhau cho cùng một tính cách. Các biểu đồ bên phải cho thấy sự phân bố các kiểu hình trong quần thể trước (xanh nhạt) và sau (xanh đậm) do ảnh hưởng của chọn lọc. Chọn lọc tự nhiên có thể thay đổi hoặc ổn định quần thể Cho đến nay, cuộc thảo luận của chúng ta vẫn tập trung vào những thay đổi về alen ở một locus di truyền duy nhất. Các đặc điểm kiểu hình được kiểm soát bởi một locus thường được phân biệt bằng các đặc điểm riêng biệt (đen với trắng, hoặc mịn so với nhăn) và được gọi là các đặc điểm định tính. Tuy nhiên, nhiều tính trạng bị ảnh hưởng bởi các alen ở nhiều locus. Những đặc điểm như vậy có thể thể hiện sự biến đổi liên tục, về số lượng hơn là sự biến đổi về chất riêng biệt, và do đó được gọi là những đặc điểm số lượng. Ví dụ, kích thước cơ thể bị ảnh hưởng bởi gen ở nhiều locus cũng như bởi môi trường (dinh dưỡng chẳng hạn). Do đó, sự phân bố kích thước cơ thể của các cá thể trong quần thể có thể giống như một đường cong hình chuông liên tục. Chọn lọc tự nhiên có thể tác động lên các nhân vật có sự biến đổi về số lượng theo bất kỳ một trong nhiều cách khác nhau, tạo ra các kết quả khá khác nhau (Hình 21 .1 2): 0 1 23456789 10 11 Cân nặng khi sinh (lbs) 21.13 Cân nặng khi sinh của con người bị ảnh hưởng bởi việc ổn định lựa chọn Những đứa trẻ sơ sinh cân nặng nhiều hơn hoặc thấp hơn mức trung bình có nhiều khả năng tử vong ngay sau khi sinh hơn so với những đứa trẻ có cân nặng gần với cân nặng trung bình của dân số. â € ¢ Ổn định chọn lọc bảo tồn các đặc điểm trung bình của quần thể bằng cách ưu tiên các cá thể trung bình. “Chọn lọc định hướng làm thay đổi các đặc điểm của quần thể bằng cách ưu tiên những cá thể khác biệt theo một hướng so với giá trị trung bình của quần thể. “Chọn lọc đột phá làm thay đổi các đặc điểm của quần thể bằng cách ưu tiên những cá thể khác biệt theo cả hai hướng so với giá trị trung bình của quần thể. CHỌN ỔN ĐỊNH Nếu những cá thể nhỏ nhất và lớn nhất trong quần thể có ít con cái hơn cho thế hệ tiếp theo so với những cá thể gần với kích thước cơ thể trung bình, thì quá trình chọn lọc ổn định đang diễn ra trên kích thước cơ thể (xem Hình 21.12A). Ổn định chọn lọc làm giảm sự biến đổi trong quần thể, nhưng nó không làm thay đổi giá trị trung bình. Chọn lọc tự nhiên thường xuyên hoạt động theo cách này, chống lại sự gia tăng biến thể do tái tổ hợp giới tính, đột biến hoặc dòng gen gây ra. Tốc độ thay đổi kiểu hình ở nhiều loài chậm vì chọn lọc tự nhiên thường ổn định. Ví dụ, việc ổn định lựa chọn có tác dụng lên cân nặng khi sinh của con người. Những trẻ sơ sinh nhẹ hơn hoặc nặng hơn khi sinh so với dân số có tỷ lệ tử vong cao hơn những trẻ có cân nặng gần với mức trung bình (Hình 21 .1 3).CHỌN HƯỚNG Chọn lọc định hướng đang diễn ra khi các cá thể ở một cực của sự phân bố tính trạng đóng góp nhiều con cái cho thế hệ tiếp theo hơn những cá thể khác, làm dịch chuyển giá trị trung bình của đặc tính đó trong quần thể về phía cực đó. Chúng tôi đã lưu ý trong Phần 21.2 rằng, trong trường hợp một locus duy nhất, việc chọn lọc một biến thể di truyền cụ thể được gọi là chọn lọc tích cực. Chọn lọc tích cực đối với nhiều biến thể di truyền ở nhiều locus, hoặc đối với các tổ hợp mới của các biến thể đó, dẫn đến việc chọn lọc định hướng tổng thể một tính trạng số lượng. Bằng cách ưu tiên kiểu hình này hơn kiểu hình khác, chọn lọc định hướng dẫn đến sự gia tăng tần số của các alen tạo ra kiểu hình ưa thích (như với các protein bề mặt của cúm đã thảo luận ở phần mở đầu của chương này).

21.14 Kết quả của chọn lọc định hướng Ở vùng Tây Nam nước Mỹ, sừng dài rất thuận lợi cho việc bảo vệ bê con khỏi sự tấn công của động vật ăn thịt, vì vậy những con bò có sừng dài hơn có nhiều khả năng nuôi bê thành công hơn. Kết quả là, chiều dài sừng ở đàn gia súc hoang dã tăng lên từ đầu những năm 1500 đến những năm 1860, dẫn đến sự ra đời của giống bò sừng dài Texas. Xu hướng tiến hóa này đã được duy trì bởi các chủ trang trại hiện đại thực hiện chọn lọc nhân tạo. Nếu chọn lọc định hướng diễn ra qua nhiều thế hệ thì xu hướng tiến hóa sẽ được nhìn thấy trong quần thể (xem Hình 21.12B). Xu hướng tiến hóa có thể bị đảo ngược nếu môi trường thay đổi theo hướng có lợi cho các kiểu hình khác nhau. Hoặc chúng có thể bị dừng lại khi đạt được kiểu hình tối ưu hoặc khi có sự đánh đổi chống lại sự thay đổi tiếp theo (xem Phần 21.5). Nhân vật sau đó trải qua quá trình lựa chọn ổn định. Sừng dài của bò sừng dài Texas (Hình 21 .1 4) là một ví dụ về một đặc điểm đã tiến hóa thông qua chọn lọc định hướng. Bò sừng dài Texas là hậu duệ của loài gia súc được Christopher Columbus mang đến Tân Thế giới, người đã nhặt một số gia súc ở Quần đảo Canary và đưa chúng đến đảo Hispaniola vào năm 1493. Số lượng gia súc sinh sôi nảy nở và con cháu của chúng được đưa đến đất liền Mexico . Những người Tây Ban Nha khám phá nơi sẽ trở thành Texas và miền Tây Nam Hoa Kỳ

đã mang theo những con gia súc này, một số trong số chúng đã trốn thoát và hình thành những đàn gia súc hoang dã. Quần thể gia súc hoang dã tăng lên đáng kể trong vài trăm năm tới, nhưng chúng phải đối mặt với sự săn mồi nặng nề từ gấu, sư tử núi và chó sói, đặc biệt là bê con. Những con bò có sừng dài hơn sẽ thành công hơn trong việc bảo vệ bê con trước các cuộc tấn công. Trong vài trăm năm, chiều dài sừng trung bình của đàn hoang dã đã tăng lên đáng kể. Ngoài ra, những con gia súc này đã tiến hóa khả năng chống lại các bệnh đặc hữu của vùng Tây Nam, cũng như khả năng sinh sản và tuổi thọ cao hơn. Bò sừng dài Texas thường sống và sinh sản tốt ở độ tuổi 20 - dài gấp đôi so với nhiều giống gia súc được con người chọn lọc nhân tạo vì những đặc điểm như hàm lượng chất béo cao hoặc sản lượng sữa cao (là những ví dụ về chọn lọc định hướng nhân tạo) . SỰ LỰA CHỌN GÂY RỐI Sự lựa chọn đột phá đang diễn ra khi các cá thể ở hai thái cực đối lập nhau trong sự phân bố tính cách đóng góp nhiều con cháu cho thế hệ tiếp theo hơn những cá thể gần với mức trung bình. Chọn lọc định hướng làm tăng sự biến đổi trong quần thể (xem Hình 21.12C). Sự phân bố kích thước mỏ hai kim thức (hai đỉnh) nổi bật ở loài chim sẻ bụng đen, loài chim sẻ Tây Phi, minh họa cho Chiều rộng của mỏ dưới (mm) -Bellied Seedcracker của Tây Phi (Pyrenestes ostrinus) là kết quả của quá trình chọn lọc mang tính đột phá, ưu tiên những cá thể có kích cỡ mỏ lớn hơn và nhỏ hơn so với những cá thể có mỏ cỡ trung bình.chọn lọc đột phá có thể ảnh hưởng đến quần thể trong tự nhiên như thế nào (Hình 21 .1 5). Hạt của hai loại cây cói (cây đầm lầy) là nguồn thức ăn dồi dào nhất cho loài chim sẻ này trong một thời gian trong năm. Những con chim có mỏ lớn có thể dễ dàng bẻ gãy hạt cứng của cây cói Scleria verrucosa. Những con chim có mỏ nhỏ chỉ có thể bẻ hạt S. verrucosa một cách khó khăn; tuy nhiên, chúng ăn hạt mềm của S. goossinsii hiệu quả hơn so với những loài chim có mỏ lớn hơn. Những con chim sẻ non có mỏ khác biệt rõ rệt với hai kích thước mỏ chiếm ưu thế sẽ không tồn tại cũng như những con chim sẻ có mỏ gần với một trong hai kích thước được biểu thị bằng các đỉnh phân phối. Bởi vì nguồn thức ăn dồi dào ở loài chim sẻ rất ít. môi trường, và do hạt của hai loài cói không trùng nhau về độ cứng nên những con chim có mỏ có kích thước trung bình sẽ kém hiệu quả hơn trong việc sử dụng một trong hai loài. nguồn thức ăn chủ yếu. Do đó, lựa chọn đột phá duy trì sự phân bổ kích thước hóa đơn hai phương thức. RECAP Cân bằng Hardy-Weinberg mô tả các điều kiện lý thuyết cho một quần thể không tiến hóa. Những sai lệch so với kỳ vọng của HardyWeinberg cung cấp thông tin về quá trình tiến hóa diễn ra như thế nào trong một quần thể nhất định. Chọn lọc tự nhiên có thể vừa thay đổi vừa ổn định kiểu hình trong quần thể. “Tại sao khái niệm cân bằng Hardy-Weinberg lại quan trọng mặc dù các giả định làm cơ sở cho nó không bao giờ được đáp ứng đầy đủ trong tự nhiên? Xem trang 437-438 – Giải thích tại sao chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình lại dẫn đến sự thay đổi tần số kiểu gen. Xem trang. 438 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa chọn lọc ổn định, chọn lọc định hướng và chọn lọc đột phá, đưa ra ví dụ về mỗi loại. Xem trang 439-440 và Hình 21.12 Sự trôi dạt di truyền, chọn lọc ổn định và chọn lọc định hướng đều có xu hướng làm giảm biến dị di truyền trong quần thể. Tuy nhiên, như chúng ta đã thấy, hầu hết các quần thể đều có sự biến đổi di truyền đáng kể. Quá trình nào tạo ra và duy trì biến dị di truyền trong quần thể?RECAP Cân bằng Hardy-Weinberg mô tả các điều kiện lý thuyết cho một quần thể không tiến hóa. Những sai lệch so với kỳ vọng của HardyWeinberg cung cấp thông tin về quá trình tiến hóa diễn ra như thế nào trong một quần thể nhất định. Chọn lọc tự nhiên có thể vừa thay đổi vừa ổn định kiểu hình trong quần thể. “Tại sao khái niệm cân bằng Hardy-Weinberg lại quan trọng mặc dù các giả định làm cơ sở cho nó không bao giờ được đáp ứng đầy đủ trong tự nhiên? Xem trang 437-438 – Giải thích tại sao chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình lại dẫn đến sự thay đổi tần số kiểu gen. Xem trang. 438 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa chọn lọc ổn định, chọn lọc định hướng và chọn lọc đột phá, đưa ra ví dụ về mỗi loại. Xem trang 439-440 và Hình 21.12 Sự trôi dạt di truyền, chọn lọc ổn định và chọn lọc định hướng đều có xu hướng làm giảm biến dị di truyền trong quần thể. Tuy nhiên, như chúng ta đã thấy, hầu hết các quần thể đều có sự biến đổi di truyền đáng kể. Quá trình nào tạo ra và duy trì biến dị di truyền trong quần thể?RECAP Cân bằng Hardy-Weinberg mô tả các điều kiện lý thuyết cho một quần thể không tiến hóa. Những sai lệch so với kỳ vọng của HardyWeinberg cung cấp thông tin về quá trình tiến hóa diễn ra như thế nào trong một quần thể nhất định. Chọn lọc tự nhiên có thể vừa thay đổi vừa ổn định kiểu hình trong quần thể. “Tại sao khái niệm cân bằng Hardy-Weinberg lại quan trọng mặc dù các giả định làm cơ sở cho nó không bao giờ được đáp ứng đầy đủ trong tự nhiên? Xem trang 437-438 – Giải thích tại sao chọn lọc tự nhiên tác động lên kiểu hình lại dẫn đến sự thay đổi tần số kiểu gen. Xem trang. 438 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa chọn lọc ổn định, chọn lọc định hướng và chọn lọc đột phá, đưa ra ví dụ về mỗi loại. Xem trang 439-440 và Hình 21.12 Sự trôi dạt di truyền,

chọn lọc ổn định và chọn lọc định hướng đều có xu hướng làm giảm biến dị di truyền trong quần thể. Tuy nhiên, như chúng ta đã thấy, hầu hết các quần thể đều có sự biến đổi di truyền đáng kể. Quá trình nào tạo ra và duy trì biến dị di truyền trong quần thể?

21.4 Biến thể di truyền được phân bố và duy trì như thế nào trong quần thể? 441 Â©Biến dị di truyền được phân bố và duy trì trong quần thể như thế nào? Biến thể di truyền là nguyên liệu thô mà cơ chế tiến hóa hoạt động. Trong phần này, chúng ta sẽ thảo luận về một số yếu tố – đột biến trung tính, tái tổ hợp giới tính, chọn lọc phụ thuộc tần số và lợi thế dị hợp tử – ảnh hưởng đến cách thiết lập biến thể di truyền, cách phân bố giữa các cá thể và cách nó được duy trì trong quần thể. . Các đột biến trung tính tích lũy trong quần thể Một alen không ảnh hưởng đến thể lực của sinh vật - nghĩa là một alen không tốt hơn hoặc kém hơn các alen thay thế ở cùng một locus - được gọi là alen trung tính. Các alen trung tính được thêm vào quần thể theo thời gian thông qua đột biến, mang lại cho quần thể sự biến đổi di truyền đáng kể. Tần số của các alen trung tính không bị ảnh hưởng trực tiếp bởi chọn lọc tự nhiên. Ngay cả trong các quần thể lớn, các alen trung tính có thể bị mất hoặc có thể tăng tần số hoàn toàn do sự trôi dạt di truyền. Phần lớn sự biến đổi về kiểu hình mà chúng ta có thể quan sát được không phải là trung tính. Tuy nhiên, các kỹ thuật hiện đại cho phép chúng ta đo lường sự biến thiên trung tính ở cấp độ phân tử và cung cấp phương tiện để phân biệt nó với biến thể thích nghi. Phần 24.2 sẽ mô tả cách sử dụng sự biến đổi trong các đặc điểm phân tử trung tính để nghiên cứu sự khác biệt giữa các gen, quần thể và loài. Tái tổ hợp tình dục khuếch đại số lượng kiểu gen có thể có. Ở các sinh vật sinh sản vô tính, mỗi cá thể mới giống hệt về mặt di truyền với bố mẹ của nó trừ khi có đột biến. Tuy nhiên, khi các sinh vật sinh sản hữu tính, con cái khác với bố mẹ chúng không chỉ vì chúng là kết quả của sự kết hợp vật liệu di truyền từ hai loại giao tử khác nhau, mà còn thông qua sự trao đổi chéo và phân loại độc lập các nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân, như được mô tả trong Phần 11.5. Sự tái tổ hợp tình dục tạo ra vô số sự kết hợp kiểu gen làm tăng tiềm năng tiến hóa của quần thể - một lợi thế lâu dài của tình dục. Mặc dù nhiều loài sinh sản vô tính trong hầu hết thời gian, nhưng rất ít loài sinh sản vô tính hoàn toàn trong thời gian tiến hóa dài. Hầu như tất cả đều có một số phương tiện để đạt được sự tái tổ hợp di truyền. Sự phát triển của cơ chế giảm phân và tái tổ hợp giới tính là những sự kiện quan trọng trong lịch sử sự sống. Tuy nhiên, chính xác thì những thuộc tính này phát sinh như thế nào vẫn còn là điều khó hiểu, bởi vì giới tính có ít nhất ba nhược điểm nổi bật trong thời gian ngắn: “Sự tái tổ hợp phá vỡ các tổ hợp gen thích nghi. “Giới tính làm giảm tốc độ con cái truyền gen cho con cái của chúng. â€¢ Việc chia con cái thành các giới tính riêng biệt làm giảm đáng kể tỷ lệ sinh sản tổng thể. Để biết tại sao nhược điểm cuối cùng này lại tồn tại, hãy xem xét một con cái vô tính sinh ra số lượng con giống như một con cái hữu tính. Giả sử rằng cả hai con cái đều sinh ra hai con,nhưng 50% con cái có giới tính sẽ là con đực (và do đó chỉ đóng góp tinh trùng). Trong thế hệ (Pháp) tiếp theo này, cả hai con cái vô tính sẽ sinh thêm hai con, nhưng chỉ có một con cái Pháp hữu tính để sinh con. Do đó, tỷ lệ sinh sản hiệu quả của dòng vô tính gấp đôi so với dòng hữu tính. Vấn đề tiến hóa là xác định những ưu điểm của giới tính để có thể khắc phục những nhược điểm ngắn hạn như vậy. Một số giả thuyết đã được đưa ra để giải thích sự tồn tại của giới tính, nhưng không có giả thuyết nào loại trừ lẫn nhau. Một là sự tái tổ hợp giới tính tạo điều kiện thuận lợi cho việc sửa chữa DNA bị hư hỏng, bởi vì các đứt gãy và các lỗi khác trong DNA trên một nhiễm sắc thể có thể được sửa chữa bằng cách sao chép trình tự nguyên vẹn từ nhiễm sắc thể tương đồng. Một ưu điểm khác là sinh sản hữu tính cho phép loại bỏ các đột biến có hại. Như Phần 13.4 đã mô tả, quá trình sao chép DNA không hoàn hảo. Các lỗi xảy ra ở mọi thế hệ và hầu hết các lỗi này dẫn đến mức độ phù hợp thấp hơn. Các sinh vật vô tính không có cơ chế loại bỏ các đột biến có hại. Hermann J. Muller lưu ý rằng sự tích tụ các đột biến có hại trong một bộ gen không tái tổ hợp giống như một cái bánh cóc di truyền. Các đột biến tích lũy - "tăng lên" - tại mỗi lần sao chép. Một đột biến xảy ra và được truyền lại khi bộ gen sao chép, sau đó hai đột biến mới xảy ra trong lần sao chép tiếp theo, do đó ba đột biến được truyền lại, v.v. Theo thời gian, lớp cá thể ít đột biến nhất sẽ bị mất khỏi quần thể khi các đột biến mới xảy ra. Các đột biến có hại không thể bị loại trừ ngoại trừ trường hợp dòng dõi bị chết hoặc đột biến ngược hiếm gặp. Sự tích lũy các đột biến có hại trong các dòng dõi thiếu sự tái tổ hợp di truyền được gọi là bánh cóc của Muller. Mặt khác, ở các loài hữu tính, sự tái tổ hợp di truyền tạo ra một số cá thể có nhiều đột biến có hại hơn và một số có ít đột biến có hại hơn. Những cá thể có ít đột biến có hại hơn sẽ có nhiều khả năng sống sót hơn. Do đó, sinh sản hữu tính cho phép chọn lọc tự nhiên loại bỏ những đột biến có hại cụ thể khỏi quần thể theo thời gian. Một ưu điểm khác của giới tính là sự

đa dạng về tổ hợp di truyền mà nó tạo ra ở mỗi thế hệ. Tái tổ hợp giới tính không ảnh hưởng trực tiếp đến tần số của các alen; đúng hơn, nó tạo ra các tổ hợp alen mới mà chọn lọc tự nhiên có thể tác động. Nó mở rộng sự biến đổi trong một tính trạng chịu ảnh hưởng của các alen ở nhiều locus bằng cách tạo ra các kiểu gen mới. Ví dụ, biến thể di truyền có thể là biện pháp bảo vệ chống lại mầm bệnh và ký sinh trùng. Hầu hết các mầm bệnh và ký sinh trùng có vòng đời ngắn hơn nhiều so với vật chủ và có thể nhanh chóng phát triển các biện pháp chống lại khả năng phòng vệ của vật chủ. Sự tái hợp tình dục có thể tạo cơ hội cho hàng phòng thủ của vật chủ theo kịp.Chọn lọc phụ thuộc tần số duy trì biến thể di truyền trong quần thể Chọn lọc tự nhiên thường bảo tồn biến thể dưới dạng đa hình (sự hiện diện của hai hoặc nhiều biến thể của một đặc tính trong cùng một quần thể). Khi mức độ phù hợp của một kiểu hình nhất định phụ thuộc vào tần số của nó trong quần thể, thì tính đa hình có thể được duy trì bằng một quá trình được gọi là chọn lọc phụ thuộc tần số. Perissodus microlepis, một loài cá nhỏ sống ở hồ Tanganyika ở Đông Phi, là một ví dụ về chọn lọc phụ thuộc tần số. P. microlepis ăn vảy của các loài cá khác, tiếp cận con mồi từ phía sau và lao tới để cắn đứt nhiều vảy

442 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa 21.16 Tính đa hình ổn định Lựa chọn phụ thuộc vào tần số duy trì tỷ lệ cân bằng giữa các cá thể miệng trái và miệng phải của loài cá ăn vảy Perissodus microlepis. từ sườn con mồi. Do khớp hàm không đối xứng nên miệng của loài ăn vảy này mở sang phải hoặc sang trái; hướng được xác định về mặt di truyền (Hình 21 .16). "Đúng miệng" các cá thể luôn tấn công từ bên trái của nạn nhân và "miệng trái"; các cá nhân luôn tấn công từ bên phải của nạn nhân. Cái miệng méo mó mở rộng diện tích răng tiếp xúc với sườn của con mồi, nhưng chỉ khi kẻ ăn vảy tấn công từ phía thích hợp. Cá săn mồi cảnh giác khi tiếp cận những kẻ ăn vảy, vì vậy các cuộc tấn công có nhiều khả năng thành công hơn nếu con mồi phải quan sát cả hai bên sườn. Do đó, sự cảnh giác của con mồi sẽ tạo điều kiện thuận lợi cho số lượng cá ăn vảy bên phải và bên trái trong quần thể bằng nhau, bởi vì nếu các cuộc tấn công từ bên này phổ biến hơn bên kia, cá con mồi sẽ chú ý nhiều hơn đến các cuộc tấn công tiềm ẩn từ bên đó. Trong một nghiên cứu kéo dài 11 năm về loài P. microlepis ở Hồ Tanganyika, người ta thấy tính đa hình di truyền là ổn định và hai kiểu hình của loài ăn vảy vẫn có tần số bằng nhau. Lợi thế dị hợp tử duy trì các locus đa hình. Trong nhiều trường hợp, các alen khác nhau của một gen cụ thể có lợi trong các điều kiện môi trường khác nhau. Hầu hết các sinh vật trải qua nhiều điều kiện môi trường khác nhau theo thời gian. Một đêm rất khác so với ngày hôm trước. Một ngày lạnh lẽo, nhiều mây khác với một ngày trời trong và nóng. Độ dài ngày và nhiệt độ thay đổi theo mùa. Đối với nhiều gen, một alen đơn lẻ khó có thể hoạt động tốt trong tất cả các điều kiện này. Trong những trường hợp như vậy, các cá thể dị hợp tử (có hai alen khác nhau) có khả năng hoạt động tốt hơn các cá thể đồng hợp tử (chỉ có một trong hai alen đó). NVESTIGATINGLIFE ^^ ^^ ^^ ^^ H 21.17 Lợi thế khi giao phối của dị hợp tử Trong số các loài bướm thuộc chi Colias, những con đực dị hợp tử về hai alen của enzyme PGI có thể bay xa hơn trong phạm vi nhiệt độ rộng hơn so với những con đực đồng hợp tử về một trong hai alen . Khả năng này có mang lại lợi thế cho việc giao phối của những con đực dị hợp tử không?3 GIẢ THUYẾT Những con đực Colias dị hợp tử sẽ có tỷ lệ giao phối thành công cao hơn so với những con đực đồng hợp tử. Phương pháp 1 . Đối với mỗi loài trong số hai loài Colias, hãy bắt những con bướm cái đã giao phối trên đồng ruộng. Trong phòng thí nghiệm, cho phép chúng đẻ trứng. 2. Xác định kiểu gen của con cái và con cái của chúng, từ đó xác định kiểu gen của bố. 3. So sánh tần số dị hợp tử giữa những con đực giao phối thành công với tần số dị hợp tử trong số tất cả những con đực còn sống (tức là những con đực bị bắt bay cùng với con cái). Kết quả Đối với cả hai loài, tỷ lệ dị hợp tử ở những con đực giao phối thành công cao hơn tỷ lệ dị hợp tử ở tất cả những con đực còn sống.CO 0 CO 03 03 _ E 0 =3 o o 0 a) a) 2 S 0 p 0 0 X Qco 0 Loài 1 : Loài 2: 1 00 b Colias eurytheme Colias philodice 80% 75 50 25 72% Bay Giao phối Bay Giao phối thành công KẾT LUẬN thành công Con đực Colias dị hợp tử có lợi thế giao phối hơn con đực đồng hợp tử. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Watt, W. B. và cộng sự. 1985. Di truyền học 109:157-175. Bướm Colias của dãy núi Rocky sống trong môi trường có nhiệt độ lúc bình minh thường quá lạnh và nhiệt độ buổi chiều quá nóng nên bướm không thể bay. Quần thể của những loài bướm này có tính đa hình đối với một gen mã hóa enzyme phosphoglucose isomerase (PGI), enzyme này ảnh hưởng đến khả năng bay của bướm ở các nhiệt độ khác nhau. Bướm có kiểu gen PGI nhất định có thể bay tốt hơn trong những giờ sáng sớm lạnh giá; những người khác hoạt động tốt hơn trong thời tiết nắng nóng giữa trưa. Nhiệt độ cơ thể tối ưu để bay là 35°C-39Â°C, nhưng một số loài bướm có thể bay với nhiệt độ cơ

thể thấp tới 29°C hoặc cao tới 40°C. Trong những đợt thời tiết nóng bất thường, các kiểu gen chịu nhiệt được ưa chuộng hơn; trong những đợt thời tiết mát mẻ bất thường, các kiểu gen chịu lạnh được ưa chuộng. Bướm Colias dị hợp tử có thể bay trong phạm vi nhiệt độ lớn hơn so với các cá thể đồng hợp tử, điều này sẽ mang lại cho chúng lợi thế trong việc kiếm ăn và tìm bạn tình. Một thử nghiệm về dự đoán này cho thấy những con đực dị hợp tử thực sự có lợi thế về giao phối, và hơn nữa, lợi thế này duy trì tính đa hình trong quần thể (Hình 21 .1 7).rằng lợi thế này duy trì tính đa hình trong quần thể (Hình 21 .1 7).rằng lợi thế này duy trì tính đa hình trong quần thể (Hình 21 .1 7).



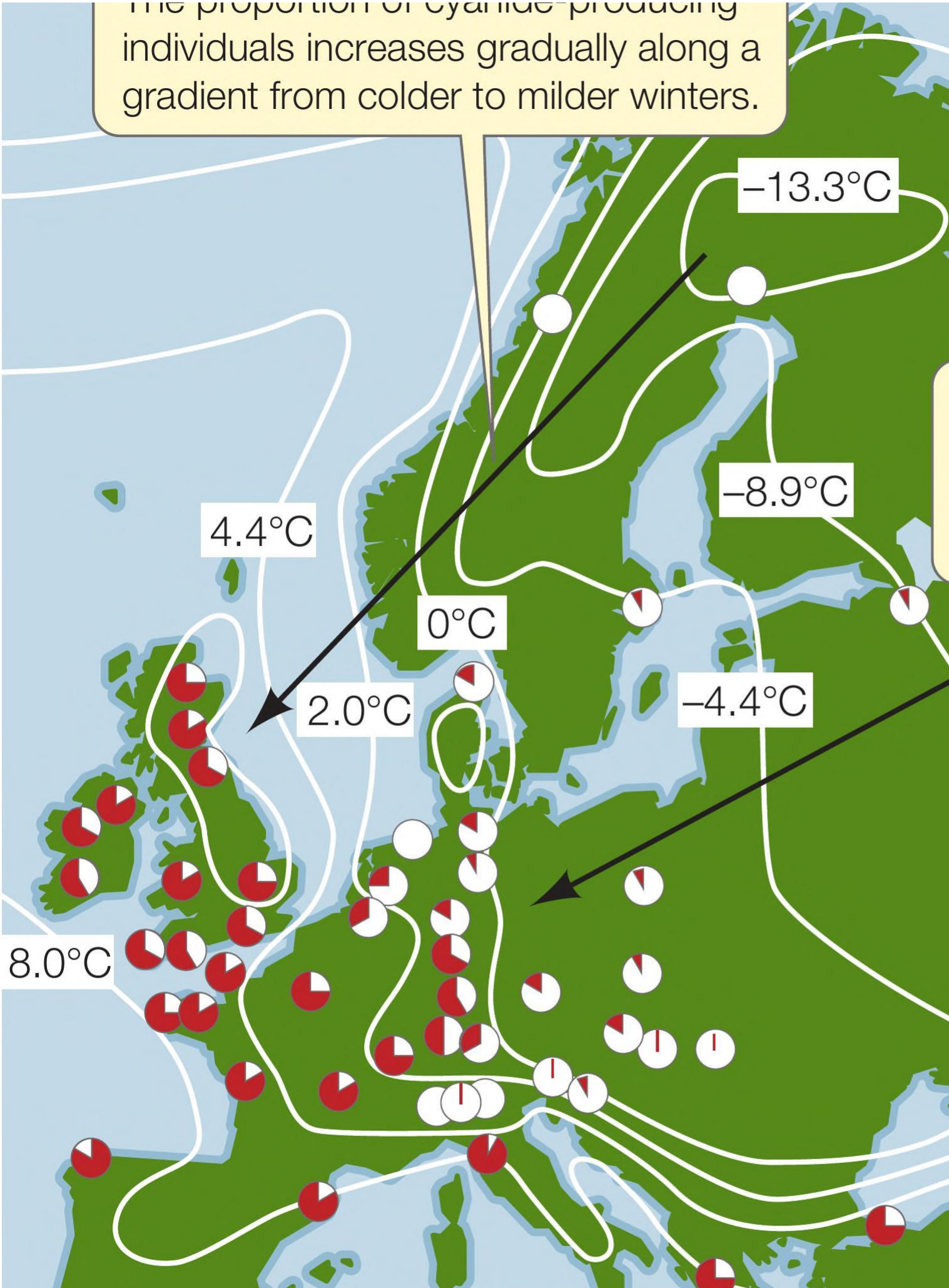
21.4 Biến thể di truyền được phân bố và duy trì như thế nào trong quần thể? 443 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Những con đực dị hợp tử có lợi thế khi giao phối không? Giấy gốc Watt, W. B., P. A. Carter và S. M. Blower. 1985. Thích ứng ở các locus cụ thể. IV. Sự thành công giao phối khác biệt giữa các kiểu gen allozyme glycolytic của bướm Colias. Di truyền học 109: 157-175. Phân tích dữ liệu Ward Watt và các đồng nghiệp của ông đã kiểm tra giả thuyết rằng những con đực có hai alen khác nhau của enzyme PGI (dị hợp tử) có nhiều khả năng giao phối thành công với con cái hơn là những con đực đồng hợp tử. Họ lập luận rằng những con đực dị hợp tử có thể bay xa hơn trong phạm vi nhiệt độ rộng hơn những con đực đồng hợp tử và khả năng này sẽ giúp những con đực dị hợp tử tiếp cận nhiều hơn với những con cái dễ tiếp thu. Để kiểm tra giả thuyết này, họ cần biết tần số dị hợp tử ở những con đực giao phối thành công và họ cần so sánh tần số đó với tần số dị hợp tử ở những con đực trong quần thể chung (tức là tất cả những bạn tình tiềm năng có sẵn cho con cái). Để ước tính tần số dị hợp tử ở những con đực giao phối, Watt et al. thu thập những con bướm cái giao phối trên đồng ruộng và cho chúng đẻ trứng trong phòng thí nghiệm. Họ ấp trứng và xác định kiểu gen của con cái cũng như kiểu gen của con cái. Sử dụng thông tin này, họ có thể xác định kiểu gen của con đực là cha của ấu trùng. Sau đó, họ so sánh tần số ước tính của các dị hợp tử ở những người cha thành công với tần suất dị hợp tử ở tất cả những con đực khả thi trong quần thể. Các mẫu dữ liệu của họ được đưa ra trong bảng. CÂU HỎI 1 Nếu chúng ta giả sử rằng tỷ lệ của từng kiểu gen ở những con đực giao phối phải giống với tỷ lệ được thấy ở tất cả những con đực còn sống, thì số lượng con đực giao phối dự kiến là dị hợp tử trong mỗi mẫu là bao nhiêu? CÂU HỎI 2 Sử dụng phép kiểm định chi bình phương (xem Phụ lục B) để đánh giá tầm quan trọng của sự khác biệt về số lượng quan sát được và dự đoán của các cá thể dị hợp tử và đồng hợp tử giữa các con đực giao phối. Giá trị tới hạn (P = 0,05) của phân bố chi bình phương với một bậc tự do là 3,841. Số lượng kiểu gen quan sát được ở những con đực giao phối có khác biệt đáng kể (P < 0,05) so với con số dự kiến trong các mẫu này không? CÂU HỎI 3 Các nhà nghiên cứu đã xác định được kiểu gen của đủ ấu trùng trong mỗi lứa trứng để đánh giá kiểu gen của bố với độ chính xác 99%. Họ cần đo bao nhiêu ấu trùng để đạt được mức độ chắc chắn đó? Gợi ý: Nếu con cái đồng hợp tử - chẳng hạn như kiểu gen //â– - thì số lượng cần thiết là nhỏ. Tuy nhiên, nếu một con cái dị hợp tử - chẳng hạn như kiểu gen ij - và chỉ tìm thấy thế hệ con cháu // và ij trong số con cái của nó, thì cần phải xác định kiểu gen nhiều ấu trùng hơn. Trong trường hợp cụ thể này, cha chỉ có thể là // hoặc ij. Nếu anh ta là ij, xác suất để có một đứa con bất kỳ không phải là jj = 0,75, do đó khả năng chỉ có được // và ij trong số n đứa con là 0,75n.Giá trị nào của n cần thiết để giảm xác suất sai sót khi xác định kiểu gen của người bố xuống 0,01? Tất cả con đực khả thi3 Con đực giao phối Dị hợp tử/ Phần trăm dị hợp tử/ Phần trăm Số loài Tổng số dị hợp tử Tổng số dị hợp tử C.philodice 32/74 43,2 31/50 62,0 C. eurytheme 44/92 47,8 45/59 76,3 a"Những con đực khả thi" là những con đực bị bắt bay cùng với con cái (do đó có khả năng giao phối) Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Tất nhiên, kiểu gen dị hợp tử không bao giờ có thể cố định trong quần thể, bởi vì con cái của hai dị hợp tử sẽ luôn bao gồm cả hai loại đồng hợp tử trong quần thể. cộng với các dị hợp tử. Biến thể di truyền trong loài được duy trì ở các quần thể khác biệt về mặt địa lý. Phần lớn biến thể di truyền trong loài được bảo tồn dưới dạng sự khác biệt giữa các thành viên sống ở những nơi (quần thể) khác nhau. Các quần thể thường khác nhau về mặt di truyền vì chúng phải chịu áp lực chọn lọc khác nhau trong các môi trường khác nhau. Điều kiện môi trường có thể thay đổi đáng kể ngay cả trong khoảng cách ngắn. Ví dụ, ở Bắc bán cầu, nhiệt độ và độ ẩm của đất khác nhau đáng kể giữa các sườn núi hướng về phía bắc và phía nam. Ở dãy núi Rocky của Colorado, tỷ lệ cây thông aoerosa (Pinus aerosa) dị hợp tử về một loại enzyme peroxidase cụ thể đặc biệt cao ở các sườn dốc hướng về phía nam, nơi nhiệt độ dao động đáng kể, thường xuyên hàng ngày. Kiểu gen dị hợp tử này hoạt động tốt trong phạm vi nhiệt độ rộng. Trên các sườn dốc hướng về phía bắc và ở độ cao cao hơn, nơi nhiệt độ mát hơn và dao động ít rõ ràng hơn, đồng hợp tử peroxidase, có nhiệt độ tối ưu thấp hơn, xuất hiện thường xuyên hơn nhiều. Các loài thực vật cũng có thể khác nhau về mặt địa lý về các chất hóa học mà chúng tổng hợp để tự vệ trước động vật ăn cỏ. Một số cá thể cỏ ba lá trắng (Trifolium repens) tạo ra chất độc xyanua. Những cá thể có chất độc ít hấp dẫn hơn đối với động vật ăn cỏ - đặc biệt là chuột và sên - so với những cá thể không có chất độc. Tuy nhiên, những cây cỏ ba lá sản sinh ra xyanua có nhiều khả năng bị chết do sương giá hơn vì quá trình đóng băng làm tổn thương màng tế bào và giải phóng xyanua vào các mô của chính cây. Ở các quần thể Trifolium repens ở Châu Âu, tần suất các cá thể sản sinh ra xyanua tăng dần từ bắc xuống nam và từ đông sang tây (Hình 21.18). Kiểu hình thay đổi dần dần về kiểu hình theo độ dốc địa lý như vậy được gọi là biến

thể lâm sàng. Trong bữa ăn cỏ ba lá trắng.3 a"Những con đực khả thi" là những con đực bị bắt bay cùng với con cái (do đó có khả năng giao phối) Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Tất nhiên, kiểu gen dị hợp tử không bao giờ có thể cố định trong quần thể, bởi vì con cái của hai dị hợp tử sẽ luôn bao gồm cả hai loại đồng hợp tử trong quần thể. cộng với các dị hợp tử. Biến thể di truyền trong loài được duy trì ở các quần thể khác biệt về mặt địa lý. Phần lớn biến thể di truyền trong loài được bảo tồn dưới dạng sự khác biệt giữa các thành viên sống ở những nơi (quần thể) khác nhau. Các quần thể thường khác nhau về mặt di truyền vì chúng phải chịu áp lực chọn lọc khác nhau trong các môi trường khác nhau. Điều kiện môi trường có thể thay đổi đáng kể ngay cả trong khoảng cách ngắn. Ví dụ, ở Bắc bán cầu, nhiệt độ và độ ẩm của đất khác nhau đáng kể giữa các sườn núi hướng về phía bắc và phía nam. Ở dãy núi Rocky của Colorado, tỷ lệ cây thông aoerosa (Pinus aerosa) dị hợp tử về một loại enzyme peroxidase cụ thể đặc biệt cao ở các sườn dốc hướng về phía nam, nơi nhiệt độ dao động đáng kể, thường xuyên hàng ngày. Kiểu gen dị hợp tử này hoạt động tốt trong phạm vi nhiệt độ rộng. Trên các sườn dốc hướng về phía bắc và ở độ cao cao hơn, nơi nhiệt độ mát hơn và dao động ít rõ ràng hơn, đồng hợp tử peroxidase, có nhiệt độ tối ưu thấp hơn, xuất hiện thường xuyên hơn nhiều. Các loài thực vật cũng có thể khác nhau về mặt địa lý về các chất hóa học mà chúng tổng hợp để tự vệ trước động vật ăn cỏ. Một số cá thể cỏ ba lá trắng (Trifolium repens) tạo ra chất độc xyanua. Những cá thể có chất độc ít hấp dẫn hơn đối với động vật ăn cỏ - đặc biệt là chuột và sên - so với những cá thể không có chất độc. Tuy nhiên, những cây cỏ ba lá sản sinh ra xyanua có nhiều khả năng bị chết do sương giá hơn vì quá trình đóng băng làm tổn thương màng tế bào và giải phóng xyanua vào các mô của chính cây. Ở các quần thể Trifolium repens ở Châu Âu, tần suất các cá thể sản sinh ra xyanua tăng dần từ bắc xuống nam và từ đông sang tây (Hình 21.18). Kiểu hình thay đổi dần dần về kiểu hình theo độ dốc địa lý như vậy được gọi là biến thể lâm sàng. Trong bữa ăn cỏ ba lá trắng.3 a"Những con đực khả thi" là những con đực bị bắt bay cùng với con cái (do đó có khả năng giao phối) Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Tất nhiên, kiểu gen dị hợp tử không bao giờ có thể cố định trong quần thể, bởi vì con cái của hai dị hợp tử sẽ luôn bao gồm cả hai loại đồng hợp tử trong quần thể. cộng với các dị hợp tử. Biến thể di truyền trong loài được duy trì ở các quần thể khác biệt về mặt địa lý. Phần lớn biến thể di truyền trong loài được bảo tồn dưới dạng sự khác biệt giữa các thành viên sống ở những nơi (quần thể) khác nhau. Các quần thể thường khác nhau về mặt di truyền vì chúng phải chịu áp lực chọn lọc khác nhau trong các môi trường khác nhau. Điều kiện môi trường có thể thay đổi đáng kể ngay cả trong khoảng cách ngắn. Ví dụ, ở Bắc bán cầu, nhiệt độ và độ ẩm của đất khác nhau đáng kể giữa các sườn núi hướng về phía bắc và phía nam. Ở dãy núi Rocky của Colorado, tỷ lệ cây thông aoerosa (Pinus aerosa) dị hợp tử về một loại enzyme peroxidase cụ thể đặc biệt cao ở các sườn dốc hướng về phía nam, nơi nhiệt độ dao động đáng kể, thường xuyên hàng ngày. Kiểu gen dị hợp tử này hoạt động tốt trong phạm vi nhiệt độ rộng. Trên các sườn dốc hướng về phía bắc và ở độ cao cao hơn, nơi nhiệt độ mát hơn và dao động ít rõ ràng hơn, đồng hợp tử peroxidase, có nhiệt độ tối ưu thấp hơn, xuất hiện thường xuyên hơn nhiều. Các loài thực vật cũng có thể khác nhau về mặt địa lý về các chất hóa học mà chúng tổng hợp để tự vệ trước động vật ăn cỏ. Một số cá thể cỏ ba lá trắng (Trifolium repens) tạo ra chất độc xyanua. Những cá thể có chất độc ít hấp dẫn hơn đối với động vật ăn cỏ - đặc biệt là chuột và sên - so với những cá thể không có chất độc. Tuy nhiên, những cây cỏ ba lá sản sinh ra xyanua có nhiều khả năng bị chết do sương giá hơn vì quá trình đóng băng làm tổn thương màng tế bào và giải phóng xyanua vào các mô của chính cây. Ở các quần thể Trifolium repens ở Châu Âu, tần suất các cá thể sản sinh ra xyanua tăng dần từ bắc xuống nam và từ đông sang tây (Hình 21.18). Kiểu hình thay đổi dần dần về kiểu hình theo độ dốc địa lý như vậy được gọi là biến thể lâm sàng. Trong bữa ăn cỏ ba lá trắng.nhiệt độ và độ ẩm đất khác nhau đáng kể giữa các sườn núi hướng về phía bắc và phía nam. Ở dãy núi Rocky của Colorado, tỷ lệ cây thông aoerosa (Pinus aerosa) dị hợp tử về một loại enzyme peroxidase cụ thể đặc biệt cao ở các sườn dốc hướng về phía nam, nơi nhiệt độ dao động đáng kể, thường xuyên hàng ngày. Kiểu gen dị hợp tử này hoạt động tốt trong phạm vi nhiệt độ rộng. Trên các sườn dốc hướng về phía bắc và ở độ cao cao hơn, nơi nhiệt độ mát hơn và dao động ít rõ ràng hơn, đồng hợp tử peroxidase, có nhiệt độ tối ưu thấp hơn, xuất hiện thường xuyên hơn nhiều. Các loài thực vật cũng có thể khác nhau về mặt địa lý về các chất hóa học mà chúng tổng hợp để tự vệ trước động vật ăn cỏ. Một số cá thể cỏ ba lá trắng (Trifolium repens) tạo ra chất độc xyanua. Những cá thể có chất độc ít hấp dẫn hơn đối với động vật ăn cỏ - đặc biệt là chuột và sên - so với những cá thể không có chất độc. Tuy nhiên, những cây cỏ ba lá sản sinh ra xyanua có nhiều khả năng bị chết do sương giá hơn vì quá

trình đóng băng làm tổn thương màng tế bào và giải phóng xyanua vào các mô của chính cây. Ở các quần thể Trifolium repens ở Châu Âu, tần suất các cá thể sản sinh ra xyanua tăng dần từ bắc xuống nam và từ đông sang tây (Hình 21.18). Kiểu hình thay đổi dần dần về kiểu hình theo độ dốc địa lý như vậy được gọi là biến thể lâm sàng. Trong bữa ăn cỏ ba lá trắng.nhiệt độ và độ ẩm đất khác nhau đáng kể giữa các sườn núi hướng về phía bắc và phía nam. Ở dãy núi Rocky của Colorado, tỷ lệ cây thông aoerosa (Pinus aerosa) dị hợp tử về một loại enzyme peroxidase cụ thể đặc biệt cao ở các sườn dốc hướng về phía nam, nơi nhiệt độ dao động đáng kể, thường xuyên hàng ngày. Kiểu gen dị hợp tử này hoạt động tốt trong phạm vi nhiệt độ rộng. Trên các sườn dốc hướng về phía bắc và ở độ cao cao hơn, nơi nhiệt độ mát hơn và dao động ít rõ ràng hơn, đồng hợp tử peroxidase, có nhiệt độ tối ưu thấp hơn, xuất hiện thường xuyên hơn nhiều. Các loài thực vật cũng có thể khác nhau về mặt địa lý về các chất hóa học mà chúng tổng hợp để tự vệ trước động vật ăn cỏ. Một số cá thể cỏ ba lá trắng (Trifolium repens) tạo ra chất độc xyanua. Những cá thể có chất độc ít hấp dẫn hơn đối với động vật ăn cỏ - đặc biệt là chuột và sên - so với những cá thể không có chất độc. Tuy nhiên, những cây cỏ ba lá sản sinh ra xyanua có nhiều khả năng bị chết do sương giá hơn vì quá trình đóng băng làm tổn thương màng tế bào và giải phóng xyanua vào các mô của chính cây. Ở các quần thể Trifolium repens ở Châu Âu, tần suất các cá thể sản sinh ra xyanua tăng dần từ bắc xuống nam và từ đông sang tây (Hình 21.18). Kiểu hình thay đổi dần dần về kiểu hình theo độ dốc địa lý như vậy được gọi là biến thể lâm sàng. Trong bữa ăn cỏ ba lá trắng.

444 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa Tỷ lệ các cá thể sản xuất xyanua tăng dần theo độ dốc từ mùa đông lạnh hơn đến mùa đông ôn hòa hơn. kết nối các điểm có nhiệt độ trung bình tháng 1 bằng nhau. Thực vật sản xuất xyanua Thực vật không tạo ra xyanua 21.18 Sự biến đổi địa lý trong một hóa chất phòng thủ Tỷ lệ các cá thể tạo ra xyanua trong quần thể cỏ ba lá trắng châu Âu (Trifolium repens) phụ thuộc vào nhiệt độ mùa đông. thực vật độc chỉ chiếm một tỷ lệ lớn trong quần thể ở những vùng có mùa đông ôn hòa. Những cá thể sản sinh ra xyanua rất hiếm ở những nơi có mùa đông lạnh giá, mặc dù động vật ăn cỏ ăn cỏ nhiều ở những khu vực đó. RECAP Các đột biến trung tính, tái tổ hợp giới tính, chọn lọc phụ thuộc tần số và lợi thế dị hợp tử đều có tác dụng duy trì sự biến đổi di truyền đáng kể ở hầu hết các quần thể. Sự biến đổi trong loài cũng được duy trì giữa các quần thể khác biệt về mặt địa lý. â € ¢ Tại sao sinh sản hữu tính lại phổ biến trong tự nhiên, mặc dù nó có ít nhất ba nhược điểm tiến hóa ngắn hạn? Xem trang. 441 â€¢ Chọn lọc phụ thuộc tần số hoạt động như thế nào để duy trì sự biến đổi di truyền trong quần thể? Xem trang 441-442 Cơ chế tiến hóa đã tạo ra nhiều loại sinh vật khác nhau. Có những sinh vật đã thích nghi với hầu hết mọi môi trường trên Trái đất. Sự biến đổi tự nhiên này, cùng với sự thành công của các nhà lai tạo cố gắng tạo ra những đặc điểm mong muốn ở thực vật và động vật được thuần hóa, cho thấy rằng quá trình tiến hóa có thể tạo ra nhiều đặc điểm thích nghi khác nhau. Nhưng liệu sự thích nghi mà tiến hóa có thể tạo ra có những giới hạn nào không? Những hạn chế về tiến hóa là gì? Chúng ta sẽ sai lầm khi cho rằng các cơ chế tiến hóa có thể tạo ra bất kỳ đặc điểm nào mà chúng ta có thể tưởng tượng. Sự tiến hóa bị hạn chế về nhiều mặt. Ví dụ, việc thiếu biến thể di truyền thích hợp sẽ ngăn cản sự phát triển của nhiều tính trạng có lợi. Nếu alen của một đặc điểm nhất định không tồn tại trong quần thể thì đặc điểm đó không thể tiến hóa, ngay cả khi nó được chọn lọc tự nhiên rất ưa chuộng. Hầu hết các tổ hợp gen và kiểu gen có thể có chưa từng tồn tại ở bất kỳ quần thể nào và do đó chưa bao giờ được thử nghiệm dưới sự chọn lọc tự nhiên. Ngoài ra, các ràng buộc được áp đặt lên các sinh vật theo mệnh lệnh của vật lý và hóa học. Ví dụ, kích thước của các ô bị hạn chế bởi sự chặt chẽ của tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích (xem Hình 5.2). Cách thức mà protein có thể gấp lại bị giới hạn bởi khả năng liên kết của các phân tử cấu thành chúng (xem Phần 2.2). Và sự truyền năng lượng cung cấp năng lượng cho sự sống phải vận hành theo các định luật nhiệt động lực học (xem Phần 8.1). Hãy nhớ rằng sự tiến hóa diễn ra trong ranh giới của những ràng buộc phổ quát này cũng như những ràng buộc được mô tả trong phần này. Các quá trình phát triển hạn chế sự tiến hóa Như Phần 20.5 đã giải thích, những hạn chế về phát triển đối với sự tiến hóa là tối quan trọng bởi vì tất cả những đổi mới mang tính tiến hóa đều là những sửa đổi của các cấu trúc hiện có trước đó.Các kỹ sư con người đang tìm cách cung cấp năng lượng cho máy bay có thể bắt đầu "từ đầu" thiết kế loại động cơ hoàn toàn mới (động cơ phản lực) thay thế loại động cơ trước đó (động cơ cánh quạt). Tuy nhiên, những thay đổi tiến hóa không thể xảy ra theo cách này. Kiểu hình hiện tại của sinh vật bị hạn chế bởi các điều kiện lịch sử và áp lực chọn lọc trong quá khứ. Một ví dụ nổi bật về những hạn chế phát triển như vậy được đưa ra bởi sự tiến hóa của các loài cá dành phần lớn thời gian ở đáy biển, nơi có cơ thể dẹt ở phần bụng là lợi thế. Một trong

những dòng như vậy, cá đuối và cá đuối sống ở đáy, có chung tổ tiên với cá mập, loài có cơ thể hơi dẹt ở phần bụng và khung xương được làm bằng sụn linh hoạt. Cá đuối và cá đuối tiến hóa thành một loại cơ thể có phần bụng dẹt hơn, cho phép chúng bơi dọc theo đáy đại dương (Hình 21 .1 9A). Ngược lại, cá chim, cá bơn và cá bơn là hậu duệ sống ở tầng đáy của tổ tiên bụng sâu, dẹt một bên với bộ xương bằng xương. Cách duy nhất những con cá này có thể nằm thẳng là nằm nghiêng. Do đó, khả năng bơi lội của chúng bị hạn chế nhưng cơ thể chúng có thể nằm yên và được ngụy trang rất tốt. Trong quá trình phát triển, một mắt của những loài cá dẹt này di chuyển sao cho cả hai mắt đều nằm ở cùng một phía của cơ thể (Hình 21 .19B). Những thay đổi như vậy về vị trí của mắt đã tiến hóa nhiều lần và những thay đổi xảy ra theo cả hai hướng (nghĩa là cả cá dẹt mắt trái và mắt phải đều tiến hóa độc lập). Những thay đổi nhỏ ở vị trí của một mắt có lẽ đã giúp loài cá dẹt tổ tiên nhìn rõ hơn, dẫn đến hình dạng cơ thể như ngày nay. Con đường tạo ra thân dẹt này có thể không phải là tối ưu, nhưng cá không? khả năng phát triển hạn chế những con đường mà quá trình tiến hóa có thể thực hiện.Trong quá trình phát triển, một mắt của những loài cá dẹt này di chuyển sao cho cả hai mắt đều nằm ở cùng một phía của cơ thể (Hình 21 .19B). Những thay đổi như vậy về vị trí của mắt đã tiến hóa nhiều lần và những thay đổi xảy ra theo cả hai hướng (nghĩa là cả cá dẹt mắt trái và mắt phải đều tiến hóa độc lập). Những thay đổi nhỏ ở vị trí của một mắt có lẽ đã giúp loài cá dẹt tổ tiên nhìn rõ hơn, dẫn đến hình dạng cơ thể như ngày nay. Con đường tạo ra thân dẹt này có thể không phải là tối ưu, nhưng cá không? khả năng phát triển hạn chế những con đường mà quá trình tiến hóa có thể thực hiện.Trong quá trình phát triển, một mắt của những loài cá dẹt này di chuyển sao cho cả hai mắt đều nằm ở cùng một phía của cơ thể (Hình 21 .19B). Những thay đổi như vậy về vị trí của mắt đã tiến hóa nhiều lần và những thay đổi xảy ra theo cả hai hướng (nghĩa là cả cá dẹt mắt trái và mắt phải đều tiến hóa độc lập). Những thay đổi nhỏ ở vị trí của một mắt có lẽ đã giúp loài cá dẹt tổ tiên nhìn rõ hơn, dẫn đến hình dạng cơ thể như ngày nay. Con đường tạo ra thân dẹt này có thể không phải là tối ưu, nhưng cá không? khả năng phát triển hạn chế những con đường mà quá trình tiến hóa có thể thực hiện.


The proportion of cyanide-producing individuals increases gradually along a gradient from colder to milder winters.
–13.3°C
–8.9°C
4.4°C
0°C
2.0°C
–4.4°C
8.0°C

(A) Taeniura lymma (B) Bothus lunatus 21.19 Hai giải pháp cho một vấn đề (A) Loài cá đuối này, có tổ tiên dẹt theo lưng bụng, nằm trên bụng của nó. Cá đuối gai độc' các cơ thể đối xứng quanh xương sống lưng. (B) Cá bơn, có tổ tiên dẹt về một bên, nằm nghiêng. (Xương sống của cá thể này ở bên phải.) Flounders' mắt di chuyển trong quá trình phát triển để cả hai đều ở cùng một phía của cơ thể. Sự đánh đổi hạn chế sự tiến hóa Sự thích ứng thường áp đặt cả chi phí và lợi ích. Để một sự thích ứng được ưa chuộng, những lợi ích thích hợp mà nó mang lại phải lớn hơn những chi phí thích hợp mà nó đặt ra - nói cách khác, sự đánh đổi phải đáng giá. Ví dụ, có những chi phí trao đổi chất liên quan đến việc phát triển và duy trì một số đặc điểm dễ thấy nhất định (chẳng hạn như gạc hoặc sừng) mà con đực sử dụng để cạnh tranh với những con đực khác để tiếp cận con cái. Thực tế là những đặc điểm này phổ biến ở nhiều loài cho thấy lợi ích thu được từ việc sở hữu chúng phải lớn hơn chi phí. Kết quả của sự đánh đổi là nhiều đặc điểm thích nghi trong bối cảnh này có thể không thích hợp trong bối cảnh khác. Hãy xem xét loài sa giông da xù xì và một trong những kẻ săn mồi của nó, loài rắn sọc thông thường (Hình 21 .20A). Sa giông cô lập một chất độc thần kinh mạnh gọi là tetrodotoxin (TTX) trong da của nó. TTX làm tê liệt dây thần kinh và cơ bằng cách chặn các kênh natri (xem Phần 6.3). Hầu hết các loài động vật có xương sống - bao gồm nhiều loài rắn sọc - sẽ chết nếu chúng ăn phải loài sa giông có da thô ráp. Nhưng một số loài rắn sọc có thể ăn sa giông da xù xì và sống sót: Các kênh natri kháng TTX đã phát triển trong dây thần kinh và cơ bắp của những cá thể như vậy. Tuy nhiên, trong vài giờ sau khi ăn sa giông, rắn kháng TTX có thể 21.5 Những hạn chế đối với sự tiến hóa là gì? 445 Quần thể này, nằm ngoài phạm vi phân bố của Taricha, không có khả năng kháng TTX. Khả năng kháng TTX đã tiến hóa ở những loài rắn sọc sống trong phạm vi Hồ Taricha Bear, ID Cấp độ kháng TTX ở Thamnophis â– Cao Không 21,20 Khả năng kháng độc tố phải trả giá (A) Rắn sọc (Thamnophis sirtalis) săn mồi có da thô sa giông (Taricha hạt). Những con sa giông có làn da thô ráp tự bảo vệ mình bằng cách tích tụ chất độc thần kinh TTX trong da của chúng. Đổi lại, các kênh natri kháng TTX đã phát triển ở một số quần thể rắn, cho phép rắn ăn sa giông độc hại nhưng khiến rắn di chuyển chậm hơn. (B) Khả năng kháng TTX cao ở rắn sọc chỉ được tìm thấy ở những vùng có quần thể rắn và sa giông chồng lên nhau (khu vực rám nắng). ljOl M Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 21 .4 Đánh giá chi phí của việc thích ứng Lifel 0e.com/at21 .4 chỉ di chuyển chậm và chúng không bao giờ di chuyển nhanh như những con rắn không kháng cự. Do đó, những con rắn có khả năng kháng cự dễ bị tổn thương hơn trước những kẻ săn mồi của chúng so với những con rắn nhạy cảm với TTX. Lỗ hổng này dẫn đến sự lựa chọn chống lại các kênh natri kháng TTX trong quần thể rắn sọc xuất hiện bên ngoài phạm vi của loài sa giông có da thô ráp,mặc dù có sự lựa chọn về tính kháng TTX ở nhiều khu vực có sa giông (Hình 21 .20B).

446 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa Kết quả tiến hóa ngắn hạn và dài hạn đôi khi khác nhau. Những thay đổi ngắn hạn về tần số alen trong quần thể mà chúng tôi đã nhấn mạnh trong chương này, thường được gọi là những thay đổi tiến hóa vi mô, là trọng tâm nghiên cứu quan trọng của các nhà sinh học tiến hóa. Những thay đổi này có thể được quan sát trực tiếp, chúng có thể được xử lý bằng thực nghiệm và chúng chứng minh các quá trình thực tế diễn ra quá trình tiến hóa. Tuy nhiên, bản thân chúng có thể không đủ để dự đoán những thay đổi dài hạn hoặc tiến hóa vĩ mô. Các mô hình thay đổi tiến hóa dài hạn có thể bị ảnh hưởng mạnh mẽ bởi các sự kiện xảy ra không thường xuyên (chẳng hạn như tác động của thiên thạch) hoặc quá chậm (chẳng hạn như sự trôi dạt lục địa) đến mức chúng khó có thể được quan sát thấy trong các nghiên cứu ngắn hạn. Các cơ chế tiến hóa hoạt động có thể thay đổi theo thời gian khi điều kiện môi trường thay đổi. Ngay cả trong số các hậu duệ của một loài tổ tiên duy nhất, các dòng dõi khác nhau có thể tiến hóa theo các hướng khác nhau. Các loại bằng chứng bổ sung - bằng chứng chứng minh tác động của các sự kiện hiếm và bất thường lên xu hướng trong hồ sơ hóa thạch - phải được thu thập nếu chúng ta muốn hiểu quá trình tiến hóa qua hàng tỷ năm. Chúng ta sẽ xem xét những khía cạnh lâu dài của quá trình tiến hóa trong các chương còn lại của phần này. RECAP Các quá trình phát triển hạn chế sự tiến hóa bởi vì tất cả những đổi mới mang tính tiến hóa đều là những sửa đổi của các cấu trúc đã tồn tại trước đó. Sự thích ứng chỉ có thể phát triển nếu lợi ích thích hợp mà nó mang lại vượt quá chi phí thích hợp mà nó đặt ra. â€¢Mô tả một ví dụ về sự đánh đổi trong quá trình tiến hóa trong đó lợi ích của việc thích ứng lớn hơn chi phí của nó về lâu dài. Xem trang. 445 và Hình 21.19 â€¢ Làm thế nào sự hiện diện của nhiều biến thể di truyền trong quần thể có thể làm tăng cơ hội để một số thành viên trong quần thể sống sót trước sự thay đổi môi trường chưa từng có? Tại sao không có gì đảm bảo rằng điều này sẽ xảy ra? Mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết trong tiến hóa là gì? â € ¢ Tiến hóa là sự thay đổi di truyền

trong quần thể theo thời gian. Sự tiến hóa có thể được quan sát trực tiếp ở các quần thể đang sống cũng như trong hồ sơ hóa thạch của sự sống. â € ¢ Lý thuyết tiến hóa đề cập đến sự hiểu biết của chúng ta về cơ chế thay đổi tiến hóa. Charles Darwin nổi tiếng với ý tưởng về tổ tiên chung của các loài khác nhau và về chọn lọc tự nhiên (sự sống sót và sinh sản khác biệt của các cá thể dựa trên sự biến đổi trong đặc điểm của chúng) như một cơ chế tiến hóa. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 21.1, HOẠT ĐỘNG 21.1 Các nhà sinh học sử dụng lý thuyết tiến hóa để phát triển vắc xin cúm tốt hơn như thế nào? TRẢ LỜI Nhiều chủng vi-rút cúm khác nhau lưu hành trong quần thể người và các vật chủ có xương sống khác mỗi năm, nhưng chỉ một số chủng vi-rút cúm đó tồn tại và sinh sản. Một trong những điểm khác biệt giữa các chủng cúm là ở cấu hình protein trên bề mặt của chúng.Những protein bề mặt này là mục tiêu được hệ thống miễn dịch của vật chủ nhận biết. Khi những thay đổi xảy ra ở protein bề mặt của vi-rút cúm, hệ thống miễn dịch của vật chủ có thể không còn nhận ra vi-rút xâm nhập, do đó vi-rút đó có nhiều khả năng nhân lên thành công hơn. Những chủng vi rút có số lượng thay đổi lớn nhất đối với protein bề mặt của chúng có nhiều khả năng thoát khỏi sự phát hiện của hệ thống miễn dịch của vật chủ và do đó có nhiều khả năng lây lan trong quần thể vật chủ và dẫn đến dịch cúm trong tương lai. Nói cách khác, có sự lựa chọn tích cực đối với sự thay đổi protein bề mặt của vi-rút cúm. Bằng cách so sánh tỷ lệ sống sót và tăng sinh của các chủng vi-rút cúm có trình tự gen khác nhau mã hóa protein bề mặt, các nhà sinh học có thể nghiên cứu khả năng thích nghi của vi-rút theo thời gian. Nếu các nhà sinh học có thể dự đoán chủng vi-rút cúm nào đang lưu hành có nhiều khả năng thoát khỏi sự phát hiện của vật chủ nhất, thì họ có thể xác định các chủng có nhiều khả năng liên quan đến dịch cúm sắp tới và có thể nhắm mục tiêu vào các chủng đó để sản xuất vắc-xin. Làm thế nào các nhà sinh vật học có thể đưa ra những dự đoán như vậy? Bằng cách xác định tỷ lệ thay thế đồng nghĩa với thay thế không đồng nghĩa trong các gen mã hóa protein bề mặt của virus, các nhà sinh học có thể phát hiện những thay đổi codon nào (tức là đột biến) đang được chọn lọc tích cực (sử dụng các phương pháp chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 24.2). Sau đó, họ có thể đánh giá chủng cúm nào hiện đang lưu hành có nhiều thay đổi nhất trong các codon được chọn lọc tích cực này. Chính những chủng cúm này có nhiều khả năng sống sót, sinh sôi nảy nở và dẫn đến các dịch cúm trong tương lai, vì vậy chúng là mục tiêu hợp lý cho các loại vắc xin mới. Ứng dụng thực tế này của lý thuyết tiến hóa dẫn đến việc tạo ra vắc-xin cúm hiệu quả hơn - và do đó ít bệnh tật và tử vong liên quan đến cúm hơn mỗi năm. CHƯƠNG 21 – Kể từ thời Darwin, nhiều nhà sinh vật học đã đóng góp vào sự phát triển của lý thuyết tiến hóa, và sự hiểu biết của chúng ta vẫn tiếp tục tiến bộ nhanh chóng cho đến ngày nay. Ôn lại Hình 21.2 â€¢ Để một quần thể tiến hóa, các thành viên của nó phải sở hữu biến thể di truyền có thể di truyền. Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? ™ Đột biến là nguồn gốc của biến thể di truyền tác động lên cơ chế tiến hóa. “Thuật ngữ thích ứng đề cập đến cả một đặc điểm tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên và quá trình tạo ra những đặc điểm đó. tiếp tụcBằng cách so sánh tỷ lệ sống sót và tăng sinh của các chủng vi-rút cúm có trình tự gen khác nhau mã hóa protein bề mặt, các nhà sinh học có thể nghiên cứu khả năng thích nghi của vi-rút theo thời gian. Nếu các nhà sinh học có thể dự đoán chủng vi-rút cúm nào đang lưu hành có nhiều khả năng thoát khỏi sự phát hiện của vật chủ nhất, thì họ có thể xác định các chủng có nhiều khả năng liên quan đến dịch cúm sắp tới và có thể nhắm mục tiêu vào các chủng đó để sản xuất vắc-xin. Làm thế nào các nhà sinh vật học có thể đưa ra những dự đoán như vậy? Bằng cách xác định tỷ lệ thay thế đồng nghĩa với thay thế không đồng nghĩa trong các gen mã hóa protein bề mặt của virus, các nhà sinh học có thể phát hiện những thay đổi codon nào (tức là đột biến) đang được chọn lọc tích cực (sử dụng các phương pháp chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 24.2). Sau đó, họ có thể đánh giá chủng cúm nào hiện đang lưu hành có nhiều thay đổi nhất trong các codon được chọn lọc tích cực này. Chính những chủng cúm này có nhiều khả năng sống sót, sinh sôi nảy nở và dẫn đến các dịch cúm trong tương lai, vì vậy chúng là mục tiêu hợp lý cho các loại vắc xin mới. Ứng dụng thực tế này của lý thuyết tiến hóa dẫn đến việc tạo ra vắc-xin cúm hiệu quả hơn - và do đó ít bệnh tật và tử vong liên quan đến cúm hơn mỗi năm. CHƯƠNG 21 – Kể từ thời Darwin, nhiều nhà sinh vật học đã đóng góp vào sự phát triển của lý thuyết tiến hóa, và sự hiểu biết của chúng ta vẫn tiếp tục tiến bộ nhanh chóng cho đến ngày nay. Ôn lại Hình 21.2 â€¢ Để một quần thể tiến hóa, các thành viên của nó phải sở hữu biến thể di truyền có thể di truyền. Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? ™ Đột biến là nguồn gốc của biến thể di truyền tác động lên cơ chế tiến hóa. “Thuật ngữ thích ứng đề cập đến cả một đặc điểm tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên và quá trình tạo ra những đặc điểm đó. tiếp tụcBằng cách so sánh tỷ lệ sống sót và tăng sinh của các chủng vi-rút cúm có trình tự gen khác nhau mã hóa protein bề mặt, các nhà sinh học có thể nghiên cứu khả

năng thích nghi của vi-rút theo thời gian. Nếu các nhà sinh học có thể dự đoán chủng vi-rút cúm nào đang lưu hành có nhiều khả năng thoát khỏi sự phát hiện của vật chủ nhất, thì họ có thể xác định các chủng có nhiều khả năng liên quan đến dịch cúm sắp tới và có thể nhắm mục tiêu vào các chủng đó để sản xuất vắc-xin. Làm thế nào các nhà sinh vật học có thể đưa ra những dự đoán như vậy? Bằng cách xác định tỷ lệ thay thế đồng nghĩa với thay thế không đồng nghĩa trong các gen mã hóa protein bề mặt của virus, các nhà sinh học có thể phát hiện những thay đổi codon nào (tức là đột biến) đang được chọn lọc tích cực (sử dụng các phương pháp chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 24.2). Sau đó, họ có thể đánh giá chủng cúm nào hiện đang lưu hành có nhiều thay đổi nhất trong các codon được chọn lọc tích cực này. Chính những chủng cúm này có nhiều khả năng sống sót, sinh sôi nảy nở và dẫn đến các dịch cúm trong tương lai, vì vậy chúng là mục tiêu hợp lý cho các loại vắc xin mới. Ứng dụng thực tế này của lý thuyết tiến hóa dẫn đến việc tạo ra vắc-xin cúm hiệu quả hơn - và do đó ít bệnh tật và tử vong liên quan đến cúm hơn mỗi năm. CHƯƠNG 21 – Kể từ thời Darwin, nhiều nhà sinh vật học đã đóng góp vào sự phát triển của lý thuyết tiến hóa, và sự hiểu biết của chúng ta vẫn tiếp tục tiến bộ nhanh chóng cho đến ngày nay. Ôn lại Hình 21.2 â€¢ Để một quần thể tiến hóa, các thành viên của nó phải sở hữu biến thể di truyền có thể di truyền. Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? ™ Đột biến là nguồn gốc của biến thể di truyền tác động lên cơ chế tiến hóa. “Thuật ngữ thích ứng đề cập đến cả một đặc điểm tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên và quá trình tạo ra những đặc điểm đó. tiếp tụcỨng dụng thực tế này của lý thuyết tiến hóa dẫn đến việc tạo ra vắc-xin cúm hiệu quả hơn - và do đó ít bệnh tật và tử vong liên quan đến cúm hơn mỗi năm. CHƯƠNG 21 – Kể từ thời Darwin, nhiều nhà sinh vật học đã đóng góp vào sự phát triển của lý thuyết tiến hóa, và sự hiểu biết của chúng ta vẫn tiếp tục tiến bộ nhanh chóng cho đến ngày nay. Ôn lại Hình 21.2 â€¢ Để một quần thể tiến hóa, các thành viên của nó phải sở hữu biến thể di truyền có thể di truyền. Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? ™ Đột biến là nguồn gốc của biến thể di truyền tác động lên cơ chế tiến hóa. “Thuật ngữ thích ứng đề cập đến cả một đặc điểm tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên và quá trình tạo ra những đặc điểm đó. tiếp tụcỨng dụng thực tế này của lý thuyết tiến hóa dẫn đến việc tạo ra vắc-xin cúm hiệu quả hơn - và do đó ít bệnh tật và tử vong liên quan đến cúm hơn mỗi năm. CHƯƠNG 21 – Kể từ thời Darwin, nhiều nhà sinh vật học đã đóng góp vào sự phát triển của lý thuyết tiến hóa, và sự hiểu biết của chúng ta vẫn tiếp tục tiến bộ nhanh chóng cho đến ngày nay. Ôn lại Hình 21.2 â€¢ Để một quần thể tiến hóa, các thành viên của nó phải sở hữu biến thể di truyền có thể di truyền. Cơ chế của sự thay đổi tiến hóa là gì? ™ Đột biến là nguồn gốc của biến thể di truyền tác động lên cơ chế tiến hóa. “Thuật ngữ thích ứng đề cập đến cả một đặc điểm tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên và quá trình tạo ra những đặc điểm đó. tiếp tục

Tóm tắt chương 447 – Trong quần thể, chọn lọc tự nhiên có tác dụng làm tăng tần số các alen có lợi (chọn lọc tích cực) và làm giảm tần số các alen có hại (chọn lọc tinh lọc). • Sự di chuyển của các cá thể hoặc giao tử giữa các quần thể dẫn đến dòng gen. Ở những quần thể nhỏ, sự trôi dạt di truyền - sự mất đi ngẫu nhiên của các cá thể và alen mà chúng sở hữu từ thế hệ này sang thế hệ tiếp theo - có thể tạo ra những thay đổi lớn về tần số alen theo thời gian và làm giảm đáng kể sự biến đổi di truyền. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 21.2 â€¢ Sự tắc nghẽn về quần thể xảy ra khi chỉ có một số cá thể sống sót sau một sự kiện ngẫu nhiên, dẫn đến sự thay đổi mạnh mẽ về tần số alen trong quần thể và mất đi sự biến đổi di truyền. Tương tự như vậy, một quần thể được thành lập bởi một số ít cá thể xâm chiếm một khu vực mới có thể mất đi biến thể di truyền thông qua hiệu ứng sáng lập. Ôn lại Hình 21.7 â€¢ Giao phối không ngẫu nhiên có thể dẫn đến những thay đổi về kiểu gen và tần số alen trong quần thể. â€¢ Lựa chọn giới tính là kết quả của sự thành công sinh sản khác biệt dựa trên các cá thể; kiểu hình. Xem lại Hình 21.9 Các nhà sinh học đo lường sự thay đổi tiến hóa như thế nào? - Tần số alen đo lường mức độ đa dạng di truyền trong quần thể. Tần số kiểu gen cho thấy sự phân bố biến thể di truyền của quần thể giữa các thành viên của nó như thế nào. Tần số alen và kiểu gen cùng nhau mô tả cấu trúc di truyền của quần thể. Ôn lại Hình 21.10 â€¢ Trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg dự đoán tần số kiểu gen từ tần số alen trong trường hợp không có sự tiến hóa. Sự sai lệch so với các tần số này cho thấy các cơ chế tiến hóa đang hoạt động. Ôn lại Hình 21.1 1# HƯỚNG DẪN Animated 21.3 â€¢ Chọn lọc tự nhiên có thể tác động lên các nhân vật có sự biến đổi về số lượng theo ba cách khác nhau. Ôn lại Hình 21.12 â€¢ Ổn định chọn lọc có tác dụng làm giảm sự biến đổi mà không làm thay đổi giá trị trung bình của một tính trạng. • Chọn lọc định hướng có tác dụng dịch chuyển giá trị trung bình của một tính trạng về một cực. • Sự lựa chọn đột phá ủng hộ cả hai thái cực của các giá trị tính trạng, dẫn đến sự phân bố tính trạng lưỡng tính. Biến thể di truyền

được phân bố và duy trì như thế nào trong quần thể? Các đột biến trung tính, tái tổ hợp giới tính, chọn lọc phụ thuộc tần số và lợi thế dị hợp tử đều có thể duy trì sự biến đổi di truyền trong quần thể. Các alen trung tính không ảnh hưởng đến thể lực của sinh vật, không bị ảnh hưởng bởi chọn lọc tự nhiên và có thể tích lũy hoặc bị mất đi do sự trôi dạt di truyền. â€¢ Bất chấp những bất lợi ngắn hạn, sinh sản hữu tính tạo ra vô số tổ hợp kiểu gen làm tăng tiềm năng tiến hóa và khả năng sống sót của quần thể. • Tính đa hình có thể được duy trì bằng cách chọn lọc phụ thuộc vào tần số khi mức độ thích hợp của kiểu gen phụ thuộc vào tần số của nó trong quần thể. • Sự biến đổi di truyền trong loài có thể được duy trì nhờ sự tồn tại của các quần thể khác biệt về mặt di truyền trong không gian địa lý.Sự thay đổi dần dần về kiểu hình theo độ dốc địa lý được gọi là biến thể lâm sàng. Xem lại Hình 21.18 21.5 Những hạn chế của sự tiến hóa là gì? â€¢ Các quá trình phát triển hạn chế sự tiến hóa bởi vì tất cả những đổi mới mang tính tiến hóa đều là những sửa đổi của các cấu trúc đã tồn tại trước đó. â€¢ Hầu hết các biện pháp thích ứng đều đặt ra chi phí cũng như lợi ích. Sự thích ứng chỉ có thể phát triển nếu lợi ích mà nó mang lại vượt quá chi phí mà nó đặt ra. Xem lại Hình 21.20# HƯỚNG DẪN Animated 21.4 Sj&iE] Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình filKaSi Life10e.com/is21 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Bò sừng dài gặp khó khăn hơn khi di chuyển qua các khu vực có nhiều rừng rậm so với bò có sừng ngắn hoặc không có sừng, nhưng bò sừng dài có khả năng bảo vệ con non tốt hơn kẻ săn mồi. Sự tương phản này là một ví dụ về a. một sự thích nghi. b. trôi dạt di truyền. c. chọn lọc tự nhiên. d. một sự đánh đổi. đ. không có ý nào ở trên 2. Phát biểu nào về tần số alen là không đúng? Một. Tổng tần số các alen tại một locus luôn bằng 1. b. Nếu có hai alen ở một locus và chúng ta biết tần số của một trong số chúng thì chúng ta có thể thu được tần số của alen kia bằng cách trừ. c. Nếu một alen bị thiếu trong quần thể thì tần số của nó trong quần thể đó là 0. d. Nếu hai quần thể có cùng tần số alen ở một locus thì chúng phải có cùng tỷ lệ đồng hợp tử ở locus đó. đ. Nếu chỉ có một alen ở một locus thì tần số của nó là 1. 3. Điều nào sau đây không phải là giả định về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg? Một. Không có sự di cư giữa các quần thể. b. Chọn lọc tự nhiên không tác động lên các alen trong quần thể. c. Giao phối là ngẫu nhiên. d. Nhiều alen phải có mặt ở mọi locus. đ. Tất cả những điều trênNếu một alen bị thiếu trong quần thể thì tần số của nó trong quần thể đó là 0. d. Nếu hai quần thể có cùng tần số alen ở một locus thì chúng phải có cùng tỷ lệ đồng hợp tử ở locus đó. đ. Nếu chỉ có một alen ở một locus thì tần số của nó là 1. 3. Điều nào sau đây không phải là giả định về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg? Một. Không có sự di cư giữa các quần thể. b. Chọn lọc tự nhiên không tác động lên các alen trong quần thể. c. Giao phối là ngẫu nhiên. d. Nhiều alen phải có mặt ở mọi locus. đ. Tất cả những điều trênNếu một alen bị thiếu trong quần thể thì tần số của nó trong quần thể đó là 0. d. Nếu hai quần thể có cùng tần số alen ở một locus thì chúng phải có cùng tỷ lệ đồng hợp tử ở locus đó. đ. Nếu chỉ có một alen ở một locus thì tần số của nó là 1. 3. Điều nào sau đây không phải là giả định về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg? Một. Không có sự di cư giữa các quần thể. b. Chọn lọc tự nhiên không tác động lên các alen trong quần thể. c. Giao phối là ngẫu nhiên. d. Nhiều alen phải có mặt ở mọi locus. đ. Tất cả những điều trên

448 CHƯƠNG 21 Cơ chế tiến hóa 4. Các thí nghiệm chọn lọc trong phòng thí nghiệm với ruồi giấm đã chứng minh rằng a. số lượng lông không được kiểm soát về mặt di truyền. b. Số lượng lông không được kiểm soát về mặt di truyền, nhưng những thay đổi về số lượng lông là do môi trường mà ruồi được nuôi dưỡng. c. Số lượng lông được kiểm soát về mặt di truyền, nhưng có rất ít sự thay đổi về tác động của chọn lọc tự nhiên. d. Số lượng lông được kiểm soát về mặt di truyền, nhưng sự chọn lọc không thể dẫn đến việc ruồi có nhiều lông hơn bất kỳ cá thể nào trong quần thể ban đầu. đ. Số lượng lông được kiểm soát về mặt di truyền và việc chọn lọc có thể dẫn đến việc ruồi có nhiều hoặc ít lông hơn bất kỳ cá thể nào trong quần thể ban đầu có. 5. Lựa chọn đột phá duy trì sự phân bố hai chiều về kích thước mỏ ở chim bụng đen vì a. hóa đơn có kích thước trung bình rất khó hình thành. b. loài' hai nguồn thực phẩm chính khác nhau rõ rệt về kích thước và độ cứng. c. con đực sử dụng tờ tiền lớn của chúng để trưng bày. d. người di cư giới thiệu các kích cỡ hóa đơn khác nhau cho dân chúng mỗi năm. đ. chim già cần hóa đơn lớn hơn chim non. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Chọn lọc nhân tạo của con người khác với chọn lọc tự nhiên ở điểm nào? Bạn có thể cho một số ví dụ về một đặc điểm có thể được ưa chuộng bởi chọn lọc nhân tạo trong nông nghiệp nhưng lại bị chọn lọc tự nhiên chọn lọc ở quần thể hoang dã ưa chuộng? 7. Theo những gì chúng ta biết, chọn lọc tự nhiên không thể giúp sinh vật thích nghi với các sự kiện trong tương lai. Tuy nhiên, nhiều sinh vật dường như phản ứng với các sự kiện tự nhiên

trước khi chúng xảy ra. Ví dụ, nhiều loài động vật có vú ngủ đông khi trời vẫn còn khá ấm. Tương tự như vậy, nhiều loài chim rời vùng ôn đới để đến nơi trú đông ở phía nam rất lâu trước khi mùa đông đến. Bạn nghĩ thế nào về sự "dự đoán trước" như vậy? hành vi phát triển? 8. Khi con người sống lâu hơn, nhiều người phải đối mặt với các tình trạng thoái hóa như bệnh Alzheimer (trong hầu hết các trường hợp) có liên quan đến tuổi tác. Giả sử rằng một số cá nhân có thể có khuynh hướng di truyền để chống lại thành công những tình trạng này, liệu có phải chỉ riêng chọn lọc tự nhiên sẽ có tác dụng ủng hộ khuynh hướng như vậy trong quần thể người? Tại sao hoặc tại sao không? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Mẫu sau đây liệt kê kiểu gen tại locus A của 10 cá thể trong quần thể lưỡng bội. Dựa vào mẫu này, hãy trả lời các câu hỏi tiếp theo. Một. Mẫu: AA, AA, Aa, Aa, Aa, Aa, aa, aa, aa, aa b. Tần số quan sát được của alen a là bao nhiêu? Tần số alen A quan sát được? c. Tần số quan sát được của các kiểu gen aa, Aa, AA là bao nhiêu? d. Sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên, Hardy-Weinberg mong đợi tần số kiểu gen aa, Aa và AA như thế nào? đ. Một số lý do khiến bạn có thể mong đợi tần số kiểu gen quan sát được khác với kỳ vọng của Hardy-Weinberg là gì? 10. Hãy tưởng tượng bạn đang nghiên cứu tính đa hình màu sắc ở một loài chuột; ở loài này,một số cá thể có áo khoác đen và một số có áo khoác trắng. Bạn muốn biết liệu những con chuột đang giao phối ngẫu nhiên hay có sự lựa chọn bạn tình dựa trên màu lông. Bạn quyết định kiểm tra tần số kiểu gen tại một locus không liên quan đến màu lông. Bạn thu thập dữ liệu sau từ những con chuột được lấy mẫu ở một vị trí có khả năng đại diện cho một quần thể sinh sản duy nhất. Một. Trong một mẫu gồm 25 con chuột lông trắng: 1 con có kiểu gen aa, 4 con có kiểu gen Aa và 20 con có kiểu gen AA. b. Trong một mẫu gồm 25 con chuột lông đen: có 24 con chuột có kiểu gen aa và 1 con có kiểu gen Aa. Dữ liệu của bạn có hỗ trợ giao phối ngẫu nhiên giữa chuột đen và chuột trắng không? Bạn có thể nghĩ ra cách giải thích nào khác cho dữ liệu của mình mà không liên quan đến việc lựa chọn bạn đời không ngẫu nhiên không? Làm thế nào bạn có thể kiểm tra và phân biệt những giả thuyết khác nhau này? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

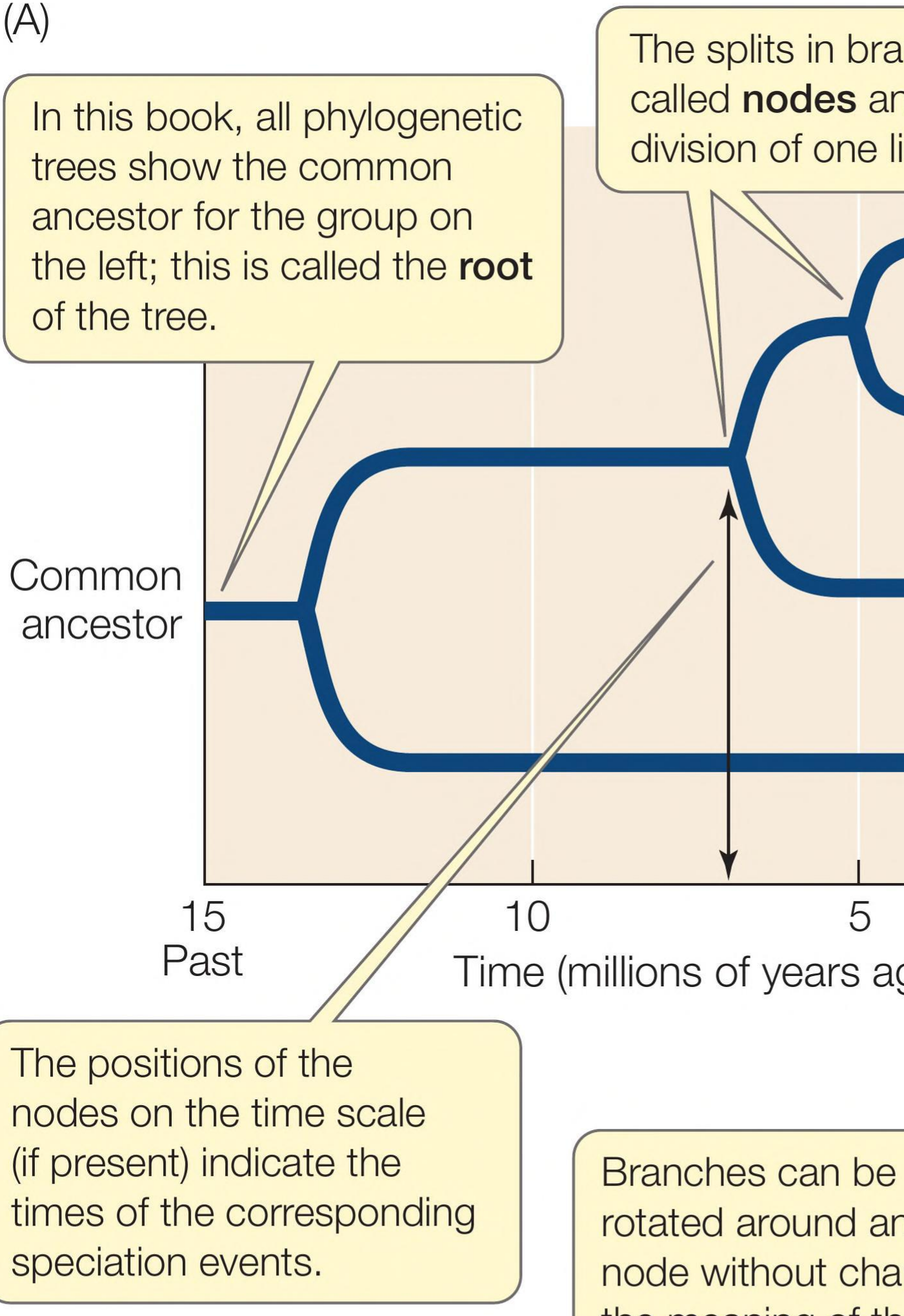
Tái thiết và sử dụng Phylogeny CHƯƠNG 22.1 Phylogeny là gì? 22.2 Cây phát sinh gen được cấu tạo như thế nào? 22.3 Các nhà sinh học sử dụng cây phát sinh gen như thế nào? 22.4 Phylogeny liên quan đến phân loại như thế nào? PROTEIN huỳnh quang xanh (GFP) được phát hiện vào năm 1962 khi Osamu Shimomura, một nhà hóa học hữu cơ và nhà sinh học biển, dẫn đầu một nhóm có thể chiết xuất protein từ các mô của loài sứa phát quang sinh học Aequorea victoria và tinh chế nó. Khoảng 30 năm sau phát hiện đầu tiên, Martin Chalfie đã có ý tưởng (và công nghệ) liên kết gen GFP với các gen mã hóa protein khác để sự biểu hiện của các gen cụ thể quan tâm có thể được hình dung bằng màu xanh lục phát sáng trong tế bào và mô của sinh vật sống (xem Hình 18.4). Công trình này được mở rộng bởi Roger Tsien, người đã thay đổi một số axit amin trong GFP để tạo ra các protein huỳnh quang có nhiều màu sắc riêng biệt. Các protein huỳnh quang có màu sắc khác nhau có nghĩa là sự biểu hiện của một số protein khác nhau có thể được hình dung và nghiên cứu trong cùng một sinh vật vào cùng một thời điểm. Ba nhà khoa học này đã được trao giải Nobel Hóa học năm 2008 cho việc phân lập GFP và phát triển nó để quan sát biểu hiện gen. Mặc dù Tsien có thể tạo ra các protein có màu sắc khác nhau nhưng anh không thể tạo ra protein màu đỏ. Điều này thật khó chịu; protein huỳnh quang màu đỏ sẽ đặc biệt hữu ích cho các nhà sinh học vì ánh sáng đỏ xuyên qua các mô dễ dàng hơn các màu khác. Công trình của Tsien đã truyền cảm hứng cho Mikhail Matz tìm kiếm các protein huỳnh quang mới trong san hô (là họ hàng của loài sứa). Trong số các loài san hô khác nhau mà ông nghiên cứu, Matz đã tìm thấy các protein phát huỳnh quang với nhiều sắc thái khác nhau như xanh lục, lục lam (xanh lam) - và đỏ. Nhiều huỳnh quang San hô tạo rạn san hô Acropora millepora cho thấy cả huỳnh quang màu lục lam và đỏ. Bức ảnh này được chụp dưới kính hiển vi ảnh hưởng đến màu sắc mà chúng ta nhìn thấy; màu sắc được các động vật biển cảm nhận khác nhau trong môi trường tự nhiên của chúng. Các sắc tố đỏ huỳnh quang đã tiến hóa như thế nào trong san hô, khi mà những thay đổi phân tử cần thiết đã vượt qua Tsien? Để trả lời câu hỏi này, Matz đã giải trình tự các gen của protein huỳnh quang và sử dụng các trình tự này để tái tạo lại lịch sử tiến hóa của những thay đổi axit amin tạo ra các màu sắc khác nhau ở các loài san hô khác nhau. Công trình của Matz cho thấy protein huỳnh quang tổ tiên trong san hô có màu xanh lá cây và protein huỳnh quang màu đỏ tiến hóa theo một loạt các bước dần dần. Phân tích của ông về các mối quan hệ tiến hóa cho phép ông tìm lại các bước này. Lịch sử tiến hóa như vậy, thường được mô tả như một sơ đồ phân nhánh về mối quan hệ giữa các dòng dõi,

được gọi là phát sinh chủng loại. Sự tiến hóa của nhiều khía cạnh sinh học của sinh vật có thể được nghiên cứu bằng các phương pháp phát sinh chủng loại. Thông tin này được sử dụng trong tất cả các lĩnh vực sinh học để hiểu cấu trúc, chức năng và hành vi của sinh vật.m Các phương pháp phát sinh chủng loại được sử dụng như thế nào để phục hồi các chuỗi protein từ các sinh vật đã tuyệt chủng? Xem câu trả lời ở trang 464.



450 CHƯƠNG 22 Tái thiết và sử dụng Phylogeny Phylogeny là gì? Phylogeny là lịch sử của mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật hoặc gen của chúng. Cây phát sinh chủng loại là một sơ đồ mô tả sự tái hiện lại lịch sử

đó. Cây phát sinh gen thường được sử dụng để mô tả lịch sử tiến hóa của loài, quần thể và gen. Mỗi điểm phân nhánh (hoặc nút) trong cây phát sinh gen đại diện cho một điểm mà tại đó các dòng dõi đã phân kỳ trong quá khứ. Trong trường hợp loài, những sự phân chia này thể hiện các sự kiện hình thành loài trong quá khứ, khi một dòng dõi chia thành hai. Do đó, cây phát sinh loài có thể theo dõi các mối quan hệ tiến hóa từ tổ tiên chung cổ xưa của một nhóm loài thông qua các sự kiện hình thành loài khác nhau (khi các dòng dõi phân chia) cho đến các quần thể sinh vật hiện tại (Hình 22.1). Trong nhiều thập kỷ qua, cây phát sinh gen đã trở thành công cụ quan trọng để nghiên cứu và mô tả các mô hình tiến hóa cũng như áp dụng lý thuyết tiến hóa trong toàn bộ sinh học. Bạn sẽ cần phải hiểu về cây phát sinh chủng loại để hiểu được nhiều bài viết và sách về sinh học, bao gồm cả bài viết này. \ Một loài, quần thể hoặc gen tại một thời điểm. . . . . .trở thành một dòng dõi khi chúng ta theo dõi con cháu của nó qua thời gian. 22.1 Các thành phần của cây phát sinh gen Mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật có thể được biểu diễn dưới dạng sơ đồ dạng cây. Cây phát sinh loài có thể được sử dụng để mô tả lịch sử tiến hóa của mọi dạng sống; của một nhóm tiến hóa lớn (chẳng hạn như côn trùng); của một nhóm nhỏ các loài có quan hệ họ hàng gần gũi; hoặc trong một số trường hợp, thậm chí của các cá thể, quần thể hoặc gen trong một loài. Tổ tiên chung của tất cả các sinh vật trong cây là rễ của cây. Các cây phát sinh loài trong cuốn sách này mô tả thời gian chảy từ trái (sớm nhất) sang phải (gần đây nhất) (Hình 2 2. 2 A). Thực tế phổ biến là vẽ những cái cây có thời gian sớm nhất ở phía dưới. Thời gian của sự kiện phân tách trong dòng được hiển thị bằng vị trí của một nút trên trục thời gian, (đôi khi được gọi là trục phân kỳ). Những sự phân chia này biểu thị các sự kiện trong đó một dòng tách thành hai, chẳng hạn như sự kiện hình thành loài (đối với một cây loài), một sự kiện sao chép gen (đối với một cây gen) hoặc một sự kiện lây truyền (đối với một cây gồm các dòng virus được truyền qua một quần thể chủ nhà). Trục phân kỳ có thể có thang đo rõ ràng hoặc đơn giản hiển thị thời gian tương đối của các sự kiện phân chia. 22.2 Cách đọc cây phát sinh chủng loại (A) Cây phát sinh chủng loại có thể được tạo ra theo thang thời gian, như được hiển thị ở đây, hoặc không có dấu hiệu về thời gian. Nếu không hiển thị thang thời gian thì cây chỉ nhằm mục đích mô tả thứ tự tương đối của các sự kiện phân kỳ. (B) Các dòng có thể được xoay quanh một nút nhất định, do đó thứ tự dọc của các đơn vị phân loại phần lớn là tùy ý.


(A)
In this book, all phylogenetic trees show the common ancestor for the group on the left; this is called the root of the tree.
The splits in bra
called nodes ar
division of one li
Common ancestor
15
Past
10
5
Time (millions of years ag
The positions of the nodes on the time scale (if present) indicate the times of the corresponding speciation events.
Branches can be
rotated around ar
node without cha
the meaning of th

22.1 Phát sinh loài là gì? 451 Trong cuốn sách này, thứ tự các nút dọc theo trục ngang (thời gian) có ý nghĩa, nhưng khoảng cách theo chiều dọc giữa các nhánh thì không. Khoảng cách dọc được điều chỉnh để dễ đọc và trình bày rõ ràng; chúng không tương quan với mức độ tương đồng hay khác biệt giữa các nhóm. Cũng lưu ý rằng các dòng có thể được xoay quanh các nút trong cây, do đó thứ tự dọc của các dòng cũng phần lớn là tùy ý (Hình 22.2B). Thông tin quan trọng trong cây là thứ tự phân nhánh dọc theo trục thời gian, vì điều này cho biết thời điểm cuối cùng các dòng dõi khác nhau có chung một tổ tiên. Bất kỳ loài hoặc nhóm loài nào mà chúng ta chỉ định hoặc đặt tên đều được gọi là đơn vị phân loại (taxon số nhiều). Một số ví dụ về các đơn vị phân loại quen thuộc bao gồm con người, động vật linh trưởng, động vật có vú và động vật có xương sống (lưu ý rằng trong loạt bài này, mỗi đơn vị phân loại trong danh sách cũng là thành viên của đơn vị phân loại tiếp theo, bao quát hơn). Bất kỳ đơn vị phân loại nào bao gồm tổ tiên và tất cả các hậu duệ tiến hóa của nó đều được gọi là nhánh. Các nhánh có thể được xác định bằng cách chọn bất kỳ điểm nào trên cây phát sinh chủng loại và sau đó truy tìm tất cả các dòng dõi con cháu đến đầu các nhánh cuối cùng (Hình 22.3). Hai loài có họ hàng gần nhất với nhau được gọi là loài chị em; và bất kỳ hai nhánh nào là họ hàng gần nhất của nhau đều được gọi là các nhánh chị em. Trước những năm 1980, cây phát sinh gen chỉ có xu hướng được nhìn thấy trong các tài liệu về sinh học tiến hóa, đặc biệt là trong lĩnh vực hệ thống học: nghiên cứu và phân loại đa dạng sinh học. Nhưng tổ tiên chung Lamprey Tinh tinh Động vật có vú Động vật có màng ối Động vật bốn chân Động vật có xương sống 22.3 Các nhánh đại diện cho một tổ tiên và tất cả các hậu duệ tiến hóa của nó Tất cả các nhánh đều là tập hợp con của các nhánh lớn hơn, với toàn bộ sự sống là đơn vị phân loại bao gồm nhất. Trong ví dụ này, các nhóm được gọi là động vật có vú, động vật có màng ối, động vật bốn chân và động vật có xương sống đại diện cho các nhánh lớn hơn liên tiếp. Chỉ có một vài loài trong mỗi nhánh được thể hiện trên cây. hầu hết mọi tạp chí về khoa học đời sống được xuất bản trong vài năm qua đều chứa các cây phát sinh gen. Cây được sử dụng rộng rãi trong sinh học phân tử, y sinh, sinh lý học, hành vi, sinh thái và hầu như tất cả các lĩnh vực sinh học khác. Tại sao các nghiên cứu phát sinh gen trở nên quan trọng như vậy? Tất cả sự sống được kết nối thông qua lịch sử tiến hóa Trong sinh học, chúng ta nghiên cứu sự sống ở mọi cấp độ tổ chức - từ gen, tế bào, sinh vật, quần thể và loài cho đến các bộ phận chính của sự sống. Tuy nhiên, trong hầu hết các trường hợp, không có gen hoặc sinh vật riêng lẻ nào (hoặc đơn vị nghiên cứu khác) giống hệt bất kỳ gen hoặc sinh vật nào khác mà chúng tôi nghiên cứu. Hãy xem xét các cá nhân trong lớp sinh học của bạn. Chúng ta công nhận mỗi người là một cá thể riêng biệt, nhưng chúng ta biết rằng không có hai người nào giống hệt nhau. Nếu chúng ta biết chi tiết về gia phả của mọi người thì sự giống nhau về mặt di truyền của bất kỳ cặp học sinh nào sẽ dễ dự đoán hơn. Chúng tôi sẽ thấy rằng những học sinh có quan hệ gần gũi hơn sẽ có nhiều đặc điểm chung hơn (từ màu tóc cho đến khả năng nhạy cảm hoặc khả năng chống lại bệnh tật).Tương tự, các nhà sinh học sử dụng phương pháp phát sinh loài để so sánh và dự đoán về những đặc điểm chung giữa các gen, quần thể và loài. Một trong những khái niệm thống nhất tuyệt vời trong sinh học là mọi sự sống đều được kết nối thông qua lịch sử tiến hóa của nó. Lịch sử tiến hóa hoàn chỉnh của sự sống được gọi là cây sự sống. Các nhà sinh vật học ước tính có hàng chục triệu loài trên Trái đất. Chỉ có khoảng 1,8 triệu loài được mô tả và đặt tên chính thức. Các loài mới liên tục được phát hiện và đặt tên, và các cây phát sinh loài liên tục được xem xét và sửa đổi. Do đó, kiến thức của chúng ta về cây sự sống còn lâu mới hoàn thiện, ngay cả đối với những loài đã biết. Tuy nhiên, kiến thức về các mối quan hệ tiến hóa là cần thiết để đưa ra những so sánh trong sinh học, vì vậy các nhà sinh học xây dựng cây phát sinh loài cho các nhóm quan tâm khi có nhu cầu. Mối quan hệ tiến hóa giữa các loài, như được thể hiện trong cây sự sống, cũng là cơ sở để phân loại sinh học. Khung tiến hóa này cho phép các nhà sinh học đưa ra nhiều dự đoán về hành vi, sinh thái, sinh lý, di truyền và hình thái của các loài chưa được nghiên cứu chi tiết. So sánh giữa các loài đòi hỏi quan điểm tiến hóa Khi các nhà sinh học so sánh giữa các loài, họ quan sát những đặc điểm khác nhau trong nhóm quan tâm và cố gắng xác định khi nào những đặc điểm đó tiến hóa. Trong nhiều trường hợp, các nhà nghiên cứu quan tâm đến việc sự tiến hóa của một tính trạng phụ thuộc như thế nào vào điều kiện môi trường hoặc áp lực chọn lọc. Ví dụ, các nhà khoa học đã sử dụng các phân tích phát sinh gen để khám phá những thay đổi trong bộ gen của HIV dẫn đến khả năng kháng các phương pháp điều trị bằng thuốc cụ thể. Mối liên quan giữa một biến đổi di truyền cụ thể ở HIV với một loại thuốc điều trị cụ thể đưa ra một giả thuyết về sự tiến triển của tình trạng kháng thuốc có thể được kiểm tra bằng thực nghiệm. Bất kỳ đặc điểm nào được chia sẻ bởi hai hoặc nhiều loài được thừa hưởng từ một tổ tiên chung được cho là tương đồng. Các đặc điểm tương đồng có thể là bất kỳ đặc

điểm di truyền nào, bao gồm trình tự DNA, cấu trúc protein, cấu trúc giải phẫu vàcũng là cơ sở để phân loại sinh học. Khung tiến hóa này cho phép các nhà sinh học đưa ra nhiều dự đoán về hành vi, sinh thái, sinh lý, di truyền và hình thái của các loài chưa được nghiên cứu chi tiết. So sánh giữa các loài đòi hỏi quan điểm tiến hóa Khi các nhà sinh học so sánh giữa các loài, họ quan sát những đặc điểm khác nhau trong nhóm quan tâm và cố gắng xác định khi nào những đặc điểm đó tiến hóa. Trong nhiều trường hợp, các nhà nghiên cứu quan tâm đến việc sự tiến hóa của một tính trạng phụ thuộc như thế nào vào điều kiện môi trường hoặc áp lực chọn lọc. Ví dụ, các nhà khoa học đã sử dụng các phân tích phát sinh gen để khám phá những thay đổi trong bộ gen của HIV dẫn đến khả năng kháng các phương pháp điều trị bằng thuốc cụ thể. Mối liên quan giữa một biến đổi di truyền cụ thể ở HIV với một loại thuốc điều trị cụ thể đưa ra một giả thuyết về sự tiến triển của tình trạng kháng thuốc có thể được kiểm tra bằng thực nghiệm. Bất kỳ đặc điểm nào được chia sẻ bởi hai hoặc nhiều loài được thừa hưởng từ một tổ tiên chung được cho là tương đồng. Các đặc điểm tương đồng có thể là bất kỳ đặc điểm di truyền nào, bao gồm trình tự DNA, cấu trúc protein, cấu trúc giải phẫu vàcũng là cơ sở để phân loại sinh học. Khung tiến hóa này cho phép các nhà sinh học đưa ra nhiều dự đoán về hành vi, sinh thái, sinh lý, di truyền và hình thái của các loài chưa được nghiên cứu chi tiết. So sánh giữa các loài đòi hỏi quan điểm tiến hóa Khi các nhà sinh học so sánh giữa các loài, họ quan sát những đặc điểm khác nhau trong nhóm quan tâm và cố gắng xác định khi nào những đặc điểm đó tiến hóa. Trong nhiều trường hợp, các nhà nghiên cứu quan tâm đến việc sự tiến hóa của một tính trạng phụ thuộc như thế nào vào điều kiện môi trường hoặc áp lực chọn lọc. Ví dụ, các nhà khoa học đã sử dụng các phân tích phát sinh gen để khám phá những thay đổi trong bộ gen của HIV dẫn đến khả năng kháng các phương pháp điều trị bằng thuốc cụ thể. Mối liên quan giữa một biến đổi di truyền cụ thể ở HIV với một loại thuốc điều trị cụ thể đưa ra một giả thuyết về sự tiến triển của tình trạng kháng thuốc có thể được kiểm tra bằng thực nghiệm. Bất kỳ đặc điểm nào được chia sẻ bởi hai hoặc nhiều loài được thừa hưởng từ một tổ tiên chung được cho là tương đồng. Các đặc điểm tương đồng có thể là bất kỳ đặc điểm di truyền nào, bao gồm trình tự DNA, cấu trúc protein, cấu trúc giải phẫu và

 thậm chí một số mô hình hành vi. Những đặc điểm được chia sẻ giữa một nhóm lợi ích có thể được thừa hưởng từ một tổ tiên chung. Ví dụ, tất cả các loài động vật có xương sống đang sống đều có cột sống và tất cả các loài động vật có xương sống hóa thạch đã biết đều có cột sống; do đó cột sống được đánh giá là tương đồng ở tất cả các loài động vật có xương sống. Khi truy tìm sự tiến hóa của một đặc điểm, các nhà sinh học phân biệt giữa các đặc điểm tổ tiên và đặc điểm phái sinh. Một đặc điểm có ở tổ tiên của một nhóm được gọi là đặc điểm tổ tiên của nhóm đó. Một đặc điểm được tìm thấy ở con cháu khác với dạng tổ tiên của nó là một đặc điểm dẫn xuất. Các đặc điểm có nguồn gốc được chia sẻ giữa một nhóm sinh vật và được coi là bằng chứng về tổ tiên chung của nhóm đó được gọi là các đặc điểm đồng hình (syn, "shared"; apo, "có nguồn gốc"; morph, "form", đề cập đến "hình thức" của một đặc điểm). Do đó, cột sống được coi là một đặc điểm đồng hình - một đặc điểm chung, có nguồn gốc - của động vật có xương sống. Một đặc điểm cụ thể có thể là tổ tiên hoặc có nguồn gốc, tùy thuộc vào điểm tham chiếu phát sinh gen của chúng tôi. Ví dụ, tất cả các loài chim đều có lông, có vảy được biến đổi cao. Từ thực tế này, chúng tôi suy ra rằng lông vũ đã có từ tổ tiên chung của các loài chim hiện đại và do đó chúng tôi coi sự hiện diện của lông vũ là đặc điểm tổ tiên của bất kỳ nhóm chim hiện đại nào (chẳng hạn như các loài chim biết hót). Lông vũ không có ở bất kỳ động vật sống nào khác, mặc dù có bằng chứng hóa thạch cho thấy sự hiện diện của lông vũ ở nhiều loài khủng long theropod đã tuyệt chủng. Nếu chúng ta đang tái tạo lại kiểu phát sinh loài của tất cả các loài động vật có xương sống, thì sự hiện diện của lông vũ sẽ là một đặc điểm phái sinh cho chúng ta biết về mối quan hệ tiến hóa chặt chẽ giữa các loài chim và họ hàng khủng long chân thú đã tuyệt chủng của chúng. Tuy nhiên, không phải tất cả các đặc điểm tương tự đều là bằng chứng về mối quan hệ họ hàng. Những đặc điểm tương tự có thể phát triển ở các nhóm sinh vật có quan hệ họ hàng xa vì một trong những lý do sau: • Các đặc điểm tiến hóa độc lập chịu áp lực chọn lọc giống nhau có thể trở nên giống nhau về bề ngoài, một hiện tượng gọi là tiến hóa hội tụ. Ví dụ, mặc dù xương cánh của dơi và chim là tương đồng, được thừa hưởng từ một tổ tiên chung, nhưng cánh của dơi và cánh của chim – cả hai đều là sự thích nghi cho việc bay – không tương đồng vì chúng tiến hóa độc lập với chi trước của các tổ tiên không biết bay khác nhau (Hình 22.4). • Một nhân vật có thể hoàn nguyên từ trạng thái dẫn xuất trở lại trạng thái tổ tiên trong một sự kiện được gọi là đảo ngược tiến hóa. Ví dụ, hầu hết các loài ếch đều thiếu răng ở hàm dưới, nhưng tổ tiên của

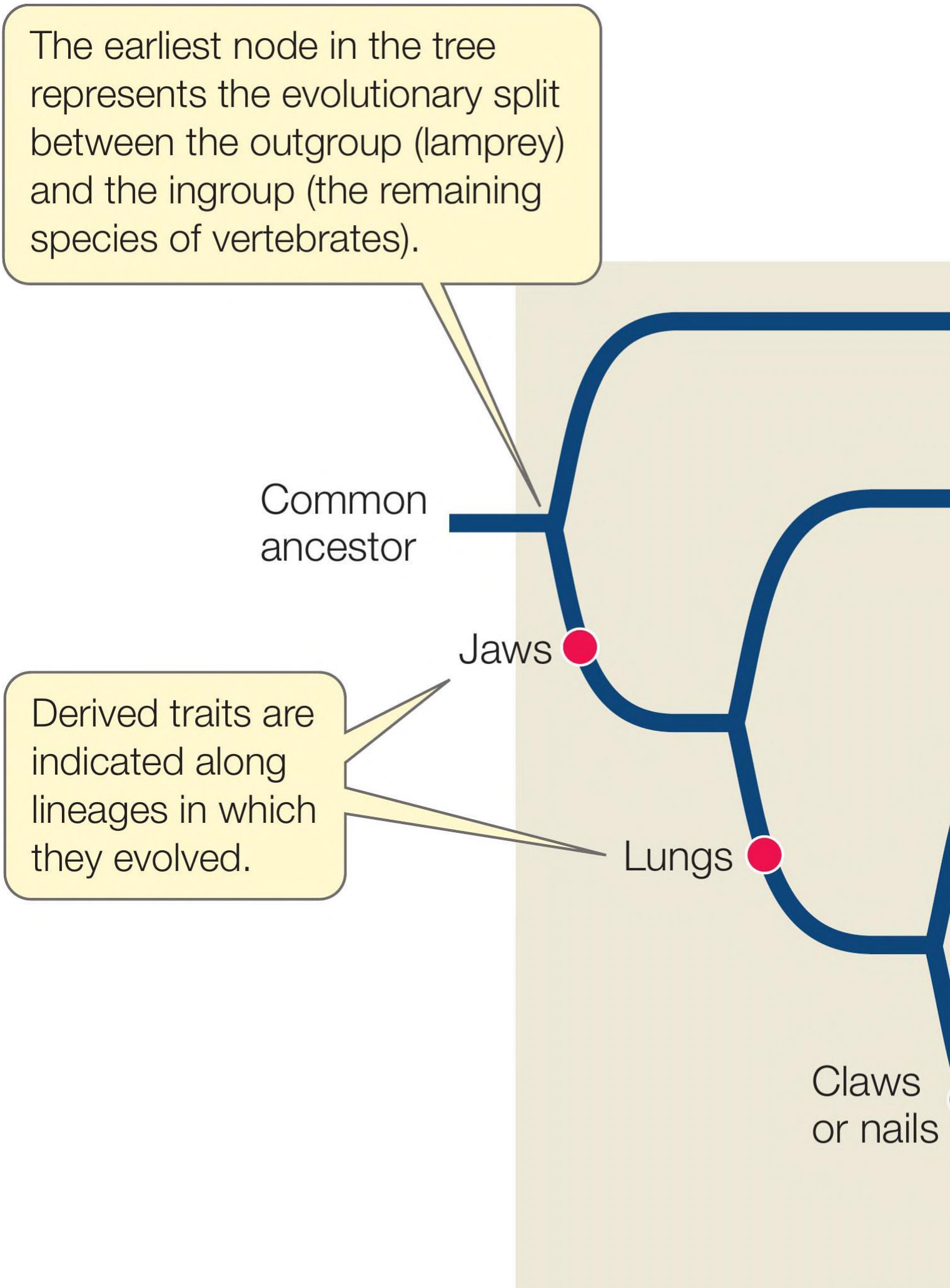
loài ếch đã có những chiếc răng như vậy. Răng đã được lấy lại ở hàm dưới của một loài Nam Mỹ và do đó thể hiện sự đảo ngược tiến hóa ở loài đó. Những đặc điểm tương tự ở các đơn vị phân loại có quan hệ họ hàng xa được tạo ra bởi quá trình tiến hóa hội tụ hoặc do sự đảo ngược tiến hóa được gọi là các đặc điểm đồng nhất, hay sự đồng nhất. SChuyển đến Clip truyền thông 22.1 Morphing Arachnids Lifel 0e.com/mc22.1 Màu cánh chim tương đồng. 22.4 Xương là tương đồng, còn cánh thì không. Cấu trúc xương nâng đỡ của cả cánh dơi và cánh chim đều có nguồn gốc từ một tổ tiên chung có bốn chi và do đó tương đồng. Tuy nhiên, bản thân đôi cánh - một sự thích nghi để bay - đã tiến hóa độc lập ở hai nhóm. RECAP (22^) Cây phát sinh loài là sự mô tả mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật hoặc gen của chúng. Tất cả các sinh vật sống đều có chung một tổ tiên và có liên quan với nhau thông qua cây phát sinh sự sống. – Mô tả các thành phần khác nhau của cây phát sinh loài. Xem trang. 450 và Hình 22.2 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa đặc điểm tổ tiên và đặc điểm phái sinh. Xem trang. 450 â€¢ Làm thế nào những đặc điểm tương tự có thể phát sinh độc lập ở những loài chỉ có quan hệ họ hàng xa? Xem trang. 452 và Hình 22.4 Các phân tích phát sinh loài ngày càng trở nên quan trọng đối với nhiều loại hình nghiên cứu sinh học trong những năm gần đây và chúng là cơ sở cho bản chất so sánh của sinh học. Tuy nhiên, phần lớn lịch sử tiến hóa không thể được quan sát trực tiếp. Vậy thì các nhà sinh vật học tái tạo lại quá khứ bằng cách nào? Một cách là sử dụng các phân tích phát sinh gen để xây dựng một cây. Cây phát sinh gen được xây dựng như thế nào? Để minh họa cách xây dựng cây phát sinh loài, hãy xem xét tám loài động vật có xương sống được liệt kê trong Bảng 22.1: cá mút đá, cá rô, kỳ nhông, thằn lằn, cá sấu, chim bồ câu, chuột và tinh tinh.

22.2 Cây phát sinh gen được cấu tạo như thế nào? 453 BẢNG22.1 Tám loài có xương sống và sự hiện diện hoặc vắng mặt của một số đặc điểm chung có nguồn gốc Taxon Hàm Phổi Móng vuốt hoặc móng Lông Mề Lông Lông Tuyến vú Vảy sừng Cá mút đá (ngoài nhóm) Cá rô + Kỳ nhông + + Thằn lằn + + + + Cá sấu + + + + + Bồ câu + + + + + + Chuột + + + + + _ Tinh tinh + + + + + Ban đầu chúng ta sẽ giả định rằng bất kỳ đặc điểm phái sinh nào cũng chỉ tiến hóa một lần trong quá trình tiến hóa của những loài động vật này (nghĩa là không có tiến hóa hội tụ) và không có đặc điểm phái sinh nào bị mất đi ở bất kỳ nhóm hậu duệ nào (không có sự đảo ngược tiến hóa). Để đơn giản, chúng tôi đã chọn những đặc điểm hiện diện (+) hoặc vắng mặt (-). Trong phân tích phát sinh loài, nhóm sinh vật được quan tâm hàng đầu được gọi là nhóm. Để tham khảo, một nhóm được so sánh với một nhóm ngoài, một loài hoặc nhóm có quan hệ gần gũi với nhóm đó nhưng được biết là có nguồn gốc phát sinh chủng loại bên ngoài nó; gốc của cây nằm giữa nhóm trong và nhóm ngoài. Bất kỳ đặc điểm nào hiện diện ở cả nhóm và nhóm ngoài đều phải tiến hóa trước nguồn gốc của nhóm và do đó phải là tổ tiên của nhóm. Ngược lại, những đặc điểm chỉ hiện diện ở một số thành viên của nhóm phải là những đặc điểm xuất phát từ nhóm đó. Như chúng ta sẽ thấy ở Chương 33, một nhóm cá không hàm được gọi là cá mút đá được cho là đã tách khỏi dòng dõi dẫn đến các loài động vật có xương sống khác trước khi có hàm. Vì vậy, chúng tôi đã đưa cá mút đá làm nhóm ngoài cho phân tích của mình. Bởi vì các đặc điểm phái sinh là những đặc điểm mà các thành viên khác trong dòng dõi động vật có xương sống có được sau khi chúng tách ra khỏi nhóm bên ngoài, nên bất kỳ đặc điểm nào hiện diện ở cả cá mút đá và các động vật có xương sống khác đều được coi là tổ tiên. Chúng tôi bắt đầu bằng việc lưu ý rằng tinh tinh và chuột có chung hai đặc điểm phái sinh - tuyến vú và lông - những đặc điểm này không có ở cả nhóm ngoài và các loài khác trong nhóm. Sau đó, chúng tôi suy ra rằng tuyến vú và lông là những đặc điểm bắt nguồn từ tổ tiên chung của tinh tinh và chuột sau khi dòng dõi đó tách khỏi dòng dõi dẫn đến các động vật có xương sống khác. Nói cách khác, chúng tôi tạm thời giả định rằng tuyến vú và lông chỉ tiến hóa một lần trong số các động vật trong nhóm của chúng tôi. Những đặc điểm này là sự đồng hình hợp nhất giữa tinh tinh và chuột (cũng như tất cả các loài động vật có vú khác, mặc dù chúng tôi không đưa các loài động vật có vú khác vào ví dụ này). Bằng lý luận tương tự, chúng ta có thể suy ra rằng các đặc điểm phái sinh chung khác là những đặc điểm đồng hình cho các nhóm khác nhau mà chúng được biểu hiện. Ví dụ, vảy sừng là hình ảnh đồng nghĩa của thằn lằn, cá sấu và chim bồ câu. Bảng 22.1 cũng cho chúng ta biết rằng, trong số các loài động vật trong nhóm của chúng ta, chim bồ câu có một đặc điểm độc đáo: sự hiện diện của lông vũ. Như chúng ta đã thảo luận ở Phần 22.1, lông vũ là sự đồng nghĩa của các loài chim và một số họ hàng khủng long đã tuyệt chủng của chúng.Nhưng vì chúng ta chỉ có một loài chim (và không có loài nào đã tuyệt chủng) trong ví dụ này nên sự hiện diện của lông vũ không cung cấp manh mối nào liên quan đến mối quan hệ giữa tám loài động vật có xương sống mà chúng

ta đã lấy mẫu. Tuy nhiên, mề được tìm thấy ở cả chim và cá sấu, vì vậy đặc điểm này là bằng chứng về mối quan hệ chặt chẽ giữa chim và cá sấu. Bằng cách kết hợp thông tin về các từ đồng nghĩa khác nhau, chúng ta có thể xây dựng một cây phát sinh chủng loại. Ví dụ, chúng tôi suy luận rằng chuột và tinh tinh, hai loài động vật duy nhất có chung lông và tuyến vú trong ví dụ của chúng tôi, có chung một tổ tiên chung gần đây hơn so với chim bồ câu và cá sấu. Nếu không, chúng ta sẽ phải giả định rằng tổ tiên của chim bồ câu và cá sấu cũng có lông và tuyến vú nhưng sau đó mất chúng - những giả định bổ sung không cần thiết. Hình 22.5 cho thấy sơ đồ phát sinh loài của các loài động vật có xương sống được liệt kê trong Bảng 22.1, dựa trên các đặc điểm phái sinh chung mà chúng tôi đã kiểm tra và giả định rằng mỗi đặc điểm phái sinh chỉ tiến hóa một lần. Cây đặc biệt này rất dễ xây dựng vì các loài động vật và nhân vật mà chúng tôi chọn đáp ứng các giả định rằng các đặc điểm phái sinh chỉ xuất hiện một lần và không bao giờ bị mất sau khi chúng xuất hiện. Nếu chúng ta đưa một con rắn vào nhóm, giả định thứ hai của chúng ta sẽ bị vi phạm, bởi vì chúng ta biết rằng tổ tiên thằn lằn của loài rắn có các chi nhưng sau đó đã bị mất. Chúng ta cần kiểm tra các đặc điểm bổ sung để xác định rằng dòng dõi dẫn đến rắn đã tách khỏi dòng dẫn đến thằn lằn rất lâu sau khi dòng dõi dẫn đến thằn lằn tách khỏi những dòng khác. Trên thực tế, việc phân tích một số đặc điểm cho thấy rắn tiến hóa từ loài thằn lằn đào hang để thích nghi với cuộc sống dưới lòng đất.bởi vì chúng ta biết rằng tổ tiên thằn lằn của loài rắn có tứ chi nhưng sau đó đã bị mất đi. Chúng ta cần kiểm tra các đặc điểm bổ sung để xác định rằng dòng dõi dẫn đến rắn đã tách khỏi dòng dẫn đến thằn lằn rất lâu sau khi dòng dõi dẫn đến thằn lằn tách khỏi những dòng khác. Trên thực tế, việc phân tích một số đặc điểm cho thấy rắn tiến hóa từ loài thằn lằn đào hang để thích nghi với cuộc sống dưới lòng đất.bởi vì chúng ta biết rằng tổ tiên thằn lằn của loài rắn có tứ chi nhưng sau đó đã bị mất đi. Chúng ta cần kiểm tra các đặc điểm bổ sung để xác định rằng dòng dõi dẫn đến rắn đã tách khỏi dòng dẫn đến thằn lằn rất lâu sau khi dòng dõi dẫn đến thằn lằn tách khỏi những dòng khác. Trên thực tế, việc phân tích một số đặc điểm cho thấy rắn tiến hóa từ loài thằn lằn đào hang để thích nghi với cuộc sống dưới lòng đất.

454 CHƯƠNG 22 Tái thiết và sử dụng Phylogenies 22.5 Xây dựng cây phát sinh chủng loại Cây phát sinh chủng loại này được xây dựng từ thông tin đưa ra trong Bảng 22.1 bằng cách sử dụng nguyên tắc phân tích. Mỗi nhánh trong cây được hỗ trợ bởi ít nhất một đặc điểm dẫn xuất chung, hay còn gọi là tính đồng hình. Đi tới Hoạt động 22.1 Xây dựng Cây phát sinh loài 0e.com/ac22. 1 Parsimony cung cấp lời giải thích đơn giản nhất cho dữ liệu phát sinh chủng loại Cây phát sinh chủng loại được trình bày trong Hình 22.5 chỉ dựa trên một mẫu rất nhỏ các tính trạng. Thông thường, các nhà sinh học xây dựng cây phát sinh gen bằng cách sử dụng hàng trăm hoặc hàng nghìn đặc điểm. Với các tập dữ liệu lớn hơn, chúng tôi mong đợi quan sát thấy một số đặc điểm đã thay đổi nhiều lần và do đó chúng tôi mong đợi sẽ thấy một số sự hội tụ và đảo ngược tiến hóa. Làm thế nào để chúng ta xác định những đặc điểm nào là đồng hình và những đặc điểm nào là đồng hình? Một cách là viện dẫn nguyên tắc tiết kiệm. Ở dạng tổng quát nhất, nguyên tắc phân tích nói rằng cách giải thích ưa thích cho những quan sát của chúng ta là cách giải thích đơn giản nhất. Việc áp dụng nguyên tắc phân tích vào việc xây dựng cây phát sinh gen đòi hỏi phải giảm thiểu số lượng các thay đổi tiến hóa cần được đảm nhận đối với tất cả các đặc điểm của tất cả các đơn vị phân loại trong cây. Nói cách khác, giả thuyết tốt nhất theo nguyên tắc phân tích là giả thuyết yêu cầu ít sự tương đồng nhất. Ứng dụng phân tích này là một trường hợp cụ thể của nguyên tắc logic chung được gọi là dao cạo Occam: lời giải thích tốt nhất là lời giải thích phù hợp nhất với dữ liệu trong khi đưa ra ít giả định nhất. Chúng tôi áp dụng nguyên tắc phân tích kỹ lưỡng trong việc xây dựng cây phát sinh gen không phải vì tất cả các thay đổi tiến hóa đều diễn ra một cách chi tiết, mà bởi vì việc áp dụng cách giải thích đơn giản nhất có thể giải thích cho dữ liệu quan sát được là hợp lý. Những lời giải thích phức tạp hơn chỉ được chấp nhận khi có bằng chứng yêu cầu chúng. Cây phát sinh gen đại diện cho những ước tính tốt nhất của chúng tôi về các mối quan hệ tiến hóa. Chúng liên tục được sửa đổi khi có thêm bằng chứng. Các cây phát sinh chủng loại được xây dựng lại từ nhiều nguồn dữ liệu Các nhà tự nhiên học đã xây dựng nhiều dạng cây phát sinh chủng loại khác nhau trong hơn 150 năm. Trên thực tế, nhân vật duy nhất trong ấn bản đầu tiên của Nguồn gốc các loài là cây phát sinh loài. Tuy nhiên, việc xây dựng cây đã được cách mạng hóa nhờ sự ra đời của phần mềm máy tính để phân tích đặc điểm và xây dựng cây, cho phép chúng ta xem xét nhiều dữ liệu hơn bao giờ hết có thể được xử lý. Bằng cách kết hợp các phương pháp này với các bộ dữ liệu so sánh khổng lồ được tạo ra thông qua các nghiên cứu về bộ gen, các nhà sinh học đang tìm hiểu chi tiết về cây sự sống với tốc độ đáng kinh ngạc (xem Phụ lục A: Cây Sự sống).

Bất kỳ đặc điểm nào được xác định về mặt di truyền và do đó có thể di truyền đều có thể được sử dụng trong phân tích phát sinh gen. Mối quan hệ tiến hóa có thể được tiết lộ thông qua các nghiên cứu về hình thái, sự phát triển, hồ sơ hóa thạch, đặc điểm hành vi và đặc điểm phân tử như trình tự DNA và protein.Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn các loại dữ liệu được sử dụng trong phân tích phát sinh gen hiện đại. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 22.1 Sử dụng Phân tích YVWj phát sinh gen để tái tạo lịch sử tiến hóa Lifel 0e.com/at22. 1


The earliest node in the tree represents the evolutionary split between the outgroup (lamprey) and the ingroup (the remaining species of vertebrates).
Common ancestor
Jaws
Derived traits are indicated along lineages in which they evolved.
Lungs
Claws or nails

22.2 Cây phát sinh gen được cấu tạo như thế nào? 455 Ấu trùng mực biển Trưởng thành Mai urr\\ +i Notochord Trưởng thành Mặc dù ấu trùng của chúng có sự giống nhau, hình thái học của ếch trưởng thành và mực biển cung cấp rất ít bằng chứng về tổ tiên chung của hai nhóm này. Mực biển và ấu trùng ếch (nòng nọc) có một số điểm tương đồng về hình thái, bao gồm cả sự hiện diện của dây sống để hỗ trợ cơ thể. Sự phát triển của ấu trùng ếch thần kinh 22.6 Notochord tiết lộ mối quan hệ tiến hóa giữa mực biển và động vật có xương sống Tất cả các loài có dây sống - một nhóm phân loại bao gồm mực biển và ếch - đều có dây sống ở một giai đoạn phát triển nào đó. Ấu trùng có những điểm tương đồng mà con trưởng thành không thấy rõ. Những điểm tương đồng trong quá trình phát triển có thể cung cấp bằng chứng hữu ích về mối quan hệ tiến hóa. Dây sống bị mất ở mực biển trưởng thành. Ở ếch trưởng thành, cũng như ở tất cả các loài động vật có xương sống, cột sống thay thế dây sống làm cấu trúc hỗ trợ. HÌNH THỨC Một nguồn thông tin phát sinh chủng loại quan trọng là hình thái: sự hiện diện, kích thước, hình dạng và các thuộc tính khác của các bộ phận cơ thể. Vì các sinh vật sống đã được quan sát, mô tả, thu thập và nghiên cứu trong nhiều thiên niên kỷ nên chúng ta có rất nhiều dữ liệu hình thái được ghi lại cũng như các bộ sưu tập phong phú trong bảo tàng và phòng mẫu về các sinh vật có đặc điểm có thể đo được. Các công cụ công nghệ mới, chẳng hạn như kính hiển vi điện tử và chụp cắt lớp vi tính (CT), cho phép các nhà hệ thống hóa kiểm tra và phân tích cấu trúc của các sinh vật ở quy mô nhỏ hơn nhiều so với trước đây. Hầu hết các loài được mô tả và biết đến chủ yếu dựa vào hình thái học của chúng, và hình thái học cung cấp bộ dữ liệu toàn diện nhất có sẵn cho nhiều loài. Các đặc điểm hình thái quan trọng đối với phân tích phát sinh gen thường đặc trưng cho một nhóm sinh vật cụ thể. Ví dụ, sự hiện diện, phát triển, hình dạng và kích thước của các đặc điểm khác nhau của hệ thống xương rất quan trọng đối với việc nghiên cứu phát sinh chủng loại động vật có xương sống, trong khi cấu trúc hoa lại quan trọng để nghiên cứu mối quan hệ giữa các thực vật có hoa. Tuy nhiên, các phương pháp hình thái học để phân tích phát sinh gen có một số hạn chế. Một số đơn vị phân loại thể hiện ít sự đa dạng về hình thái mặc dù có sự đa dạng về loài lớn. Ví dụ, khó có thể suy ra đặc điểm phát sinh loài của ếch báo ở Bắc và Trung Mỹ nếu chỉ dựa vào sự khác biệt về hình thái vì nhiều loài trông rất giống nhau, mặc dù có những khác biệt quan trọng về hành vi và sinh lý của chúng. Ở một thái cực khác, rất ít đặc điểm hình thái có thể được so sánh giữa các loài có quan hệ họ hàng xa (ví dụ như giun đất và động vật có vú). Hơn nữa, một số biến thể hình thái có cơ sở môi trường (chứ không phải di truyền) và do đó phải được loại trừ khỏi các phân tích phát sinh gen. Một phân tích phát sinh chủng loại chính xác thường đòi hỏi thông tin ngoài những thông tin được cung cấp bởi hình thái học. PHÁT TRIỂN Những điểm tương đồng trong các mô hình phát triển có thể tiết lộ các mối quan hệ tiến hóa.Một số sinh vật chỉ thể hiện sự tương đồng ở giai đoạn phát triển ban đầu. Ví dụ, ấu trùng của các sinh vật biển được gọi là mực biển, có một thanh sền sệt linh hoạt ở phía sau - dây sống - biến mất khi ấu trùng phát triển thành con trưởng thành. Tất cả các loài động vật có xương sống đều có dây sống vào một thời điểm nào đó trong quá trình phát triển của chúng (Hình 22.6). Cấu trúc chung này là một trong những lý do để suy ra rằng mực biển có liên quan chặt chẽ hơn với động vật có xương sống so với những gì có thể nghi ngờ nếu chỉ kiểm tra mực biển trưởng thành. CỔ SINH HỌC Các mẫu hóa thạch là một nguồn thông tin quan trọng khác về lịch sử tiến hóa. Hóa thạch cho chúng ta thấy các sinh vật sống ở đâu và khi nào trong quá khứ và cho chúng ta biết chúng trông như thế nào. Hóa thạch cung cấp bằng chứng quan trọng giúp chúng ta phân biệt các đặc điểm của tổ tiên với các đặc điểm có nguồn gốc. Hồ sơ hóa thạch cũng có thể tiết lộ thời điểm các dòng dõi tách ra và bắt đầu lịch sử tiến hóa độc lập của chúng. Hơn nữa, trong các nhóm có ít loài còn tồn tại cho đến nay, thông tin về các loài đã tuyệt chủng thường rất quan trọng để hiểu được sự khác biệt lớn giữa các loài còn sống sót. Tuy nhiên, hồ sơ hóa thạch có những hạn chế. Rất ít hoặc không có hóa thạch nào được tìm thấy đối với một số nhóm và hồ sơ hóa thạch của nhiều nhóm còn rời rạc.



Adult



Despite the sir
of their larvae,
morphology of
frogs and sea
provides little e
of the commor
of these two g

456 CHƯƠNG 22 Tái tạo và sử dụng các gen phát sinh HÀNH VI Một số đặc điểm hành vi được truyền tải về mặt văn hóa và một số được di truyền. Nếu một hành vi cụ thể được truyền tải về mặt văn hóa, nó có thể không phản ánh chính xác các mối quan hệ tiến hóa (nhưng dù sao cũng có thể phản ánh các mối liên hệ văn hóa). Ví dụ, các bài hát của loài chim thường được học và có thể là những đặc điểm không phù hợp để phân tích phát sinh gen. Tuy nhiên, tiếng kêu của ếch được xác định về mặt di truyền và dường như là nguồn thông tin có thể chấp nhận được để tái tạo lại hệ thống phát sinh loài. NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 22.7 Kiểm tra tính chính xác của phân tích phát sinh gen Để kiểm tra xem liệu phân tích trình tự gen có thể tái tạo chính xác phát sinh chủng loại tiến hóa hay không, chúng ta phải có một phát sinh chủng loại được biết rõ ràng để so sánh với việc tái tạo. Liệu kiểu phát sinh loài được quan sát có phù hợp với sự tái thiết không?3 GIẢ THUYẾT Một kiểu phát sinh chủng loại được tái tạo bằng cách phân tích trình tự DNA của các sinh vật sống có thể khớp chính xác với lịch sử tiến hóa đã biết của các sinh vật đó. DỮ LIỆU PHÂN TỬ Tất cả các biến thể di truyền đều được mã hóa trong DNA, do đó, bộ gen hoàn chỉnh của một sinh vật chứa một tập hợp khổng lồ các đặc điểm (các cơ sở nucleotide riêng lẻ của DNA) có thể được sử dụng trong phân tích phát sinh gen. Trong những năm gần đây, trình tự DNA đã trở thành một trong những nguồn dữ liệu được sử dụng rộng rãi nhất để xây dựng cây phát sinh gen. Việc so sánh trình tự nucleotide không chỉ giới hạn ở DNA trong nhân tế bào. Sinh vật nhân chuẩn có gen trong ty thể cũng như trong nhân của chúng; tế bào thực vật cũng có gen trong lục lạp của chúng. Bộ gen lục lạp (cpDNA), được sử dụng rộng rãi trong nghiên cứu phát sinh gen ở thực vật, đã thay đổi chậm theo thời gian tiến hóa, vì vậy nó thường được sử dụng để nghiên cứu các mối quan hệ phát sinh gen tương đối cổ xưa. Hầu hết DNA ty thể của động vật (mtDNA) đã thay đổi nhanh hơn, do đó, gen ty thể đã được sử dụng rộng rãi để nghiên cứu mối quan hệ tiến hóa giữa các loài động vật có quan hệ gần gũi (gen ty thể của thực vật tiến hóa chậm hơn). Nhiều trình tự gen hạt nhân cũng thường được phân tích và hiện nay nhiều bộ gen đã được giải trình tự, chúng cũng được sử dụng để xây dựng cây phát sinh gen. Thông tin về các sản phẩm gen (chẳng hạn như trình tự axit amin của protein) cũng được sử dụng rộng rãi để phân tích phát sinh gen, như chúng ta sẽ thấy trong Chương 24. Các mô hình toán học mở rộng sức mạnh của việc tái tạo phát sinh gen. Phương pháp Trong phòng thí nghiệm, các nhà nghiên cứu đã tạo ra một hệ thống phát sinh chủng loại rõ ràng gồm 9 dòng virus, tăng cường tỷ lệ đột biến để tăng sự đa dạng giữa các dòng. ffl Chọn một virus Chia mỗi dòng sau mỗi 400 thế hệ, giải trình tự từng tổ tiên tại thời điểm phân chia. Dòng ngoài nhóm A dòng D dòng C dòng E dòng F dòng H dòng B dòng B dòng G Dòng gen Trình tự các gen từ điểm cuối của dòng (các chấm màu xanh).Các thế hệ Trình tự vi rút từ điểm cuối của mỗi dòng dõi (các chấm màu xanh) đã được phân tích phát sinh chủng loại bởi các nhà điều tra, những người không biết về lịch sử của dòng dõi hoặc trình tự gen của vi rút tổ tiên. Những nhà điều tra này đã xây dựng lại trình tự phát sinh chủng loại và DNA tổ tiên chỉ dựa trên các phân tích của họ về con cháu của họ. bộ gen. Khi các nhà sinh học bắt đầu sử dụng trình tự DNA để xây dựng cây phát sinh loài vào những năm 1970 và 1980, họ đã phát triển các mô hình toán học rõ ràng mô tả trình tự DNA thay đổi như thế nào theo thời gian. Những mô hình này giải thích nhiều thay đổi tại một vị trí nhất định trong chuỗi DNA. Họ cũng tính đến các tốc độ thay đổi khác nhau ở các vị trí khác nhau trong gen, ở các vị trí khác nhau trong codon và giữa các nucleotide khác nhau (xem Phần 24.1). Ví dụ, sự chuyển đổi (thay đổi giữa hai purin hoặc giữa hai pyrimidine) thường có nhiều khả năng xảy ra hơn so với chuyển đổi (thay đổi giữa purine và pyrimidine). Các mô hình toán học có thể được sử dụng để tính toán xem một cái cây có thể phát triển như thế nào dựa trên dữ liệu được quan sát. Các phương pháp khả năng tối đa xác định cây có nhiều khả năng tạo ra dữ liệu được quan sát nhất, dựa trên các giả định của mô hình. Các phương pháp khả năng tối đa có thể được sử dụng cho bất kỳ loại ký tự nào, nhưng chúng thường được sử dụng nhiều nhất với dữ liệu phân tử, vì Kết quả. Trình tự phát sinh chủng loại thực sự và DNA tổ tiên được tái tạo chính xác chỉ từ trình tự DNA của virus ở đầu cành cây. KẾT LUẬN Phân tích phát sinh gen của trình tự DNA có thể tái tạo lại chính xác lịch sử tiến hóa. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHillis, D. M. và cộng sự. 1992. Khoa học 255: 589-592. những mô hình toán học rõ ràng nào về sự thay đổi tiến hóa dễ phát triển hơn. Ưu điểm chính của phân tích khả năng tối đa là chúng kết hợp nhiều thông tin về sự thay đổi tiến hóa hơn so với các phương pháp phân tích và chúng dễ xử lý hơn trong khuôn khổ thống kê. Nhược điểm chính là chúng đòi hỏi nhiều tính toán và yêu cầu các mô hình toán học rõ ràng về sự thay đổi tiến hóa (rất khó phát triển đối với một số loại ký tự).sự chuyển đổi (thay đổi giữa hai purin hoặc giữa hai pyrimidine) thường có nhiều khả năng

xảy ra hơn so với sự chuyển đổi (thay đổi giữa purine và pyrimidine). Các mô hình toán học có thể được sử dụng để tính toán xem một cái cây có thể phát triển như thế nào dựa trên dữ liệu được quan sát. Các phương pháp khả năng tối đa xác định cây có nhiều khả năng tạo ra dữ liệu được quan sát nhất, dựa trên các giả định của mô hình. Các phương pháp khả năng tối đa có thể được sử dụng cho bất kỳ loại ký tự nào, nhưng chúng thường được sử dụng nhiều nhất với dữ liệu phân tử, vì Kết quả. Trình tự phát sinh chủng loại thực sự và DNA tổ tiên được tái tạo chính xác chỉ từ trình tự DNA của virus ở đầu cành cây. KẾT LUẬN Phân tích phát sinh gen của trình tự DNA có thể tái tạo lại chính xác lịch sử tiến hóa. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHillis, D. M. và cộng sự. 1992. Khoa học 255: 589-592. những mô hình toán học rõ ràng nào về sự thay đổi tiến hóa dễ phát triển hơn. Ưu điểm chính của phân tích khả năng tối đa là chúng kết hợp nhiều thông tin về sự thay đổi tiến hóa hơn so với các phương pháp phân tích và chúng dễ xử lý hơn trong khuôn khổ thống kê. Nhược điểm chính là chúng đòi hỏi nhiều tính toán và yêu cầu các mô hình toán học rõ ràng về sự thay đổi tiến hóa (rất khó phát triển đối với một số loại ký tự).sự chuyển đổi (thay đổi giữa hai purin hoặc giữa hai pyrimidine) thường có nhiều khả năng xảy ra hơn so với sự chuyển đổi (thay đổi giữa purine và pyrimidine). Các mô hình toán học có thể được sử dụng để tính toán xem một cái cây có thể phát triển như thế nào dựa trên dữ liệu được quan sát. Các phương pháp khả năng tối đa xác định cây có nhiều khả năng tạo ra dữ liệu được quan sát nhất, dựa trên các giả định của mô hình. Các phương pháp khả năng tối đa có thể được sử dụng cho bất kỳ loại ký tự nào, nhưng chúng thường được sử dụng nhiều nhất với dữ liệu phân tử, vì Kết quả. Trình tự phát sinh chủng loại thực sự và DNA tổ tiên được tái tạo chính xác chỉ từ trình tự DNA của virus ở đầu cành cây. KẾT LUẬN Phân tích phát sinh gen của trình tự DNA có thể tái tạo lại chính xác lịch sử tiến hóa. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHillis, D. M. và cộng sự. 1992. Khoa học 255: 589-592. những mô hình toán học rõ ràng nào về sự thay đổi tiến hóa dễ phát triển hơn. Ưu điểm chính của phân tích khả năng tối đa là chúng kết hợp nhiều thông tin về sự thay đổi tiến hóa hơn so với các phương pháp phân tích và chúng dễ xử lý hơn trong khuôn khổ thống kê. Nhược điểm chính là chúng đòi hỏi nhiều tính toán và yêu cầu các mô hình toán học rõ ràng về sự thay đổi tiến hóa (rất khó phát triển đối với một số loại ký tự).

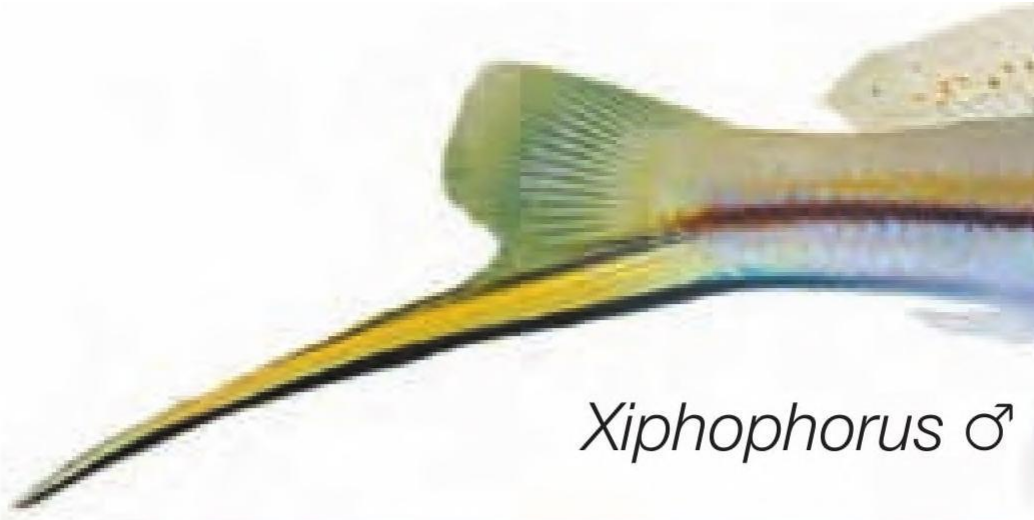
22.2 Cây phát sinh gen được cấu tạo như thế nào? 457 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Phân tích phát sinh gen có tái hiện chính xác lịch sử tiến hóa không? Giấy tờ gốc Hillis, D. M., J. J. Bull, M. E. White, M. R. Badgett, và I. J. Molineux. 1992. Phát sinh chủng loại thực nghiệm: Tạo ra một phát sinh chủng loại đã biết. Khoa học 255: 589-592. Bull, J. J., C. W. Cunningham, I. J. Molineux, M. R. Badgett, và D. M. Hillis. 1993. Thí nghiệm tiến hóa phân tử của thực khuẩn thể T7. Tiến hóa 47: 993-1007. Phân tích dữ liệu Tham khảo mô tả của Hillis và đồng nghiệp' thí nghiệm với virus T7 dưới đây và trong Hình 22.7. Trình tự DNA đầy đủ của các dòng virus được tạo ra trong thí nghiệm này dài hàng nghìn nucleotide. Tuy nhiên, 23 vị trí nucleotide được hiển thị trong bảng bên dưới và bạn có thể sử dụng những dữ liệu này để lặp lại kết quả nghiên cứu của các nhà nghiên cứu. Phân tích. Mỗi vị trí nucleotide đại diện cho một ký tự riêng biệt. CÂU HỎI 1 Xây dựng cây phát sinh chủng loại từ các vị trí nucleotide sử dụng nguyên tắc phân tích (xem Phần 22.2 và các ví dụ trong Bảng 22.1 và Hình 22.5). Sử dụng nhóm ngoài để nhổ tận gốc cây của bạn. Giả sử rằng tất cả những thay đổi giữa các nucleotide đều có khả năng xảy ra như nhau. CÂU HỎI 2 Sử dụng cây ở Câu hỏi 1, bạn có thể tái tạo lại trình tự DNA của dòng dõi tổ tiên không? CÂU HỎI 3 Tại sao các nhà điều tra sử dụng thiết kế nghiên cứu mù, trong đó danh tính thực sự của dòng virus không được tiết lộ cho đến khi quá trình phân tích hoàn tất? Họ đang tránh khả năng thiên vị nào? CÂU HỎI 4 Chuyển tiếp là đột biến làm thay đổi purine này thành purine khác (GA) hoặc pyrimidine này thành pyrimidine khác (C

458 CHƯƠNG 22 Tái tạo và sử dụng các gen phát sinh chủng loại Thí nghiệm thể hiện trong Hình 22.7 đã chứng minh rằng phân tích phát sinh chủng loại là chính xác trong các điều kiện được thử nghiệm, nhưng nó không kiểm tra tất cả các điều kiện có thể có. Các nghiên cứu thực nghiệm khác đã tính đến các yếu tố khác, chẳng hạn như độ nhạy của phân tích phát sinh gen đối với sự hội tụ trong các môi trường tương tự hoặc với tốc độ thay đổi tiến hóa rất khác nhau. Mô phỏng máy tính dựa trên các mô hình toán học về sự thay đổi tiến hóa cũng đã được sử dụng rộng rãi để nghiên cứu tính hiệu quả của phân tích phát sinh gen. Những nghiên

cứu này cũng đã xác nhận tính chính xác của các phương pháp phát sinh gen và đã được sử dụng để cải tiến các phương pháp đó và mở rộng chúng sang các ứng dụng mới. RECAP Cây phát sinh gen có thể được xây dựng bằng cách sử dụng nguyên tắc phân tích để tìm ra lời giải thích đơn giản nhất cho dữ liệu phát sinh gen. Các phương pháp khả năng tối đa kết hợp các mô hình toán học rõ ràng hơn về sự thay đổi tiến hóa để tái tạo lại lịch sử tiến hóa. â€¢Mô tả quá trình xây dựng lại cây phát sinh chủng loại. Xem trang. 453 và Hình 22.5 â€¢ Hai phương pháp mà các nhà sinh học đã sử dụng để kiểm tra xem liệu cây phát sinh chủng loại có cung cấp sự tái tạo chính xác về lịch sử tiến hóa hay không? Xem trang 457-458 và Hình 22.7 Các nhà sinh học trong nhiều lĩnh vực hiện nay thường xuyên tái tạo lại các mối quan hệ phát sinh gen của các sinh vật. Chúng ta hãy xem xét một số công dụng của những cây phát sinh chủng loại này. của các loại virus này và để xác định nguồn gốc của chúng trong quần thể người. Một phân tích phát sinh loài rộng rãi về các vi rút gây suy giảm miễn dịch cho thấy con người nhiễm các vi rút này từ hai vật chủ khác nhau: HIV-1 từ tinh tinh và HIV-2 từ khỉ đuôi dài (Hình 22.8). HIV-1 là dạng vi-rút phổ biến ở các quần thể người ở Trung Phi, nơi tinh tinh bị săn bắt để làm thức ăn, và HIV-2 là dạng vi-rút phổ biến ở các quần thể người ở Tây Phi, nơi loài khỉ đuôi dài bị săn bắt để làm thức ăn. Vì vậy, có vẻ như những loại virus này đã xâm nhập vào quần thể người thông qua những người thợ săn tự cắt mình trong khi lột da tinh tinh hoặc khỉ đuôi dài. Đại dịch AIDS toàn cầu tương đối gần đây đã xảy ra khi những bệnh nhiễm trùng này ở người dân địa phương ở châu Phi nhanh chóng lây lan qua các cộng đồng người trên khắp thế giới. Trong những năm gần đây, phân tích phát sinh loài đã trở nên quan trọng trong các cuộc điều tra pháp y liên quan đến các sự kiện lây truyền virus. Ví dụ, phân tích phát sinh gen rất quan trọng đối với cuộc điều tra hình sự về một bác sĩ bị buộc tội cố tình tiêm máu từ một trong những bệnh nhân dương tính với HIV vào bạn gái cũ của anh ta để cố gắng giết cô ấy. Phân tích phát sinh loài cho thấy các chủng HIV có ở bạn gái là một tập hợp con của những chủng có ở bệnh nhân của bác sĩ (Hình 22.9). Tất nhiên, cần có bằng chứng khác để kết nối bác sĩ với sự kiện lây truyền có chủ đích này, nhưng phân tích phát sinh gen rất quan trọng để hỗ trợ cho luận điểm rằng vi rút đã được truyền từ bệnh nhân sang nạn nhân.Các nhà sinh học sử dụng cây phát sinh gen như thế nào? Thông tin về mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật rất hữu ích cho các nhà khoa học đang nghiên cứu nhiều câu hỏi sinh học khác nhau. Trong phần này, chúng tôi sẽ minh họa cách sử dụng cây phát sinh chủng loại để đặt câu hỏi về quá khứ và so sánh các khía cạnh sinh học của các sinh vật trong hiện tại. Cây phát sinh gen có thể được sử dụng để tái tạo lại các sự kiện trong quá khứ. Việc tái tạo các sự kiện trong quá khứ rất quan trọng để hiểu được nhiều quá trình sinh học. Ví dụ, trong trường hợp bệnh lây truyền từ động vật sang người (bệnh do sinh vật truyền nhiễm truyền sang người từ vật chủ khác), điều quan trọng là phải hiểu thời điểm, địa điểm và cách thức bệnh lần đầu tiên xâm nhập vào quần thể người. Virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV) là nguyên nhân gây ra bệnh lây truyền từ động vật sang người: hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải hoặc AIDS. Các phân tích phát sinh loài đã trở nên quan trọng trong việc nghiên cứu sự lây truyền của các loại virus như HIV. Chúng cũng rất quan trọng để hiểu được sự đa dạng toàn cầu hiện nay. Tổ tiên chung Virus truyền từ vật chủ khỉ sang người HIV-1 (con người) SIVcpz (tinh tinh) SIVhoest (khỉ L'Hoest) SIVsun (khỉ đuôi nắng) SIVmnd (mandrills) SIVagm (Khỉ xanh châu Phi) SIVsm (sooty mangabeys) HIV-2 (con người) SIVsyk (khỉ Sykes) 22.8 Cây phát sinh loài của vi rút gây suy giảm miễn dịch Mối quan hệ tiến hóa của vi rút gây suy giảm miễn dịch cho thấy những vi rút này đã được truyền sang người từ hai vật chủ khỉ khác nhau: HIV-1 từ tinh tinh và HIV-2 từ khỉ mangabey bồ hóng. (SIV là viết tắt của virus gây suy giảm miễn dịch ở khỉ.)8 Cây phát sinh loài của các loại virus gây suy giảm miễn dịch Mối quan hệ tiến hóa của các loại virus gây suy giảm miễn dịch cho thấy những loại virus này đã được truyền sang người từ hai vật chủ khỉ khác nhau: HIV-1 từ tinh tinh và HIV-2 từ khỉ bồ hóng. (SIV là viết tắt của virus gây suy giảm miễn dịch ở khỉ.)8 Cây phát sinh loài của các loại virus gây suy giảm miễn dịch Mối quan hệ tiến hóa của các loại virus gây suy giảm miễn dịch cho thấy những loại virus này đã được truyền sang người từ hai vật chủ khỉ khác nhau: HIV-1 từ tinh tinh và HIV-2 từ khỉ bồ hóng. (SIV là viết tắt của virus gây suy giảm miễn dịch ở khỉ.)

22.3 Các nhà sinh học sử dụng cây phát sinh gen như thế nào? 459 Phân lập vi-rút từ những người dương tính với HIV khác trong cộng đồng địa phương Bệnh nhân Bệnh nhân Nạn nhân Nạn nhân^ Phân tích phát sinh gen đã chứng minh sự lây truyền vi-rút từ bệnh nhân của bác sĩ sang nạn nhân. 22.9 Ứng dụng pháp y của phân tích phát sinh chủng loại Phân tích phát sinh chủng loại này đã chứng minh rằng các chủng vi-rút HIV

có trong cơ thể nạn nhân (thể hiện bằng màu đỏ) là một tập hợp con vi rút phát sinh chủng loại được phân lập từ bệnh nhân của bác sĩ (thể hiện bằng màu xanh lam). Phân tích này là một phần bằng chứng được sử dụng để chỉ ra rằng bác sĩ đã lấy máu từ bệnh nhân dương tính với HIV của mình và tiêm vào nạn nhân nhằm mục đích giết cô ấy. Vị bác sĩ đã bị bồi thẩm đoàn kết tội cố ý giết người. Phylogenies cho phép chúng ta so sánh và đối chiếu các sinh vật sống Cá đuôi kiếm đực - một nhóm cá thuộc chi Xiphophorus - có phần đuôi dài, nhiều màu sắc và khả năng sinh sản thành công của chúng có liên quan chặt chẽ với phần phụ này. Những con đực có thanh kiếm dài có nhiều khả năng giao phối thành công hơn những con đực có thanh kiếm ngắn (một ví dụ về chọn lọc giới tính; xem Phần 21.2 và 23.5). Một số giải thích đã được đưa ra cho sự tiến hóa của cấu trúc này, bao gồm cả giả thuyết rằng thanh kiếm chỉ đơn giản khai thác một thành kiến có sẵn 22.10 Nguồn gốc của một đặc điểm chọn lọc giới tính Phần đuôi kéo dài của đuôi kiếm đực (chi Xiphophorus) rõ ràng đã tiến hóa thông qua chọn lọc giới tính, khi con cái giao phối ưu tiên những con đực có "kiếm" dài. Phân tích phát sinh loài cho thấy cá mỏ vịt tách ra khỏi đuôi kiếm trước quá trình tiến hóa của kiếm. Phát hiện độc lập rằng cá mỏ vịt cái thích cá mỏ vịt đực có kiếm nhân tạo càng củng cố thêm ý kiến cho rằng phần phụ này phát triển do sở thích từ trước ở con cái. trong hệ thống cảm giác của con cái - tức là, con cái đuôi kiếm thích con đực có đuôi dài ngay cả trước khi đuôi tiến hóa (có lẽ vì con cái đánh giá kích thước của con đực bằng tổng chiều dài cơ thể của chúng - bao gồm cả đuôi - và thích con đực lớn hơn). Để kiểm tra giả thuyết khai thác cảm giác này, việc tái tạo phát sinh loài đã được sử dụng để xác định họ hàng của các loài đuôi kiếm đã tách ra gần đây nhất khỏi dòng dõi của chúng trước quá trình tiến hóa của kiếm. Những họ hàng gần gũi nhất này hóa ra là cá mỏ vịt, một nhóm Xiphophorus khác. Mặc dù cá mỏ vịt đực thường không có kiếm, nhưng khi các nhà nghiên cứu gắn các cấu trúc giống thanh kiếm nhân tạo vào đuôi của một số con cá mỏ vịt đực, cá mỏ vịt cái lại thích những con đực đó hơn, do đó hỗ trợ cho giả thuyết khai thác giác quan (Hình 22.10). Phylogenies có thể tiết lộ sự tiến hóa hội tụ Giống như hầu hết các loài động vật, nhiều loài thực vật có hoa (thực vật hạt kín) sinh sản bằng cách giao phối với một cá thể khác cùng loài. Nhưng ở nhiều loài thực vật hạt kín, cùng một cá thể tạo ra cả giao tử đực và giao tử cái (tương ứng có trong phấn hoa và noãn).Các loài thực vật không tương thích có cơ chế ngăn chặn sự thụ tinh của noãn bằng



Xiphophorus ♂

Evolution of male sword

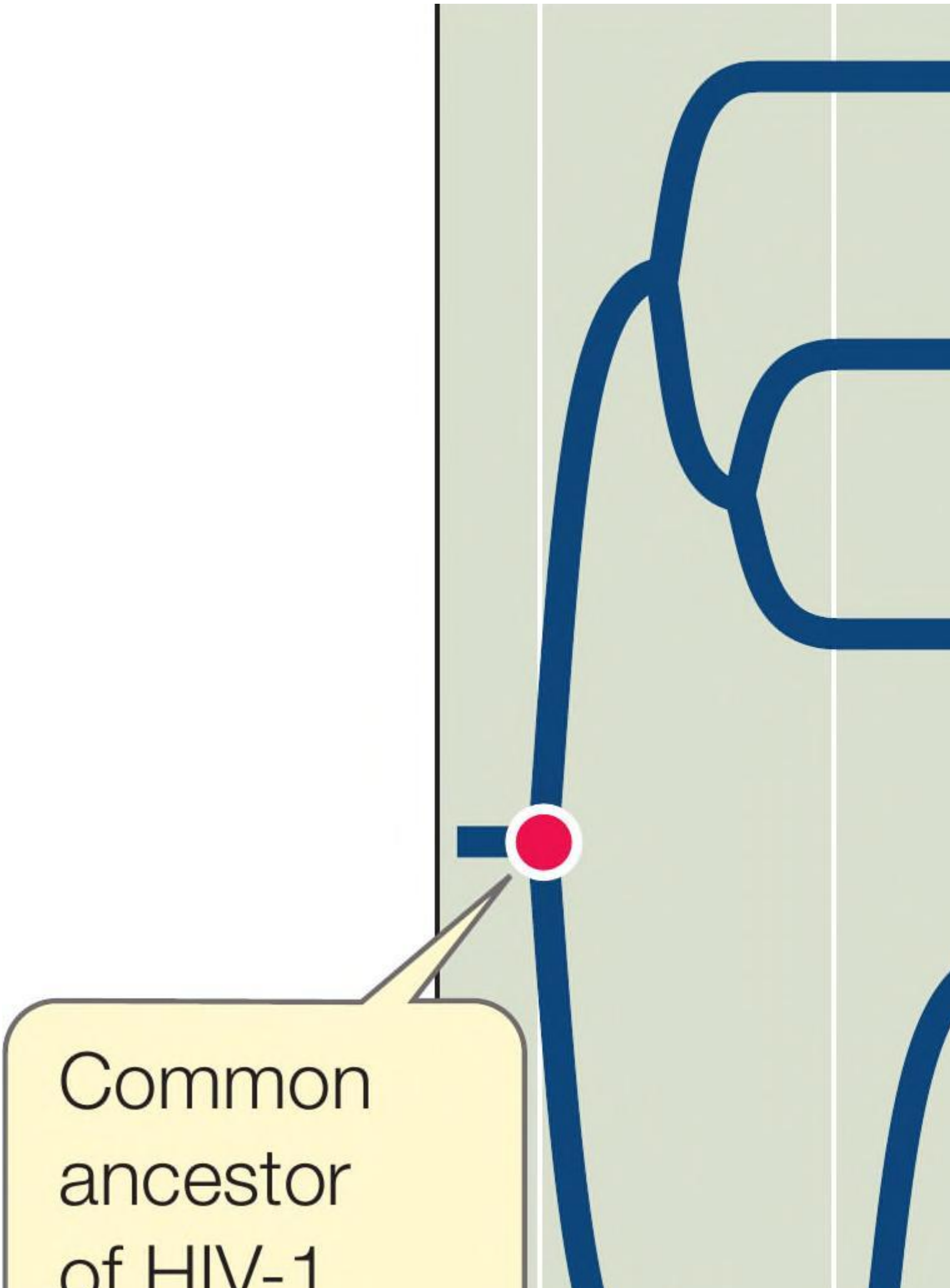
Evolution of female sensory bias



460 CHƯƠNG 22 Tái thiết và sử dụng Phylogenies L. bicolor (selfing) \\ j 'Jp 1 l JUT Tổ tiên chung L. liniflorus (lai xa) [fr Hình thái hoa hội tụ liên quan đến khả năng tự tương thích phát sinh độc lập ở ba dòng Leptosiphon khác nhau. . . 22.11 Phylogeny tiết lộ sự tiến hóa hội tụ Khả năng tự tương thích rõ ràng đã tiến hóa độc lập ba lần giữa các loài thuộc chi thực vật Leptosiphon. Bởi vì hình dáng và cấu trúc của những bông hoa hội tụ trong ba dòng tự thân nên các nhà phân loại đã lầm tưởng rằng chúng là những biến thể của cùng một loài. Khả năng tự tương thích n ..."đánh lừa" các nhà phân loại vào việc phân loại ba loài riêng biệt là L nhị sắc. L “bicolor” Các trạng thái tổ tiên có thể được tái tạo lại từ phấn hoa của chính cá thể đó và do đó phải sinh sản bằng cách lai xa với một cá thể khác. Tuy nhiên, các cá thể của một số loài thường xuyên thụ tinh cho noãn bằng phấn hoa của chính chúng; chúng được coi là loài tự thụ tinh hoặc tự sinh và giao tử của chúng là tự tương thích. Sự phát triển của cơ chế thụ tinh của thực vật hạt kín đã được kiểm tra ở Leptosiphon, một chi thuộc họ phlox thể hiện sự đa dạng của hệ thống giao phối và cơ chế thụ phấn. Các loài Leptosiphon không tương thích (lai xa) có cánh hoa dài và được thụ phấn nhờ ruồi lưỡi dài. Ngược lại, các loài tự thụ phấn có cánh hoa ngắn và không cần côn trùng thụ phấn để sinh sản thành công. Sử dụng trình tự DNA ribosome hạt nhân, các nhà nghiên cứu đã xây dựng lại kiểu phát sinh chủng loài của một phân nhóm thuộc chi này (Hình 22.11). Sau đó, họ xác định xem giao tử của mỗi loài có tự tương thích hay không bằng cách thụ phấn nhân tạo cho hoa bằng phấn hoa của chính cây đó hoặc bằng phấn hoa từ các cá thể khác và quan sát xem liệu hạt giống có hình thành hay không. Phát sinh chủng loại được xây dựng lại gợi ý rằng khả năng tự không tương thích là trạng thái tổ tiên và khả năng tự tương thích đã tiến hóa ba lần trong nhóm Leptosiphon này. Sự thay đổi về khả năng tự tương thích đã loại bỏ thực vật. phụ thuộc vào các loài thụ phấn và đi kèm với sự phát triển của kích thước cánh hoa giảm. Thật vậy, sự giống nhau đáng kinh ngạc về hình thái của các loài hoa trong các đơn vị phân loại tự tương thích đã dẫn đến việc chúng được phân loại là thành viên của một loài duy nhất (L. bicolor). Tuy nhiên, phân tích phát sinh gen cho thấy chúng là thành viên của ba dòng dõi riêng biệt. Từ thông tin này, chúng ta có thể suy ra rằng khả năng tự tương thích và cấu trúc hoa liên quan của nó là kết quả của quá trình tiến hóa hội tụ trong ba dòng độc lập từng được gọi là L. bicolor. Ngoài việc sử dụng các phương pháp phát sinh loài để suy ra mối quan hệ tiến hóa giữa các dòng dõi, các nhà sinh học có thể sử dụng chúng để tái tạo lại hình thái, hành vi hoặc trình tự nucleotide và axit amin của các loài tổ tiên (như đã được chứng minh đối với trình tự tổ tiên của thực khuẩn thể T 7 trong thí nghiệm trình bày ở Hình 22.7). Ở cuối chương này,chúng tôi sẽ mô tả cách Mikhail Matz sử dụng phân tích phát sinh gen để tái tạo lại chuỗi thay đổi trong protein huỳnh quang của san hô để hiểu cách tạo ra protein huỳnh quang màu đỏ. Việc tái tạo các chuỗi DNA cổ xưa cũng có thể cung cấp thông tin về sinh học của các sinh vật đã tuyệt chủng từ lâu. Ví dụ, phân tích phát sinh gen được sử dụng để tái tạo lại protein opsin được tìm thấy ở loài khủng long tổ tiên (tổ tiên chung gần đây nhất của chim, khủng long và cá sấu). Opsin là các protein sắc tố liên quan đến thị giác; các opsin khác nhau (với các trình tự axit amin khác nhau) bị kích thích bởi các bước sóng ánh sáng khác nhau. Một nhóm các nhà điều tra đã sử dụng phân tích phát sinh gen của opsin từ động vật có xương sống để ước tính trình tự axit amin của sắc tố thị giác tồn tại ở loài khủng long tổ tiên. Một loại protein có trình tự đó sau đó đã được tạo ra trong phòng thí nghiệm. Các nhà nghiên cứu đã thử nghiệm opsin tái tạo và tìm thấy sự thay đổi đáng kể về phía đầu đỏ của quang phổ về độ nhạy sáng của protein này so với hầu hết các opsin hiện đại. Các loài hiện đại có độ nhạy opsin tương tự thích nghi với tầm nhìn về đêm, vì vậy các nhà điều tra suy luận rằng loài khủng long tổ tiên có thể đã hoạt động vào ban đêm. Do đó, gợi nhớ đến bộ phim Công viên kỷ Jura, các phân tích phát sinh loài đang được sử dụng để tái tạo lại các loài đã tuyệt chủng, mỗi lần một loại protein. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 22.2 Phát sinh loài và Tiến hóa phân tử 0Â®3S Lifel 0e.com/at22. 2


Self-c
n
r

22.3 Các nhà sinh học sử dụng cây phát sinh gen như thế nào? 461 0,9 r Độ dốc thể hiện tốc độ thay đổi trung bình trong chuỗi axit amin (đồng hồ phân tử). 200 300 Thời gian (triệu năm) 500 22.12 Đồng hồ phân tử của Protein Hemoglobin Sự thay thế axit amin trong hemoglobin đã xảy ra với tốc độ tương đối ổn định trong gần 500 triệu năm tiến hóa. Biểu đồ cho thấy mối quan hệ giữa thời gian phân kỳ và tỷ lệ axit amin đã thay đổi đối với 13 cặp protein huyết sắc tố của động vật có xương sống. Tốc độ thay đổi trung bình đại diện cho đồng hồ phân tử của huyết sắc tố ở động vật có xương sống. Đồng hồ phân tử giúp xác định niên đại của các sự kiện tiến hóa. Đối với nhiều ứng dụng, các nhà sinh học muốn biết không chỉ thứ tự các dòng tiến hóa phân kỳ mà còn cả thời gian của những sự phân chia đó. Năm 1965, Emile Zuckerkandl và Linus Pauling đưa ra giả thuyết rằng tốc độ thay đổi phân tử đủ không đổi để chúng có thể được sử dụng để dự đoán thời gian phân kỳ tiến hóa – một ý tưởng được gọi là giả thuyết đồng hồ phân tử. Tất nhiên, các gen khác nhau tiến hóa với tốc độ khác nhau và cũng có sự khác biệt về tốc độ tiến hóa giữa các loài liên quan đến thời gian thế hệ, môi trường, hiệu quả của hệ thống sửa chữa DNA và các yếu tố sinh học khác. Tuy nhiên, trong số các loài có quan hệ gần gũi, một gen nhất định thường tiến hóa với tốc độ ổn định hợp lý, do đó protein được mã hóa bởi gen đó cũng tiến hóa (Hình 22.1 2). Đồng hồ phân tử là tốc độ trung bình mà tại đó một gen hoặc protein nhất định tích lũy các thay đổi và tốc độ thay đổi này có thể được sử dụng để đánh giá thời gian của một sự phân chia cụ thể trong phát sinh chủng loại. Đồng hồ phân tử phải được hiệu chỉnh bằng cách sử dụng dữ liệu độc lập, bao gồm hồ sơ hóa thạch, thời gian phân kỳ đã biết hoặc ngày địa lý sinh học (chẳng hạn như ngày chia tách các lục địa). Bằng cách sử dụng những hiệu chỉnh như vậy, thời gian phân kỳ đã được ước tính cho nhiều nhóm loài đã phân kỳ qua hàng triệu năm. Đồng hồ phân tử không chỉ được sử dụng để xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa mà còn để nghiên cứu thời gian của các sự kiện tương đối gần đây. Ví dụ, hầu hết các mẫu HIV-1 chỉ được thu thập từ người từ đầu những năm 1980, mặc dù một số mẫu phân lập được từ sinh thiết y tế đã có ngay từ những năm 1950. Nhưng các nhà sinh học đã có thể sử dụng những thay đổi quan sát được ở HIV-1 trong nhiều thập kỷ qua để ngoại suy về tổ tiên chung của một nhóm mẫu HIV-1 và ước tính thời điểm HIV-1 lần đầu tiên xâm nhập vào quần thể người từ tinh tinh (Hình 22.1 3) . Đồng hồ phân tử của họ được hiệu chỉnh bằng cách sử dụng các mẫu từ những năm 1980 và (A) (B) CD C cd sz o c 03 Tốc độ phân kỳ trung bình (đồng hồ phân tử) Ngày lấy mẫu dự đoán 1957Â± 10 năm 0,10 1980 1985 1990 1995 2000 Năm 1920/1 1940 1 ^ Năm 960 1980 2000 Ngày ước tính về nguồn gốc của nhóm chính HIV-1 22.13 Xác định niên đại Nguồn gốc của HIV-1 trong quần thể người (A) Cây phát sinh chủng loại cho các mẫu của nhóm virus HIV-1 chính. Ngày tháng cho biết năm mà mẫu được lấy.(Để rõ ràng, chỉ một phần nhỏ các mẫu đã được kiểm tra trong nghiên cứu ban đầu được hiển thị.) (B) Biểu đồ về năm mẫu so với sự khác biệt di truyền từ tổ tiên chung cung cấp tỷ lệ phân kỳ trung bình, hay còn gọi là đồng hồ phân tử. (C) Đồng hồ phân tử được sử dụng để xác định niên đại của một mẫu được lấy vào năm 1959 (như một thử nghiệm về đồng hồ) và để ước tính ngày xuất hiện của nhóm chính HIV-1 (khoảng 1.930).


Common
ancestor
of HIV-1

462 CHƯƠNG 22 Tái thiết và sử dụng Phylogenies những năm 1990, sau đó được thử nghiệm bằng cách sử dụng các mẫu từ những năm 1950. Như được minh họa trong Hình 22.13C, một mẫu từ năm 1959 được xác định niên đại bằng đồng hồ phân tử là 1957 ± 10 năm. Phép ngoại suy ngược về tổ tiên chung của các mẫu cho thấy niên đại nguồn gốc của nhóm vi-rút này là vào khoảng năm 1930. Mặc dù y học phương Tây chưa biết đến bệnh AIDS cho đến tận những năm 1980, nhưng phân tích này cho thấy HIV-1 đã hiện diện (có lẽ ở tần số rất thấp).) trong quần thể người ở Châu Phi trong ít nhất nửa thế kỷ trước khi nó nổi lên như một đại dịch toàn cầu. Các nhà sinh học đã sử dụng các phân tích tương tự để kết luận rằng virus gây suy giảm miễn dịch đã được truyền đi truyền lại nhiều lần vào quần thể người từ nhiều loài linh trưởng trong hơn một thế kỷ (xem thêm Hình 22.8). RECAP Cây phát sinh gen được sử dụng để tái tạo lại lịch sử quá khứ của dòng dõi, để xác định thời điểm và địa điểm phát sinh các đặc điểm cũng như để so sánh sinh học giữa các gen, quần thể và loài. Chúng cũng có thể được sử dụng để tái tạo lại các đặc điểm của tổ tiên và ước tính thời gian của các sự kiện tiến hóa. • Giải thích cách cây phát sinh chủng loại có thể giúp xác định số lần tiến hóa của một đặc điểm cụ thể. Xem trang 459-460 và Hình 22.1 1 â€¢ Việc tái tạo lại các đặc điểm tổ tiên đã giúp các nhà sinh học giải thích sự tiến hóa của protein sắc tố thị giác như thế nào? Xem trang. 460 Linnaeus đặt cho mỗi loài hai tên, một tên xác định chính loài đó và tên còn lại xác định chi mà nó thuộc về. Chi (chi số nhiều) là một nhóm các loài có quan hệ họ hàng gần gũi. Tùy chọn, tên của nhà phân loại đầu tiên đề xuất tên loài có thể được thêm vào cuối. Vì vậy Homo sapiens Linnaeus là tên của loài người hiện đại. Homo là chi mà loài đó thuộc về, và sapiens xác định loài cụ thể trong chi Homo; Linnaeus đề xuất tên loài Homo sapiens. Tên chi luôn được viết hoa và tên xác định loài luôn được viết thường. Cả hai tên đều được in nghiêng, trong khi tên thông thường (con người trong trường hợp này) của các sinh vật thì không. Thay vì lặp lại tên của một chi được sử dụng nhiều lần trong cùng một cuộc thảo luận, các nhà sinh vật học thường chỉ đánh vần nó một lần và viết tắt nó thành chữ cái đầu tiên sau đó (ví dụ: D. melanogaster thay vì Drosophila melanogaster). Như đã lưu ý trước đó, bất kỳ nhóm sinh vật nào được coi là một đơn vị trong hệ thống phân loại sinh học, chẳng hạn như chi Drosophila hoặc tất cả các loài côn trùng, đều được gọi là đơn vị phân loại. Trong hệ thống Linnaean, các loài và chi được nhóm lại thành một hệ thống phân cấp phân loại được xếp hạng. Đơn vị phân loại phía trên chi trong hệ thống Linnaean là họ. Tên các họ động vật kết thúc bằng hậu tố "-idae." Vì vậy, Formicidae là họ chứa: Làm thế nào để đồng hồ phân tử thêm chiều thời gian vào cây phát sinh gen? Xem trang. 461 và Hình 22.12 Toàn bộ sự sống được kết nối thông qua lịch sử tiến hóa,và mối quan hệ giữa các sinh vật cung cấp cơ sở tự nhiên cho việc so sánh sinh học. Vì những lý do này, các nhà sinh học sử dụng các mối quan hệ phát sinh loài làm cơ sở để tổ chức sự sống thành một hệ thống phân loại mạch lạc, được mô tả trong phần tiếp theo. Phylogeny liên quan đến phân loại như thế nào? Hệ thống phân loại sinh học được sử dụng rộng rãi ngày nay bắt nguồn từ hệ thống được phát triển bởi nhà sinh vật học Thụy Điển Carolus Linnaeus vào giữa những năm 1700. Linnaeus đã phát triển một hệ thống đặt tên gọi là danh pháp nhị thức cho phép các nhà khoa học trên khắp thế giới đề cập một cách rõ ràng đến cùng một sinh vật có cùng tên (Hình 22.14). 22.14 Nhiều loài thực vật khác nhau được gọi là chuông xanh Cả ba loài thực vật có quan hệ họ hàng xa này đều được gọi là "bluebells." Danh pháp nhị thức cho phép chúng ta tránh sự mơ hồ của những cái tên phổ biến như vậy và truyền đạt chính xác những gì đang được mô tả. (A) Campanula rotundifolia, được tìm thấy ở Đại Bình nguyên Bắc Mỹ, thuộc nhóm hoa chuông lớn hơn. (B) Endymion non-scriptus, bluebell tiếng Anh, có liên quan đến lục bình. (C) Mertensia virginica, Virginia bluebell, thuộc một nhóm thực vật rất khác được gọi là cây lưu ly. (B) Endymion không phải scriptus

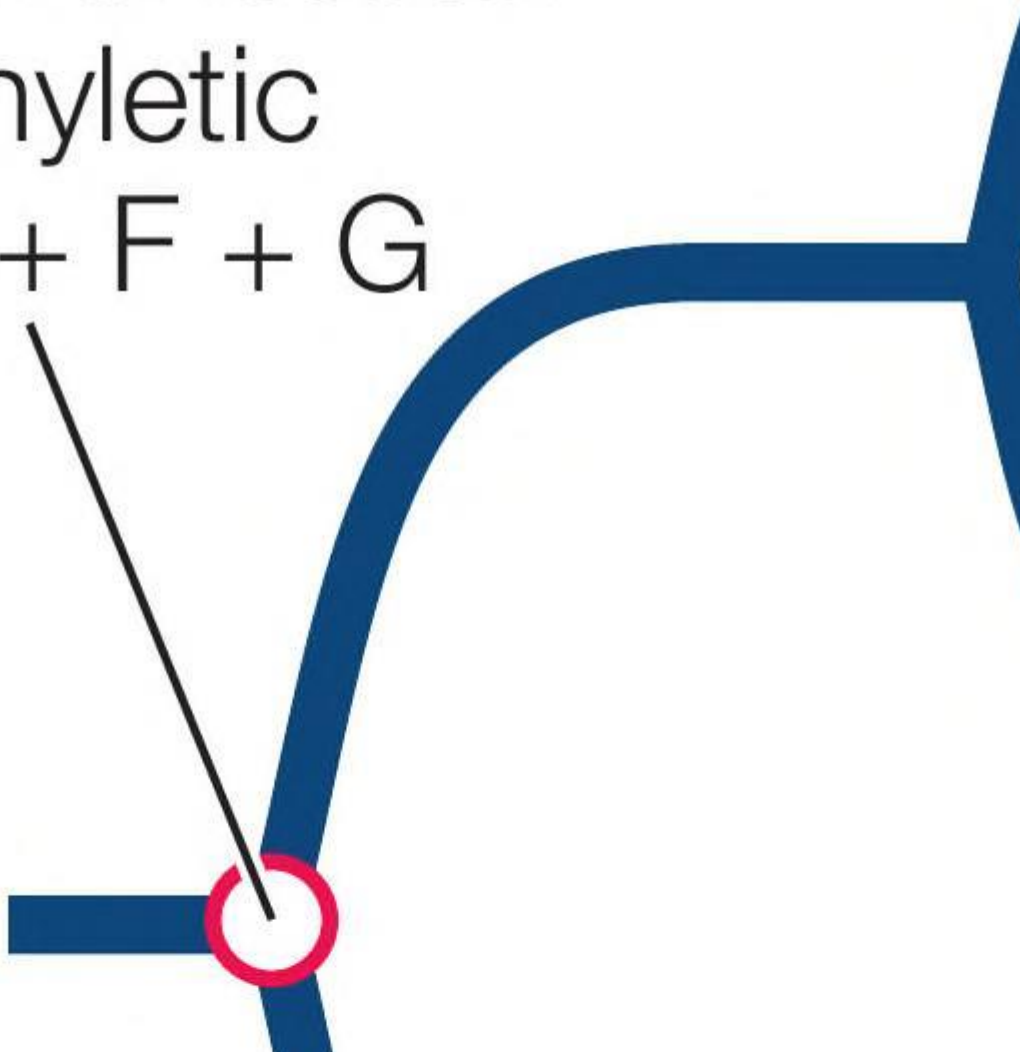
22.4 Phylogeny liên quan đến phân loại như thế nào? 463 22.15 Nhóm đơn ngành# Đa ngành và nhóm cận ngành Các nhóm đơn ngành là cơ sở của các đơn vị phân loại trong phân loại sinh học hiện đại. Các nhóm đa ngành và cận ngành không thích hợp để sử dụng trong phân loại vì chúng không phản ánh chính xác lịch sử tiến hóa. Chuyển đến Hoạt động 22.2 Các loại Taxa Lifel 0e.com/ac22. 2 tất cả các loài kiến, và họ Hominidae bao gồm con người và họ hàng hóa thạch gần đây của chúng ta cũng như họ hàng gần nhất còn sống của chúng ta là tinh tinh và khỉ đột. Tên họ được đặt theo tên của chi thành viên nhưng không in nghiêng; Formicidae dựa trên chi Formica và Hominidae dựa trên Homo. Các quy tắc tương tự được sử dụng trong việc phân loại thực vật, ngoại trừ hậu tố "-aceae" được dùng cho tên họ thực vật thay vì "-idae." Do đó Rosaceae là họ bao gồm chi hoa hồng (Rosa) và các chi khác có liên quan chặt chẽ với Rosa. Trong hệ thống

Linnaean, các họ được nhóm lại thành các bộ, các bộ thành lớp, các lớp thành ngành (phylum số ít) và ngành thành giới. Tuy nhiên, việc phân loại Linnaean mang tính chủ quan - chẳng hạn, không có tiêu chí rõ ràng nào để quyết định xem một đơn vị phân loại cụ thể có nên được coi là một bộ hay một họ hay không - và ngày nay các thuật ngữ Linnaean được sử dụng chủ yếu để thuận tiện. Mặc dù các gia đình luôn được nhóm lại theo trật tự, trật tự trong lớp, v.v., nhưng không có gì tạo nên " gia đình" trong một nhóm tương đương (ví dụ như về số lượng chi hoặc về độ tuổi tiến hóa) với " gia đình" trong một nhóm khác. Linnaeus nhận ra hệ thống phân cấp bao trùm của sự sống, nhưng ông đã phát triển hệ thống của mình trước khi tư tưởng tiến hóa trở nên phổ biến. Các nhà sinh học ngày nay công nhận cây sự sống là cơ sở để phân loại sinh học và họ thường đặt tên cho các đơn vị phân loại mà không xếp chúng vào bất kỳ cấp bậc Linnaean nào. Nhưng bất kể họ xếp hạng các sinh vật theo hệ thống phân cấp Linnaean hay sử dụng tên đơn vị phân loại không được xếp hạng, các nhà sinh học hiện đại đều sử dụng mối quan hệ tiến hóa làm cơ sở để phân biệt và đặt tên cho các đơn vị phân loại. Lịch sử tiến hóa là cơ sở cho việc phân loại sinh học hiện đại. Hệ thống phân loại sinh học được sử dụng để thể hiện mối quan hệ giữa các sinh vật. Loại mối quan hệ mà chúng ta mong muốn thể hiện sẽ ảnh hưởng đến những đặc điểm mà chúng ta sử dụng để phân loại sinh vật. Ví dụ, nếu chúng ta quan tâm đến một hệ thống giúp chúng ta quyết định loại thực vật và động vật nào được ưa chuộng làm thực phẩm, thì chúng ta có thể nghĩ ra một hệ thống phân loại dựa trên độ ngon, tính dễ bắt và số lượng bộ phận ăn được mà mỗi sinh vật sở hữu. Sự phân loại sinh vật ban đầu của người Hindu được thiết kế theo các tiêu chí này. Những hệ thống như vậy phục vụ nhu cầu của những người phát triển chúng, nhưng chúng không phù hợp để phân loại khoa học chính thức. Các nhà sinh học ngày nay sử dụng hệ thống phân loại để thể hiện mối quan hệ tiến hóa của các sinh vật. Taxa được cho là đơn ngành,có nghĩa là đơn vị phân loại chứa tổ tiên và tất cả con cháu của tổ tiên đó và không có sinh vật nào khác (Hình 22.1 5). Nói cách khác, mỗi đơn vị phân loại phải là một nhánh hoàn chỉnh trên cây sự sống (một nhánh; xem Hình 22.3). Mặc dù các nhà sinh học chỉ tìm cách mô tả và đặt tên cho các đơn vị phân loại đơn ngành, nhưng thông tin phát sinh chủng loại chi tiết cần thiết để làm như vậy không phải lúc nào cũng có sẵn. Một nhóm không bao gồm tổ tiên chung của nó được gọi là nhóm đa ngành. Một nhóm không bao gồm tất cả con cháu của một tổ tiên chung được gọi là nhóm cận ngành. Một nhóm đơn ngành thực sự (tức là một nhánh) có thể được loại bỏ khỏi cây phát sinh chủng loại bằng một "cắt" duy nhất; trong cây, như thể hiện trong hình 22.15. Lưu ý rằng có nhiều nhóm đơn ngành trên bất kỳ cây phát sinh chủng loại nào và các nhóm này liên tiếp là các tập hợp con nhỏ hơn của các nhóm đơn ngành lớn hơn. Hệ thống phân loại này, với toàn bộ sự sống là đơn vị phân loại bao gồm nhất và nhiều đơn vị phân loại nhỏ hơn trong các đơn vị phân loại lớn hơn cho đến từng loài riêng lẻ, là cơ sở hiện đại để phân loại sinh học. Hầu như tất cả các nhà phân loại học hiện nay đều đồng ý rằng các nhóm đa ngành và cận ngành không thích hợp làm đơn vị phân loại vì chúng không phản ánh chính xác lịch sử tiến hóa. Tuy nhiên, các phân loại được sử dụng ngày nay vẫn bao gồm các nhóm như vậy vì một số sinh vật chưa được đánh giá về mặt phát sinh loài. Khi phát hiện ra những sai sót trong các phân loại trước đó, các tên phân loại được sửa lại và các nhóm đa ngành và cận ngành bị loại khỏi các phân loại. Một số quy tắc danh pháp sinh học chi phối việc sử dụng tên khoa học Một số bộ quy tắc rõ ràng chi phối việc sử dụng tên khoa học cho sinh vật. Các nhà sinh học trên khắp thế giới tự nguyện tuân theo các quy tắc này để tạo điều kiện thuận lợi cho việc giao tiếp và đối thoại. Mặc dù có thể có hàng tá tên gọi chung cho một sinh vật trong nhiều ngôn ngữ khác nhau, nhưng các quy tắc về danh pháp sinh học được thiết kế sao cho chỉ có mộtHầu như tất cả các nhà phân loại học hiện nay đều đồng ý rằng các nhóm đa ngành và cận ngành không thích hợp làm đơn vị phân loại vì chúng không phản ánh chính xác lịch sử tiến hóa. Tuy nhiên, các phân loại được sử dụng ngày nay vẫn bao gồm các nhóm như vậy vì một số sinh vật chưa được đánh giá về mặt phát sinh loài. Khi phát hiện ra những sai sót trong các phân loại trước đó, các tên phân loại được sửa lại và các nhóm đa ngành và cận ngành bị loại khỏi các phân loại. Một số quy tắc danh pháp sinh học chi phối việc sử dụng tên khoa học Một số bộ quy tắc rõ ràng chi phối việc sử dụng tên khoa học cho sinh vật. Các nhà sinh học trên khắp thế giới tự nguyện tuân theo các quy tắc này để tạo điều kiện thuận lợi cho việc giao tiếp và đối thoại. Mặc dù có thể có hàng tá tên gọi chung cho một sinh vật trong nhiều ngôn ngữ khác nhau, nhưng các quy tắc về danh pháp sinh học được thiết kế sao cho chỉ có mộtHầu như tất cả các nhà phân loại học hiện nay đều đồng ý rằng các nhóm đa ngành và cận ngành không thích hợp làm đơn vị phân loại vì chúng không phản ánh chính xác lịch sử tiến hóa. Tuy nhiên, các phân loại được sử dụng ngày nay vẫn bao gồm các nhóm như vậy vì một số sinh vật chưa được đánh giá về mặt phát sinh loài.

Khi phát hiện ra những sai sót trong các phân loại trước đó, các tên phân loại được sửa lại và các nhóm đa ngành và cận ngành bị loại khỏi các phân loại. Một số quy tắc danh pháp sinh học chi phối việc sử dụng tên khoa học Một số bộ quy tắc rõ ràng chi phối việc sử dụng tên khoa học cho sinh vật. Các nhà sinh học trên khắp thế giới tự nguyện tuân theo các quy tắc này để tạo điều kiện thuận lợi cho việc giao tiếp và đối thoại. Mặc dù có thể có hàng tá tên gọi chung cho một sinh vật trong nhiều ngôn ngữ khác nhau, nhưng các quy tắc về danh pháp sinh học được thiết kế sao cho chỉ có một

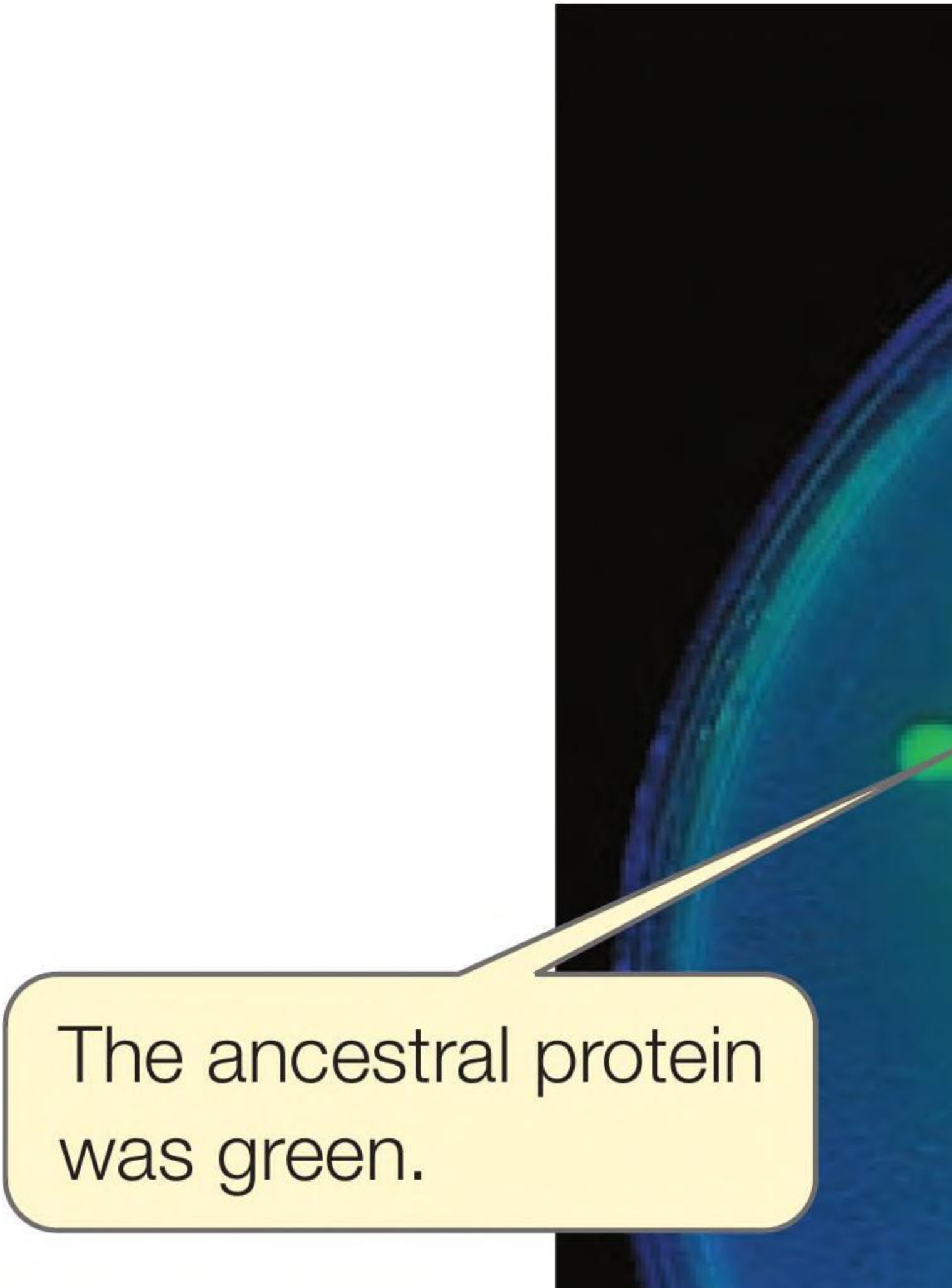
Common ancest
of paraphyletic
group B + C + D

Common ancestor
of polyphyletic
group E + F + G



464 CHƯƠNG 22 Tái thiết và sử dụng Phylogenies chính xác tên khoa học cho bất kỳ đơn vị phân loại nào được công nhận và do đó (lý tưởng nhất) một tên khoa học nhất định chỉ áp dụng cho một đơn vị phân loại duy nhất (nghĩa là mỗi tên khoa học là duy nhất). Đôi khi cùng một loài được đặt tên nhiều lần (khi có nhiều nhà phân loại đảm nhận nhiệm vụ); các quy tắc chỉ định rằng tên hợp lệ là tên đầu tiên được đề xuất. Nếu vô tình đặt cùng một tên cho hai loài khác nhau thì phải đặt tên thay thế cho loài được đặt tên thứ hai. Do sự tách biệt về mặt lịch sử của các lĩnh vực động vật học, thực vật học (ban đầu bao gồm nghiên cứu về nấm) và vi sinh học, nên các bộ quy tắc phân loại khác nhau đã được phát triển cho mỗi nhóm này. Một bộ quy tắc khác để phân loại virus xuất hiện sau đó. Sự tách biệt này đã dẫn đến nhiều tên trùng lặp trong các nhóm bị chi phối bởi các bộ quy tắc khác nhau: Ví dụ, Drosophila vừa là một chi ruồi giấm vừa là một chi nấm, và có những loài trong cả hai nhóm có tên giống hệt nhau. Cho đến gần đây, những cái tên trùng lặp này ít gây ra sự nhầm lẫn, vì theo truyền thống, các nhà sinh vật học nghiên cứu về ruồi giấm thường không đọc tài liệu về nấm (và ngược lại). Tuy nhiên, ngày nay, do việc sử dụng các cơ sở dữ liệu sinh học rộng lớn và phổ biến (chẳng hạn như GenBank, bao gồm các chuỗi DNA từ cây sự sống), việc mỗi đơn vị phân loại có một tên duy nhất ngày càng trở nên quan trọng. Các nhà phân loại học hiện đang nỗ lực phát triển các bộ quy tắc chung có thể áp dụng cho tất cả các sinh vật sống. Ví dụ, một hệ thống phổ quát, được gọi là PhyloCode, nhấn mạnh tính chất thống nhất và thứ bậc của cây sự sống đã được đề xuất để phân loại tất cả các loài sống. RECAP Các nhà sinh học tổ chức và phân loại sự sống bằng cách xác định và đặt tên cho các nhóm đơn ngành. Một số bộ quy tắc chi phối việc sử dụng tên khoa học để mỗi loài và đơn vị phân loại cao hơn có thể được xác định và đặt tên một cách rõ ràng. â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa các nhóm đơn ngành, cận ngành và đa ngành. Xem trang. 463 và Hình 22.15 â€¢ Tại sao các nhà sinh học lại thích các nhóm đơn ngành trong phân loại chính thức? Xem trang. 463 Bây giờ chúng ta đã thấy quá trình tiến hóa diễn ra như thế nào và cách phát sinh loài có thể được sử dụng để nghiên cứu các mối quan hệ tiến hóa, chúng ta đã sẵn sàng xem xét quá trình hình thành loài. Sự hình thành loài là nguyên nhân dẫn đến các sự kiện phân nhánh trên cây sự sống và đó là quá trình tạo ra hàng triệu loài tạo nên đa dạng sinh học. 22.16 Sự phát triển của protein huỳnh quang của san hô Mikhail Matz và các đồng nghiệp của ông đã sử dụng phân tích phát sinh gen để tái tạo lại trình tự protein huỳnh quang có trong tổ tiên đã tuyệt chủng của san hô hiện đại. Sau đó, họ biểu hiện các protein này ở vi khuẩn và đặt vi khuẩn ở dạng cây phát sinh gen để cho thấy màu sắc phát triển như thế nào theo thời gian.Các phương pháp phát sinh chủng loại được sử dụng như thế nào để phục hồi các chuỗi protein từ các sinh vật đã tuyệt chủng? TRẢ LỜI Hầu hết gen và protein của các sinh vật sống cách đây hàng triệu năm đã bị phân hủy trong tàn tích hóa thạch của những loài này. Tuy nhiên, trình tự của nhiều gen và protein cổ xưa có thể được xây dựng lại bằng các phương pháp được mô tả trong chương này. Như chúng ta đã thấy trong Phần 22.3, giống như việc chúng ta có thể tái tạo lại các đặc điểm hình thái của tổ tiên của một nhánh, chúng ta có thể tái tạo lại trình tự DNA và protein của chúng - nếu chúng ta có đủ thông tin về bộ gen của con cháu họ. Các nhà sinh học đã tái tạo lại chuỗi gen từ các loài đã tuyệt chủng hàng triệu năm. Sử dụng thông tin này, phòng thí nghiệm có thể tái tạo lại các protein thực sự tương ứng với các trình tự đó. Đây là cách Mikhail Matz và các đồng nghiệp của ông có thể phục hồi các protein huỳnh quang từ tổ tiên đã tuyệt chủng của san hô hiện đại, sau đó hình dung ra màu sắc do các protein này tạo ra trong phòng thí nghiệm (Hình 22.16). Các nhà sinh học thậm chí còn sử dụng phân tích phát sinh loài để tái tạo lại một số chuỗi protein có trong tổ tiên chung của sự sống được đề cập trong Phần 22.1. Những chuỗi protein giả định này sau đó được tạo thành protein thực tế trong phòng thí nghiệm. Khi các nhà sinh học đo nhiệt độ tối ưu cho những protein hồi sinh này, họ phát hiện ra rằng các protein hoạt động tốt nhất trong khoảng 55°C-65°C. Kết quả này phù hợp với giả thuyết cho rằng sự sống tiến hóa trong môi trường nhiệt độ cao. Để tái tạo lại các chuỗi protein từ các loài đã tuyệt chủng hàng triệu hoặc thậm chí hàng tỷ năm, các nhà sinh học sử dụng các mô hình toán học chi tiết có tính đến phần lớn những gì chúng ta đã học được về tiến hóa phân tử, như được mô tả trong Phần 22.2. Những mô hình này kết hợp thông tin về tốc độ thay thế giữa các axit amin khác nhau trong protein, thông tin về tốc độ thay thế khác nhau giữa các nucleotide và những thay đổi về tốc độ tiến hóa phân tử giữa các dòng chính của sự sống.Các nhà sinh học thậm chí còn sử dụng phân tích phát sinh loài để tái tạo lại một số chuỗi protein có trong tổ tiên chung của sự sống được đề cập trong Phần 22.1. Những chuỗi protein giả định này sau đó được tạo thành protein thực tế trong phòng thí nghiệm. Khi các nhà sinh học đo nhiệt độ tối ưu cho những protein hồi sinh này, họ phát hiện ra rằng các protein hoạt động tốt nhất trong khoảng 55°C-65°C. Kết quả này phù

hợp với giả thuyết cho rằng sự sống tiến hóa trong môi trường nhiệt độ cao. Để tái tạo lại các chuỗi protein từ các loài đã tuyệt chủng hàng triệu hoặc thậm chí hàng tỷ năm, các nhà sinh học sử dụng các mô hình toán học chi tiết có tính đến phần lớn những gì chúng ta đã học được về tiến hóa phân tử, như được mô tả trong Phần 22.2. Những mô hình này kết hợp thông tin về tốc độ thay thế giữa các axit amin khác nhau trong protein, thông tin về tốc độ thay thế khác nhau giữa các nucleotide và những thay đổi về tốc độ tiến hóa phân tử giữa các dòng chính của sự sống.Các nhà sinh học thậm chí còn sử dụng phân tích phát sinh loài để tái tạo lại một số chuỗi protein có trong tổ tiên chung của sự sống được đề cập trong Phần 22.1. Những chuỗi protein giả định này sau đó được tạo thành protein thực tế trong phòng thí nghiệm. Khi các nhà sinh học đo nhiệt độ tối ưu cho những protein hồi sinh này, họ phát hiện ra rằng các protein hoạt động tốt nhất trong khoảng 55°C-65°C. Kết quả này phù hợp với giả thuyết cho rằng sự sống tiến hóa trong môi trường nhiệt độ cao. Để tái tạo lại các chuỗi protein từ các loài đã tuyệt chủng hàng triệu hoặc thậm chí hàng tỷ năm, các nhà sinh học sử dụng các mô hình toán học chi tiết có tính đến phần lớn những gì chúng ta đã học được về tiến hóa phân tử, như được mô tả trong Phần 22.2. Những mô hình này kết hợp thông tin về tốc độ thay thế giữa các axit amin khác nhau trong protein, thông tin về tốc độ thay thế khác nhau giữa các nucleotide và những thay đổi về tốc độ tiến hóa phân tử giữa các dòng chính của sự sống.


The ancestral protein was green.

Tóm tắt chương 465 Phát sinh chủng loại là gì? ™ Phylogeny là lịch sử của các mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật hoặc gen của chúng. Các nhóm loài có liên quan đến tiến hóa được thể hiện dưới dạng các nhánh trong cây phát sinh gen. Ôn lại Hình 22.1, 22.2 â€¢ Các loài và nhóm loài được đặt tên được gọi là taxa. Một đơn vị phân loại bao gồm tổ tiên và tất cả các hậu duệ tiến hóa của nó được gọi là nhánh. Ôn lại Hình 22.3 â€¢ Tương đồng là những đặc điểm tương tự được thừa hưởng từ một tổ tiên chung. Ôn lại Hình 22.4 â€¢ Một đặc điểm phái sinh được chia sẻ bởi hai hoặc nhiều taxon và được kế thừa từ tổ tiên chung của chúng được gọi là synapomorphy. CHƯƠNG TÓM TẮT Các phương pháp phát sinh loài đã được thử nghiệm trong cả nghiên cứu thực nghiệm và mô phỏng, và đã được chứng minh là chính xác trong nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà sinh học sử dụng cây phát sinh gen như thế nào? ™ Cây phát sinh gen được sử dụng để so sánh giữa các sinh vật sống. Ôn lại Hình 22.10 â€¢ Cây phát sinh chủng loại được sử dụng để tái tạo lại quá khứ và tìm hiểu nguồn gốc của các tính trạng. Ôn lại Hình 22.11 â€¢ Các nhà sinh học có thể sử dụng cây phát sinh loài để tái tạo lại trạng thái tổ tiên. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 22.2 Các loài có quan hệ họ hàng xa có thể biểu hiện những đặc điểm tương tự không xuất phát từ tổ tiên chung. Sự tiến hóa hội tụ và sự đảo ngược tiến hóa có thể làm phát sinh những đặc điểm như vậy, được gọi là sự đồng nhất. • Cây phát sinh gen có thể bao gồm các ước tính về thời gian phân kỳ của các dòng dõi được xác định bằng phân tích đồng hồ phân tử. Xem lại Hình 22.13 Cây phát sinh gen được cấu tạo như thế nào? • Cây phát sinh chủng loại có thể được xây dựng từ các đồng hình bằng cách sử dụng logic phân tích. Xem lại Hình 22. 5# HOẠT ĐỘNG 22.1, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 22.1 â€¢ Nguồn thông tin phát sinh gen bao gồm hình thái, mô hình phát triển, hồ sơ hóa thạch, đặc điểm hành vi và đặc điểm phân tử như trình tự DNA và protein. • Cây phát sinh gen cũng có thể được xây dựng bằng các phương pháp khả năng tối đa, giúp tìm ra cây có nhiều khả năng tạo ra dữ liệu được quan sát nhất. Phylogeny liên quan đến phân loại như thế nào? Các nhà sinh học sử dụng các mối quan hệ phát sinh loài để tổ chức sự sống thành một hệ thống phân loại mạch lạc. â€¢ Các đơn vị phân loại trong phân loại hiện đại được kỳ vọng là các nhóm đơn ngành. Các nhóm cận ngành và đa ngành không được coi là đơn vị phân loại thích hợp. Ôn lại Hình 22.1 5# HOẠT ĐỘNG 22.2 â€¢ Một số bộ quy tắc chi phối việc sử dụng tên khoa học, với mục tiêu cung cấp các tên duy nhất và phổ quát cho các đơn vị phân loại. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is22 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Cây phát sinh chủng loại có thể được xây dựng cho a. gen. b. giống loài. c. nhóm tiến hóa chính. d. virus. đ. tất cả những điều trên. 2. Một đặc điểm dẫn xuất chung được dùng làm cơ sở để xác định nhóm đơn ngành được gọi là a. một sự đồng nghĩa. b. ahomoplasty. c. một đặc điểm song song. d. một đặc điểm hội tụ. đ. một phát sinh chủng loại. 3.Tiến hóa hội tụ và tiến hóa đảo ngược là hai nguồn gốc của a. sự tương đồng. b. sự tiết kiệm. c. đồng hình. d. đơn ngành. đ. sự đồng tính luyến ái. 4. Các nhà phân loại học cố gắng mô tả và chỉ đặt tên cho các đơn vị phân loại a. đơn ngành. b. cận ngành. c. đa ngành. d. đồng tính. đ. đơn hình.

466 CHƯƠNG 22 Xây dựng lại và sử dụng Phylogenies 5. Nhóm nào sau đây có bộ quy tắc riêng về danh pháp? Một. Động vật b. Thực vật và nấm c. Vi khuẩn D. Virus e. Tất cả những điều trên 6. Nếu hai tên khoa học được đề xuất cho cùng một loài, các nhà phân loại học quyết định nên sử dụng tên nào? Một. Tên cung cấp mô tả chính xác nhất về sinh vật được sử dụng. b. Tên được đề xuất gần đây nhất sẽ được sử dụng. c. Tên đã được sử dụng trong lần sửa đổi phân loại gần đây nhất sẽ được sử dụng. d. Tên đầu tiên được đề xuất sẽ được sử dụng. đ. Các nhà phân loại học sử dụng bất cứ tên nào họ thích. 9. Trong hình dưới đây, tốc độ thay đổi trung bình ước tính (được biểu thị bằng tỷ lệ thay đổi axit amin trên một triệu năm) là bao nhiêu? & 0,7 I 0,6 O 0,5 o â– | 0,4 03 â€¢s 0,3 .1 0,2 đến, O 0- 0 0 100 200 300 400 500 Thời gian (triệu năm) HIỂU & ÁP DỤNG 7. Sự phân loại dưới đây có vấn đề gì? Làm thế nào có thể sửa đổi giới hạn của Giống A và/hoặc Giống B để cả hai chi đều là đơn ngành? Chi A Chi B 8. Hóa thạch hữu ích như thế nào trong việc xác định các đặc điểm tổ tiên và nguồn gốc của sinh vật? Mô tả một ví dụ. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Virus West Nile giết chết nhiều loài chim và có thể gây bệnh viêm não (viêm não) gây tử vong ở người và ngựa. Loại virus này lần đầu tiên được phân lập ở Châu Phi (nơi được cho là đặc hữu) vào những năm 1930 và đến những năm 1990, nó đã được tìm thấy trên khắp lục địa Á-Âu. Virus West Nile không được tìm thấy ở Bắc Mỹ cho đến năm 1999 (khi nó được phát hiện lần đầu tiên ở New York), nhưng kể từ thời điểm đó nó đã lây lan nhanh chóng trên hầu hết nước Mỹ. Sử dụng cây phát sinh loài của các chủng virus West Nile phân lập

dưới đây để xây dựng giả thuyết về nguồn gốc của dòng virus đã du nhập vào Hoa Kỳ. Các trường hợp phân lập được xác định theo địa điểm và ngày cách ly. Romania 1996 Israel 1952 Ai Cập 1951 Pháp 1 965 Senegal 1979 Algeria 1 968 New York 1 999 Israel 1 998 Cộng hòa Trung Phi 1 989 Ý 1998 Maroc 1 996 Romania 1996 Kenya 1 998 Senegal 1993 Phân lập Ấn Độ (bắt đầu từ những năm 1950) Phân lập Châu Phi (bắt đầu từ Những năm 1930) Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu hỏi về Đường cong Học tập, Thẻ ghi chú và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

23 Đặc điểm CHƯƠNG 23.1 Loài là gì? 23.2 Cơ sở di truyền của sự hình thành loài là gì? 23.3 Những rào cản nào đối với dòng gen dẫn đến sự hình thành loài? 23.4 Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? 23.5 Tại sao tỷ lệ đầu cơ lại khác nhau? Nhiều loài từ một bức ảnh tổng hợp này cho thấy một vài trong số gần 1.000 loài cichlid haplochromine là loài đặc hữu của Hồ Malawi, tất cả đều phát sinh từ một loài sáng lập duy nhất. Cách đây chưa đầy 2 TRIỆU NĂM, sự phân chia kiến tạo ở Thung lũng Tách giãn Lớn ở Đông Phi đã dẫn đến sự hình thành Hồ Malawi, nằm giữa các quốc gia hiện đại là Malawi, Tanzania và Mozambique. Một số loài cá đã xâm nhập vào hồ mới hình thành, bao gồm cả các cá thể của một loài được gọi là loài cichlid haplochromine. Ngày nay hậu duệ của những "con cá sáng lập" này; bao gồm gần một nghìn loài cichlid haplochromine khác nhau. Tất cả chúng đều là loài đặc hữu của hồ nước ngọt rộng và sâu duy nhất này - chúng không được tìm thấy ở bất kỳ nơi nào khác trên thế giới. Sự đa dạng về loài cichlid này khiến hồ Malawi trở thành hồ đa dạng nhất thế giới về quần thể cá. Làm thế nào mà nhiều loài khác nhau lại phát sinh từ một loài tổ tiên duy nhất trong vòng chưa đầy 2 triệu năm? Bằng cách nghiên cứu lịch sử và thời gian của các sự kiện hình thành loài ở hồ Malawi, các nhà sinh vật học đã ghép lại một số quá trình dẫn đến sự hình thành rất nhiều loài cichlid. Những loài cichlid haplochromine sớm nhất đến hồ mới gặp phải môi trường sống đa dạng, vì một số bờ của nó là đá trong khi những bờ khác là cát. Các quần thể khác nhau của loài cichlid ban đầu nhanh chóng thích nghi; cá ở môi trường sống nhiều đá thích nghi với việc sinh sản và sống trong điều kiện nhiều đá, còn những loài ở môi trường cát đã tiến hóa các chuyên môn hóa để sống trên cát. Những thay đổi này dẫn đến một sự kiện hình thành loài sớm. Trong mỗi loại môi trường sống chính này, có rất nhiều cơ hội để chuyên môn hóa chế độ ăn uống. Một số quần thể cichlid trở thành loài ăn đá, số khác trở thành loài ăn đáy, loài săn cá, loài ăn vảy, loài ăn động vật phù du ở vùng nước mở hoặc loài chuyên ăn thực vật. Mỗi chuyên ngành cho ăn này đòi hỏi hình thái miệng khác nhau. Con của cá được lai tạo với cá có hình thái tương tự có nhiều khả năng sống sót hơn cá có hai hình thái bố mẹ rất khác nhau. Những khác biệt về thể lực này đã dẫn đến sự hình thành thêm nhiều loài mới, mỗi loài thích nghi với một chế độ kiếm ăn khác nhau. Các loài cichlid ở hồ Malawi tiếp tục phân hóa và hình thành các loài mới. Những con cichlid đực cạnh tranh sự chú ý của con cái nhờ màu sắc cơ thể tươi sáng của chúng. Sự đa dạng hóa màu sắc cơ thể của con đực và sở thích của con cái đối với các màu cơ thể khác nhau đã dẫn đến ngày càng nhiều loài mới, mỗi loài bị cô lập với nhau bởi sở thích tình dục của chúng. Ngày nay, các nhà sinh vật học đang nghiên cứu bộ gen của loài cichlid hồ Malawi để hiểu chi tiết về những thay đổi di truyền đã tạo ra rất nhiều loài trong thời gian rất ngắn.Các nhà sinh vật học có thể nghiên cứu quá trình hình thành loài trong phòng thí nghiệm không? Xem câu trả lời ở trang 482.





468 CHƯƠNG 23 Phân loại 23.1 Loài là gì? Đa dạng sinh học không thay đổi một cách suôn sẻ và tăng dần. Từ lâu, người ta đã nhận ra những nhóm sinh vật tương tự giao phối với nhau và họ nhận thấy rằng thường có

những khác biệt rõ rệt về hình thái giữa các nhóm này. Một nhóm sinh vật có thể giao phối với nhau và sinh ra con cái có khả năng sinh sản thường được gọi là loài (lưu ý rằng đây vừa là dạng số nhiều và số ít của từ này). Loài là kết quả của quá trình hình thành loài: sự phân kỳ của các dòng sinh học và sự xuất hiện cách ly sinh sản giữa các dòng đó. Mặc dù " loài" là một thuật ngữ hữu ích và phổ biến, cách sử dụng nó khác nhau giữa các nhà sinh vật học quan tâm đến các khía cạnh khác nhau của sự hình thành loài. Các nhà sinh vật học khác nhau nghĩ về các loài khác nhau vì họ đặt những câu hỏi khác nhau. Làm thế nào chúng ta có thể nhận biết và xác định một loài? Loài mới xuất hiện như thế nào? Làm thế nào mà các loài vẫn có sự khác biệt, đặc biệt là với những họ hàng gần gũi gần đây của chúng? Tại sao tỷ lệ hình thành loài khác nhau giữa các nhóm sinh vật? Khi trả lời những câu hỏi này, các nhà sinh học tập trung vào các thuộc tính khác nhau của loài, dẫn đến một số cách suy nghĩ về loài là gì và chúng hình thành như thế nào. Hầu hết các khái niệm về loài khác nhau được các nhà sinh học đề xuất chỉ đơn giản là những cách khác nhau để tiếp cận câu hỏi "Loài là gì?" Chúng ta có thể nhận ra nhiều loài bằng vẻ bề ngoài của chúng. Một người am hiểu về một nhóm sinh vật, chẳng hạn như chim hoặc thực vật có hoa, thường có thể phân biệt các loài khác nhau được tìm thấy trong một khu vực cụ thể chỉ bằng cách nhìn vào chúng. Hướng dẫn thực địa tiêu chuẩn về chim, động vật có vú, côn trùng và hoa dại chỉ có thể thực hiện được vì nhiều loài ít thay đổi về ngoại hình trên những khoảng cách địa lý lớn (Hình 23.1 A). Hơn 250 năm trước, Carolus Linnaeus đã phát triển hệ thống danh pháp nhị thức để đặt tên cho các loài ngày nay (xem Phần 22.4). Linnaeus đã mô tả và đặt tên cho hàng nghìn loài, nhưng vì ông không biết gì về di truyền hoặc hành vi giao phối của các sinh vật mà ông đặt tên nên ông đã phân loại chúng chỉ dựa trên hình dáng bên ngoài của chúng. Nói cách khác, Linnaeus đã sử dụng khái niệm loài hình thái, một cấu trúc giả định rằng một loài bao gồm các cá thể "trông giống nhau"; và những cá thể trông không giống nhau thuộc về các loài khác nhau. Mặc dù Linnaeus không thể biết điều đó, nhưng các thành viên của hầu hết các nhóm mà ông phân loại đều trông giống nhau vì chúng có chung nhiều alen của gen mã hóa các đặc điểm hình thái của chúng. Sử dụng hình thái học để xác định loài có những hạn chế. Các thành viên của cùng một loài không phải lúc nào cũng giống nhau. Ví dụ, nam, nữ và cá thể trẻ không phải lúc nào cũng giống nhau (Hình 23.1 B). Hơn nữa, hình thái học ít được sử dụng trong trường hợp các loài khó hiểu - những trường hợp trong đó hai hoặc nhiều loài không thể phân biệt được về mặt hình thái nhưng không giao phối với nhau (Hình 23.2). Do đó, các nhà sinh học không thể chỉ dựa vào vẻ bề ngoài để xác định liệu các sinh vật riêng lẻ là thành viên của cùng một loài hay khác loài. Ngày nay, các nhà sinh học sử dụng một số loại thông tin bổ sung - đặc biệt là dữ liệu về hành vi và di truyền - để phân biệt các loài. Cách ly sinh sản là chìa khóa Yếu tố quan trọng nhất tạo nên sự khác biệt giữa các dòng sinh sản hữu tính với nhau là sự tiến hóa của cách ly sinh sản, một trạng thái trong đó hai nhóm sinh vật không còn có thể trao đổi gen. Nếu các cá thể thuộc nhóm A giao phối và chỉ sinh sản với nhau thì nhóm A tạo thành một loài riêng biệt trong đó các gen tái tổ hợp. Nói cách khác, nhóm A là một dòng tiến hóa độc lập - một nhánh riêng biệt trên cây sự sống. Chính sự nhận thức của ông về tầm quan trọng của cách ly sinh sản đã khiến nhà sinh vật học tiến hóa Ernst Mayr đề xuất khái niệm loài sinh học: "Loài là nhóm gồm các quần thể tự nhiên thực sự hoặc có khả năng giao phối với nhau, được cách ly về mặt sinh sản với các nhóm khác như vậy." Cụm từ "thực sự hoặc có khả năng" là một yếu tố quan trọng của định nghĩa này. (A) Aix sponsa Nam, Florida Aix sponsa Nam, California 23.1 Không phải tất cả các thành viên của cùng một loài đều trông giống nhau (A) Có thể dễ dàng xác định hai con vịt rừng đực này là thành viên của cùng một loài, mặc dù chúng được tìm thấy ở đối diện bờ biển cách nhau 2.000 dặm. Mặc dù cách xa nhau về mặt địa lý, hai cá thể này rất giống nhau về mặt hình thái. (B) Vịt rừng là loài lưỡng hình giới tính, có nghĩa là ngoại hình của con cái khá khác so với con đực. (B) Aix tài trợ Nữ1 Không phải tất cả các thành viên của cùng một loài đều trông giống nhau (A) Có thể dễ dàng xác định hai con vịt gỗ đực này là thành viên của cùng một loài, mặc dù chúng được tìm thấy ở hai bờ biển đối diện cách nhau 2.000 dặm. Mặc dù cách xa nhau về mặt địa lý, hai cá thể này rất giống nhau về mặt hình thái. (B) Vịt rừng là loài lưỡng hình giới tính, có nghĩa là ngoại hình của con cái khá khác so với con đực. (B) Aix tài trợ Nữ1 Không phải tất cả các thành viên của cùng một loài đều trông giống nhau (A) Có thể dễ dàng xác định hai con vịt gỗ đực này là thành viên của cùng một loài, mặc dù chúng được tìm thấy ở hai bờ biển đối diện cách nhau 2.000 dặm. Mặc dù cách xa nhau về mặt địa lý, hai cá thể này rất giống nhau về mặt hình thái. (B) Vịt rừng là loài lưỡng hình giới tính, có nghĩa là ngoại hình của con cái khá khác so với con đực. (B) Aix tài trợ Nữ

23.1 Loài là gì? 469 Hyla versicolor Hyla chrysoscelis 23.2 Các loài bí ẩn trông giống nhau nhưng không giao phối Hai loài ếch cây màu xám này không thể phân biệt được bằng hình thái bên ngoài, nhưng chúng không giao phối với nhau ngay cả khi chúng sống trong cùng một phạm vi địa lý. Hyla versicolor là loài tứ bội (bốn bộ nhiễm sắc thể), trong khi H. chrysoscelis là loài lưỡng bội (hai bộ nhiễm sắc thể). Và, mặc dù trông giống nhau, nhưng con đực có cách gọi giao phối đặc biệt; ếch cái nhận biết và giao phối với con đực cùng loài dựa trên những tiếng kêu này. " Trên thực tế" nói rằng các cá thể sống trong cùng một khu vực và giao phối với nhau. "Có khả năng" nói rằng mặc dù các cá thể không sống trong cùng một khu vực và do đó không giao phối với nhau, nhưng thông tin khác cho thấy rằng họ sẽ làm như vậy nếu có thể đến được với nhau. Khái niệm loài được sử dụng rộng rãi này không áp dụng cho các sinh vật sinh sản vô tính và nó bị giới hạn ở một thời điểm duy nhất trong thời gian tiến hóa. Cách tiếp cận dòng dõi có tầm nhìn dài hạn Các khái niệm loài khác nhau không loại trừ lẫn nhau Nhiều biến thể được đặt tên của ba loại khái niệm loài chính này tồn tại. Những khái niệm khác nhau này không phải là không tương thích; họ chỉ đơn giản nhấn mạnh các khía cạnh khác nhau của loài hoặc sự hình thành loài. Khái niệm hình thái loài nhấn mạnh các khía cạnh thực tế của việc nhận biết loài, mặc dù đôi khi nó dẫn đến việc đánh giá thấp hoặc đánh giá quá cao số lượng loài thực tế. Khái niệm loài sinh học của Mayr nhấn mạnh rằng cách ly sinh sản là điều cho phép các loài hữu tính tiến hóa độc lập với nhau. Khái niệm loài thuộc dòng dõi bao trùm ý tưởng rằng các loài hữu tính được duy trì bằng sự cách ly sinh sản, nhưng mở rộng khái niệm về một loài như một dòng dõi theo thời gian tiến hóa. Khái niệm loài dòng họ cũng có thể áp dụng cho các loài sinh sản vô tính. Hầu như tất cả các loài đều thể hiện mức độ tái tổ hợp di truyền giữa các cá thể, ngay cả khi các sự kiện tái tổ hợp là tương đối hiếm. Do đó, sự cách ly sinh sản đáng kể giữa các loài là cần thiết để các dòng dõi duy trì sự khác biệt theo thời gian tiến hóa. Hơn nữa, cách ly sinh sản là nguyên nhân tạo ra sự khác biệt về hình thái của hầu hết các loài vì các đột biến dẫn đến thay đổi hình thái không thể lây lan giữa các loài cách ly sinh sản. Do đó, cho dù chúng tôi nhấn mạnh đến khái niệm loài nào, thì sự tiến hóa của cách ly sinh sản đều rất quan trọng để hiểu được nguồn gốc của loài. Các nhà sinh học tiến hóa thường coi các loài là những nhánh trên cây sự sống. Ý tưởng này có thể được gọi là khái niệm loài dòng dõi. Trong khuôn khổ suy nghĩ về các loài này, một loài chia thành hai loài hậu duệ, sau đó tiến hóa thành các dòng dõi riêng biệt. Khái niệm loài dòng dõi cho phép các nhà sinh học xem xét các loài theo thời gian tiến hóa. Dòng dõi là một chuỗi quần thể được nối tiếp từ tổ tiên đến con cháu theo thời gian.Mỗi loài có một lịch sử bắt đầu bằng một sự kiện hình thành loài, trong đó một dòng dõi được chia thành hai và kết thúc bằng sự tuyệt chủng hoặc bằng một sự kiện hình thành loài khác, tại thời điểm đó loài này tạo ra hai loài hậu duệ. Quá trình phân chia dòng dõi thường diễn ra dần dần, mất hàng nghìn thế hệ để hoàn thành. Ở một thái cực khác, dòng dõi tổ tiên có thể bị chia làm hai trong vòng một vài thế hệ (như xảy ra với trường hợp đa bội mà chúng ta sẽ thảo luận ở Phần 23.3). Bản chất dần dần của hầu hết các sự kiện phân tách có nghĩa là tại một thời điểm, kết quả cuối cùng của quá trình có thể không rõ ràng. Trong những trường hợp này, có thể khó dự đoán liệu các loài mới hình thành sẽ tiếp tục phân kỳ và trở nên cô lập hoàn toàn với nhau hay liệu hai dòng dõi có hợp nhất lại trong tương lai hay không. TÓM TẮT 23.1 Các loài là những dòng dõi riêng biệt trên cây sự sống. Sự hình thành loài thường là một quá trình dần dần khi một dòng dõi chia thành hai. Theo thời gian, dòng dõi của các loài hữu tính vẫn khác biệt với nhau vì chúng đã trở nên cô lập về mặt sinh sản. â€¢ Giải thích các khái niệm loài khác nhau nhấn mạnh các thuộc tính khác nhau của loài như thế nào. Xem trang 468-469 â€¢ Tại sao khái niệm loài sinh học không áp dụng được cho các sinh vật sinh sản vô tính? Xem trang 468-469 â€¢ Giải thích vai trò của cách ly sinh sản trong từng khái niệm loài được thảo luận trong phần này? Xem trang 468-469 Mặc dù Charles Darwin đặt tiêu đề cho cuốn sách mang tính đột phá của ông là Nguồn gốc các loài, nhưng nó đề cập rất ít về sự hình thành loài như chúng ta hiểu ngày nay. Darwin dành phần lớn sự chú ý của mình để chứng minh rằng các loài riêng lẻ bị biến đổi theo thời gian bởi chọn lọc tự nhiên. Các phần còn lại của chương này thảo luận về nhiều khía cạnh của sự hình thành loài mà các nhà sinh vật học đã biết kể từ thời Darwin.468-469 â€¢ Tại sao khái niệm loài sinh học không được áp dụng cho các sinh vật sinh sản vô tính? Xem trang 468-469 â€¢ Giải thích vai trò của cách ly sinh sản trong từng khái niệm loài được thảo luận trong phần này? Xem trang 468-469 Mặc dù Charles Darwin đặt tiêu đề cho cuốn sách mang tính đột phá của ông là Nguồn gốc các loài, nhưng nó đề cập rất ít về sự hình thành loài như chúng ta hiểu ngày nay. Darwin dành phần lớn sự chú ý của mình để chứng minh rằng các loài riêng lẻ bị biến đổi theo thời gian bởi chọn lọc tự nhiên. Các phần còn lại của chương này thảo luận về nhiều khía cạnh của sự

hình thành loài mà các nhà sinh vật học đã biết kể từ thời Darwin.468-469 â€¢ Tại sao khái niệm loài sinh học không được áp dụng cho các sinh vật sinh sản vô tính? Xem trang 468-469 â€¢ Giải thích vai trò của cách ly sinh sản trong từng khái niệm loài được thảo luận trong phần này? Xem trang 468-469 Mặc dù Charles Darwin đặt tiêu đề cho cuốn sách mang tính đột phá của ông là Nguồn gốc các loài, nhưng nó đề cập rất ít về sự hình thành loài như chúng ta hiểu ngày nay. Darwin dành phần lớn sự chú ý của mình để chứng minh rằng các loài riêng lẻ bị biến đổi theo thời gian bởi chọn lọc tự nhiên. Các phần còn lại của chương này thảo luận về nhiều khía cạnh của sự hình thành loài mà các nhà sinh vật học đã biết kể từ thời Darwin.

(A)



(B



470 CHƯƠNG 23 Sự hình thành loài Cơ sở di truyền của sự hình thành loài là gì? Không phải tất cả những thay đổi tiến hóa đều dẫn đến loài mới. Một dòng dõi có thể thay đổi theo thời gian mà không tạo ra loài mới. Sự hình thành loài đòi hỏi sự gián đoạn dòng gen trong một loài mà các thành viên trước đây đã trao đổi gen. Nhưng nếu một sự thay đổi di truyền ngăn cản sự sinh sản giữa các cá thể trong một loài, thì làm sao sự thay đổi đó có thể lan truyền khắp loài ngay từ đầu? Sự không tương thích giữa các gen có thể tạo ra sự phân lập sinh sản Nếu một alen mới gây ra sự không tương thích sinh sản xuất hiện trong quần thể, nó không thể lây

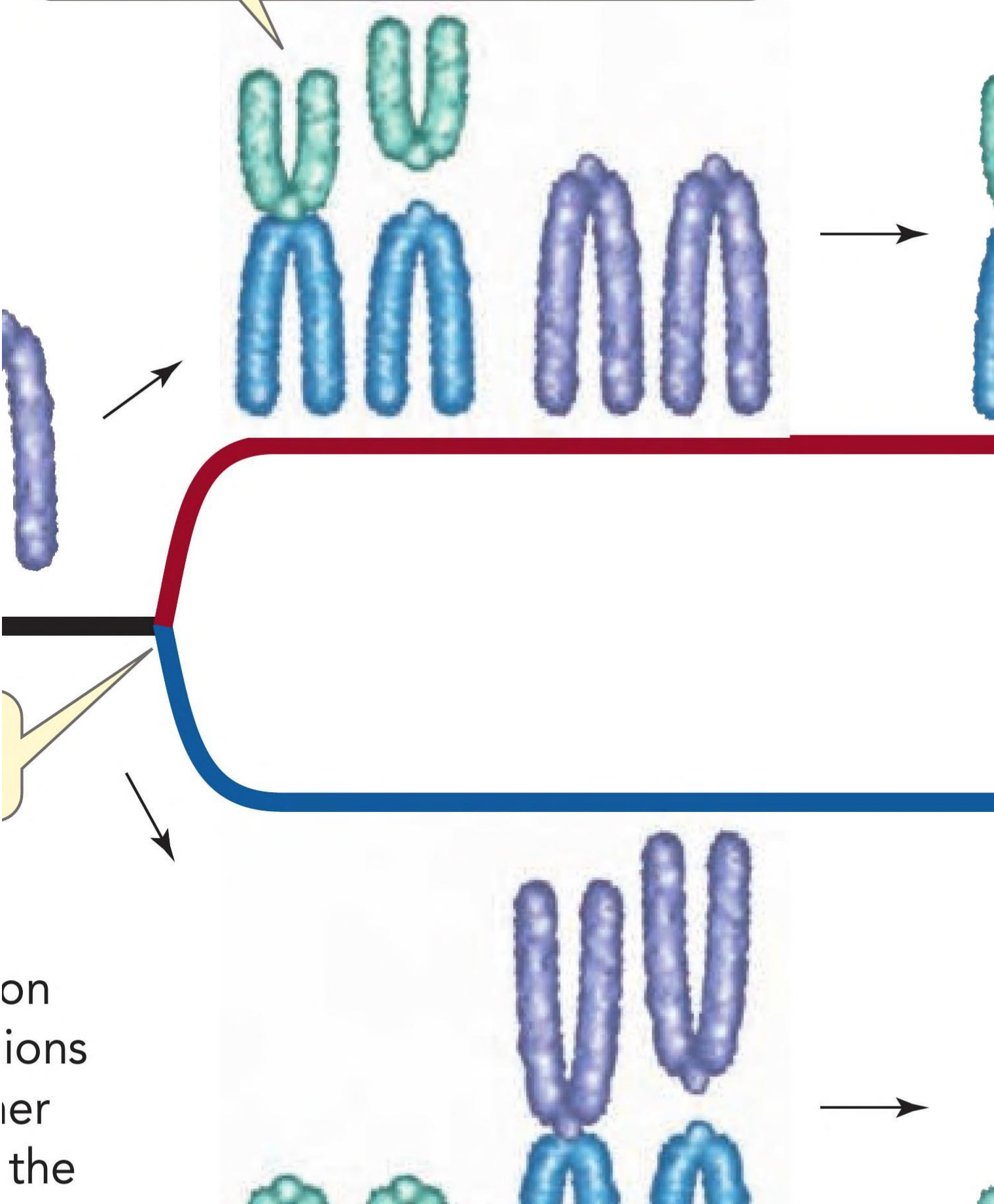
lan trong quần thể vì sẽ không có cá thể nào khác tương thích sinh sản với cá thể mang alen mới. Vậy làm thế nào một dòng dõi gắn kết về mặt sinh sản lại có thể chia thành hai loài cách ly về mặt sinh sản? Một số nhà di truyền học thời kỳ đầu, bao gồm Theodosius Dobzhansky và Hermann Joseph Muller, đã phát triển một mô hình di truyền để giải thích câu hỏi hóc búa rõ ràng này (Hình 23.3). Mô hình Dobzhansky-Muller khá đơn giản. Đầu tiên, giả sử rằng một quần thể tổ tiên duy nhất được chia thành hai quần thể riêng biệt bởi một số rào cản đối với dòng gen (ví dụ, do sự hình thành của một dãy núi mới) và hai quần thể này sau đó tiến hóa thành dòng dõi độc lập. Ở một trong hai quần thể, một alen mới (A) phát sinh và trở nên cố định. Ở quần thể còn lại, một alen mới (B) khác được cố định ở một locus gen khác. Cả hai alen mới ở một trong hai locus đều không gây ra bất kỳ sự mất khả năng tương thích sinh sản nào. Tuy nhiên, hai dạng mới của hai gen khác nhau này chưa bao giờ xuất hiện cùng nhau trong cùng một cá thể hoặc quần thể. Hãy nhớ lại rằng sản phẩm của nhiều gen phải phối hợp với nhau trong cơ thể. Có thể các dạng protein mới được mã hóa bởi hai alen mới sẽ không tương thích với nhau. Nếu các cá thể từ hai quần thể quay trở lại với nhau sau những thay đổi di truyền này, chúng vẫn có thể giao phối với nhau. Tuy nhiên, con lai có thể có tổ hợp gen mới có chức năng kém hơn tổ hợp gen của bố mẹ hoặc thậm chí gây chết người. Điều này sẽ không xảy ra với tất cả các tổ hợp gen mới, nhưng theo thời gian, các quần thể biệt lập sẽ tích lũy nhiều khác biệt về alen ở nhiều locus gen. Một số sự kết hợp của các gen khác biệt này sẽ không hoạt động tốt với nhau ở các giống lai. Do đó, sự không tương thích di truyền giữa hai quần thể biệt lập sẽ phát triển theo thời gian. Nhiều ví dụ thực nghiệm ủng hộ mô hình Dobzhansky-Muller. Mô hình này hoạt động không chỉ đối với các cặp gen riêng lẻ mà còn đối với một số kiểu sắp xếp lại nhiễm sắc thể. Ví dụ, loài dơi thuộc chi Rhogeessa biểu hiện sự biến đổi đáng kể trong sự hợp nhất trung tâm của nhiễm sắc thể của chúng. Nhiễm sắc thể của các loài khác nhau chứa các nhánh nhiễm sắc thể cơ bản giống nhau, nhưng ở một số loài, hai nhiễm sắc thể cùng cực (một nhánh) đã hợp nhất ở tâm động để tạo thành các nhiễm sắc thể lớn hơn, lệch tâm (hai nhánh).Tính đa hình trong phản ứng tổng hợp trung tâm gây ra rất ít vấn đề, nếu có, trong quá trình phân bào vì các nhiễm sắc thể tương ứng vẫn có thể sắp xếp và phân loại bình thường. Do đó, sự hợp nhất trung tâm nhất định có thể trở thành cố định trong một dòng dõi. Tuy nhiên, nếu sự hợp nhất trung tâm khác nhau trở nên cố định ở dòng thứ hai, thì phép lai giữa các cá thể của mỗi dòng sẽ không thể tạo ra giao tử bình thường trong bệnh teo cơ (Hình 23.4). Hầu hết các loài Rhogeessa có quan hệ gần gũi đều thể hiện sự kết hợp khác nhau của những sự hợp nhất trung tâm này và do đó được cách ly sinh sản với nhau. Sự cách ly sinh sản phát triển cùng với sự phân kỳ di truyền ngày càng tăng Khi các cặp loài phân kỳ về mặt di truyền, chúng ngày càng trở nên cô lập về mặt sinh sản (Hình 23.5). Cả tốc độ phát triển của sự phân lập sinh sản lẫn cơ chế tạo ra nó đều khác nhau tùy theo nhóm, như chúng ta sẽ thấy trong hai phần tiếp theo của chương này. Sự không tương thích sinh sản đã được chứng minh là phát triển dần dần ở nhiều nhóm thực vật, động vật và nấm, phản ánh tốc độ tích lũy các gen không tương thích chậm trong mỗi dòng dõi. Trong một số trường hợp, quá trình cách ly sinh sản hoàn toàn có thể mất hàng triệu năm. Trong các trường hợp khác (như trường hợp hợp nhất nhiễm sắc thể của Rhogeessa được mô tả ở trên), sự phân lập sinh sản có thể phát triển chỉ sau một vài thế hệ. Sự phân lập sinh sản một phần đã tiến hóa ở các chủng Phlox Drummondii được con người phân lập nhân tạo. Năm 1835, Thomas Drummond, người được đặt tên cho loài thực vật trong vườn này, đã thu thập hạt giống ở Texas và phân phát chúng cho các vườn ươm. Một alen mới xuất hiện ở locus 1 trong một dòng dõi. 0 Allele A trở thành T cố định tại locus 1 . — 23.3 Mô hình Dobzhansky-Muller Trong phiên bản hai tiêu điểm đơn giản này của mô hình, hai dòng dõi từ cùng một quần thể tổ tiên trở nên tách biệt về mặt vật lý với nhau và tiến hóa độc lập. Một alen mới sẽ trở nên cố định trong mỗi quần thể con cháu, nhưng ở một locus khác. Cả hai alen mới đều không tương thích với các alen tổ tiên, nhưng hai alen mới ở hai gen khác nhau thì không tương thích với nhau. Vì vậy, hai dòng dõi con cháu không tương thích về mặt sinh sản. Kiểu gen của quần thể tổ tiên Locus 1 Locus 2 aa bb jfr Quần thể tổ tiên tách thành hai dòng độc lập. Aa "J bb aa Bb AA bb | 0 Allele A không tương thích với allele B nên con lai không thể sống được. aa BB EiSE St Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.1 Cuộc sống mô phỏng đặc tả 0e.com/at23. 1 & Một alen khác phát sinh ở locus 2 trong dòng dõi khác. Allele B được cố định ở locus 2.Hầu hết các loài Rhogeessa có quan hệ gần gũi đều thể hiện sự kết hợp khác nhau của những sự hợp nhất trung tâm này và do đó được cách ly sinh sản với nhau. Sự cách ly sinh sản phát triển cùng với sự phân kỳ di truyền ngày càng tăng Khi các cặp loài phân kỳ về mặt di truyền, chúng ngày càng trở nên cô lập về mặt sinh sản (Hình 23.5). Cả tốc độ phát triển của sự phân lập sinh sản lẫn cơ chế tạo ra nó đều khác nhau tùy theo nhóm,

như chúng ta sẽ thấy trong hai phần tiếp theo của chương này. Sự không tương thích sinh sản đã được chứng minh là phát triển dần dần ở nhiều nhóm thực vật, động vật và nấm, phản ánh tốc độ tích lũy các gen không tương thích chậm trong mỗi dòng dõi. Trong một số trường hợp, quá trình cách ly sinh sản hoàn toàn có thể mất hàng triệu năm. Trong các trường hợp khác (như trường hợp hợp nhất nhiễm sắc thể của Rhogeessa được mô tả ở trên), sự phân lập sinh sản có thể phát triển chỉ sau một vài thế hệ. Sự phân lập sinh sản một phần đã tiến hóa ở các chủng Phlox Drummondii được con người phân lập nhân tạo. Năm 1835, Thomas Drummond, người được đặt tên cho loài thực vật trong vườn này, đã thu thập hạt giống ở Texas và phân phát chúng cho các vườn ươm. Một alen mới xuất hiện ở locus 1 trong một dòng dõi. 0 Allele A trở thành T cố định tại locus 1 . — 23.3 Mô hình Dobzhansky-Muller Trong phiên bản hai tiêu điểm đơn giản này của mô hình, hai dòng dõi từ cùng một quần thể tổ tiên trở nên tách biệt về mặt vật lý với nhau và tiến hóa độc lập. Một alen mới sẽ trở nên cố định trong mỗi quần thể con cháu, nhưng ở một locus khác. Cả hai alen mới đều không tương thích với các alen tổ tiên, nhưng hai alen mới ở hai gen khác nhau thì không tương thích với nhau. Do đó, hai dòng dõi con cháu không tương thích về mặt sinh sản. Kiểu gen của quần thể tổ tiên Locus 1 Locus 2 aa bb jfr Quần thể tổ tiên tách thành hai dòng độc lập. Aa "J bb aa Bb AA bb | 0 Allele A không tương thích với allele B nên con lai không thể sống được. aa BB EiSE St Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.1 Cuộc sống mô phỏng đặc tả 0e.com/at23. 1 & Một alen khác phát sinh ở locus 2 trong dòng dõi khác. Allele B được cố định ở locus 2.Hầu hết các loài Rhogeessa có quan hệ gần gũi đều thể hiện sự kết hợp khác nhau của những sự hợp nhất trung tâm này và do đó được cách ly sinh sản với nhau. Sự cách ly sinh sản phát triển cùng với sự phân kỳ di truyền ngày càng tăng Khi các cặp loài phân kỳ về mặt di truyền, chúng ngày càng trở nên cô lập về mặt sinh sản (Hình 23.5). Cả tốc độ phát triển của sự phân lập sinh sản lẫn cơ chế tạo ra nó đều khác nhau tùy theo nhóm, như chúng ta sẽ thấy trong hai phần tiếp theo của chương này. Sự không tương thích sinh sản đã được chứng minh là phát triển dần dần ở nhiều nhóm thực vật, động vật và nấm, phản ánh tốc độ tích lũy các gen không tương thích chậm trong mỗi dòng dõi. Trong một số trường hợp, quá trình cách ly sinh sản hoàn toàn có thể mất hàng triệu năm. Trong các trường hợp khác (như trường hợp hợp nhất nhiễm sắc thể của Rhogeessa được mô tả ở trên), sự phân lập sinh sản có thể phát triển chỉ sau một vài thế hệ. Sự phân lập sinh sản một phần đã tiến hóa ở các chủng Phlox Drummondii được con người phân lập nhân tạo. Năm 1835, Thomas Drummond, người được đặt tên cho loài thực vật trong vườn này, đã thu thập hạt giống ở Texas và phân phát chúng cho các vườn ươm. Một alen mới xuất hiện ở locus 1 trong một dòng dõi. 0 Allele A trở thành T cố định tại locus 1 . — 23.3 Mô hình Dobzhansky-Muller Trong phiên bản hai tiêu điểm đơn giản này của mô hình, hai dòng dõi từ cùng một quần thể tổ tiên trở nên tách biệt về mặt vật lý với nhau và tiến hóa độc lập. Một alen mới sẽ trở nên cố định trong mỗi quần thể con cháu, nhưng ở một locus khác. Cả hai alen mới đều không tương thích với các alen tổ tiên, nhưng hai alen mới ở hai gen khác nhau thì không tương thích với nhau. Do đó, hai dòng dõi con cháu không tương thích về mặt sinh sản. Kiểu gen của quần thể tổ tiên Locus 1 Locus 2 aa bb jfr Quần thể tổ tiên tách thành hai dòng độc lập. Aa "J bb aa Bb AA bb | 0 Allele A không tương thích với allele B nên con lai không thể sống được. aa BB EiSE St Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.1 Cuộc sống mô phỏng đặc tả 0e.com/at23. 1 & Một alen khác phát sinh ở locus 2 trong dòng dõi khác. Allele B được cố định ở locus 2.cách ly sinh sản có thể phát triển chỉ sau một vài thế hệ. Sự phân lập sinh sản một phần đã tiến hóa ở các chủng Phlox Drummondii được con người phân lập nhân tạo. Năm 1835, Thomas Drummond, người được đặt tên cho loài thực vật trong vườn này, đã thu thập hạt giống ở Texas và phân phát chúng cho các vườn ươm. Một alen mới xuất hiện ở locus 1 trong một dòng dõi. 0 Allele A trở thành T cố định tại locus 1 . — 23.3 Mô hình Dobzhansky-Muller Trong phiên bản hai tiêu điểm đơn giản này của mô hình, hai dòng dõi từ cùng một quần thể tổ tiên trở nên tách biệt về mặt vật lý với nhau và tiến hóa độc lập. Một alen mới sẽ trở nên cố định trong mỗi quần thể con cháu, nhưng ở một locus khác. Cả hai alen mới đều không tương thích với các alen tổ tiên, nhưng hai alen mới ở hai gen khác nhau thì không tương thích với nhau. Do đó, hai dòng dõi con cháu không tương thích về mặt sinh sản. Kiểu gen của quần thể tổ tiên Locus 1 Locus 2 aa bb jfr Quần thể tổ tiên tách thành hai dòng độc lập. Aa "J bb aa Bb AA bb | 0 Allele A không tương thích với allele B nên con lai không thể sống được. aa BB EiSE St Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.1 Cuộc sống mô phỏng đặc tả 0e.com/at23. 1 & Một alen khác phát sinh ở locus 2 trong dòng dõi khác. Allele B được cố định ở locus 2.cách ly sinh sản có thể phát triển chỉ sau một vài thế hệ. Sự phân lập sinh sản một phần đã tiến hóa ở các chủng Phlox Drummondii được con người phân lập nhân tạo. Năm 1835, Thomas

Drummond, người được đặt tên cho loài thực vật trong vườn này, đã thu thập hạt giống ở Texas và phân phát chúng cho các vườn ươm. Một alen mới xuất hiện ở locus 1 trong một dòng dõi. 0 Allele A trở thành T cố định tại locus 1 . — 23.3 Mô hình Dobzhansky-Muller Trong phiên bản hai tiêu điểm đơn giản này của mô hình, hai dòng dõi từ cùng một quần thể tổ tiên trở nên tách biệt về mặt vật lý với nhau và tiến hóa độc lập. Một alen mới sẽ trở nên cố định trong mỗi quần thể con cháu, nhưng ở một locus khác. Cả hai alen mới đều không tương thích với các alen tổ tiên, nhưng hai alen mới ở hai gen khác nhau thì không tương thích với nhau. Do đó, hai dòng dõi con cháu không tương thích về mặt sinh sản. Kiểu gen của quần thể tổ tiên Locus 1 Locus 2 aa bb jfr Quần thể tổ tiên tách thành hai dòng độc lập. Aa "J bb aa Bb AA bb | 0 Allele A không tương thích với allele B nên con lai không thể sống được. aa BB EiSE St Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.1 Cuộc sống mô phỏng đặc tả 0e.com/at23. 1 & Một alen khác phát sinh ở locus 2 trong dòng dõi khác. Allele B được cố định ở locus 2.

23.2 Cơ sở di truyền của sự hình thành loài là gì? 471 Sự hợp nhất trung tâm giữa nhiễm sắc thể 1 và 2 tạo ra một nhiễm sắc thể hai nhánh mới nhưng không làm gián đoạn quá trình ghép cặp nhiễm sắc thể trong quá trình phân bào. Rhogeessa tumida Dòng ban đầu có 3 nhiễm sắc thể một nhánh. ii III (Ml Quần thể tổ tiên phân tách thành hai dòng độc lập. 23.4 Sự hình thành bằng sự kết hợp trung tâm Trong phiên bản nhiễm sắc thể này của mô hình Dobzhansky-Muller, hai sự kết hợp trung tâm độc lập của các nhiễm sắc thể một nhánh xảy ra ở hai dòng chị em. Bản thân nó không dẫn đến sự kết hợp trung tâm. trong những khó khăn trong quá trình giảm phân, cho dù sự hợp nhất được tìm thấy chỉ ở một hay cả hai cặp nhiễm sắc thể. Tuy nhiên, sau khi cố định các thể hợp nhất khác nhau trong mỗi dòng, các giống lai F1 giữa hai dòng là vô trùng, bởi vì ba nhiễm sắc thể khác nhau liên quan đến trung tâm này. Sự hợp nhất không thể bắt cặp bình thường ở bệnh teo cơ ở các giống lai. Hầu hết các loài trong chi dơi Rhogeessa khác nhau ở điểm hợp nhất trung tâm như vậy. Sự hợp nhất trung tâm khác nhau giữa nhiễm sắc thể 2 và 3 cũng không làm gián đoạn quá trình ghép cặp nhiễm sắc thể. Châu Âu. Các vườn ươm ở Châu Âu đã thiết lập thêm hơn 200 chủng P.drummondii thuần chủng khác nhau về kích thước hoa, màu sắc hoa, hình thức sinh trưởng của cây, các nhà nhân giống không chọn lọc trực tiếp sự không tương thích sinh sản giữa Tăng sự khác biệt di truyền. các loài càng khác nhau về mặt di truyền thì sự cách ly sinh sản của chúng với nhau càng lớn. Mỗi dấu chấm đại diện cho sự so sánh của một cặp loài. Mối quan hệ tích cực như vậy giữa khoảng cách di truyền và cách ly sinh sản đã được quan sát thấy ở nhiều nhóm thực vật, động vật và nấm. nhưng trong các thí nghiệm tiếp theo trong đó các chủng được lai, các nhà sinh học phát hiện ra rằng khả năng tương thích sinh sản giữa các chủng (được đo bằng sản xuất hạt giống) đã giảm từ 14 đến 50%, tùy thuộc vào phép lai - mặc dù các chủng đã được phân lập từ nhau trong chưa đầy hai thế kỷ. TÓM TẮT Khi hai phần của quần thể trở nên cô lập với nhau bởi một số rào cản đối với dòng gen, chúng bắt đầu phân kỳ về mặt di truyền. Mô hình Dobzhansky-Muller mô tả cách các alen hoặc sự sắp xếp nhiễm sắc thể mới phát sinh trong hai dòng dõi có thể dẫn đến sự không tương thích về mặt di truyền và do đó sự phân lập sinh sản của hai dòng. • Làm thế nào sự hợp nhất trung tâm có thể xảy ra trong một dòng Rhogeessa mà không gây ra bất kỳ khó khăn sinh sản nào, khi sự hợp nhất trung tâm khác nhau ở hai dòng Rhogeessa khác nhau dẫn đến sự gián đoạn của bệnh teo cơ ở các cá thể lai? Xem trang. 470 và Hình 23.4 â€¢ Bạn có thể trích dẫn bằng chứng thực nghiệm nào để ủng hộ ý kiến cho rằng sự khác biệt di truyền giữa các quần thể dẫn đến mất khả năng tương thích sinh sản? Xem trang 470-471 và Hình 23.5 Bây giờ chúng ta đã thấy sự phân chia quần thể tổ tiên dẫn đến sự khác biệt về di truyền và sự không tương thích sinh sản ở hai dòng dõi con cháu như thế nào. Làm thế nào mà các quần thể trở nên tách biệt ngay từ đầu?

1 and 2 creates a new, two-armed chromosome but does not disrupt chromosome pairing during meiosis.



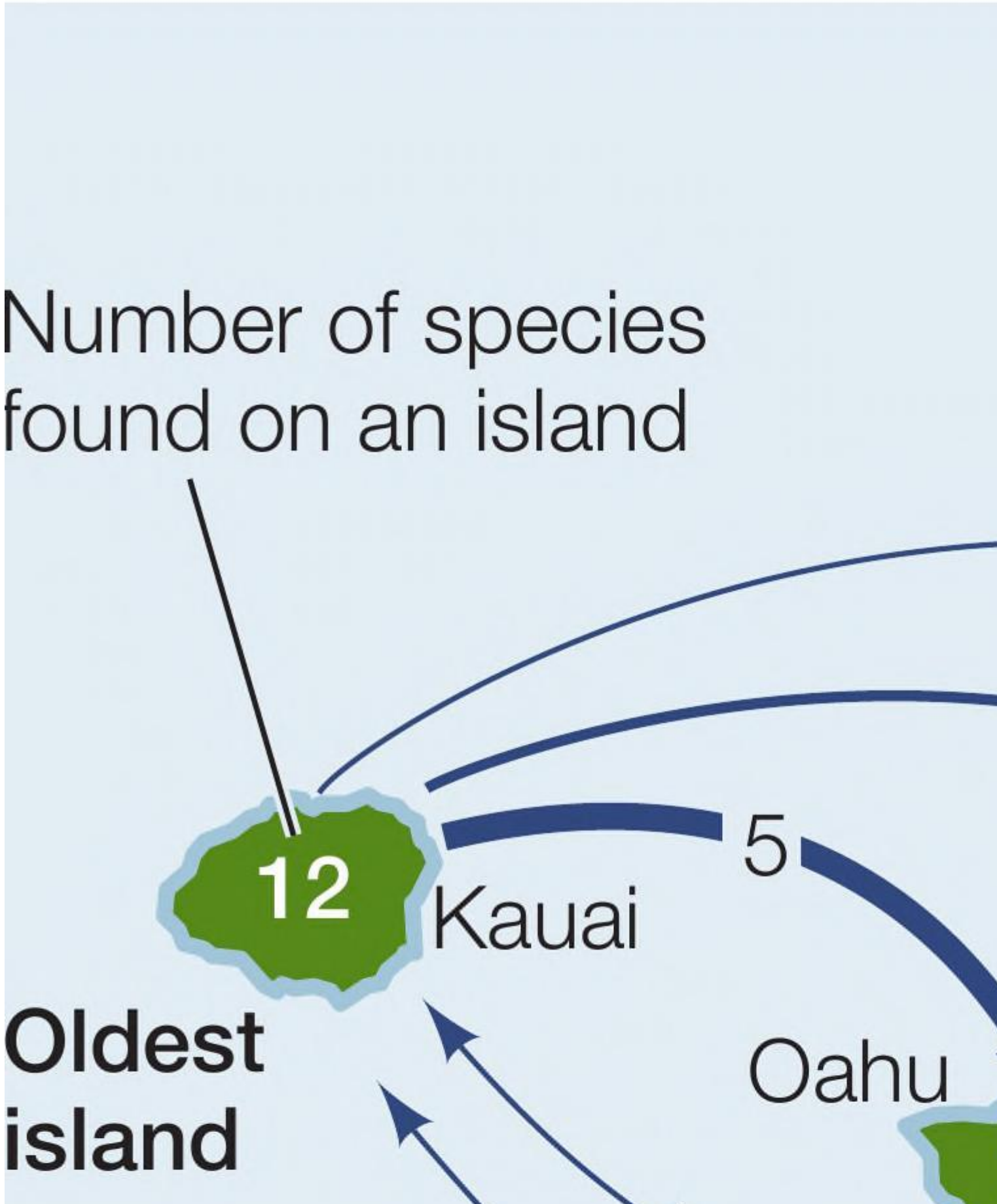
on
ions
ıer
the

472 CHƯƠNG 23 Sự hình thành loài Những rào cản nào đối với dòng gen dẫn đến sự hình thành loài? Nhiều nhà sinh vật học nghiên cứu về sự hình thành loài đã tập trung vào các quá trình địa lý có thể dẫn đến sự phân chia loài tổ tiên. Việc phân chia phạm vi địa lý của một loài là một cách hiển nhiên để đạt được sự phân chia đó, nhưng đó không phải là cách duy nhất. Các rào cản vật lý làm phát sinh sự hình thành loài khác nơi cư trú. Sự hình thành loài xảy ra khi một quần thể bị phân chia bởi một rào cản vật lý được gọi là sự hình thành loài khác nơi cư trú (tiếng Hy Lạp bí danh, "khác"; patria, "quê hương"). Sự hình thành loài dị nơi được cho là phương thức hình thành loài chiếm ưu thế ở hầu hết các nhóm sinh vật. Rào cản vật lý phân chia phạm vi của một loài có thể là vùng nước hoặc dãy núi đối với sinh vật trên cạn hoặc đất khô đối với sinh vật dưới nước - nói cách khác, bất kỳ loại môi trường sống nào không phù hợp với loài đó. Những rào cản như vậy có thể hình thành khi các lục địa trôi dạt, mực nước biển dâng lên và hạ xuống, các sông băng tiến lên và rút lui hoặc khí hậu thay đổi. Các quần thể bị ngăn cách bởi những rào cản như vậy ban đầu thường có quy mô lớn nhưng không phải lúc nào cũng vậy. Các dòng dõi xuất phát từ các quần thể ban đầu này phát triển sự khác biệt vì nhiều lý do, bao gồm đột biến, trôi dạt di truyền và thích nghi với các môi trường khác nhau ở hai khu vực. Kết quả là, nhiều cặp loài chị em có quan hệ gần gũi - những loài có họ hàng gần nhất với nhau - có thể tồn tại ở hai bên hàng rào địa lý. Một ví dụ về rào cản địa lý vật lý đã tạo ra nhiều cặp loài chị em là băng hà Pleistocene đã cô lập các dòng nước ngọt ở vùng cao nguyên phía đông của Dãy núi Appalachian với các dòng suối ở Dãy núi Ozark và Ouachita (Hình 23.6). Sự kiện phân tách này dẫn đến nhiều sự kiện hình thành loài song song giữa các dòng sinh vật sống ở suối bị cô lập. Sự hình thành loài khác nơi cư trú cũng có thể xảy ra khi một số thành viên của quần thể vượt qua rào cản hiện có và thiết lập một quần thể mới, biệt lập. Nhiều loài trong số hơn 800 loài Drosophila được tìm thấy ở Quần đảo Hawaii bị giới hạn ở một hòn đảo duy nhất. Chúng ta biết rằng những loài này là hậu duệ của các quần thể mới được thành lập bởi các cá thể phân tán giữa các hòn đảo khi chúng ta phát hiện ra rằng họ hàng gần nhất của một loài trên một hòn đảo là một loài trên một hòn đảo lân cận chứ không phải là một loài trên cùng một hòn đảo. Các nhà sinh vật học đã nghiên cứu nhiễm sắc thể của những con ruồi giấm này ước tính rằng sự hình thành loài trong nhóm Drosophila này là kết quả của ít nhất 45 sự kiện sáng lập như vậy (Hình 23.7). 23.6 Sự hình thành loài khác nơi cư trú Sự hình thành loài khác nơi cư trú có thể xảy ra khi một quần thể tổ tiên bị chia thành hai quần thể riêng biệt bởi một rào cản vật lý và những quần thể đó sau đó sẽ phân kỳ. (A) Nhiều loài cá suối nước ngọt phân bố khắp vùng cao nguyên trung tâm Bắc Mỹ trong kỷ Pliocene (khoảng 3-5 triệu năm trước). (B) Trong thế Pleistocene,các sông băng làm phát triển và cô lập các quần thể cá ở Dãy núi Ozark và Ouachita ở phía tây từ các quần thể cá ở vùng cao nguyên của Dãy núi Appalachian ở phía đông. Nhiều loài đã tách ra do sự tách biệt này, bao gồm cả tổ tiên của bốn cặp loài chị em được trình bày ở đây. (A) Pliocene (B) Pleistocen Ozarks Ouachitas Sông băng chia cắt vùng Tây Nguyên i và chia cắt nhiều quần thể. A1 Missouri có yên ngựa Etheostoma tetrazonum A2 Đa dạng hơn E. variatum B1 Thuốc đánh bóng chảy máu Luxilus zonatus B2 Thuốc đánh bóng Warpaint L. coccogenis C1 Ozark minnow Notropis nubilus C2 Tennessee Shiner N. leuciodus D1 Ozark madtom Noturus abater D2 Elegant madtom N. Elegans Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.2 Cơ chế phân loại Lifel 0e.com/at23. 2

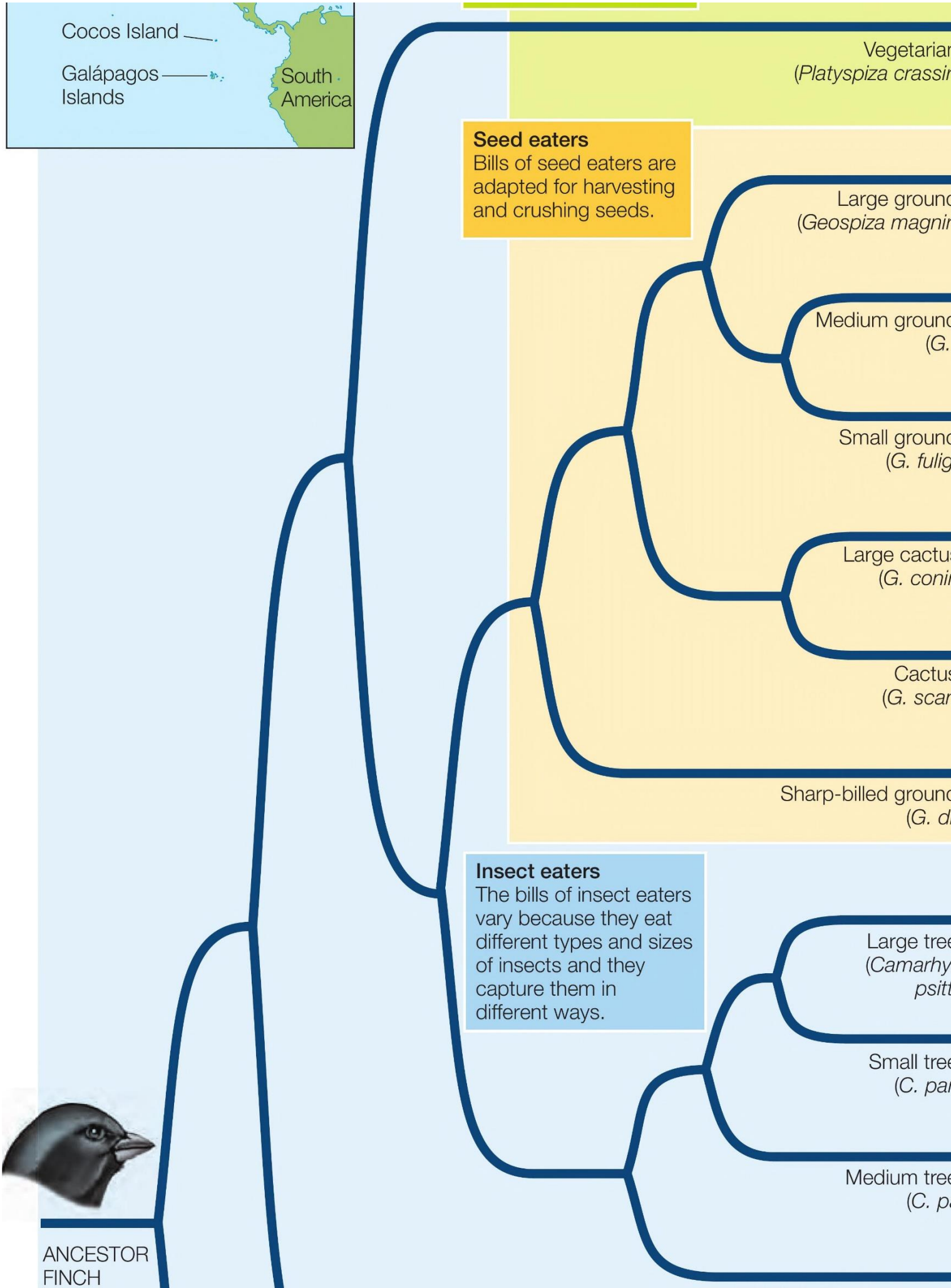
23.3 Số lượng loài được tìm thấy trên một hòn đảo Số lượng các sự kiện sáng lập được đề xuất 23.7 Các sự kiện sáng lập dẫn đến sự hình thành loài khác nơi ở Số lượng lớn các loài Drosophila có cánh hình ảnh ở Quần đảo Hawaii là kết quả của các sự kiện sáng lập: sự hình thành các quần thể mới bởi các cá thể phân tán giữa các quần thể hòn đảo. Các hòn đảo được hình thành theo trình tự khi lớp vỏ Trái đất di chuyển qua một "điểm nóng" núi lửa; khác nhau về độ tuổi. m Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 23.3 Sự kiện của người sáng lập và Cuộc sống đặc tả dị ứng 0e.com/at23. 3 13 loài chim sẻ được tìm thấy ở các đảo thuộc quần đảo Galapagos, cách bờ biển Ecuador khoảng 1.000 km, là một trong những ví dụ nổi tiếng nhất về sự hình thành loài khác nơi cư trú. Chim sẻ của Darwin (như chúng thường được gọi vì Darwin là nhà khoa học đầu tiên nghiên cứu về chúng) xuất hiện ở Galapagos từ một loài chim sẻ Nam Mỹ duy nhất đã xâm chiếm quần đảo. Ngày nay, các loài Galapagos khác biệt đáng kể không chỉ với họ hàng gần nhất trên đất liền của chúng mà còn khác biệt với nhau (Hình 23.8). Các hòn đảo cách nhau đủ xa nên chim hiếm khi di chuyển giữa chúng. Ngoài ra, điều kiện môi trường rất khác nhau giữa các đảo. Một số hòn đảo tương đối bằng phẳng và khô cằn; những nơi khác có sườn núi có rừng. Trải qua hàng triệu năm, dòng dõi chim sẻ trên các hòn đảo khác nhau đã khác biệt

đến mức khi những người nhập cư thỉnh thoảng đến từ các hòn đảo khác, chúng hoặc không sinh sản với cư dân hoặc nếu có làm vậy thì con cháu sau này sẽ không sống sót tốt như những cư dân khác. con cháu của những cư dân đã thành lập. Do đó, sự khác biệt di truyền của mỗi loài chim sẻ với các loài khác và sự gắn kết di truyền của từng loài được duy trì. Sự hình thành loài đối xứng xảy ra mà không có rào cản vật lý. Mặc dù sự cách ly về mặt địa lý thường là cần thiết cho sự hình thành loài, sự hình thành loài cũng có thể xảy ra khi không có rào cản vật lý. Sự hình thành loài không có sự cách ly về mặt vật lý được gọi là sự hình thành loài cùng vị trí (sym trong tiếng Hy Lạp, "cùng với"). Nhưng làm thế nào sự hình thành loài như vậy có thể xảy ra? Vì sự hình thành loài thường diễn ra dần dần. Những rào cản nào đối với dòng gen dẫn đến sự hình thành loài? 473, làm thế nào sự cách ly sinh sản có thể phát triển khi các cá thể có cơ hội giao phối thường xuyên với nhau? SỰ CHỌN LỌN GÂY NGUY HIỂM Sự hình thành loài đối xứng có thể xảy ra với một số hình thức chọn lọc đột phá (xem Phần 21.3) nếu các cá thể có kiểu gen khác nhau ưa thích các môi trường sống vi mô riêng biệt nơi diễn ra giao phối. Ví dụ, sự hình thành loài cùng khu vực thông qua chọn lọc đột phá dường như đang diễn ra ở ruồi giấm táo (Rhagoletis pomonella) ở miền đông Bắc Mỹ. Cho đến giữa những năm 1800, ruồi Rhagoletis tán tỉnh, giao phối và chỉ đẻ trứng trên quả táo gai. Khoảng 150 năm trước, những người nhập cư châu Âu đã đưa cây táo vào khu vực này và một số loài ruồi bắt đầu đẻ trứng trên táo. Cây táo có họ hàng gần với táo gai nhưng mùi của quả lại khác.và quả táo xuất hiện sớm hơn quả táo gai. Một số loài Rhagoletis cái xuất hiện sớm đã đẻ trứng trên những quả táo, và theo thời gian, sở thích di truyền về mùi táo đã phát triển ở những loài côn trùng xuất hiện sớm. Khi con của những con ruồi này tìm kiếm cây táo để giao phối và đẻ trứng, chúng giao phối với những con ruồi khác được nuôi trên những quả táo có cùng sở thích di truyền. Ngày nay, hai nhóm Rhagoletis pomonella ở miền đông Bắc Mỹ dường như đang trên đường trở thành loài riêng biệt. Một nhóm giao phối và đẻ trứng chủ yếu trên quả táo gai, nhóm còn lại trên táo. Các loài non trẻ bị cô lập một phần về mặt sinh sản vì chúng giao phối chủ yếu với các cá thể được nuôi trên cùng một loại quả và ra hoa cùng năm. Ngoài ra, ấu trùng của ruồi ăn táo hiện phát triển nhanh hơn trên táo so với ban đầu. Sự hình thành loài cộng sinh phát sinh từ tính đặc hiệu của cây chủ như vậy có thể phổ biến ở các loài côn trùng, nhiều loài trong số đó chỉ ăn một loài thực vật. POLYPLOIDY Phương tiện phổ biến nhất của sự hình thành loài đối xứng là đa bội, là kết quả của sự nhân đôi của các bộ nhiễm sắc thể trong các cá thể. Thể đa bội có thể phát sinh từ sự nhân đôi nhiễm sắc thể ở một loài duy nhất (autopolyploidy) hoặc từ sự kết hợp nhiễm sắc thể của hai loài khác nhau (allopolyploidy). Một cá thể tự đa bội hình thành khi (ví dụ) hai giao tử lưỡng bội vô tình không được giảm thiểu (mỗi giao tử có hai bộ nhiễm sắc thể) kết hợp với nhau để tạo thành một cá thể tứ bội (có bốn bộ nhiễm sắc thể). Các cá thể tứ bội và lưỡng bội của cùng một loài bị cô lập về mặt sinh sản vì con lai của chúng là tam bội và do đó thường vô sinh; những con non đó hiếm khi tạo ra các giao tử khả thi vì nhiễm sắc thể của chúng không phân ly đồng đều trong quá trình phân bào (Hình 23.9). Vì vậy, một cá thể tứ bội thường không thể sinh ra những đứa con khả thi bằng cách giao phối với một cá thể lưỡng bội - nhưng nó có thể làm như vậy nếu nó tự thụ tinh hoặc giao phối với một cá thể tứ bội khác. Do đó, thể đa bội có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản hoàn toàn ở hai thế hệ - một ngoại lệ quan trọng đối với nguyên tắc chung rằng sự hình thành loài là một quá trình diễn ra từ từ. Các thể dị đa bội có thể được tạo ra khi các cá thể của hai loài khác nhau (nhưng có quan hệ họ hàng gần gũi) giao phối với nhau. Sự lai tạo như vậy thường phá vỡ quá trình phân bào bình thường, có thể dẫn đến sự nhân đôi nhiễm sắc thể. Các thể dị đa bội thường có khả năng sinh sản vìMột nhóm giao phối và đẻ trứng chủ yếu trên quả táo gai, nhóm còn lại trên táo. Các loài non trẻ bị cô lập một phần về mặt sinh sản vì chúng giao phối chủ yếu với các cá thể được nuôi trên cùng một loại quả và ra hoa cùng năm. Ngoài ra, ấu trùng của ruồi ăn táo hiện phát triển nhanh hơn trên táo so với ban đầu. Sự hình thành loài cộng sinh phát sinh từ tính đặc hiệu của cây chủ như vậy có thể phổ biến ở các loài côn trùng, nhiều loài trong số đó chỉ ăn một loài thực vật. POLYPLOIDY Phương tiện phổ biến nhất của sự hình thành loài đối xứng là đa bội, là kết quả của sự nhân đôi của các bộ nhiễm sắc thể trong các cá thể. Thể đa bội có thể phát sinh từ sự nhân đôi nhiễm sắc thể ở một loài duy nhất (autopolyploidy) hoặc từ sự kết hợp nhiễm sắc thể của hai loài khác nhau (allopolyploidy). Một cá thể tự đa bội hình thành khi (ví dụ) hai giao tử lưỡng bội vô tình không được giảm thiểu (mỗi giao tử có hai bộ nhiễm sắc thể) kết hợp với nhau để tạo thành một cá thể tứ bội (có bốn bộ nhiễm sắc thể). Các cá thể tứ bội và lưỡng bội của cùng một loài bị cô lập về mặt sinh sản vì con lai của chúng là tam bội và do đó thường vô sinh; những con non đó hiếm khi tạo ra các giao tử khả thi vì nhiễm sắc thể của chúng không phân ly đồng đều trong quá trình phân bào (Hình 23.9). Vì vậy, một cá

thể tứ bội thường không thể sinh ra những đứa con khả thi bằng cách giao phối với một cá thể lưỡng bội - nhưng nó có thể làm như vậy nếu nó tự thụ tinh hoặc giao phối với một cá thể tứ bội khác. Do đó, thể đa bội có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản hoàn toàn ở hai thế hệ - một ngoại lệ quan trọng đối với nguyên tắc chung rằng sự hình thành loài là một quá trình diễn ra từ từ. Các thể dị đa bội có thể được tạo ra khi các cá thể của hai loài khác nhau (nhưng có quan hệ họ hàng gần gũi) giao phối với nhau. Sự lai tạo như vậy thường phá vỡ quá trình phân bào bình thường, có thể dẫn đến sự nhân đôi nhiễm sắc thể. Các thể dị đa bội thường có khả năng sinh sản vìMột nhóm giao phối và đẻ trứng chủ yếu trên quả táo gai, nhóm còn lại trên táo. Các loài non trẻ bị cô lập một phần về mặt sinh sản vì chúng giao phối chủ yếu với các cá thể được nuôi trên cùng một loại quả và ra hoa cùng năm. Ngoài ra, ấu trùng của ruồi ăn táo hiện phát triển nhanh hơn trên táo so với ban đầu. Sự hình thành loài cộng sinh phát sinh từ tính đặc hiệu của cây chủ như vậy có thể phổ biến ở các loài côn trùng, nhiều loài trong số đó chỉ ăn một loài thực vật. POLYPLOIDY Phương tiện phổ biến nhất của sự hình thành loài đối xứng là đa bội, là kết quả của sự nhân đôi của các bộ nhiễm sắc thể trong các cá thể. Thể đa bội có thể phát sinh từ sự nhân đôi nhiễm sắc thể ở một loài duy nhất (autopolyploidy) hoặc từ sự kết hợp nhiễm sắc thể của hai loài khác nhau (allopolyploidy). Một cá thể tự đa bội hình thành khi (ví dụ) hai giao tử lưỡng bội vô tình không được giảm thiểu (mỗi giao tử có hai bộ nhiễm sắc thể) kết hợp với nhau để tạo thành một cá thể tứ bội (có bốn bộ nhiễm sắc thể). Các cá thể tứ bội và lưỡng bội của cùng một loài bị cô lập về mặt sinh sản vì con lai của chúng là tam bội và do đó thường vô sinh; những con non đó hiếm khi tạo ra các giao tử khả thi vì nhiễm sắc thể của chúng không phân ly đồng đều trong quá trình phân bào (Hình 23.9). Vì vậy, một cá thể tứ bội thường không thể sinh ra những đứa con khả thi bằng cách giao phối với một cá thể lưỡng bội - nhưng nó có thể làm như vậy nếu nó tự thụ tinh hoặc giao phối với một cá thể tứ bội khác. Do đó, thể đa bội có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản hoàn toàn ở hai thế hệ - một ngoại lệ quan trọng đối với nguyên tắc chung rằng sự hình thành loài là một quá trình diễn ra từ từ. Các thể dị đa bội có thể được tạo ra khi các cá thể của hai loài khác nhau (nhưng có quan hệ họ hàng gần gũi) giao phối với nhau. Sự lai tạo như vậy thường phá vỡ quá trình phân bào bình thường, có thể dẫn đến sự nhân đôi nhiễm sắc thể. Các thể dị đa bội thường có khả năng sinh sản vìCác cá thể tứ bội và lưỡng bội của cùng một loài bị cô lập về mặt sinh sản vì con lai của chúng là tam bội và do đó thường vô sinh; những con non đó hiếm khi tạo ra các giao tử khả thi vì nhiễm sắc thể của chúng không phân ly đồng đều trong quá trình phân bào (Hình 23.9). Vì vậy, một cá thể tứ bội thường không thể sinh ra những đứa con khả thi bằng cách giao phối với một cá thể lưỡng bội - nhưng nó có thể làm như vậy nếu nó tự thụ tinh hoặc giao phối với một cá thể tứ bội khác. Do đó, thể đa bội có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản hoàn toàn ở hai thế hệ - một ngoại lệ quan trọng đối với nguyên tắc chung rằng sự hình thành loài là một quá trình diễn ra từ từ. Các thể dị đa bội có thể được tạo ra khi các cá thể của hai loài khác nhau (nhưng có quan hệ họ hàng gần gũi) giao phối với nhau. Sự lai tạo như vậy thường phá vỡ quá trình phân bào bình thường, có thể dẫn đến sự nhân đôi nhiễm sắc thể. Các thể dị đa bội thường có khả năng sinh sản vìCác cá thể tứ bội và lưỡng bội của cùng một loài bị cô lập về mặt sinh sản vì con lai của chúng là tam bội và do đó thường vô sinh; những con non đó hiếm khi tạo ra các giao tử khả thi vì nhiễm sắc thể của chúng không phân ly đồng đều trong quá trình phân bào (Hình 23.9). Vì vậy, một cá thể tứ bội thường không thể sinh ra những đứa con khả thi bằng cách giao phối với một cá thể lưỡng bội - nhưng nó có thể làm như vậy nếu nó tự thụ tinh hoặc giao phối với một cá thể tứ bội khác. Do đó, thể đa bội có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản hoàn toàn ở hai thế hệ - một ngoại lệ quan trọng đối với nguyên tắc chung rằng sự hình thành loài là một quá trình diễn ra từ từ. Các thể dị đa bội có thể được tạo ra khi các cá thể của hai loài khác nhau (nhưng có quan hệ họ hàng gần gũi) giao phối với nhau. Sự lai tạo như vậy thường phá vỡ quá trình phân bào bình thường, có thể dẫn đến sự nhân đôi nhiễm sắc thể. Các thể dị đa bội thường có khả năng sinh sản vì


Number of species found on an island
12
Kauai
5
Oahu
Oldest island

474 CHƯƠNG 23 Đặc điểm Bắc Mỹ Thái Bình Dương Đảo Cocos _ Galapagos Quần đảo Nam Châu Mỹ i Kẻ ăn nụ Cái mỏ nặng nề của kẻ ăn nụ thích nghi với việc nắm và giật nụ từ cành. 23.8 Sự hình thành loài khác nơi ở các loài chim sẻ của Darwin Hậu duệ của loài chim sẻ tổ tiên đã định cư trên quần đảo Galapagos vài triệu năm trước đã tiến hóa thành ít nhất 13 loài khác nhau có mỏ thích nghi đa dạng để ăn chồi, hạt và côn trùng. Chim chích chòe (Certhidea olivacea) Chim chích chòe sử dụng chuyển động nhanh để bắt côn trùng trên bề mặt thực vật.


Cocos Island
Galápagos Islands
South America
Vegetarian
(Platyspiza crassir
Seed eaters
Bills of seed eaters are adapted for harvesting and crushing seeds.
Large ground
(Geospiza magnir
Medium ground
(G.
Small ground
(G. fulig
Large cactus
(G. coni
Cactus
(G. scar
Sharp-billed ground
(G. d
Insect eaters
The bills of insect eaters vary because they eat different types and sizes of insects and they capture them in different ways.
Large tree
(Camarhy
psitt
Small tree
(C. par
Medium tree
(C. p
ANCESTOR FINCH

23.4 Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? 475 Cha mẹ lưỡng bội có hai bản sao của mỗi nhiễm sắc thể. / \ Bố mẹ tứ bội có bốn bản sao của mỗi nhiễm sắc thể, v _ / Meiosis Meiosis Giao tử đơn bội (một bản sao của mỗi nhiễm sắc thể) Giao tử lưỡng bội (hai bản sao của mỗi nhiễm sắc thể) Hầu hết các giao tử được tạo ra bởi con lai tam bội đều không tồn tại được vì chúng có sự mất cân bằng bộ nhiễm sắc thể. C " 'n Con cái F1 là tam bội (ba bản sao của mỗi nhiễm sắc thể), v _ _ _ y 23.9 Tứ bội được cách ly về mặt sinh sản với tổ tiên lưỡng bội của chúng Ngay cả khi con cái tam bội của bố mẹ lưỡng bội và tứ bội vẫn sống sót và đạt đến tuổi trưởng thành về mặt sinh dục, hầu hết các giao tử mà nó tạo ra đều có số lượng nhiễm sắc thể lệch bội (không cân bằng). Những cá thể tam bội như vậy có hiệu quả vô sinh. (Để đơn giản, sơ đồ chỉ hiển thị ba nhiễm sắc thể tương đồng. Hầu hết các loài có nhiều nhiễm sắc thể hơn, vì vậy giao tử sống sót là cực kỳ hiếm.) mỗi nhiễm sắc thể có một đối tác gần như giống hệt nhau để ghép đôi trong quá trình phân bào. Sự hình thành loài bằng thể đa bội đặc biệt quan trọng trong quá trình tiến hóa của thực vật, mặc dù nó cũng góp phần vào sự hình thành loài ở động vật (chẳng hạn như ếch cây trong Hình 23.2). Các loài mới phát sinh nhờ thể đa bội dễ dàng hơn ở thực vật so với ở động vật vì nhiều loài thực vật có thể sinh sản bằng cách tự thụ tinh. Ngoài ra, nếu tình trạng đa bội phát sinh ở một số con của một bố hoặc mẹ thì các anh chị em có thể thụ tinh cho nhau. Các nhà thực vật học ước tính rằng khoảng 70% các loài thực vật có hoa và 95% các loài dương xỉ là kết quả của quá trình đa bội hóa gần đây. Một số loài này phát sinh từ sự lai tạo giữa hai loài, sau đó là sự nhân đôi nhiễm sắc thể và tự thụ tinh. Các loài khác tách ra khỏi tổ tiên đa bội, do đó các loài mới có chung tổ tiên của chúng. bộ nhiễm sắc thể nhân đôi. RECAP Sự hình thành loài khác nơi cư trú là kết quả của sự phân chia quần thể bởi các rào cản địa lý; nó là phương thức hình thành loài chiếm ưu thế trong hầu hết các nhóm sinh vật. Sự hình thành loài cộng sinh có thể là kết quả của sự chọn lọc đột phá dẫn đến sự cô lập sinh thái, nhưng đa bội là nguyên nhân phổ biến nhất gây ra sự hình thành loài cộng sinh ở thực vật. â€¢ Giải thích tại sao rào cản hiệu quả đối với dòng gen đối với một loài có thể không cách ly được loài khác một cách hiệu quả. Xem trang. 472 â€¢ Một số trở ngại đối với sự hình thành loài cùng loài là gì? Xem trang. 473 â€¢ Sự khác biệt giữa allopolyploidy và autopolyploidy là gì? Xem trang 473-474 Hầu hết các quần thể bị ngăn cách bởi hàng rào vật lý chỉ trở nên cách ly sinh sản một cách chậm rãi và dần dần. Nếu hai loài mới bắt đầu tiếp xúc với nhau một lần nữa, điều gì ngăn cản chúng hợp nhất trở lại thành một loài duy nhất? Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? Như chúng ta đã thấy trong Phần 23.2, một khi rào cản đối với dòng gen được thiết lập, sự phân lập sinh sản sẽ bắt đầu phát triển thông qua sự phân kỳ di truyền. Trải qua nhiều thế hệ,sự khác biệt tích lũy trong các dòng dõi biệt lập, làm giảm khả năng các cá thể từ mỗi dòng dõi sẽ giao phối thành công với các cá thể trong dòng khác khi chúng tiếp xúc trở lại. Bằng cách này, sự phân lập sinh sản có thể tiến hóa như một sản phẩm phụ của những thay đổi di truyền ở hai dòng dõi phân kỳ. Tuy nhiên, sự phân lập sinh sản có thể không đầy đủ khi các loài mới bắt đầu tiếp xúc trở lại, trong trường hợp đó sự lai giống sẽ xảy ra. Nếu các cá thể lai kém phù hợp hơn các cá thể không lai, việc chọn lọc sẽ thiên về những bố mẹ không sinh ra con lai. Trong những điều kiện này, sự chọn lọc sẽ dẫn đến việc tăng cường hoặc củng cố các cơ chế ngăn chặn sự lai tạo. Các cơ chế ngăn cản sự lai xảy ra được gọi là cơ chế cách ly tiền hợp tử. Các cơ chế làm giảm khả năng thích ứng của con lai được gọi là cơ chế cách ly sau hợp tử. Các cơ chế cách ly sau hợp tử dẫn đến sự chọn lọc chống lại sự lai, từ đó dẫn đến việc củng cố các cơ chế cách ly trước hợp tử.

476 CHƯƠNG 23 Sự biệt hóa Cơ chế cách ly tiền hợp tử ngăn cản sự lai Cơ chế cách ly tiền hợp tử phát huy tác dụng trước khi thụ tinh, có thể ngăn cản sự lai theo nhiều cách. Cách ly cơ học Sự khác biệt về kích thước và hình dạng của cơ quan sinh sản có thể cản trở sự kết hợp của giao tử giữa các loài khác nhau. Với động vật, có thể có sự trùng khớp về hình dạng cơ quan sinh sản của con đực và con cái cùng loài, do đó việc sinh sản giữa các cá thể có cấu trúc sinh sản không khớp nhau là không thể thực hiện được về mặt vật lý. Ở thực vật, sự cách ly cơ học có thể liên quan đến loài thụ phấn. Ví dụ, một số loài phong lan tạo ra những bông hoa trông và có mùi giống như hoa cái của một số loài ong hoặc ong bắp cày cụ thể (Hình 23.1 0). Khi một con côn trùng đực đến thăm và cố gắng giao phối với một bông hoa (nghĩ rằng đó là con cái của loài mình), hành vi giao phối của nó dẫn đến việc truyền phấn hoa đến và đi từ cơ thể nó bằng các bao phấn và đầu nhụy có hình dạng thích hợp trên cây lan. Các loài côn trùng khác có thể ghé thăm bông hoa nhưng không cố gắng giao phối với nó nên không kích hoạt quá trình chuyển phấn hoa này. Cách ly tạm thời Nhiều sinh vật có mùa giao

phối rõ rệt. Nếu hai loài có quan hệ gần gũi sinh sản vào những thời điểm khác nhau trong năm (hoặc những thời điểm khác nhau trong ngày), chúng có thể không bao giờ có cơ hội lai tạo. Ví dụ, trong quần thể cộng sinh của ba loài ếch báo có quan hệ gần gũi, mỗi loài sinh sản vào một thời điểm khác nhau trong năm (Hình 23.1 1). Mặc dù có một số trùng lặp trong mùa sinh sản nhưng cơ hội lai tạo được giảm thiểu. 23.10 Cách ly cơ học thông qua bắt chước Nhiều loài lan duy trì cách ly sinh sản bằng những bông hoa trông và có mùi giống như con cái của một - và chỉ một - loài ong hoặc ong bắp cày. Một con côn trùng đực đúng loài phải đậu trên bông hoa và cố gắng giao phối với nó; chỉ những con đực của loài đặc biệt này mới có đủ sức khỏe để thu thập và vận chuyển phấn hoa của hoa lan. Những hạn chế của phương pháp chuyển phấn hoa này giúp phân lập cây trồng khỏi các loài lan có liên quan vốn thu hút các loài côn trùng thụ phấn khác nhau. Các loài được hiển thị ở đây là hai tác nhân trong một mối quan hệ khác loài như vậy; xem Hình 56.1 1 để biết ví dụ khác. CÁCH ĐỘC LẬP HÀNH VI Các cá thể có thể từ chối hoặc không công nhận các cá thể của loài khác là đối tác giao phối tiềm năng. Ví dụ, tiếng kêu giao phối của ếch đực thuộc các loài liên quan khác nhau nhanh chóng (Hình 23.12). Ếch cái đáp lại tiếng gọi giao phối từ con đực cùng loài nhưng phớt lờ tiếng gọi của các loài khác, ngay cả những loài có quan hệ họ hàng gần gũi. Sự phát triển trong sở thích của con cái đối với một số kiểu màu sắc nhất định của con đực ở các loài cichlid ở Hồ Malawi, được mô tả ở phần mở đầu của chương này, là một ví dụ khác về sự cô lập hành vi. Đôi khi sự lựa chọn bạn tình của một loài được thực hiện thông qua hành vi của các cá thể thuộc loài khác. Ví dụ,Việc hai loài thực vật có lai tạp hay không có thể phụ thuộc vào sở thích ăn uống của các loài thụ phấn cho chúng. Các đặc điểm hoa của thực vật, bao gồm cả màu sắc và hình dạng của chúng, có thể tăng cường khả năng phân lập sinh sản bằng cách tác động đến loài thụ phấn nào bị thu hút bởi hoa của chúng hoặc bằng cách ảnh hưởng đến nơi phấn hoa được gửi trên cơ thể của loài thụ phấn. Cây có hoa treo (thủng xuống; Hình 23.1 3A) sẽ được thụ phấn bởi động vật có đặc điểm vật lý khác với cây có hoa mọc thẳng (Hình 23.1 3B). Bởi vì mỗi loài thụ phấn thích (và thích nghi với) một loại hoa khác nhau nên các loài thụ phấn sẽ hiếm khi chuyển phấn hoa từ loài thực vật này sang loài thực vật khác. (A) Quần thể dị nơi sinh Tháng (B) Quần thể đối xứng Rana berlandeieri J FMAMJ JASOND Tháng 23.11 Cách ly tạm thời trong các mùa sinh sản (A) Mùa sinh sản cao điểm của ba loài ếch báo (Rana) trùng nhau khi các loài này bị tách biệt về mặt vật lý (alopatry). (B) Khi hai hoặc nhiều loài Rana sống cùng nhau (đồng cảm), sự chồng chéo giữa các mùa sinh sản cao điểm của chúng sẽ giảm đi hoặc loại bỏ đáng kể. Việc chọn lọc chống lại sự lai tạo trong các lĩnh vực đồng cảm giúp củng cố cơ chế cách ly tiền hợp tử này.

23.4 Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? 477 Dạ dày olivacea | (A) (B) 5000 4500 N X > O c CD 4000 3500 3000 2500 Đồng cảm với người khác . 1 > * V (> i 1 it; uaiib ui li it; hai loài khác biệt hơn ở các vùng phân bố â– 1 T so với các vùng phân bố khác. â– ! r (C) Aquilegia formosa (D) A. pubescens Gastrophryne carolinensis | 23.12 Sự cô lập hành vi trong tiếng kêu giao phối Con đực của hầu hết các loài ếch tạo ra tiếng kêu đặc trưng cho loài. Tiếng gọi của hai loài ếch có quan hệ gần gũi được trình bày ở đây khác nhau về tần số vượt trội của chúng (sóng âm thanh tần số cao dẫn đến âm thanh the thé; tần số thấp tạo ra âm thanh có âm vực thấp). Ếch cái bị thu hút bởi tiếng gọi của con đực cùng loài. Đi tới Media Clip 23.1 Cóc miệng hẹp kêu gọi bạn tình Lifel 0e.com/mc23. 1 / 23.13 Cơ chế cách ly sinh sản tháng 5 Được trung gian bởi sự tương tác giữa các loài (A) Hình thái và hành vi của loài chim ruồi này thích nghi với việc ăn mật hoa từ những bông hoa treo. (B) Vòi lấy mật hoa của loài bướm diều hâu này thích nghi với những bông hoa mọc thẳng đứng. (C) Aquilegia Hoa formosa thường có dạng treo và được thụ phấn nhờ chim ruồi. (D) Hoa của A. pubescens thường thẳng đứng và được thụ phấn nhờ bướm diều hâu. Ngoài ra, các cựa hoa dài của chúng dường như hạn chế khả năng tiếp cận của một số loài thụ phấn tiềm năng khác. Ruồi Rhagoletis được thảo luận ở Phần 23.3 đã trải qua sự cô lập môi trường sống như vậy, cũng như các loài cá cichlid lần đầu tiên thích nghi với môi trường sống nhiều đá hoặc cát khi vào Hồ Malawi, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Sự cô lập như vậy bởi hành vi thụ phấn được thấy ở vùng núi California ở hai loài columbines đối xứng (Aquilegia) có sự khác biệt về màu sắc, cấu trúc và hướng hoa. Aquilegia formosa (Hình 23.1 3C) có hoa treo với các cựa ngắn (cấu trúc giống như gai, chứa mật hoa) và được thụ phấn nhờ chim ruồi. A. pubescens (Hình 23.1 3D) có hoa mọc thẳng, màu nhạt hơn với các cựa dài và được thụ phấn nhờ bướm diều hâu. Sự khác biệt về các loài thụ phấn có nghĩa là hai loài này được cách ly sinh sản một cách hiệu quả mặc dù chúng cư trú trong cùng một phạm vi địa lý. Cách ly môi trường sống Khi hai loài có quan hệ

gần gũi phát triển sở thích sống hoặc giao phối ở các môi trường sống khác nhau, chúng có thể không bao giờ tiếp xúc với nhau trong thời gian giao phối tương ứng. Cách ly giao tử Tinh trùng của loài này có thể không bám vào trứng của loài khác vì trứng không giải phóng các hóa chất hấp dẫn thích hợp hoặc tinh trùng có thể không xâm nhập được vào trứng vì hai loại giao tử không tương thích về mặt hóa học. Vì vậy, mặc dù giao tử của hai loài có thể tiếp xúc với nhau nhưng giao tử không bao giờ hợp nhất thành hợp tử. Cách ly giao tử là cực kỳ quan trọng đối với nhiều loài thủy sinh sinh sản (giải phóng giao tử của chúng trực tiếp ra môi trường). Nó đã được nghiên cứu rộng rãi trên nhím biển.Một loại protein được gọi là bindin được tìm thấy trong tinh trùng nhím biển và có chức năng gắn ("liên kết") tinh trùng với trứng. Tất cả các loài nhím biển được nghiên cứu đều tạo ra protein nhận biết trứng này, nhưng trình tự gen bindin phân kỳ nhanh đến mức nó trở thành đặc trưng cho loài - nghĩa là tinh trùng chỉ có thể gắn vào trứng của cùng một loài, do đó không xảy ra hiện tượng lai giữa các loài.

478 CHƯƠNG 23 Đặc điểm NVESTIGATINGLIFE 23.14 Màu hoa củng cố hàng rào sinh sản ở Phlox Hầu hết các hoa Phlox Drummondii đều có màu hồng, nhưng ở những vùng chúng giao cảm với R cuspidata - vốn luôn có màu hồng - hầu hết các cá thể R Drummondii đều có màu đỏ. Hầu hết các loài thụ phấn ưu tiên ghé thăm những bông hoa có màu này hoặc màu khác. Trong thí nghiệm này, Donald Levin đã khám phá liệu màu sắc của hoa có củng cố hàng rào sinh sản tiền hợp tử hay không, làm giảm cơ hội lai giữa các loài.3 GIẢ THUYẾT R Drummondii hoa đỏ ít có khả năng lai với R cuspidata hơn R Drummondii hoa hồng. Cách 1. Đưa số lượng cá thể R Drummondii hoa đỏ và hoa hồng bằng nhau vào diện tích có nhiều R. cuspidata hoa hồng. P. cuspidata P. Drummondii 2. Sau khi kết thúc mùa ra hoa, tiến hành đo lai bằng cách đánh giá thành phần di truyền của hạt do cây R Drummondii cả hai màu tạo ra. Kết quả Trong số hạt giống R Drummondii hoa hồng có 38% là hạt lai với R cuspidata. Chỉ có 13% số hạt được tạo ra bởi các cá thể hoa đỏ là giống lai di truyền. KẾT LUẬN R Drummondii và R cuspidata ít có khả năng lai tạp nếu hoa của hai loài có màu sắc khác nhau. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. "Levin, D. A. 1985. Tiến hóa 39: 1275-1281. Các cơ chế phân lập sau hợp tử dẫn đến chọn lọc chống lại sự lai tạo. Những khác biệt di truyền tích lũy giữa hai dòng dõi khác nhau có thể làm giảm tỷ lệ sống sót và sinh sản của con lai theo bất kỳ cách nào sau đây: â€¢ Khả năng sống sót của hợp tử lai thấp. Hợp tử lai có thể không trưởng thành bình thường, chết trong quá trình phát triển hoặc phát triển các bất thường về kiểu hình khiến chúng không thể trở thành những con trưởng thành có khả năng sinh sản. â€¢ Khả năng sống sót của con trưởng thành lai thấp. Con lai có thể có tỷ lệ sống sót thấp hơn so với con không lai. ™ Vô sinh lai. Con lai có thể trưởng thành thành con trưởng thành vô sinh. Ví dụ, con cái của việc giao phối giữa ngựa và lừa - con la - là vô sinh. Mặc dù khỏe mạnh nhưng con la không sinh ra con cháu. Chọn lọc tự nhiên không trực tiếp ủng hộ sự tiến hóa của các cơ chế cách ly sau hợp tử. Nhưng nếu các con lai có khả năng thích ứng thấp thì những cá thể chỉ sinh sản trong cùng loài sẽ để lại nhiều con cháu sống sót hơn những cá thể giao phối với loài khác. Do đó, những cá thể tránh giao phối với các thành viên của loài khác sẽ có lợi thế chọn lọc và bất kỳ đặc điểm nào góp phần vào việc tránh giao phối đó sẽ được ưu tiên. Donald Levin thuộc Đại học Texas đã nghiên cứu củng cố cơ chế cách ly tiền hợp tử ở hoa thuộc chi Phlox. Levin nhận thấy rằng hầu hết các cá thể P. Drummondii trong hầu hết các loài ở Texas đều có hoa màu hồng. Tuy nhiên, trong đó P. Drummondii có quan hệ đối xứng với họ hàng gần của nó là P. cuspidata có hoa màu hồng thì hầu hết P. Drummondii đều có hoa màu đỏ.Không có loài Phlox nào khác có hoa màu đỏ. Levin đã thực hiện một thí nghiệm mà kết quả cho thấy rằng sự củng cố có thể giải thích tại sao hoa màu đỏ được ưa chuộng ở những loài có quan hệ đối xứng (Hình 23.14). Các trường hợp có khả năng tăng cường thường được phát hiện bằng cách so sánh các quần thể đối xứng và đối diện của các loài có khả năng lai tạo, như trong trường hợp của Phlox. Nếu sự củng cố đang diễn ra thì các quần thể cùng nơi cư trú của các loài có quan hệ gần gũi được cho là sẽ tiến hóa các rào cản sinh sản tiền hợp tử hiệu quả hơn so với các quần thể cùng nơi cư trú của cùng một loài. Như Hình 23.11 cho thấy, mùa sinh sản của các quần thể ếch báo khác nhau ít trùng lặp hơn so với mùa sinh sản của các quần thể khác nơi cư trú. Tương tự như vậy, tần số tiếng kêu của ếch giao phối được minh họa trong Hình 23.12 ở các quần thể sống ở vùng lân cận khác nhau nhiều hơn so với ở các quần thể ở vùng khác. Trong cả hai trường hợp, dường như đã có sự chọn lọc tự nhiên chống lại sự lai tạo ở các khu vực có quan hệ đồng cảm. Các vùng lai có thể hình thành nếu cách ly sinh sản không đầy đủ Trừ khi cách ly sinh sản

hoàn tất, các loài có quan hệ gần gũi có thể lai tạo ở những khu vực có phạm vi phân bố chồng chéo, dẫn đến hình thành một vùng lai. Khi vùng lai lần đầu tiên hình thành, hầu hết các giống lai đều là con lai

23.4 Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? 479 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Màu hoa có hoạt động như một cơ chế cách ly tiền hợp tử không? Giấy gốc Levin, D. A. 1985. Sự dịch chuyển đặc tính sinh sản ở Phlox. Tiến hóa 39: 1275-1281. Phân tích dữ liệu Donald Levin đề xuất rằng Phlox Drummondii chỉ có hoa màu đỏ ở những vị trí đối xứng với Phlox cuspidata có hoa màu hồng vì việc có hoa màu đỏ làm giảm khả năng lai giữa các loài. Để kiểm tra giả thuyết này, Levin đã đưa số lượng cá thể P Drummondii hoa đỏ và hồng bằng nhau vào một khu vực có nhiều P cuspidata hoa hồng. Vào cuối mùa ra hoa, ông đã đánh giá thành phần di truyền của hạt P. Drummondii tạo ra. Kết quả được thể hiện ở bảng (bên dưới, bên phải). CÂU HỎI 1 Kiểm tra khoảng tin cậy 95% đối với tỷ lệ hạt lai ở loài P. Drummondii hoa đỏ và hoa hồng (thể hiện bằng đồ họa trong Hình 23.14). Có rất nhiều trang web để tính khoảng tin cậy; một trang tốt là trang tính toán thống kê của Đại học Vassar, VassarStats.net. Bạn có thể truy cập trang web này và chọn "Tỷ lệ" từ trình đơn bên trái, sau đó chọn "Khoảng tin cậy của một tỷ lệ." Các giá trị số của khoảng tin cậy 95% là gì? CÂU HỎI 2 Bạn có thể thấy rằng tỷ lệ cây lai giữa hạt của mẫu hoa đỏ và mẫu hoa hồng khác nhau đáng kể vì khoảng tin cậy 95% không trùng nhau. Để định lượng tầm quan trọng của sự khác biệt này, hãy sử dụng trang web được gợi ý trong Câu hỏi 1, nhưng chọn "Tầm quan trọng của sự khác biệt giữa hai tỷ lệ độc lập" từ "Tỷ lệ" thực đơn. Bạn đang thử nghiệm giả thuyết khống nào trong trường hợp này? (Xem Phụ lục B nếu bạn cần trợ giúp.) Giá trị P của việc nhận được kết quả ít nhất khác với hai mẫu này là bao nhiêu nếu giả thuyết không của bạn là đúng? CÂU HỎI 3 Bạn sẽ mở rộng hoặc cải thiện thiết kế thử nghiệm của nghiên cứu này như thế nào? Bạn muốn kiểm tra những loại địa điểm hoặc điều kiện thử nghiệm bổ sung nào? Làm thế nào để nhân rộng hoặc kiểm soát các địa điểm làm cho nghiên cứu trở nên thuyết phục hơn? Số hạt (con cháu) Hình thái (màu hoa) P. Drummondii Lai Tổng số Đỏ 181(87%) 27(13%) 208 Hồng 86(62%) 53(38%) 139 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA giữa các giống thuần chủng cá thể của hai loài lai tạo. Tuy nhiên, các thế hệ tiếp theo bao gồm nhiều cá thể với tỷ lệ gen khác nhau có nguồn gốc từ hai loài ban đầu, vì vậy các vùng lai thường chứa các cá thể tái tổ hợp thu được từ nhiều thế hệ lai. Các nghiên cứu di truyền chi tiết có thể cho chúng ta biết nhiều điều về lý do tại sao các vùng lai hẹp có thể tồn tại trong thời gian dài giữa phạm vi phân bố của hai loài. Ở châu Âu, vùng lai giữa hai loài cóc thuộc chi Bombina đã được nghiên cứu chuyên sâu. Cóc bụng lửa (B.bomina) sống ở Đông Âu; loài cóc bụng vàng có liên quan chặt chẽ (B .variegata) sống ở Tây và Nam Âu. Phạm vi phân bố của hai loài chồng lên nhau trong một vùng dài nhưng rất hẹp trải dài 4.800 km từ miền đông nước Đức đến Biển Đen (Hình 23.1 5). Con lai giữa hai loài có nhiều khiếm khuyết, trong đó có nhiều khiếm khuyết gây chết người. Những con lai sống sót thường có những bất thường về xương, chẳng hạn như miệng biến dạng, xương sườn dính vào đốt sống và số lượng đốt sống giảm. Bằng cách theo dõi số phận của hàng ngàn con cóc từ khu vực lai, các nhà điều tra phát hiện ra rằng một con cóc lai, trung bình, chỉ có thể lực bằng một nửa cá thể thuần chủng của một trong hai loài. Vùng lai vẫn còn hẹp vì có sự chọn lọc mạnh mẽ đối với các loài lai và vì cóc trưởng thành không di chuyển trên một quãng đường dài. Tuy nhiên, khu vực này đã tồn tại hàng trăm năm do các cá thể của cả hai loài tiếp tục di chuyển những khoảng cách ngắn vào đó, liên tục bổ sung quần thể lai. 23.15 Vùng lai Vùng hẹp (thể hiện bằng màu cam) trong đó cóc bụng lửa gặp và lai với cóc bụng vàng đã ổn định hàng trăm năm.

B. bombina
(fire-bellied toad)





480 CHƯƠNG 23 TÓM TẮT Phân loại Cách ly sinh sản có thể là kết quả của cơ chế cách ly tiền hợp tử hoặc hậu hợp tử. Khả năng thích ứng thấp hơn của các giống lai có thể dẫn đến việc củng cố các cơ chế cách ly tiền hợp tử. • Phân biệt 5 loại cơ chế cách ly tiền hợp tử. Xem trang 476-477 â€¢ Tại sao các cơ chế cách ly sau hợp tử được cho là củng cố các cơ chế cách ly trước hợp tử? Xem trang 478-479 – Tại sao hầu hết các vùng lai hẹp, chẳng hạn như vùng giữa Bombina Bombina và B. variegata, không mở rộng hơn theo thời gian? Xem trang. 479 và Hình 23.15 Joppeicids (1 loài) Tingids (1.800 loài) Mirids (10.000 loài) Isometopids (60 loài) 23.16 Sự thay đổi chế độ ăn uống có thể thúc đẩy sự biệt hóa Các nhóm côn trùng hemipteran ăn cỏ đã hình thành loài nhanh hơn nhiều lần so với các nhóm săn mồi có quan hệ gần gũi. Một số nhóm sinh vật có nhiều loài, số khác chỉ có một số ít. Hàng trăm loài Drosophila đã tiến hóa ở khu vực nhỏ thuộc Quần đảo Hawaii trong khoảng 20 triệu năm. Ngược lại, trên thế giới chỉ có một vài loài cua móng ngựa và chỉ có một loài cây bạch quả, mặc dù những nhóm sau này đã tồn tại hàng trăm triệu năm. Tại sao các nhóm sinh vật khác nhau lại có tỷ lệ hình thành loài khác nhau như vậy? 23.5 Tại sao tỷ lệ đầu cơ lại khác nhau? Nhiều yếu tố ảnh hưởng đến khả năng một dòng dõi sẽ phân chia để tạo thành hai hoặc nhiều loài. Do đó, tốc độ hình thành loài (tỷ lệ các loài hiện có phân chia để hình thành loài mới trong một khoảng thời gian nhất định) rất khác nhau giữa các nhóm sinh vật. Một số yếu tố ảnh hưởng đến khả năng một dòng dõi nhất định bị chia thành hai là gì? Một số yếu tố sinh thái và hành vi ảnh hưởng đến tỷ lệ hình thành loài CHUYÊN NGHIỆP THỨC ĂN Các quần thể của các loài có chế độ ăn đặc biệt có thể có nhiều khả năng phân hóa hơn những loài có chế độ ăn tổng quát hơn. Để nghiên cứu tác động của việc chuyên môn hóa chế độ ăn uống đối với tỷ lệ hình thành loài, Charles Mitter và các đồng nghiệp đã so sánh sự phong phú về loài ở một số nhóm bọ thực sự có liên quan chặt chẽ với nhau (hemipterans). Tổ tiên chung của các nhóm này là loài săn mồi ăn côn trùng khác, nhưng sự chuyển đổi chế độ ăn sang động vật ăn cỏ (ăn thực vật) đã tiến hóa ít nhất hai lần trong các nhóm được nghiên cứu. Bọ ăn cỏ thường chuyên ăn một hoặc một số loài thực vật có quan hệ gần gũi, trong khi bọ ăn thịt có xu hướng ăn nhiều loài côn trùng khác nhau. Do đó, sự đa dạng cao của các loài thực vật chủ có thể dẫn đến sự đa dạng loài cao tương ứng giữa các chuyên gia ăn cỏ. Mitter và cộng sự. nghiên cứu cho thấy trong số các loài côn trùng này, nhóm ăn cỏ thực sự có nhiều loài hơn các nhóm săn mồi liên quan (Hình 23.16). THỤ LỤC Tốc độ thụ phấn ở thực vật thụ phấn nhờ động vật nhanh hơn ở thực vật thụ phấn nhờ gió. Trung bình, các nhóm thụ phấn nhờ động vật có số lượng loài nhiều gấp 2,4 lần so với các nhóm liên quan được thụ phấn nhờ gió. Trong số các loài thực vật thụ phấn nhờ động vật, tỷ lệ hình thành loài có tương quan với sự chuyên môn hóa của loài thụ phấn.Ở loài columbines (Aquilegia), tốc độ tiến hóa của loài mới nhanh hơn khoảng ba lần ở những dòng có cựa mật hoa dài so với những dòng không có cựa. Tại sao cựa mật hoa làm tăng tỷ lệ hình thành loài? Rõ ràng là do cựa đã hạn chế số lượng loài thụ phấn đến thăm hoa, do đó làm tăng cơ hội phân lập sinh sản (xem Hình 23.13). SỰ LỰA CHỌN GIỚI TÍNH Có vẻ như các cơ chế chọn lọc giới tính (xem Phần 21.2) dẫn đến tỷ lệ hình thành loài cao, như chúng ta đã thấy trong trường hợp loài cichlid ở Hồ Malawi. Một số ví dụ nổi bật nhất về chọn lọc giới tính được tìm thấy ở các loài chim có hệ thống giao phối đa thê. Những người quan sát chim du hành hàng ngàn dặm tới Papua New Guinea để chứng kiến màn giao phối của những con chim thiên đường đực có lông đuôi dài, màu sắc rực rỡ (Hình 23.1 7A) và trông khác biệt rõ rệt (A) Paradisaea nhỏ 23.17 Lựa chọn giới tính có thể dẫn đến Tỷ lệ biệt hóa cao hơn (A) Chim thiên đường và (B) manucodes là những nhóm chim có liên quan chặt chẽ với nhau ở Nam Thái Bình Dương. Tỷ lệ hình thành loài cao hơn nhiều ở các loài chim thiên đường lưỡng hình giới tính, đa thê (33 loài) so với các loài chim manucodes đơn hình giới tính, một vợ một chồng (5 loài).



23.5 Tại sao tỷ lệ đầu cơ lại khác nhau? 481 từ con cái cùng loài – một hiện tượng gọi là dị hình giới tính. Những con đực tập trung tại khu trưng bày được gọi là leks, và những con cái đến đó để chọn bạn tình. Sau khi giao phối, con cái rời khỏi nơi trưng bày, xây tổ, đẻ trứng và cho con cái ăn mà không cần sự giúp đỡ của con đực. Những con đực vẫn ở lại lek để tán tỉnh nhiều con cái hơn. Họ hàng gần nhất của chim thiên đường là manucodes (Hình 23.1 7B). Manucode đực và cái chỉ khác nhau một chút về kích thước và bộ lông (chúng đơn hình giới tính). Chúng hình thành mối liên kết đôi một vợ một chồng và cả hai giới đều góp phần nuôi dưỡng con non. Chỉ có 5 loài manucodes, so với 33 loài chim thiên đường. Bản thân sự so sánh này sẽ không phải là bằng chứng thuyết phục cho thấy các dòng lưỡng hình giới tính có tỷ lệ hình thành loài cao hơn các dòng đơn hình. Tuy nhiên, khi các nhà sinh vật học kiểm tra tất cả các ví dụ về các loài chim trong đó một nhánh là lưỡng hình giới tính và nhánh có quan hệ gần gũi nhất là đơn hình giới tính, thì các nhánh lưỡng hình giới tính có nhiều khả năng chứa nhiều loài hơn. Nhưng tại sao dị hình giới tính lại gắn liền với tỷ lệ hình thành loài cao hơn? Động vật có hành vi lựa chọn giới tính phức tạp có khả năng hình thành loài mới với tỷ lệ cao vì chúng có khả năng phân biệt phức tạp giữa các đối tác giao phối tiềm năng. Chúng phân biệt các thành viên trong loài của chúng với các thành viên của loài khác và chúng thực hiện sự phân biệt tinh tế giữa các thành viên cùng loài dựa trên kích thước, hình dạng, ngoại hình và hành vi. Sự phân biệt đối xử như vậy có thể ảnh hưởng lớn đến cá thể nào thành công nhất trong việc giao phối và sinh ra con cái, vì vậy chúng có thể dẫn đến sự phát triển nhanh chóng của cơ chế cô lập hành vi giữa các quần thể. Khả năng phân tán Tỷ lệ hình thành loài thường cao hơn ở những nhóm có khả năng phân tán kém so với những nhóm có khả năng phân tán tốt vì ngay cả những rào cản hẹp cũng có thể có hiệu quả trong việc phân chia một loài có thành viên ít vận động. Cho đến gần đây, Quần đảo Hawaii có khoảng 1.000 loài ốc đất, nhiều loài trong số đó chỉ sống ở một thung lũng. Vì ốc sên chỉ di chuyển những quãng đường ngắn nên những rặng núi cao ngăn cách các thung lũng là rào cản hữu hiệu cho sự phát tán của chúng. Thật không may, sự du nhập của các loài khác và những thay đổi trong môi trường sống đã dẫn đến sự tuyệt chủng gần đây của hầu hết các loài ốc đất Hawaii độc đáo này. Sự hình thành loài nhanh chóng có thể dẫn đến bức xạ thích nghi. Sự tăng sinh nhanh chóng của một số lượng lớn các loài hậu duệ từ một loài tổ tiên duy nhất được gọi là bức xạ tiến hóa. Bức xạ tiến hóa thường xảy ra khi một loài xâm chiếm một khu vực mới, chẳng hạn như một quần đảo không có loài nào có liên quan chặt chẽ khác, do có số lượng lớn các hốc sinh thái mở.Nếu sự gia tăng nhanh chóng của các loài như vậy dẫn đến một loạt các loài sống trong nhiều môi trường khác nhau và khác nhau về các đặc điểm mà chúng sử dụng để khai thác các môi trường đó, thì nó được gọi là bức xạ thích ứng. Một số bức xạ thích ứng đáng chú ý đã xảy ra ở Quần đảo Hawaii. Ngoài 1.000 loài ốc trên cạn, quần thể sinh vật bản địa Hawaii còn có 1.000 loài thực vật có hoa, 10.000 loài côn trùng và hơn 100 loài chim. Tuy nhiên, không có loài lưỡng cư, bò sát trên cạn nào và chỉ có một loài động vật có vú trên cạn bản địa (dơi) trên đảo cho đến khi con người đưa thêm loài khác vào. 10.000 loài côn trùng bản địa được biết đến ở Hawaii được cho là đã tiến hóa từ khoảng 400 loài nhập cư; chỉ có 7 loài nhập cư được cho là chiếm toàn bộ số loài chim bản địa Hawaii. Tương tự như vậy, như chúng ta đã thấy trước đó trong chương này, bức xạ thích ứng ở quần đảo Galapagos đã tạo ra 13 loài chim sẻ của Darwin, chúng khác nhau rõ rệt về kích thước và hình dạng mỏ cũng như nguồn thức ăn mà chúng có. sử dụng (xem Hình 23.8). 28 loài hoa hướng dương Hawaii có tên là Silverswords là một ví dụ ấn tượng về bức xạ thích nghi ở thực vật (Hình 23.18). Trình tự DNA cho thấy những loài này có chung tổ tiên tương đối gần đây với một loài cỏ dầu từ bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Trong khi đó tất cả các loài Dubautia menziesii Madia sativa (tarweed) Argyroxiphium sandwidice Wilkesia gymnoxiphium 23.18 Sự tiến hóa nhanh chóng giữa các loài kiếm bạc Hawaiian Silversword Hawaiian, ba chi có liên quan chặt chẽ với nhau trong họ hướng dương, được cho là có nguồn gốc từ một tổ tiên chung duy nhất (một loại cây tương tự như cỏ tarweed) Madia sativa) đã xâm chiếm Hawaii từ bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Bốn loài thực vật được trình bày ở đây có liên quan chặt chẽ hơn so với vẻ ngoài của chúng dựa trên hình thái học của chúng.28 loài hoa hướng dương Hawaii có tên là Silverswords là một ví dụ ấn tượng về bức xạ thích nghi ở thực vật (Hình 23.18). Trình tự DNA cho thấy những loài này có chung tổ tiên tương đối gần đây với một loài cỏ dầu từ bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Trong khi đó tất cả các loài Dubautia menziesii Madia sativa (tarweed) Argyroxiphium sandwidice Wilkesia gymnoxiphium 23.18 Sự tiến hóa nhanh chóng giữa các loài kiếm bạc Hawaiian Silversword Hawaiian, ba chi có liên quan chặt chẽ với nhau trong họ hướng dương, được cho là có nguồn gốc từ một tổ tiên chung duy nhất (một loại cây tương tự như cỏ tarweed) Madia sativa) đã

xâm chiếm Hawaii từ bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Bốn loài thực vật được trình bày ở đây có liên quan chặt chẽ hơn so với vẻ ngoài của chúng dựa trên hình thái học của chúng.28 loài hoa hướng dương Hawaii có tên là Silverswords là một ví dụ ấn tượng về bức xạ thích nghi ở thực vật (Hình 23.18). Trình tự DNA cho thấy những loài này có chung tổ tiên tương đối gần đây với một loài cỏ dầu từ bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Trong khi đó tất cả các loài Dubautia menziesii Madia sativa (tarweed) Argyroxiphium sandwidice Wilkesia gymnoxiphium 23.18 Sự tiến hóa nhanh chóng giữa các loài kiếm bạc Hawaiian Silversword Hawaiian, ba chi có liên quan chặt chẽ với nhau trong họ hướng dương, được cho là có nguồn gốc từ một tổ tiên chung duy nhất (một loại cây tương tự như cỏ tarweed) Madia sativa) đã xâm chiếm Hawaii từ bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Bốn loài thực vật được trình bày ở đây có liên quan chặt chẽ hơn so với vẻ ngoài của chúng dựa trên hình thái học của chúng.

482 CHƯƠNG 23 Cỏ tarweed là loài thân thảo nhỏ, thẳng đứng (cây không thân gỗ như Madia sativa; xem Hình 23.18), họ Silversword bao gồm các loại cây bụi, cây thân gỗ và dây leo cũng như các loại thảo mộc mọc thẳng và bám sát mặt đất. Các loài Silversword chiếm gần như toàn bộ môi trường sống của Quần đảo Hawaii, từ mực nước biển đến trên đường rừng ở vùng núi. Bất chấp sự đa dạng hóa hình thái đặc biệt của chúng, tất cả các thanh kiếm bạc đều rất giống nhau về mặt di truyền. Silversword Hawaii đa dạng hơn về kích thước và hình dạng so với tarweed trên đất liền vì tổ tiên tarweed của chúng lần đầu tiên đến những hòn đảo có rất ít loài thực vật. Đặc biệt, có rất ít cây cối và cây bụi vì những cây có hạt lớn như vậy hiếm khi phân tán ra các đảo đại dương. Cây cối và cây bụi đã tiến hóa từ tổ tiên không phải thân gỗ trên nhiều hòn đảo đại dương. Tuy nhiên, trên đất liền, tarweed sống trong các cộng đồng sinh thái có nhiều loài cây và cây bụi thuộc dòng dõi có lịch sử tiến hóa lâu dài. Trong những môi trường đó, cơ hội khai thác 'Cây" lối sống đã được ưu tiên trước. RECAP Chuyên môn hóa về chế độ ăn uống, chuyên môn hóa loài thụ phấn, chọn lọc giới tính và khả năng phân tán kém có tương quan với tỷ lệ hình thành loài cao. Các hốc sinh thái mở tạo cơ hội cho bức xạ thích ứng â€¢ Làm thế nào việc chuyên môn hóa các loài thụ phấn ở thực vật và chọn lọc giới tính ở động vật có thể làm tăng tỷ lệ hình thành loài? Xem trang 480-481 â€¢ Tại sao bức xạ thích nghi thường xảy ra khi loài sáng lập xâm chiếm một khu vực địa lý biệt lập? Xem trang. 481 23.19 Sự tiến hóa trong phòng thí nghiệm Đối với các thí nghiệm về sự tiến hóa của cơ chế phân lập tiền hợp tử ở Drosophila melanogaster, Rice và Salt đã xây dựng một hệ thống phức tạp gồm các môi trường sống khác nhau chứa trong các lọ bên trong một chuồng ruồi lớn. Một số nhóm ruồi phát triển sở thích về môi trường sống rất khác nhau và trở nên cô lập về mặt sinh sản trong vòng 35 thế hệ. Các quá trình được mô tả trong chương này diễn ra trong hàng tỷ năm đã tạo ra một thế giới trong đó sự sống được tổ chức thành hàng triệu loài, mỗi loài thích nghi để sống trong một môi trường cụ thể và sử dụng tài nguyên môi trường theo một cách cụ thể. Trong chương tiếp theo, chúng ta xem xét các loài tiến hóa như thế nào ở cấp độ gen và bộ gen của chúng. Các nhà sinh học có thể nghiên cứu quá trình hình thành loài trong phòng thí nghiệm không? TRẢ LỜI Mặc dù quá trình hình thành loài thường mất hàng nghìn hoặc hàng triệu năm và mặc dù nó thường được nghiên cứu ở các môi trường tự nhiên như Hồ Malawi, nhưng một số khía cạnh của quá trình hình thành loài có thể được nghiên cứu và quan sát trong các thí nghiệm được kiểm soát trong phòng thí nghiệm. Hầu hết các thí nghiệm như vậy đều sử dụng các sinh vật có thời gian thế hệ ngắn, trong đó quá trình tiến hóa được dự đoán là tương đối nhanh. William Rice và George Salt đã tiến hành một thí nghiệm trong đó ruồi giấm (Drosophila melanogaster) được phép lựa chọn nguồn thức ăn ở các môi trường sống khác nhau. Môi trường sống - nơi giao phối cũng diễn ra - là các lọ ở các phần khác nhau của lồng thí nghiệm (Hình 23.19).Các lọ khác nhau ở ba yếu tố môi trường: (1) ánh sáng; (2) hướng (lên hoặc xuống) mà ruồi giấm phải di chuyển để tiếp cận thức ăn; và (3) nồng độ của hai hóa chất thơm là ethanol và acetaldehyde. Chỉ trong 35 thế hệ, hai nhóm ruồi chọn môi trường sống khác nhau nhất đã trở nên tách biệt về mặt sinh sản với nhau, tiến hóa những sở thích khác biệt đối với các môi trường sống khác nhau. Thí nghiệm của Rice and Salt (xem American Naturalist 131 : 91 1-917, 1988) đã chứng minh một ví dụ về cách ly môi trường sống như một cơ chế cách ly tiền hợp tử. Mặc dù các môi trường sống khác nhau nằm trong cùng một lồng và các cá thể ruồi giấm có khả năng bay từ môi trường sống này sang môi trường sống khác, nhưng sở thích về môi trường sống được con cái thừa hưởng từ bố mẹ chúng và các quần thể từ hai môi trường sống khác nhau không giao phối với nhau. Sự cô lập môi trường sống tương tự được cho là đã dẫn đến sự phân chia sớm giữa các loài cichlid ưa thích bờ đá và bờ cát của Hồ Malawi. Trong các thí

nghiệm được kiểm soát như thế này, các nhà sinh học có thể quan sát trực tiếp nhiều khía cạnh của quá trình hình thành loài.





Tóm tắt chương 483 Loài là gì? â€¢ Sự hình thành loài là sự khác biệt của các dòng dõi sinh học và sự xuất hiện của sự cách ly sinh sản giữa các dòng dõi đó. â€¢ Khái niệm hình thái loài phân biệt các loài trên cơ sở những điểm tương đồng và khác biệt về thể chất. â€¢ Khái niệm loài sinh học phân biệt các loài trên cơ sở cách ly sinh sản. â€¢ Khái niệm loài thuộc dòng dõi thừa nhận dòng dõi độc lập về mặt tiến hóa là loài, cho phép các nhà sinh vật học xem xét loài theo thời gian tiến hóa. Cơ sở di truyền của sự hình thành loài là gì? • Sự hình thành loài thường là kết quả của sự gián đoạn dòng gen trong quần thể. • Mô hình Dobzhansky-Muller mô tả sự phân lập sinh sản giữa hai quần thể cách ly về mặt vật lý có thể phát triển như thế nào thông qua sự tích tụ các gen hoặc sự sắp xếp nhiễm sắc thể không tương thích. Ôn lại Hình 23. 3f 23. 4f HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 23.1 â€¢ Sự phân lập sinh sản tăng lên cùng với sự gia tăng sự khác biệt di truyền giữa các quần thể. Xem lại Hình 23.5 Những rào cản nào đối với dòng gen dẫn đến sự hình thành loài? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 23.2 â € ¢ Sự hình thành loài dị nơi, xảy ra khi các quần thể bị ngăn cách bởi một hàng rào vật lý, là phương thức hình thành loài chiếm ưu thế ở hầu hết các nhóm sinh vật. Kiểu hình thành loài này có thể diễn ra sau các sự kiện sáng lập, trong đó một số thành viên của quần thể vượt qua rào cản và tìm thấy một quần thể mới, biệt lập. Xem lại Hình 23.6-23.8f HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 23.2 và 23.3 CHƯƠNG TÓM TẮT 23 â€¢ Sự phân biệt đối xứng xảy ra khi bộ gen của hai nhóm khác nhau trong trường hợp không có sự phân lập vật lý. Sự khác biệt như vậy có thể là kết quả của sự lựa chọn mang tính đột phá nếu các cá thể có kiểu gen khác nhau thích các môi trường sống vi mô khác nhau. • Sự hình thành loài đối xứng có thể xảy ra trong vòng hai thế hệ thông qua thể đa bội. Thể đa bội có thể phát sinh từ sự nhân đôi nhiễm sắc thể trong một loài (autopolyploidy) hoặc từ sự lai tạo dẫn đến sự kết hợp các nhiễm sắc thể của hai loài (allopolyploidy). Xem lại Hình 23.9 Điều gì xảy ra khi các loài mới hình thành tiếp xúc với nhau? • Cơ chế cách ly tiền hợp tử ngăn chặn sự lai tạo; cơ chế cách ly sau hợp tử làm giảm khả năng thích ứng của con lai. • Cơ chế cách ly sau hợp tử dẫn đến việc củng cố cơ chế cách ly tiền hợp tử bằng chọn lọc tự nhiên. Ôn lại Hình 23.1 1 , 23.1 2, 23.14 â€¢ Các vùng lai có thể hình thành và tồn tại nếu sự cách ly sinh sản giữa các loài không hoàn toàn. Xem lại Hình 23.15 Tại sao Tỷ lệ Phân loại Khác nhau? â € ¢ Chuyên môn hóa về chế độ ăn uống, chuyên môn hóa loài thụ phấn, chọn lọc giới tính và khả năng phân tán đều ảnh hưởng đến tỷ lệ hình thành loài. Ôn lại Hình 23.16 â€¢ Bức xạ tiến hóa đề cập đến sự tăng sinh nhanh chóng của các loài hậu duệ từ một loài tổ tiên duy nhất. Điều này thường xảy ra sau quá trình xâm chiếm, khi các loài mới có thể nhanh chóng di chuyển vào các hốc sinh thái trống trong một quá trình được gọi là bức xạ thích ứng. Xem HOẠT ĐỘNG 23.1 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính.Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is23 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Điều nào sau đây không phải là điều kiện được cho là có lợi cho sự hình thành loài khác nơi cư trú? Một. Các lục địa trôi dạt ra xa nhau và tách biệt các dòng dõi được kết nối trước đó. b. Một dãy núi ngăn cách các quần thể được kết nối trước đây. c. Môi trường khác nhau ở hai phía của rào cản khiến quần thể phân kỳ. d. Phạm vi của một loài bị chia cắt do mất môi trường sống trung gian. đ. Các cá thể tứ bội phát sinh ở một phần phạm vi của loài. 2. Điều nào sau đây không phải là rào cản sinh sản tiền hợp tử? Một. Sự phân chia mùa sinh sản theo thời gian b. Sự khác biệt về các chất hóa học thu hút bạn tình c. Vô sinh lai d. Sự phân chia không gian của các địa điểm giao phối e. Tinh trùng không thể xâm nhập vào trứng 3. Một phương pháp phân chia quần thể phân bố chung là a. đa bội. b. vô sinh lai. c. sự phân chia thời gian của mùa sinh sản. d. sự phân chia không gian của các địa điểm giao phối. đ. việc áp đặt hàng rào địa lý. 4. Điều nào sau đây thường gắn liền với tỷ lệ hình thành loài cao hơn? Một. Sự lưỡng hình giới tính ở chim b. Chế độ ăn chuyên biệt ở côn trùng c. Khả năng phân tán kém d. Sự thụ phấn của động vật ở thực vật e. Tất cả những điều trên

484 CHƯƠNG 23 ĐẶC BIỆT HIỂU & ÁP DỤNG 5. Mô hình hình thành loài Dobzhansky-Muller cho thấy sự khác biệt giữa các alen ở các locus gen khác nhau dẫn đến sự không tương thích di truyền giữa các loài. Tại sao sự không tương thích di truyền giữa hai alen ở cùng một locus được coi là ít xảy ra hơn? 6. Tại sao một số sự kết hợp của sự hợp nhất trung tâm nhiễm sắc thể lại gây ra vấn đề về bệnh teo cơ? Bạn có thể lập biểu đồ điều gì sẽ xảy ra ở quá trình giảm phân trong phép lai của các dòng dõi khác nhau được trình bày trong Hình 23.4 không? 7. Giả sử rằng sự phân lập sinh sản thấy ở các chủng Phlox được thảo luận ở Phần 23.2 là kết quả của sự kết hợp gây chết người của các alen không tương thích ở một số locus giữa các chủng khác nhau. Với giả định này, tại sao sự phân lập sinh sản được thấy giữa các chủng này có thể là một phần

chứ không phải hoàn toàn? 8. Nếu hình thành loài ở nơi khác nơi là phương thức hình thành loài phổ biến nhất, bạn dự đoán điều gì về sự phân bố địa lý của nhiều loài có quan hệ gần gũi? PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 9. Trong mỗi loài columbine được trình bày trong Hình 23.13, hướng của hoa và độ dài của cựa hoa có liên quan đến một loại loài thụ phấn cụ thể (chim ruồi hoặc bướm diều hâu). Hoa Columbine cũng khác nhau theo những cách khác; ví dụ, chúng khác nhau về màu sắc và có thể là về mùi. Bạn có thể thiết kế những thí nghiệm nào để xác định những đặc điểm mà các loài thụ phấn khác nhau sử dụng để phân biệt hoa của các loài columbine khác nhau? 10. Các loài chim sẻ khác nhau trong phát sinh loài được trình bày trong Hình 23.8 đều đã tiến hóa trên các đảo thuộc quần đảo Galapagos trong vòng 3 triệu năm qua. Phân tích đồng hồ phân tử (xem Chương 24) đã được sử dụng để xác định niên đại của các sự kiện hình thành loài khác nhau trong phát sinh loài đó. Các kỹ thuật địa chất để xác định niên đại của các mẫu đá (xem Chương 25) đã được sử dụng để xác định tuổi của các đảo Galapagos khác nhau. Bảng dưới đây cho thấy số lượng loài chim sẻ của Darwin và số lượng hòn đảo đã tồn tại nhiều lần trong quần đảo trong suốt 4 triệu năm qua. Thời gian (mya) Số đảo Số loài chim sẻ 0,25 18 14 0,50 18 9 0,75 9 7 1,00 6 5 2,00 4 3 3,00 4 1 4,00 3 0 a. Vẽ đồ thị số loài chim sẻ của Darwin và số lượng đảo trong quần đảo Galapagos (biến phụ thuộc) theo thời gian (biến độc lập). b. Dữ liệu có phù hợp với giả thuyết rằng sự cô lập của các quần thể trên các hòn đảo mới hình thành có liên quan đến sự hình thành loài ở nhóm chim này không? Tại sao hoặc tại sao không? c. Nếu không còn hòn đảo nào hình thành trong quần đảo Galapagos, bạn có nghĩ rằng sự hình thành loài do sự cô lập về mặt địa lý sẽ tiếp tục xảy ra ở loài chim sẻ của Darwin không? Tại sao hoặc tại sao không? Bạn có thể thu thập thêm dữ liệu nào để kiểm tra giả thuyết của mình (mà không cần chờ xem liệu sự hình thành loài có xảy ra hay không)? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Sự tiến hóa của gen và bộ gen CHƯƠNG 24.1 Bộ gen được sử dụng như thế nào để nghiên cứu sự tiến hóa? 24.2 Bộ gen tiết lộ điều gì về quá trình tiến hóa? 24.3 Bộ gen đạt được và duy trì chức năng như thế nào? 24.4 Một số ứng dụng của tiến hóa phân tử là gì? Thích nghi với môi trường âm u Cá mũi voi (Gnathonemus petersi), một loài sống ở sông ở Tây Phi, là một trong nhiều loài cá trong đó các cơ quan phóng điện yếu đã tiến hóa thông qua sự nhân đôi và biến đổi trong các protein kênh natri. MỘT SỐ CÁ TẠO RA dòng điện CAO CẤP (lên đến 650 vôn) mà chúng dùng để làm choáng váng con mồi; có lẽ ví dụ nổi tiếng nhất là lươn điện ở Trung và Nam Mỹ. Một số loài cá khác tạo ra dòng điện yếu hơn. Hầu hết những loài cá có điện yếu này đều sống ở vùng nước đục, nơi tín hiệu thị giác bị hạn chế. Chúng sử dụng tín hiệu điện để xác định vị trí (nhưng không làm choáng) con mồi. Tín hiệu điện cũng cho phép chúng giao tiếp với các cá thể khác cùng loài. Cơ quan phát điện đã tiến hóa độc lập ở một số dòng cá. Các cơ quan này đã tiến hóa như thế nào? Đầu tiên hãy xem xét cơ sở vật lý của sự phóng điện. Các kênh natri kiểm soát điện áp là các phức hợp protein lớn làm cơ sở cho việc tạo và truyền tín hiệu điện nhanh trong các mô thần kinh, cơ và tim. Tín hiệu điện được truyền dọc theo dây thần kinh đến cơ khi các kênh natri gắn trong màng tế bào được kích thích mở ra. Các kênh này kiểm soát nồng độ của các ion natri tích điện dương (Na+) ở bên trong so với bên ngoài tế bào, dẫn đến một điện tích được truyền qua bề mặt cơ, dẫn đến sự co cơ. Hầu hết các động vật có xương sống đều có nhiều bản sao của gen mã hóa một số protein tạo nên kênh natri. Những bản sao này xuất hiện trong quá khứ xa xôi thông qua một loạt các lần sao chép gen. Những sự sao chép như vậy cho phép sự khác biệt và chuyên biệt hóa chức năng của protein, khiến cho các kênh natri khác nhau có thể tồn tại trong các loại mô khác nhau. Trong trường hợp của cá phát điện, một trong các gen kênh natri biểu hiện ở cơ đã phân tách và một loại protein chức năng mới đã tiến hóa. Những thay đổi ở một số lượng tương đối nhỏ vị trí nucleotide trong gen dẫn đến các kênh natri bị biến đổi, cho phép phát triển một cơ quan mới với chức năng duy nhất - tạo ra năng lượng điện truyền ra bên ngoài. Sự tiến hóa lặp đi lặp lại của các cơ quan điện từ mô cơ đã được tạo điều kiện thuận lợi nhờ sự đơn giản tương đối của những thay đổi phân tử cần thiết. Sự sao chép gen đã đẩy nhanh quá trình này, vì các gen dư thừa cho phép chuyên môn hóa chức năng protein như vậy. Cuối cùng, sự khác biệt giữa các loài trong chức năng kênh natri đã phát sinh từ những thay đổi bổ sung trong trình tự nucleotide của gen. Những khác biệt nhỏ này cho phép các loài khác nhau sử dụng các tín hiệu liên lạc khác nhau,giúp cải thiện giao tiếp giữa các quốc gia đồng thời giảm nhiễu giữa các quốc gia. Làm thế nào các nghiên cứu tiến hóa về gen kênh natri giúp chúng ta hiểu được một số rối loạn di truyền ở người? Xem câu trả lời ở trang 502.



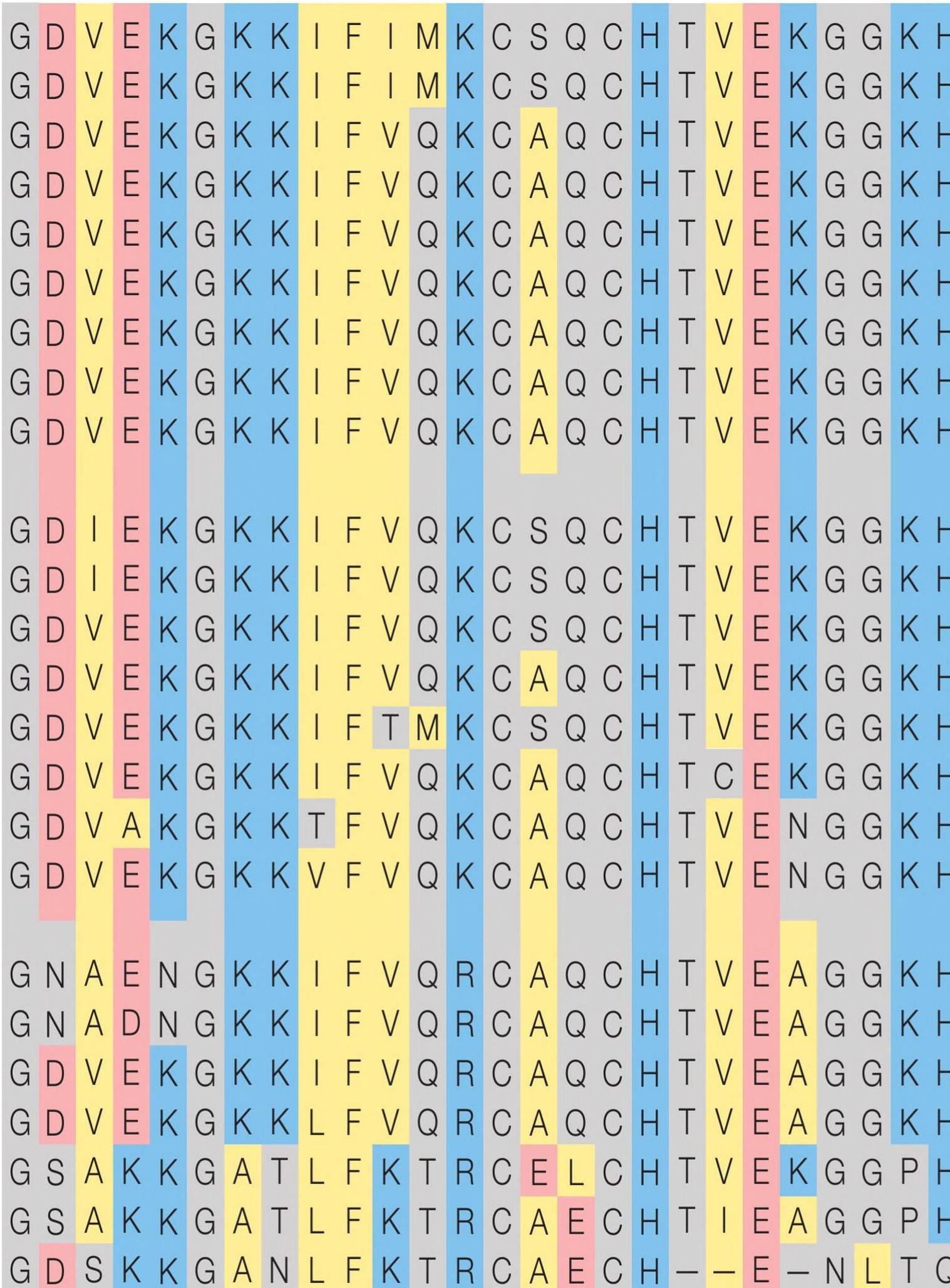
 Sự tiến hóa của gen và bộ gen Các bộ gen được sử dụng để nghiên cứu sự tiến hóa như thế nào? Bộ gen của một sinh vật là tập hợp đầy đủ các gen mà nó chứa, cũng như bất kỳ vùng không mã hóa nào của DNA (hoặc, trong trường hợp của một số virus, là RNA). Hầu hết các gen của sinh vật nhân chuẩn được tìm thấy trên nhiễm sắc thể trong nhân, nhưng gen cũng có mặt trong lục lạp và ty thể. Ở các sinh vật sinh sản hữu tính, cả con đực và con cái đều đóng góp các gen hạt nhân, nhưng các gen ty thể và lục lạp thường chỉ được truyền qua tế bào chất của một trong hai giao tử (thường là từ bố mẹ). Bộ gen phải được sao chép để truyền từ bố mẹ sang con cái. Tuy nhiên, quá trình sao chép DNA không xảy ra mà không có lỗi. Những sai lầm trong quá trình sao chép DNA - đột biến - cung cấp phần lớn nguyên liệu thô cho sự thay đổi tiến hóa. Đột biến rất cần thiết cho sự tồn tại lâu dài của sự sống vì chúng là nguồn gốc ban đầu của biến thể di truyền cho phép các loài tiến hóa để đáp ứng với những thay đổi trong môi trường của chúng. Một alen cụ thể của một gen sẽ không được truyền lại cho các thế hệ kế tiếp trừ khi cá thể mang alen đó sống sót và sinh sản. Alen này phải hoạt động kết hợp với nhiều gen khác trong bộ gen nếu không nó sẽ nhanh chóng bị chọn lọc chống lại. Hơn nữa, mức độ và thời gian biểu hiện của gen bị ảnh hưởng bởi vị trí của nó trong bộ gen. Vì những lý do này, gen của một cá thể sinh vật có thể được coi là thành viên tương tác của một nhóm, trong đó có sự phân công lao động nhưng cũng có sự phụ thuộc lẫn nhau mạnh mẽ. Khi đó, bộ gen không chỉ đơn giản là một tập hợp ngẫu nhiên các gen theo thứ tự ngẫu nhiên dọc theo nhiễm sắc thể. Đúng hơn, nó là một tập hợp phức tạp gồm các gen tích hợp, trình tự điều hòa và các yếu tố cấu trúc, xen kẽ với các đoạn DNA không mã hóa rộng lớn có thể có rất ít chức năng trực tiếp. Cả vị trí của gen và trình tự của chúng đều có thể thay đổi trong quá trình tiến hóa, cũng như phạm vi và vị trí của DNA không mã hóa. Tất cả những thay đổi này có thể ảnh hưởng đến kiểu hình của sinh vật. Các nhà sinh học hiện đã giải trình tự bộ gen hoàn chỉnh của một số lượng lớn sinh vật, bao gồm cả con người. Thông tin trong các chuỗi này đang giúp chúng ta hiểu cách thức và lý do các sinh vật khác nhau, cách chúng hoạt động và cách chúng tiến hóa. Sự tiến hóa của bộ gen dẫn đến sự đa dạng sinh học Lĩnh vực tiến hóa phân tử nghiên cứu các cơ chế và hậu quả của sự tiến hóa của các đại phân tử - đặc biệt là axit nucleic (DNA và RNA) và protein. Các nhà tiến hóa phân tử nghiên cứu mối quan hệ giữa cấu trúc gen, protein và chức năng của sinh vật. Họ cũng kiểm tra sự biến đổi phân tử để tái tạo lại lịch sử tiến hóa và nghiên cứu các cơ chế cũng như hậu quả của quá trình tiến hóa. Sinh viên của lĩnh vực này đặt câu hỏi như:Biến thể phân tử cho chúng ta biết gì về chức năng của gen? Tại sao bộ gen của các sinh vật khác nhau có kích thước khác nhau? Những lực lượng tiến hóa nào hình thành các mô hình biến đổi giữa các bộ gen? Và một câu hỏi quan trọng từ góc độ tiến hóa: Làm thế nào để bộ gen có được các chức năng mới? Các nghiên cứu về sự tiến hóa của các axit nucleic và protein cụ thể là công cụ giúp tái tạo lại lịch sử tiến hóa của gen. Cuối cùng, các nhà sinh học tiến hóa phân tử hy vọng giải thích được cơ sở phân tử của sự đa dạng sinh học. Sự tiến hóa của axit nucleic và protein phụ thuộc vào biến thể di truyền do đột biến tạo ra. Một trong nhiều cách mà gen tiến hóa là nhờ sự thay thế nucleotide (sự kết hợp của các đột biến điểm trong quần thể). Ở các gen mã hóa protein, sự thay thế nucleotide đôi khi dẫn đến sự thay thế axit amin có thể làm thay đổi điện tích, cấu trúc và các tính chất vật lý và hóa học khác của protein được mã hóa. Những thay đổi về kiểu hình trong phân tử protein thường ảnh hưởng đến cách thức hoạt động của protein trong cơ thể. Những thay đổi tiến hóa về gen và protein có thể được xác định bằng cách so sánh trình tự nucleotide hoặc axit amin từ các sinh vật khác nhau. Hai chuỗi tiến hóa riêng biệt càng dài thì chúng càng tích lũy nhiều khác biệt (hãy nhớ rằng các gen khác nhau trong cùng một loài tiến hóa với tốc độ khác nhau). Xác định những thay đổi trong trình tự nucleotide hoặc axit amin xảy ra cách đây bao lâu là một bước hữu ích để suy ra nguyên nhân của chúng. Kiến thức về mô hình và tốc độ thay đổi tiến hóa trong một đại phân tử nhất định rất hữu ích trong việc tái tạo lại lịch sử tiến hóa của các nhóm sinh vật. Để so sánh các gen hoặc protein từ các sinh vật Tkhác nhau, các nhà sinh học cần một cách để xác định các phần tương đồng của các đại phân tử. (Nhắc lại ở Phần 22.1 rằng các đặc điểm tương đồng là những đặc điểm chung của hai hoặc nhiều loài được thừa hưởng từ một tổ tiên chung.) Các phần tương đồng của protein có thể được xác định bằng các trình tự axit amin tương đồng của chúng. Và vì trình tự nucleotide mã hóa trình tự axit amin nên khái niệm tương đồng mở rộng xuống cấp độ vị trí nucleotide riêng lẻ. Do đó, một trong những bước đầu tiên trong việc nghiên cứu sự tiến hóa của gen hoặc protein là sắp xếp các vị trí tương đồng trong trình tự axit amin hoặc nucleotide quan tâm. Các gen và protein được so sánh thông qua việc căn chỉnh trình tự. Khi trình tự nucleotide hoặc axit amin của các phân tử từ các sinh vật khác nhau đã được xác định, chúng có thể được so sánh. Các vị trí tương đồng chỉ có thể được xác

định nếu trước tiên chúng ta xác định chính xác các vị trí mất đi và thêm vào đã xảy ra trong các phân tử quan tâm vào thời điểm kể từ khi các sinh vật tách ra khỏi một tổ tiên chung. Một ví dụ giả thuyết đơn giản minh họa kỹ thuật căn chỉnh trình tự này. Trong Hình 24.1, chúng tôi so sánh hai chuỗi axit amin từ các protein tương đồng ở các sinh vật khác nhau.Hai trình tự thoạt đầu có vẻ khác nhau cả về số lượng và đặc điểm nhận dạng axit amin của chúng. Tuy nhiên, nếu chúng ta chèn một khoảng trống sau axit amin đầu tiên trong chuỗi 2 (sau leucine), thì những điểm tương đồng trong hai chuỗi sẽ trở nên rõ ràng. Khoảng trống này thể hiện sự xuất hiện của một trong hai sự kiện tiến hóa: chèn một axit amin vào protein dài hơn hoặc xóa một axit amin trong protein ngắn hơn. Sau khi điều chỉnh sự kiện chèn hoặc xóa này, chúng ta có thể thấy rằng hai trình tự này chỉ khác nhau một axit amin ở vị trí 6 (serine hoặc phenylalanine). Chuyển đến Hoạt động 24.1 Sắp xếp trình tự axit amin Lifel 0e.com/ac24. 1

24.1 Bộ gen được sử dụng như thế nào để nghiên cứu sự tiến hóa? 487 CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 24.1 Sắp xếp trình tự axit amin Sắp xếp trình tự axit amin là cách sắp xếp trình tự protein để xác định các vùng tương đồng giữa các trình tự. Các khoảng trống được chèn vào giữa các gốc axit amin để sắp xếp các gốc tương tự trong cột. Sau đó, sự khác biệt và tương đồng giữa mỗi cặp trình tự liên kết được tóm tắt trong ma trận tương tự. Trình tự DNA tương đồng có thể được sắp xếp theo cách tương tự. |Hai trình tự axit amin có vẻ khá khác nhau... ^ Trình tự 1 â€¢ â€¢ Trình tự 2 â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ . 1 Chuỗi 1 â€¢ â€¢ Y Chuỗi 2 â€¢ â€¢ f f ...nhưng nếu chúng ta chèn một khoảng trống trong Chuỗi 2 thì sẽ có sự căn chỉnh gần như hoàn chỉnh. Với sự liên kết này được thiết lập, chúng ta có thể so sánh các trình tự bổ sung. Trình tự 1 . . Trình tự 2 â€¢ â€¢ Trình tự 3 â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ dpi â€" * * Trình tự 4 â€¢ â€¢ Trình tự 5 â€¢ â€¢ Trình tự 6 â€¢ â € ¢ Thêm một khoảng trống - nghĩa là xác định việc xóa hoặc chèn - căn chỉnh hai chuỗi trong Hình 24.1. Bây giờ, các trình tự bổ sung có thể được thêm vào căn chỉnh theo cách tương tự. Các chuỗi axit amin dài hơn và những chuỗi phân kỳ rộng rãi hơn đòi hỏi phải điều chỉnh phức tạp hơn. Các mô hình rõ ràng (được tích hợp vào các thuật toán máy tính) đã được phát triển để tính đến xác suất tương đối của việc xóa, chèn và thay thế axit amin cụ thể. Sau khi căn chỉnh các trình tự, chúng ta có thể so sánh chúng bằng cách đếm số lượng nucleotide hoặc axit amin khác nhau giữa chúng. Tổng hợp số lượng axit amin giống nhau và khác nhau trong mỗi cặp trình tự cho phép chúng ta xây dựng một ma trận tương tự, ma trận này cho chúng ta thước đo về số lượng thay đổi tối thiểu đã xảy ra kể từ sự phân kỳ của từng cặp sinh vật (xem Hình 24.1) . Đi tới Hoạt động 24.2 Cuộc sống xây dựng ma trận tương tự 0e.com/ac24. 2 Các mô hình tiến hóa trình tự được sử dụng để tính toán sự phân kỳ tiến hóa Quy trình so sánh trình tự được minh họa trong Hình 24.1 đưa ra một số đếm đơn giản về số lượng điểm tương đồng và khác biệt giữa các protein của hai loài. Trong bối cảnh hai trình tự DNA thẳng hàng, chúng ta có thể đếm số lượng khác biệt ở các vị trí nucleotide tương đồng và số đếm này cho biết số lượng thay đổi nucleotide tối thiểu phải xảy ra do hai trình tự này tách ra khỏi trình tự tổ tiên chung. Mặc dù nó rất hữu ích trong việc xác định số lượng thay đổi tối thiểu giữa hai trình tự DNA, nhưng số lượng được cung cấp bởi sự liên kết trình tự gần như chắc chắn đánh giá thấp số lượng thay đổi thực tế đã xảy ra kể từ khi các trình tự phân kỳ. Bất kỳ thay đổi nào được tính trong ma trận tương tự của trình tự DNA có thể là kết quả của nhiều sự kiện thay thế xảy ra ở một vị trí nucleotide nhất định theo thời gian. Như được minh họa trong Hình 24.2,bất kỳ sự kiện nào sau đây có thể có Trình tự được quan sát 1 Trình tự tổ tiên Trình tự được quan sát 2 Thay thế đơn Nhiều lần thay thế trùng hợp Thay thế song song *Thay thế ngược (đảo ngược) 24.2 Nhiều lần thay thế không được phản ánh trong so sánh trình tự theo cặp Hai trình tự được quan sát có nguồn gốc từ một trình tự tổ tiên chung (ở giữa) đã trải qua một loạt sự thay thế. Mặc dù hai trình tự quan sát được chỉ khác nhau ba nucleotide (chữ màu), ba sự khác biệt này là kết quả của tổng số chín thay thế (mũi tên).

488 CHƯƠNG 24 Cá ngừ Sự tiến hóa của gen và bộ gen Gạo Chuỗi bên axit D Axit aspartic E Axit glutamic Chuỗi bên cơ bản H Histidine K Lysine R Arginine Chuỗi bên kỵ nước F Phenylalanine l Isoleucine L Leucine M Methionine V Valine Y Tyrosine W Tryptophan A Alanine Khác C Cysteine HI Proline â– Glutamine N Asparagine â– Serine T Threonine G Glycine Số 1 biểu thị vị trí bất biến trong phân tử cytochrome c (tức là tất cả các sinh vật đều có cùng một axit amin ở vị trí này). Một vị trí như vậy có lẽ đang được lựa chọn thanh lọc mạnh mẽ. Axit amin ở vị trí được đánh dấu bằng đầu mũi tên màu đỏ có chuỗi bên tương tác với nhóm heme. Vị trí trong chuỗi Số lượng axit amin 10 15 20 25 30 T T ở vị trí 1 3 5 5 5 1 3 3 4 1

4 3 2 1 3 3 1 1 2 4 3 4 2 3 4 2 1 4 1 1 2 1 5 1 Con người, tinh tinh G D V E K G K K 1 F 1 M K C S Q C H T V E K G K H K T G P N L H G Khỉ Rhesus G D V E K G K K 1 F 1 M K C S Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Ngựa G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Lừa G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Bò, lợn, cừu G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Chó G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Thỏ G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Cá voi xám G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Chuột túi xám G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L N G Gà,gà tây G D 1 E K G K K 1 F V Q K C S Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Pigeon G D 1 E K G K K 1 F V Q K C S Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Vịt Bắc Kinh G D V E K G K K 1 F V Q K C S Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Rùa chụp G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T V E K G G K H K T G P N L N G Rắn chuông G D V E K G K K 1 F T M K C S Q C H T V E K G G K H K T G P N L H G Bullfrog G D V E K G K K 1 F V Q K C A Q C H T c E K G K H K V G P N L Y G Cá Ngừ G D V A K G K K T F V Q K C A Q C H T V E N G K H K V G P N L W G Dogfish G D V E K G K K V F V Q K C A Q C H T V E N G K H K T G P N L s G Sarnia cynthia (bướm đêm) G N A E N G K K 1 F V Q R C A Q C H T V E A G G K H K V G P N L H G Ruồi vít G D V E K G K K 1 F V Q R C A Q C H T V E A G K H K V G P N L H G Drosophila (ruồi giấm) G D V E K G K K L F V Q R C A Q C H T V E A G K H K V G P N L H G Men làm bánh G S A K K G A T L F K T R C E L C H T V E K G G P H K V G P N L H G Candida krusei (nấm men) G S A K K G A T L F K T R C A E C H T 1 E A G P H K V G P N L H Gspor Neuroa crassa (khuôn) G D S K K G A N L F K T R C A E C H E - N L T Q K 1 G P A L H G Lúa mì G N P D A G A K 1 F K T K C A Q C H T V D A G A - H K Q G P N L H G Hướng Dương G D P T T G A K 1 F K T K C A Q C H T V E K G A - H K Q G P N L N G Đậu Xanh G D S K S G E K 1 F K T K C A Q C H T V D K G A - H K Q G P N L N G Gạo G N P K A G E K 1 F K T K C A Q C H T V D K G A - H K Q G P N L N G Mè G D V K S G E K 1 F K T K C A Q C H T V D K G A - H K Q G P N L N G 24.3 Trình tự axit amin của Cytochrome c Trình tự axit amin trong bảng thu được từ các phân tích của enzyme cytochrome c từ 33 loài thực vật, nấm và động vật. Lưu ý rằng thiếu sự biến đổi giữa các trình tự ở vị trí 70-80, cho thấy rằng vùng này đang được chọn lọc ổn định mạnh mẽ và việc thay đổi trình tự axit amin của nó sẽ làm suy giảm chức năng của protein. Các mô hình phân tử ở phía trên bên trái được tạo ra từ các trình tự này và hiển thị cấu trúc ba chiều của cytochrome cá ngừ và gạo c. Các chuỗi xoắn alpha có màu đỏ và nhóm heme của phân tử có màu vàng. Khoảng trống biểu thị các sự kiện chèn và/hoặc xóa. 20 Tới Media Clip 24.1 Protein phổ biến Lifel 0e.com/mc24.1 xuất hiện ở một vị trí nucleotide nhất định mà không thể được tiết lộ bằng cách đếm đơn giản những điểm tương đồng và khác biệt giữa hai chuỗi DNA: â€¢ Nhiều sự thay thế. Nhiều hơn một thay đổi đã xảy ra tại một vị trí nhất định giữa trình tự tổ tiên và ít nhất một trong các trình tự được quan sát. ™ Sự thay thế trùng hợp. Tại một vị trí nhất định, những sự thay thế khác nhau đã xảy ra giữa trình tự tổ tiên và từng trình tự được quan sát. € Thay thế song song. Sự thay thế tương tự đã xảy ra độc lập giữa trình tự tổ tiên và từng trình tự được quan sát. • Sự thay thế ngược lại (còn gọi là sự đảo ngược).Trong một biến thể của nhiều lần thay thế, sau khi thay đổi ở một vị trí nhất định, lần thay thế tiếp theo đã thay đổi vị trí trở lại trạng thái ban đầu. Để khắc phục việc đếm thiếu sự thay thế, các nhà tiến hóa phân tử đã phát triển các mô hình toán học mô tả trình tự DNA (và protein) tiến hóa như thế nào. Những mô hình này tính đến tốc độ thay đổi tương đối từ nucleotide này sang nucleotide khác; ví dụ, sự chuyển đổi (sự thay đổi giữa hai purin, A G hoặc giữa pyrimidine, CoT) xảy ra thường xuyên hơn sự chuyển đổi (một purine được thay thế bằng pyrimidine hoặc ngược lại). Những mô hình này cũng bao gồm các tham số như tốc độ thay thế khác nhau giữa các phần khác nhau của gen và tỷ lệ của từng nucleotide có trong một trình tự nhất định. Khi các tham số như vậy đã được ước tính, mô hình được sử dụng để hiệu chỉnh cho nhiều thay thế, thay thế trùng khớp, thay thế song song và thay thế ngược. Ước tính sửa đổi tính đến tổng số lần thay thế có thể xảy ra giữa hai chuỗi, hầu như luôn lớn hơn số lượng khác biệt quan sát được.


GDVEKGKKIFIMKCSQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFIMKCSQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDIEKGKKIFVQKCSQCHTVEKGGKH
GDIEKGKKIFVQKCSQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCSQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFTMKCSQCHTVEKGGKH
GDVEKGKKIFVQKCAQCHTCEKGGKH
GDVAKGKKTFVQKCAQCHTVENGGKH
GDVEKGKKVFVQKCAQCHTVENGGKH
GNAENGKKIFVQRCAQCHTVEAGGKH
GNADNGKKIFVQRCAQCHTVEAGGKH
GDVEKGKKIFVQRCAQCHTVEAGGKH
GDVEKGKKLFVQRCAQCHTVEAGGKH
GSAKKGATLFKTRCELCHTVEKGGPH
GSAKKGATLFKTRCAECHTIEAGGPH
GDSKKGANLFKTRCAECH--E-NLTG

24.1 Bộ gen được sử dụng như thế nào để nghiên cứu sự tiến hóa? 489 C \ Nhiều axit amin tại một vị trí cho thấy có nhiều sự thay đổi. Các dư lượng thay thế có thể có chức năng tương đương hoặc được chọn cho các chức năng khác nhau, v _ ^ ,_ y 35 40 V 45 50 55 60 65 Bất biến f _ A _ ^ 70 75 80 85 90 95 100 104 332 132 1336123 1251225332515452253 11 311 1 1 111 1 T 1 1 1 315122 1692172223222644 54 L F G R K T G Q A P G Y S Y T A A N K N K G 1 IWGE D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A P G Y S Y T A A N K N K G 1 IWGE D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A P G F T Y T D A N K N K G 1 T W K E T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A P G F S Y T D A N K N K G 1 T W K E E T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A P G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E E T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A P G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E E T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A V G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A V G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E E T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A P G F T Y T D A N K N K G 1 IWGE D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A E G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A E G F S Y T D A N K N K G 1 T W G E D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A E G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E D T L M E Y L E N P K L 1 G R K T G Q A E G F S Y T E A N K N K G 1 T W G E T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A V GY S Y T A A N K N K G 1 1 WG D D T L M E Y L E N P K L 1 G R K T G Q A A G F S Y T D A N K N K G 1 T WG E D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A E G Y S Y T D A S K N K G 1 V W N N D T L M E Y L E N P K L F G R K T G Q A Q G F S Y T D A S K N K G 1 T WQQ E T L R 1 Y L E N P K F Y G R K T G Q A P G F S Y S N A N K A K G 1 T WG D D T L F E Y L E N P K F F G R K T G Q A P G F S Y S N A N K A K G 1 T WQ D D T L F E Y L E N P K L F G R K T G Q A A G F A Y T N A N K A K G 1 T WQ D D T L F E Y L E N P K L 1 G R K T G Q A A G F A Y T N A N K A K G 1 T WQ D D T L F E Y L E N P K 1 F G R H S G Q A Q G Y S Y T D A N 1 K K N V L W D E N N M S E Y L T N P K 1 F S R H S G Q A Q G Y S Y T D A N K R A G V E W A E P T M S D Y L E N P K L F G R K T G Q A D G Y A Y T D ANKQKG 1 TWDE N T L F E Y L E N P K L F G R Q S GST A G Y S Y S A A N K N K A V E W E N T L Y D Y L L N P K L F G R Q S G T T A G Y S Y S A A N K N M A V 1 W E N T L Y D Y L L N P K L F G R Q S G T T A G Y S Y S T A N K N M A V 1 W E K T L Y D Y L L N P K L F G R Q S G T T P G Y S Y S T ADKNMAV IW E E N T L Y D Y L L N P K L F G R Q S G T T P G Y S Y S A A N KNMAV IWGE N T L Y D Y L L N P K K Y 1 Q_ G T K M 1 F V G 1 K K K E R A D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F V G 1 K K K E R A D L 1 A Y L K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K T E R E D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K T E R E D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K G E R E D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K T G E R A D L 1 A Y L K K A T K E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K D E R A D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K G E R A D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K G E R A D L 1 A Y L K K A T N E K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K S E R V D L 1 A Y L K D A T S K K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K A E R A D L1 A Y L K Q A T A K K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K S E R A D L 1 A Y L K D A T A K K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K A E R A D L 1 A Y L K D A T S K K Y 1 P G T K M V F T G L S K K K E R T N L 1 A Y L K E K T A K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K G E R Q D L 1 A Y L K S A C S K K Y 1 P G T K M 1 F A G 1 K K K G E R Q D L V A Y L K S A T S K Y 1 P G T K M 1 F A G L K K K S E R Q D L 1 A Y L K K T A S K Y 1 P G T K M V F A G L K K A N E R A D L 1 A Y L K E S T K K Y 1 P G T K M V F A G L K K A N E R A D L 1 A Y L K Q A T K K Y 1 P G T K M 1 F A G L K K P N E R G D L 1 A Y L K S A T K K Y 1 P G T K M 1 F A G L K P N E R G D L 1 A Y L K S A T K K Y 1 P G T K M A F G G L K K E K D R N D L 1 T Y L K K A C E K Y 1 P G T K M A F G G L K K A K D R N D L V T Y M L E A S K K Y 1 P G T K M A F G G L K K D K D R N D 1 1 T F M K E A T A K Y 1 P G T K M V F P G L K K P Q D R A D L 1 A Y L K K A T S S K Y 1 P G T K M V F P G L K K P Q E R A D L 1 A Y L K T S T A K Y 1 P G T K M V F P G L K K P Q D R A D L 1 A Y L K E S T A K Y 1 P G T K M V F P G L K K P Q E R A D L 1 S Y L K E A T S K Y 1 P G T K M V F P G L K K P Q D R A D L 1 A Y L K E A T A Khi thông tin trình tự có sẵn cho ngày càng có nhiều gen trong cơ sở dữ liệu ngày càng mở rộng, sự sắp xếp trình tự có thể được mở rộng trên nhiều trình tự tương đồng và số lượng chèn, xóa và thay thế tối thiểu có thể được tổng hợp trên các gen tương đồng của toàn bộ nhóm sinh vật. Cơ sở dữ liệu tương tự đã được xây dựng cho các protein tương đồng. Hình 24.3 cho thấy dữ liệu liên kết về trình tự protein cytochrome c ở 33 loài động vật, thực vật và nấm. Thông tin như vậy được sử dụng rộng

rãi trong việc xác định mối quan hệ tiến hóa giữa các loài. Các nghiên cứu thực nghiệm kiểm tra sự tiến hóa phân tử một cách trực tiếp. Mặc dù các nhà tiến hóa phân tử thường quan tâm đến các gen và protein tiến hóa tự nhiên, nhưng sự tiến hóa phân tử cũng có thể được quan sát trực tiếp trong phòng thí nghiệm. Càng ngày, các nhà sinh học tiến hóa càng nghiên cứu tiến hóa bằng thực nghiệm. Bởi vì tỷ lệ thay thế liên quan đến thời gian thế hệ hơn là thời gian tuyệt đối, hầu hết các thí nghiệm này sử dụng các sinh vật đơn bào hoặc virus có thế hệ ngắn. Virus, vi khuẩn và sinh vật nhân chuẩn đơn bào (chẳng hạn như nấm men) có thể được nuôi cấy với số lượng lớn trong phòng thí nghiệm và nhiều sinh vật trong số này có thể tiến hóa nhanh chóng. Trong trường hợp một số virus RNA, tỷ lệ thay thế tự nhiên có thể cao tới 1 thay thế trên 1.000 nucleotide mỗi thế hệ. Do đó, ở một loại virus có vài nghìn nucleotide, trung bình mỗi thế hệ sẽ có một hoặc nhiều sự thay thế và những thay đổi này có thể dễ dàng được xác định bằng cách giải trình tự toàn bộ bộ gen của virus (vì kích thước nhỏ của nó). Thời gian thế hệ có thể chỉ kéo dài hàng chục phút (thay vì hàng năm hoặc hàng thập kỷ như ở nhiều loài động vật), vì vậy các nhà sinh học có thể quan sát trực tiếp quá trình tiến hóa phân tử đáng kể trong một quần thể được kiểm soát trong nhiều ngày, tuần hoặc tháng.Một ví dụ về nghiên cứu tiến hóa thực nghiệm được thể hiện trong Hình 24.4. Paul Rainey và Michael Travisano muốn xem xét nguyên nhân tiềm tàng của bức xạ thích ứng, vốn là nguồn chính của đa dạng sinh học (xem Phần 23.5). Mặc dù Rainey và Travisano rõ ràng không thể điều khiển động vật bằng thực nghiệm trong nhiều triệu năm, nhưng họ có thể kiểm tra ý tưởng rằng môi trường không đồng nhất với các hốc trống sẽ dẫn đến bức xạ thích ứng bằng cách điều khiển thực nghiệm một dòng vi khuẩn. Rainey và Travisano đã cấy vào một số bình chứa môi trường nuôi cấy cùng chủng vi khuẩn Pseudomonas fluorescens. Sau đó, họ rung chuyển một số nền văn hóa để duy trì một môi trường đồng nhất liên tục. Họ để người khác yên (văn hóa tĩnh), cho phép họ phát triển về mặt không gian

490 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen NVESTIGATINGLIFE 24.4 Sự tiến hóa trong môi trường không đồng nhất Paul Rainey và Michael Travisano đã nuôi cấy vi khuẩn tiến hóa nhanh Pseudomonas fluorescens trong môi trường đồng nhất và không đồng nhất để kiểm tra mối quan hệ giữa sự đa dạng về kiểu hình, sự phân kỳ phân tử và sự biến đổi môi trường.3 GIẢ THUYẾT Không đồng nhất môi trường thuận lợi hơn cho sự tiến hóa của sự đa dạng về kiểu hình so với môi trường đồng nhất. Phương pháp Một khuẩn lạc Pseudomonas fluorescens (tất cả đều thuộc một kiểu gen) được sử dụng để cấy vào nhiều chủng cấy tái bản. f T T T J T 1 T T l / \ Một nửa số nền văn hóa nhân rộng được giữ ở trạng thái tĩnh, cho phép nhiều môi trường địa phương khác nhau phát triển. v. . . w (\ Nửa còn lại của môi trường nuôi cấy được lắc, giữ cho các điều kiện môi trường đồng nhất trong toàn bộ môi trường. Kết quả Trong các bình lắc, hình thái tổ tiên vẫn tồn tại; môi trường đồng nhất không dẫn đến sự đa dạng về hình thái. Trong các bình tĩnh, hai hình thái mới Phân tích phân tử cho thấy các đột biến tạo ra các kiểu hình này phát sinh trong cả môi trường nuôi cấy lắc và nuôi cấy tĩnh, nhưng các đột biến không tồn tại trong môi trường đồng nhất (lắc) vì các kiểu hình mà chúng tạo ra là bất lợi về mặt chọn lọc. trong các điều kiện đồng nhất. Hình thái tổ tiên (mịn màng) â€œBộ trải nếp nhăn â€ hình thái â€œBộ trải mờâ€ hình thái KẾT LUẬN Sự thay đổi và đa dạng hóa kiểu hình được tăng cường trong một môi trường không đồng nhất. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu I NVESTIGATINGLIFE. aRainey , P. B. và M. Travisano. 1998. Nature 394: 69-72. môi trường khác biệt.Trong môi trường nuôi cấy tĩnh, môi trường trên bề mặt môi trường khác với môi trường trên thành bình và các phần của môi trường không chạm vào bất kỳ môi trường nào. các bề mặt. Khi quá trình nuôi cấy bắt đầu, kiểu hình tổ tiên của vi khuẩn tạo ra kiểu hình khuẩn lạc trơn tru, mà các nhà nghiên cứu gọi là "hình thái trơn tru". Tuy nhiên, chỉ trong vài ngày, các nền văn hóa tĩnh đã phát triển một cách nhất quán và độc lập hai hình thái khác: một "máy rải nếp nhăn". và một "bộ trải mờ." Các nhà nghiên cứu xác định rằng hai hình thái mới có cơ sở di truyền và có khả năng thích nghi vượt trội trong một số môi trường nhất định được tìm thấy trong môi trường nuôi cấy tĩnh. Ví dụ: "máy rải nếp nhăn" các tế bào bám chặt vào nhau cũng như với các bề mặt và do đó có thể tạo thành một tấm thảm trên bề mặt môi trường, nơi chúng có thể cạnh tranh thành công để giành oxy. Trình tự DNA của bộ gen của những hình thái này cho thấy các kiểu hình giống nhau đã tiến hóa lặp đi lặp lại trong các nền văn hóa tĩnh khác nhau và nhiều sự thay thế khác nhau có thể tạo ra các kiểu hình giống nhau. Ngược lại, các nền văn hóa lắc đồng nhất không cho thấy có sự thay đổi nào về kiểu hình. Những đột biến tương tự xảy ra ở những nền văn hóa bị rung chuyển,nhưng chúng không tồn tại lâu dài

vì các kiểu hình mới mà chúng tạo ra bất lợi về mặt chọn lọc (tức là kém phù hợp hơn) dưới điều kiện "bị lung lay"; điều kiện môi trường. Các nghiên cứu tiến hóa phân tử thực nghiệm được sử dụng cho nhiều mục đích khác nhau và đã mở rộng đáng kể khả năng của các nhà sinh học tiến hóa trong việc kiểm tra các khái niệm tiến hóa.

24.2 Bộ gen tiết lộ điều gì về quá trình tiến hóa? 491 và các nguyên tắc. Các nhà sinh học hiện nay thường xuyên nghiên cứu quá trình tiến hóa trong phòng thí nghiệm và như chúng ta sẽ thấy ở phần sau của chương này, họ có thể sử dụng các kỹ thuật tiến hóa trong ống nghiệm để tạo ra các phân tử mới thực hiện các chức năng mới dùng trong công nghiệp và dược phẩm. TÓM TẮT Bộ gen của tất cả các sinh vật tiến hóa theo thời gian. Những thay đổi tiến hóa có thể được phát hiện bằng cách so sánh trình tự axit nucleic và protein của các loài khác nhau. Các nghiên cứu thực nghiệm về tiến hóa phân tử cho phép các nhà sinh học nghiên cứu nhiều quá trình tiến hóa trực tiếp trong điều kiện được kiểm soát. • Làm thế nào để các nhà sinh học sắp xếp các chuỗi nucleotide và axit amin mà họ muốn so sánh và làm cách nào để họ xác định số lượng thay đổi tối thiểu đã xảy ra giữa các cặp trình tự sắp xếp thẳng hàng? Xem trang 486-487 và Hình 24.1 â€¢ Giải thích tại sao số lượng khác nhau về nucleotide giữa hai trình tự lại đánh giá thấp số lượng thay thế nucleotide thực tế kể từ khi các trình tự phân kỳ. Xem Hình 24.2 Chúng ta đã thấy rằng các nhà tiến hóa phân tử có thể quan sát trực tiếp sự tiến hóa của bộ gen theo thời gian, so sánh bộ gen của các sinh vật khác nhau và tái tạo lại những thay đổi đã xảy ra trong quá trình tiến hóa của chúng. Bây giờ chúng ta hãy chuyển sang câu hỏi bộ gen thay đổi như thế nào và xem xét một số hậu quả của những thay đổi đó. Bộ gen tiết lộ điều gì về quá trình tiến hóa? Đột biến, như chúng ta đã thấy ở Phần 15.1, là bất kỳ sự thay đổi nào trong vật liệu di truyền. Sự thay thế nucleotide là sản phẩm của một loại đột biến được đưa vào quần thể. Nhiều sự thay thế nucleotide không ảnh hưởng đến kiểu hình, ngay cả khi sự thay đổi xảy ra ở gen mã hóa protein, bởi vì hầu hết các axit amin được quy định bởi nhiều hơn một codon (xem Hình 14.6). Một sự thay thế không làm thay đổi axit amin được mã hóa được gọi là sự thay thế đồng nghĩa hoặc sự thay thế im lặng (Hình 24.5A). Sự thay thế đồng nghĩa không ảnh hưởng đến chức năng của protein (mặc dù chúng có thể có những tác dụng khác, như được mô tả trong Phần 15.1) và do đó ít có khả năng chịu sự chọn lọc tự nhiên hơn các loại thay thế khác. Một sự thay thế nucleotide làm thay đổi trình tự axit amin được mã hóa bởi một gen được gọi là sự thay thế không đồng nghĩa hoặc sự thay thế tên lửa (Hình 24.5B). Nói chung, sự thay thế không đồng nghĩa có thể gây hại cho sinh vật. Nhưng không phải sự thay thế axit amin nào cũng làm thay đổi hình dạng và điện tích của protein (và do đó làm thay đổi các đặc tính chức năng của nó), do đó một số thay thế không đồng nghĩa cũng có thể trung tính có chọn lọc (hoặc gần như vậy). Ngược lại, sự thay thế axit amin mang lại lợi ích cho sinh vật sẽ dẫn đến sự lựa chọn tích cực cho sự thay thế không đồng nghĩa tương ứng. UUA ACU UUA Thay thế đồng nghĩa t t t UUG ACA CUA UUA Thay thế không đồng nghĩa \ UGG 1 GGA 1 uuc UGA AGA Dừng dịch <9 Sự thay thế này sẽ tạo ra protein không hoàn chỉnh. v _ _ _ năm 24.5 Khi một nucleotide thực hiện hoặc không tạo ra sự khác biệt (A) Sự thay thế đồng nghĩa (im lặng) không làm thay đổi axit amin được chỉ định và không ảnh hưởng đến chức năng protein; sự thay thế như vậy khó có thể chịu sự chọn lọc tự nhiên. (B) Sự thay thế không đồng nghĩa (tên lửa) làm thay đổi trình tự axit amin và có thể có ảnh hưởng (thường có hại) đến chức năng protein; sự thay thế như vậy là mục tiêu của chọn lọc tự nhiên. Các nhà điều tra đã đo được tỷ lệ thay thế nucleotide không đồng nghĩa trung bình ở một số gen mã hóa protein của động vật có vú vào khoảng 0,9 lần thay thế trên mỗi vị trí trong một tỷ năm. Sự thay thế đồng nghĩa ở những gen này xảy ra thường xuyên hơn khoảng năm lần so với sự thay thế không đồng nghĩa. Nói cách khác, tỷ lệ thay thế cao nhất ở những vị trí nucleotide không làm thay đổi axit amin được biểu hiện (Hình 24.6). Tỷ lệ thay thế thậm chí còn cao hơn ở các gen giả, vốn là các bản sao kép, không có chức năng của gen. Pseudogenes Sự thay thế đồng nghĩa Sự thay thế không đồng nghĩa Tỷ lệ thay thế cao khi những thay đổi ít ảnh hưởng đến chức năng. ...và ở mức thấp khi sự thay thế làm thay đổi axit amin được biểu hiện. 12 3 4 Số lần thay thế trên mỗi vị trí nucleotide trong một tỷ năm 24.6 Tỷ lệ thay thế khác nhau Tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa thường thấp hơn nhiều so với tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và tỷ lệ thay thế ở các gen giả. Mẫu này phản ánh các mức độ khác nhau của các ràng buộc chức năng.Mẫu này phản ánh các mức độ khác nhau của các ràng buộc chức năng.Mẫu này phản ánh các mức độ khác nhau của các ràng buộc chức năng.

492 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen Hầu hết các quần thể tự nhiên đều chứa đựng nhiều biến thể di truyền hơn mức chúng ta mong đợi để tìm ra liệu biến thể di truyền có bị ảnh hưởng chỉ bởi chọn lọc tự nhiên hay không. Khám phá này, kết hợp với kiến thức rằng nhiều đột biến không làm thay đổi chức năng phân tử, đã kích thích sự phát triển của lý thuyết trung lập về tiến hóa phân tử. Phần lớn sự tiến hóa là trung lập Năm 1968, Motoo Kimura đề xuất lý thuyết trung lập về tiến hóa phân tử. Kimura cho rằng, ở cấp độ phân tử, phần lớn các biến thể mà chúng tôi quan sát thấy ở hầu hết các quần thể đều có tính trung tính có chọn lọc; nghĩa là chúng không mang lại lợi thế cũng như bất lợi cho người mang chúng. Những biến thể trung tính này tích lũy thông qua sự trôi dạt di truyền hơn là thông qua chọn lọc tích cực. Tốc độ cố định các đột biến trung tính do trôi dạt di truyền không phụ thuộc vào quy mô quần thể. Để biết lý do tại sao lại như vậy, hãy xem xét một quần thể lưỡng bội có kích thước N và tỷ lệ đột biến trung tính /n (mu) trên mỗi giao tử trong mỗi thế hệ tại một locus. Số lượng đột biến mới trung bình sẽ là p x 2 N, vì có 2 N bản sao gen có thể đột biến. Xác suất để một đột biến nhất định sẽ được cố định chỉ bằng sự trôi dạt là tần số của nó, bằng 1 / (2 N) đối với một đột biến mới phát sinh. Ta có thể nhân hai số hạng này để có được tốc độ cố định m của các đột biến trung tính (m) trong một quần thể N cá thể cho trước: m ~ 2N/-/ 2 N Do đó tốc độ cố định m của các đột biến trung tính chỉ phụ thuộc vào tỷ lệ đột biến trung tính p và không phụ thuộc vào quy mô dân số. Một đột biến nhất định có nhiều khả năng xuất hiện trong một quần thể lớn hơn là trong một quần thể nhỏ, nhưng bất kỳ đột biến nào xuất hiện đều có nhiều khả năng trở thành cố định trong một quần thể nhỏ. Hai ảnh hưởng này của quy mô quần thể triệt tiêu lẫn nhau, do đó tốc độ cố định của các đột biến trung tính bằng với tỷ lệ đột biến (tức là m= jn). Miễn là tốc độ đột biến cơ bản không đổi, các đại phân tử tiến hóa trong các quần thể riêng biệt sẽ phân kỳ với nhau trong những thay đổi trung tính với tốc độ không đổi. Các nhà điều tra đã xác nhận rằng tốc độ tiến hóa của các gen và protein cụ thể thường tương đối ổn định theo thời gian và do đó có thể được sử dụng như một "đồng hồ phân tử". Như chúng tôi đã mô tả trong Phần 22.3, đồng hồ phân tử có thể được sử dụng để tính toán thời gian phân kỳ tiến hóa giữa các loài. Mặc dù phần lớn biến thể di truyền mà chúng ta quan sát thấy trong quần thể là kết quả của quá trình tiến hóa trung tính, nhưng lý thuyết trung lập không ngụ ý rằng hầu hết các đột biến không ảnh hưởng đến sinh vật. Nhiều đột biến không bao giờ được quan sát thấy trong quần thể vì chúng gây chết người hoặc gây bất lợi mạnh mẽ cho sinh vật và do đó nhanh chóng bị loại khỏi quần thể thông qua chọn lọc tự nhiên. Tương tự, các đột biến mang lại lợi thế chọn lọc có xu hướng nhanh chóng được cố định trong quần thể, do đó chúng cũng không dẫn đến sự biến đổi ở cấp độ quần thể. Tuy nhiên, ở bất kỳ quần thể nào, một số vị trí axit amin sẽ không đổi dưới sự chọn lọc tinh khiết,một số khác sẽ thay đổi do sự trôi dạt di truyền trung tính, và một số khác nữa sẽ khác nhau giữa các loài do kết quả của sự chọn lọc tích cực đối với sự thay đổi. Làm thế nào có thể phân biệt được các quá trình tiến hóa này? Sự chọn lọc tích cực và tinh khiết có thể được phát hiện trong bộ gen Như chúng ta vừa thấy, sự thay thế trong gen mã hóa protein có thể là đồng nghĩa hoặc không đồng nghĩa, tùy thuộc vào việc chúng có thay đổi trình tự axit amin thu được của protein hay không. Tỷ lệ tương đối của sự thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa dự kiến sẽ khác nhau ở các vùng gen đang tiến hóa trung tính, dưới sự chọn lọc tích cực để thay đổi hoặc không thay đổi trong quá trình chọn lọc tinh chế. â € ¢ Nếu một axit amin nhất định trong protein có thể là một trong nhiều lựa chọn thay thế (mà không làm thay đổi chức năng của protein), thì việc thay thế axit amin là trung tính đối với khả năng thích ứng của sinh vật. Trong trường hợp này, tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa trong trình tự DNA tương ứng được cho là rất giống nhau, do đó tỷ lệ của hai tỷ lệ này phải gần bằng 1. Nếu một vị trí axit amin nhất định được chọn lọc tích cực cho thay đổi, tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa quan sát được dự kiến sẽ vượt quá tỷ lệ thay thế đồng nghĩa trong trình tự DNA tương ứng. • Nếu một vị trí axit amin nhất định đang được chọn lọc tinh khiết thì tỷ lệ thay thế đồng nghĩa quan sát được dự kiến sẽ cao hơn nhiều so với tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa trong trình tự DNA tương ứng. Bằng cách so sánh trình tự gen mã hóa các protein tương đồng từ nhiều loài, các nhà khoa học có thể xác định lịch sử và thời gian của các thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa. Thông tin này có thể được ánh xạ trên cây phát sinh gen, như chúng ta đã thấy trong Chương 22. Các vùng gen đang tiến hóa dưới sự chọn lọc trung tính, tinh lọc hoặc tích cực có thể được xác định bằng cách so sánh tính chất và tốc độ thay thế trên cây phát sinh gen. Một nghiên cứu về sự tiến hóa của lysozyme minh họa cách thức và lý do tại sao các vị trí axit amin cụ thể có thể ở các chế độ chọn lọc khác nhau (Hình 24.7). Enzim lysozyme (xem Hình 3.9) được tìm thấy ở hầu hết các loài động vật. Nó được sản xuất trong nước mắt, nước bọt và sữa của động vật có vú và trong lòng trắng (lòng

trắng) của trứng chim. Lysozyme tiêu hóa thành tế bào của vi khuẩn, làm vỡ và tiêu diệt chúng. Do đó, nó đóng vai trò quan trọng như tuyến phòng thủ đầu tiên chống lại vi khuẩn xâm nhập. Hầu hết các loài động vật tự vệ chống lại vi khuẩn bằng cách tiêu hóa chúng, đó có lẽ là lý do tại sao hầu hết các loài động vật đều có lysozyme. Một số động vật cũng sử dụng lysozyme trong quá trình tiêu hóa thức ăn. Ở động vật có vú, một phương thức tiêu hóa gọi là lên men ruột trước đã tiến hóa hai lần. Ở động vật có vú có phương thức tiêu hóa này, ruột trước - thực quản sau hoặc dạ dày - đã được chuyển thành một buồng trong đó vi khuẩn phân hủy vật chất thực vật ăn vào bằng cách lên men.Các nhà lên men ruột trước có thể chiết xuất chất dinh dưỡng từ xenlulo khó tiêu hóa, chiếm tỷ lệ lớn trong mô thực vật. Quá trình lên men của ruột trước tiến hóa độc lập ở động vật nhai lại (một nhóm động vật có vú có móng bao gồm cả gia súc) và ở một số loài khỉ ăn lá, chẳng hạn như voọc. Caro-Beth Stewart biết rằng những sự kiện tiến hóa này diễn ra độc lập vì cả voọc và động vật nhai lại đều có họ hàng gần không phải là động vật lên men ruột trước.

24.2 Bộ gen tiết lộ điều gì về quá trình tiến hóa? 493 NVESTIGATINGLIFE ^^^ ^^ ^^ ^^ ^^^ 24.7 Tiến hóa phân tử hội tụ Voọc (một nhóm khỉ) và gia súc chỉ có quan hệ họ hàng xa nhưng cả hai đều tiến hóa quá trình lên men ruột trước. Chúng biểu hiện độc đáo enzyme lysozyme trong dạ dày (ruột trước) để hỗ trợ phá vỡ vi khuẩn có liên quan đến quá trình lên men. Stewart và các đồng nghiệp đã so sánh trình tự gen của lysozyme ở động vật có vú có và không có quá trình lên men ruột trước để xem liệu có sự hội tụ trong các chuỗi axit amin tiến hóa độc lập của lysozyme ở voọc và gia súc hay không. sự thích nghi cho quá trình lên men ruột trước trong trình tự axit amin của lysozyme. Phương pháp 1 . Phân lập và giải trình tự lysozyme từ hai loài động vật có vú có quan hệ họ hàng xa với quá trình lên men ruột trước (voọc và gia súc) cũng như các động vật có vú khác có quan hệ gần gũi hơn với voọc hoặc gia súc nhưng không lên men ruột trước. Quá trình lên men của ruột trước (lysozyme biểu hiện trong dạ dày) Voọc Khỉ đầu chó Con người Gia súc Ngựa L L L L 80 60 40 20 Hiện tại Hàng triệu năm trước 2. Lập bảng phân tích sự khác biệt theo cặp trong trình tự axit amin. Vẽ biểu đồ thay đổi axit amin trên cây phát sinh loài và đếm số điểm tương đồng hội tụ giữa mỗi cặp loài. Các kết quả sau đó có thể được vẽ dưới dạng ma trận. Kết quả Ma trận cho thấy số lượng các cặp axit amin khác nhau phía trên đường chéo và số điểm tương đồng hội tụ bên dưới đường chéo. Lysozyme của voọc và bò hội tụ 5 loại axit amin. Voọc Khỉ đầu chó Người Chuột Gia súc Voọc ngựa \ 14 18 38 32 65 Khỉ đầu chó 0 14 33 39 65 Người 0 1 37 41 64 Chuột 0 1 0 55 64 Gia súc 5 0 0 0 71 Ngựa 0 0 0 0 1 KẾT LUẬN Trình tự lysozyme của cả hai các loài có quá trình lên men ở ruột trước chiếm phần lớn sự thay thế axit amin hội tụ được quan sát thấy ở những loài này, chứng tỏ sự hội tụ phân tử liên quan đến sự tiến hóa độc lập của quá trình lên men ở ruột trước. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aStewart, C.-B. et al. 1987. Thiên nhiên 330: 401-404. Trong cả hai dòng lên men ruột trước, lysozyme đã được biến đổi để đóng một vai trò mới, không có tính phòng thủ. Lysozyme này phá vỡ một số vi khuẩn sống ở ruột trước, giải phóng các chất dinh dưỡng được chuyển hóa bởi vi khuẩn, sau đó động vật có vú sẽ hấp thụ. Cần bao nhiêu thay đổi trong phân tử lysozyme để cho phép nó thực hiện chức năng này trong điều kiện có các enzyme tiêu hóa và điều kiện axit của ruột trước của động vật có vú? Để trả lời câu hỏi này, Stewart và các đồng nghiệp của cô đã so sánh trình tự mã hóa lysozyme ở các loài lên men ruột trước với các trình tự ở một số họ hàng không lên men của chúng. Họ xác định loại axit amin nào khác nhau và loại nào được chia sẻ giữa các loài,cũng như tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa ở các gen lysozyme trong suốt lịch sử tiến hóa của các loài được lấy mẫu. Đối với nhiều vị trí axit amin của lysozyme, tỷ lệ thay thế đồng nghĩa trong trình tự gen tương ứng cao hơn nhiều so với tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa. Quan sát này chỉ ra rằng nhiều axit amin tạo nên lysozyme đang tiến hóa dưới sự chọn lọc tinh chế. Nói cách khác, có sự chọn lọc chống lại sự thay đổi của protein ở những vị trí này và do đó, các axit amin quan sát được phải rất quan trọng đối với chức năng lysozyme. Ở các vị trí khác, một số axit amin khác nhau hoạt động tốt như nhau và các trình tự gen tương ứng có tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa tương tự nhau. Phát hiện nổi bật nhất là sự thay thế axit amin trong lysozyme xảy ra với tỷ lệ cao hơn nhiều ở dòng dõi dẫn đến voọc so với bất kỳ dòng linh trưởng nào khác. Tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa cao ở gen lysozyme của voọc cho thấy lysozyme đã trải qua thời kỳ thay đổi nhanh chóng trong việc thích nghi với ruột trước của voọc. Hơn nữa, lysozyme của voọc và gia súc có chung 5 axit amin thay thế độc nhất, tất cả đều nằm trên bề mặt của phân tử lysozyme, cách xa vị trí hoạt động của enzyme. Hai trong số những sự thay thế chung này

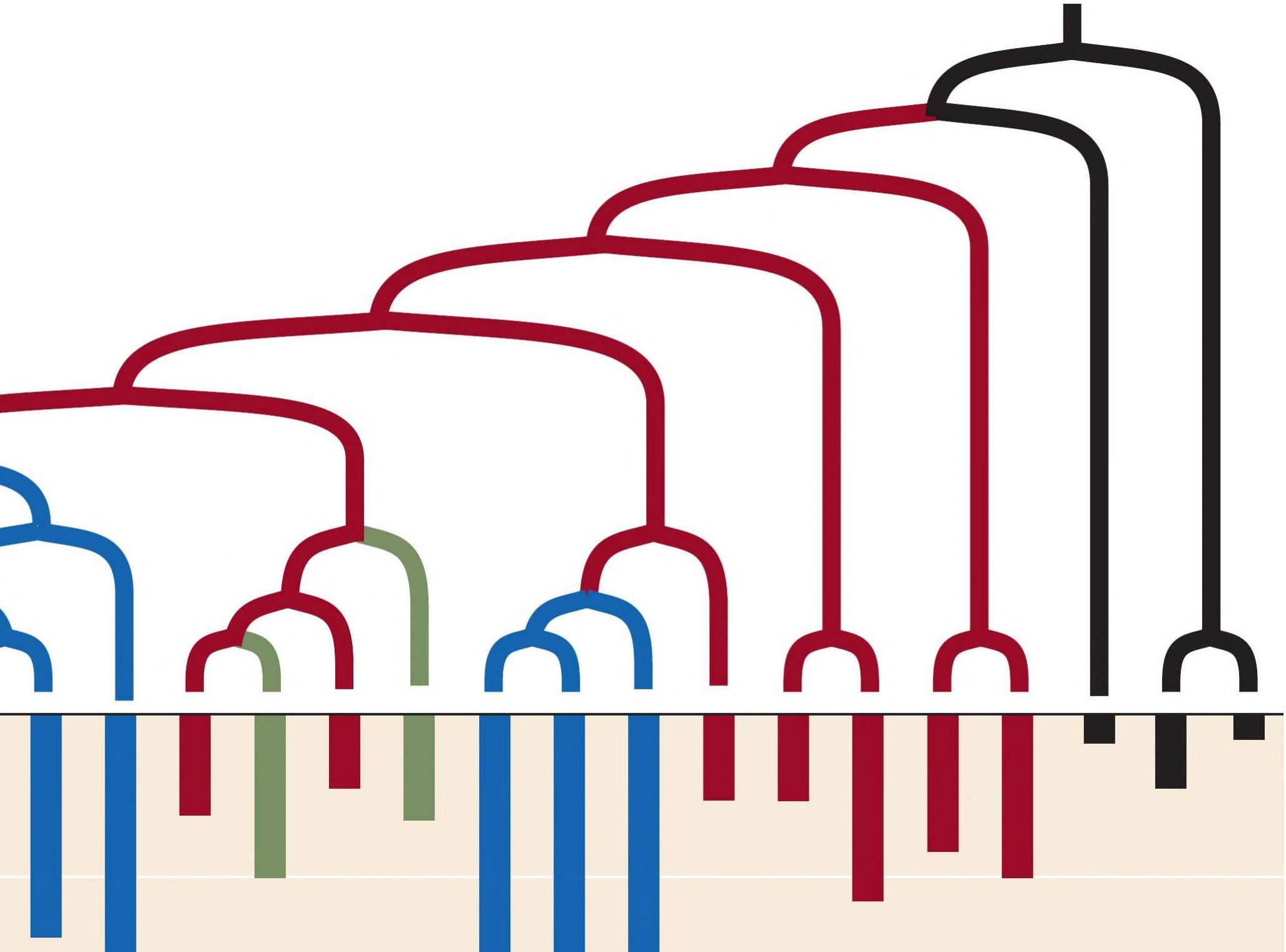
liên quan đến sự thay đổi từ arginine thành lysine, làm cho protein có khả năng chống lại sự tấn công của enzyme pepsin trong dạ dày tốt hơn. Bằng cách hiểu ý nghĩa chức năng của việc thay thế axit amin, các nhà tiến hóa phân tử có thể giải thích những thay đổi quan sát được trong trình tự axit amin dưới dạng những thay đổi trong chức năng của protein. Một lượng lớn bằng chứng hóa thạch, hình thái và phân tử cho thấy voọc và động vật nhai lại không có chung tổ tiên gần đây. Tuy nhiên, lysozyme của voọc và động vật nhai lại có chung một số axit amin mà cả động vật có vú không chia sẻ với lysozyme của họ hàng gần hơn của chúng. Lysozyme của hai loài động vật có vú nàylysozyme của voọc và gia súc có 5 axit amin thay thế độc nhất, tất cả đều nằm trên bề mặt của phân tử lysozyme, cách xa vị trí hoạt động của enzyme. Hai trong số những sự thay thế chung này liên quan đến sự thay đổi từ arginine thành lysine, làm cho protein có khả năng chống lại sự tấn công của enzyme pepsin trong dạ dày tốt hơn. Bằng cách hiểu ý nghĩa chức năng của việc thay thế axit amin, các nhà tiến hóa phân tử có thể giải thích những thay đổi quan sát được trong trình tự axit amin dưới dạng những thay đổi trong chức năng của protein. Một lượng lớn bằng chứng hóa thạch, hình thái và phân tử cho thấy voọc và động vật nhai lại không có chung tổ tiên gần đây. Tuy nhiên, lysozyme của voọc và động vật nhai lại có chung một số axit amin mà cả động vật có vú không chia sẻ với lysozyme của họ hàng gần hơn của chúng. Lysozyme của hai loài động vật có vú nàylysozyme của voọc và gia súc có 5 axit amin thay thế độc nhất, tất cả đều nằm trên bề mặt của phân tử lysozyme, cách xa vị trí hoạt động của enzyme. Hai trong số những sự thay thế chung này liên quan đến sự thay đổi từ arginine thành lysine, làm cho protein có khả năng chống lại sự tấn công của enzyme pepsin trong dạ dày tốt hơn. Bằng cách hiểu ý nghĩa chức năng của việc thay thế axit amin, các nhà tiến hóa phân tử có thể giải thích những thay đổi quan sát được trong trình tự axit amin dưới dạng những thay đổi trong chức năng của protein. Một lượng lớn bằng chứng hóa thạch, hình thái và phân tử cho thấy voọc và động vật nhai lại không có chung tổ tiên gần đây. Tuy nhiên, lysozyme của voọc và động vật nhai lại có chung một số axit amin mà cả động vật có vú không chia sẻ với lysozyme của họ hàng gần hơn của chúng. Lysozyme của hai loài động vật có vú này

494 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Phát hiện sự hội tụ trong trình tự Lysozyme Bài báo gốc Stewart, C.-B., J. W. Schilling và A. C. Wilson. 1987. Tiến hóa thích nghi trong lysozyme dạ dày của sinh vật lên men ruột trước. Thiên nhiên 330: 401-404. Phân tích dữ liệu Caro-Beth Stewart và các đồng nghiệp của cô đã thu thập các chuỗi lysozyme từ sáu loài động vật có vú. Một mẫu nhỏ dữ liệu của họ được hiển thị trong bảng. Kiểu phát sinh loài của sáu loài này được hỗ trợ tốt từ việc phân tích nhiều gen và nhiều dữ liệu hình thái. Sử dụng cây phát sinh loài (xem Hình 24.7), hãy vẽ đồ thị những thay đổi về axit amin trong phát sinh loài của sáu loài động vật có vú. Giả sử trạng thái tổ tiên là axit amin có ở gốc cây. CÂU HỎI 1 Vị trí axit amin nào thể hiện sự hội tụ đặc biệt giữa dòng voọc và dòng bò (tức là trạng thái dẫn xuất chỉ được tìm thấy ở bò và voọc)? CÂU HỎI 2 Vị trí bổ sung nào hội tụ giữa gia súc và tổ tiên của voọc, khỉ đầu chó? CÂU HỎI 3 Bạn có phát hiện ra bất kỳ sự thay đổi axit amin hội tụ nào khác giữa bất kỳ cặp dòng dõi nào khác không? Điều này gợi ý điều gì về những thay đổi hội tụ mà bạn quan sát được giữa bò và voọc? Vị trí axit amin Loài 2 14 17 21 50 63 75 87 117 118 130 Voọc 1 K L K E Y D N Q N V Khỉ đầu chó 1 R L R Q Y N D Q N V Con người V R M R R Y N D Q N V Chuột T R M Y Q Y N D K N V Gia súc V K L K E W D N R D L Ngựa V A M G G W N E K D L Trạng thái tổ tiên V R M R Q W N D K N V Truy cập BioPortal để biết tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU đã trải qua quá trình tiến hóa hội tụ ở một số vị trí axit amin mặc dù tổ tiên rất khác nhau của họ. Các axit amin mà chúng chia sẻ mang lại cho các lysozyme này khả năng phân giải các vi khuẩn lên men nguyên liệu thực vật ở ruột trước. Hoatzin, một loài chim Nam Mỹ ăn lá đặc biệt và là loài chim lên men ruột trước duy nhất được biết đến, đưa ra một ví dụ đáng chú ý khác về quá trình tiến hóa hội tụ của lysozyme. Nhiều loài chim có buồng thực quản mở rộng được gọi là crop. Vỏ hoatzin chứa lysozyme và vi khuẩn và hoạt động như một buồng lên men. Nhiều sự thay thế axit amin xảy ra trong quá trình thích nghi của lysozyme cây hoatzin giống hệt với những thay thế tiến hóa ở động vật nhai lại và voọc. Do đó, mặc dù hoatzin và động vật có vú lên men ruột trước không có chung tổ tiên trong hàng trăm triệu năm, nhưng chúng đều đã tiến hóa những khả năng thích nghi tương tự trong lysozyme của chúng, cho phép chúng phục hồi chất dinh dưỡng từ vi khuẩn lên men. Kích thước bộ gen cũng tiến hóa. Chúng ta biết rằng kích thước bộ gen rất khác nhau giữa các sinh vật. Trên khắp các phạm trù phân loại rộng, có một số mối tương quan giữa kích thước bộ gen và độ phức tạp của sinh vật. Bộ gen của vi khuẩn nhỏ

Mycoplasma bộ phận sinh dục chỉ có 470 gen. Rickettsia prowazekii, vi khuẩn gây bệnh sốt phát ban, có 634 gen. Ngược lại, Homo sapiens có khoảng 21.000 gen mã hóa protein. Hình 24.Hình 8 cho thấy số lượng gen trong một mẫu sinh vật có bộ gen đã được giải trình tự đầy đủ, được sắp xếp theo mối quan hệ tiến hóa của chúng. Như hình này cho thấy, một bộ gen lớn hơn không phải lúc nào cũng biểu thị mức độ phức tạp cao hơn (ví dụ: so sánh cây lúa với các loại cây khác). Không có gì đáng ngạc nhiên khi cần có những hướng dẫn di truyền phức tạp hơn để xây dựng và duy trì một cơ thể đa bào lớn hơn là một vi khuẩn đơn bào nhỏ. Điều đáng ngạc nhiên là một số sinh vật đa bào, chẳng hạn như cá phổi, một số loài kỳ nhông và hoa huệ, có lượng DNA gấp khoảng 40 lần so với con người. Về mặt cấu trúc, cá phổi hay hoa huệ không phức tạp hơn con người 40 lần. Vậy tại sao kích thước bộ gen lại khác nhau nhiều đến vậy? Sự khác biệt về kích thước bộ gen sẽ không quá lớn nếu chúng ta chỉ tính đến phần DNA thực sự mã hóa RNA hoặc protein. Mặc dù các sinh vật có tổng lượng DNA nhân lớn nhất (một số loài dương xỉ và thực vật có hoa) có lượng DNA gấp 80.000 lần so với vi khuẩn có bộ gen nhỏ nhất, nhưng không có loài nào có số lượng gen mã hóa protein nhiều hơn khoảng 100 lần so với vi khuẩn. . Do đó, phần lớn sự thay đổi về kích thước bộ gen không nằm ở số lượng gen chức năng mà nằm ở số lượng DNA không mã hóa (Hình 24.9). Tại sao tế bào của hầu hết sinh vật nhân chuẩn lại có nhiều ADN không mã hóa đến vậy? DNA không mã hóa này có chức năng hay là "rác"? Mặc dù một số DNA này dường như không có chức năng trực tiếp nhưng nó có thể làm thay đổi sự biểu hiện của các gen xung quanh. Mức độ hoặc thời gian biểu hiện của gen có thể thay đổi đáng kể tùy thuộc vào vị trí của gen so với các trình tự không mã hóa. Các vùng DNA không mã hóa khác bao gồm các gen giả được mang trong bộ gen đơn giản vì chi phí cho việc này rất nhỏ. Những cái nàyTại sao tế bào của hầu hết sinh vật nhân chuẩn lại có nhiều ADN không mã hóa đến vậy? DNA không mã hóa này có chức năng hay là "rác"? Mặc dù một số DNA này dường như không có chức năng trực tiếp nhưng nó có thể làm thay đổi sự biểu hiện của các gen xung quanh. Mức độ hoặc thời gian biểu hiện của gen có thể thay đổi đáng kể tùy thuộc vào vị trí của gen so với các trình tự không mã hóa. Các vùng DNA không mã hóa khác bao gồm các gen giả được mang trong bộ gen đơn giản vì chi phí cho việc này rất nhỏ. Những cái nàyTại sao tế bào của hầu hết sinh vật nhân chuẩn lại có nhiều ADN không mã hóa đến vậy? DNA không mã hóa này có chức năng hay là "rác"? Mặc dù một số DNA này dường như không có chức năng trực tiếp nhưng nó có thể làm thay đổi sự biểu hiện của các gen xung quanh. Mức độ hoặc thời gian biểu hiện của gen có thể thay đổi đáng kể tùy thuộc vào vị trí của gen so với các trình tự không mã hóa. Các vùng DNA không mã hóa khác bao gồm các gen giả được mang trong bộ gen đơn giản vì chi phí cho việc này rất nhỏ. Những cái này

Tổ tiên chung H.enzae (nhiễm trùng tai trong) E. coli (vi khuẩn đường ruột) Methanococcus (archaean) Trypanosoma (bệnh ngủ) Leishmania (bệnh leishmania) Thalassiosira (tảo cát) Plasmodium (sốt rét) Cyanidioschyzon (tảo đỏ) Oryza (gạo) ^ Arabidopsis (cải xoong) Sen (cây họ đậu) Ustilago (nấm đen) Schizosaccharomyces (men) Neurospora (mốc bánh mì) Saccharomyces (nấm men) Caenorhabditis (tuyến trùng) Anopheles (muỗi) Drosophila (ruồi giấm) Bombyx (sâu tơ) Ciona (tunicate) Fugu (cá nóc)) Gallus (gà) Mus (chuột) Homo (con người) Thực vật > Nấm > Động vật Prokaryote >â– Eukaryote Số lượng gen (x 1.000) 24.8 Kích thước bộ gen rất khác nhau Cây này cho thấy số lượng gen từ một mẫu sinh vật có bộ gen đã được giải trình tự đầy đủ, sắp xếp theo mối quan hệ tiến hóa của chúng. Vi khuẩn và vi khuẩn cổ thường có ít gen hơn hầu hết các sinh vật nhân chuẩn. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, sinh vật đa bào có tổ chức mô (thực vật và động vật; nhánh màu xanh) có nhiều gen hơn sinh vật đơn bào (nhánh đỏ) hoặc sinh vật đa bào thiếu tổ chức mô rõ rệt (nhánh xanh). pseudogenes có thể trở thành nguyên liệu thô cho sự tiến hóa của các gen mới với các chức năng mới. Một số DNA không mã hóa chỉ có chức năng duy trì cấu trúc nhiễm sắc thể. Vẫn còn những chuỗi khác bao gồm "ích kỷ" các yếu tố có thể thay thế sinh sôi nảy nở vì chúng sinh sản nhanh hơn bộ gen của vật chủ. DNA không chỉ tích lũy trong bộ gen theo thời gian; trình tự nucleotide không quan trọng cũng bị mất khỏi bộ gen. Một số loài khác nhau rất nhiều về kích thước bộ gen vì chúng mất các trình tự không quan trọng với tỷ lệ rất khác nhau. Các nhà điều tra có thể sử dụng retrotransposon để ước tính tốc độ loài bị mất DNA. Retrotransposon là những phần tử có khả năng chuyển vị (xem Hình 17.5) tự sao chép thông qua một RNA trung gian. Loại retrotransposon phổ biến nhất mang các chuỗi trùng lặp ở mỗi đầu, được gọi là lặp lại đầu cuối dài hoặc LTR. Đôi khi, LTR tái tổ hợp trong bộ gen của vật chủ ở 24.9 Một tỷ lệ lớn DNA không mã hóa Hầu hết DNA của vi khuẩn và nấm men mã hóa RNA hoặc protein, nhưng một tỷ lệ

lớn DNA của các loài đa bào là không mã hóa. theo cách mà DNA giữa chúng được cắt bỏ. Khi điều này xảy ra, một LTR được kết hợp lại sẽ bị bỏ lại. Số lượng "mồ côi" như vậy; LTR trong bộ gen là thước đo xem có bao nhiêu retrotransposon bị mất. Bằng cách so sánh số lượng LTR trong bộ gen của dế Hawaii (Laupala) và ruồi giấm (Drosophila), các nhà điều tra phát hiện ra rằng Laupala mất DNA chậm hơn 40 lần so với Drosophila. Vì vậy, không có gì đáng ngạc nhiên khi bộ gen của Laupala lớn hơn nhiều so với bộ gen của Drosophila. 0 _ i _ i _ i _ i _ i 0,001 0,01 0,1 1 10 100 1000 Kích thước bộ gen (x 109 cặp bazơ)



496 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen Tại sao các loài lại khác nhau rất nhiều về tốc độ mà chúng thu được hoặc mất đi DNA dường như không có chức năng? Một giả thuyết cho rằng kích thước bộ gen có liên quan đến tốc độ phát triển của sinh vật, có thể chịu áp lực chọn lọc. Các bộ gen lớn có thể làm chậm tốc độ phát triển và do đó làm thay đổi thời gian biểu hiện tương đối của các gen cụ thể. Như đã thảo luận trong Phần 20.2, những thay đổi về thời gian biểu hiện gen - tính dị thời - có thể tạo ra những thay đổi lớn về kiểu hình. Do đó, mặc dù một số trình tự DNA không mã hóa có thể không có chức năng trực tiếp nhưng chúng vẫn có thể ảnh hưởng đến sự phát triển của sinh vật. Một giả thuyết khác là tỷ lệ DNA không mã hóa có liên quan chủ yếu đến quy mô quần thể. Các trình tự không mã hóa chỉ gây hại đôi chút cho sinh vật có khả năng bị loại bỏ bằng cách chọn lọc một cách hiệu quả nhất ở những loài có quy mô quần thể lớn. Ở những loài có quần thể nhỏ, tác động của sự trôi dạt di truyền có thể lấn át quá trình chọn lọc chống lại các trình tự không mã hóa có những hậu quả tai hại nhỏ. Do đó, chọn lọc chống lại sự tích lũy các trình tự không mã hóa có hiệu quả nhất ở những loài có quần thể lớn và những loài như vậy (như vi khuẩn và nấm men) có tương đối ít DNA không mã hóa so với các loài có quần thể nhỏ (xem Hình 24.9). RECAP Lý thuyết trung lập về tiến hóa phân tử đưa ra lời giải thích cho tốc độ thay đổi phân tử tương đối ổn định được thấy ở nhiều loài. Bằng cách kiểm tra tỷ lệ tương đối của sự thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa trong gen theo thời gian, các nhà sinh học có thể phân biệt các cơ chế tiến hóa tác động lên từng gen riêng lẻ. â€¢ Mô tả cách sử dụng tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa để xác định xem một vùng gen cụ thể đang tiến hóa trung tính, dưới sự chọn lọc tích cực hay dưới sự chọn lọc tinh khiết. Xem trang 492-493 â€¢Đối chiếu hai giả thuyết được đề xuất để giải thích sự khác biệt về kích thước bộ gen giữa các sinh vật khác nhau. Xem trang 494-495 Chúng tôi đã xem xét một số cách mà sinh vật có thể mất DNA mà không mất chức năng gen. Nhưng làm thế nào để các sinh vật có được những chức năng mới theo thời gian? Làm thế nào để bộ gen đạt được và duy trì chức năng? Như chúng tôi đã lưu ý ở phần trước, hầu hết các sinh vật đa bào đều có nhiều gen hơn hầu hết các loài đơn bào. Nhưng các sinh vật đa bào tiến hóa từ tổ tiên đơn bào. Số lượng gen trong bộ gen của sinh vật đa bào tăng lên như thế nào theo thời gian tiến hóa? Có hai cơ chế chính có thể dẫn đến sự gia tăng như vậy: gen có thể được chuyển từ loài khác hoặc gen có thể được sao chép trong loài. Chuyển gen ngang có thể dẫn đến đạt được các chức năng mới. Chương 23 đã mô tả cách thức, thông qua quá trình hình thành loài, dòng dõi tổ tiên phân chia thành các dòng dõi con cháu, và chính những sự kiện hình thành loài đó được các nhánh trong cây sự sống nắm bắt. Tuy nhiên, cũng có những quá trình chuyển gen bên,cho phép các gen, bào quan hoặc các đoạn gen riêng lẻ di chuyển theo chiều ngang từ dòng này sang dòng khác. Một số loài có thể lấy các đoạn DNA trực tiếp từ môi trường. Các gen khác có thể được chọn trong bộ gen của virus và chuyển sang vật chủ mới khi virus tích hợp vào bộ gen của vật chủ mới. Sự lai tạo giữa các loài cũng dẫn đến việc chuyển một số lượng lớn gen. Chuyển gen ngang có thể mang lại lợi ích lớn cho loài kết hợp các gen mới từ họ hàng xa. Ví dụ, các gen có khả năng kháng kháng sinh thường được chuyển giao giữa các loài vi khuẩn khác nhau. Chuyển gen ngang là một cách khác, ngoài đột biến và tái tổ hợp, trong đó các loài có thể làm tăng sự đa dạng di truyền của chúng. Biến thể di truyền đó sau đó cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình chọn lọc, dẫn đến sự tiến hóa. Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại.

Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.Một số loài có thể lấy các đoạn DNA trực tiếp từ môi trường. Các gen khác có thể được chọn trong bộ gen của virus và chuyển sang vật chủ mới khi virus tích hợp vào bộ gen của vật chủ mới. Sự lai tạo giữa các loài cũng dẫn đến việc chuyển một số lượng lớn gen. Chuyển gen ngang có thể mang lại lợi ích lớn cho loài kết hợp các gen mới từ họ hàng xa. Ví dụ, các gen có khả năng kháng kháng sinh thường được chuyển giao giữa các loài vi khuẩn khác nhau. Chuyển gen ngang là một cách khác, ngoài đột biến và tái tổ hợp, trong đó các loài có thể làm tăng sự đa dạng di truyền của chúng. Biến thể di truyền đó sau đó cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình chọn lọc, dẫn đến sự tiến hóa. Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.Một số loài có thể lấy các đoạn DNA trực tiếp từ môi trường. Các gen khác có thể được chọn trong bộ gen của virus và chuyển sang vật chủ mới khi virus tích hợp vào bộ gen của vật chủ mới. Sự lai tạo giữa các loài cũng dẫn đến việc chuyển một số lượng lớn gen. Chuyển gen ngang có thể mang lại lợi ích lớn cho loài kết hợp các gen mới từ họ hàng xa. Ví dụ, các gen có khả năng kháng kháng sinh thường được chuyển giao giữa các loài vi khuẩn khác nhau. Chuyển gen ngang là một cách khác, ngoài đột biến và tái tổ hợp, trong đó các loài có thể làm tăng sự đa dạng di truyền của chúng. Biến thể di truyền đó sau đó cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình chọn lọc, dẫn đến sự tiến hóa. Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng

khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.Sự lai tạo giữa các loài cũng dẫn đến việc chuyển một số lượng lớn gen. Chuyển gen ngang có thể mang lại lợi ích lớn cho loài kết hợp các gen mới từ họ hàng xa. Ví dụ, các gen có khả năng kháng kháng sinh thường được chuyển giao giữa các loài vi khuẩn khác nhau. Chuyển gen ngang là một cách khác, ngoài đột biến và tái tổ hợp, trong đó các loài có thể làm tăng sự đa dạng di truyền của chúng. Biến thể di truyền đó sau đó cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình chọn lọc, dẫn đến sự tiến hóa. Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.Sự lai tạo giữa các loài cũng dẫn đến việc chuyển một số lượng lớn gen. Chuyển gen ngang có thể mang lại lợi ích lớn cho loài kết hợp các gen mới từ họ hàng xa. Ví dụ, các gen có khả năng kháng kháng sinh thường được chuyển giao giữa các loài vi khuẩn khác nhau. Chuyển gen ngang là một cách khác, ngoài đột biến và tái tổ hợp, trong đó các loài có thể làm tăng sự đa dạng di truyền của chúng. Biến thể di truyền đó sau đó cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình chọn lọc, dẫn đến sự tiến hóa. Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu

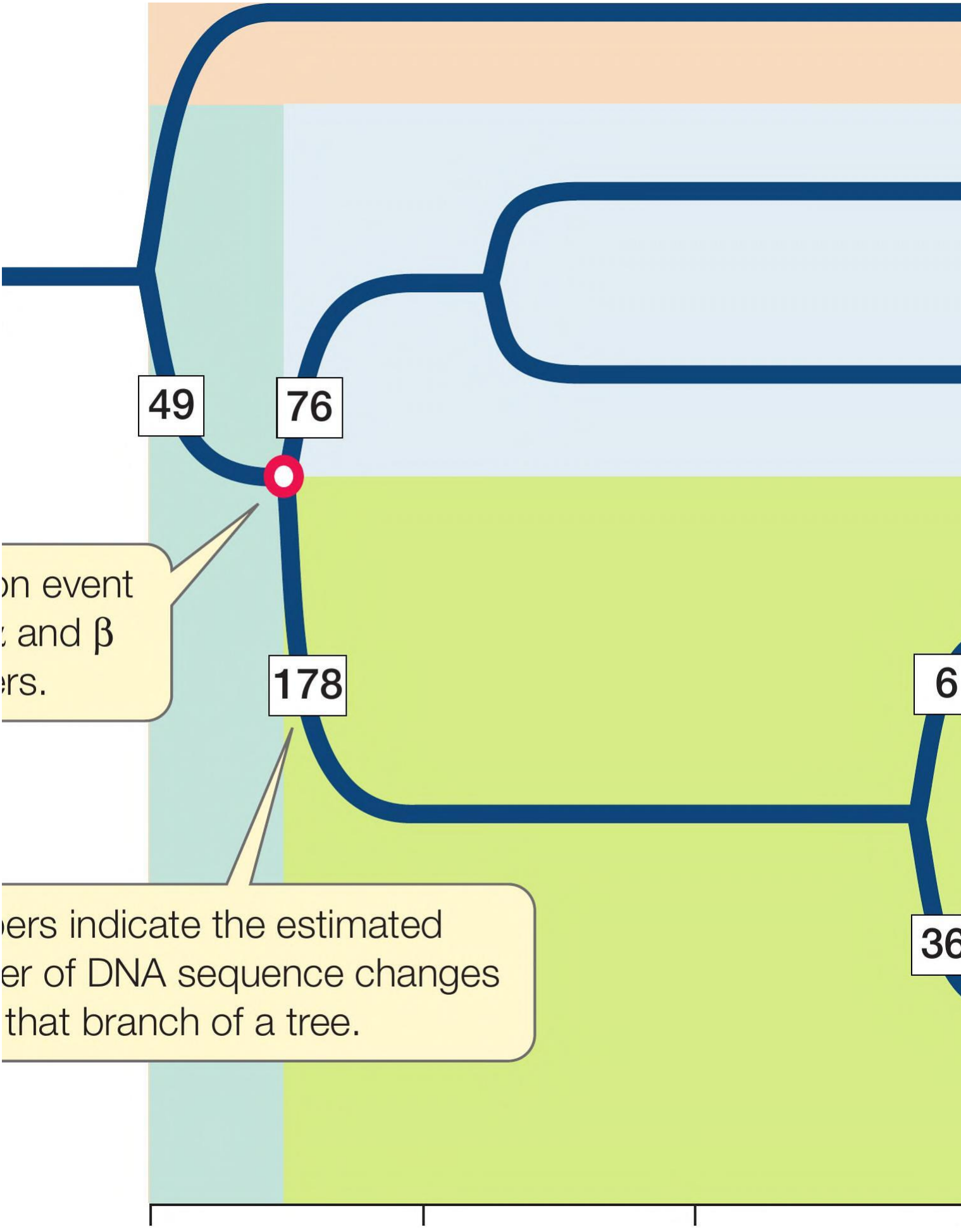
và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.Một cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ một đoạn gen được chuyển giao ngang có khả năng chỉ phản ánh lịch sử tiến hóa của đoạn đó chứ không phải là toàn bộ phát sinh loài của sinh vật (xem Phần 26.3). Hầu hết các nhà sinh học thích xây dựng cây từ các mẫu gen lớn hoặc sản phẩm của chúng, để có thể tái tạo lại cây loài cơ bản (cũng như bất kỳ sự kiện chuyển gen bên nào). Các mô tả về các sự kiện chuyển gen bên trên cây loài cơ bản được gọi là lưới. Mức độ mà các sự kiện chuyển gen bên xảy ra ở các phần khác nhau của cây sự sống là vấn đề đang được nghiên cứu và tranh luận đáng kể hiện nay. Chuyển gen bên dường như tương đối hiếm gặp ở hầu hết các dòng sinh vật nhân chuẩn, mặc dù hai dạng nội cộng sinh chính tạo ra ty thể và lục lạp có thể được xem là sự chuyển gen ngang của toàn bộ bộ gen vi khuẩn sang dòng sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm sinh vật nhân chuẩn, đáng chú ý nhất là một số loài thực vật, có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.có mức độ lai tương đối cao giữa các loài có quan hệ gần gũi. Lai tạo dẫn đến sự trao đổi nhiều gen giữa các dòng thực vật mới được tách ra. Tuy nhiên, mức độ chuyển giao bên lớn nhất dường như xảy ra ở vi khuẩn. Nhiều gen vi khuẩn đã được chuyển giao nhiều lần giữa các dòng vi khuẩn, đến mức khó giải mã được mối quan hệ giữa các loài vi khuẩn. Tuy nhiên, mối quan hệ rộng rãi của các nhóm vi khuẩn chính vẫn có thể được xác định (như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần Bảy của cuốn sách này). Việc chuyển gen ngang cũng gây khó khăn cho việc xác định ranh giới của các loài vi khuẩn, đó là một lý do tại sao có ít loài vi khuẩn được đặt tên hơn so với số lượng loài vi khuẩn tồn tại. Hầu hết các chức năng mới phát sinh sau quá trình sao chép gen Sao chép gen là một cách khác để bộ gen có thể có được các chức năng mới. Khi một gen được nhân đôi, một bản sao của gen đó có khả năng được giải phóng khỏi việc phải thực hiện chức năng của nó.

24.3 Bộ gen đạt được và duy trì chức năng như thế nào? 497 chức năng ban đầu. Các bản sao ban đầu giống hệt nhau của một gen được sao chép có thể có một trong bốn số phận tiếp theo: â€¢ Cả hai bản sao của gen có thể giữ lại chức năng ban đầu của chúng (điều này có thể dẫn đến sự thay đổi về số lượng sản phẩm gen do sinh vật tạo ra) . • Cả hai bản sao của gen đều có thể giữ lại khả năng tạo ra sản phẩm gen ban đầu, nhưng sự biểu hiện của gen có thể khác nhau ở các mô khác nhau hoặc ở những thời điểm phát triển khác nhau. • Một bản sao của gen có thể bị mất khả năng hoạt động do tích tụ các thay thế có hại và trở thành một gen giả không có chức năng hoặc có thể bị loại bỏ hoàn toàn khỏi bộ gen. • Một bản sao của gen có thể giữ lại chức năng ban đầu trong khi bản sao thứ hai tích lũy đủ số lượng thay thế để nó có thể thực hiện một chức năng khác. Tần suất xảy ra hiện tượng sao chép gen và kết quả nào trong bốn kết quả trên có thể xảy ra nhất? Các nhà điều tra đã phát hiện ra rằng tốc độ sao chép gen đủ nhanh để một quần thể nấm men hoặc Drosophila có được hàng trăm gen sao chép trong suốt một triệu năm. Họ cũng phát hiện ra rằng hầu hết các gen nhân đôi ở những sinh vật này đều còn rất trẻ. Nhiều gen bổ sung bị mất khỏi bộ gen trong vòng 10 triệu năm (nhanh chóng theo thang thời gian tiến hóa). Một số gen có thể được nhân đôi nhiều lần, dẫn đến số lượng lớn các gen giả liên quan nằm rải rác trong bộ gen. Trong bộ gen người, bản sao chức năng của gen protein ribosome RPL21 nằm trên cặp nhiễm sắc thể 13, nhưng các gen giả có nguồn gốc từ nó lại được tìm thấy trên hầu hết các cặp nhiễm sắc thể khác (Hình 24.10). Mặc dù không phải tất cả các gen đều được đại diện bởi các gen giả, nhưng số lượng gen giả được biết đến trong bộ gen của con người gần bằng số lượng các gen mã hóa protein chức năng. Mặc dù nhiều gen bổ sung biến mất nhanh chóng, một số hiện tượng sao chép dẫn đến sự tiến hóa của các gen có chức năng mới. Một số vòng nhân đôi và đột biến liên tiếp có thể tạo ra một họ gen: một nhóm các gen tương đồng có các chức năng liên quan, thường được sắp xếp song song dọc theo nhiễm sắc thể. Một ví dụ về quá trình này là họ gen globin (xem Hình 17.10). Các glob in là một trong những protein đầu tiên được giải trình tự và so sánh. Việc so sánh trình tự axit amin của chúng cho thấy rõ ràng rằng các loại globin khác nhau phát sinh thông qua quá trình sao chép gen. Những so sánh này cũng cho phép chúng ta ước tính các globin đã tiến hóa riêng biệt trong bao lâu vì sự khác biệt giữa các protein này đã tích lũy theo thời gian. Hemoglobin, một tetramer (phân tử bốn tiểu đơn vị) bao gồm hai a-globin và hai (chuỗi polypeptide 3-globin, vận chuyển oxy trong máu. Myoglobin, một monome, là protein dự trữ 02 chính trong cơ. Ái lực của Myoglobin đối với 02 cao hơn nhiều so với huyết sắc tố, nhưng huyết sắc tố đã phát triển để có vai trò đa dạng hơn.Huyết sắc tố liên kết với 02 ở phổi hoặc mang, nơi nồng độ 02 tương đối cao,vận chuyển nó đến các mô sâu trong cơ thể, nơi nồng độ 02 thấp và giải phóng nó vào các mô đó. Với cấu trúc tetrameric phức tạp hơn, huyết sắc tố có thể mang bốn phân tử 02, cũng như các ion hydro và carbon dioxide trong máu. Để ước tính thời gian nhân đôi của gen globin tạo ra cụm gen a- và (3-globin), chúng ta có thể tạo ra một cây gen - một cây phát sinh loài mô tả lịch sử tiến hóa của các gen hoặc họ gen cụ thể, trong phần này. trong trường hợp các trình tự gen mã hóa các loại globin khác nhau (Hình 24.1 1). Tốc độ tiến hóa phân tử của các gen globin đã được ước tính từ các nghiên cứu khác, sử dụng thời gian phân kỳ của các nhóm động vật có xương sống được ghi chép đầy đủ trong hồ sơ hóa thạch. Các nghiên cứu này chỉ ra Tốc độ phân kỳ trung bình của các gen globin là khoảng 1 nucleotide thay thế cứ sau 2 triệu năm. Bằng cách áp dụng tỷ lệ này vào cây gen globin, chúng ta có thể ước tính thời gian phân kỳ của hai cụm gen globin vào khoảng 450 triệu năm trước. mỗi lần chỉ ảnh hưởng đến một hoặc một vài gen, nhưng toàn bộ bộ gen được nhân đôi ở các sinh vật đa bội (bao gồm nhiều thực vật). Khi tất cả các gen được nhân đôi, sẽ có nhiều cơ hội lớn cho các chức năng mới phát triển. Đó chính xác là những gì dường như đã xảy ra trong quá trình tiến hóa của động vật có xương sống. Bộ gen của động vật có xương sống hàm dường như có bốn bộ lưỡng bội gồm nhiều gen chính, điều này khiến các nhà sinh vật học kết luận rằng hai sự kiện sao chép trên toàn bộ bộ gen đã xảy ra ở tổ tiên của những loài này. (A) Nhiễm sắc thể người (B) 21.000 gen Pseudogenes Bộ gen người 24.10 Một số gen chức năng được nhân đôi nhiều lần dưới dạng Pseudogenes không chức năng (A) Gen chức năng mã hóa protein ribosome RPL21 nằm trên nhiễm sắc thể người 13 (được biểu thị bằng màu đỏ). Ngoài ra, có nhiều gen giả không có chức năng của RPL21 trong bộ gen của con người, được tạo ra thông qua các sự kiện sao chép lặp đi lặp lại (được biểu thị bằng màu xanh lam). (B) Mặc dù RPL21 đại diện cho một ví dụ tương đối đặc biệt về sao chép gen giả, nhưng số lượng gen giả được biết đến trong bộ gen của con người cũng nhiều như số lượng gen chức năng.Những nghiên cứu này cho thấy tỷ lệ phân kỳ trung bình của các gen globin là khoảng 1 thay thế nucleotide cứ sau 2 triệu năm. Bằng cách áp dụng tỷ lệ này vào cây gen globin, chúng ta có thể ước tính

thời gian phân kỳ của hai cụm gen globin vào khoảng 450 triệu năm trước. Nhiều lần sao chép gen chỉ ảnh hưởng đến một hoặc một vài gen tại một thời điểm, nhưng toàn bộ bộ gen được sao chép ở các sinh vật đa bội (bao gồm nhiều thực vật). Khi tất cả các gen được nhân đôi, sẽ có nhiều cơ hội lớn cho các chức năng mới phát triển. Đó chính xác là những gì dường như đã xảy ra trong quá trình tiến hóa của động vật có xương sống. Bộ gen của động vật có xương sống hàm dường như có bốn bộ lưỡng bội gồm nhiều gen chính, điều này khiến các nhà sinh vật học kết luận rằng hai sự kiện sao chép trên toàn bộ bộ gen đã xảy ra ở tổ tiên của những loài này. (A) Nhiễm sắc thể người (B) 21.000 gen Pseudogenes Bộ gen người 24.10 Một số gen chức năng được nhân đôi nhiều lần dưới dạng Pseudogenes không chức năng (A) Gen chức năng mã hóa protein ribosome RPL21 nằm trên nhiễm sắc thể người 13 (được biểu thị bằng màu đỏ). Ngoài ra, có nhiều gen giả không có chức năng của RPL21 trong bộ gen của con người, được tạo ra thông qua các sự kiện sao chép lặp đi lặp lại (được biểu thị bằng màu xanh lam). (B) Mặc dù RPL21 đại diện cho một ví dụ tương đối đặc biệt về sao chép gen giả, nhưng số lượng gen giả được biết đến trong bộ gen của con người cũng nhiều như số lượng gen chức năng.Những nghiên cứu này cho thấy tỷ lệ phân kỳ trung bình của các gen globin là khoảng 1 thay thế nucleotide cứ sau 2 triệu năm. Bằng cách áp dụng tỷ lệ này vào cây gen globin, chúng ta có thể ước tính thời gian phân kỳ của hai cụm gen globin vào khoảng 450 triệu năm trước. Nhiều lần sao chép gen chỉ ảnh hưởng đến một hoặc một vài gen tại một thời điểm, nhưng toàn bộ bộ gen được sao chép ở các sinh vật đa bội (bao gồm nhiều thực vật). Khi tất cả các gen được nhân đôi, sẽ có nhiều cơ hội lớn cho các chức năng mới phát triển. Đó chính xác là những gì dường như đã xảy ra trong quá trình tiến hóa của động vật có xương sống. Bộ gen của động vật có xương sống hàm dường như có bốn bộ lưỡng bội gồm nhiều gen chính, điều này khiến các nhà sinh vật học kết luận rằng hai sự kiện sao chép trên toàn bộ bộ gen đã xảy ra ở tổ tiên của những loài này. (A) Nhiễm sắc thể người (B) 21.000 gen Pseudogenes Bộ gen người 24.10 Một số gen chức năng được nhân đôi nhiều lần dưới dạng Pseudogenes không chức năng (A) Gen chức năng mã hóa protein ribosome RPL21 nằm trên nhiễm sắc thể người 13 (được biểu thị bằng màu đỏ). Ngoài ra, có nhiều gen giả không có chức năng của RPL21 trong bộ gen của con người, được tạo ra thông qua các sự kiện sao chép lặp đi lặp lại (được biểu thị bằng màu xanh lam). (B) Mặc dù RPL21 đại diện cho một ví dụ tương đối đặc biệt về sao chép gen giả, nhưng số lượng gen giả được biết đến trong bộ gen của con người cũng nhiều như số lượng gen chức năng.

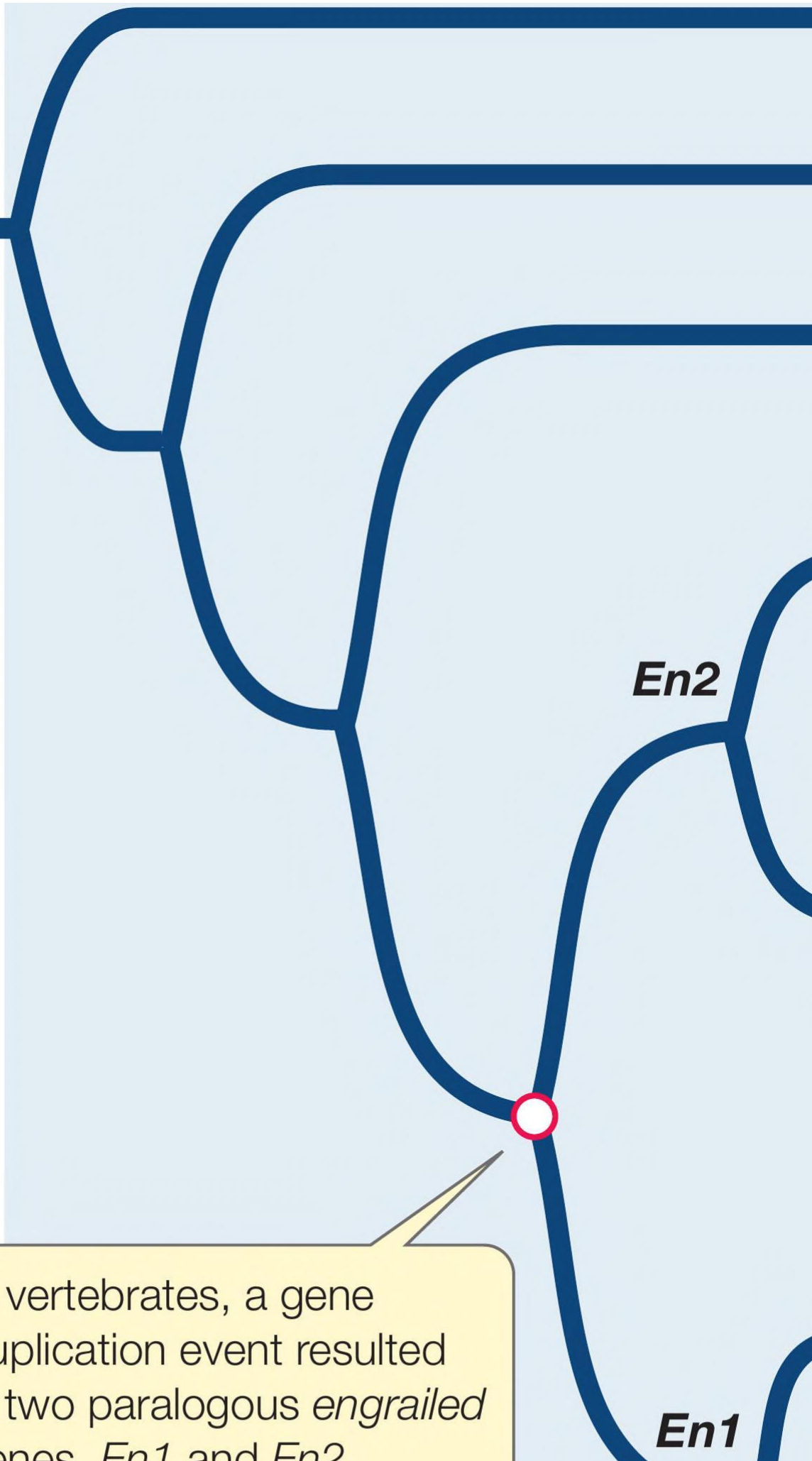
498 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen 257h Myoglobin Phân tử giống myoglobin tổ tiên Một sự kiện nhân đôi dẫn đến cụm gen oc và |3. Các con số cho biết số lượng thay đổi trình tự DNA ước tính dọc theo nhánh cây đó. 500 400 300 200 Hàng triệu năm trước I8!— Chuỗi alpha ((*!, a2) 100 Myoglobin hiện tại là một tiểu đơn vị họ (3 họ su Hemoglobin Tới Hoạt động 24.3 Xây dựng cây gen Lifel 0e.com/ac24. 3 24.11 A Cây gen họ Globin Một phân tích đồng hồ phân tử cho thấy các cụm gen a-globin (xanh dương) và [3-globin (xanh lục) đã tách ra khoảng 450 triệu năm trước, ngay sau khi có nguồn gốc của động vật có xương sống. các gen của động vật có xương sống, nhiều trong số đó hiện nay có biểu hiện đặc hiệu mô cao. Một ví dụ điển hình là sự nhân đôi của các gen kênh natri, cho phép tiến hóa các cơ quan điện của cá điện được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số họ gen tiến hóa thông qua quá trình tiến hóa phối hợp Mặc dù các thành viên của họ gen globin rất đa dạng về hình dạng và chức năng, nhưng các thành viên của nhiều họ gen khác không tiến hóa độc lập với nhau.Ví dụ, hầu hết các sinh vật đều có nhiều bản sao (lên đến hàng nghìn) ribosome. gen ARN. RNA ribosome (rRNA) là thành phần cấu trúc chính của ribosome và do đó có vai trò chính trong quá trình tổng hợp protein. Mọi loài sinh vật đều cần tổng hợp protein, thường với số lượng lớn (đặc biệt là trong giai đoạn đầu phát triển). Việc có nhiều bản sao của gen rRNA đảm bảo rằng sinh vật có thể nhanh chóng tạo ra nhiều ribosome và do đó duy trì tốc độ tổng hợp protein cao. Giống như tất cả các phần của bộ gen, các gen RNA ribosome tiến hóa và sự khác biệt tích lũy trong các gen rRNA của các loài khác nhau. Nhưng trong bất kỳ loài nào, nhiều bản sao của gen rRNA đều rất giống nhau, cả về cấu trúc và chức năng. Sự giống nhau này có ý nghĩa vì lý tưởng nhất là mọi ribosome trong một loài nên tổng hợp protein theo cùng một cách. Nói cách khác, trong một loài nhất định, nhiều bản sao của các gen rRNA này đang tiến hóa phối hợp với nhau, một hiện tượng được gọi là tiến hóa phối hợp. Quá trình tiến hóa phối hợp diễn ra như thế nào? Hai cơ chế khác nhau dường như chịu trách nhiệm. Đầu tiên trong số này là sự vượt qua không đồng đều. Khi DNA được sao chép trong quá trình phân bào ở loài lưỡng bội, các cặp nhiễm sắc thể tương đồng sẽ

sắp xếp thẳng hàng và kết hợp lại bằng cách trao đổi chéo (xem Phần 11.4). Tuy nhiên, trong trường hợp các gen lặp lại nhiều, các gen rất dễ bị dịch chuyển trong sự liên kết vì có rất nhiều bản sao của cùng một gen hiện diện trên nhiễm sắc thể (Hình 24.1 2A). Kết quả cuối cùng là một nhiễm sắc thể có thể thu được nhiều bản sao lặp lại hơn và nhiễm sắc thể kia có thể có ít bản sao lặp lại hơn. Nếu một sự thay thế mới xuất hiện trong một bản sao lặp lại, nó có thể lan sang các bản sao mới (hoặc bị loại bỏ) thông qua việc trao đổi chéo không đồng đều. Như vậy, theo thời gian,một sự thay thế mới sẽ trở nên cố định hoặc nó sẽ bị mất hoàn toàn. Trong cả hai trường hợp, tất cả các bản sao lặp lại sẽ vẫn rất giống nhau. Cơ chế thứ hai tạo ra sự tiến hóa phối hợp là chuyển đổi gen sai lệch. Cơ chế này có thể nhanh hơn nhiều so với việc trao đổi chéo không đồng đều và đã được chứng minh là cơ chế chính cho sự tiến hóa phối hợp của các gen rRNA. Chuỗi DNA thường xuyên bị đứt và được sửa chữa (xem Phần 13.4). Tại nhiều thời điểm trong chu kỳ tế bào, các gen mã hóa RNA ribosome tập hợp lại gần nhau. Nếu một trong các gen bị hư hỏng, bản sao của gen rRNA trên nhiễm sắc thể khác có thể được sử dụng để sửa chữa bản sao bị hư hỏng và trình tự được sử dụng làm mẫu có thể thay thế trình tự ban đầu (Hình 24.1 2B). Trong nhiều trường hợp, hệ thống sửa chữa này dường như thiên về sử dụng các trình tự cụ thể làm khuôn mẫu để sửa chữa, và do đó trình tự được ưa chuộng này nhanh chóng lan truyền khắp tất cả các bản sao của gen. Bằng cách này, những thay đổi có thể xuất hiện trong một bản sao duy nhất và sau đó nhanh chóng lan sang tất cả các bản sao khác. Bất kể cơ chế chịu trách nhiệm là gì, kết quả cuối cùng của quá trình tiến hóa phối hợp là các bản sao của một gen lặp lại nhiều không tiến hóa độc lập với nhau. Đột biến vẫn xảy ra, nhưng một khi chúng xuất hiện trong một bản sao, chúng sẽ lan truyền nhanh chóng.


49
76
on event
and β
ers.
178
6
36
bers indicate the estimated
er of DNA sequence changes
that branch of a tree.

24.4 Một số ứng dụng của tiến hóa phân tử là gì? 499 (A) Trao đổi chéo không đồng đều (I Hai trình tự khác nhau của một gen lặp lại cao, được biểu thị bằng các ô màu đỏ và xanh lam, hiện diện trên nhiễm sắc thể. DNA 1 T 24.12 Tiến hóa phối hợp Hai cơ chế có thể tạo ra sự tiến hóa phối hợp của các gen lặp lại cao. (A)) Trao đổi chéo không đồng đều dẫn đến việc xóa và sao chép một gen lặp lại. (B) Chuyển đổi gen sai lệch có thể nhanh chóng lan truyền một biến thể mới trên nhiều bản sao của một gen lặp lại. Trao đổi chéo xảy ra giữa các lần lặp lại sai lệch trên các nhiễm sắc thể tương đồng... Một số là gì Các ứng dụng của Tiến hóa Phân tử? 0 ...dẫn đến một nhiễm sắc thể có nhiều hơn và một nhiễm sắc thể có ít bản sao của trình tự màu đỏ. (B) Chuyển đổi gen sai lệch f Thiệt hại xảy ra đối với DNA của một bản sao của gen. T Thiệt hại được sửa chữa bằng cách sử dụng trình tự được biểu thị bằng màu đỏ (trên nhiễm sắc thể tương đồng) làm mẫu. . . -t ...dẫn đến một nhiễm sắc thể có nhiều bản sao của trình tự màu đỏ. trên tất cả các bản sao hoặc bị mất hoàn toàn khỏi bộ gen. Quá trình này cho phép các sản phẩm của mỗi bản sao vẫn giống nhau theo thời gian cả về trình tự và chức năng. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 24.1 Cuộc tiến hóa phối hợp Lifel 0e.com/at24. 1 TÓM TẮT 24.3 Chuyển gen ngang có thể dẫn đến việc chuyển giao các chức năng di truyền giữa các loài thậm chí có quan hệ họ hàng xa. Sự sao chép gen có thể dẫn đến sự phát triển của các chức năng mới. Một số gen có tính lặp lại cao trải qua quá trình tiến hóa phối hợp để duy trì chức năng đồng nhất. â€¢ Giải thích những lợi ích tiềm tàng của việc chuyển gen bên. Xem trang. 496 â€¢ Bốn kết quả có thể xảy ra của quá trình sao chép gen là gì? Xem trang. 497 â€¢Mô tả mô hình tiến hóa phối hợp giữa các gen có tính lặp lại cao và các cơ chế dẫn đến tiến hóa phối hợp. Xem trang. 498 và Hình 24.12 Chúng ta đã thấy các nguyên tắc và phương pháp tiến hóa phân tử đã mở ra những triển vọng mới trong sinh học tiến hóa như thế nào. Tiếp theo chúng ta sẽ xem xét một số ứng dụng thực tế của lĩnh vực này. Các nghiên cứu về tiến hóa phân tử có những ứng dụng thực tế trong suốt sinh học, từ việc hiểu các khía cạnh cơ bản của chức năng sinh học đến nghiên cứu về sức khỏe con người. Dữ liệu trình tự phân tử được sử dụng để xác định lịch sử tiến hóa của gen. Cây gen có thể chỉ ra mối quan hệ tiến hóa của một gen ở các loài khác nhau hoặc nó có thể theo dõi sự tiến hóa của các thành viên trong họ gen (như trong Hình 24.11). Các phương pháp xây dựng cây gen cũng giống như những phương pháp chúng tôi đã mô tả ở Phần 22.2 để xây dựng cây phát sinh loài của các loài. Quá trình này bao gồm việc xác định những khác biệt giữa các gen và sử dụng những khác biệt đó để tái tạo lại lịch sử tiến hóa của các gen. Cây gen thường được sử dụng để xây dựng cây phát sinh gen của loài, nhưng hai loại cây này không nhất thiết phải tương đương nhau. Các quá trình như sao chép gen có thể làm phát sinh sự khác biệt giữa cây phát sinh gen của gen và loài. Từ cây gen,các nhà sinh học có thể tái tạo lại lịch sử và thời gian của các sự kiện sao chép gen và tìm hiểu xem sự đa dạng hóa gen đã dẫn đến sự tiến hóa của các chức năng protein mới như thế nào. Tất cả các gen của một họ gen cụ thể đều có trình tự giống nhau vì chúng có chung một tổ tiên. Như chúng ta đã thảo luận ở Phần 22.1, những đặc điểm giống nhau do có chung tổ tiên được cho là tương đồng. Tuy nhiên, khi thảo luận về cây gen, chúng ta thường cần phân biệt giữa hai dạng tương đồng. Các gen tương đồng được tìm thấy ở các loài khác nhau và sự khác biệt của chúng mà chúng ta có thể theo dõi từ các sự kiện hình thành loài đã tạo ra các loài đó được gọi là orthologs. Các gen tương đồng trong cùng một loài hoặc khác loài có liên quan thông qua các sự kiện sao chép gen được gọi là parolog. Khi chúng ta kiểm tra một cây gen, những câu hỏi mà chúng ta muốn giải quyết sẽ xác định liệu chúng ta nên so sánh các gen chỉnh hình hay di truyền. Nếu chúng ta muốn tái tạo lại lịch sử tiến hóa của loài có chứa gen, thì sự so sánh của chúng ta nên được giới hạn ở các hình thái chỉnh hình (vì chúng sẽ phản ánh lịch sử của các sự kiện hình thành loài). Tuy nhiên, nếu chúng ta quan tâm đến những thay đổi về chức năng do các sự kiện sao chép gen, thì sự so sánh thích hợp là giữa các parolog (vì chúng sẽ phản ánh lịch sử của các sự kiện sao chép gen). Nếu trọng tâm của chúng tôi là đa dạng hóa họ gen thông qua cả hai quá trình, thì chúng tôi sẽ muốn đưa cả parolog và orthologs vào phân tích của mình. Hình 24.13 mô tả một cây gen cho các thành viên của họ gen được gọi là khắc (các thành viên của nó mã hóa quá trình phiên mãthì chúng ta sẽ muốn bao gồm cả parolog và orthologs trong phân tích của mình. Hình 24.13 mô tả một cây gen cho các thành viên của họ gen được gọi là khắc (các thành viên của nó mã hóa quá trình phiên mãthì chúng ta sẽ muốn bao gồm cả parolog và orthologs trong phân tích của mình. Hình 24.13 mô tả một cây gen cho các thành viên của họ gen được gọi là khắc (các thành viên của nó mã hóa quá trình phiên mã

500 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen 24.13 Phát sinh loài của các gen gắn các gen gắn là tương đồng vì chúng có chung một tổ tiên. Các sự kiện hình thành loài đã tạo ra các gen gắn vào chỉnh hình, và các sự kiện sao chép gen (các vòng tròn mở) đã tạo ra các gen gắn liền với gen ở các loài động vật có xương sống có xương. yếu tố điều hòa sự phát triển). Ít nhất ba lần sao chép gen đã xảy ra trong họ này, dẫn đến bốn gen gắn khác nhau (En) ở một số loài động vật có xương sống (chẳng hạn như cá ngựa vằn). Tất cả các gen được khắc đều là tương đồng vì chúng có một tổ tiên chung. Các sự kiện sao chép gen đã tạo ra các gen gắn liền với gen (Enl và En2) ở một số dòng động vật có xương sống. Chúng ta có thể so sánh các trình tự chỉnh hình của nhóm gen Enl để tái tạo lại lịch sử của các loài động vật có xương sống (tức là tất cả các loài có xương sống trong Hình 24.13 ngoại trừ cá mút đá), hoặc chúng ta có thể sử dụng các trình tự chỉnh hình của nhóm gen Enl và mong đợi cùng một câu trả lời (vì chỉ có một lịch sử của các sự kiện hình thành cơ bản). Tất cả các loài động vật có xương sống có xương đều có cả hai nhóm gen gắn vào vì hai nhóm này phát sinh từ một sự kiện sao chép gen ở tổ tiên chung của các loài động vật có xương sống có xương. Nếu chúng ta muốn tập trung vào sự đa dạng hóa xảy ra do sự sao chép này, thì sự so sánh thích hợp sẽ là giữa các gen di truyền của nhóm Enl và nhóm Enl. Sự tiến hóa gen được sử dụng để nghiên cứu chức năng của protein. Ở phần đầu của chương này, chúng ta đã thảo luận về những cách mà các nhà sinh học có thể phát hiện ra các vùng gen đang được chọn lọc tích cực để thay đổi. Những ứng dụng thực tế của thông tin này là gì? Hãy xem xét sự tiến hóa của họ gen mã hóa các kênh natri điện áp mà chúng tôi đã giới thiệu ở phần mở đầu của chương này. Kênh natri có nhiều chức năng, bao gồm cả việc kiểm soát các xung thần kinh trong hệ thần kinh. Các kênh natri có thể bị chặn bởi nhiều chất độc khác nhau, chẳng hạn như tetrodotoxin (TTX), một chất độc thần kinh có trong mô của một số loài cá nóc và một số động vật khác. Người ăn phải mô của cá nóc có chứa TTX có thể bị tê liệt và chết vì chất độc này chặn các kênh natri và ngăn cản hoạt động của các dây thần kinh và cơ bắp. Nhưng cá nóc cũng có kênh natri, vậy tại sao TTX không gây tê liệt ở cá nóc? Các kênh natri của cá nóc (và các loài động vật khác hấp thụ TTX, chẳng hạn như loài sa giông da xù xì được trình bày trong Hình 21.20) đã tiến hóa để trở nên kháng lại chất độc. Sự thay thế nucleotide trong bộ gen của cá nóc đã dẫn đến những thay đổi trong protein tạo nên kênh natri và những thay đổi đó ngăn cản TTX liên kết với lỗ chân lông của kênh natri. Một số đột biến thay thế khác nhau dẫn đến tính kháng TTX đã tiến hóa trong các gen kênh natri nhân đôi khác nhau của nhiều loài cá nóc.Nhiều thay đổi khác không liên quan đến sự tiến hóa của tính kháng TTX cũng đã xảy ra ở những gen này. Các nhà sinh học nghiên cứu chức năng của kênh natri có thể tìm hiểu rất nhiều về cách hoạt động của các kênh (và về các bệnh thần kinh gây ra bởi đột biến gen kênh natri) bằng cách hiểu những thay đổi nào đã được chọn để kháng TTX. Họ thực hiện điều này bằng cách so sánh tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa trên các gen ở các dòng khác nhau đã tiến hóa tính kháng TTX. Theo cách tương tự, các nguyên tắc tiến hóa phân tử được sử dụng để hiểu chức năng và sự đa dạng hóa chức năng ở nhiều loại protein khác. Tiến hóa trong ống nghiệm được sử dụng để tạo ra các phân tử mới Khi các nhà sinh học nghiên cứu mối quan hệ giữa chọn lọc, tiến hóa và chức năng trong các đại phân tử, họ nhận ra rằng tiến hóa phân tử có thể được sử dụng trong môi trường phòng thí nghiệm được kiểm soát để tạo ra các phân tử mới có chức năng mới và hữu ích. Do đó đã ra đời những ứng dụng của tiến hóa trong ống nghiệm. Các sinh vật sống tạo ra hàng ngàn hợp chất mà con người thấy hữu ích. Việc tìm kiếm các hợp chất tự nhiên như vậy có thể được sử dụng cho mục đích dược phẩm, nông nghiệp hoặc công nghiệp đã được gọi là


Ancestral
engrailed
gene
En2
En1
In vertebrates, a gene duplication event resulted in two paralogous *engrailed* genes, *En1* and *En2*

24.4 Một số ứng dụng của tiến hóa phân tử là gì? 501 "khảo sát sinh học." Những hợp chất này là kết quả của hàng triệu năm tiến hóa phân tử của hàng triệu loài sinh vật sống. Tuy nhiên, các nhà sinh học cũng có thể tưởng tượng rằng các phân tử có thể đã tiến hóa nhưng thiếu sự kết hợp phù hợp giữa áp lực chọn lọc và cơ hội thì không. Ví dụ, chúng ta có thể muốn có một phân tử liên kết với một chất gây ô nhiễm môi trường cụ thể để chất gây ô nhiễm có thể được phân lập và chiết xuất khỏi môi trường. Nhưng nếu chất gây ô nhiễm là chất tổng hợp (tức là không được sản xuất tự nhiên), thì khó có khả năng bất kỳ sinh vật sống nào phát triển được một phân tử có chức năng mà chúng ta mong muốn. Vấn đề này là nguồn cảm hứng cho lĩnh vực tiến hóa trong ống nghiệm. Các nguyên tắc tiến hóa trong ống nghiệm dựa trên các nguyên tắc tiến hóa phân tử mà chúng ta đã học được từ thế giới tự nhiên. Hãy xem xét sự tiến hóa của một phân tử RNA mới được tạo ra trong phòng thí nghiệm bằng cách sử dụng các nguyên tắc đột biến và chọn lọc. Chức năng dự định của phân tử này là nối hai phân tử RNA khác (hoạt động như một ribozyme có chức năng tương tự như chức năng của ligase DNA xuất hiện tự nhiên được mô tả trong Phần 13.3, nhưng đối với các phân tử RNA). Quá trình bắt đầu với một lượng lớn các trình tự RNA ngẫu nhiên (1015 trình tự khác nhau, mỗi trình tự dài khoảng 300 nucleotide), sau đó được chọn cho bất kỳ hoạt động ligase nào (Hình 24.1 4). Không có loại dây chằng nào có hiệu quả cao, nhưng một số loại tốt hơn một chút so với những loại khác. Những ribozyme tốt nhất được chọn lọc và sao chép ngược thành cDNA (sử dụng enzyme phiên mã ngược). Các phân tử cDNA sau đó được khuếch đại bằng phản ứng chuỗi polymerase (PCR; xem Hình 13.21). Quá trình khuếch đại PCR không hoàn hảo và nó đưa nhiều đột biến mới vào nhóm trình tự. Những trình tự này sau đó được phiên mã trở lại thành các phân tử RNA bằng cách sử dụng RNA polymerase và quá trình này được lặp lại. Hoạt động ligase của RNA tiến hóa nhanh chóng; sau 10 vòng tiến hóa trong ống nghiệm, nó đã tăng lên khoảng 7 triệu lần. Kể từ đó, các kỹ thuật tương tự đã được sử dụng để tạo ra nhiều loại phân tử có chức năng liên kết và enzym mới. Tiến hóa phân tử được sử dụng để nghiên cứu và chống lại bệnh tật. Nhiều căn bệnh nan giải nhất ở con người là do các sinh vật sống đang tiến hóa gây ra, là mục tiêu di động của y học hiện đại. Hãy nhớ lại ví dụ về bệnh cúm được mô tả ở phần mở đầu của Chương 21 và bệnh HIV ở Chương 22. Việc kiểm soát những bệnh này và nhiều bệnh khác ở người phụ thuộc vào các kỹ thuật có thể theo dõi sự tiến hóa của các sinh vật gây bệnh theo thời gian. Những tiến bộ về giao thông trong thế kỷ qua đã cho phép con người di chuyển khắp thế giới với tốc độ và tần suất chưa từng có. Thật không may, sự di chuyển này đã cho phép mầm bệnh lây truyền trong quần thể người với tốc độ ngày càng tăng, dẫn đến sự xuất hiện toàn cầu của nhiều bệnh "mới". bệnh tật.Hầu hết các bệnh mới nổi này đều do virus gây ra. Hầu như tất cả các bệnh do virus mới đã được xác định bằng cách so sánh tiến hóa bộ gen của chúng với các bệnh đó B Chọn các phân tử RNA có hoạt tính ligase cao nhất. O Bắt đầu với một nhóm trình tự RNA ngẫu nhiên Quần thể RNA được chọn lọc Quần thể RNA cDNA 0 Phiên mã trở lại thành RNA và lặp lại chu trình trong 10 vòng. Quần thể DNA 101 10Â° 3 I -c o icr2 Q_h_ o & CO 2$ o | 1CT3 cc .s> 8 ®. 10-4 icr icr6 II Sử dụng khuếch đại PCR để đưa các đột biến mới vào quần thể DNA. J Sau vài vòng, một ribozyme hiệu quả đã tiến hóa từ tập hợp các trình tự RNA ngẫu nhiên. 0 8 10 4 6 Vòng 24.14 Tiến hóa trong ống nghiệm Bắt đầu với một lượng lớn các trình tự RNA ngẫu nhiên, các nhà nghiên cứu đã tạo ra một ribozyme mới thông qua các vòng đột biến và chọn lọc về khả năng nối các chuỗi RNA. của các loại virus đã biết. Ví dụ, trong những năm gần đây, hantavirus lây truyền qua loài gặm nhấm đã được xác định là nguồn gốc của các bệnh về đường hô hấp lan rộng và virus (và vật chủ của nó) gây ra Hội chứng hô hấp cấp tính đột ngột (SARS) đã được xác định bằng cách so sánh tiến hóa của các gen. Các nghiên cứu về nguồn gốc, thời điểm xuất hiện và tính đa dạng toàn cầu của nhiều mầm bệnh ở người phụ thuộc vào các nguyên tắc tiến hóa phân tử, cũng như nỗ lực phát triển và sử dụng vắc-xin hiệu quả chống lại các mầm bệnh này. Ví dụ, các kỹ thuật được sử dụng để phát triển vắc xin bại liệt hiện đại cũng như các phương pháp được sử dụng để theo dõi hiệu quả của chúng đối với quần thể người đều dựa vào các phương pháp tiến hóa phân tử. Trong tương lai, quá trình tiến hóa phân tử sẽ càng trở nên quan trọng hơn trong việc xác định các bệnh ở người (và các bệnh khác). Một khi các nhà sinh học đã thu thập được dữ liệu về bộ gen của đủ sinh vật.cũng như những nỗ lực phát triển và sử dụng vắc xin hiệu quả chống lại những mầm bệnh này. Ví dụ, các kỹ thuật được sử dụng để phát triển vắc xin bại liệt hiện đại cũng như các phương pháp được sử dụng để theo dõi hiệu quả của chúng đối với quần thể người đều dựa vào các phương pháp tiến hóa phân tử. Trong tương lai, quá trình tiến hóa phân tử sẽ càng trở nên quan trọng hơn trong việc xác định các bệnh ở người (và các bệnh khác). Một khi các nhà sinh học đã thu thập được dữ liệu về bộ gen của đủ sinh vật.cũng

như những nỗ lực phát triển và sử dụng vắc xin hiệu quả chống lại những mầm bệnh này. Ví dụ, các kỹ thuật được sử dụng để phát triển vắc xin bại liệt hiện đại cũng như các phương pháp được sử dụng để theo dõi hiệu quả của chúng đối với quần thể người đều dựa vào các phương pháp tiến hóa phân tử. Trong tương lai, quá trình tiến hóa phân tử sẽ càng trở nên quan trọng hơn trong việc xác định các bệnh ở người (và các bệnh khác). Một khi các nhà sinh học đã thu thập được dữ liệu về bộ gen của đủ sinh vật.

502 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen có thể xác định sự lây nhiễm bằng cách giải trình tự một phần bộ gen của sinh vật lây nhiễm và so sánh trình tự này với các trình tự khác trên cây tiến hóa. Hiện nay rất khó để xác định nhiều bệnh nhiễm virus thông thường (ví dụ như những bệnh gây "cảm lạnh"). Tuy nhiên, khi cơ sở dữ liệu bộ gen và cây tiến hóa tăng lên, các phương pháp giải trình tự tự động và so sánh phát sinh gen nhanh chóng của các trình tự sẽ cho phép chúng ta xác định và điều trị nhiều loại bệnh ở người. RECAP Tiến hóa phân tử đã cung cấp cho các nhà sinh học những công cụ mới để hiểu chức năng của các đại phân tử và những chức năng đó có thể thay đổi như thế nào theo thời gian. Những công cụ này có thể được sử dụng để phát triển các phân tử tổng hợp cũng như xác định và chống lại bệnh tật ở người. “Tại sao một nhà sinh vật học có thể giới hạn một cuộc điều tra cụ thể đối với các gen chỉnh hình (ngược lại với gen di truyền)? Xem trang 499-500 â€¢ Giải thích cách sử dụng tiến hóa gen để nghiên cứu chức năng protein. Xem trang. 500 â€¢Mô tả quá trình tiến hóa trong ống nghiệm. Xem trang 500-501 và Hình 24.14 Bây giờ chúng ta đã thảo luận về cách các sinh vật và phân tử sinh học tiến hóa, chúng ta sẵn sàng xem xét lịch sử tiến hóa rộng hơn của sự sống trên Trái đất. Chương 25 sẽ mô tả những thay đổi tiến hóa lâu dài đã tạo nên sự đa dạng của cuộc sống. Bộ gen được sử dụng như thế nào để nghiên cứu sự tiến hóa? “Bộ gen là tập hợp đầy đủ các gen, trình tự điều hòa và các yếu tố cấu trúc cũng như DNA không mã hóa của sinh vật. â € ¢ Lĩnh vực tiến hóa phân tử liên quan đến mối quan hệ giữa cấu trúc của gen và protein cũng như chức năng của sinh vật. • Sự sắp xếp trình tự của protein hoặc axit nucleic từ các sinh vật khác nhau cho phép chúng ta so sánh trình tự và xác định các vị trí tương đồng. Ôn lại Hình 24.1, HOẠT ĐỘNG 24.1 â€¢ Số lượng thay đổi tối thiểu giữa các chuỗi có thể được tính từ ma trận tương tự. Các mô hình tiến hóa trình tự có thể được sử dụng để giải thích những thay đổi không thể quan sát được một cách trực tiếp. Ôn lại Hình 24.2, HOẠT ĐỘNG 24.2 Bộ gen tiết lộ điều gì về quá trình tiến hóa? • Sự thay thế nucleotide không đồng nghĩa dẫn đến sự thay thế axit amin trong protein, nhưng sự thay thế đồng nghĩa thì không. Ôn lại Hình 24.5 â€¢ Lý thuyết trung lập về tiến hóa phân tử phát biểu rằng phần lớn sự thay đổi phân tử trong trình tự nucleotide không làm thay đổi chức năng bộ gen. Tốc độ cố định của các đột biến trung tính không phụ thuộc vào quy mô quần thể và bằng tỷ lệ đột biến. Làm thế nào các nghiên cứu tiến hóa về gen kênh natri giúp chúng ta hiểu được một số rối loạn di truyền ở người? TRẢ LỜI Sự hiểu biết của chúng ta về cách thức hoạt động của gen và protein chủ yếu dựa trên các phân tích tiến hóa so sánh của các gen tương đồng ở nhiều loài. Những phân tích này tiết lộ các phần của gen được bảo tồn giữa các loài và thời gian tiến hóa,cũng như các phần của gen đồng biến với các chức năng nhất định (chẳng hạn như tạo ra tín hiệu điện, như trong trường hợp các gen kênh natri được thảo luận trong câu chuyện mở đầu chương). Những mô hình tiến hóa này cho phép các nhà sinh học liên hệ sự biến đổi trình tự với chức năng. Ngược lại, những mối tương quan này cho phép các nhà sinh học dự đoán nguyên nhân (và trong nhiều trường hợp, đề xuất phương pháp điều trị) đối với các rối loạn di truyền ở người. Ví dụ, một số đột biến nhất định ở gen kênh natri có thể gây ra tình trạng mất khả năng cảm thấy đau. Các đột biến khác có thể dẫn đến tình trạng cực kỳ nhạy cảm với cơn đau, bệnh tim hoặc đột tử ở trẻ sơ sinh. Hiểu được mối quan hệ giữa sự biến đổi trình tự và chức năng là bước đầu tiên để hiểu những rối loạn này, cũng như là bước cần thiết để tìm ra phương pháp điều trị cho những người mắc phải những rối loạn này. CHƯƠNG 24 – Sự chọn lọc tích cực đối với sự thay đổi trong gen mã hóa protein có thể được phát hiện bằng tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa cao hơn so với các thay thế đồng nghĩa. Điều ngược lại cũng đúng với việc thanh lọc sự lựa chọn. • Những hạn chế chọn lọc phổ biến có thể dẫn đến sự tiến hóa hội tụ của các chuỗi axit amin ở các loài có quan hệ họ hàng xa. Ôn lại Hình 24.7 â€¢ Tổng kích thước của bộ gen thay đổi nhiều hơn giữa các loài đa bào so với số lượng gen chức năng. Xem lại Hình 24.8, 24.9 Bộ gen đạt được và duy trì chức năng như thế nào? “Chuyển gen ngang có thể dẫn đến việc tiếp thu nhanh chóng các chức năng mới từ các loài có quan hệ họ hàng xa. Sự sao chép gen có thể dẫn đến tăng cường sản xuất sản phẩm của gen, tạo ra các gen giả không có chức năng hoặc tạo ra các chức năng gen mới. Một số vòng sao chép gen có thể tạo ra nhiều gen có chức năng liên quan, được

gọi chung là họ gen. Xem lại các hình 24.10, 24.11. • Cây gen mô tả lịch sử tiến hóa của các gen hoặc họ gen cụ thể. Xem HOẠT ĐỘNG 24.3 â€¢ Một số gen có tính lặp lại cao trải qua quá trình tiến hóa phối hợp, trong đó nhiều bản sao trong bộ gen duy trì sự giống nhau của chúng, ngay cả khi các gen khác nhau giữa các loài. Ôn lại Hình 24.12, HƯỚNG DẪN Animated 24.1 tiếp theoCHƯƠNG 24 – Sự chọn lọc tích cực đối với sự thay đổi trong gen mã hóa protein có thể được phát hiện bằng tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa cao hơn so với các thay thế đồng nghĩa. Điều ngược lại cũng đúng với việc thanh lọc sự lựa chọn. • Những hạn chế chọn lọc phổ biến có thể dẫn đến sự tiến hóa hội tụ của các chuỗi axit amin ở các loài có quan hệ họ hàng xa. Ôn lại Hình 24.7 â€¢ Tổng kích thước của bộ gen thay đổi nhiều hơn giữa các loài đa bào so với số lượng gen chức năng. Xem lại Hình 24.8, 24.9 Bộ gen đạt được và duy trì chức năng như thế nào? “Chuyển gen ngang có thể dẫn đến việc tiếp thu nhanh chóng các chức năng mới từ các loài có quan hệ họ hàng xa. Sự sao chép gen có thể dẫn đến tăng cường sản xuất sản phẩm của gen, tạo ra các gen giả không có chức năng hoặc tạo ra các chức năng gen mới. Một số vòng sao chép gen có thể tạo ra nhiều gen có chức năng liên quan, được gọi chung là họ gen. Xem lại các hình 24.10, 24.11. • Cây gen mô tả lịch sử tiến hóa của các gen hoặc họ gen cụ thể. Xem HOẠT ĐỘNG 24.3 â€¢ Một số gen có tính lặp lại cao trải qua quá trình tiến hóa phối hợp, trong đó nhiều bản sao trong bộ gen duy trì sự giống nhau của chúng, ngay cả khi các gen khác nhau giữa các loài. Ôn lại Hình 24.12, HƯỚNG DẪN Animated 24.1 tiếp theoCHƯƠNG 24 – Sự chọn lọc tích cực đối với sự thay đổi trong gen mã hóa protein có thể được phát hiện bằng tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa cao hơn so với các thay thế đồng nghĩa. Điều ngược lại cũng đúng với việc thanh lọc sự lựa chọn. • Những hạn chế chọn lọc phổ biến có thể dẫn đến sự tiến hóa hội tụ của các chuỗi axit amin ở các loài có quan hệ họ hàng xa. Ôn lại Hình 24.7 â€¢ Tổng kích thước của bộ gen thay đổi nhiều hơn giữa các loài đa bào so với số lượng gen chức năng. Xem lại Hình 24.8, 24.9 Bộ gen đạt được và duy trì chức năng như thế nào? “Chuyển gen ngang có thể dẫn đến việc tiếp thu nhanh chóng các chức năng mới từ các loài có quan hệ họ hàng xa. Sự sao chép gen có thể dẫn đến tăng cường sản xuất sản phẩm của gen, tạo ra các gen giả không có chức năng hoặc tạo ra các chức năng gen mới. Một số vòng sao chép gen có thể tạo ra nhiều gen có chức năng liên quan, được gọi chung là họ gen. Xem lại các hình 24.10, 24.11. • Cây gen mô tả lịch sử tiến hóa của các gen hoặc họ gen cụ thể. Xem HOẠT ĐỘNG 24.3 â€¢ Một số gen có tính lặp lại cao trải qua quá trình tiến hóa phối hợp, trong đó nhiều bản sao trong bộ gen duy trì sự giống nhau của chúng, ngay cả khi các gen khác nhau giữa các loài. Ôn lại Hình 24.12, HƯỚNG DẪN Animated 24.1 tiếp theo

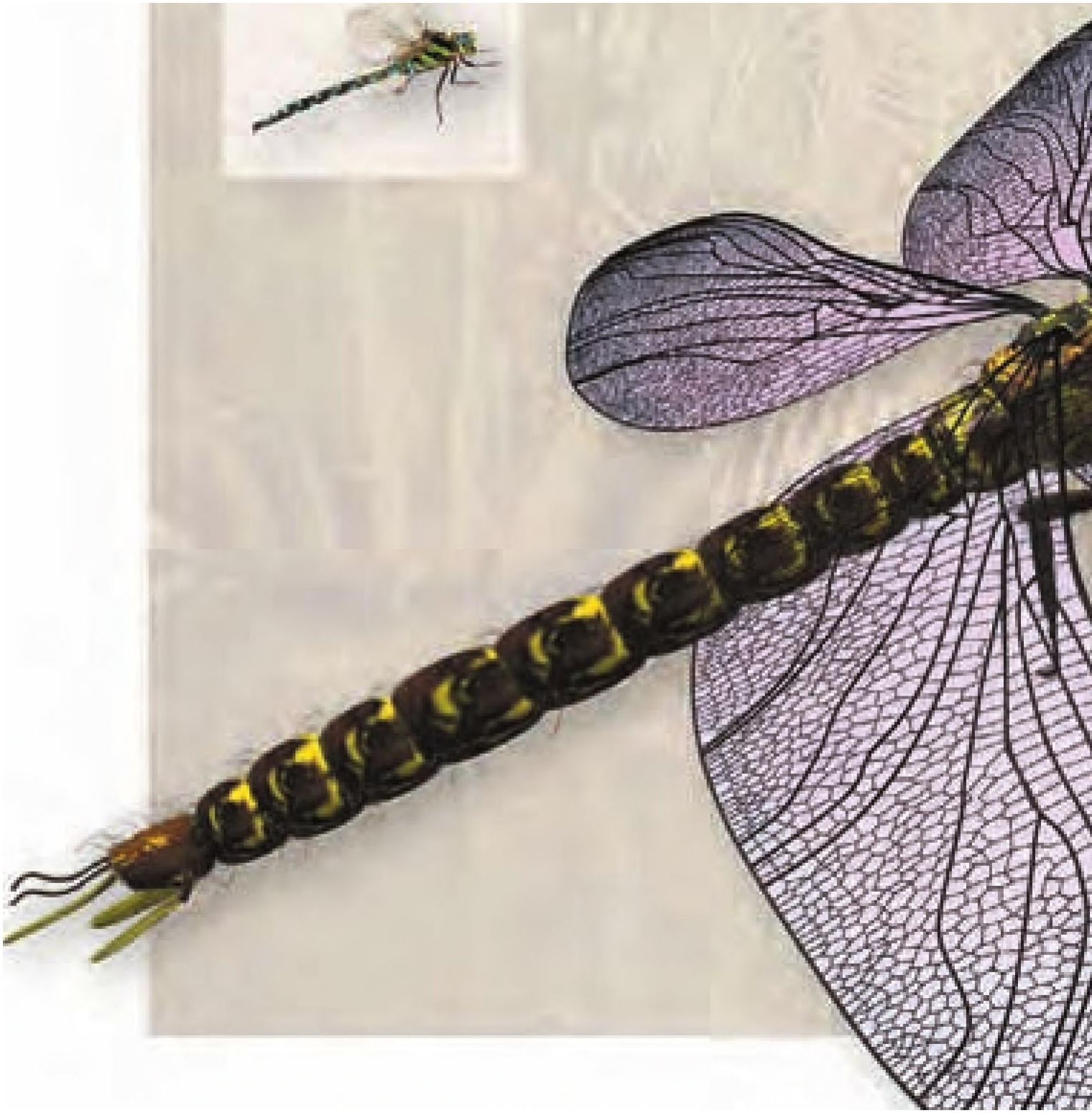
Tóm tắt chương 503 Một số ứng dụng của tiến hóa phân tử là gì? • Orthologs là các gen có liên quan thông qua các sự kiện hình thành loài, trong khi parolog là các gen có liên quan thông qua các sự kiện sao chép gen. Ôn lại Hình 24.13 â€¢ Chức năng của protein có thể được nghiên cứu bằng cách kiểm tra sự tiến hóa của gen. Việc phát hiện chọn lọc tích cực có thể được sử dụng để xác định những thay đổi ở cấp độ phân tử dẫn đến những thay đổi về chức năng. • Quá trình tiến hóa trong ống nghiệm được sử dụng để tạo ra các phân tử tổng hợp có chức năng mong muốn cụ thể. Ôn lại Hình 24.14 â€¢ Nhiều bệnh được xác định, nghiên cứu và chống lại thông qua nghiên cứu tiến hóa phân tử. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động Life10e.com/is24 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Tỷ lệ thay thế đồng nghĩa cao hơn so với thay thế không đồng nghĩa trong gen mã hóa protein được mong đợi theo a. chọn lọc thanh lọc. b. lựa chọn tích cực. c. tiến hóa trung tính. d. sự tiến hóa đồng bộ. đ. không có ý nào ở trên 2. Trước khi có thể so sánh trình tự nucleotide và axit amin trong khuôn khổ tiến hóa, chúng phải được sắp xếp thẳng hàng để giải thích cho a. xóa và chèn. b. chọn lọc và trung lập. c. sự song song và sự hội tụ. d. họ gen. đ. tất cả các ý trên l 3. Tốc độ cố định của đột biến trung tính, m = 2 Nju^a. độc lập với quy mô dân số. _ b. ở quần thể nhỏ cao hơn ở quần thể lớn. c. ở quần thể lớn cao hơn ở quần thể nhỏ. d. chậm hơn tốc độ cố định các đột biến có hại. đ. không có ý nào ở trên 4. Khi một gen được nhân đôi, điều nào sau đây có thể xảy ra? Một. Việc sản xuất sản phẩm của gen có thể tăng lên. b. Hai bản sao có thể được biểu hiện ở các mô khác nhau. c. Một bản sao của gen có thể tích lũy những thay thế có hại và trở nên mất chức năng. d. Hai bản sao có thể khác nhau và có các chức năng khác nhau. đ. Tất cả những điều trên 5. Kích thước bộ gen rất khác nhau giữa các sinh vật đa bào khác nhau (xem biểu đồ bên dưới). Nguyên nhân góp phần lớn nhất của sự thay đổi này là gì? Một. Số lượng gen mã hóa protein b. Số lượng DNA không mã hóa c. Số lượng gen nhân đôi D. Mức độ tiến hóa phối hợp e. Số lượng chọn lọc tích cực để thay đổi các gen mã hóa protein 0,001 0,01 0,1 1 10 100 1000 Kích

thước bộ gen (x 1 09 cặp bazơ) 6. Các gen di truyền là các gen truy nguyên về một điểm chung a. sự kiện biệt hóa. b. sự kiện thay thế c. sự kiện chèn. d. sự kiện xóa. đ. sự kiện trùng lặp.

504 CHƯƠNG 24 Sự tiến hóa của gen và bộ gen HIỂU & ÁP DỤNG 7. Tốc độ thay đổi tiến hóa khác nhau giữa các phân tử khác nhau và các loài khác nhau rất khác nhau về thời gian thế hệ và quy mô quần thể. Sự biến đổi này hạn chế cách thức và cách thức chúng ta có thể sử dụng khái niệm đồng hồ phân tử để giúp chúng ta trả lời các câu hỏi về sự tiến hóa của cả phân tử và sinh vật? 8. Dựa trên những gì bạn đã học về quá trình tiến hóa, bạn có thể đưa những sửa đổi nào vào các thí nghiệm tiến hóa trong ống nghiệm (chẳng hạn như thí nghiệm được trình bày trong Hình 24.14) để tăng tính đa dạng hoặc tốc độ tiến hóa của các phân tử mới? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Trong lịch sử tiến hóa, nhiều nhóm sinh vật sống trong hang động đã mất đi cơ quan thị giác. Ví dụ, mặc dù tôm càng sống trên bề mặt có mắt hoạt động nhưng một số loài tôm càng sống trong môi trường sống dưới lòng đất lại thiếu mắt. Opsin là một nhóm protein nhạy cảm với ánh sáng được biết là có chức năng quan trọng đối với thị giác (xem Chương 46) và các gen opsin được biểu hiện trong các mô mắt. Gen opsin có trong bộ gen của loài tôm càng không có mắt sống trong hang động. Hai giả thuyết khác có thể giải thích sự hiện diện của gen opsin ở sinh vật không có mắt là (1) các gen không còn trải qua quá trình chọn lọc tinh lọc vì không còn sự chọn lọc cho chức năng thị giác; hoặc (2) các gen đang trải qua quá trình lựa chọn chức năng khác ngoài thị giác. Bạn sẽ điều tra hai giả thuyết này bằng cách sử dụng trình tự gen opsin ở nhiều loài tôm càng khác nhau như thế nào? 10. Phân tích sự thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa trong các gen mã hóa protein có thể được sử dụng để phân biệt tiến hóa trung tính, chọn lọc tích cực và chọn lọc tinh khiết. Một nhà điều tra đã so sánh nhiều trình tự gen mã hóa protein bề mặt từ virus cúm được lấy mẫu theo thời gian và thu thập dữ liệu trình bày trong bảng. Sử dụng bảng để trả lời các câu hỏi sau. Vị trí axit amin Thay thế đồng nghĩa Thay thế không đồng nghĩa 12 0 7 15 1 9 61 0 12 80 7 0 137 12 1 156 24 2 165 3 4 226 38 3 a. Vị trí nào mã hóa các axit amin có thể đã thay đổi do chọn lọc tích cực? Tại sao? b. Vị trí nào mã hóa các axit amin có thể đã bị thay đổi do quá trình chọn lọc tinh khiết? Tại sao? (Gợi ý: Để tính tỷ lệ của từng loại thay thế, bạn sẽ cần xem xét số lượng thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa hiện diện so với số lượng thay thế có thể có của từng loại. Số lượng thay thế không đồng nghĩa có thể nhiều gấp khoảng 3 lần so với số thay thế đồng nghĩa .) Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Lịch sử sự sống trên Trái đất CHƯƠNG 25.1 Các nhà khoa học xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa như thế nào? 25.2 Các lục địa và khí hậu của Trái đất đã thay đổi như thế nào theo thời gian? 25.3 Những sự kiện chính trong lịch sử cuộc sống là gì? HẦU HẾT MỌI NGƯỜI đã từng sống quanh các ao nước ngọt đều quen thuộc với chuồn chuồn. Màu sắc tươi sáng và đôi cánh trong suốt của chúng kích thích giác quan thị giác của chúng ta vào những buổi chiều mùa hè rực rỡ khi chúng bay đi ăn muỗi, giao phối và đẻ trứng. Những con chuồn chuồn lớn nhất còn sống hiện nay có sải cánh có thể bị che bởi bàn tay con người. Tuy nhiên, ba trăm triệu năm trước, loài ruồi kéo như Meganeuropsis permiana có sải cánh hơn 70 cm - hơn 2 feet, ngang bằng hoặc vượt quá sải cánh của nhiều loài chim săn mồi hiện đại. Những con chuồn chuồn này là loài săn mồi bay lớn nhất trong thời đại của chúng. Không có loài côn trùng bay nào còn sống hiện nay có kích thước gần như vậy. Nhưng trong thời kỳ địa chất Kỷ Than đá và kỷ Permi, cách đây 350-250 triệu năm, nhiều nhóm côn trùng bay có chứa những loài khổng lồ. Meganeuropsis có lẽ đã ăn những con phù du khổng lồ và những loài côn trùng bay khổng lồ khác sống chung với nó ở đầm lầy Permi. Bản thân những loài côn trùng khổng lồ này đã bị động vật lưỡng cư khổng lồ ăn thịt. Ngày nay, không loài côn trùng hay động vật lưỡng cư nào có thể tồn tại trên Trái đất. Nồng độ oxy trong bầu khí quyển Trái đất lúc đó cao hơn khoảng 50% so với hiện nay và nồng độ oxy cao đó được cho là cần thiết để hỗ trợ các loài côn trùng khổng lồ và động vật lưỡng cư săn mồi khổng lồ của chúng. Các nhà cổ sinh vật học đã phát hiện ra hóa thạch của loài Meganeuropsis permiana trong lớp đá ở Kansas. Làm sao chúng ta biết tuổi của những hóa thạch này và làm sao chúng ta có thể biết bầu khí quyển đã biến mất từ lâu chứa bao nhiêu oxy? Việc xếp lớp đá cho phép chúng ta nhận biết Chuồn chuồn của chúng to như Diều hâu Meganeuropsis permiana được thể hiện ở đây trong bản tái tạo của một nghệ sĩ từ hóa thạch. Ngoại trừ kích thước của nó, loài khổng lồ từ kỷ Permi này tương tự như chuồn chuồn hiện đại (được mô tả trong hình nhỏ với cùng tỷ lệ). độ tuổi tương đối với nhau, nhưng bản thân nó không chỉ ra độ tuổi tuyệt

đối của một lớp nhất định. Một trong những thành tựu khoa học đáng chú ý của thế kỷ 20 là sự phát triển các kỹ thuật phức tạp sử dụng tốc độ phân rã của nhiều đồng vị phóng xạ khác nhau, tỷ lệ của một số phân tử trong đá và hóa thạch, cũng như những thay đổi trong từ trường Trái đất để suy ra các điều kiện và sự kiện. trong quá khứ xa xôi và xác định niên đại của chúng một cách chính xác. Chính những phương pháp đó đã cho phép chúng ta xác định tuổi hóa thạch của loài Meganeuropsis và tính toán nồng độ oxy trong bầu khí quyển Trái đất vào thời điểm đó. Trái đất khoảng 4,5 tỷ năm tuổi và sự sống đã tồn tại trên đó khoảng 3,8 - o - tỷ năm trong số đó. Điều đó có nghĩa là các nền văn minh của loài người đã chiếm đóng Trái đất chưa đến 0,0003% lịch sử sự sống. Khám phá những gì đã xảy ra trước khi con người xuất hiện là một lĩnh vực khoa học đang diễn ra và thú vị.Các thí nghiệm hiện đại có thể kiểm tra các giả thuyết về tác động tiến hóa của những thay đổi môi trường cổ xưa không? Xem câu trả lời ở trang 522.



506 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất BẢNG25.1 Lịch sử địa chất Trái đất Thời kỳ Eon Bắt đầu Những thay đổi vật lý chính trên Trái đất r Kỷ Đệ tứ Kainozoi (Q) 2,6 triệu năm Khí hậu lạnh/khô; các đợt băng hà lặp lại Đệ tam (T) 65,5 mya Các lục địa gần vị trí hiện tại; khí hậu nguội đi Kỷ Phấn trắng (K) 145,5 triệu năm lục địa Laurasian gắn liền với nhau; Gondwana bắt đầu rời xa nhau; thiên thạch tấn công gần bán đảo Yucatan hiện tại vào cuối thời kỳ Kỷ Jura Mesozoi (J) 201 .6 mya Hai lục địa lớn hình thành: Laurasia (phía bắc) và Gondwana (phía nam); khí hậu ấm 'U) c _o Tiền Cambri (dài ~4 tỷ năm) 2,5 bya Khí quyển 02 cấp tăng từ không đáng kể lên khoảng 18%; "Quả cầu tuyết" từ khoảng 750 đến 580 mya 3,8 bya Trái đất tích

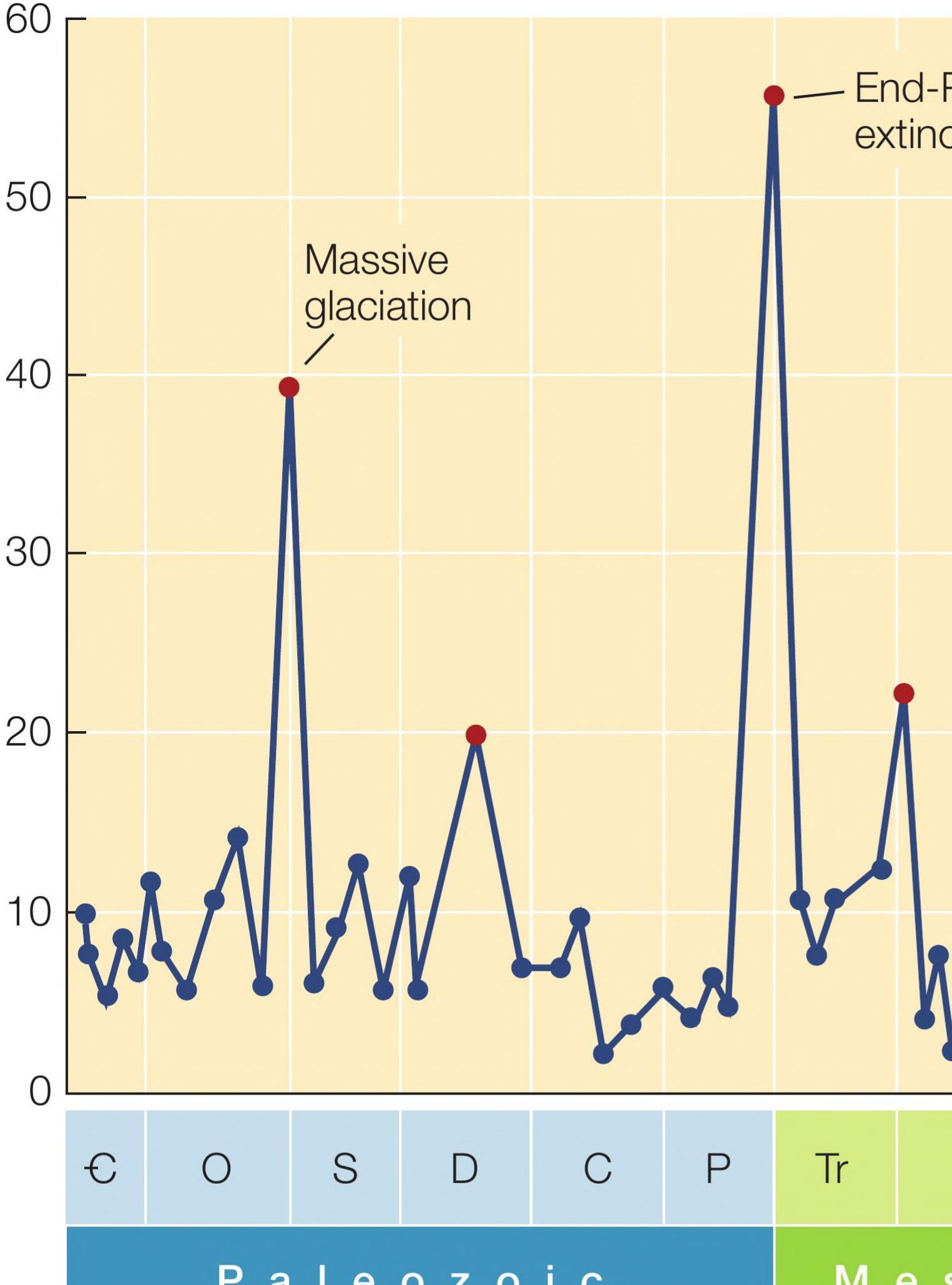
lũy thêm bầu khí quyển (hầu như vẫn không có 02); tác động của thiên thạch giảm đáng kể 4,5-4,6 bya Sự hình thành Trái đất; làm mát bề mặt Trái đất; bầu không khí hầu như không chứa 02 chất tự do; hình thành đại dương; Trái đất gần như bị bắn phá liên tục từ thiên thạch Lưu ý: mya, triệu năm trước; tạm biệt, tỷ năm trước. Làm thế nào để các nhà khoa học xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa? Một số thay đổi tiến hóa xảy ra đủ nhanh để được nghiên cứu trực tiếp và xử lý bằng thực nghiệm. Việc nhân giống cây trồng và vật nuôi của các nhà nông học và sự tiến hóa của protein bề mặt ở virus cúm là những ví dụ về sự tiến hóa nhanh chóng, ngắn hạn mà chúng ta đã thảo luận ở các chương trước. Những thay đổi tiến hóa khác, chẳng hạn như sự xuất hiện của loài mới và dòng dõi tiến hóa, thường diễn ra theo thang thời gian địa chất (Bảng 25.1). Để hiểu được các mô hình lâu dài của sự thay đổi tiến hóa, chúng ta không chỉ phải suy nghĩ theo thang thời gian kéo dài hàng triệu năm mà còn phải xem xét các sự kiện và điều kiện rất khác so với những gì chúng ta quan sát ngày nay. Trái đất của quá khứ xa xôi không giống Trái đất hiện tại của chúng ta đến nỗi nó trông giống như một hành tinh xa lạ có những sinh vật lạ sinh sống. Các lục địa đã không còn như hiện nay và khí hậu đôi khi khác biệt đáng kể so với ngày nay. Chúng ta biết điều này vì phần lớn lịch sử Trái đất được ghi lại trong các lớp đá của nó. Chúng ta không thể biết tuổi của những tảng đá chỉ bằng cách nhìn vào chúng, nhưng chúng ta có thể xác định được tuổi của những tảng đá so với nhau. Người đầu tiên chính thức công nhận phương pháp xác định niên đại tương đối này là bác sĩ người Đan Mạch Nicolaus Steno ở thế kỷ XVII. Steno nhận ra rằng trong các loại đá trầm tích không bị xáo trộn (đá được hình thành do sự tích tụ trầm tích), các lớp đá cổ nhất, hay địa tầng (tầng đơn), nằm ở phía dưới và các tầng cao hơn liên tiếp sẽ trẻ hơn dần. Các nhà địa chất sau đó đã kết hợp hiểu biết sâu sắc của Steno với những quan sát của họ về các hóa thạch có trong đá trầm tích để thiết lập các nguyên tắc địa tầng sau: “Hóa thạch của các sinh vật tương tự được tìm thấy ở những nơi cách xa nhau trên Trái đất. â€¢ Một số hóa thạch nhất định luôn được tìm thấy ở các tầng trẻ hơn và một số hóa thạch khác luôn được tìm thấy ở các tầng cũ hơn.â € ¢ Các sinh vật được tìm thấy ở các tầng trẻ hơn giống với các sinh vật hiện đại hơn là các sinh vật được tìm thấy ở các tầng cũ hơn. Những mô hình này tiết lộ nhiều điều về độ tuổi tương đối của đá trầm tích và hóa thạch chứa trong đó, cũng như các mô hình trong quá trình tiến hóa của sự sống. Nhưng các nhà địa chất vẫn không thể xác định được tuổi tuyệt đối của những tảng đá này. Phương pháp xác định niên đại tuyệt đối của đá - nghĩa là xác định tuổi thực tế của chúng thay vì chỉ tuổi tương đối của chúng với nhau) - đã không có sẵn

25.1 Các nhà khoa học xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa như thế nào? 507 Sự kiện chính trong lịch sử sự sống Con người tiến hóa; nhiều loài động vật có vú lớn bị tuyệt chủng Sự đa dạng hóa của các loài chim, động vật có vú, thực vật có hoa và côn trùng Khủng long tiếp tục đa dạng hóa; tuyệt chủng hàng loạt vào cuối thời kỳ (-76% số loài bị mất) Khủng long đa dạng; bức xạ của cá vây tia; hóa thạch đầu tiên của thực vật có hoa Khủng long sơ khai; động vật có vú đầu tiên; động vật không xương sống biển đa dạng hóa; tuyệt chủng hàng loạt vào cuối thời kỳ (-65% số loài bị mất) Loài bò sát đa dạng hóa; sự hiện diện của các loài lưỡng cư khổng lồ và côn trùng bay; tuyệt chủng hàng loạt vào cuối thời kỳ (-96% số loài bị mất) Rừng dương xỉ/đuôi ngựa/rêu câu lạc bộ khổng lồ rộng lớn; loài bò sát đầu tiên; côn trùng đa dạng hóa Cá hàm đa dạng hóa; côn trùng và động vật lưỡng cư đầu tiên; tuyệt chủng hàng loạt vào cuối thời kỳ (-75% số loài sinh vật biển bị mất) Đa dạng hóa các loài cá không hàm; cá vây tia đầu tiên; thực vật và động vật xâm chiếm đất liền Tuyệt chủng hàng loạt vào cuối thời kỳ (-75% số loài bị mất) Sự đa dạng hóa nhanh chóng của động vật đa bào; các sinh vật nguyên sinh quang hợp đa dạng Nguồn gốc của quang hợp, sinh vật đa bào và sinh vật nhân chuẩn Nguồn gốc của sự sống; sinh vật nhân sơ phát triển mạnh mẽ Sự sống chưa tồn tại cho đến sau khi chất phóng xạ được phát hiện vào đầu thế kỷ XX. Đồng vị phóng xạ cung cấp một cách để xác định niên đại của hóa thạch và đá Đồng vị phóng xạ của các nguyên tố - đồng vị phóng xạ - phân rã theo mô hình có thể dự đoán được trong thời gian dài (xem Phần 2.1). Trong một khoảng thời gian cụ thể, được gọi là chu kỳ bán rã, một nửa số nguyên tử trong đồng vị phóng xạ phân rã để trở thành một đồng vị khác, ổn định (không phóng xạ) (Hình 25.1 A). Việc sử dụng kiến thức này để xác định niên đại các hóa thạch và đá được gọi là xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ. Để sử dụng một đồng vị phóng xạ để xác định niên đại của một sự kiện trong quá khứ, chúng ta phải biết hoặc ước tính nồng độ của đồng vị đó tại thời điểm xảy ra sự kiện đó và chúng ta phải biết chu kỳ bán rã của đồng vị phóng xạ đó. Ví dụ, việc sản xuất carbon-14 (14C, một đồng vị phóng xạ của carbon) ở tầng trên của khí quyển – bằng phản ứng của neutron với nitơ-14 (14N, một đồng vị ổn định của

nitơ) – chỉ cân bằng lượng phóng xạ tự nhiên. sự phân rã của 14C thành 14N. Do đó, tỷ lệ 14C với đồng vị ổn định phổ biến hơn của carbon, carbon-12 (12C), tương đối ổn định trong các sinh vật sống và trong môi trường của chúng. Tuy nhiên, ngay khi sinh vật chết đi, nó sẽ ngừng trao đổi các hợp chất cacbon với môi trường. (B) Sản phẩm phân rã của đồng vị phóng xạ Chu kỳ bán rã (năm) Khoảng xác định niên đại hữu ích (năm) Carbon-14 (14C) Nitơ-14 (14N) 5.700 100-60.000 Uranium-234 (234U) Thorium-230 80.000 10.000-500.000 Uranium-235 pU) Chì-207 (207Pb) 704 triệu 200.000-4,5 tỷ Kali-40 (40K) Argon-40 (40Ar) 1,3 tỷ 10 triệu - 4,5 tỷ 25,1 Đồng vị phóng xạ cho phép chúng ta xác định niên đại đá cổ Sự phân rã của đồng vị phóng xạ thành đồng vị ổn định diễn ra với tốc độ ổn định. Chu kỳ bán rã là thời gian cần thiết để một nửa số nguyên tử còn lại phân rã theo cách này. (A) Đồ thị thể hiện nguyên lý chu kỳ bán rã sử dụng cacbon-14 (14C) làm ví dụ.Chu kỳ bán rã của 14C là 5.700 năm. (B) Các đồng vị phóng xạ khác nhau có chu kỳ bán rã đặc trưng khác nhau cho phép chúng ta ước tính tuổi của đá. 14C đang phân hủy của nó không còn được bổ sung nữa và tỷ lệ 14C so với 12C trong phần còn lại của nó giảm dần theo thời gian. Các nhà cổ sinh vật học có thể sử dụng tỷ lệ 14C và 12C trong vật liệu hóa thạch để xác định niên đại của những hóa thạch có độ tuổi dưới 60.000 năm (và do đó là các loại đá trầm tích có chứa những hóa thạch đó). Nếu hóa thạch già hơn thế, thì chỉ còn lại rất ít 14C nên sẽ đạt đến giới hạn phát hiện khi sử dụng đồng vị đặc biệt này. Các phương pháp xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ đã được mở rộng và tinh chế Đá trầm tích được hình thành từ các vật liệu tồn tại trong các khoảng thời gian khác nhau trước khi bị phong hóa, phân mảnh và vận chuyển, đôi khi qua một khoảng cách dài, đến địa điểm lắng đọng. Do đó, các đồng vị phóng xạ trong đá trầm tích không chứa thông tin đáng tin cậy về ngày hình thành của nó. Việc xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ của các loại đá có niên đại hơn 60.000 năm đòi hỏi phải ước tính nồng độ đồng vị phóng xạ trong đá lửa, được hình thành khi vật liệu nóng chảy nguội đi. Cho đến nay, các tầng trầm tích, các nhà địa chất tìm kiếm những nơi tro núi lửa hoặc dòng dung nham đã xâm nhập vào đá trầm tích. Ước tính sơ bộ về tuổi của đá lửa xác định đồng vị phóng xạ nào có thể được sử dụng để xác định niên đại của nó (Hình 25.1 B). Ví dụ, sự phân rã của kali-40 (có chu kỳ bán rã 1,3 tỷ năm) thành argon-40, đã được sử dụng để xác định niên đại của nhiều sự kiện cổ xưa trong quá trình tiến hóa của sự sống. hóa thạchđã được sử dụng để xác định niên đại của nhiều sự kiện cổ xưa trong quá trình tiến hóa của sự sống. hóa thạchđã được sử dụng để xác định niên đại của nhiều sự kiện cổ xưa trong quá trình tiến hóa của sự sống. hóa thạch

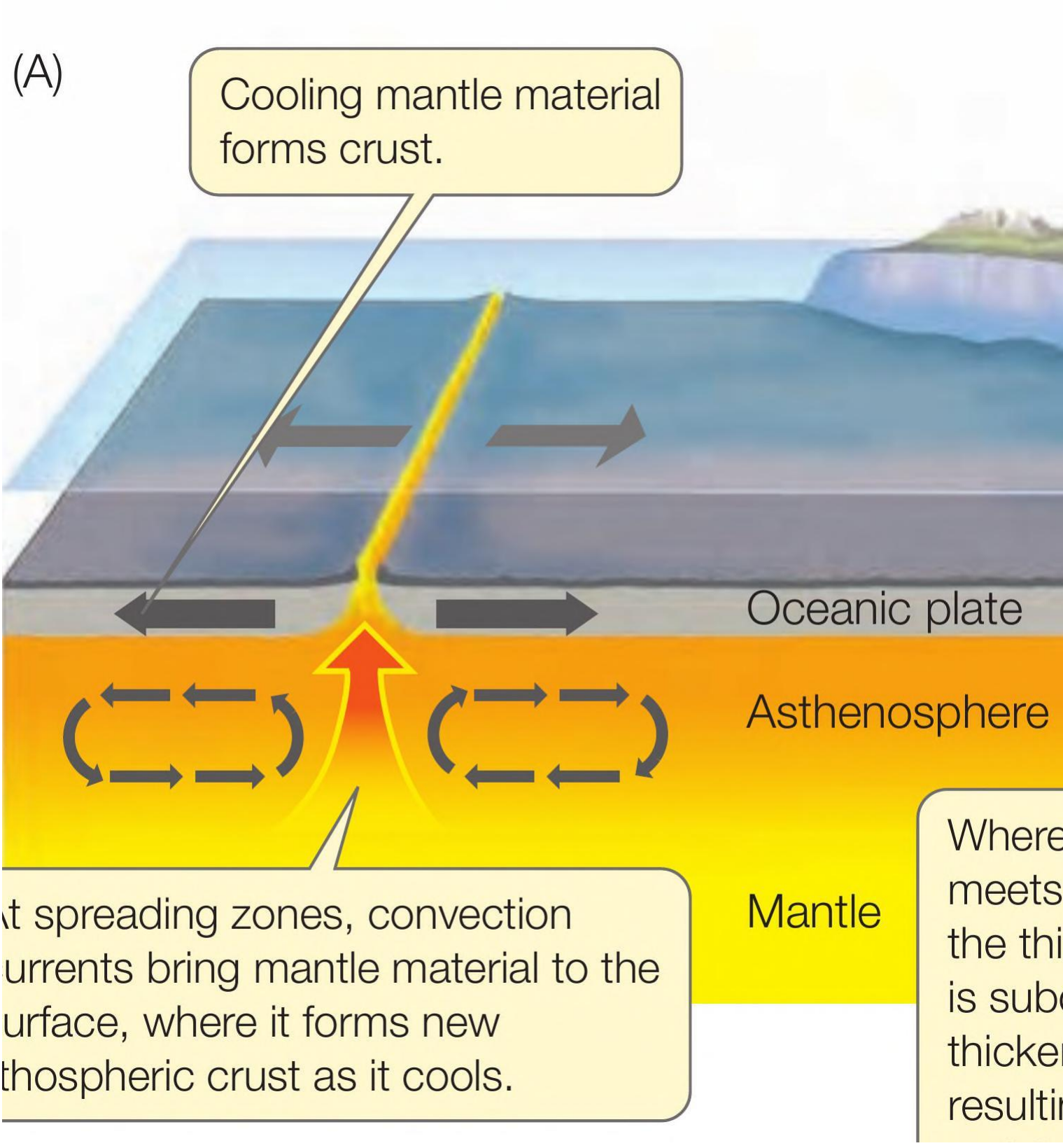
508 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất trong đá trầm tích liền kề tương tự như lịch sử của các loại đá khác ở độ tuổi đã biết cung cấp thêm manh mối về tuổi của đá. Các nhà khoa học đã sử dụng một số phương pháp để xây dựng thang thời gian địa chất Xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ của đá, kết hợp với phân tích hóa thạch, là phương pháp xác định tuổi địa chất hiệu quả nhất. Nhưng ở những nơi đá trầm tích không có sự xâm nhập của lửa phù hợp và có ít hóa thạch, các nhà cổ sinh vật học chuyển sang các phương pháp xác định niên đại khác. Một phương pháp, được gọi là xác định niên đại cổ từ, liên hệ tuổi của đá với các kiểu từ tính của Trái đất, chúng thay đổi theo thời gian. Các cực từ của Trái đất di chuyển và đôi khi tự đảo ngược. Cả đá trầm tích và đá lửa đều lưu giữ bản ghi về từ trường của Trái đất vào thời điểm chúng được hình thành và bản ghi đó có thể được sử dụng để xác định tuổi của những loại đá đó. Các phương pháp xác định niên đại khác trong lịch sử sự sống sử dụng thông tin về sự trôi dạt lục địa, thông tin về sự thay đổi mực nước biển và đồng hồ phân tử (một phương pháp được mô tả trong Phần 22.3). Các nhà địa chất đã sử dụng tất cả các phương pháp này để xây dựng thang thời gian địa chất (xem Bảng 25.1). Họ chia lịch sử rộng lớn của cuộc sống thành bốn thời đại. Kỷ Hadean đề cập đến thời gian trên Trái đất trước khi sự sống phát triển. Lịch sử ban đầu của sự sống xảy ra vào thời đại Archean, kết thúc vào khoảng thời gian các sinh vật quang hợp lần đầu tiên xuất hiện trên Trái đất. Sự sống của sinh vật nhân sơ đã đa dạng hóa nhanh chóng trong đại nguyên sinh Proterozoi, và các sinh vật nhân chuẩn đầu tiên trong hồ sơ hóa thạch có niên đại từ thời điểm này. Ba thời kỳ này đôi khi được gọi chung là thời kỳ Tiền Cambri, hay đơn giản là Tiền Cambri. Thời kỳ Tiền Cambri kéo dài khoảng bốn tỷ năm và do đó j= chiếm phần lớn thời gian địa chất. Tuy nhiên, trong thời đại Phanerozoic - chỉ kéo dài 542 triệu năm - sinh vật nhân chuẩn đa bào đã nhanh chóng đa dạng hóa. Để nhấn mạnh các sự kiện của Phanerozoic, =Â§ Bảng 25.1 cho thấy sự phân chia của thời đại này thành các thời đại và ^ thời kỳ. Ranh giới giữa các sự phân chia thời gian Â° này phần lớn dựa trên những khác biệt nổi bật mà các nhà địa chất quan sát được trong tập hợp các sinh vật hóa thạch có trong các tầng kế tiếp nhau. Hồ sơ địa

chất về sự sống này tiết lộ một câu chuyện đáng chú ý về một thế giới trong đó các lục địa và quần xã sinh vật không ngừng thay đổi. RECAP Các hóa thạch trong tầng đá trầm tích cho phép các nhà địa chất xác định tuổi tương đối của các sinh vật, nhưng việc xác định niên đại tuyệt đối là không thể cho đến khi phát hiện ra chất phóng xạ. Các nhà địa chất chia lịch sử sự sống thành các thời đại, thời đại và thời kỳ dựa trên tập hợp các sinh vật hóa thạch được tìm thấy trong các lớp đá kế tiếp nhau. “Những quan sát nào cho thấy hóa thạch có thể được sử dụng để xác định tuổi tương đối của đá? Xem trang. 506 – Tốc độ phân rã của đồng vị phóng xạ được sử dụng như thế nào để ước tính tuổi tuyệt đối của đá? Xem trang. 507 và Hình 25.1 Khi các nhà địa chất bắt đầu phát triển những phương pháp chính xác để đo tuổi Trái đất, họ bắt đầu hiểu rằng Trái đất già hơn nhiều so với những gì mà bất kỳ ai từng hiểu trước đây. Trong lịch sử 4,5 tỷ năm của nó. Trái đất đã trải qua những thay đổi lớn về mặt vật lý. Những thay đổi này đã ảnh hưởng đến sự tiến hóa của sự sống và đến lượt sự sống lại ảnh hưởng đến môi trường vật lý của Trái đất. Các lục địa và khí hậu của Trái đất đã thay đổi như thế nào theo thời gian? Như chúng ta đã thấy trong phần trước, thời đại Phanerozoic nổi bật với sự đa dạng hóa nhanh chóng của sinh vật nhân chuẩn đa bào. Nhưng sự đa dạng của các sinh vật đa bào không chỉ đơn giản tăng lên đều đặn theo thời gian. Các loài mới đã xuất hiện và các loài đã tuyệt chủng trong suốt lịch sử của sự sống. Nhưng đã có những thời điểm mà tốc độ tuyệt chủng tăng lên đáng kể so với mức nền (Hình 25.2). Những sự kiện tuyệt chủng hàng loạt này là nguyên nhân của một số khác biệt nổi bật trong các tập hợp hóa thạch mà các nhà địa chất sử dụng để phân chia thời đại Phanerozoic thành các thời đại và thời kỳ. Sau mỗi lần tuyệt chủng hàng loạt, sự đa dạng của sự sống lại phục hồi, mặc dù quá trình phục hồi phải mất hàng triệu năm. Trong phần này chúng ta sẽ thảo luận về một số thay đổi vật lý trên Trái đất dẫn đến những thay đổi mạnh mẽ về tính đa dạng của sự sống. 25.2 Sự tuyệt chủng hàng loạt theo chu kỳ đánh dấu nhiều ranh giới địa chất Năm sự gia tăng mạnh (được đánh dấu bằng các chấm đỏ) trên tốc độ tuyệt chủng nền đã xảy ra trong suốt Phanerozoic. Sự kiện sâu rộng nhất trong số những sự kiện này, sự tuyệt chủng cuối kỷ Permi, có liên quan đến sự sụt giảm đáng kể mực nước biển (xem Hình 25.4), nhiệt độ toàn cầu và mức oxy trong khí quyển (xem Hình 25.8).2 Sự tuyệt chủng hàng loạt theo chu kỳ đánh dấu nhiều ranh giới địa chất Năm sự gia tăng rõ rệt (được đánh dấu bằng các chấm đỏ) trên tốc độ tuyệt chủng nền đã xảy ra trong suốt Phanerozoic. Sự kiện sâu rộng nhất trong số những sự kiện này, sự tuyệt chủng cuối kỷ Permi, có liên quan đến sự sụt giảm đáng kể mực nước biển (xem Hình 25.4), nhiệt độ toàn cầu và mức oxy trong khí quyển (xem Hình 25.8).2 Sự tuyệt chủng hàng loạt theo chu kỳ đánh dấu nhiều ranh giới địa chất Năm sự gia tăng rõ rệt (được đánh dấu bằng các chấm đỏ) trên tốc độ tuyệt chủng nền đã xảy ra trong suốt Phanerozoic. Sự kiện sâu rộng nhất trong số những sự kiện này, sự tuyệt chủng cuối kỷ Permi, có liên quan đến sự sụt giảm đáng kể mực nước biển (xem Hình 25.4), nhiệt độ toàn cầu và mức oxy trong khí quyển (xem Hình 25.8).


60
50
40
30
20
10
0
Massive
glaciation
End-P
extinc
€
O
S
D
C
P
Tr
Paleozoic
Mes

25.2 Các lục địa và khí hậu của Trái đất đã thay đổi như thế nào theo thời gian? 509 25.3 Kiến tạo mảng và trôi dạt lục địa (A) Sức nóng của lõi Trái đất tạo ra dòng đối lưu trong vật liệu lớp phủ nhớt của quyển mềm. Những dòng hải lưu này đẩy các mảng lục địa cùng với các khối đất mà chúng mang theo, gần nhau hoặc tách rời nhau. Khi các mảng va chạm vào nhau, mảng này có thể trượt xuống dưới mảng kia, tạo ra các dãy núi và thường là núi lửa. (B) Dãy thác Cascade ở Tây Bắc Thái Bình Dương của Bắc Mỹ là một ví dụ về dãy núi được tạo ra bởi sự hút chìm của một mảng đại dương bên dưới một mảng lục địa. 13 Vào Media Clip 25.1 Dòng dung nham và vụ nổ Magma Lifel 0e.com/mc25. 1 Các lục địa không phải lúc nào cũng như ngày nay. Những quả địa cầu và bản đồ trang trí trên tường, giá sách và sách của chúng ta tạo ấn tượng về một Trái đất tĩnh tại. Chúng ta sẽ dễ dàng cho rằng các lục địa luôn ở đúng vị trí của chúng. Nhưng chúng tôi đã sai. Ý tưởng cho rằng các khối đất của Trái đất đã thay đổi vị trí của chúng qua hàng thiên niên kỷ và chúng vẫn tiếp tục như vậy được đưa ra vào năm 1912 bởi nhà khí tượng học và địa vật lý người Đức Alfred Wegener. Ý tưởng của ông, được gọi là sự trôi dạt lục địa, ban đầu vấp phải sự hoài nghi và phản đối. Tuy nhiên, đến những năm 1960, bằng chứng vật lý và sự hiểu biết ngày càng tăng về kiến tạo mảng – địa vật lý về sự chuyển động của các khối đất lớn – đã thuyết phục hầu như tất cả các nhà địa chất về tính thực tế trong tầm nhìn của Wegener. Kiến tạo mảng cung cấp cơ chế địa chất giải thích giả thuyết về sự trôi dạt lục địa của Wegener. Lớp vỏ Trái đất bao gồm một số mảng rắn, cùng nhau tạo nên thạch quyển rắn ("quả cầu đá"). Các mảng thạch quyển lục địa dày và mỏng hơn bao phủ một lớp nhớt, dễ uốn của lớp phủ Trái đất, được gọi là quyển astheno ("quả cầu yếu"). Nhiệt sinh ra do sự phân rã phóng xạ sâu trong lõi Trái đất tạo ra dòng đối lưu quy mô lớn trong lớp phủ. Lớp vỏ mới được hình thành khi vật chất lớp phủ nổi lên giữa các mảng phân kỳ, đẩy chúng ra xa nhau. Khi các mảng đại dương và mảng lục địa hội tụ, mảng đại dương mỏng hơn bị ép bên dưới mảng lục địa dày hơn, một quá trình được gọi là sự hút chìm. Hút chìm gây ra hoạt động núi lửa và hình thành núi ở ranh giới lục địa (Hình 2 5. 3 A). Ví dụ, ở Tây Bắc Thái Bình Dương của Bắc Mỹ, một loạt núi lửa đã hình thành nên dãy núi Cascade khi mảng đại dương Juan de Fuca bị hút chìm bên dưới một phần của mảng lục địa Bắc Mỹ (Hình 25.3 B). Khi hai mảng đại dương va chạm vào nhau, một mảng cũng bị hút chìm xuống dưới mảng kia, tạo ra một rãnh đại dương sâu và liên quan đến hoạt động núi lửa. Phần sâu nhất của đại dương trên thế giới – rãnh Mariana ở phía tây Thái Bình Dương – được hình thành nơi hai mảng đại dương va vào nhau. Hoạt động núi lửa gắn liền với sự hút chìm tại rãnh Mariana đã tạo ra Quần đảo Mariana gần đó.Khi hai mảng lục địa dày va vào nhau, không mảng nào bị hút chìm. Thay vào đó, các mảng đẩy lên nhau tạo thành những dãy núi cao. Dãy núi cao nhất thế giới, dãy Himalaya, được hình thành theo cách này khi vật liệu lớp phủ làm mát hình thành lớp vỏ. CD* CD Đĩa đại dương | Quyển mềm Tại các đới tách giãn, các dòng đối lưu mang vật liệu manti lên bề mặt, nơi nó hình thành lớp vỏ thạch quyển mới khi nguội đi. Lớp phủ Nơi một mảng đại dương gặp một mảng lục địa, mảng đại dương mỏng hơn sẽ bị hút chìm dưới mảng lục địa dày hơn, dẫn đến hoạt động núi lửa và hình thành núi. Mảng lục địa Ấn Độ va chạm với mảng Á-Âu. Khi các mảng lục địa phân kỳ, lớp vỏ mới hình thành ở các khoảng không gian xen kẽ, dẫn đến các khe nứt sâu gọi là thung lũng tách giãn, nơi thường hình thành các hồ nước ngọt lớn. Các hồ ở Thung lũng Tách giãn Lớn ở phía đông châu Phi, bao gồm cả Hồ Malawi (được thảo luận ở phần mở đầu của Chương 23), được hình thành theo cách này. Hai mảng cũng có thể trượt qua nhau, tạo thành ranh giới đứt gãy biến đổi (chẳng hạn như đứt gãy San Andreas tạo ra hoạt động địa chấn dữ dội ở các vùng của California). Nhiều điều kiện vật lý trên Trái đất đã dao động để phản ứng với các quá trình kiến tạo mảng. Bây giờ chúng ta biết rằng sự chuyển động của các mảng đôi khi đã mang các lục địa lại với nhau và đôi khi đã đẩy chúng ra xa nhau, như được thấy trong các bản đồ ở phía trên Hình 25.14. Vị trí và kích thước của các lục địa ảnh hưởng đến mô hình hoàn lưu đại dương, khí hậu toàn cầu và mực nước biển. Mực nước biển bị ảnh hưởng trực tiếp bởi các quá trình kiến tạo mảng (có thể ảnh hưởng đến độ sâu của lưu vực đại dương) và gián tiếp bởi các mô hình hoàn lưu đại dương, ảnh hưởng đến các mô hình băng hà. Khi khí hậu mát mẻ, các sông băng hình thành và giữ nước trên các vùng đất liền; khi khí hậu ấm lên, sông băng tan chảy và giải phóng nước. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 25.1 Phong trào Â°f the Continents Lifel 0e.com/at25. 1hình thành một ranh giới đứt gãy chuyển dạng (chẳng hạn như đứt gãy San Andreas tạo ra hoạt động địa chấn dữ dội ở các vùng của California). Nhiều điều kiện vật lý trên Trái đất đã dao động để phản ứng với các quá trình kiến tạo mảng. Bây giờ chúng ta biết rằng sự chuyển động của các mảng đôi khi đã mang các lục địa lại với nhau và đôi khi đã đẩy chúng ra xa nhau, như được thấy trong các bản đồ ở phía trên Hình 25.14. Vị trí và kích thước của các lục địa ảnh hưởng đến mô hình

hoàn lưu đại dương, khí hậu toàn cầu và mực nước biển. Mực nước biển bị ảnh hưởng trực tiếp bởi các quá trình kiến tạo mảng (có thể ảnh hưởng đến độ sâu của lưu vực đại dương) và gián tiếp bởi các mô hình hoàn lưu đại dương, ảnh hưởng đến các mô hình băng hà. Khi khí hậu mát mẻ, các sông băng hình thành và giữ nước trên các vùng đất liền; khi khí hậu ấm lên, sông băng tan chảy và giải phóng nước. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 25.1 Phong trào Â°f the Continents Lifel 0e.com/at25. 1hình thành một ranh giới đứt gãy chuyển dạng (chẳng hạn như đứt gãy San Andreas tạo ra hoạt động địa chấn dữ dội ở các vùng của California). Nhiều điều kiện vật lý trên Trái đất đã dao động để phản ứng với các quá trình kiến tạo mảng. Bây giờ chúng ta biết rằng sự chuyển động của các mảng đôi khi đã mang các lục địa lại với nhau và đôi khi đã đẩy chúng ra xa nhau, như được thấy trong các bản đồ ở phía trên Hình 25.14. Vị trí và kích thước của các lục địa ảnh hưởng đến mô hình hoàn lưu đại dương, khí hậu toàn cầu và mực nước biển. Mực nước biển bị ảnh hưởng trực tiếp bởi các quá trình kiến tạo mảng (có thể ảnh hưởng đến độ sâu của lưu vực đại dương) và gián tiếp bởi các mô hình hoàn lưu đại dương, ảnh hưởng đến các mô hình băng hà. Khi khí hậu mát mẻ, các sông băng hình thành và giữ nước trên các vùng đất liền; khi khí hậu ấm lên, sông băng tan chảy và giải phóng nước. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 25.1 Phong trào Â°f the Continents Lifel 0e.com/at25. 1



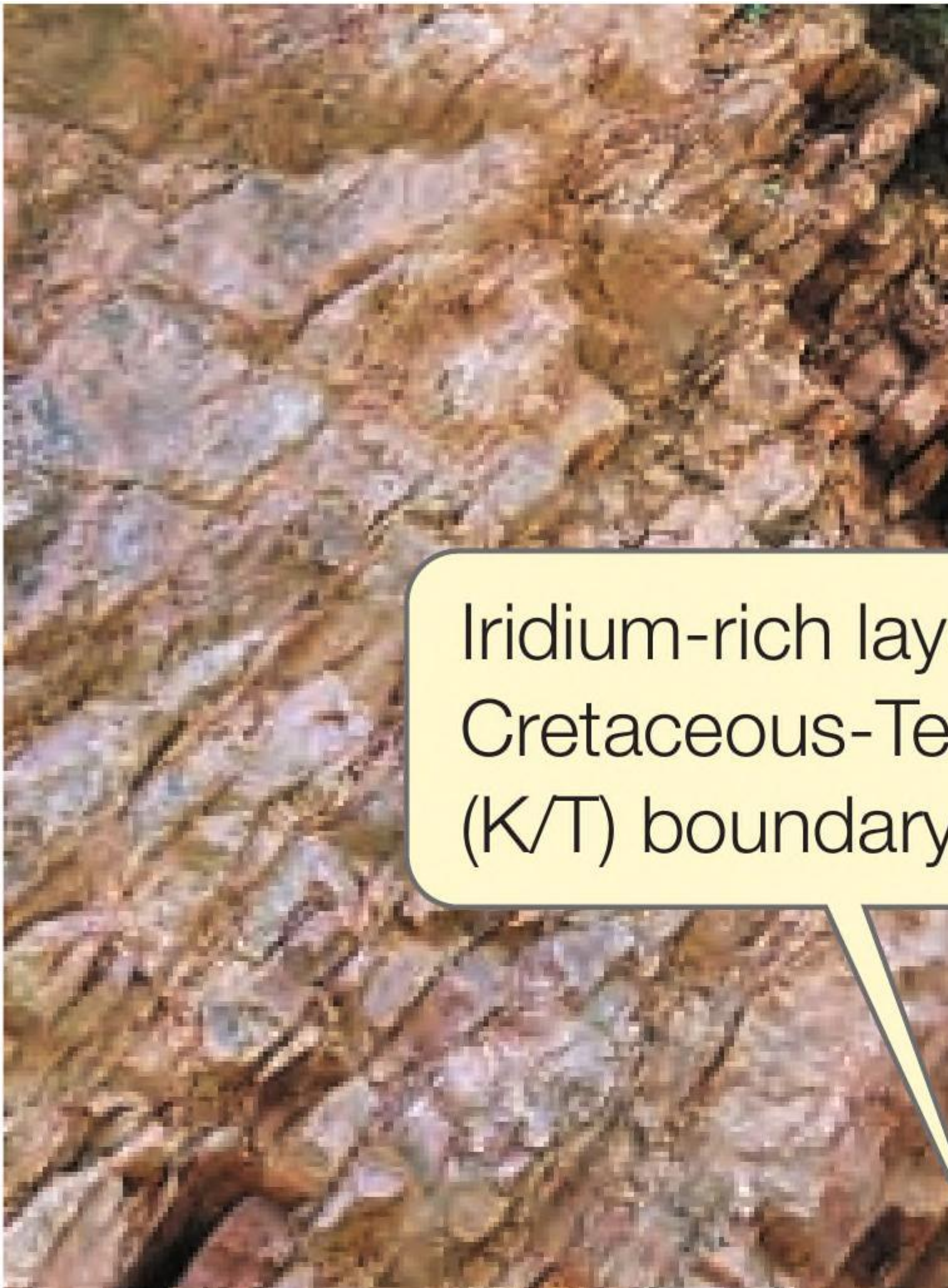
510 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất Cao Thấp Proterozoi Cambri Ordovic Kỷ Silurian Devon Carbon Permi Triassic Kỷ Jura Kỷ Phấn trắng Đệ tam 1 Paleozoi Me s o z o i c Kainozoi Đệ tứ 500 400 300 200 100 Hiện tại Hàng triệu năm trước 25.4 Mực nước biển đã thay đổi liên tục Mực nước biển giảm nhanh liên quan đến các thời kỳ nhiệt độ lạnh hơn trên toàn cầu và băng hà gia tăng. Hầu hết sự tuyệt chủng hàng loạt của các sinh vật biển đều xảy ra khi mực nước biển thấp. Khí hậu Trái đất đã thay đổi giữa điều kiện nóng

và lạnh trong phần lớn lịch sử của nó. Khí hậu Trái đất ấm hơn đáng kể so với ngày nay và nhiệt độ giảm dần về phía các cực. Vào những thời điểm khác. Trái đất lạnh hơn ngày nay. Mực nước biển giảm nhanh ở gần cuối các kỷ Ordovician, Devonian, Permi, Triassic và Cretaceous, và gần đây nhất là trong kỷ Đệ tứ, chủ yếu là do băng hà toàn cầu gia tăng (Hình 25.4). Nhiều sự sụt giảm mực nước biển đi kèm với sự tuyệt chủng hàng loạt - đặc biệt là các sinh vật biển không thể sống sót sau sự biến mất của các vùng biển nông bao phủ các khu vực rộng lớn của thềm lục địa. Các thời kỳ lạnh giá của Trái đất được ngăn cách bởi các thời kỳ dài có khí hậu ôn hòa hơn. Bởi vì chúng ta đang sống ở một trong những thời kỳ lạnh hơn nên chúng ta khó có thể tưởng tượng được những vùng khí hậu ôn hòa từng có ở các vĩ độ cao trong phần lớn lịch sử sự sống. Kỷ Đệ tứ được đánh dấu bằng một loạt các giai đoạn băng hà tiến triển, xen kẽ với các khoảng thời gian giữa các băng hà ấm hơn trong đó các sông băng rút lui. "Thời tiết" đề cập đến các sự kiện hàng ngày tại một địa điểm nhất định, chẳng hạn như các cơn bão riêng lẻ và nhiệt độ cao và thấp trong một ngày nhất định. "Khí hậu" đề cập đến kỳ vọng trung bình dài hạn qua các mùa khác nhau tại một địa điểm nhất định. Thời tiết thường thay đổi nhanh chóng; khí hậu thường thay đổi chậm. Tuy nhiên, những thay đổi lớn về khí hậu đã diễn ra trong khoảng thời gian ngắn từ 5.000 đến 10.000 năm, chủ yếu là do những thay đổi trong quỹ đạo Trái đất quanh mặt trời. Một số thay đổi khí hậu thậm chí còn diễn ra nhanh hơn: trong một thời kỳ liên băng kỷ Đệ tứ, Nam Cực bị đóng băng gần như không còn băng trong vòng chưa đầy 100 năm. Một số biến đổi khí hậu diễn ra nhanh đến mức sự tuyệt chủng do chúng gây ra dường như gần như xảy ra ngay lập tức trong các mẫu hóa thạch. Những thay đổi nhanh chóng như vậy thường được gây ra bởi sự thay đổi đột ngột của dòng hải lưu. Chúng ta hiện đang sống trong thời kỳ biến đổi khí hậu nhanh chóng được cho là do sự tích tụ khí C02 trong khí quyển, chủ yếu là do con người đốt nhiên liệu hóa thạch. Chúng tôi đang đảo ngược quá trình biến đổi năng lượng xảy ra với quá trình chôn lấp và phân hủy hàng loạt vật liệu hữu cơ xảy ra (đặc biệt) trong kỷ Carbon, kỷ Permi và kỷ Trias, tạo ra nhiên liệu hóa thạch mà chúng ta đang sử dụng ngày nay. Nhưng chúng ta đang đốt những nhiên liệu này trong vài trăm năm,chứ không phải hàng triệu năm mà những khoản tiền gửi đó tích lũy. Tốc độ tăng C02 trong khí quyển hiện nay là chưa từng có trong lịch sử Trái đất. Việc tăng gấp đôi nồng độ C02 trong khí quyển - điều có thể xảy ra trong thế kỷ hiện tại - được cho là sẽ làm tăng nhiệt độ trung bình của Trái đất, thay đổi lượng mưa, làm tan chảy sông băng và chỏm băng, đồng thời nâng cao mực nước biển. Núi lửa đôi khi đã làm thay đổi lịch sử sự sống. Hầu hết các vụ phun trào núi lửa chỉ gây ra tác động cục bộ hoặc ngắn hạn, nhưng một số vụ phun trào núi lửa lớn đã gây ra hậu quả lớn đối với sự sống. Khi Krakatau (một hòn đảo núi lửa ở eo biển Sunda ngoài khơi Indonesia) phun trào vào năm 1883, nó đã thải ra hơn 25 km khối tro và đá cũng như một lượng lớn khí sulfur dioxide (S02). S02 bị đẩy vào tầng bình lưu và được gió ở độ cao lớn mang đi khắp hành tinh. Sự hiện diện của nó dẫn đến nồng độ axit sulfurous (H2S03) cao trong các đám mây ở độ cao lớn, tạo ra "hiệu ứng dù che nắng". làm giảm lượng ánh sáng mặt trời chiếu tới bề mặt Trái đất. Nhiệt độ toàn cầu giảm 1,2°C trong năm sau vụ phun trào và các kiểu thời tiết toàn cầu cho thấy tác động mạnh mẽ trong 5 năm nữa. Gần đây hơn, vụ phun trào của núi Pinatubo ở Philippines vào năm 1991 (Hình 25.5) đã tạm thời làm giảm nhiệt độ toàn cầu khoảng 0,5°C. Mặc dù những ngọn núi lửa riêng lẻ này chỉ có tác động tương đối ngắn hạn đến nhiệt độ toàn cầu, nhưng chúng cho thấy rằng sự phun trào đồng thời của nhiều ngọn núi lửa có thể có tác động mạnh hơn nhiều đến khí hậu Trái đất. Nguyên nhân nào khiến nhiều núi lửa phun trào cùng lúc? Sự va chạm củaMặc dù những ngọn núi lửa riêng lẻ này chỉ có tác động tương đối ngắn hạn đến nhiệt độ toàn cầu, nhưng chúng cho thấy rằng sự phun trào đồng thời của nhiều ngọn núi lửa có thể có tác động mạnh hơn nhiều đến khí hậu Trái đất. Nguyên nhân nào khiến nhiều núi lửa phun trào cùng lúc? Sự va chạm củaMặc dù những ngọn núi lửa riêng lẻ này chỉ có tác động tương đối ngắn hạn đến nhiệt độ toàn cầu, nhưng chúng cho thấy rằng sự phun trào đồng thời của nhiều ngọn núi lửa có thể có tác động mạnh hơn nhiều đến khí hậu Trái đất. Nguyên nhân nào khiến nhiều núi lửa phun trào cùng lúc? Sự va chạm của

25.2 Các lục địa và khí hậu của Trái đất đã thay đổi như thế nào theo thời gian? 511 25.5 Các vụ phun trào núi lửa có thể làm giảm nhiệt độ toàn cầu Khi núi Pinatubo phun trào vào năm 1991, nó đã làm tăng nồng độ axit sulfurous trong các đám mây ở độ cao lớn, khiến nhiệt độ toàn cầu tạm thời hạ xuống khoảng 0,5°C. 25.6 Bằng chứng về tác động của thiên thạch Các lớp đá màu trắng có tuổi từ kỷ Phấn trắng; các lớp ở phía trên bên trái được lắng đọng trong Đệ tam. Giữa chúng là một lớp đất sét mỏng, sẫm màu chứa một lượng lớn

iridium, một kim loại phổ biến trong một số thiên thạch nhưng lại hiếm trên Trái đất. Sự tập trung cao độ của nó trong lớp trầm tích này, lắng đọng khoảng 65,5 triệu năm trước, cho thấy tác động của một thiên thạch lớn vào thời điểm đó. lục địa trong kỷ Permi, khoảng 275 triệu năm trước (mya), hình thành nên một khối đất khổng lồ duy nhất và gây ra vô số vụ phun trào núi lửa lớn. Khí thải từ những vụ phun trào này đã cản trở đáng kể ánh sáng mặt trời, góp phần tạo nên sự hình thành các sông băng và hậu quả là mực nước biển giảm xuống (xem Hình 25.4). Do đó, các vụ phun trào núi lửa ít nhất có lẽ là một phần nguyên nhân dẫn đến sự tuyệt chủng hàng loạt lớn nhất trong lịch sử Trái đất. Các sự kiện ngoài Trái đất đã gây ra những thay đổi trên Trái đất. Ít nhất 30 thiên thạch có kích thước bằng quả bóng tennis và quả bóng đá tấn công Trái đất mỗi năm. Những vụ va chạm với thiên thạch hoặc sao chổi lớn hơn rất hiếm khi xảy ra, nhưng những vụ va chạm như vậy có lẽ là nguyên nhân gây ra một số vụ tuyệt chủng hàng loạt. Một số loại bằng chứng cho chúng ta biết về những vụ va chạm này. Các miệng hố của chúng và những tảng đá bị biến dạng đáng kể do tác động của chúng được tìm thấy ở nhiều nơi. Các nhà địa chất đã phát hiện ra các hợp chất trong những loại đá này có chứa helium và argon với tỷ lệ đồng vị đặc trưng của thiên thạch, rất khác so với tỷ lệ được tìm thấy ở những nơi khác trên Trái đất. Một thiên thạch gây ra hoặc góp phần gây ra sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Phấn trắng (khoảng 65,5 Ma). Manh mối đầu tiên cho thấy một thiên thạch chịu trách nhiệm đến từ nồng độ cao bất thường của nguyên tố iridium được tìm thấy trong một lớp mỏng ngăn cách các đá tích tụ trong kỷ Phấn trắng với các đá tích tụ trong kỷ Đệ tam (Hình 25.6). Iridi có nhiều trong một số thiên thạch nhưng lại cực kỳ hiếm trên bề mặt Trái đất. Khi các nhà khoa học phát hiện ra một miệng núi lửa hình tròn có đường kính 180 km bị chôn vùi bên dưới bờ biển phía bắc bán đảo Yucatan của Mexico, họ đã xây dựng kịch bản sau. Khi thiên thạch hình thành nên miệng núi lửa đó va chạm với Trái đất, nó giải phóng năng lượng tương đương với 100 triệu megaton chất nổ mạnh, tạo ra những cơn sóng thần lớn. Một khối mảnh vụn khổng lồ bốc lên bầu khí quyển, lan rộng khắp Trái đất và rơi xuống. Các mảnh vụn rơi xuống làm nóng bầu khí quyển lên vài trăm độ và đốt cháy những đám cháy lớn. Nó cũng cản ánh nắng mặt trời, ngăn cản thực vật quang hợp. Các mảnh vụn lắng xuống tạo thành lớp giàu iridi.Khoảng một tỷ tấn bồ hóng có thành phần tương tự như khói từ cháy rừng cũng được lắng đọng. Những sự kiện này có tác động tàn phá đến đa dạng sinh học. Nhiều loài hóa thạch (bao gồm cả khủng long không phải chim) được tìm thấy trong đá kỷ Phấn trắng lại không được tìm thấy trong đá Đệ tam của tầng tiếp theo. Nồng độ oxy trong bầu khí quyển Trái đất đã thay đổi theo thời gian Khi các lục địa di chuyển trên bề mặt Trái đất, thế giới đã trải qua những thay đổi vật lý khác, bao gồm sự tăng và giảm lớn về nồng độ oxy trong khí quyển. Bầu khí quyển của Trái đất sơ khai có lẽ chứa ít hoặc không có khí oxy tự do (02). Sự gia tăng của khí quyển 02 diễn ra theo hai bước lớn cách nhau hơn một tỷ năm. Bước đầu tiên xảy ra khoảng 2,5 tỷ năm trước (bya), khi một số vi khuẩn nhất định có được khả năng sử dụng nước làm nguồn ion hydro cho quá trình quang hợp. Bằng cách phân tách hóa học H20, những vi khuẩn này tạo ra 02 dưới dạng chất thải. Họ cũng tạo ra các electron để khử C02 để tạo thành sản phẩm cuối cùng là carbohydrate của quá trình quang hợp (xem Phần 10.3). 02 chất chúng tạo ra hòa tan trong nước và phản ứng với sắt hòa tan. Sản phẩm phản ứng sau đó kết tủa




Iridium-rich lay
Cretaceous-Te
(K/T) boundary

512 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất 25.7 Các thành tạo sắt dạng dải cho thấy quá trình quang hợp sớm Các lớp màu đỏ và tối xen kẽ trong hệ tầng đá trầm tích 2,25 tỷ năm tuổi này từ Hồ Superior là kết quả của phản ứng giữa sắt hòa tan và oxy trong khí quyển được tạo ra bởi Sinh vật quang hợp đầu tiên trên trái đất. Phản ứng hóa học tạo ra oxit sắt hoặc hematit gần như tinh khiết, tạo thành các lớp kim loại màu xám trong mẫu này. Các dải màu đỏ có màu ngọc thạch anh nhuốm một lượng oxit sắt nhỏ hơn nhiều. như oxit sắt, được tích tụ trong các lớp đá đỏ và đen xen kẽ nhau được gọi là các thành tạo sắt dạng dải (Hình 25.7). Những thành tạo này cung cấp bằng chứng cho các sinh vật quang hợp sớm nhất. Khi các sinh vật quang hợp tiếp tục giải phóng 02, khí oxy bắt đầu tích tụ trong khí quyển. Bước thứ hai xảy ra khoảng một tỷ năm sau, khi một số vi khuẩn quang hợp này trở thành vi khuẩn nội cộng sinh trong tế bào nhân chuẩn, dẫn đến sự tiến hóa cuối cùng của lục lạp ở thực vật và các sinh vật nhân chuẩn quang hợp khác. Sự thay đổi này dẫn đến sự tích tụ liên tục của 02 trong bầu khí quyển Trái đất (Hình 25.8). Một nhóm vi khuẩn quang hợp, vi khuẩn lam, đã hình thành các cấu trúc giống như đá gọi là stromatolites, được bảo tồn rất nhiều trong các mẫu hóa thạch. Cho đến ngày nay, vi khuẩn lam vẫn hình thành stromatolite trong một số vùng nước rất mặn (Hình 25.9). Vi khuẩn lam giải phóng đủ 02 để mở đường cho sự phát triển của các phản ứng oxy hóa làm nguồn năng lượng cho quá trình tổng hợp ATP. Do đó, sự tiến hóa của sự sống đã thay đổi bản chất vật lý của Trái đất một cách không thể thay đổi được. Những thay đổi vật lý đó lần lượt ảnh hưởng đến sự tiến hóa của sự sống. Khi lần đầu tiên xuất hiện trong khí quyển, 02 gây độc cho hầu hết các sinh vật nhân sơ kỵ khí sinh sống trên Trái đất vào thời điểm đó. Tuy nhiên, trải qua hàng thiên niên kỷ, những sinh vật nhân sơ đã phát triển khả năng chịu đựng và sử dụng 02 không chỉ sống sót mà còn giành được lợi thế. Quá trình trao đổi chất hiếu khí diễn ra nhanh hơn và thu năng lượng hiệu quả hơn quá trình chuyển hóa kỵ khí. Các sinh vật có quá trình trao đổi chất hiếu khí đã thay thế vi khuẩn kỵ khí trong hầu hết các môi trường trên Trái đất. Bầu không khí giàu 02 cũng tạo ra những sinh vật lớn hơn và phức tạp hơn. Các sinh vật thủy sinh đơn bào nhỏ có thể thu được đủ oxy bằng cách khuếch tán đơn giản ngay cả khi nồng độ oxy hòa tan trong nước rất thấp. Tuy nhiên, các sinh vật đơn bào lớn hơn có tỷ lệ diện tích bề mặt-thể tích thấp hơn; để có đủ oxy bằng cách khuếch tán đơn giản, chúng phải sống trong môi trường có nồng độ oxy tương đối cao. Vi khuẩn có thể phát triển mạnh ở mức 1% nồng độ oxy hiện tại; Tế bào nhân chuẩn yêu cầu nồng độ ít nhất bằng 2-3% nồng độ hiện tại. Để nồng độ oxy hòa tan trong đại dương đạt đến mức này thì cần phải có nồng độ oxy hòa tan trong khí quyển cao hơn nhiều. Có lẽ vì Trái đất phải mất hàng triệu năm mới phát triển được bầu khí quyển giàu oxy,chỉ có sinh vật nhân sơ đơn bào sống trên Trái đất trong hơn 2 tỷ năm. Khoảng 1,5 bya, nồng độ 02 trong khí quyển trở nên đủ cao để các tế bào nhân chuẩn lớn hơn phát triển. Sự gia tăng hơn nữa nồng độ 02 trong khí quyển vào cuối Tiền Cambri đã cho phép một số nhóm sinh vật đa bào tiến hóa (xem Hình 25.8). Nồng độ oxy tăng trở lại trong kỷ Carbon và kỷ Permi do sự tiến hóa của thực vật có mạch lớn. Những loài thực vật này sống ở vùng đầm lầy đất thấp rộng lớn tồn tại vào thời điểm đó (xem Bảng 25.1). Một lượng lớn vật chất hữu cơ bị chôn vùi trong các đầm lầy này khi thực vật chết, dẫn đến sự hình thành các mỏ than khổng lồ trên Trái đất. Bởi vì vật chất hữu cơ bị chôn vùi không bị oxy hóa khi nó phân hủy và do thực vật sống sản xuất số lượng lớn 02, nên 02 trong khí quyển tăng lên 35 30 25 20 đến 15 10 0 cao hơn hiện tại. Côn trùng bay khổng lồ Hợp âm đầu tiên Vi khuẩn quang hợp đầu tiên Cuộc sống đầu tiên Sinh vật nhân chuẩn đầu tiên Sinh vật nhân chuẩn đa bào đầu tiên, Vi khuẩn hiếu khí đầu tiên Giảm nhanh 02 cấp độ vào cuối kỷ Permi thấp hơn hiện tại. L J 4.000 3.000 2.000 250 100 A âœ“ 1.000 500 Hàng triệu năm trước 25,8 Nồng độ oxy trong khí quyển đã thay đổi theo thời gian Những thay đổi về nồng độ oxy trong khí quyển đã ảnh hưởng và bị ảnh hưởng mạnh mẽ bởi sự tiến hóa của sự sống. (Lưu ý rằng trục hoành của đồ thị nằm trên thang logarit.)



(A) Vi khuẩn lam sống được tìm thấy ở phần trên của các stromatolite này. 30 cm 25,9 Stromatolite (A) Mặt cắt thẳng đứng xuyên qua đá stromatolite hóa thạch. (B) Những cấu trúc giống như đá này là đá stromatolite sống phát triển mạnh ở vùng nước rất mặn của Vịnh Shark ở Tây Úc. NVESTIGATINGLIFE ^^^ ^^ ^^ 25.10

Nồng độ oxy trong khí quyển và kích thước cơ thể ở côn trùng C. Jaco Klok và các đồng nghiệp của ông đã hỏi liệu côn trùng được nuôi trong điều kiện tăng oxy có tiến hóa để lớn hơn so với các côn trùng được nuôi trong điều kiện khí quyển ngày nay hay không. Họ nuôi các chủng ruồi giấm (Drosophila melanogaster) trong cả hai điều kiện để kiểm tra tác động của việc tăng nồng độ 02 lên sự phát triển kích thước cơ thể.3 GIẢ THUYẾT Trong điều kiện tăng oxy, áp suất riêng phần của oxy tăng dẫn đến sự tiến hóa kích thước cơ thể tăng lên ở côn trùng bay. Phương pháp Kết quả 1.0 r 1. Tách một quần thể ruồi đục quả thành nhiều dòng. 2. Tăng một nửa số dòng trong điều kiện khí quyển (kiểm soát) hiện tại; nuôi các dòng khác trong điều kiện tăng oxy (thử nghiệm). Tiếp nối mọi dòng truyền thừa trong bảy thế hệ. 3. Nuôi dưỡng các cá thể Fg của tất cả các dòng trong điều kiện khí quyển (hiện tại) giống hệt nhau. 4. Cân 50 con ruồi từ mỗi dòng lặp lại và kiểm tra sự khác biệt thống kê về trọng lượng cơ thể. Khối lượng cơ thể trung bình của các cá thể Fg ở cả hai giới được nuôi dưỡng trong điều kiện tăng oxy cao hơn đáng kể ($P < 0,001$) so với khối lượng cơ thể của các cá thể trong dòng đối chứng. 1 .4 r Điều kiện khí quyển hiện tại Tình trạng tăng oxy Nam giới Nữ KẾT LUẬN Nồng độ tăng 02 dẫn đến sự phát triển kích thước cơ thể lớn hơn ở ruồi giấm, phù hợp với xu hướng được thấy ở các loài côn trùng bay khác trong hồ sơ hóa thạch. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aKlok, CJ và cộng sự. 2009. Tạp chí Sinh học Tiến hóa 22: 2496-2504. nồng độ chưa từng đạt được trong lịch sử Trái đất (xem Hình 25.8). Như đã đề cập ở phần mở đầu của chương này, nồng độ 02 trong khí quyển cao này cho phép sự tiến hóa của côn trùng bay khổng lồ và động vật lưỡng cư lớn không thể tồn tại trong bầu khí quyển ngày nay. Sự khô hạn của các đầm lầy vùng đất thấp vào cuối kỷ Permi làm giảm khả năng chôn lấp chất hữu cơ cũng như sản sinh ra 02, do đó nồng độ 02 trong khí quyển giảm nhanh chóng. Trong hơn 200 triệu năm qua, với sự đa dạng hóa của thực vật có hoa, nồng độ 02 loài đã tăng trở lại, nhưng chưa đến mức đặc trưng của kỷ Carbon và kỷ Permi. Các nhà sinh học đã tiến hành các thí nghiệm chứng minh áp lực chọn lọc thay đổi có thể đi kèm với sự thay đổi nồng độ 02 trong khí quyển. Khi ruồi giấm (Drosophila) được nuôi trong điều kiện tăng oxy (tức là với nồng độ khí quyển tăng lên một cách giả tạo là 02), chúng đã phát triển kích thước cơ thể lớn hơn chỉ sau một vài thế hệ (Hình 25.1 0).Nồng độ 02 trong khí quyển hiện tại dường như hạn chế kích thước cơ thể ở những loài côn trùng bay này; sự gia tăng trong 02 dường như làm giảm bớt những ràng buộc đó. Thí nghiệm này chứng tỏ quá trình chọn lọc ổn định kích thước cơ thể ở 02 nồng độ hiện nay có thể nhanh chóng chuyển sang chọn lọc định hướng khi điều kiện môi trường thay đổi (xem Mục 21.3). RECAP 25.2 Các điều kiện vật lý trên Trái đất đã thay đổi đáng kể theo thời gian. Những thay đổi về khí hậu và mực nước biển của Trái đất đã có tác động lớn đến quá trình tiến hóa sinh học. Sự trôi dạt lục địa, phun trào núi lửa và các cuộc tấn công thiên thạch lớn đã góp phần gây ra những thay đổi khí hậu lớn trong lịch sử Trái đất và nhiều sự thay đổi khí hậu này đã dẫn đến các sự kiện tuyệt chủng hàng loạt. Những thay đổi về nồng độ 02 trong khí quyển cũng ảnh hưởng đến sự tiến hóa của sự sống. “Làm thế nào mà các quá trình kiến tạo mảng, phun trào núi lửa và các vụ thiên thạch lại dẫn đến sự kiện tuyệt chủng hàng loạt? Xem trang 510-511 và Hình 25.4 â€¢ Mô tả sự gia tăng nồng độ 02 trong khí quyển ảnh hưởng như thế nào đến sự tiến hóa của sinh vật đa bào. Xem trang 511-512 và Hình 25.8

514 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Ảnh hưởng của nồng độ oxy đến kích thước cơ thể côn trùng CÂU HỎI 1 Giấy tờ gốc Harrison, J. F. và G. G. Haddad. 2011. Ảnh hưởng của oxy đến sự tăng trưởng và kích thước: Tổng hợp các nghiên cứu về phân tử, sinh vật và tiến hóa với Drosophila melanogaster. Đánh giá hàng năm về sinh lý học 73: 13. 1-1 3. 9. Harrison, J. F., A. Kaiser và J. M. VandenBrooks. 2010. Mức oxy trong khí quyển và sự phát triển kích thước cơ thể côn trùng. Kỷ yếu của Hiệp hội Hoàng gia Luân Đôn B 277: 1937-1946. Klok, C. J., A. J. Hubb và J. F. Harrison. 2009. Phản ứng đơn lẻ và đa thế hệ của khối lượng cơ thể đối với nồng độ oxy trong khí quyển ở Drosophila melanogaster: Bằng chứng về vai trò của tính dẻo và sự tiến hóa. Tạp chí Sinh học Tiến hóa 22: 2496-2504. Phân tích dữ liệu Trong dữ liệu được hiển thị trong Hình 25.10, khối lượng cơ thể của các cá thể trong quần thể Drosophila thực nghiệm tăng trung bình khoảng 2% mỗi thế hệ trong điều kiện tăng oxy (mặc dù tốc độ tăng không cố định trong suốt thí nghiệm). Ở đây, bạn sẽ ngoại suy từ nghiên cứu của Harrison và cộng sự để xác định xem liệu tốc độ tăng khối lượng cơ thể qua mỗi thế hệ mà các nhà nghiên cứu này quan sát được ở Drosophila có đủ để giải thích cho sự tồn tại của loài chuồn chuồn khổng lồ trong kỷ Permi hay không. Giả sử rằng tốc độ tăng kích thước trung bình của chuồn chuồn trong kỷ Permi chậm hơn nhiều so với tốc độ quan sát được trong

thí nghiệm ở Hình 25.10. Chúng ta sẽ giả định rằng tốc độ tăng trưởng thực tế của chuồn chuồn chỉ là 0,01% mỗi thế hệ, thay vì mức 2% được quan sát qua một vài thế hệ đối với Drosophila. Chúng tôi sẽ giả định thêm rằng chuồn chuồn chỉ hoàn thành một thế hệ mỗi năm (trái ngược với 40 thế hệ trở lên đối với Drosophila). Bắt đầu với khối lượng cơ thể trung bình là 1 gam, hãy tính mức tăng khối lượng cơ thể chuồn chuồn trong 50.000 năm.* CÂU HỎI 2 trong 50.000 năm đại diện cho bao nhiêu phần trăm của thời kỳ Permi? Sử dụng Bảng 25.1 để tính toán. CÂU HỎI 3 Theo tính toán của bạn, bạn có cho rằng 02 nồng độ tăng lên trong kỷ Permi có đủ để giải thích cho sự tiến hóa của chuồn chuồn khổng lồ không? Tại sao hoặc tại sao không? *Cách tính này tương tự như cách tính lãi kép cho tài khoản tiết kiệm. Sử dụng công thức W = S(1 + R)N trong đó W = khối lượng cuối cùng, S = khối lượng ban đầu, R = tốc độ tăng trên mỗi thế hệ (0,0001 trong trường hợp này) và N = số lượng thế hệ.) Đi đến BioPortal cho tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Nhiều sự kiện vật lý kịch tính trong lịch sử Trái đất đã ảnh hưởng đến bản chất và thời gian của những thay đổi tiến hóa giữa các sinh vật sống trên Trái đất. Bây giờ chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn một số sự kiện lớn đặc trưng cho lịch sử sự sống trên Trái đất. Các sự kiện chính trong lịch sử cuộc sống là gì? Làm sao chúng ta biết được tác động của những thay đổi vật lý được mô tả ở phần trước đối với quá trình tiến hóa của sự sống? Để tái tạo lại lịch sử cuộc sống,các nhà khoa học phụ thuộc rất nhiều vào hồ sơ hóa thạch. Như chúng ta đã thấy, các nhà địa chất đã chia lịch sử Trái đất thành các thời đại, thời đại và thời kỳ dựa trên các tập hợp hóa thạch riêng biệt (xem Bảng 25.1). Các nhà sinh học coi tập hợp tất cả các sinh vật thuộc mọi loại sống ở một thời điểm hoặc địa điểm cụ thể là một quần thể sinh vật. Tất cả các loài thực vật sống ở một thời điểm hoặc địa điểm cụ thể đều là hệ thực vật của nó; tất cả các loài động vật là hệ động vật của nó. Khoảng 300.000 loài sinh vật hóa thạch đã được mô tả và đặt tên, và con số này ngày càng tăng lên. Tuy nhiên, số lượng loài được đặt tên chỉ là một phần rất nhỏ trong số các loài đã từng sống. Chúng ta không biết có bao nhiêu loài đã sống trong quá khứ, nhưng chúng ta có cách đưa ra những ước tính hợp lý. Trong số các quần thể sinh vật ngày nay, khoảng 1,8 triệu loài đã được đặt tên. Số lượng loài thực tế còn sống được ước tính lên tới hàng chục triệu, và có thể cao hơn nhiều vì nhiều loài vẫn chưa được các nhà sinh vật học phát hiện và mô tả. Vì vậy, số lượng loài hóa thạch được mô tả chỉ bằng khoảng 3% số lượng loài sống tối thiểu ước tính. Sự sống đã tồn tại trên Trái đất khoảng 3,8 tỷ năm. Nhiều loài chỉ tồn tại được vài triệu năm trước khi trải qua quá trình hình thành loài hoặc tuyệt chủng; do đó quần thể sinh vật của Trái đất chắc hẳn đã bị đảo lộn nhiều lần trong lịch sử địa chất. Vì vậy, tổng số loài đã sống qua thời kỳ tiến hóa phải vượt xa số lượng loài đang sống hiện nay. Tại sao cho đến nay chỉ có khoảng 300.000 trong số hàng chục triệu loài này được mô tả từ hóa thạch? Một số quá trình góp phần tạo nên sự khan hiếm hóa thạch. Chỉ một phần rất nhỏ sinh vật từng trở thành hóa thạch và chỉ một phần rất nhỏ hóa thạch được các nhà cổ sinh vật học phát hiện. Hầu hết các sinh vật sống và chết trong môi trường giàu oxy, trong đó chúng nhanh chóng bị phân hủy. Các sinh vật không có khả năng trở thành hóa thạch trừ khi chúng được gió hoặc nước vận chuyển đến những nơi thiếu oxy, nơi quá trình phân hủy diễn ra chậm hoặc hoàn toàn không xảy ra. Hơn nữa, các quá trình địa chất đã biến đổi nhiều loại đá, phá hủy các hóa thạch chứa trong đó và nhiều loại đá chứa hóa thạch bị chôn vùi sâu và không thể tiếp cận được. Các nhà cổ sinh vật học chỉ nghiên cứu một phần rất nhỏ các địa điểm có hóa thạch, mặc dù họ tìm thấy và mô tả nhiều địa điểm mới mỗi năm. Hồ sơ hóa thạch đầy đủ nhất về các loài động vật biển có bộ xương cứng (có khả năng chống lại sự phân hủy). Trong số chín nhóm động vật chính có thành viên có vỏ cứng, khoảng 200.000 loài đã được mô tả từTuy nhiên, số lượng loài được đặt tên chỉ là một phần rất nhỏ trong số các loài đã từng sống. Chúng ta không biết có bao nhiêu loài đã sống trong quá khứ, nhưng chúng ta có cách đưa ra những ước tính hợp lý. Trong số các quần thể sinh vật ngày nay, khoảng 1,8 triệu loài đã được đặt tên. Số lượng loài thực tế còn sống được ước tính lên tới hàng chục triệu, và có thể cao hơn nhiều, vì nhiều loài vẫn chưa được các nhà sinh vật học phát hiện và mô tả. Vì vậy, số lượng loài hóa thạch được mô tả chỉ bằng khoảng 3% số lượng loài sống tối thiểu ước tính. Sự sống đã tồn tại trên Trái đất khoảng 3,8 tỷ năm. Nhiều loài chỉ tồn tại được vài triệu năm trước khi trải qua quá trình hình thành loài hoặc tuyệt chủng; do đó quần thể sinh vật của Trái đất chắc hẳn đã bị đảo lộn nhiều lần trong lịch sử địa chất. Vì vậy, tổng số loài đã sống qua thời kỳ tiến hóa phải vượt xa số lượng loài đang sống hiện nay. Tại sao cho đến nay chỉ có khoảng 300.000 trong số hàng chục triệu loài này được mô tả từ hóa thạch? Một số quá trình góp phần tạo nên sự khan hiếm hóa thạch. Chỉ một phần rất nhỏ sinh vật từng trở thành hóa thạch và chỉ một phần rất nhỏ hóa thạch được các nhà cổ sinh vật học phát hiện. Hầu hết các sinh vật sống và chết trong môi trường giàu oxy,

trong đó chúng nhanh chóng bị phân hủy. Các sinh vật không có khả năng trở thành hóa thạch trừ khi chúng được gió hoặc nước vận chuyển đến những nơi thiếu oxy, nơi quá trình phân hủy diễn ra chậm hoặc hoàn toàn không xảy ra. Hơn nữa, các quá trình địa chất đã biến đổi nhiều loại đá, phá hủy các hóa thạch chứa trong đó và nhiều loại đá chứa hóa thạch bị chôn vùi sâu và không thể tiếp cận được. Các nhà cổ sinh vật học chỉ nghiên cứu một phần rất nhỏ các địa điểm có hóa thạch, mặc dù họ tìm thấy và mô tả nhiều địa điểm mới mỗi năm. Hồ sơ hóa thạch đầy đủ nhất về các loài động vật biển có bộ xương cứng (có khả năng chống lại sự phân hủy). Trong số chín nhóm động vật chính có thành viên có vỏ cứng, khoảng 200.000 loài đã được mô tả từTuy nhiên, số lượng loài được đặt tên chỉ là một phần rất nhỏ trong số các loài đã từng sống. Chúng ta không biết có bao nhiêu loài đã sống trong quá khứ, nhưng chúng ta có cách đưa ra những ước tính hợp lý. Trong số các quần thể sinh vật ngày nay, khoảng 1,8 triệu loài đã được đặt tên. Số lượng loài thực tế còn sống được ước tính lên tới hàng chục triệu, và có thể cao hơn nhiều, vì nhiều loài vẫn chưa được các nhà sinh vật học phát hiện và mô tả. Vì vậy, số lượng loài hóa thạch được mô tả chỉ bằng khoảng 3% số lượng loài sống tối thiểu ước tính. Sự sống đã tồn tại trên Trái đất khoảng 3,8 tỷ năm. Nhiều loài chỉ tồn tại được vài triệu năm trước khi trải qua quá trình hình thành loài hoặc tuyệt chủng; do đó quần thể sinh vật của Trái đất chắc hẳn đã bị đảo lộn nhiều lần trong lịch sử địa chất. Vì vậy, tổng số loài đã sống qua thời kỳ tiến hóa phải vượt xa số lượng loài đang sống hiện nay. Tại sao cho đến nay chỉ có khoảng 300.000 trong số hàng chục triệu loài này được mô tả từ hóa thạch? Một số quá trình góp phần tạo nên sự khan hiếm hóa thạch. Chỉ một phần rất nhỏ sinh vật từng trở thành hóa thạch và chỉ một phần rất nhỏ hóa thạch được các nhà cổ sinh vật học phát hiện. Hầu hết các sinh vật sống và chết trong môi trường giàu oxy, trong đó chúng nhanh chóng bị phân hủy. Các sinh vật không có khả năng trở thành hóa thạch trừ khi chúng được gió hoặc nước vận chuyển đến những nơi thiếu oxy, nơi quá trình phân hủy diễn ra chậm hoặc hoàn toàn không xảy ra. Hơn nữa, các quá trình địa chất đã biến đổi nhiều loại đá, phá hủy các hóa thạch chứa trong đó và nhiều loại đá chứa hóa thạch bị chôn vùi sâu và không thể tiếp cận được. Các nhà cổ sinh vật học chỉ nghiên cứu một phần rất nhỏ các địa điểm có hóa thạch, mặc dù họ tìm thấy và mô tả nhiều địa điểm mới mỗi năm. Hồ sơ hóa thạch đầy đủ nhất về các loài động vật biển có bộ xương cứng (có khả năng chống lại sự phân hủy). Trong số chín nhóm động vật chính có thành viên có vỏ cứng, khoảng 200.000 loài đã được mô tả từ000 trong số hàng chục triệu loài này đã được mô tả từ hóa thạch cho đến nay? Một số quá trình góp phần tạo nên sự khan hiếm hóa thạch. Chỉ một phần rất nhỏ sinh vật từng trở thành hóa thạch và chỉ một phần rất nhỏ hóa thạch được các nhà cổ sinh vật học phát hiện. Hầu hết các sinh vật sống và chết trong môi trường giàu oxy, trong đó chúng nhanh chóng bị phân hủy. Các sinh vật không có khả năng trở thành hóa thạch trừ khi chúng được gió hoặc nước vận chuyển đến những nơi thiếu oxy, nơi quá trình phân hủy diễn ra chậm hoặc hoàn toàn không xảy ra. Hơn nữa, các quá trình địa chất đã biến đổi nhiều loại đá, phá hủy các hóa thạch chứa trong đó và nhiều loại đá chứa hóa thạch bị chôn vùi sâu và không thể tiếp cận được. Các nhà cổ sinh vật học chỉ nghiên cứu một phần rất nhỏ các địa điểm có hóa thạch, mặc dù họ tìm thấy và mô tả nhiều địa điểm mới mỗi năm. Hồ sơ hóa thạch đầy đủ nhất về các loài động vật biển có bộ xương cứng (có khả năng chống lại sự phân hủy). Trong số chín nhóm động vật chính có thành viên có vỏ cứng, khoảng 200.000 loài đã được mô tả từ000 trong số hàng chục triệu loài này đã được mô tả từ hóa thạch cho đến nay? Một số quá trình góp phần tạo nên sự khan hiếm hóa thạch. Chỉ một phần rất nhỏ sinh vật từng trở thành hóa thạch và chỉ một phần rất nhỏ hóa thạch được các nhà cổ sinh vật học phát hiện. Hầu hết các sinh vật sống và chết trong môi trường giàu oxy, trong đó chúng nhanh chóng bị phân hủy. Các sinh vật không có khả năng trở thành hóa thạch trừ khi chúng được gió hoặc nước vận chuyển đến những nơi thiếu oxy, nơi quá trình phân hủy diễn ra chậm hoặc hoàn toàn không xảy ra. Hơn nữa, các quá trình địa chất đã biến đổi nhiều loại đá, phá hủy các hóa thạch chứa trong đó và nhiều loại đá chứa hóa thạch bị chôn vùi sâu và không thể tiếp cận được. Các nhà cổ sinh vật học chỉ nghiên cứu một phần rất nhỏ các địa điểm có hóa thạch, mặc dù họ tìm thấy và mô tả nhiều địa điểm mới mỗi năm. Hồ sơ hóa thạch đầy đủ nhất về các loài động vật biển có bộ xương cứng (có khả năng chống lại sự phân hủy). Trong số chín nhóm động vật chính có thành viên có vỏ cứng, khoảng 200.000 loài đã được mô tả từ

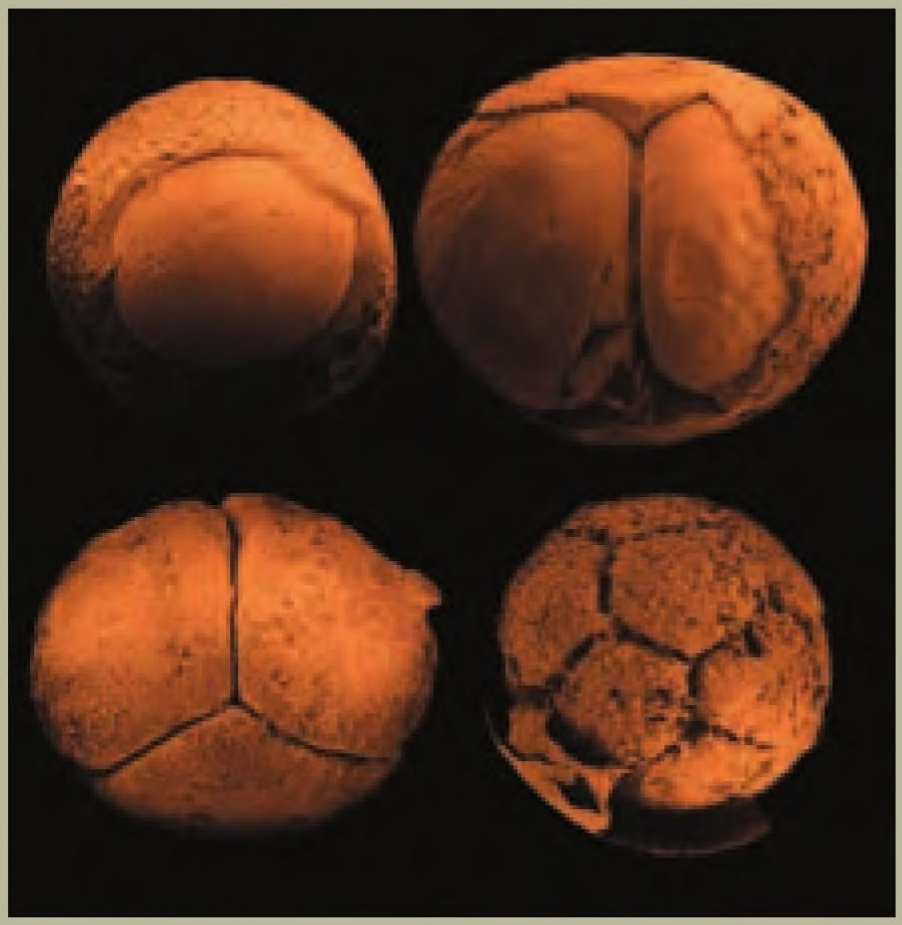
25.3 Những sự kiện chính trong lịch sử cuộc sống là gì? 515 25.11 Hóa thạch côn trùng Các khối hổ phách – nhựa cây hóa thạch – thường chứa các loài côn trùng như loài ruồi này. Côn trùng được bảo quản khi chúng bị mắc kẹt trong nhựa dính. hóa thạch - gần gấp đôi số lượng loài sinh vật biển còn sống trong cùng các nhóm

này. Các nhà cổ sinh vật học dựa chủ yếu vào các nhóm này trong cách giải thích của họ về quá trình tiến hóa của sự sống. Côn trùng và nhện cũng được thể hiện tương đối tốt trong các mẫu hóa thạch vì chúng có số lượng dồi dào và có bộ xương ngoài cứng (Hình 25.11). Hồ sơ hóa thạch tuy chưa đầy đủ nhưng cũng đủ tốt để ghi lại lịch sử thực tế về quá trình tiến hóa của sự sống. Bằng cách kết hợp bằng chứng về những thay đổi vật lý trong lịch sử Trái đất với bằng chứng từ hồ sơ hóa thạch, các nhà khoa học đã tạo ra những bức chân dung về Trái đất và cư dân của nó có thể trông như thế nào vào những thời điểm khác nhau. Nhìn chung, chúng ta biết các lục địa ở đâu và cuộc sống thay đổi như thế nào theo thời gian, nhưng nhiều chi tiết vẫn chưa được biết rõ, đặc biệt là các sự kiện trong quá khứ xa xôi hơn. Sự sống tiền Cambri rất nhỏ và sự sống dưới nước xuất hiện lần đầu tiên trên Trái đất vào khoảng 3,8 bya (Hình 25.1 2). Hồ sơ hóa thạch của các sinh vật sống trước thời kỳ Phanerozoic còn rời rạc, nhưng nó đủ tốt để chứng minh rằng tổng số loài và cá thể đã tăng lên đáng kể vào cuối thời kỳ Tiền Cambri. Trong phần lớn lịch sử của nó, sự sống chỉ giới hạn ở các đại dương và mọi sinh vật đều có kích thước nhỏ. Trong hơn 3 tỷ năm, tất cả các sinh vật sống ở vùng biển nông. Những vùng biển này dần dần bắt đầu tràn ngập các sinh vật nhân sơ cực nhỏ. Sau khi sinh vật nhân chuẩn đầu tiên xuất hiện khoảng 1,5 tỷ năm trước, trong thời kỳ Proterozoi, sinh vật nhân chuẩn đơn bào và động vật đa bào nhỏ được nuôi bằng vi sinh vật. Các sinh vật nổi nhỏ, được gọi chung là sinh vật phù du, được lọc ra khỏi nước và bị ăn bởi các động vật ăn lọc lớn hơn một chút. Các động vật khác ăn trầm tích dưới đáy biển và tiêu hóa phần còn lại của sinh vật bên trong chúng. Nhưng vẫn phải mất gần một tỷ năm trước khi sinh vật nhân chuẩn bắt đầu đa dạng hóa nhanh chóng thành nhiều dạng hình thái khác nhau mà chúng ta biết ngày nay. Điều gì đã hạn chế sự đa dạng của sinh vật nhân chuẩn đa bào (về kích thước và hình dạng) trong phần lớn thời gian tồn tại ban đầu của chúng? Có khả năng là sự kết hợp của các yếu tố chịu trách nhiệm. Chúng tôi đã lưu ý rằng 02 cấp độ đã tăng lên trong suốt Thế Proterozoi và có khả năng là cần có nồng độ 02 trong khí quyển cao và hòa tan để hỗ trợ các sinh vật đa bào lớn. Ngoài ra, bằng chứng địa chất chỉ ra một loạt các thời kỳ cực kỳ lạnh giá trong thời kỳ Proterozoi muộn,điều này sẽ dẫn đến các vùng biển bị bao phủ phần lớn bởi vi khuẩn lam thuộc địa đầu tiên Vi khuẩn lam quang hợp đầu tiên eukaryote Các hóa thạch đầu tiên của sự hình thành Các đại dương đầu tiên trên Trái đất t t 1 Nguồn gốc \ của sự sống Nguồn gốc của quá trình quang hợp Sinh vật nhân chuẩn đầu tiên | Động vật đa bào đầu tiên feukaryote f TỶ NĂM TRƯỚC Fladean Archean Proterozoi Phanerozoic 1 1 4 3 1 2 1 1 i 0 TRIỆU NĂM TRƯỚC Â€¢ Đệ tứ 500 400 300 200 100 Hiện tại 25.12 A Sense of Life's Time The dòng thời gian trên cùng cho thấy lịch sử 4,5 tỷ năm của Trái đất. Phần lớn lịch sử này được ghi lại vào thời kỳ Tiền Cambri, khoảng thời gian 3,4 tỷ năm chứng kiến nguồn gốc của sự sống và sự tiến hóa của tế bào, quá trình quang hợp và tính đa bào. 600 triệu năm cuối cùng được mở rộng ở dòng thời gian phía dưới và được trình bày chi tiết trong Hình 25.14.



516 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất 25.13 Sự đa dạng hóa của các sinh vật đa bào: "Sự bùng nổ kỷ Cambri" Ngay sau khi kết thúc kỷ băng hà Proterozoi (khoảng 580 Ma), một số bức xạ chính của sinh vật đa bào xuất hiện trong hồ sơ hóa thạch. (A) Những hóa thạch cực nhỏ này từ hệ tầng đá Doushantuo của Trung Quốc là tàn tích của các giai đoạn một, hai, bốn và tám tế bào nhỏ bé của các sinh vật đa bào. (B) Động vật không xương sống biển thân mềm bất thường, không giống bất kỳ loài động vật nào còn sống hiện nay, đặc trưng cho hệ động vật hóa thạch được bảo tồn tại Ediacara ở miền nam Australia. (C) Vào thời kỳ Phanerozoic sớm, các quần thể động vật hóa thạch như những quần thể được bảo tồn ở Burgess Shale của Canada bao gồm các đại diện đã tuyệt chủng của một số nhóm động vật chính còn tồn tại đến ngày nay. băng và các lục địa được bao phủ bởi sông băng. "Quả cầu tuyết" giả thuyết cho rằng điều kiện lạnh giá hạn chế sự sống ở những nơi ấm áp như suối nước nóng, miệng phun nhiệt sâu và có lẽ một số đại dương xích đạo tránh được lớp băng bao phủ. Giai đoạn băng hà cuối cùng của các kỷ băng hà Proterozoi này đã kết thúc khoảng 580 triệu năm trước, ngay trước khi một số giai đoạn bức xạ chính của sinh vật nhân chuẩn đa bào xuất hiện trong hồ sơ hóa thạch (Hình 25.1 3). Nhiều sinh vật đa bào được biết đến từ thời Proterozoi muộn và Phanerozoic sớm rất khác với bất kỳ loài động vật nào đang sống ngày nay và có thể là thành viên của các nhóm không để lại hậu duệ còn sống. Sự sống mở rộng nhanh chóng trong kỷ Cambri Thời kỳ Cambri (542-488 Ma) đánh dấu sự khởi đầu của Đại Cổ Sinh, kỷ nguyên đầu tiên của Đại Cổ Sinh. Nồng độ 02 trong khí quyển Cambri đã tiến gần đến mức hiện tại và các đợt băng hà của Proterozoi muộn đã kết thúc trước đó gần 40 triệu năm. Các khối đất của Trái đất đã tập hợp lại với nhau để tạo thành một số lục địa lớn. Một sự đa dạng hóa nhanh chóng của cuộc sống đã diễn ra được gọi là vụ nổ Cambri. Cái tên này có phần gây nhầm lẫn, vì chuỗi bức xạ mà nó đề cập đến thực sự đã bắt đầu trước khi bắt đầu kỷ Cambri và tiếp tục trong khoảng 60 triệu năm cho đến đầu kỷ Cambri (xem Hình 25.13). Tuy nhiên, 60 triệu năm đại diện cho một khoảng thời gian tương đối ngắn, đặc biệt khi xét đến việc sinh vật nhân chuẩn đầu tiên đã xuất hiện khoảng một tỷ (= 1.000 triệu) năm trước đó. Nhiều nhóm động vật chính được đại diện bởi các loài còn sống ngày nay lần đầu tiên xuất hiện trong các đợt tiến hóa này. Hình 25.14 cung cấp một cái nhìn tổng quan về nhiều đổi mới về lục địa và sinh học đặc trưng cho Phanerozoic. Phần lớn, các hóa thạch chỉ cho chúng ta biết về những phần cứng của sinh vật, nhưng có ba lớp hóa thạch được biết đến trong kỷ Cambri – đá phiến Burgess ở British Columbia, Sirius Passet ở phía bắc Greenland và khu vực Chengjiang ở miền nam Trung Quốc – các bộ phận mềm của nhiều loài động vật được bảo tồn. Động vật chân đốt giáp xác (cua, tôm và họ hàng của chúng) là nhóm đa dạng nhất trong hệ động vật Trung Quốc; một số trong số chúng là động vật ăn thịt lớn.Đời sống đa bào phần lớn hoặc hoàn toàn sống dưới nước trong kỷ Cambri. Nếu có sự sống trên đất liền vào thời điểm này thì có lẽ nó chỉ tồn tại ở vi sinh vật. Nhiều nhóm sinh vật phát sinh trong kỷ Cambri sau này đã đa dạng hóa. Các nhà địa chất chia phần còn lại của kỷ Cổ sinh thành các kỷ Ordovician, Silurian, Devonian, Carboniferous và Permi. Mỗi thời kỳ được đặc trưng bởi sự đa dạng hóa của các nhóm sinh vật cụ thể. Sự tuyệt chủng hàng loạt đánh dấu sự kết thúc của kỷ Ordovic, kỷ Devon và kỷ Permi. THE ORDOVICIAN (488-444 MYA) Trong thời kỳ Ordovician, các lục địa nằm chủ yếu ở Nam bán cầu vẫn thiếu sự sống đa bào. Bức xạ tiến hóa của các sinh vật biển diễn ra ngoạn mục trong thời kỳ đầu kỷ Ordovic, đặc biệt là ở các loài động vật, chẳng hạn như động vật tay cuộn và động vật thân mềm, sống dưới đáy biển và lọc những con mồi nhỏ. của sự sống ngay trước và trong kỷ Cambri chứng kiến sự trỗi dậy của nhiều nhóm động vật chính có đại diện còn tồn tại đến ngày nay. Ba trang tiếp theo mô tả lịch sử sự sống qua thời kỳ Phanerozoic. Sự chuyển động của các lục địa lớn trong nửa tỷ năm qua được thể hiện trên bản đồ Trái đất và các quần thể sinh vật liên quan cho từng khoảng thời gian được mô tả. Các nghệ sĩ' việc tái thiết dựa trên các hóa thạch như những hóa thạch được thể hiện trong các bức ảnh.

(A)



0.1 mm

(B)





Doushantuo fossils

Ediacaran fossils

TRIỆU NĂM TRƯỚC Sự gia tăng nhanh chóng của các sinh vật đa bào (Sự bùng nổ của kỷ Cambri) 1 Bức xạ lớn của một số nhóm sinh vật biển l Thực vật có mạch đầu tiên và động vật chân đốt trên cạn tiến hóa t Cá hàm đầu tiên; nhiều nhóm động vật tỏa ra; rừng xuất hiện trên đất liền 1 Proterozoi Cambri Ordovician Silurian Devon Paleozoi 500 t 400 t 75% tất cả các loài động vật bị tuyệt chủng khi mực nước biển giảm 50 mét 75% các loài sinh vật biển bị tuyệt chủng Anomalocaris canadensis (chỉ có móng vuốt)



Cambrian





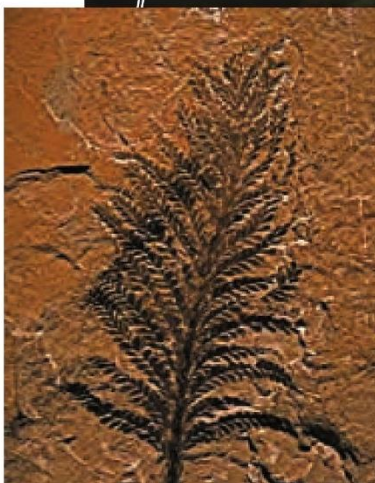


Ottoia sp.





Devonian



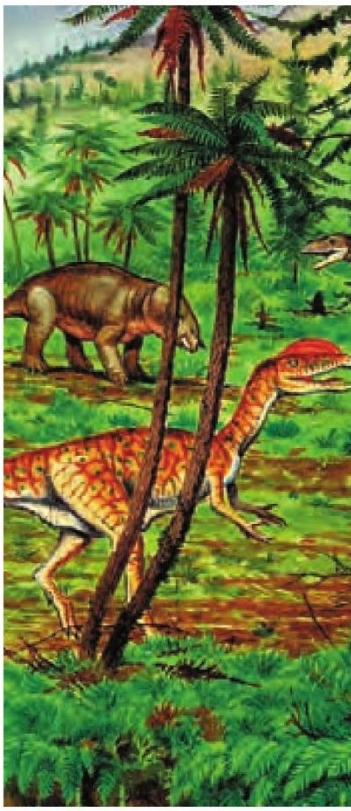
Rừng đầm lầy rộng lớn sản xuất than; nguồn gốc của nước ối; sự gia tăng mạnh mẽ về tính đa dạng của động vật trên cạn Các loài lưỡng cư khổng lồ và côn trùng bay; cá vây tia có nhiều ở nước ngọt Trên cạn, cây lá kim trở thành cây trồng ưu thế; ếch và bò sát bắt đầu đa dạng hóa Khủng long, thằn lằn bay, Các loài cá vây tia đầu tiên được biết đến đa dạng hóa; ra hoa động vật có vú đầu tiên xuất hiện hóa thạch thực vật t t t t t 1 1 Kỷ Jura kỷ Permi kỷ Carbon P a e o z o i c IV 1 e s o z o i c 1 t 1 300 I 200 Sự tuyệt chủng của 96% loài trên Trái đất; nồng độ oxy giảm nhanh



Permian



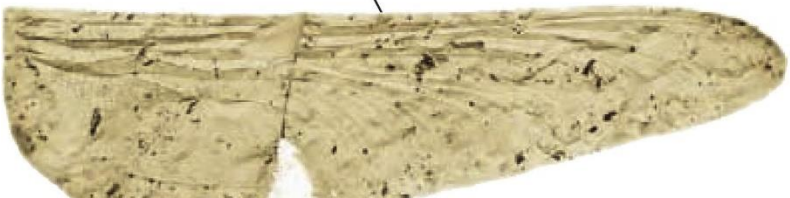
Triassic





Phlebopteris smithii





Thực vật có hoa đa dạng hóa Nhiều bức xạ của các nhóm động vật, cả trên cạn và trên biển l Thực vật có hoa chiếm ưu thế trên cạn; bức xạ nhanh của động vật có vú 1 Đồng cỏ lan rộng khi khí hậu mát mẻ Bốn kỷ băng hà lớn; sự tiến hóa của Homo l Cretaceous Đệ tam I Mesozoi C e n o z o i c ^ Đệ tứ 100 t I Hiện tại Sự kiện tuyệt chủng hàng loạt, bao gồm sự biến mất của hầu hết các loài khủng long Chasmosaurus belli Plesiadapis fodinatus (hàm)







520 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất 25.15 Bằng chứng về sự đa dạng hóa côn trùng Phần rìa của lá dương xỉ hóa thạch này từ Kỷ Than đá đã bị côn trùng nhai. từ nước. Vào cuối kỷ Ordovic, khi những dòng sông băng khổng lồ hình thành trên khắp các lục địa phía nam, mực nước biển giảm xuống khoảng 50 mét và nhiệt độ đại dương cũng giảm xuống. Khoảng 75 phần trăm tất cả các loài động vật đã tuyệt chủng, có lẽ là do những thay đổi môi trường này. KỲ SILURIAN (444-416 MYA) Trong thời kỳ Silurian, các lục địa bắt đầu tập hợp lại với nhau. Sinh vật biển phục hồi sau đợt tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Ordovic. Lần đầu tiên các loài động vật có thể bơi ở vùng nước thoáng và kiếm ăn dưới đáy đại dương. Các loài cá không hàm rất đa dạng và những loài cá đầu tiên có tia hỗ trợ ở vây đã xuất hiện. Vùng biển nhiệt đới không bị gián đoạn bởi các rào cản trên đất liền và hầu hết các sinh vật biển đều phân bố rộng rãi. Trên đất liền, thực vật có mạch đầu tiên tiến hóa muộn vào kỷ Silur (khoảng 420 Ma). Các loài động vật chân đốt trên cạn đầu tiên - bọ cạp và động vật nhiều chân - tiến hóa vào khoảng thời gian tương tự. KỲ DEVONIAN (416-359 MYA) Tốc độ thay đổi tiến hóa tăng nhanh ở nhiều nhóm sinh vật trong kỷ Devon. Các khối đất lớn tiếp tục di chuyển chậm về phía nhau. Trong các đại dương có sự phát triển mạnh mẽ của san hô và động vật thân mềm có vỏ giống như mực. Các loài cá đa dạng khi các dạng có hàm thay thế các dạng không có hàm và do lớp giáp bằng xương nhường chỗ cho các vảy kém cứng hơn của các loài cá hiện đại. Các cộng đồng trên cạn đã thay đổi đáng kể trong kỷ Devon. Rêu câu lạc bộ, đuôi ngựa và dương xỉ trở nên phổ biến; một số đạt kích thước của cây lớn. Rễ của chúng đẩy nhanh quá trình phong hóa đá, dẫn đến sự phát triển của các loại đất rừng đầu tiên. Những cây đầu tiên tạo ra hạt xuất hiện ở kỷ Devon. Các loài rết, nhện, nhện và côn trùng hóa thạch sớm nhất đều có niên đại vào thời kỳ này, cũng như các động vật có xương sống trên cạn sớm nhất. Sự tuyệt chủng hàng loạt của khoảng 75% các loài sinh vật biển đã đánh dấu sự kết thúc của kỷ Devon. Các nhà cổ sinh vật học không chắc chắn về nguyên nhân của nó, nhưng hai thiên thạch lớn va chạm với Trái đất vào khoảng thời gian đó (một ở Nevada ngày nay, một ở Tây Úc) có thể là nguyên nhân, hoặc ít nhất là một yếu tố góp phần. Sự hợp nhất liên tục của các lục địa, cùng với sự suy giảm tương ứng về diện tích thềm lục địa, cũng có thể góp phần vào sự tuyệt chủng hàng loạt này. CÁC CARBONIFEROUS (359-299 MYA) Các sông băng lớn được hình thành trên các phần vĩ độ cao của các vùng đất phía nam trong kỷ Carbon, nhưng các khu rừng đầm lầy rộng lớn đã phát triển trên các lục địa nhiệt đới. Những khu rừng này bị thống trị bởi những cây dương xỉ khổng lồ và những cây đuôi ngựa có lá nhỏ. Những tàn tích hóa thạch của chúng đã hình thành nên loại than mà chúng ta hiện đang khai thác để lấy năng lượng. Ở biển, huệ biển (hoa loa kèn biển và sao lông vũ) đạt đến mức độ đa dạng cao nhất, tạo thành "đồng cỏ"; trên đáy biển.Sự đa dạng của động vật trên cạn tăng lên rất nhiều trong kỷ Carbon. Ốc sên, bọ cạp, rết và côn trùng rất phong phú và đa dạng. Côn trùng tiến hóa đôi cánh, trở thành động vật đầu tiên biết bay. Chuyến bay giúp côn trùng ăn cỏ dễ dàng tiếp cận những cây cao; hóa thạch thực vật từ thời kỳ này cho thấy bằng chứng về việc bị côn trùng nhai (Hình 25.1 5). Động vật có xương sống trên cạn chia thành hai dòng dõi. Các loài lưỡng cư trở nên lớn hơn và thích nghi tốt hơn với sự tồn tại trên cạn, trong khi dòng dõi chị em dẫn đến động vật có màng ối: động vật có xương sống với trứng được bảo vệ tốt có thể đẻ ở những nơi khô ráo. KỲ PERMIAN (299-251 MYA) Trong kỷ Permi, các lục địa hợp nhất thành một siêu lục địa duy nhất gọi là Pangaea. Đá Permi chứa đại diện của nhiều nhóm côn trùng chính mà chúng ta biết ngày nay. Vào cuối thời kỳ này, nước ối đã chia thành hai dòng: loài bò sát và dòng thứ hai sẽ dẫn đến động vật có vú. Cá vây tia trở nên phổ biến ở vùng nước ngọt Pangaea. Vào cuối kỷ Permi, điều kiện sống ngày càng xấu đi. Những vụ phun trào núi lửa khổng lồ dẫn đến dòng dung nham phun trào bao phủ những khu vực rộng lớn trên Trái đất. Tro và khí do núi lửa tạo ra đã chặn ánh sáng mặt trời và làm mát khí hậu. Cái chết và sự phân hủy của những khu rừng khổng lồ ở kỷ Permi đã nhanh chóng sử dụng hết lượng oxy trong khí quyển và sự mất mát của



25.3 Những sự kiện chính trong lịch sử cuộc sống là gì? 521 sinh vật quang hợp có nghĩa là tương đối ít oxy mới được tạo ra trong khí quyển. Ngoài ra, phần lớn Pangea nằm gần Nam Cực vào cuối kỷ Permi. Tất cả những yếu tố này kết hợp lại để tạo ra những sông băng lục địa rộng lớn nhất kể từ " quả cầu tuyết Trái đất" thời đại Proterozoi muộn. Nồng độ oxy trong khí quyển giảm dần từ khoảng 30% xuống còn 15%. Ở nồng độ thấp như vậy, hầu hết động vật sẽ không thể tồn tại ở độ cao trên 500 mét; do đó khoảng một nửa diện tích đất liền sẽ không thể ở được vào cuối kỷ Permi. Sự kết hợp của những thay đổi này đã dẫn đến sự tuyệt chủng hàng loạt nghiêm trọng nhất trong lịch sử Trái đất. Các nhà khoa học ước tính rằng khoảng 96% các loài đa

bào đã tuyệt chủng vào cuối kỷ Permi. Sự khác biệt về mặt địa lý tăng lên trong kỷ nguyên Mesozoi Một số ít sinh vật sống sót sau cuộc tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi đã tìm thấy chính mình trong một thế giới tương đối trống rỗng vào đầu kỷ nguyên Mesozoi (251 my a). Khi Pangea dần dần bắt đầu tách ra, quần thể sinh vật của các lục địa mới tách ra bắt đầu phân kỳ. Các đại dương dâng cao và một lần nữa làm ngập các thềm lục địa, tạo thành các vùng biển nội địa rộng lớn và nông. Nồng độ oxy trong khí quyển tăng dần. Sự sống một lần nữa sinh sôi nảy nở và đa dạng, nhưng các nhóm sinh vật khác nhau lại xuất hiện. Ba nhóm thực vật phù du (sinh vật nổi quang hợp) thống trị các đại dương ngày nay - dinoflagellate, coccolithophores và tảo cát - trở nên quan trọng về mặt sinh thái vào thời điểm này và tàn tích của chúng là nguồn gốc chính của thế giới. các mỏ dầu. Những cây mang hạt đã thay thế những cây thống trị các khu rừng Permi. Thời đại Mesozoi được chia thành ba thời kỳ: Triassic, Jurassic và Creta. Kỷ Triassic và Cretaceous đã bị chấm dứt do sự tuyệt chủng hàng loạt, có thể là do tác động của thiên thạch. KỲ TRIASSIC (251-201 .6 MYA) Pangea bắt đầu tan vỡ trong kỷ Triassic. Nhiều nhóm động vật không xương sống đa dạng hóa và nhiều loài động vật đào hang tiến hóa từ các nhóm sống trên bề mặt trầm tích đáy biển. Trên đất liền, cây lá kim và dương xỉ có hạt là những cây chiếm ưu thế. Những con ếch và rùa đầu tiên xuất hiện. Một sự phát triển lớn của các loài bò sát bắt đầu, cuối cùng dẫn đến cá sấu, khủng long và chim. Sự kết thúc của kỷ Triassic được đánh dấu bằng sự tuyệt chủng hàng loạt khiến khoảng 65% loài trên Trái đất bị loại bỏ. KỲ JURASSIC (201,6-1 45,5 MYA) Trong kỷ Jura, Pangea hoàn toàn bị chia cắt thành hai lục địa lớn: Laurasia trôi dạt về phía bắc và Gondwana ở phía nam. Các loài cá vây tia nhanh chóng đa dạng hóa trong các đại dương. Những con thằn lằn đầu tiên xuất hiện và loài bò sát bay (pterosaurs) tiến hóa. Hầu hết các loài săn mồi và động vật ăn cỏ lớn trên cạn trong thời kỳ này đều là khủng long. Một số nhóm động vật có vú xuất hiện lần đầu tiên,và những hóa thạch thực vật có hoa sớm nhất được biết đến là từ cuối thời kỳ này. KỲ KỲ Phấn trắng (1 45,5-65,5 MYA) Vào đầu kỷ Phấn trắng, Laurasia và Gondwana đã bắt đầu tách ra thành các lục địa mà chúng ta biết ngày nay. Một vùng biển liên tục bao quanh vùng nhiệt đới. Mực nước biển dâng cao, Trái đất ấm áp và ẩm ướt. Sự sống sinh sôi nảy nở cả trên đất liền và dưới đại dương. Động vật không xương sống biển ngày càng đa dạng. Trên đất liền, bức xạ bò sát tiếp tục phát triển khi khủng long ngày càng đa dạng hóa và những con rắn đầu tiên xuất hiện. Vào đầu kỷ Phấn trắng, thực vật có hoa bắt đầu phát xạ dẫn đến sự thống trị hiện tại của chúng trên đất liền. Đến cuối thời kỳ này, nhiều nhóm động vật có vú đã xuất hiện. Như được mô tả trong Phần 25.2, một đợt tuyệt chủng hàng loạt khác do thiên thạch gây ra đã diễn ra vào cuối kỷ Phấn trắng. Ở biển, nhiều sinh vật phù du và động vật không xương sống sống ở đáy bị tuyệt chủng. Trên cạn, hầu hết các loài động vật có trọng lượng cơ thể lớn hơn khoảng 25 kg đều bị tuyệt chủng. Nhiều loài côn trùng đã chết, có lẽ do sự phát triển của cây lương thực của chúng bị giảm đi đáng kể sau tác động. Một số loài ở phía bắc Bắc Mỹ và Âu Á sống sót ở những khu vực không phải hứng chịu những trận hỏa hoạn tàn khốc nhấn chìm hầu hết các vùng vĩ độ thấp. Các quần thể sinh vật hiện đại phát triển trong thời đại Kainozoi Vào đầu thời kỳ Kainozoi (65,5 Ma), vị trí của các lục địa giống như ngày nay, nhưng Úc vẫn gắn liền với Nam Cực và Đại Tây Dương hẹp hơn nhiều. Đại Tân sinh được đặc trưng bởi sự phát triển rộng rãi của động vật có vú, nhưng các nhóm khác cũng trải qua những thay đổi quan trọng. Thực vật có hoa rất đa dạng và thống trị các khu rừng trên thế giới ngoại trừ những khu vực mát mẻ nhất, nơi rừng chủ yếu bao gồm thực vật hạt trần. Đột biến của hai gen trong một nhóm thực vật (cây họ đậu) cho phép những cây này sử dụng nitơ trong khí quyển một cách trực tiếp bằng cách hình thành sự cộng sinh với một số loài vi khuẩn cố định đạm. Sự phát triển của sự cộng sinh này có thể được coi là cuộc "cách mạng xanh" đầu tiên; tăng đáng kể lượng nitơ có sẵn cho sự phát triển của thực vật trên cạn; sự cộng sinh này vẫn là nền tảng cho nền tảng sinh thái của sự sống như chúng ta biết ngày nay. Thời đại Kainozoi được chia thành kỷ Đệ Tam và Đệ Tứ, thường được chia thành các kỷ nguyên (Bảng 25.2). BẢNG25.2 Các phân khu của Kỷ nguyên Kainozoi Khởi đầu (mya) Kỷ Holocene Đệ tứ (Gần đây) 0,01 (-10.000 năm trước) Pleistocene 2.6 Pliocene Đệ tam 5,3 Miocene 23 Oligocene 34 Eocene 55,8 Paleocen 65bức xạ bò sát tiếp tục khi khủng long đa dạng hóa hơn nữa và những con rắn đầu tiên xuất hiện. Vào đầu kỷ Phấn trắng, thực vật có hoa bắt đầu phát xạ dẫn đến sự thống trị hiện tại của chúng trên đất liền. Đến cuối thời kỳ này, nhiều nhóm động vật có vú đã xuất hiện. Như được mô tả trong Phần 25.2, một đợt tuyệt chủng hàng loạt khác do thiên thạch gây ra đã diễn ra vào cuối kỷ Phấn trắng. Ở biển, nhiều sinh vật phù du và động vật không xương sống sống ở đáy bị tuyệt chủng. Trên cạn, hầu hết các loài động vật có trọng lượng cơ thể lớn hơn khoảng 25 kg đều bị tuyệt chủng. Nhiều loài côn trùng đã chết, có lẽ do sự phát triển của cây lương thực của chúng bị giảm

đi đáng kể sau tác động. Một số loài ở phía bắc Bắc Mỹ và Âu Á sống sót ở những khu vực không phải hứng chịu những trận hỏa hoạn tàn khốc nhấn chìm hầu hết các vùng vĩ độ thấp. Các quần thể sinh vật hiện đại phát triển trong thời đại Kainozoi Vào đầu thời kỳ Kainozoi (65,5 Ma), vị trí của các lục địa giống như ngày nay, nhưng Úc vẫn gắn liền với Nam Cực và Đại Tây Dương hẹp hơn nhiều. Đại Tân sinh được đặc trưng bởi sự phát triển rộng rãi của động vật có vú, nhưng các nhóm khác cũng trải qua những thay đổi quan trọng. Thực vật có hoa rất đa dạng và thống trị các khu rừng trên thế giới ngoại trừ những khu vực mát mẻ nhất, nơi rừng chủ yếu bao gồm thực vật hạt trần. Đột biến của hai gen trong một nhóm thực vật (cây họ đậu) cho phép những cây này sử dụng nitơ trong khí quyển một cách trực tiếp bằng cách hình thành sự cộng sinh với một số loài vi khuẩn cố định đạm. Sự phát triển của sự cộng sinh này có thể được coi là cuộc "cách mạng xanh" đầu tiên; tăng đáng kể lượng nitơ có sẵn cho sự phát triển của thực vật trên cạn; sự cộng sinh này vẫn là nền tảng cho nền tảng sinh thái của sự sống như chúng ta biết ngày nay. Thời đại Kainozoi được chia thành thời kỳ Đệ Tam và Đệ Tứ, thường được chia thành các kỷ nguyên (Bảng 25.2). BẢNG25.2 Các phân khu của Kỷ nguyên Kainozoi Khởi đầu (mya) Kỷ Holocene Đệ tứ (Gần đây) 0,01 (-10.000 năm trước) Pleistocene 2.6 Pliocene Đệ tam 5,3 Miocene 23 Oligocene 34 Eocene 55,8 Paleocen 65bức xạ bò sát tiếp tục khi khủng long đa dạng hóa hơn nữa và những con rắn đầu tiên xuất hiện. Vào đầu kỷ Phấn trắng, thực vật có hoa bắt đầu phát xạ dẫn đến sự thống trị hiện tại của chúng trên đất liền. Đến cuối thời kỳ này, nhiều nhóm động vật có vú đã xuất hiện. Như được mô tả trong Phần 25.2, một đợt tuyệt chủng hàng loạt khác do thiên thạch gây ra đã diễn ra vào cuối kỷ Phấn trắng. Ở biển, nhiều sinh vật phù du và động vật không xương sống sống ở đáy bị tuyệt chủng. Trên cạn, hầu hết các loài động vật có trọng lượng cơ thể lớn hơn khoảng 25 kg đều bị tuyệt chủng. Nhiều loài côn trùng đã chết, có lẽ do sự phát triển của cây lương thực của chúng bị giảm đi đáng kể sau tác động. Một số loài ở phía bắc Bắc Mỹ và Âu Á sống sót ở những khu vực không phải hứng chịu những trận hỏa hoạn tàn khốc nhấn chìm hầu hết các vùng vĩ độ thấp. Các quần thể sinh vật hiện đại phát triển trong thời đại Kainozoi Vào đầu thời kỳ Kainozoi (65,5 Ma), vị trí của các lục địa giống như ngày nay, nhưng Úc vẫn gắn liền với Nam Cực và Đại Tây Dương hẹp hơn nhiều. Đại Tân sinh được đặc trưng bởi sự phát triển rộng rãi của động vật có vú, nhưng các nhóm khác cũng trải qua những thay đổi quan trọng. Thực vật có hoa rất đa dạng và thống trị các khu rừng trên thế giới ngoại trừ những khu vực mát mẻ nhất, nơi rừng chủ yếu bao gồm thực vật hạt trần. Đột biến của hai gen trong một nhóm thực vật (cây họ đậu) cho phép những cây này sử dụng nitơ trong khí quyển một cách trực tiếp bằng cách hình thành sự cộng sinh với một số loài vi khuẩn cố định đạm. Sự phát triển của sự cộng sinh này có thể được coi là cuộc "cách mạng xanh" đầu tiên; tăng đáng kể lượng nitơ có sẵn cho sự phát triển của thực vật trên cạn; sự cộng sinh này vẫn là nền tảng cho nền tảng sinh thái của sự sống như chúng ta biết ngày nay. Thời đại Kainozoi được chia thành kỷ Đệ Tam và Đệ Tứ, thường được chia thành các kỷ nguyên (Bảng 25.2). BẢNG25.2 Các phân khu của Kỷ nguyên Kainozoi Khởi đầu (mya) Kỷ Holocene Đệ tứ (Gần đây) 0,01 (-10.000 năm trước) Pleistocene 2.6 Pliocene Đệ tam 5,3 Miocene 23 Oligocene 34 Eocene 55,8 Paleocen 65Các quần thể sinh vật hiện đại phát triển trong thời đại Kainozoi Vào đầu thời kỳ Kainozoi (65,5 Ma), vị trí của các lục địa giống như ngày nay, nhưng Úc vẫn gắn liền với Nam Cực và Đại Tây Dương hẹp hơn nhiều. Đại Tân sinh được đặc trưng bởi sự phát triển rộng rãi của động vật có vú, nhưng các nhóm khác cũng trải qua những thay đổi quan trọng. Thực vật có hoa rất đa dạng và thống trị các khu rừng trên thế giới ngoại trừ những khu vực mát mẻ nhất, nơi rừng chủ yếu bao gồm thực vật hạt trần. Đột biến của hai gen trong một nhóm thực vật (cây họ đậu) cho phép những cây này sử dụng nitơ trong khí quyển một cách trực tiếp bằng cách hình thành sự cộng sinh với một số loài vi khuẩn cố định đạm. Sự phát triển của sự cộng sinh này có thể được coi là cuộc "cách mạng xanh" đầu tiên; tăng đáng kể lượng nitơ có sẵn cho sự phát triển của thực vật trên cạn; sự cộng sinh này vẫn là nền tảng cho nền tảng sinh thái của sự sống như chúng ta biết ngày nay. Thời đại Kainozoi được chia thành kỷ Đệ Tam và Đệ Tứ, thường được chia thành các kỷ nguyên (Bảng 25.2). BẢNG25.2 Các phân khu của Kỷ nguyên Kainozoi Khởi đầu (mya) Kỷ Holocene Đệ tứ (Gần đây) 0,01 (-10.000 năm trước) Pleistocene 2.6 Pliocene Đệ tam 5,3 Miocene 23 Oligocene 34 Eocene 55,8 Paleocen 65Các quần thể sinh vật hiện đại phát triển trong thời đại Kainozoi Vào đầu thời kỳ Kainozoi (65,5 Ma), vị trí của các lục địa giống như ngày nay, nhưng Úc vẫn gắn liền với Nam Cực và Đại Tây Dương hẹp hơn nhiều. Đại Tân sinh được đặc trưng bởi sự phát triển rộng rãi của động vật có vú, nhưng các nhóm khác cũng trải qua những thay đổi quan trọng. Thực vật có hoa rất đa dạng và thống trị các khu rừng trên thế giới ngoại trừ những khu vực mát mẻ nhất, nơi rừng chủ yếu bao gồm thực vật hạt trần. Đột biến của hai gen trong một nhóm thực vật (cây họ đậu) cho phép những cây này sử dụng nitơ trong khí quyển một cách trực tiếp bằng cách hình thành sự cộng sinh với một số loài vi khuẩn cố định đạm. Sự phát triển của sự cộng sinh này có thể được coi là cuộc "cách mạng xanh" đầu tiên; tăng đáng kể lượng nitơ có sẵn cho sự phát triển của thực vật trên cạn; sự cộng sinh này vẫn là nền tảng cho nền tảng sinh thái của sự sống như chúng ta biết ngày nay. Thời đại Kainozoi được chia thành kỷ Đệ Tam và Đệ Tứ, thường được chia thành các kỷ nguyên (Bảng 25.2). BẢNG25.2 Các phân khu của Kỷ nguyên Kainozoi Khởi đầu (mya) Kỷ Holocene Đệ tứ (Gần đây) 0,01 (-10.000 năm trước) Pleistocene 2.6 Pliocene Đệ tam 5,3 Miocene 23 Oligocene 34 Eocene 55,8 Paleocen 65Các quần thể sinh vật hiện đại phát triển trong thời đại Kainozoi Vào đầu thời kỳ Kainozoi (65,5 Ma), vị trí của các lục địa giống như ngày nay, nhưng Úc vẫn gắn liền với Nam Cực và Đại Tây Dương hẹp hơn nhiều. Đại Tân sinh được đặc trưng bởi sự phát triển rộng rãi của động vật có vú, nhưng các nhóm khác cũng trải qua những thay đổi quan trọng. Thực vật có hoa rất đa dạng và thống trị các khu rừng trên thế giới ngoại trừ những khu vực mát mẻ nhất, nơi rừng chủ yếu bao gồm thực vật hạt trần.

Đột biến của hai gen trong một nhóm thực vật (cây họ đậu) cho phép những cây này sử dụng nitơ trong khí quyển một cách trực tiếp bằng cách hình thành sự cộng sinh với một số loài vi khuẩn cố định đạm. Sự phát triển của sự cộng sinh này có thể được coi là cuộc "cách mạng xanh" đầu tiên; tăng đáng kể lượng nitơ có sẵn cho sự phát triển của thực vật trên cạn; sự cộng sinh này vẫn là nền tảng cho nền tảng sinh thái của sự sống như chúng ta biết ngày nay. Thời đại Kainozoi được chia thành kỷ Đệ Tam và Đệ Tứ, thường được chia thành các kỷ nguyên (Bảng 25.2). BẢNG25.2 Các phân khu của Kỷ nguyên Kainozoi Khởi đầu (mya) Kỷ Holocene Đệ tứ (Gần đây) 0,01 (-10.000 năm trước) Pleistocene 2.6 Pliocene Đệ tam 5,3 Miocene 23 Oligocene 34 Eocene 55,8 Paleocen 65

522 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái Đất THỜI ĐẠI HỌC (65,5-2,6 MYA) Trong thời kỳ Đệ Tam, Úc bắt đầu trôi dạt về phía bắc. Đến 20 Ma, nó đã gần đạt đến vị trí hiện tại. Đầu Đệ Tam là thời kỳ nóng ẩm và phạm vi của nhiều loài thực vật đã chuyển sang các vĩ độ cao hơn. Vùng nhiệt đới có lẽ quá nóng để có thể hỗ trợ thảm thực vật rừng nhiệt đới và thay vào đó được bao phủ bởi thảm thực vật vùng thấp. Tuy nhiên, ở giữa cấp ba. Khí hậu Trái đất trở nên mát hơn và khô hơn đáng kể. Nhiều dòng thực vật có hoa đã phát triển thành dạng thân thảo (không phải thân gỗ) và đồng cỏ trải rộng trên phần lớn Trái đất. Vào đầu đại Tân Sinh, các quần thể động vật không xương sống đã trở nên giống với quần thể ngày nay. Trong số các loài động vật có xương sống trên cạn, những thay đổi tiến hóa trong Kỷ Đệ Tam diễn ra nhanh nhất. Ếch, rắn, thằn lằn, chim và động vật có vú đều trải qua bức xạ rộng rãi trong thời kỳ này. Ba làn sóng động vật có vú phân tán từ châu Á đến Bắc Mỹ qua một trong những cây cầu đất liền nối liền hai lục địa trong suốt 55 triệu năm qua. Loài gặm nhấm, thú có túi, linh trưởng và động vật có vú có móng guốc lần đầu tiên xuất hiện ở Bắc Mỹ. KỲ Tứ (2,6 MYA ĐẾN HIỆN TẠI) Chúng ta đang sống trong kỷ Đệ tứ. Nó thường được chia thành hai thế, thế Pleistocen và thế Holocene (còn được gọi là Thế gần đây). Thế Pleistocene là thời kỳ có sự biến đổi khí hậu và làm mát mạnh mẽ. Trong 4 thời kỳ lớn và khoảng 20 thời kỳ băng hà nhỏ, các dòng sông băng khổng lồ trải rộng khắp các lục địa, và phạm vi của các quần thể động vật và thực vật dịch chuyển về phía xích đạo. Dòng sông băng cuối cùng đã rút khỏi vĩ độ ôn đới cách đây chưa đầy 15.000 năm. Các sinh vật vẫn đang thích nghi với sự thay đổi này. Nhiều cộng đồng sinh thái ở vĩ độ cao đã chiếm giữ vị trí hiện tại của họ không quá vài nghìn năm. Chính trong kỷ Pleistocene, sự phân kỳ trong một nhóm động vật có vú, loài linh trưởng, đã dẫn đến sự tiến hóa của dòng dõi hominoid. Bức xạ hominoid sau đó cuối cùng đã dẫn đến loài Homo sapiens - con người hiện đại. Nhiều loài chim và động vật có vú lớn đã tuyệt chủng ở Úc và châu Mỹ khi H. sapiens đến các lục địa này lần lượt vào khoảng 45.000 và 15.000 năm trước. Nhiều nhà cổ sinh vật học tin rằng những sự tuyệt chủng này là kết quả của việc săn bắn và những ảnh hưởng khác của Homo sapiens. Cây sự sống được sử dụng để tái tạo lại các sự kiện tiến hóa. Hồ sơ hóa thạch tiết lộ những mô hình rộng lớn trong quá trình tiến hóa của sự sống. Để tái hiện lại các sự kiện lớn trong lịch sử sự sống, các nhà sinh học còn dựa vào thông tin phát sinh loài trong cây sự sống. Chúng ta có thể sử dụng phát sinh chủng loại, kết hợp với hồ sơ hóa thạch, để tái tạo lại thời gian của các sự kiện lớn như sự tiếp nhận ty thể trong tế bào nhân chuẩn của tổ tiên, một số nguồn gốc độc lập của đa bào và sự di chuyển của sự sống trên vùng đất khô cằn.Chúng ta cũng có thể theo dõi những thay đổi lớn trong bộ gen của sinh vật và thậm chí chúng ta có thể tái tạo lại nhiều chuỗi gen của các loài đã tuyệt chủng từ lâu, như được mô tả trong Phần 22.3. Những thay đổi trong môi trường vật lý của Trái đất đã ảnh hưởng rõ ràng đến sự đa dạng của các sinh vật mà chúng ta thấy trên hành tinh ngày nay. Để nghiên cứu sự tiến hóa của sự đa dạng đó, các nhà sinh học kiểm tra mối quan hệ tiến hóa giữa các loài. Giải mã các mối quan hệ phát sinh gen là một bước quan trọng để hiểu sự sống đã đa dạng như thế nào trên Trái đất. Phần tiếp theo của cuốn sách này sẽ khám phá các nhóm sự sống chính và các giải pháp khác nhau mà các nhóm này đã phát triển để đáp ứng những thách thức lớn như sinh sản, thu nhận năng lượng, phân tán và thoát khỏi sự săn mồi. RECAP (25.3 Sự sống phát triển trong các đại dương khoảng 3,8 tỷ năm trước. Nó đa dạng hóa khi lượng oxy trong khí quyển đạt đến mức hiện tại. Nhiều biến đổi khí hậu và sự sắp xếp lại các lục địa, cũng như các tác động của thiên thạch, đã góp phần gây ra 5 đợt tuyệt chủng hàng loạt lớn. có quá ít sinh vật tồn tại qua nhiều thiên niên kỷ bị hóa thạch? Xem trang 514-515 â€¢ Chúng ta muốn nói gì khi nói đến "vụ nổ Cambri"? Xem trang 516 â€¢ những thay đổi lớn đã xảy ra trong các cộng đồng sinh vật trên cạn trong suốt thời kỳ Phanerozoi? Xem trang 516, 520-522 và Hình 25.14 – # – Liệu các thí nghiệm hiện đại có thể kiểm tra các giả thuyết về tác động tiến hóa của những thay đổi môi trường cổ đại không? Các

thí nghiệm đã được tiến hành để kiểm tra mối liên hệ giữa 02 nồng độ và sự tiến hóa kích thước cơ thể ở côn trùng bay (một trong số đó được trình bày trong Hình 25.10), kết quả của các thí nghiệm này phù hợp với sự tiến hóa về kích thước cơ thể lớn hơn ở côn trùng bay trong điều kiện tăng oxy (cao). - môi trường oxy). Các thí nghiệm cũng đã được tiến hành trong điều kiện thiếu oxy (lowoxygen), chẳng hạn như tồn tại vào cuối kỷ Permi. Kết quả của những thí nghiệm này cho thấy rằng sự tiến hóa về kích thước cơ thể bị hạn chế trong điều kiện thiếu oxy, ngay cả dưới sự chọn lọc nhân tạo mạnh mẽ để có kích thước cơ thể lớn hơn. Những kết quả sau này phù hợp với sự tuyệt chủng của nhiều loài côn trùng bay lớn vào cuối kỷ Permi, kết quả của việc nồng độ 02 giảm nhanh chóng. Côn trùng bay khổng lồ đơn giản là không thể sống sót ở nồng độ 02 thấp hơn tồn tại vào thời điểm đó. Sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Permi là sự tuyệt chủng hàng loạt duy nhất được biết đến có liên quan đến sự mất đi đáng kể sự đa dạng của côn trùng.Phần tiếp theo của cuốn sách này sẽ khám phá các nhóm sự sống chính và các giải pháp khác nhau mà các nhóm này đã phát triển để đáp ứng những thách thức lớn như sinh sản, thu nhận năng lượng, phân tán và thoát khỏi sự săn mồi. RECAP (25.3 Sự sống phát triển trong các đại dương khoảng 3,8 tỷ năm trước. Nó đa dạng hóa khi lượng oxy trong khí quyển đạt đến mức hiện tại. Nhiều biến đổi khí hậu và sự sắp xếp lại các lục địa, cũng như các tác động của thiên thạch, đã góp phần gây ra 5 đợt tuyệt chủng hàng loạt lớn. có quá ít sinh vật tồn tại qua nhiều thiên niên kỷ bị hóa thạch? Xem trang 514-515 â€¢ Chúng ta muốn nói gì khi nói đến "vụ nổ Cambri"? Xem trang 516 â€¢ những thay đổi lớn đã xảy ra trong các cộng đồng sinh vật trên cạn trong suốt thời kỳ Phanerozoi? Xem trang 516, 520-522 và Hình 25.14 – # – Liệu các thí nghiệm hiện đại có thể kiểm tra các giả thuyết về tác động tiến hóa của những thay đổi môi trường cổ đại không? Các thí nghiệm đã được tiến hành để kiểm tra mối liên hệ giữa 02 nồng độ và sự tiến hóa kích thước cơ thể ở côn trùng bay (một trong số đó được trình bày trong Hình 25.10), kết quả của các thí nghiệm này phù hợp với sự tiến hóa về kích thước cơ thể lớn hơn ở côn trùng bay trong điều kiện tăng oxy (cao). - môi trường oxy). Các thí nghiệm cũng đã được tiến hành trong điều kiện thiếu oxy (lowoxygen), chẳng hạn như tồn tại vào cuối kỷ Permi. Kết quả của những thí nghiệm này cho thấy rằng sự tiến hóa về kích thước cơ thể bị hạn chế trong điều kiện thiếu oxy, ngay cả dưới sự chọn lọc nhân tạo mạnh mẽ để có kích thước cơ thể lớn hơn. Những kết quả sau này phù hợp với sự tuyệt chủng của nhiều loài côn trùng bay lớn vào cuối kỷ Permi, kết quả của việc nồng độ 02 giảm nhanh chóng. Côn trùng bay khổng lồ đơn giản là không thể sống sót ở nồng độ 02 thấp hơn tồn tại vào thời điểm đó. Sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Permi là sự tuyệt chủng hàng loạt duy nhất được biết đến có liên quan đến sự mất đi đáng kể sự đa dạng của côn trùng.Phần tiếp theo của cuốn sách này sẽ khám phá các nhóm sự sống chính và các giải pháp khác nhau mà các nhóm này đã phát triển để đáp ứng những thách thức lớn như sinh sản, thu nhận năng lượng, phân tán và thoát khỏi sự săn mồi. RECAP (25.3 Sự sống phát triển trong các đại dương khoảng 3,8 tỷ năm trước. Nó đa dạng hóa khi lượng oxy trong khí quyển đạt đến mức hiện tại. Nhiều biến đổi khí hậu và sự sắp xếp lại các lục địa, cũng như các tác động của thiên thạch, đã góp phần gây ra 5 đợt tuyệt chủng hàng loạt lớn. có quá ít sinh vật tồn tại qua nhiều thiên niên kỷ bị hóa thạch? Xem trang 514-515 â€¢ Chúng ta muốn nói gì khi nói đến "vụ nổ Cambri"? Xem trang 516 â€¢ những thay đổi lớn đã xảy ra trong các cộng đồng sinh vật trên cạn trong suốt thời kỳ Phanerozoi? Xem trang 516, 520-522 và Hình 25.14 – # – Liệu các thí nghiệm hiện đại có thể kiểm tra các giả thuyết về tác động tiến hóa của những thay đổi môi trường cổ đại không? Các thí nghiệm đã được tiến hành để kiểm tra mối liên hệ giữa 02 nồng độ và sự tiến hóa kích thước cơ thể ở côn trùng bay (một trong số đó được trình bày trong Hình 25.10), kết quả của các thí nghiệm này phù hợp với sự tiến hóa về kích thước cơ thể lớn hơn ở côn trùng bay trong điều kiện tăng oxy (cao). - môi trường oxy). Các thí nghiệm cũng đã được tiến hành trong điều kiện thiếu oxy (lowoxygen), chẳng hạn như tồn tại vào cuối kỷ Permi. Kết quả của những thí nghiệm này cho thấy rằng sự tiến hóa về kích thước cơ thể bị hạn chế trong điều kiện thiếu oxy, ngay cả dưới sự chọn lọc nhân tạo mạnh mẽ để có kích thước cơ thể lớn hơn. Những kết quả sau này phù hợp với sự tuyệt chủng của nhiều loài côn trùng bay lớn vào cuối kỷ Permi, kết quả của việc nồng độ 02 giảm nhanh chóng. Côn trùng bay khổng lồ đơn giản là không thể sống sót ở nồng độ 02 thấp hơn tồn tại vào thời điểm đó. Sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Permi là sự tuyệt chủng hàng loạt duy nhất được biết đến có liên quan đến sự mất đi đáng kể sự đa dạng của côn trùng.14 – # – Liệu các thí nghiệm hiện đại có thể kiểm tra các giả thuyết về tác động tiến hóa của những thay đổi môi trường cổ xưa không? TRẢ LỜI Một số thí nghiệm đã được tiến hành để kiểm tra mối liên hệ giữa 02 nồng độ và sự tiến hóa kích thước cơ thể ở côn trùng bay (một trong số đó được thảo luận trong Hình 25.10). Kết quả của những thí nghiệm này phù hợp

với sự tiến hóa về kích thước cơ thể lớn hơn ở côn trùng bay trong môi trường nhiều oxy (oxy cao). Các thí nghiệm cũng đã được tiến hành trong điều kiện thiếu oxy (lowoxygen), chẳng hạn như tồn tại vào cuối kỷ Permi. Kết quả của những thí nghiệm này cho thấy rằng sự tiến hóa về kích thước cơ thể bị hạn chế trong điều kiện thiếu oxy, ngay cả dưới sự chọn lọc nhân tạo mạnh mẽ để có kích thước cơ thể lớn hơn. Những kết quả sau này phù hợp với sự tuyệt chủng của nhiều loài côn trùng bay lớn vào cuối kỷ Permi, kết quả của việc nồng độ 02 giảm nhanh chóng. Côn trùng bay khổng lồ đơn giản là không thể sống sót ở nồng độ 02 thấp hơn tồn tại vào thời điểm đó. Sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Permi là sự tuyệt chủng hàng loạt duy nhất được biết đến có liên quan đến sự mất đi đáng kể sự đa dạng của côn trùng.14 – # – Liệu các thí nghiệm hiện đại có thể kiểm tra các giả thuyết về tác động tiến hóa của những thay đổi môi trường cổ xưa không? TRẢ LỜI Một số thí nghiệm đã được tiến hành để kiểm tra mối liên hệ giữa 02 nồng độ và sự tiến hóa kích thước cơ thể ở côn trùng bay (một trong số đó được thảo luận trong Hình 25.10). Kết quả của những thí nghiệm này phù hợp với sự tiến hóa về kích thước cơ thể lớn hơn ở côn trùng bay trong môi trường nhiều oxy (oxy cao). Các thí nghiệm cũng đã được tiến hành trong điều kiện thiếu oxy (lowoxygen), chẳng hạn như tồn tại vào cuối kỷ Permi. Kết quả của những thí nghiệm này cho thấy rằng sự tiến hóa về kích thước cơ thể bị hạn chế trong điều kiện thiếu oxy, ngay cả dưới sự chọn lọc nhân tạo mạnh mẽ để có kích thước cơ thể lớn hơn. Những kết quả sau này phù hợp với sự tuyệt chủng của nhiều loài côn trùng bay lớn vào cuối kỷ Permi, kết quả của việc nồng độ 02 giảm nhanh chóng. Côn trùng bay khổng lồ đơn giản là không thể sống sót ở nồng độ 02 thấp hơn tồn tại vào thời điểm đó. Sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Permi là sự tuyệt chủng hàng loạt duy nhất được biết đến có liên quan đến sự mất đi đáng kể sự đa dạng của côn trùng.

Tóm tắt chương 523 Làm thế nào để các nhà khoa học xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa? chương tóm tắt (25) 02 cấp độ cũng hỗ trợ sự tiến hóa của các tế bào nhân chuẩn lớn. Ôn lại Hình 25.8 â€¢ Tuổi tương đối của các sinh vật có thể được xác định bởi các tầng đá trầm tích nơi hóa thạch của chúng được tìm thấy. Các nhà cổ sinh vật học sử dụng nhiều loại đồng vị phóng xạ có chu kỳ bán rã khác nhau để xác định niên đại của các sự kiện ở những thời điểm khác nhau trong quá khứ xa xôi. Ôn lại Hình 25.1 â€¢ Các nhà địa chất chia lịch sử sự sống thành các thời đại, thời đại và thời kỳ. Sự phân chia này chủ yếu dựa trên những khác biệt lớn trong tập hợp hóa thạch được tìm thấy trong các lớp đá kế tiếp nhau. Bảng ôn lại 25.1 Các lục địa và khí hậu của Trái đất đã thay đổi như thế nào theo thời gian? â€¢ Quá trình kiến tạo mảng dẫn đến sự trôi dạt lục địa cũng như hoạt động núi lửa và hình thành núi. Những thay đổi về vị trí và kích thước của các lục địa ảnh hưởng đến mô hình hoàn lưu đại dương, khí hậu và mực nước biển. Ôn lại Hình 25.3# HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 25.1 â€¢ Các sự kiện vật lý lớn trên Trái đất, chẳng hạn như sự va chạm của các lục địa hình thành nên khối đất khổng lồ duy nhất Pangaea, đã ảnh hưởng đến bề mặt, khí hậu và bầu khí quyển của Trái đất. Ngoài ra, các sự kiện ngoài trái đất như các cuộc tấn công của thiên thạch đã tạo ra những thay đổi khí hậu đột ngột và kịch tính. Một số thay đổi mạnh mẽ về điều kiện vật lý trên Trái đất đã gây ra sự tuyệt chủng hàng loạt. Ôn lại Hình 25.4 â€¢ Vi khuẩn lam tạo oxy được giải phóng đủ 02 để mở ra cánh cửa cho các phản ứng oxy hóa trong con đường trao đổi chất. Sinh vật nhân sơ hiếu khí có thể thu được nhiều năng lượng hơn sinh vật kỵ khí và bắt đầu chiếm ưu thế. Sự gia tăng khí quyển Các sự kiện chính trong lịch sử sự sống là gì? Các nhà cổ sinh vật học sử dụng hồ sơ hóa thạch và bằng chứng về những thay đổi địa chất để xác định Trái đất và quần thể sinh vật của nó có thể trông như thế nào vào những thời điểm khác nhau. Ôn lại Hình 25.12 â€¢ Trong phần lớn lịch sử của nó, sự sống chỉ giới hạn ở các đại dương. Sự sống đa bào đa dạng hóa rộng rãi trong thời kỳ bùng nổ kỷ Cambri. Ôn lại Hình 25.13 â€¢ Các thời kỳ còn lại của thời đại Cổ sinh đều được đặc trưng bởi sự đa dạng hóa của các nhóm sinh vật cụ thể. Đại Cổ sinh kết thúc với sự tuyệt chủng hàng loạt nghiêm trọng nhất trong lịch sử Trái đất, vào cuối kỷ Permi. Ôn lại Hình 25.14 â€¢ Trong kỷ nguyên Mesozoi, các quần thể sinh vật trên cạn khác nhau đã phát triển ở mỗi lục địa. Khủng long đa dạng hóa để trở thành loài săn mồi và động vật ăn cỏ lớn thống trị. Kỷ nguyên kết thúc với sự kiện tuyệt chủng hàng loạt do sự va chạm của một thiên thạch khổng lồ với Trái đất. â€¢ Thời đại Kainozoi được chia thành thời kỳ Đệ Tam và Đệ Tứ, lần lượt được chia thành các kỷ nguyên. Thời đại này chứng kiến sự xuất hiện của quần thể sinh vật hiện đại khi các loài động vật có vú phát triển rộng khắp và thực vật hạt kín (thực vật có hoa) trở nên thống trị. Xem lại Bảng 25.2 Xem HOẠT ĐỘNG 25.1 để xem lại khái niệm của chương này [Dr-SSEi] Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình St'eSS Life10e.com/is25 ÔN LẠI

CHƯƠNG NHỚ 1.Trong các tầng đá trầm tích không bị xáo trộn, những tảng đá cổ nhất a. nằm ở phía trên. b. nằm ở phía dưới. c. đang ở giữa. d. được phân bố trong các tầng đá trẻ hơn. đ. Không có ý nào ở trên 2. Nồng độ oxy trong khí quyển Trái đất a. đã tăng đều đặn theo thời gian. b. đã giảm dần theo thời gian. c. trước đây đều cao hơn và thấp hơn hiện tại. d. trong hầu hết kỷ Permi thấp hơn hiện nay. đ. đạt mức cao nhất trong kỷ Cambri. 3. Nhiều mỏ than mà chúng ta hiện đang khai thác để lấy năng lượng phần lớn là tàn tích của a. thực vật mọc ở vùng đầm lầy trong kỷ Carbon. b. tảo phát triển trong đầm lầy trong kỷ Devon. c. côn trùng khổng lồ và động vật lưỡng cư thời kỳ Permi. d. thực vật phát triển trong các đại dương trong thời kỳ Carbon. đ. Không có ý nào ở trên 4. Sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Ordovic có lẽ là do a. sự va chạm của Trái đất với một thiên thạch lớn. b. những vụ phun trào núi lửa lớn. c. băng hà lớn ở các lục địa phía nam và những biến đổi khí hậu liên quan. d. sự kết hợp của các lục địa để tạo thành Pangaea. đ. những thay đổi trong quỹ đạo Trái đất. 5. Nguyên nhân của sự tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Mesozoi có lẽ là a. trôi dạt lục địa. b. sự va chạm của Trái đất với một thiên thạch lớn. c. những thay đổi trong quỹ đạo Trái Đất. d. băng hà lớn. đ. sự thay đổi nồng độ muối của các đại dương. 6. Thời điểm nào sau đây được đánh dấu bằng sự kiện sự sống tuyệt chủng hàng loạt lớn nhất trong lịch sử Trái đất? Một. Sự kết thúc của kỷ Phấn trắng b. Sự kết thúc của kỷ Devon c. Sự kết thúc của kỷ Permi d. Sự kết thúc của kỷ Triassic e. Sự kết thúc của kỷ Silurnhững thay đổi trong quỹ đạo Trái Đất. d. băng hà lớn. đ. sự thay đổi nồng độ muối của các đại dương. 6. Thời điểm nào sau đây được đánh dấu bằng sự kiện sự sống tuyệt chủng hàng loạt lớn nhất trong lịch sử Trái đất? Một. Sự kết thúc của kỷ Phấn trắng b. Sự kết thúc của kỷ Devon c. Sự kết thúc của kỷ Permi d. Sự kết thúc của kỷ Triassic e. Sự kết thúc của kỷ Silurnhững thay đổi trong quỹ đạo Trái Đất. d. băng hà lớn. đ. sự thay đổi nồng độ muối của các đại dương. 6. Thời điểm nào sau đây được đánh dấu bằng sự kiện sự sống tuyệt chủng hàng loạt lớn nhất trong lịch sử Trái đất? Một. Sự kết thúc của kỷ Phấn trắng b. Sự kết thúc của kỷ Devon c. Sự kết thúc của kỷ Permi d. Sự kết thúc của kỷ Triassic e. Sự kết thúc của kỷ Silur

524 CHƯƠNG 25 Lịch sử sự sống trên Trái đất HIỂU & ÁP DỤNG 7. Các nhà khoa học xác định niên đại của các sự kiện cổ xưa bằng nhiều phương pháp khác nhau, nhưng không ai có mặt để chứng kiến hoặc ghi lại những sự kiện đó. Việc chấp nhận những ngày tháng đó đòi hỏi chúng ta phải hiểu tính chính xác và phù hợp của các kỹ thuật đo lường gián tiếp. Những khái niệm khoa học cơ bản nào khác cũng dựa trên kết quả của kỹ thuật đo gián tiếp? 8. Tại sao việc xác định niên đại các sự kiện trong quá khứ một cách tuyệt đối cũng như tương đối lại hữu ích? 9. Những điều kiện nào có thể đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự tiến hóa của các nhóm sinh vật đa bào ở gần cuối thời kỳ Tiền Cambri? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Thí nghiệm trên Hình 25.10 cho thấy kích thước cơ thể của côn trùng có thể tiến hóa nhanh chóng sau những thay đổi về nồng độ oxy trong khí quyển. Bạn có thể nghĩ ra những thí nghiệm nào khác để kiểm tra tác động của việc thay đổi nồng độ oxy trong khí quyển? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

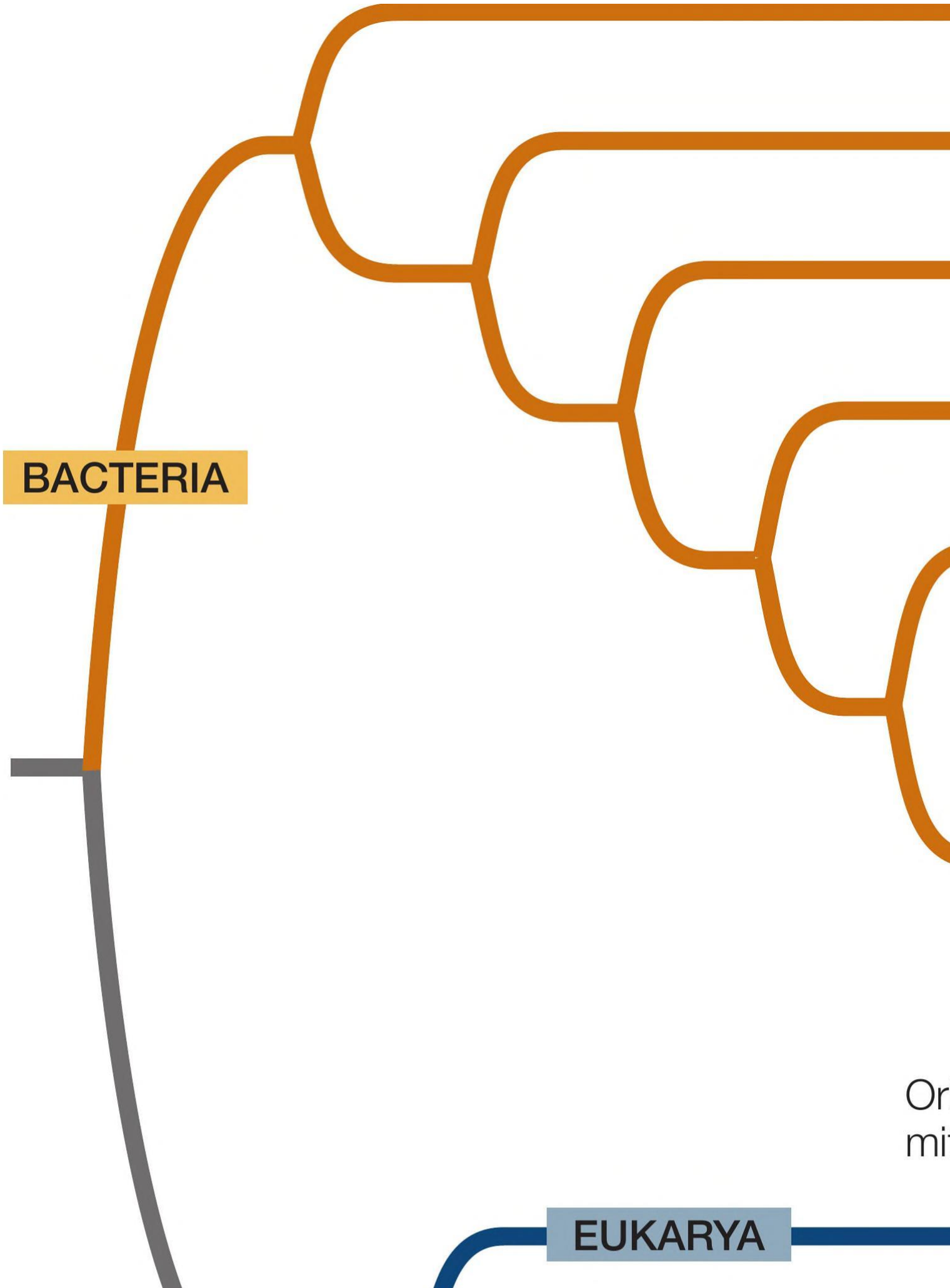
PHẦN THỨ BẢY Sự tiến hóa của các loài vi khuẩn, vi khuẩn cổ và virus CHƯƠNG NỘI DUNG 26.1 Prokaryote phù hợp ở đâu trong Cây sự sống? 26.2 Tại sao Prokaryote lại đa dạng và phong phú như vậy? 26.3 Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? 26.4 Virus có liên quan như thế nào đến tính đa dạng và sinh thái của sự sống? Vi khuẩn nhìn từ không gian Một hình ảnh vệ tinh cho thấy vùng phát quang sinh học rộng lớn ở Ấn Độ Dương. Trải rộng trên diện tích hàng nghìn km2, "biển sữa" rực rỡ này; được tạo ra bởi quần thể vi khuẩn Vibrio dày đặc. ĐÊM ĐÊM THÁNG 1 năm 1995, tàu buôn Lima của Anh đang ở ngoài khơi bờ biển Somalia, gần vùng Sừng châu Phi. Khu vực này nổi tiếng với các băng cướp biển, vì vậy thủy thủ đoàn đang cảnh giác trên biển thì họ phát hiện ra một quầng sáng trắng kỳ lạ ở phía chân trời. Nó nằm ngay trên đường đi của họ và không có cách nào để tránh nó. Cảnh tượng kỳ lạ này có phải là kết quả của một thủ đoạn cướp biển kỳ lạ nào đó không? Trong vòng 15 phút kể từ lần đầu tiên nhìn thấy ánh sáng rực rỡ, tàu Lima được bao quanh bởi làn nước lấp lánh xa đến mức mà thủy thủ đoàn của cô có thể nhìn thấy. Nhật ký của con tàu ghi lại rằng "có vẻ như con tàu đang đi trên cánh đồng tuyết hoặc lướt trên những đám mây". May mắn thay cho thủy thủ đoàn, ánh sáng rực rỡ đó không liên quan gì đến bọn cướp biển. Trong nhiều thế kỷ, những người đi biển ở khu vực này trên thế giới đã báo cáo rằng thỉnh thoảng có "biển sữa"; trong đó mặt biển phát ra ánh sáng kỳ lạ vào ban đêm, kéo dài từ chân trời này sang chân trời khác. Các nhà

khoa học cho đến thời điểm đó chưa bao giờ có thể xác nhận được thực tế hay nguyên nhân của những hiện tượng đó. Tuy nhiên, người ta đã xác định rõ ràng rằng nhiều sinh vật phát ra ánh sáng bằng phát quang sinh học, một phản ứng sinh hóa phức tạp được xúc tác bằng enzyme phát ra ánh sáng nhưng không phát ra nhiệt. Loại sinh vật nào có thể gây ra vùng phát quang sinh học rộng lớn mà tàu Lima quan sát được? Một số sinh vật biển phát ra ánh sáng nhấp nháy khi chúng bị xáo trộn, nhưng chúng không thể tạo ra ánh sáng bền vững và đồng đều như ở vùng biển sữa. Các sinh vật duy nhất được biết là tạo ra mức độ phát quang sinh học bền vững phù hợp với biển sữa là một số sinh vật nhân sơ nhất định, chẳng hạn như vi khuẩn thuộc chi Vibrio. Sử dụng thông tin do Lima cung cấp, các nhà sinh học đã quét các hình ảnh vệ tinh của Ấn Độ Dương để tìm các bước sóng ánh sáng cụ thể do Vibrio phát ra. Các hình ảnh vệ tinh đã xác định rõ ràng hàng nghìn km2 vùng biển sữa được tạo ra bởi V/br/o. Sự phát quang sinh học của Vibrio đòi hỏi nồng độ tới hạn của tín hiệu hóa học cụ thể do vi khuẩn tạo ra, do đó ở mật độ thấp, quần thể Vibrio sống tự do không phát sáng. Nhưng khi một đàn vi khuẩn tự hình thành trên thực vật phù du, mật độ quần thể của vi khuẩn tăng lên và nồng độ tín hiệu phát quang tăng lên. Cuối cùng, mật độ vi khuẩn - và nồng độ tín hiệu - trở nên đủ cao để khuẩn lạc khổng lồ tạo ra ánh sáng với tốc độ khoảng 103 photon mỗi giây trên mỗi tế bào Vibrio.Hành động do hóa chất gây ra như vậy giữa các tế bào vi khuẩn được gọi là cảm biến đại biểu. Sự phát quang sinh học mang lại lợi thế thích nghi nào cho vi khuẩn Vibrio? Xem câu trả lời ở trang 546.


Arabian Penin
Horn
of Africa


Arabian Penin
Horn
of Africa

526 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút Â© Prokaryote phù hợp ở đâu trong Cây sự sống? Bạn có thể nghĩ rằng mình có rất ít điểm chung với vi khuẩn. Nhưng tất cả các sinh vật nhân chuẩn đa bào - bao gồm cả bạn - đều có chung nhiều đặc tính với vi khuẩn và vi khuẩn cổ, cùng được gọi là sinh vật nhân sơ. Ví dụ, tất cả các sinh vật, dù là sinh vật nhân chuẩn hay sinh vật nhân sơ. Nguồn gốc của sự sống – có màng sinh chất và ribosome (xem Chương 5 và 6). ™ có một tập hợp các con đường trao đổi chất chung (xem Chương 8 và 9). • sao chép DNA bán bảo toàn (xem Chương 13). • sử dụng DNA làm vật liệu di truyền để mã hóa protein và sử dụng các mã di truyền tương tự để tạo ra các protein đó bằng cách phiên mã và dịch mã (xem Chương 14). Những đặc điểm chung này hỗ trợ cho kết luận rằng tất cả các sinh vật sống đều có chung một tổ tiên. Nếu sự sống có nhiều nguồn gốc, sẽ có rất ít lý do để mong đợi tất cả các sinh vật sử dụng các mã di truyền cực kỳ giống nhau hoặc có chung các cấu trúc độc nhất như ribosome. Hơn nữa, những điểm tương đồng trong trình tự DNA của các gen phổ quát (chẳng hạn như những gen mã hóa các thành phần cấu trúc của ribosome) khẳng định tính đơn hình của sự sống. Bất chấp những điểm tương đồng này, những khác biệt lớn cũng đã phát triển dựa trên sự đa dạng của cuộc sống. Dựa trên những khác biệt trong cấu trúc tế bào và chức năng sinh hóa mà họ đã quan sát được, nhiều nhà sinh học hiện nay nhận ra ba lĩnh vực (phân chia chính) của sự sống, hai sinh vật nhân sơ và một sinh vật nhân chuẩn (Hình 26.1). Tất cả các sinh vật nhân sơ đều là đơn bào, mặc dù chúng có thể hình thành các tập đoàn hoặc cộng đồng lớn, phối hợp bao gồm nhiều cá thể. Ngược lại, miền Eukarya bao gồm cả dạng sống đơn bào và đa bào. Như chúng ta đã thấy ở Chương 5, tế bào nhân sơ khác với tế bào nhân chuẩn ở một số điểm quan trọng: “Tế bào nhân sơ không phân chia theo nguyên phân. Thay vào đó, sau khi sao chép DNA, các tế bào nhân sơ sẽ phân chia bằng phương pháp riêng của chúng, đó là phân hạch nhị phân (xem Phần 11.1). â € ¢ Tổ chức của vật liệu di truyền khác nhau. DNA của tế bào nhân sơ không được tổ chức trong nhân có màng bao bọc. Các phân tử DNA ở sinh vật nhân sơ thường có dạng tròn. Nhiều (nhưng không phải tất cả) sinh vật nhân sơ chỉ có một nhiễm sắc thể chính và thực chất là đơn bội, mặc dù nhiều loài có thêm các phân tử DNA nhỏ hơn, gọi là plasmid (xem Phần 12.6). • Sinh vật nhân sơ không có cơ quan tế bào chất có màng bao bọc như ở hầu hết sinh vật nhân chuẩn. Tuy nhiên, tế bào chất của tế bào nhân sơ có thể chứa nhiều loại nếp gấp của màng sinh chất và hệ thống màng quang hợp không được tìm thấy ở sinh vật nhân chuẩn. Euryarchaeota 26.1 Ba miền của thế giới sống Sự phân loại tóm tắt này về các miền Vi khuẩn và Archaea cho thấy mối quan hệ của chúng với nhau và với Eukarya. Mối quan hệ giữa nhiều nhóm vi khuẩn, không phải tất cả đều được liệt kê ở đây, vẫn chưa được giải quyết đầy đủ vào thời điểm này. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 26.1 Sự phát triển của ba miền trong cuộc sống 0e.com/at26.1 Mặc dù việc nghiên cứu và phân loại sinh vật nhân chuẩn đã có từ nhiều thế kỷ trước, nhưng phần lớn kiến thức của chúng ta về các lĩnh vực sinh vật nhân sơ cổ xưa về mặt tiến hóa vẫn còn rất gần đây. Phải đến quý cuối cùng của thế kỷ 20, những tiến bộ trong di truyền phân tử và hóa sinh mới cho phép nghiên cứu tiết lộ sự khác biệt sâu sắc giữa các lĩnh vực Vi khuẩn và Vi khuẩn cổ. Hai miền của sinh vật nhân sơ khác nhau một cách đáng kể Nhìn lướt qua Bảng 26.1 sẽ cho bạn thấy rằng có những khác biệt lớn giữa hai miền của sinh vật nhân sơ (hầu hết chúng không thể được nhìn thấy ngay cả dưới kính hiển vi điện tử). Ở một khía cạnh nào đó, vi khuẩn cổ giống sinh vật nhân chuẩn hơn; theo những cách khác, chúng giống vi khuẩn hơn. (Lưu ý rằng chúng tôi sử dụng chữ thường khi đề cập đến các thành viên của các miền này và viết hoa đầu tiên khi đề cập đến các miền này.) Đơn vị cơ bản của vi khuẩn cổ (thuật ngữ chỉ một sinh vật cổ) hoặc vi khuẩn (một sinh vật vi khuẩn) là sinh vật nhân sơ tế bào. Mỗi prokaryote đơn bào chứa đầy đủ các hệ thống di truyền và tổng hợp protein, bao gồm DNA, RNA và tất cả


BACTERIA
EUKARYA

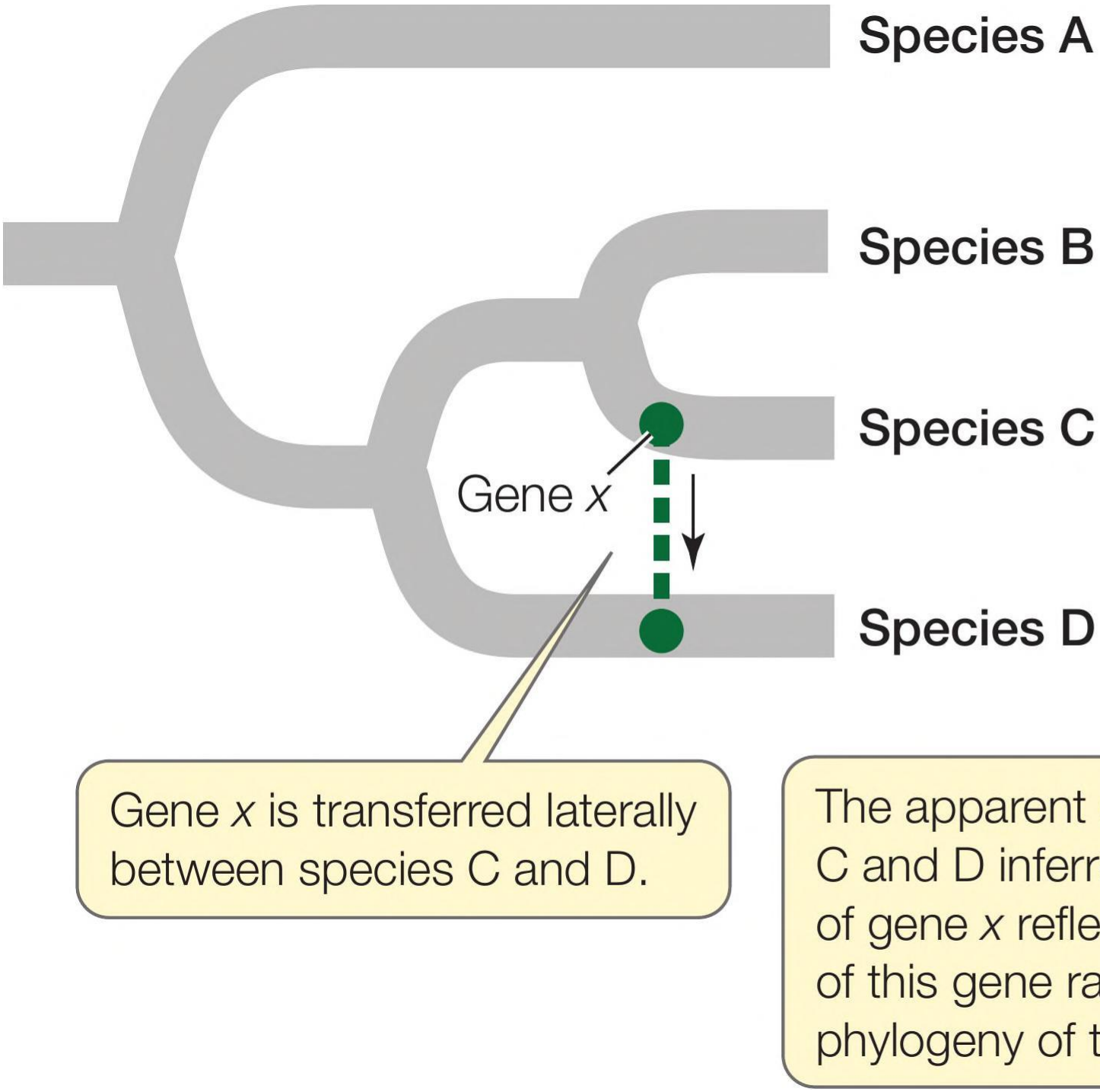
26.1 Prokaryote phù hợp với cây sự sống ở đâu? 527 BẢNG26.1 Ba miền của sự sống Miền đặc trưng Vi khuẩn Archaea Eukarya Nhân có màng Vắng mặt Không có mặt Các bào quan có màng bao bọc Ít Có mặt Nhiều Peptidoglycan trong thành tế bào Có mặt Không có Lipid màng liên kết với este Liên kết với Ether Liên kết với este Không phân nhánh Ribosome không phân nhánh9 70S 70S 80S Initiator tRNA Formylmethionine Methionine Methionine Operon Có Có Plasmid hiếm Có Có Hiếm Số lượng RNA polymeraseb Một Một Ba Ribosome nhạy cảm với chloramphenicol và streptomycin Có Không Không Ribosome nhạy cảm với độc tố bạch hầu Không Có Có Ribosome a70S nhỏ hơn ribosome 80S. b Cấu trúc của RNA polymerase của vi khuẩn cổ tương tự như cấu trúc của polymerase ở sinh vật nhân chuẩn. các enzyme cần thiết để phiên mã và chuyển thông tin di truyền thành protein. Tế bào nhân sơ cũng chứa ít nhất một hệ thống tạo ra ATP mà nó cần. Các nghiên cứu di truyền chỉ ra rõ ràng rằng cả ba lĩnh vực của sự sống đều có một tổ tiên chung duy nhất. Trên phần lớn bộ gen của chúng, sinh vật nhân chuẩn có chung tổ tiên chung gần đây hơn với vi khuẩn cổ hơn là với vi khuẩn (xem Hình 26.1). Tuy nhiên, ty thể của sinh vật nhân chuẩn (cũng như lục lạp của sinh vật nhân chuẩn quang hợp, chẳng hạn như thực vật) có nguồn gốc thông qua quá trình nội cộng sinh với vi khuẩn (xem Phần 5.5). Một số nhà sinh học thích xem nguồn gốc của sinh vật nhân chuẩn là sự hợp nhất của hai đối tác bình đẳng (một tổ tiên có liên quan đến vi khuẩn cổ hiện đại và một tổ tiên khác có liên quan chặt chẽ hơn với vi khuẩn hiện đại). Những người khác xem sự khác biệt của sinh vật nhân chuẩn sớm với vi khuẩn cổ là một sự kiện tách biệt và sớm hơn so với các sinh vật nội cộng sinh sau này. Trong cả hai trường hợp, một số gen của sinh vật nhân chuẩn có liên quan chặt chẽ nhất với gen của vi khuẩn cổ, trong khi những gen khác có liên quan chặt chẽ nhất với gen của vi khuẩn. Do đó, cây sự sống chứa đựng một số sự hợp nhất của các dòng dõi cũng như sự phân kỳ nổi bật của các dòng dõi. Tổ tiên chung cuối cùng của ba miền có lẽ đã sống cách đây khoảng 3 tỷ năm. Nó có thể có DNA làm vật liệu di truyền, cũng như bộ máy phiên mã và dịch mã tạo ra RNA và protein tương ứng. Tổ tiên này gần như chắc chắn có nhiễm sắc thể hình tròn. Archaea, Vi khuẩn và Eukarya đều là sản phẩm của hàng tỷ năm đột biến, chọn lọc tự nhiên và trôi dạt di truyền, và chúng đều thích nghi tốt với môi trường ngày nay. Các hóa thạch prokaryote sớm nhất, có niên đại ít nhất 3,5 tỷ năm, cho thấy rằng có sự đa dạng đáng kể giữa các prokaryote ngay cả trong những ngày đầu tiên của cuộc sống. Kích thước nhỏ của sinh vật nhân sơ đã cản trở việc nghiên cứu của chúng ta về mối quan hệ tiến hóa của chúng. Cho đến khoảng 300 năm trước, chưa ai từng nhìn thấy một cá thể sinh vật nhân sơ; những sinh vật này vẫn vô hình đối với con người cho đến khi phát minh ra kính hiển vi đơn giản đầu tiên. Tuy nhiên, tế bào nhân sơ rất nhỏ nên ngay cả kính hiển vi ánh sáng tốt nhất cũng không tiết lộ nhiều về chúng.Cần có thiết bị hiển vi tiên tiến và kỹ thuật phân tử hiện đại để mở ra thế giới vi sinh vật. (Các sinh vật cực nhỏ - cả sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn - thường được gọi chung là "vi khuẩn".) Trước khi việc giải trình tự DNA trở nên thực tế, các nhà phân loại học đã phân loại sinh vật nhân sơ dựa trên các đặc điểm kiểu hình có thể quan sát được như hình dạng, màu sắc, khả năng vận động, nhu cầu dinh dưỡng và nhạy cảm với kháng sinh. Một trong những đặc điểm được sử dụng rộng rãi nhất để phân loại sinh vật nhân sơ là cấu trúc thành tế bào của chúng. Thành tế bào của hầu hết các vi khuẩn đều chứa peptidoglycan, một loại polymer liên kết ngang của các loại đường amin tạo ra cấu trúc chắc chắn, bảo vệ, giống như lưới xung quanh tế bào. Peptidoglycan là chất chỉ có ở vi khuẩn; sự vắng mặt của nó trong thành tế bào của vi khuẩn cổ là điểm khác biệt chính giữa hai miền sinh vật nhân sơ. Peptidoglycan cũng là một mục tiêu tuyệt vời để chống lại vi khuẩn gây bệnh (gây bệnh) vì nó không có đối tác trong tế bào nhân chuẩn. Thuốc kháng sinh như penicillin và ampicillin, cũng như các tác nhân khác can thiệp đặc biệt vào quá trình tổng hợp thành tế bào chứa peptidoglycan, có xu hướng ít ảnh hưởng đến tế bào của con người và các sinh vật nhân chuẩn khác. Nhuộm Gram là một kỹ thuật có thể được sử dụng để phân tách hầu hết các loại vi khuẩn thành hai nhóm riêng biệt. Một vết tế bào vi khuẩn trên một phiến kính hiển vi được ngâm trong thuốc nhuộm màu tím và xử lý bằng iốt; sau đó nó được rửa bằng cồn và nhuộm lại bằng thuốc nhuộm màu đỏ gọi là safranin. Vi khuẩn gram dương giữ lại thuốc nhuộm màu tím và có màu từ xanh đến tím (HìnhMột vết tế bào vi khuẩn trên một phiến kính hiển vi được ngâm trong thuốc nhuộm màu tím và xử lý bằng iốt; sau đó nó được rửa bằng cồn và nhuộm lại bằng thuốc nhuộm màu đỏ gọi là safranin. Vi khuẩn gram dương giữ lại thuốc nhuộm màu tím và có màu từ xanh đến tím (HìnhMột vết tế bào vi khuẩn trên một phiến kính hiển vi được ngâm trong thuốc nhuộm màu tím và xử lý bằng iốt; sau đó nó được rửa bằng cồn và nhuộm lại bằng

thuốc nhuộm màu đỏ gọi là safranin. Vi khuẩn gram dương giữ lại thuốc nhuộm màu tím và có màu từ xanh đến tím (Hình

528 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút (A) Vi khuẩn gram dương có thành tế bào dày đặc đồng đều bao gồm chủ yếu là peptidoglycan. Lớp peptidoglycan là một mạng lưới có thể phục vụ một số mục đích tương tự như không gian ngoại chất của vỏ tế bào gram âm. Bên trong tế bào (B) Vi khuẩn gram âm có lớp peptidoglycan rất mỏng và màng ngoài, cùng nhau tạo nên vỏ tế bào. W Màng ngoài của vỏ tế bào Không gian ngoại chất Lớp Peptidoglycan Không gian ngoại chất 5 giờ chiều Chuyển sang Hoạt động 26.1 Vết bẩn gram và vòng đời của vi khuẩn 0e.com/ac26. 1 Màng sinh chất Bên ngoài tế bào Bên trong tế bào 26.2 Vết Gram và Thành tế bào Vi khuẩn Khi được xử lý bằng thuốc thử nhuộm Gram, thành tế bào của vi khuẩn phản ứng theo một trong hai cách. (A) Vi khuẩn gram dương có thành tế bào peptidoglycan dày giữ lại thuốc nhuộm màu tím và có màu xanh đậm hoặc tím. (B) Vi khuẩn gram âm có một lớp peptidoglycan mỏng không giữ được thuốc nhuộm màu tím nhưng bắt màu tương phản và xuất hiện màu hồng đến đỏ. ^ Hình dạng vỏ tế bào là một đặc điểm kiểu hình khác hữu ích cho việc xác định cơ bản vi khuẩn. Ba hình dạng phổ biến nhất là hình cầu, hình que và dạng xoắn ốc (Hình 26.3). Nhiều tên vi khuẩn được đặt theo những hình dạng này. Một loại vi khuẩn hình cầu được gọi là coccus (số nhiều cocci). Cầu khuẩn có thể sống đơn lẻ hoặc có thể liên kết thành các mảng hai hoặc ba chiều như chuỗi, tấm, khối hoặc cụm tế bào. Một loại vi khuẩn hình que được gọi là trực khuẩn (trực khuẩn số nhiều). Một loại vi khuẩn xoắn ốc (có hình dạng giống như cái mở nút chai) được gọi là xoắn khuẩn (spirilla số nhiều). Trực khuẩn và tảo xoắn có thể đơn lẻ, tạo thành chuỗi hoặc tập hợp thành cụm đều đặn. Trong số các hình dạng vi khuẩn khác có sợi dài và sợi phân nhánh. Người ta biết ít hơn về hình dạng của vi khuẩn cổ vì nhiều sinh vật trong số này chưa từng được nhìn thấy. Nhiều vi khuẩn cổ chỉ được biết đến từ các mẫu DNA từ môi trường. Tuy nhiên, các loài có hình thái đã được biết đến bao gồm cầu khuẩn, trực khuẩn và thậm chí cả các loài hình tam giác và hình vuông; phần cuối cùng mọc trên bề mặt, được sắp xếp như những tờ tem bưu chính. Trình tự nucleotide của sinh vật nhân sơ tiết lộ mối quan hệ tiến hóa của chúng. Phân tích trình tự nucleotide của gen RNA ribosome (rRNA) đã cung cấp bằng chứng toàn diện đầu tiên về mối quan hệ tiến hóa giữa sinh vật nhân sơ. Việc so sánh các gen rRNA từ rất nhiều sinh vật đã tiết lộ các mối quan hệ phát sinh gen có thể xảy ra trong suốt cây sự sống. Các cơ sở dữ liệu như GenBank chứa các trình tự gen rRNA từ hàng trăm nghìn loài - nhiều hơn bất kỳ loại trình tự gen nào khác. Vì nhiều lý do, rRNA đặc biệt hữu ích cho các nghiên cứu phát sinh chủng loại của các sinh vật sống: 26. 2A). Rượu rửa sạch vết tím khỏi vi khuẩn gram âm, sau đó chúng bám vào vết safranin và xuất hiện màu hồng đến đỏ (Hình 26. 2B). Đối với hầu hết vi khuẩn,tác động của vết Gram được xác định bởi cấu trúc hóa học của thành tế bào: rRNA hiện diện trong tổ tiên chung của mọi dạng sống và do đó có tính chất cổ xưa về mặt tiến hóa. Không có sinh vật sống tự do (tức là không ký sinh) nào thiếu rRNA, vì vậy các gen rRNA có thể được so sánh trên cây sự sống. â € ¢ Thành tế bào gram âm thường có một lớp peptidoglycan mỏng, được bao quanh bởi một lớp màng ngoài thứ hai, có thành phần hóa học khá khác biệt với màng sinh chất. Thành tế bào và màng ngoài cùng được gọi là vỏ tế bào. Giữa màng sinh chất và màng ngoài là một khoang ngoại chất. Không gian này chứa các protein quan trọng trong việc tiêu hóa một số vật liệu, vận chuyển những vật liệu khác và phát hiện độ dốc hóa học trong môi trường. â€¢ Thành tế bào Gram dương thường có lượng peptidoglycan nhiều gấp 5 lần so với thành tế bào Gram âm. Lớp â€¢rRNA dày của nó đóng một vai trò quan trọng trong quá trình dịch mã ở tất cả các sinh vật, do đó việc chuyển gen rRNA giữa các loài có quan hệ họ hàng xa là khó xảy ra. “rRNA đã tiến hóa đủ chậm để trình tự gen từ các loài thậm chí có quan hệ họ hàng xa có thể được sắp xếp và phân tích. Mặc dù các nghiên cứu về gen rRNA tiết lộ nhiều điều về mối quan hệ tiến hóa của sinh vật nhân sơ, nhưng chúng không phải lúc nào cũng tiết lộ toàn bộ lịch sử tiến hóa của những sinh vật này. Ở một số nhóm sinh vật nhân sơ, việc phân tích nhiều trình tự gen

26.1 i _ i 0,50 |jm 26.3 Hình dạng tế bào vi khuẩn Ảnh vi mô tổng hợp, màu này cho thấy ba hình dạng vi khuẩn phổ biến nhất. Tế bào hình cầu được gọi là cầu khuẩn; những hình ảnh này là một loài Enterococcus từ ruột động vật có vú. Tế bào hình que được gọi là trực khuẩn; những Escherichia coli này cũng cư trú trong ruột. Tảo xoắn hình xoắn ốc là Leptospira interrogans, một mầm bệnh ở người. đã đề xuất một số mô hình phát sinh gen khác nhau. Làm thế nào những khác biệt như vậy giữa các trình tự gen lại có thể phát sinh trong

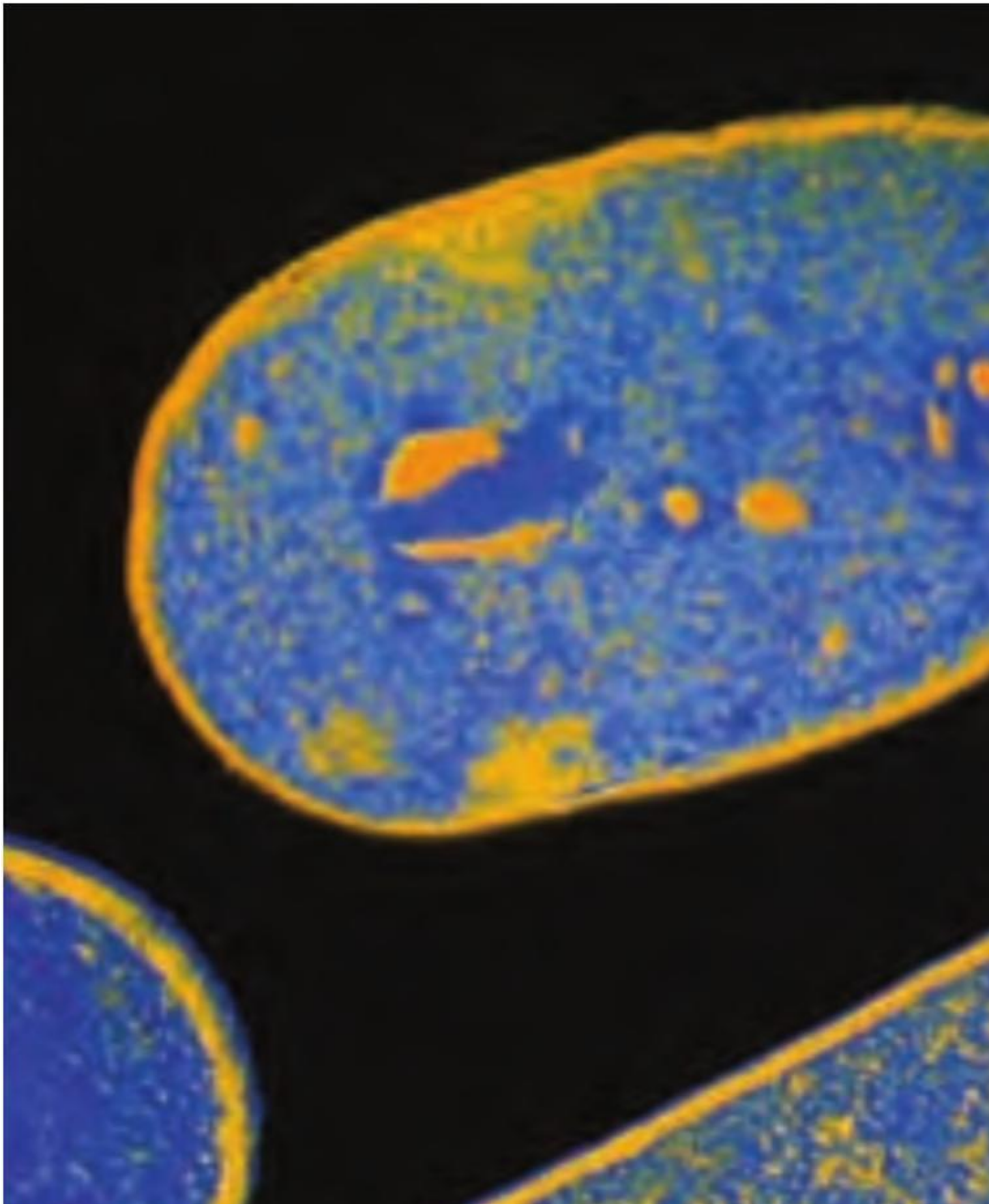
cùng một sinh vật? Các nghiên cứu về toàn bộ bộ gen của sinh vật nhân sơ đã tiết lộ rằng ngay cả những sinh vật nhân sơ có quan hệ họ hàng xa đôi khi cũng trao đổi vật liệu di truyền. Chuyển gen ngang có thể dẫn đến các cây gen trái ngược nhau Như đã lưu ý trước đó, sinh vật nhân sơ sinh sản bằng cách phân hạch nhị phân. Nếu chúng ta có thể theo dõi những sự phân chia này ngược lại thời gian tiến hóa, chúng ta sẽ truy tìm được toàn bộ cây sự sống của vi khuẩn và vi khuẩn cổ. Cây cơ bản của các mối quan hệ tiến hóa này. Prokaryote phù hợp ở đâu với Cây Sự sống? 529 (được trình bày dưới dạng viết tắt ở Phụ lục A) được gọi là cây sinh vật (hoặc loài). Vì phân hạch nhị phân là một quá trình vô tính sao chép toàn bộ bộ gen, nên chúng ta mong đợi các cây phát sinh chủng loại được xây dựng từ hầu hết các trình tự gen (xem Chương 22) sẽ phản ánh những mối quan hệ tương tự này. Tuy nhiên, có những quá trình khác - bao gồm biến đổi, liên hợp và tải nạp - cho phép trao đổi thông tin di truyền giữa một số sinh vật nhân sơ mà không cần sinh sản. Do đó, sinh vật nhân sơ có thể trao đổi và tái kết hợp DNA của chúng với DNA của các cá thể khác (đây là giới tính theo nghĩa di truyền của từ này), nhưng sự trao đổi di truyền này không liên quan trực tiếp đến sinh sản, như ở hầu hết các sinh vật nhân chuẩn. Từ giai đoạn đầu của quá trình tiến hóa cho đến ngày nay, một số gen đã di chuyển "ngang". từ loài prokaryote này sang loài prokaryote khác, một hiện tượng được gọi là chuyển gen bên. Việc chuyển gen ngang đã được ghi nhận rõ ràng ở các loài có quan hệ gần gũi, và một số đã được ghi nhận ngay cả trong các lĩnh vực của đời sống. Ví dụ, hãy xem xét bộ gen của Thermotoga maritima, một loại vi khuẩn có thể tồn tại ở nhiệt độ cực cao. Bằng cách so sánh 1.869 trình tự gen của T. maritima với các trình tự mã hóa cùng loại protein ở các loài khác, các nhà nghiên cứu phát hiện ra rằng một số gen của vi khuẩn này có mối quan hệ gần gũi nhất không phải với gen của các loài vi khuẩn khác mà với gen của các loài vi khuẩn khác. vi khuẩn cổ sống trong môi trường khắc nghiệt tương tự. Khi các gen liên quan đến các sự kiện chuyển giao bên được sắp xếp và phân tích, cây gen thu được sẽ không khớp với cây sinh vật ở mọi khía cạnh (Hình 26.4). Cây gen sẽ khác nhau vì lịch sử của các sự kiện chuyển giao bên có thể khác nhau đối với các gen khác nhau. Các nhà sinh học có thể tái tạo lại kiểu phát sinh chủng loại cơ bản của sinh vật bằng cách so sánh nhiều gen để tạo ra một cây thống nhất,hoặc bằng cách chỉ tập trung vào các gen không có khả năng tham gia vào quá trình chuyển gen bên (A) Cây sinh vật (B) Cây x gen (C) Cây đồng thuận (A) Kiểu phát sinh loài của bốn loài prokaryote giả định, hai trong số đó đã tham gia vào sự chuyển gen ngang của gen x. (B) Một cây chỉ dựa trên gen x cho thấy kiểu phát sinh chủng loại của gen được chuyển ngang, chứ không phải là kiểu phát sinh chủng loại của sinh vật. (C) Một cây đồng thuận dựa trên nhiều gen có nhiều khả năng phản ánh phát sinh chủng loại thực sự của sinh vật, đặc biệt nếu những gen đó đến từ lõi ổn định của các gen liên quan đến các quá trình cơ bản.



530 CHƯƠNG 26 Các sự kiện về Vi khuẩn, Vi khuẩn cổ và Virus. Ví dụ, các gen tham gia vào các quá trình cơ bản của tế bào (chẳng hạn như các gen rRNA đã thảo luận ở trên) khó có thể được thay thế bằng các gen tương tự từ các loài khác vì các bản sao chức năng, thích nghi cục bộ của các gen này đã hiện diện. Những loại gen nào có nhiều khả năng tham gia vào quá trình chuyển gen bên? Các gen dẫn đến sự thích nghi mới mang lại khả năng thích ứng cao hơn cho loài nhận có nhiều khả năng được giữ lại nhất. Ví dụ, các gen tạo ra khả năng kháng kháng sinh thường được truyền giữa các loài vi khuẩn trên các plasmid, đặc biệt dưới áp lực chọn lọc mạnh mẽ như áp lực của các loại thuốc kháng sinh hiện đại. Việc sử dụng kháng sinh không đúng cách hoặc quá thường xuyên có thể chọn lọc các chủng vi khuẩn gây bệnh kháng thuốc và khó điều trị hơn nhiều. Hiện tượng này giải thích tại sao các bác sĩ có hiểu biết lại trở nên cẩn thận hơn trong việc kê đơn thuốc kháng sinh. Người ta còn tranh cãi liệu việc chuyển gen bên có làm phức tạp nghiêm trọng những nỗ

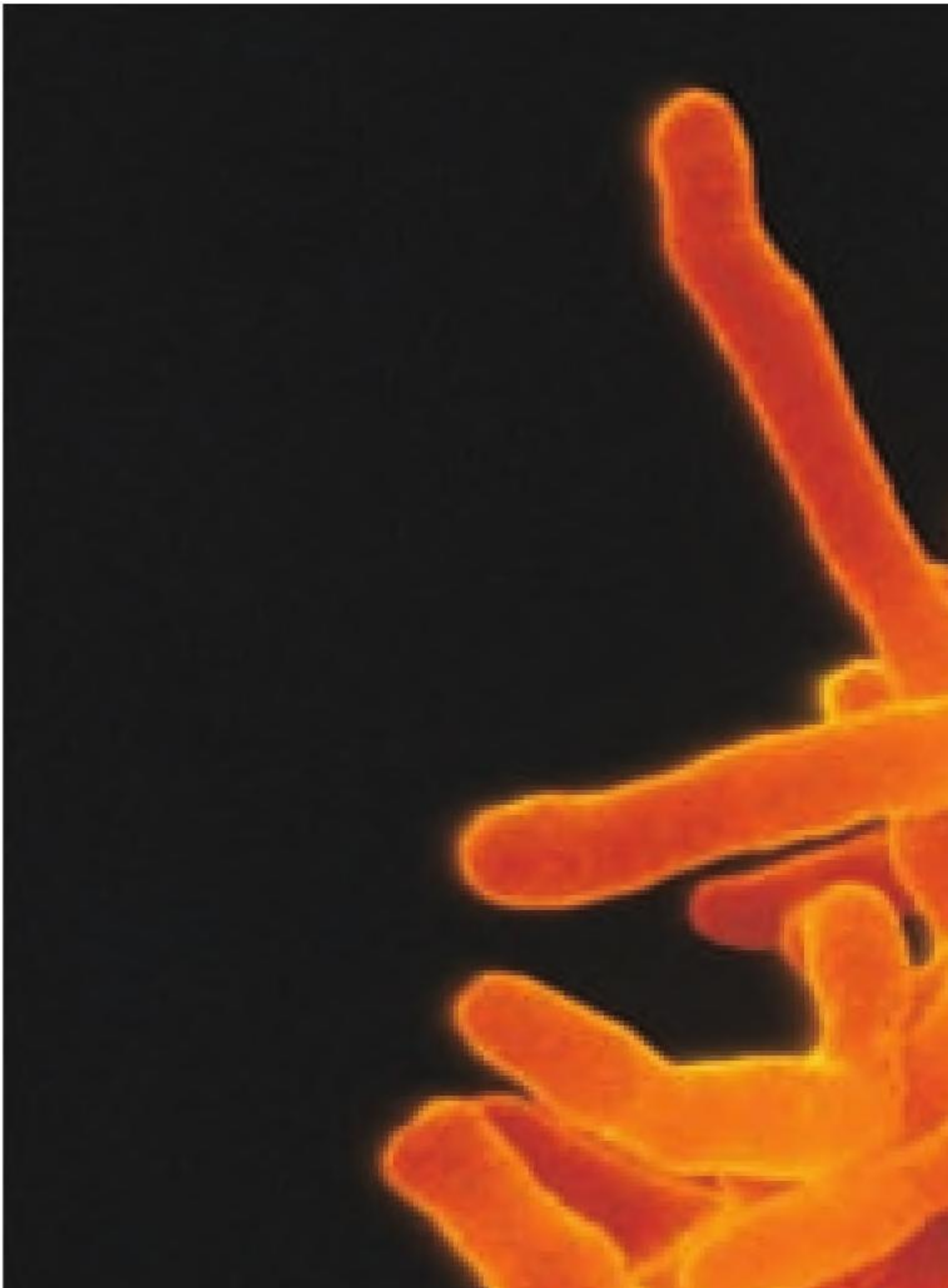
lực của chúng ta nhằm giải quyết cây sự sống của sinh vật nhân sơ hay không. Công việc gần đây cho thấy điều đó là không; mặc dù việc chuyển gen bên làm phức tạp các nghiên cứu ở một số loài riêng lẻ (và làm cho ranh giới của "loài" vi khuẩn khó xác định), nhưng nó không nhất thiết phải gây ra vấn đề ở cấp độ phân loại cao hơn. Hiện nay có thể thực hiện so sánh trình tự nucleotide của toàn bộ bộ gen và những nghiên cứu này đang tiết lộ lõi ổn định của các gen cơ bản mà kiểu phát sinh gen của chúng không bị phức tạp khi chuyển gen bên. Cây gen dựa trên lõi ổn định này tiết lộ chính xác hơn về kiểu gen của sinh vật. Vấn đề còn lại là chỉ có một phần rất nhỏ thế giới nhân sơ được mô tả và nghiên cứu. Phần lớn các loài prokaryote chưa bao giờ được nghiên cứu. Hầu hết các prokaryote đã thách thức mọi nỗ lực nuôi cấy chúng trong môi trường nuôi cấy thuần túy, khiến các nhà sinh vật học tự hỏi chúng ta có thể thiếu bao nhiêu loài, và thậm chí có thể cả nhóm lớn các loài. Cánh cửa giải quyết vấn đề này đã được mở ra với sự ra đời của một phương pháp mới để kiểm tra trình tự axit nucleic. Khi các nhà sinh học không thể làm việc với toàn bộ bộ gen của một loài sinh vật nhân sơ duy nhất, thay vào đó họ có thể kiểm tra từng gen riêng lẻ được thu thập từ một mẫu ngẫu nhiên của môi trường. Kỹ thuật này được gọi là bộ gen môi trường. Các nhà sinh học hiện nay thường xuyên cô lập các chuỗi gen, hoặc thậm chí toàn bộ bộ gen, từ các mẫu môi trường như đất và nước biển. So sánh các trình tự như vậy với các trình tự đã biết trước đó đã tiết lộ rằng một số lượng lớn các trình tự đại diện cho các loài mới, chưa được công nhận trước đây. Các nhà sinh học chỉ mô tả khoảng 10.000 loài vi khuẩn và chỉ vài trăm loài vi khuẩn cổ (xem Hình 1.7). Kết quả của một số nghiên cứu về gen môi trường cho thấy rằng có thể có hàng triệu - có lẽ là hàng trăm triệu - loài prokaryote. Các nhà sinh học khác đưa ra ước tính thấp hơn nhiều,lập luận rằng khả năng phân tán cao của nhiều loài vi khuẩn làm giảm đáng kể tính đặc hữu (tức là số lượng loài bị giới hạn trong một khu vực địa lý nhỏ). Tuy nhiên, chỉ có độ lớn của những ước tính này là khác nhau; tất cả các bên đều đồng ý rằng chúng ta mới bắt đầu khám phá sự đa dạng của vi khuẩn và vi khuẩn trên Trái đất. RECAP Vi khuẩn và Archaea là các lĩnh vực sinh vật nhân sơ riêng biệt của cây sự sống. Kích thước nhỏ của sinh vật nhân sơ, kết hợp với khả năng chuyển gen bên của chúng, đã cản trở khả năng hiểu được mối quan hệ tiến hóa của chúng ta. Các nghiên cứu về bộ gen môi trường đã gợi ý sự đa dạng của sinh vật nhân sơ cao hơn nhiều so với các nghiên cứu trước đây đã tiết lộ. â€¢ Những phát hiện nào đã dẫn tới việc xác lập Vi khuẩn và Vi khuẩn cổ như những lĩnh vực riêng biệt? Xem trang 526-527 và Bảng 26.1 – Các nhà sinh học đã phân loại vi khuẩn như thế nào trước khi có thể xác định trình tự nucleotide của chúng? Xem trang 527-528 và Hình 26.2 và 26.3 â€¢ Tại sao trình tự nucleotide của gen rRNA đặc biệt hữu ích cho các nghiên cứu phát sinh chủng loại ở sinh vật nhân sơ? Xem trang. 528 â€¢ Việc chuyển gen ngang làm phức tạp các nghiên cứu phát sinh chủng loại ở sinh vật nhân sơ như thế nào? Xem trang 528-529 và Hình 26.4 Bất chấp những thách thức trong việc tái tạo lại phát sinh loài của sinh vật nhân sơ, các nhà phân loại học đang bắt đầu thiết lập hệ thống phân loại tiến hóa cho những sinh vật này. Với sự hiểu biết rằng thông tin mới sẽ cần phải sửa đổi định kỳ các phân loại này, tiếp theo chúng tôi áp dụng một hệ thống hiện tại để thảo luận về sự đa dạng của prokaryote. Tại sao Prokaryote rất đa dạng và phong phú? Các sinh vật nhân sơ đã ở một mình trên Trái đất trong một thời gian rất dài, thích nghi với môi trường mới và luôn thay đổi. Chúng vẫn ở bên chúng ta với số lượng khổng lồ và sự đa dạng đáng kinh ngạc, và chúng được tìm thấy ở khắp mọi nơi. Nếu thành công được đo bằng số lượng cá thể thì sinh vật nhân sơ là sinh vật thành công nhất trên Trái đất. Người ta ước tính số lượng vi khuẩn và vi khuẩn cổ trong các đại dương lên tới hơn 3 x 1028 - có lẽ gấp 100 triệu lần số lượng sao trong vũ trụ nhìn thấy được. Càng gần nhà hơn, số lượng vi khuẩn sống trong đường ruột của bạn đông hơn tất cả những con người đã từng sống. Với kiến thức vẫn còn rời rạc của chúng ta về sự đa dạng của sinh vật nhân sơ, không có gì đáng ngạc nhiên khi có một số giả thuyết khác nhau về mối quan hệ của các nhóm sinh vật nhân sơ chính. Trong cuốn sách này, chúng tôi sử dụng một hệ thống phân loại được chấp nhận rộng rãi với sự hỗ trợ đáng kể từ dữ liệu trình tự nucleotide. Trong phần này chúng ta sẽ thảo luận về tám nhóm vi khuẩn có hỗ trợ phát sinh chủng loại rộng nhất và nhận được nhiều nghiên cứu nhất (xem Hình 26.1). Sau đó chúng ta sẽ mô tả vi khuẩn cổ, loài có tính đa dạng thậm chí còn ít được nghiên cứu kỹ hơn so với vi khuẩn. Gram dương có GC thấp bao gồm một số sinh vật tế bào nhỏ nhất. Gram dương có GC thấp, còn được gọi là Firmicutes, lấy phần đầu tên của chúng từ tỷ lệ tương đối thấp giữa các cặp bazơ nucleotide G-C và A-T trong DNA của chúng.Phần thứ hai trong tên của chúng kém chính xác hơn: một số vi khuẩn Gram dương có GC thấp

26.2 Tại sao Prokaryote lại đa dạng và phong phú như vậy? 531 26.5 Cấu trúc chờ đợi thời điểm xấu Trong điều kiện khắc nghiệt, một số vi khuẩn Gram dương có GC thấp có thể sao chép DNA của chúng và bọc nó trong nội bào tử. Tế bào mẹ sau đó bị phá vỡ và nội bào tử tồn tại ở trạng thái không hoạt động cho đến khi điều kiện được cải thiện. trên thực tế là gram âm và một số không có thành tế bào. Bất chấp những khác biệt này, các phân tích phát sinh chủng loại của trình tự DNA ủng hộ tính đơn ngành của nhóm vi khuẩn này. Một nhóm Gram dương có GC thấp có thể tạo ra các cấu trúc nghỉ gọi là nội bào tử (Hình 26.5). Khi một chất dinh dưỡng quan trọng như nitơ hoặc carbon trở nên khan hiếm, vi khuẩn sẽ sao chép DNA của nó và đóng gói một bản sao, cùng với một số tế bào chất của nó, trong một thành tế bào cứng được dày đặc bằng peptidoglycan và được bao quanh bởi một lớp bào tử. Tế bào cha mẹ sau đó bị phá vỡ, giải phóng nội bào tử. Sản xuất nội bào tử không phải là một quá trình sinh sản; nội bào tử chỉ thay thế tế bào mẹ. Tuy nhiên, nội bào tử có thể tồn tại trong những điều kiện môi trường khắc nghiệt có thể giết chết tế bào mẹ, chẳng hạn như nhiệt độ cao hay thấp hoặc hạn hán, vì nó ở trạng thái không hoạt động - hoạt động trao đổi chất bình thường của nó bị đình chỉ. Sau này, nếu gặp điều kiện thuận lợi, nội bào tử sẽ hoạt động trao đổi chất và phân chia, hình thành các tế bào mới là hậu duệ của tế bào mẹ. Các thành viên của nhóm Gram dương có hàm lượng GC thấp hình thành nội bào tử này bao gồm nhiều loài Clostridium và Bacillus. Một số nội bào tử của chúng có thể được kích hoạt lại sau hơn một nghìn năm ngủ đông. Thậm chí còn có những tuyên bố đáng tin cậy về việc tái kích hoạt nội bào tử Bacillus hàng triệu năm tuổi. Nội bào tử của Bacillus anthracis là nguyên nhân gây bệnh than. Bệnh than chủ yếu là bệnh của gia súc và cừu, nhưng nó có thể gây tử vong ở người. Khi nội bào tử cảm nhận được đại thực bào trong máu động vật có vú, chúng sẽ kích hoạt lại và giải phóng độc tố vào máu. Bacillus anthracis đã được sử dụng như một tác nhân khủng bố sinh học vì nó tương đối dễ dàng vận chuyển một lượng lớn nội bào tử của nó và giải phóng chúng trong quần thể người, nơi chúng có thể bị hít hoặc nuốt phải. Staphylococcus aureus ’T^jrn 26.6 Staphylococci "Cụm nho" là sự sắp xếp thông thường của các vi khuẩn cầu khuẩn Gram dương có chỉ số GC thấp này, thường là nguyên nhân gây nhiễm trùng da hoặc vết thương. Các vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC thấp thuộc chi Staphylococcus — tụ cầu khuẩn (Hình 26.6) — có rất nhiều trên bề mặt cơ thể con người; chúng là nguyên nhân gây ra mụn nhọt và nhiều vấn đề về da khác. Staphylococcus vàng là mầm bệnh được biết đến nhiều nhất ở người trong chi này; nó hiện diện ở 20 đến 40 phần trăm người lớn bình thường (và ở 50 đến 70 phần trăm người lớn nhập viện). Ngoài các bệnh ngoài da, S. tụ vàng còn có thể gây nhiễm trùng đường hô hấp, đường ruột và vết thương. Một nhóm thú vị khác gồm các vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC thấp, mycoplasma, không có thành tế bào, mặc dù một số có vật liệu cứng bên ngoài màng sinh chất.Mycoplasma là một trong những sinh vật tế bào nhỏ nhất được biết đến (Hình 26.7). Mycoplasma nhỏ nhất có đường kính khoảng 0,2 cm. Chúng cũng nhỏ theo một nghĩa quan trọng khác: chúng có lượng DNA ít hơn một nửa so với hầu hết các sinh vật nhân sơ khác. Nó đã được suy đoán là Mycoplasma sp. - 1 0 giờ 7 phút chiều 26 giờ 7 Tế bào nhỏ Với lượng DNA bằng khoảng 1/5 so với E. coli, mycoplasma là một trong những vi khuẩn nhỏ nhất được biết đến.

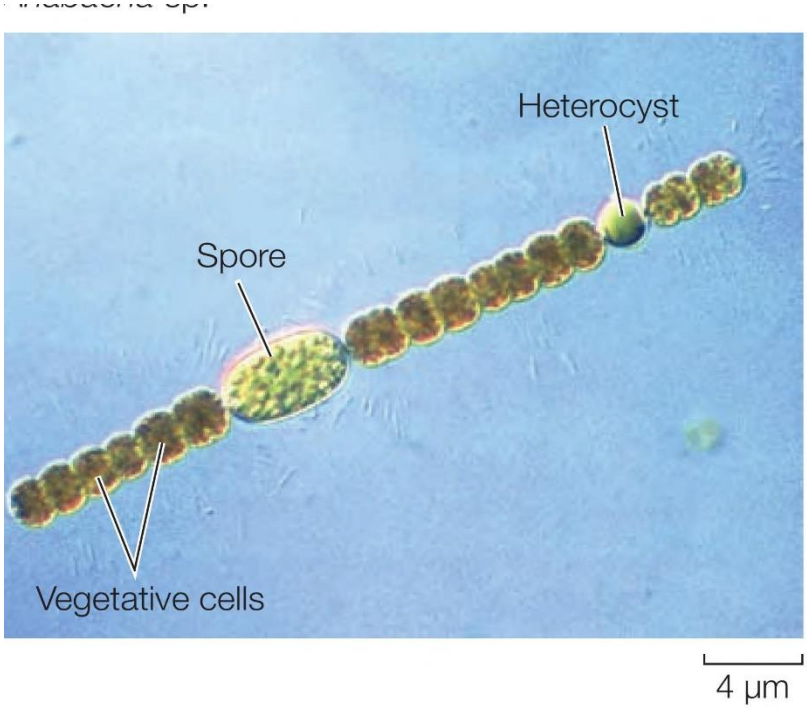


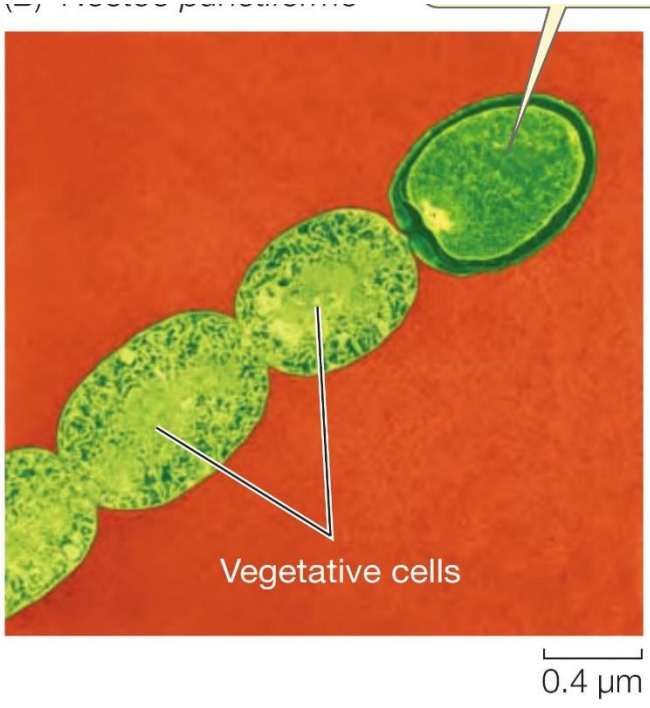
532 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và virus mà DNA trong mycoplasma, mã hóa cho ít hơn 500 protein, có thể gần bằng số lượng tối thiểu cần thiết để mã hóa các đặc tính thiết yếu của một tế bào sống (xem Hình 17.6). Một số vi khuẩn Gram dương có GC cao là nguồn kháng sinh có giá trị Các Gram dương có GC cao, còn được gọi là vi khuẩn Actinobacteria, có tỷ lệ các cặp base nucleotide G-C và A-T cao hơn so với các Gram dương có GC thấp. Những vi khuẩn này phát triển một hệ thống sợi phân nhánh phức tạp (Hình 26.8) giống với thói quen sinh trưởng dạng sợi của nấm, mặc dù ở quy mô nhỏ hơn. Một số vi khuẩn Gram dương có GC cao sinh sản bằng cách hình thành chuỗi bào tử ở đầu sợi. Ở những loài không hình thành bào tử, sự phát triển dạng sợi, phân nhánh ngừng lại và cấu trúc vỡ ra thành cầu khuẩn hoặc trực khuẩn điển hình, sau đó sinh sản bằng cách phân đôi. Các vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC cao bao gồm một số vi khuẩn quan trọng về mặt y tế. Mycobacteria lao gây ra bệnh lao, giết chết 3 triệu người mỗi năm. Dữ liệu di truyền cho thấy vi khuẩn này xuất hiện cách đây 3 triệu năm ở Đông Phi, khiến nó trở thành mầm bệnh vi khuẩn lâu đời nhất được biết đến ở người. Chi Streptomyces sản xuất streptomycin cũng như hàng trăm loại kháng sinh khác. Chúng tôi lấy được hầu hết các loại thuốc kháng sinh từ các thành viên của vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC cao. Vi khuẩn ưa nhiệt sống ở nhiệt độ rất cao Một số dòng vi khuẩn và vi khuẩn cổ là những vi khuẩn cực đoan: chúng phát triển mạnh trong những điều kiện khắc nghiệt có thể giết chết hầu hết các sinh vật khác. Ví dụ, vi khuẩn ưa nhiệt là những vi khuẩn ưa nhiệt (tiếng Hy Lạp có nghĩa là " ưa nhiệt"). Các chi như Aquifex sống gần miệng núi lửa và trong suối nước nóng, đôi khi \ \ i y i/q I / Jr ^ \ Điểm nhánh % Actinomyces sp. Lr 2 giờ chiều 26.8 Actinobacteria là những vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC cao Các sợi phân nhánh, rối rắm nhìn thấy trong ảnh hiển vi điện tử quét này là điển hình của nhóm vi khuẩn quan trọng về mặt y tế này. ở nhiệt độ gần nhiệt độ sôi của nước. Một số loài Aquifex chỉ cần hydro, oxy, carbon dioxide và muối khoáng để sống và phát triển. Các loài thuộc chi Thermotoga sống sâu dưới lòng đất trong các bể chứa dầu cũng như các môi trường có nhiệt độ cao khác. Các nhà sinh học đã đưa ra giả thuyết rằng nhiệt độ cao đặc trưng cho điều kiện tổ tiên của sự sống, vì hầu hết môi trường trên Trái đất sơ khai đều nóng hơn nhiều so với ngày nay. Việc tái tạo các gen vi khuẩn tổ tiên đã ủng hộ giả thuyết này bằng cách chỉ ra rằng các trình tự tổ tiên hoạt động tốt nhất ở nhiệt độ cao. Tuy nhiên, tính đơn ngành của vi khuẩn ưa nhiệt chưa được thiết lập rõ ràng. Hadobacteria sống trong môi trường khắc nghiệt. Hadobacteria, bao gồm các chi như Deinococcus và Thermus, là một nhóm vi khuẩn ưa nhiệt khác. Tên của nhóm bắt nguồn từ Hades, tên tiếng Hy Lạp cổ để chỉ thế giới ngầm. Deinococcus có khả năng chống bức xạ và có thể tiêu thụ chất thải hạt nhân và các vật liệu độc hại khác.Chúng cũng có thể sống sót ở nhiệt độ cực lạnh cũng như nóng. Một thành viên khác của nhóm này, Thermus Aquas, là nguồn cung cấp DNA polymerase ổn định nhiệt, rất quan trọng cho sự phát triển của phản ứng chuỗi polymerase. Thermus Aquas ban đầu được phân lập từ suối nước nóng, nhưng nó có thể được tìm thấy ở bất cứ nơi nào có nước nóng (bao gồm nhiều máy nước nóng dân dụng). Vi khuẩn lam là chất quang hợp đầu tiên Vi khuẩn lam, đôi khi được gọi là vi khuẩn xanh lục vì sắc tố của chúng, là chất quang hợp. Chúng sử dụng diệp lục a để quang hợp và giải phóng khí oxy (02); nhiều loài còn có khả năng cố định đạm. Việc tạo ra oxy bởi những vi khuẩn này đã biến đổi bầu khí quyển của Trái đất sơ khai (xem Phần 25.2). Vi khuẩn lam thực hiện cùng một kiểu quang hợp đặc trưng của quang hợp ở sinh vật nhân chuẩn. Chúng chứa các hệ thống màng bên trong phức tạp và có tổ chức cao được gọi là các tấm quang hợp. Như đã đề cập ở Phần 26.1, chất diệp lục của sinh vật nhân chuẩn quang hợp có nguồn gốc từ vi khuẩn lam nội cộng sinh. Vi khuẩn lam có thể sống tự do dưới dạng tế bào đơn lẻ hoặc liên kết thành các khuẩn lạc đa bào. Tùy thuộc vào loài và điều kiện sinh trưởng, các khuẩn lạc này có thể từ dạng tấm phẳng dày một tế bào đến dạng sợi cho đến các tế bào hình cầu. Một số khuẩn lạc dạng sợi của vi khuẩn lam biệt hóa thành ba loại tế bào chuyên biệt: tế bào sinh dưỡng, bào tử và thể dị thể (Hình 26.9). Tế bào sinh dưỡng quang hợp, bào tử là giai đoạn nghỉ ngơi có thể tồn tại trong điều kiện môi trường khắc nghiệt và cuối cùng phát triển thành các sợi mới, và các bào tử dị thể là các tế bào chuyên biệt để cố định đạm. Tất cả các vi khuẩn lam đã biết có dị bào đều có khả năng cố định nitơ. Các dị thể cũng có vai trò trong sinh sản: khi các sợi tách ra để sinh sản, các dị thể có thể đóng vai trò là điểm phá vỡ. I3JdÂ£I3 Đi tới Media Clip 26.1 Vi khuẩn lam Lifel 0e.com/mc26. 1chất lục lạp của sinh vật nhân chuẩn quang hợp có nguồn gốc từ vi khuẩn lam nội cộng sinh. Vi khuẩn lam có thể sống tự do dưới dạng tế bào đơn lẻ hoặc liên kết thành các khuẩn lạc đa bào. Tùy thuộc vào loài và điều kiện sinh trưởng, các khuẩn lạc này có thể từ dạng tấm phẳng dày một tế bào đến dạng sợi cho đến các tế bào hình cầu. Một số khuẩn lạc dạng sợi của vi khuẩn lam biệt hóa thành ba loại tế bào chuyên

biệt: tế bào sinh dưỡng, bào tử và thể dị thể (Hình 26.9). Tế bào sinh dưỡng quang hợp, bào tử là giai đoạn nghỉ ngơi có thể tồn tại trong điều kiện môi trường khắc nghiệt và cuối cùng phát triển thành các sợi mới, và các bào tử dị thể là các tế bào chuyên biệt để cố định đạm. Tất cả các vi khuẩn lam đã biết có dị bào đều có khả năng cố định nitơ. Các dị thể cũng có vai trò trong sinh sản: khi các sợi tách ra để sinh sản, các dị thể có thể đóng vai trò là điểm phá vỡ. I3JdÂ£I3 Đi tới Media Clip 26.1 Vi khuẩn lam Lifel 0e.com/mc26. 1chất lục lạp của sinh vật nhân chuẩn quang hợp có nguồn gốc từ vi khuẩn lam nội cộng sinh. Vi khuẩn lam có thể sống tự do dưới dạng tế bào đơn lẻ hoặc liên kết thành các khuẩn lạc đa bào. Tùy thuộc vào loài và điều kiện sinh trưởng, các khuẩn lạc này có thể từ dạng tấm phẳng dày một tế bào đến dạng sợi cho đến các tế bào hình cầu. Một số khuẩn lạc dạng sợi của vi khuẩn lam biệt hóa thành ba loại tế bào chuyên biệt: tế bào sinh dưỡng, bào tử và thể dị thể (Hình 26.9). Tế bào sinh dưỡng quang hợp, bào tử là giai đoạn nghỉ ngơi có thể tồn tại trong điều kiện môi trường khắc nghiệt và cuối cùng phát triển thành các sợi mới, và các bào tử dị thể là các tế bào chuyên biệt để cố định đạm. Tất cả các vi khuẩn lam đã biết có dị bào đều có khả năng cố định nitơ. Các dị thể cũng có vai trò trong sinh sản: khi các sợi tách ra để sinh sản, các dị thể có thể đóng vai trò là điểm phá vỡ. I3JdÂ£I3 Đi tới Media Clip 26.1 Vi khuẩn lam Lifel 0e.com/mc26. 1



26.2 Tại sao Prokaryote lại đa dạng và phong phú như vậy? 533 4 |jm 26.9 Vi khuẩn lam (A) Một số vi khuẩn lam hình thành khuẩn lạc dạng sợi chứa ba loại tế bào. (B) Các nang dị thể chuyên biệt cho việc cố định đạm và có thể đóng vai trò là điểm dừng khi các sợi sinh sản. (C) Cái ao này ở Phần Lan đã trải qua quá trình phú dưỡng: phốt pho và các chất dinh dưỡng khác do hoạt động của con người tạo ra đã tích tụ, nuôi dưỡng một thảm xanh bao la (thường được gọi là "cặn ao") được tạo thành từ một số loài vi khuẩn lam sống tự do . 0,4 giờ chiều Tế bào sinh dưỡng (A) Anabaena sp. Bào tử Một bức tường dày ngăn cách tế bào chất của dị thể cố định đạm với môi trường xung quanh. Spirochetes di chuyển bằng các sợi trục Spirochetes là vi khuẩn Gram âm, di động được đặc trưng bởi các cấu trúc độc đáo gọi là các sợi trục (Hình 26.1 0A), là những roi biến đổi chạy qua không gian chu chất. Thân tế bào là một hình trụ dài cuộn thành một vòng xoắn (Hình 26.1 OB). Các sợi trục bắt đầu ở hai đầu của tế bào và chồng lên nhau ở giữa. Các protein vận động kết nối các sợi trục với thành tế bào, tạo điều kiện cho vi khuẩn chuyển động giống như xoắn ốc. Nhiều loài xoắn khuẩn là ký sinh trùng của con người; một số ít là mầm bệnh, bao gồm cả những mầm bệnh gây bệnh giang mai và bệnh Lyme. Những người khác sống tự do trong bùn hoặc nước. Chlamydias là những ký sinh trùng cực kỳ nhỏ Chlamydias là một trong những vi khuẩn nhỏ nhất (đường kính 0,2-1,5 giờ chiều). Những cái nhỏ bé này. Cầu khuẩn gram âm chỉ có thể sống (B) 50 nm dưới dạng ký sinh trong tế bào của các sinh vật khác. Người ta từng tin rằng khả năng ký sinh bắt buộc của chúng là do chúng không có khả năng sản xuất ATP - rằng chlamydia là “ký sinh trùng năng lượng”. Tuy nhiên, trình tự bộ gen chỉ ra rằng chlamydia có khả năng di truyền để tạo ra ít nhất một số ATP. Chúng có thể tăng cường khả năng này bằng cách sử dụng một enzyme gọi là translocase, enzyme này cho phép chúng lấy ATP từ tế bào chất của vật chủ để đổi lấy ADP từ tế bào của chính chúng. Chlamydia là duy nhất trong số các sinh vật nhân sơ vì vòng đời phức tạp của chúng, bao gồm hai dạng tế bào khác nhau, thể cơ bản và thể lưới (Hình 26.1 1). Nhiều chủng chlamydia khác nhau gây nhiễm trùng mắt, các bệnh lây truyền qua đường tình dục và một số dạng viêm phổi ở người. Treponema pallidum 26.10 Spirochetes có được hình dạng từ các sợi trục (A) Một xoắn khuẩn từ ruột của một con mối, nhìn thấy trong mặt cắt ngang, cho thấy các sợi trục mà các prokaryote xoắn ốc này sử dụng để tạo ra chuyển động giống như cái mở nút chai. (B) Cái này tôi _ | loài xoắn khuẩn gây bệnh giang mai ở người với liều lượng 0,8 gm.



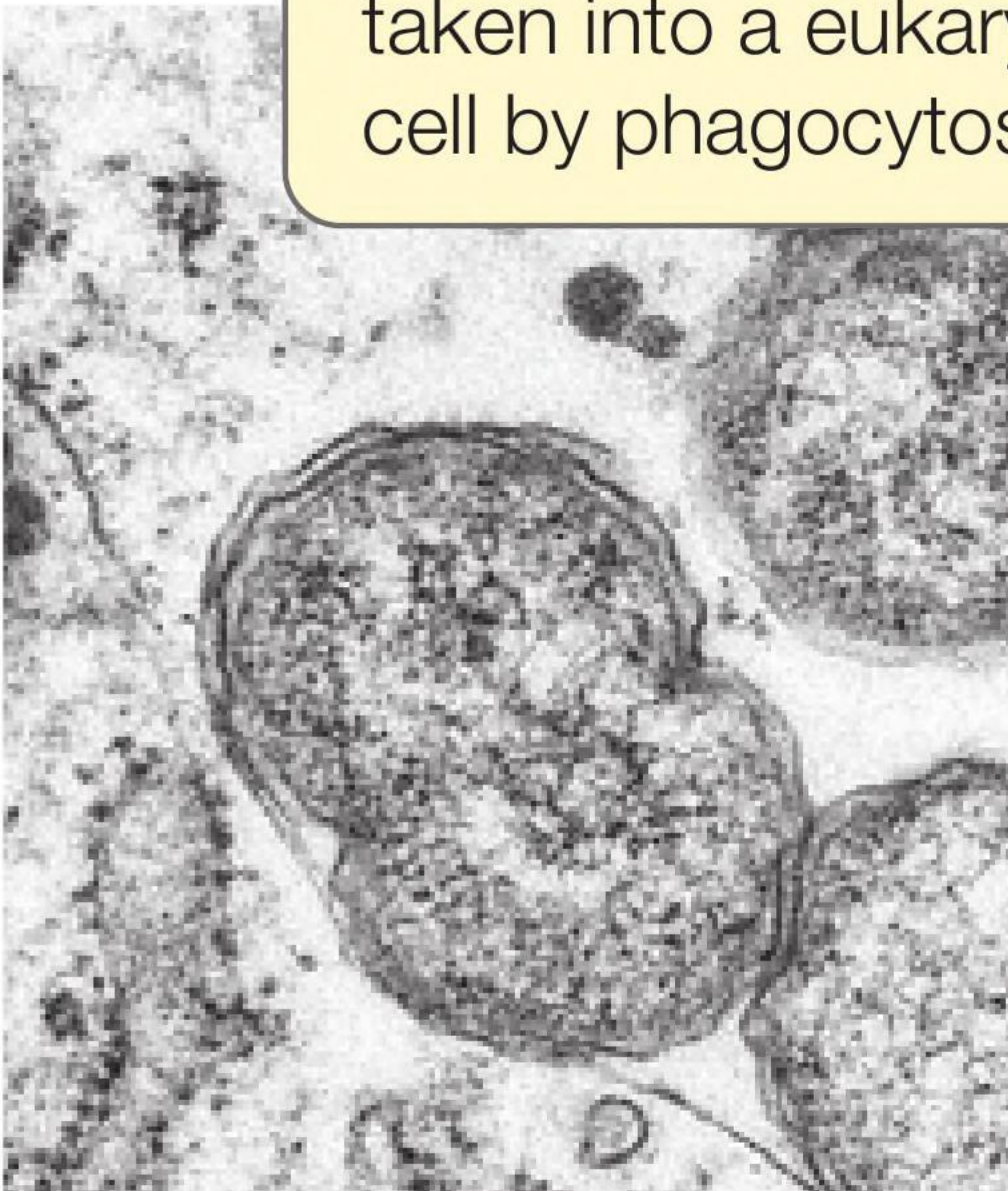


9 Cyanobacteria (A) Some cyanobacteria form filamentous colonies contain- three cell types. (B) Heterocysts are specialized for nitrogen fixation and may ve as a breaking point when filaments reproduce. (C) This pond in Finland has erienced eutrophication: phosphorus and other nutrients generated by human vity have accumulated, feeding an immense green mat (commonly referred to pond scum") that is made up of several species of free-living cyanobacteria.

534 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút Q Các cơ thể có lưới tái tổ chức thành các cơ thể cơ bản, được giải phóng khi tế bào chủ bị vỡ. v _ _ _ / 26.11 Chlamydias Thay đổi Hình thái Thể sơ cấp và thể lưới là hai dạng tế bào của vòng đời chlamydia. Vi khuẩn proteobacteria là một nhóm lớn và đa dạng. Cho đến nay, nhóm vi khuẩn lớn nhất xét về số lượng loài được mô tả là vi khuẩn proteobacteria. Các vi khuẩn proteobacteria bao gồm nhiều loài vi khuẩn quang tự dưỡng gram âm sử dụng các phản ứng điều khiển bằng ánh sáng để chuyển hóa lưu huỳnh, cũng như các vi khuẩn rất đa dạng không có kiểu hình giống với các loài quang tự dưỡng. Bằng chứng di truyền và hình thái học chỉ ra rằng ty thể của sinh vật nhân chuẩn có nguồn gốc từ một loại vi khuẩn protein thông qua quá trình nội cộng sinh. Trong số các vi khuẩn proteobacteria có một số chi cố định đạm như Rhizobium và các vi khuẩn khác góp phần vào chu trình nitơ và lưu huỳnh toàn cầu. Escherichia coli, một trong những sinh vật được nghiên cứu nhiều nhất trên Trái đất, là một loại vi khuẩn proteo. Nhiều mầm bệnh nổi tiếng nhất của con người cũng vậy, chẳng hạn như Yersinia pestis (nguyên nhân gây ra bệnh dịch hạch). Vibrio cholerae (bệnh tả) và Salmonella typhimurium (bệnh đường tiêu hóa; Hình 26.1 2). SlWH Đi tới Media Clip 26.2 Một đàn Salmonella Lifel 0e.com/mc26. 2 Vibrio phát quang sinh học mà chúng ta đã thảo luận ở phần mở đầu của chương này cũng là vi khuẩn proteobacteria. Có rất nhiều ứng dụng tiềm năng của các gen mã hóa protein phát quang sinh học ở vi khuẩn; những gen này đã được đưa vào bộ gen của các loài khác, với kết quả phát quang sinh học được sử dụng làm dấu hiệu biểu hiện gen. Các đề xuất tương lai về việc sử dụng phát quang sinh học ở các sinh vật biến đổi gen bao gồm cây trồng phát sáng khi chúng bị thiếu nước và cần được tưới; và những cây phát sáng có thể chiếu sáng đường cao tốc, thay thế đèn điện. Mặc dù hầu hết các bệnh thực vật là do nấm và vi rút gây ra, nhưng có khoảng 200 bệnh thực vật được biết đến là có nguồn gốc từ vi khuẩn. Khối u vương miện, với những khối u đặc trưng, là một trong những khối u nổi bật nhất (Hình 26.13). Tác nhân gây bệnh túi mật Salmonella typhimurium 26.12 Proteobacteria Bao gồm các mầm bệnh ở người Những tế bào liên hợp của Salmonella typhimurium đang trao

đổi vật liệu di truyền. Tác nhân gây bệnh này gây ra nhiều bệnh về đường tiêu hóa ở người. là Agrobacteria tumefaciens, một loại vi khuẩn proteo chứa plasmid thường được sử dụng trong nghiên cứu DNA tái tổ hợp như một phương tiện để đưa gen vào cây chủ mới. Trình tự gen cho phép các nhà sinh vật học phân biệt miền Archaea Việc xác định ban đầu Archaea là một miền tách biệt với Vi khuẩn và Eukarya dựa trên mối quan hệ phát sinh gen được xác định từ trình tự gen rRNA. Sự tách biệt này càng được ủng hộ khi các nhà sinh vật học giải trình tự bộ gen vi khuẩn cổ hoàn chỉnh đầu tiên, bao gồm 1.738 gen - hơn một nửa trong số đó không giống bất kỳ gen nào từng được tìm thấy ở hai miền còn lại. 26.13 Crown Gall Crown gall, một loại khối u được thấy ở đây phát triển trên thân cây sồi trắng, do vi khuẩn proteobacteria tumefaciens gây ra.

1 Elementary bodie
taken into a eukar
cell by phagocytos



26.2 Tại sao Prokaryote lại đa dạng và phong phú như vậy? 535 NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 26.14 Nhiệt độ cao nhất tương thích với sự sống là bao nhiêu? Bất kỳ sinh vật nào có thể phát triển mạnh ở nhiệt độ trên 120°C? Đây là nhiệt độ được sử dụng để khử trùng, được biết là có thể tiêu diệt tất cả các sinh vật được mô tả trước đó. Kazem Kashefi và Derek Lovley đã phân lập một prokaryote không xác định từ các mẫu nước lấy gần miệng phun thủy nhiệt và nhận thấy nó sống sót và thậm chí nhân lên ở nhiệt độ 121°C. Sinh vật này được mệnh danh là "Chủng 121" và kết quả giải trình tự gen của nó chỉ ra rằng nó là một loài vi khuẩn cổ.3 GIẢ ĐẠI Một số sinh vật nhân sơ có thể tồn tại ở nhiệt độ trên ngưỡng khử trùng 120°C. Phương pháp 1 . Đậy kín các mẫu prokaryote khử sắt, thoát nhiệt không xác định trong ống với môi trường chứa Fe3+ làm chất nhận điện tử. Ống nghiệm chứng chứa Fe3+ nhưng không có vi sinh vật. 2. Giữ cả hai ống trong máy tiệt trùng ở nhiệt độ 121°C trong 10 giờ. Nếu các sinh vật khử sắt hoạt động trao đổi chất, chúng sẽ khử Fe3+ thành Fe2+ (dưới dạng magnetit, có thể phát hiện được bằng nam châm). Kết quả Các chất rắn bị nam châm hút, cho thấy các sinh vật trong dung dịch này còn sống và tham gia vào các phản ứng sinh hóa khử sắt. Làm nóng đến 121°C sẽ khử trùng dung dịch đối chứng. 6.J KẾT LUẬN Archaea của "Chủng 121" có thể tồn tại ở nhiệt độ trên giới hạn khử trùng được xác định trước đó. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aKashefi, K. và D. R. Lovley. 2003. Science 301: 934. Archaea được biết đến là sống ở những môi trường sống khắc nghiệt như môi trường có độ mặn (hàm lượng muối) cao, nồng độ oxy thấp, nhiệt độ cao hoặc độ pH cao hoặc thấp (Hình 26.14). Tuy nhiên, nhiều vi khuẩn cổ không phải là loài ưa cực trị - ví dụ như chúng phổ biến trong đất. Có lẽ số lượng vi khuẩn cổ lớn nhất sống ở độ sâu đại dương. Một sơ đồ phân loại hiện nay chia Archaea thành hai nhóm chính là Crenarchaeota và Euryarchaeota. Người ta biết ít hơn về hai nhóm được phát hiện gần đây hơn là Korarchaeota và Nanoarchaeota. Trên thực tế, chúng ta biết tương đối ít về phát sinh chủng loài của vi khuẩn cổ, một phần vì nghiên cứu về các sinh vật nhân sơ này vẫn còn ở giai đoạn đầu. Hai đặc điểm chung của tất cả vi khuẩn cổ là không có peptidoglycan trong thành tế bào của chúng và sự hiện diện của lipid có thành phần đặc biệt trong màng tế bào của chúng (xem Bảng 26.1). Các lipid bất thường trong màng của vi khuẩn cổ được tìm thấy ở tất cả các vi khuẩn cổ và không có ở vi khuẩn hoặc sinh vật nhân chuẩn. Hầu hết lipid trong màng vi khuẩn và sinh vật nhân chuẩn đều chứa DỮ LIỆU LÀM VIỆC: Mối quan hệ giữa nhiệt độ và sự tăng trưởng trong một bài báo gốc về thời Archaean Kashefi, K. và D. R. Lovley. 2003. Mở rộng giới hạn nhiệt độ trên cho sự sống. Khoa học 301: 934. Phân tích dữ liệu sau khi chủng 121 được phân lập, sự phát triển của nó được kiểm tra ở nhiều nhiệt độ khác nhau. Bảng dưới đây cho thấy thời gian thế hệ (thời gian giữa các lần phân chia tế bào) ở 9 nhiệt độ.Nhiệt độ (Â°C) Thời gian thế hệ (giờ) 85 10 90 4 95 3 100 2,5 105 2 110 4 115 6 120 20 130 Không tăng trưởng, nhưng tế bào không bị chết CÂU HỎI 1 Lập biểu đồ từ những dữ liệu này hiển thị thời gian dưới dạng hàm của nhiệt độ . CÂU HỎI 2 Nhiệt độ nào có vẻ là gần nhất với mức tối ưu nhất cho sự phát triển của Chủng 121? CÂU HỎI 3 Lưu ý rằng không có sự tăng trưởng nào xảy ra ở 130°C, nhưng các tế bào không bị tiêu diệt. Làm thế nào bạn có thể chứng minh rằng những tế bào này vẫn còn sống? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA Axit béo chuỗi dài không phân nhánh được kết nối với các phân tử glycerol bằng liên kết este: O H ii i – Câ€” Oâ€” Câ€” H Ngược lại, một số lipid trong màng vi khuẩn cổ chứa hydrocarbon chuỗi dài được kết nối với các phân tử glycerol bằng liên kết ether: H Hi i i – Câ€” Oâ€” Câ€” I I H H Những liên kết ether này là sự đồng hình của vi khuẩn cổ. Ngoài ra, các chuỗi hydrocarbon dài trong lipid của vi khuẩn cổ được phân nhánh. Một loại lipid cổ, có chuỗi hydrocarbon dài 40 nguyên tử carbon, chứa glycerol ở cả hai đầu của hydrocarbon (Hình 26.15). Những lipid này tạo thành cấu trúc đơn lớp lipid đặc trưng của vi khuẩn cổ. Chúng vẫn vừa khít với màng sinh học vì chúng dài gấp đôi so với lipid điển hình trong lớp kép của các màng khác. Đơn lớp lipid

536 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút / \ Một số vi khuẩn cổ có hydrocarbon chuỗi dài trải dài qua màng (một lớp lipid đơn). r Các hydrocacbon cổ khác có cùng khuôn mẫu với vi khuẩn và sinh vật nhân chuẩn (lớp lipid kép). 26.15 Cấu trúc màng ở vi khuẩn cổ Các hydrocacbon chuỗi dài của nhiều lipit cổ có các phân tử glycerol ở cả hai đầu, do đó màng mà chúng tạo thành bao gồm một lớp lipid đơn. Ngược lại, màng của các vi khuẩn cổ, vi khuẩn và sinh vật nhân chuẩn khác bao gồm một lớp lipid kép. và cả hai lớp đều được tìm thấy trong vi khuẩn cổ. Những ảnh hưởng, nếu có, của các đặc điểm cấu trúc này đến hiệu suất của màng vẫn chưa được biết rõ. Bất chấp sự khác biệt nổi bật về lipid của chúng, màng của cả ba vùng đều có cấu trúc,

kích thước và chức năng tổng thể tương tự nhau. Hầu hết các crenarchaeotes sống ở những nơi nóng hoặc có tính axit. Hầu hết các crenarchaeotes được biết đến là ưa nhiệt, ưa axit (ái axit) hoặc cả hai. Các thành viên của chi Sulfolobus sống ở suối lưu huỳnh nóng ở nhiệt độ từ 70°C đến 75°C. Chúng trở nên không hoạt động trao đổi chất ở nhiệt độ 55°C (131°F). Suối lưu huỳnh nóng cũng có tính axit cực cao. Sulfolobus phát triển tốt nhất trong khoảng pH từ 2 đến pH 3, nhưng một số thành viên của chi này dễ dàng chịu được giá trị pH thấp tới 0,9. Hầu hết các vi sinh vật ưa nhiệt ưa axit đều duy trì độ pH bên trong từ 5,5 đến 7 (gần trung tính) bất chấp môi trường axit của chúng. Những loài này và các loài crenarchaeotes khác phát triển mạnh ở những nơi mà rất ít sinh vật khác có thể tồn tại (Hình 26.16). Euryarchaeote được tìm thấy ở những nơi đáng ngạc nhiên Một số loài Euryarchaeota là sinh vật methanogen: chúng tạo ra khí mê-tan (CH4) bằng cách khử carbon dioxide như một bước quan trọng trong quá trình chuyển hóa năng lượng của chúng. Tất cả các sinh vật tạo metan đều là vi khuẩn kỵ khí bắt buộc (xem Phần 26.3). So sánh trình tự gen rRNA của chúng đã tiết lộ mối quan hệ tiến hóa chặt chẽ giữa các loài sinh metan này, trước đây được gán cho một số nhóm vi khuẩn khác nhau. Euryarchaeote sinh methan thải ra khoảng 2 tỷ tấn khí metan vào bầu khí quyển Trái đất mỗi năm, chiếm 80 đến 90% lượng khí mêtan đi vào khí quyển, bao gồm cả lượng khí metan được tạo ra trong một số hệ thống tiêu hóa của động vật có vú. Khoảng một phần ba lượng khí mêtan này đến từ các chất methanogen sống trong ruột của động vật nhai lại như gia súc, cừu và hươu, và một phần lớn khác đến từ các chất methanogen sống trong ruột của mối và gián. Khí mê-tan đang gia tăng trong bầu khí quyển Trái đất khoảng 1% mỗi năm và góp phần gây ra hiệu ứng nhà kính (xem Phần 58.3). Một phần của sự gia tăng đó là do sự gia tăng trong chăn nuôi gia súc và trồng lúa và các chất tạo khí metan liên quan đến cả hai. 26.16 Một số loài crenarchaeotes thích nóng Những loài crenarchaeotes ưa nhiệt có thể phát triển mạnh dưới sức nóng dữ dội của các suối lưu huỳnh nóng núi lửa như ở sa mạc Black Rock ở Nevada. Một nhóm euryarchaeote khác, nhóm ưa muối cực đoan, chỉ sống trong môi trường rất mặn.Vì chúng chứa sắc tố caroten màu hồng nên đôi khi rất dễ nhìn thấy những vi khuẩn cổ này (Hình 26.1 7). Những loài ưa mặn cực độ phát triển ở Biển Chết và trong mọi loại nước muối; những đốm hồng đỏ có thể xuất hiện trên cá muối là khuẩn lạc của vi khuẩn ưa mặn. Rất ít sinh vật khác có thể sống trong những ngôi nhà mặn nhất mà loài ưa mặn cực độ chiếm giữ; hầu hết sẽ "khô" chết, mất quá nhiều nước vào môi trường ưu trương. Các chất ưa mặn cực độ đã được tìm thấy trong các hồ có giá trị pH cao tới 11,5 - môi trường có tính kiềm nhất mà các sinh vật sống sinh sống và gần như có tính kiềm như amoniac trong gia đình. Một số loài ưa mặn cực đoan có một hệ thống độc đáo để giữ năng lượng ánh sáng và sử dụng nó để tạo thành ATP - mà không cần sử dụng bất kỳ dạng diệp lục nào - khi thiếu oxy. 26.17 Những loài ưa mặn cực độ Những môi trường có độ mặn cao như các ao bốc hơi nước biển thương mại ở Vịnh San Francisco là nơi sinh sống của những loài ưa mặn cực độ. Vi khuẩn cổ có thể dễ dàng nhìn thấy ở đây vì màu đỏ đậm của sắc tố caroten của chúng.



26.3 Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? 537 26.18 Một Nanoarchaeote phát triển trong nền văn hóa hỗn hợp với Crenarchaeote Nanoarchaeum Equitans (màu đỏ), được phát hiện sống gần các miệng phun thủy nhiệt dưới biển sâu, là đại diện duy nhất của nhóm nanoarchaeote cho đến nay đã được xác định. Sinh vật nhỏ bé này sống gắn liền với các tế bào của crenarchaeote Ignicoccus (màu xanh lá cây). Đối với ảnh vi mô laser đồng tiêu này, hai loài được phân biệt bằng mắt bằng "thẻ" thuốc nhuộm huỳnh quang; đặc trưng cho trình tự gen riêng biệt của chúng. Chúng sử dụng sắc tố retinal (cũng được tìm thấy ở mắt động vật có xương sống) kết hợp với protein để tạo thành phân tử hấp thụ ánh sáng gọi là rhodopsin của vi sinh vật. Một thành viên khác của Euryarchaeota, Thermoplasma, không có thành tế bào. Nó ưa nhiệt và ưa axit, quá trình trao đổi chất của nó là hiếu khí và sống trong các mỏ than. Bộ gen gồm 1.100.000 cặp bazơ của nó là một trong những bộ gen nhỏ nhất (cùng với mycoplasma) được tìm thấy ở bất kỳ sinh vật sống tự do nào, mặc dù một số sinh vật ký sinh thậm chí còn có bộ gen nhỏ hơn. Korarchaeotes và nanoarchaeotes ít được biết đến hơn. Korarchaeotes chỉ được biết đến từ DNA phân lập trực tiếp từ các miệng phun thủy nhiệt biển và suối nước nóng nước ngọt. Không có korarchaeote nào được trồng thành công trong môi trường nuôi cấy thuần khiết. Một dòng dõi khảo cổ đặc biệt khác đã được phát hiện tại một miệng phun thủy nhiệt dưới biển sâu ngoài khơi Iceland. Nó là đại diện đầu tiên của nhóm được đặt tên là Nanoarchaeota vì kích thước nhỏ bé của chúng (tiếng Hy Lạp nanos, " lùn"). Sinh vật này là một loại ký sinh trùng sống trên tế bào của Ignicoccus, một loài crenarchaeote. Do sự liên kết của chúng nên hai loài này có thể được nuôi cùng nhau trong môi trường nuôi (Hình 26.1 8). RECAP Vi khuẩn và Archaea là những nhóm rất đa dạng tồn tại ở hầu hết mọi môi trường sống có thể tưởng tượng được trên Trái đất. Nhiều loài có thể tồn tại và thậm chí phát triển mạnh trong môi trường sống mà không có sinh vật nhân chuẩn nào có thể sống được, bao gồm cả điều kiện cực kỳ nóng, axit hoặc mặn. • Làm thế nào để so sánh sự đa dạng của môi trường của sinh vật nhân sơ với sự đa dạng của môi trường của các sinh vật đa bào mà bạn quen thuộc? â€¢ Giải thích tại sao nhuộm Gram ít được sử dụng trong việc tìm hiểu mối quan hệ tiến hóa của vi khuẩn. Xem trang 530-531 â€¢ Điều gì làm cho màng của vi khuẩn cổ trở nên độc đáo? Xem trang 535-536 và Hình 26.15 Prokaryote được tìm thấy ở hầu hết mọi nơi trên Trái đất và sống trong nhiều hệ sinh thái khác nhau. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét sự đóng góp của sinh vật nhân sơ cho hoạt động của các hệ sinh thái đó. Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? Nhiều người nghĩ về sinh vật nhân sơ chủ yếu là sinh vật gây bệnh, nhưng chỉ một tỷ lệ nhỏ vi khuẩn và không có vi khuẩn cổ nào được biết là mầm bệnh. Prokaryote đóng vai trò lúc 1 giờ chiều trong các hệ sinh thái vượt xa bệnh tật và sức khỏe của con người. Sinh vật nhân sơ có con đường trao đổi chất đa dạng. Vi khuẩn và vi khuẩn cổ vượt xa sinh vật nhân chuẩn về sự đa dạng trao đổi chất. Mặc dù chúng đa dạng hơn nhiều về kích thước và hình dạng,sinh vật nhân chuẩn sử dụng ít cơ chế trao đổi chất hơn để đáp ứng nhu cầu năng lượng của chúng. Trên thực tế, phần lớn sinh vật nhân chuẩn' quá trình chuyển hóa năng lượng được thực hiện ở các bào quan - ty thể và lục lạp - là hậu duệ nội cộng sinh của vi khuẩn. Lịch sử tiến hóa lâu dài của vi khuẩn và vi khuẩn cổ, trong thời gian đó chúng đã có thời gian thích nghi với nhiều môi trường sống khác nhau, đã dẫn đến sự đa dạng đặc biệt về "lối sống" trao đổi chất của chúng. — việc sử dụng hoặc không sử dụng oxy, các nguồn năng lượng và nguyên tử cacbon đa dạng của chúng cũng như các vật liệu chúng thải ra dưới dạng chất thải. Sự đa dạng của các con đường trao đổi chất này, một số trong đó chỉ có ở sinh vật nhân sơ, làm cho sinh vật nhân sơ trở thành thành phần quan trọng trong chu trình vật chất trong hệ sinh thái. CHUYỂN HÓA KHÍ KHÍ SO VỚI CHUYỂN HÓA KHÍ KHÍ Sự hiện diện của oxy gây độc cho một số sinh vật nhân sơ, vì vậy những sinh vật kỵ khí bắt buộc này chỉ có thể sống bằng quá trình trao đổi chất kỵ khí. Ở một thái cực khác so với sinh vật kỵ khí bắt buộc, một số sinh vật nhân sơ là sinh vật hiếu khí bắt buộc. Chúng cần oxy để hô hấp tế bào và không thể tồn tại trong thời gian dài nếu không có oxy. Các sinh vật nhân sơ khác có thể chuyển đổi quá trình trao đổi chất của chúng giữa chế độ kỵ khí và hiếu khí và do đó được gọi là vi khuẩn kỵ khí tùy ý. Nhiều vi khuẩn kỵ khí tùy ý xen kẽ giữa các quá trình trao đổi chất kỵ khí (chẳng hạn như lên men) và hô hấp tế bào, tùy theo điều kiện. Các vi khuẩn kỵ khí hiếu khí không bị oxy làm hỏng khi có mặt, nhưng chúng không thể tiến hành hô hấp tế bào. Theo định nghĩa, vi khuẩn kỵ khí không sử dụng oxy làm chất nhận điện tử để hô hấp. CÁC LOẠI DINH DƯỠNG Tất cả các sinh vật đều phải đối mặt với hai thách thức về dinh dưỡng giống nhau: chúng phải tổng hợp các hợp chất giàu năng lượng như ATP để cung cấp năng lượng cho các phản ứng trao đổi chất duy trì sự sống và chúng phải thu được các nguyên tử carbon để xây dựng cơ thể.Các sinh vật nhân sơ khác có thể chuyển đổi quá trình trao đổi chất của chúng giữa chế độ

kỵ khí và hiếu khí và do đó được gọi là vi khuẩn kỵ khí tùy ý. Nhiều vi khuẩn kỵ khí tùy ý xen kẽ giữa các quá trình trao đổi chất kỵ khí (chẳng hạn như lên men) và hô hấp tế bào, tùy theo điều kiện. Các vi khuẩn kỵ khí hiếu khí không bị oxy làm hỏng khi có mặt, nhưng chúng không thể tiến hành hô hấp tế bào. Theo định nghĩa, vi khuẩn kỵ khí không sử dụng oxy làm chất nhận điện tử để hô hấp. CÁC LOẠI DINH DƯỠNG Tất cả các sinh vật đều phải đối mặt với hai thách thức về dinh dưỡng giống nhau: chúng phải tổng hợp các hợp chất giàu năng lượng như ATP để cung cấp năng lượng cho các phản ứng trao đổi chất duy trì sự sống và chúng phải thu được các nguyên tử carbon để xây dựng cơ thể.Các sinh vật nhân sơ khác có thể chuyển đổi quá trình trao đổi chất của chúng giữa chế độ kỵ khí và hiếu khí và do đó được gọi là vi khuẩn kỵ khí tùy ý. Nhiều vi khuẩn kỵ khí tùy ý xen kẽ giữa các quá trình trao đổi chất kỵ khí (chẳng hạn như lên men) và hô hấp tế bào, tùy theo điều kiện. Các vi khuẩn kỵ khí hiếu khí không bị oxy làm hỏng khi có mặt, nhưng chúng không thể tiến hành hô hấp tế bào. Theo định nghĩa, vi khuẩn kỵ khí không sử dụng oxy làm chất nhận điện tử để hô hấp. CÁC LOẠI DINH DƯỠNG Tất cả các sinh vật đều phải đối mặt với hai thách thức về dinh dưỡng giống nhau: chúng phải tổng hợp các hợp chất giàu năng lượng như ATP để cung cấp năng lượng cho các phản ứng trao đổi chất duy trì sự sống và chúng phải thu được các nguyên tử carbon để xây dựng cơ thể.

538 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút BẢNG 26.2 Làm thế nào các sinh vật thu được năng lượng và dinh dưỡng cacbon Phân loại nguồn năng lượng Nguồn cacbon Quang tự dưỡng (một số vi khuẩn, một số sinh vật nhân chuẩn) Cacbon đioxit nhẹ Quang dị dưỡng (một số vi khuẩn) Hợp chất hữu cơ nhẹ Hóa tự dưỡng (một số vi khuẩn, nhiều vi khuẩn) vi khuẩn cổ) Chất vô cơ Cacbon dioxit Hóa dị dưỡng (có ở cả 3 miền) Thường là hợp chất hữu cơ; đôi khi các chất vô cơ Các hợp chất hữu cơ sở hữu các phân tử hữu cơ. Các nhà sinh học nhận ra bốn loại sinh vật dinh dưỡng rộng rãi: quang tự dưỡng, quang dị dưỡng, hóa tự dưỡng và hóa dị dưỡng. Prokaryote được đại diện trong cả bốn nhóm (Bảng 26.2). Quang tự dưỡng thực hiện quá trình quang hợp. Chúng sử dụng ánh sáng làm nguồn năng lượng và carbon dioxide (C02) làm nguồn carbon. Vi khuẩn lam, giống như thực vật xanh và các sinh vật nhân chuẩn quang hợp khác, sử dụng diệp lục a làm sắc tố quang hợp chính và tạo ra khí oxy (02) như một sản phẩm phụ của quá trình vận chuyển điện tử không tuần hoàn. Có những sinh vật quang tự dưỡng khác trong số các vi khuẩn, nhưng những sinh vật này sử dụng diệp lục khuẩn thay vì diệp lục a làm sắc tố quang hợp chính và chúng không tạo ra 02. Thay vào đó, một số sinh vật quang hợp này tạo ra các hạt lưu huỳnh tinh khiết vì hydro sulfua (H2S), chứ không phải H20, là chất cho điện tử của chúng cho quá trình photpho hóa. Nhiều proteobacteria phù hợp với loại này. Các phân tử diệp lục vi khuẩn hấp thụ ánh sáng có bước sóng dài hơn so với các phân tử diệp lục được các sinh vật quang hợp khác sử dụng. Kết quả là vi khuẩn sử dụng sắc tố này có thể phát triển trong nước dưới các lớp tảo khá dày đặc, sử dụng ánh sáng có bước sóng mà tảo không hấp thụ (Hình 26.1 9). Sinh vật quang dị dưỡng sử dụng ánh sáng làm nguồn năng lượng nhưng phải lấy nguyên tử carbon từ các hợp chất hữu cơ do các sinh vật khác tạo ra. "Thức ăn" của họ gồm các hợp chất hữu cơ như cacbohydrat, axit béo và rượu. Cao 26,19 Bacteriochlorophyll Hấp thụ ánh sáng có bước sóng dài Tảo xanh Ulva chứa chất diệp lục, không hấp thụ ánh sáng có bước sóng dài hơn 750 nm. Vi khuẩn lưu huỳnh màu tím, chứa vi khuẩn diệp lục, có thể tiến hành quang hợp bằng bước sóng hồng ngoại dài hơn. Kết quả là những vi khuẩn này có thể phát triển dưới các lớp tảo. o Q. b co _Q 03 CD > CD oc Low Ulva sp. (tảo xanh) Ví dụ, một số sinh vật quang dị dưỡng hấp thụ các hợp chất được giải phóng từ rễ cây (như ở cánh đồng lúa) hoặc từ việc phân hủy vi khuẩn quang hợp trong suối nước nóng và chuyển hóa chúng để tạo thành các khối xây dựng cho các hợp chất khác. Ánh sáng mặt trời cung cấp cho chúng năng lượng cần thiết cho sự hình thành ATP thông qua quá trình photpho hóa. Sinh vật hóa tự dưỡng lấy năng lượng bằng cách oxy hóa các chất vô cơ và sử dụng một phần năng lượng đó để cố định carbon. Một số sinh vật hóa tự dưỡng sử dụng các phản ứng giống hệt với các phản ứng của chu trình quang hợp điển hình, nhưng một số khác sử dụng các con đường thay thế để cố định cacbon.Một số vi khuẩn oxy hóa các ion amoniac hoặc nitrit để tạo thành ion nitrat. Những chất khác oxy hóa khí hydro, hydro sunfua, lưu huỳnh và các vật liệu khác. Nhiều vi khuẩn cổ là sinh vật hóa tự dưỡng. Cuối cùng, sinh vật hóa dị dưỡng thu được các nguyên tử carbon từ một hoặc nhiều hợp chất hữu cơ phức tạp được tổng hợp bởi các sinh vật khác và thường thu được năng lượng từ việc phân hủy các hợp chất hữu cơ này. Hầu hết các vi khuẩn và vi khuẩn cổ được biết đến đều là sinh vật hóa dị dưỡng - cũng như tất cả các loài động vật, nấm và nhiều sinh vật nguyên sinh. Mặc dù hầu hết các sinh vật hóa dị dưỡng dựa vào sự phân hủy các hợp chất hữu cơ để lấy năng lượng, một số

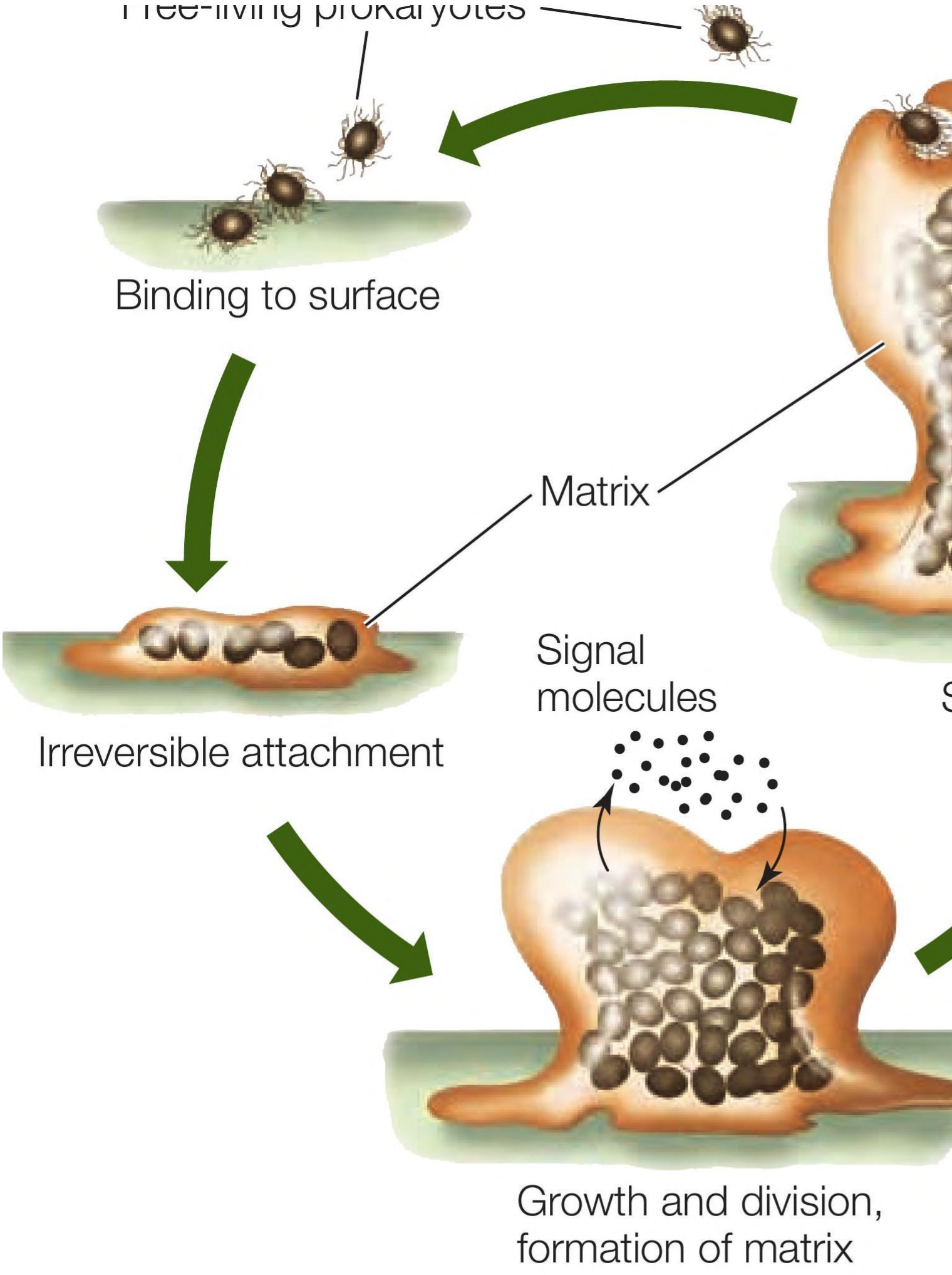
sinh vật nhân sơ hóa học dị dưỡng lấy năng lượng bằng cách phân hủy các chất vô cơ. Các sinh vật lấy năng lượng từ quá trình oxy hóa các chất vô cơ (cả sinh vật hóa tự dưỡng cũng như một số sinh vật hóa dị dưỡng) còn được gọi là sinh vật thạch dưỡng (tiếng Hy Lạp, "người tiêu dùng đá"). Sinh vật nhân sơ đóng vai trò quan trọng trong chu trình nguyên tố. Sự đa dạng trao đổi chất của sinh vật nhân sơ khiến chúng đóng vai trò quan trọng trong các chu trình giữ cho các nguyên tố hóa học di chuyển trong hệ sinh thái. Nhiều sinh vật nhân sơ là sinh vật phân hủy: sinh vật chuyển hóa các hợp chất hữu cơ trong vật chất hữu cơ chết và trả lại sản phẩm cho môi trường dưới dạng chất vô cơ. Prokaryote, cùng với nấm, trả lại một lượng lớn carbon vào khí quyển dưới dạng carbon dioxide, do đó thực hiện một bước quan trọng trong chu trình carbon. Tảo chứa diệp lục a, có tác dụng hấp thụ ánh sáng có bước sóng đỏ và xanh. Vi khuẩn có chất diệp lục có thể sử dụng ánh sáng có bước sóng dài (hồng ngoại) mà tảo không hấp thụ để quang hợp. 300 400 500 600 700 Bước sóng (nm) 800 900 1000do đó thực hiện một bước quan trọng trong chu trình carbon. Tảo chứa diệp lục a, có tác dụng hấp thụ ánh sáng có bước sóng đỏ và xanh. Vi khuẩn có chất diệp lục có thể sử dụng ánh sáng có bước sóng dài (hồng ngoại) mà tảo không hấp thụ để quang hợp. 300 400 500 600 700 Bước sóng (nm) 800 900 1000do đó thực hiện một bước quan trọng trong chu trình carbon. Tảo chứa diệp lục a, có tác dụng hấp thụ ánh sáng có bước sóng đỏ và xanh. Vi khuẩn có chất diệp lục có thể sử dụng ánh sáng có bước sóng dài (hồng ngoại) mà tảo không hấp thụ để quang hợp. 300 400 500 600 700 Bước sóng (nm) 800 900 1000

26.3 Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? 539 Các phản ứng trao đổi chất quan trọng của nhiều sinh vật nhân sơ liên quan đến nitơ hoặc lưu huỳnh. Ví dụ, một số vi khuẩn thực hiện vận chuyển điện tử hô hấp mà không sử dụng oxy làm chất nhận điện tử. Những sinh vật này sử dụng các ion vô cơ bị oxy hóa như nitrat, nitrit hoặc sunfat làm chất nhận điện tử. Các ví dụ bao gồm các chất khử nitơ, giải phóng nitơ vào khí quyển dưới dạng khí nitơ (N2). Những vi khuẩn hiếu khí thông thường này, chủ yếu là các loài thuộc chi Bacillus và Pseudomonas, sử dụng nitrat (N03_) làm chất nhận điện tử thay cho oxy trong điều kiện kỵ khí: 2 N03- + 10 e" + 12 H+ -> Chất khử nitơ N2 + 6 H20 đóng vai trò quan trọng trong quá trình tuần hoàn nitơ trong hệ sinh thái. Nếu không có chất khử nitơ, chất chuyển đổi các ion nitrat thành khí nitơ, tất cả các dạng nitơ sẽ thấm ra khỏi đất và đọng lại ở các hồ và đại dương; sự thiếu hụt nitơ trên đất liền sẽ khiến cuộc sống trên cạn trở nên khó khăn hơn nhiều. Chất cố định nitơ chuyển đổi khí nitơ trong khí quyển thành amoniac (NH3), một dạng hóa học có thể sử dụng được bởi chính chất cố định nitơ cũng như các sinh vật khác: N2 + 6 H -> 2 NH3 Tất cả các sinh vật đều cần nitơ để tạo ra protein, axit nucleic và các hợp chất quan trọng khác. Do đó, quá trình cố định nitơ rất quan trọng đối với sự sống như chúng ta biết. Quá trình sinh hóa cực kỳ quan trọng này được thực hiện bởi nhiều loại vi khuẩn cổ và vi khuẩn (bao gồm cả vi khuẩn lam) chứ không phải bởi các sinh vật khác, vì vậy chúng ta phụ thuộc vào những sinh vật nhân sơ này để tồn tại. Amoniac bị oxy hóa thành nitrat trong đất và trong nước biển bởi vi khuẩn hóa tự dưỡng và vi khuẩn cổ gọi là vi khuẩn nitrat hóa. Vi khuẩn thuộc hai chi Nitrosomonas và Nitrosococcus chuyển đổi amoniac (NH3) thành ion nitrit (N02_), và Nitrobacter oxy hóa nitrit thành nitrat (N03_), dạng nitơ dễ dàng được nhiều loại thực vật sử dụng nhất. Các nhà nitrat hóa thu được gì từ những phản ứng này? Quá trình trao đổi chất của chúng được hỗ trợ bởi năng lượng được giải phóng từ quá trình oxy hóa amoniac hoặc nitrit. Ví dụ, bằng cách chuyển các electron từ nitrit qua hệ thống vận chuyển điện tử, Nitrobacter có thể tạo ra ATP và sử dụng một số ATP này cũng có thể tạo ra NADH. Với ATP và NADH này, vi khuẩn có thể chuyển hóa C02 và H20 thành glucose. Chúng ta đã thấy tầm quan trọng của vi khuẩn lam trong chu trình oxy: vào thời cổ đại, oxy được tạo ra từ quá trình quang hợp của chúng đã biến bầu khí quyển Trái đất từ môi trường yếm khí sang môi trường hiếu khí. Các sinh vật nhân sơ khác - cả vi khuẩn và vi khuẩn cổ - đều góp phần vào chu trình lưu huỳnh. Hệ sinh thái miệng phun thủy nhiệt dưới biển sâu phụ thuộc vào các sinh vật nhân sơ tự dưỡng hóa học được kết hợp vào các cộng đồng lớn gồm cua, động vật thân mềm và giun khổng lồ, tất cả đều sống ở độ sâu 2.500 mét - dưới bất kỳ ánh sáng mặt trời nào. Những vi khuẩn này thu được năng lượng bằng cách oxy hóa hydro sunfua và các chất khác được giải phóng trong dòng nước gần sôi chảy ra từ các miệng núi lửa dưới đáy đại dương.Nhiều sinh vật nhân sơ tạo thành các cộng đồng phức tạp. Sinh vật nhân sơ thường không sống cô lập. Đúng hơn, chúng sống trong cộng đồng của nhiều loài vi sinh vật khác nhau, thường bao gồm các sinh vật nhân chuẩn cực nhỏ cũng như vô số loài sinh vật nhân sơ. Trong khi một số cộng đồng vi sinh vật có hại cho con người thì một số khác lại mang lại những lợi ích quan trọng. Ví dụ, các cộng đồng vi sinh vật giúp chúng

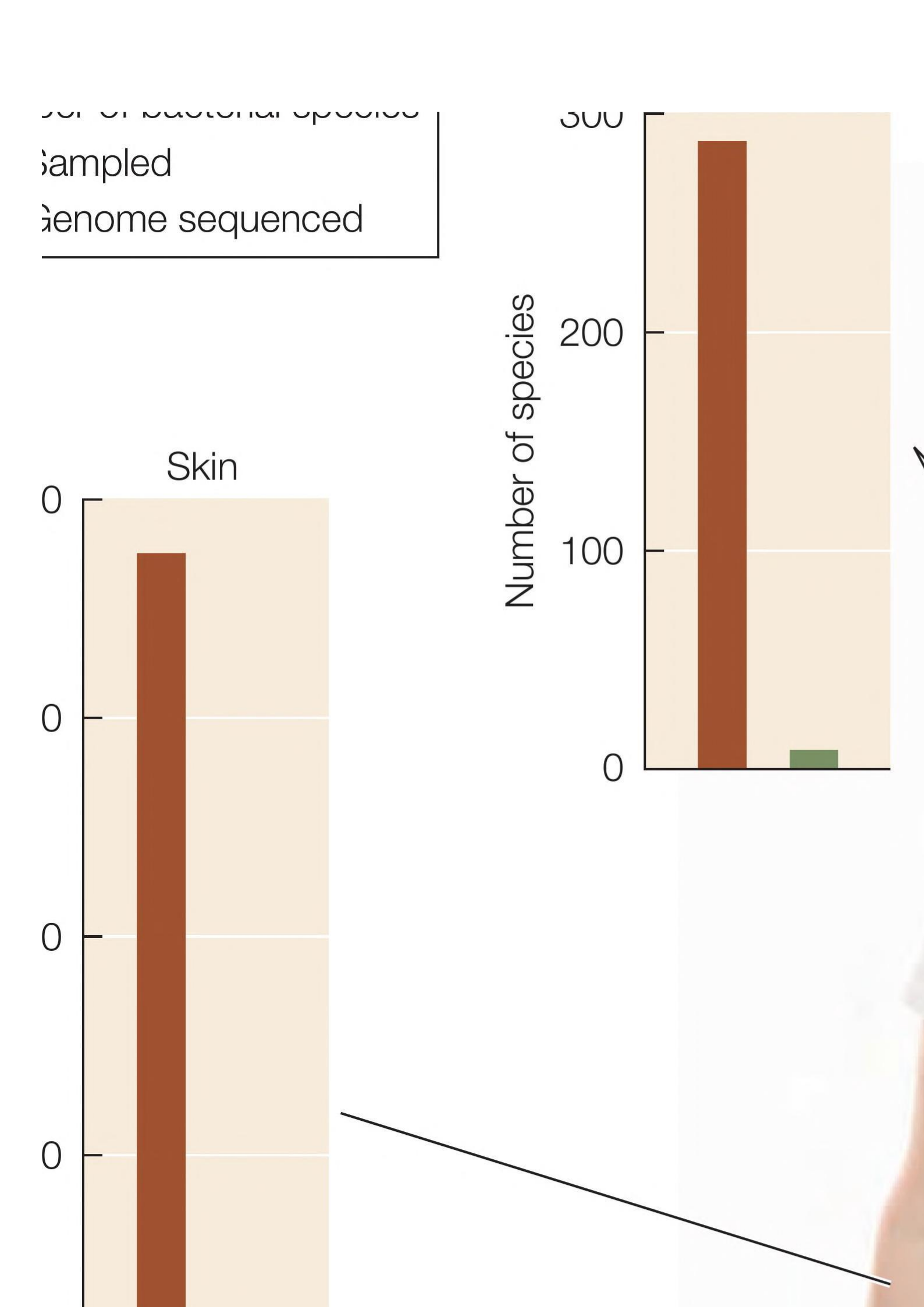
ta tiêu hóa thức ăn, phân hủy chất thải đô thị và tái chế các chất hữu cơ và các nguyên tố hóa học trong môi trường. Một số cộng đồng vi sinh vật hình thành các lớp trong trầm tích; một số khác tạo thành từng đám có đường kính từ một mét trở lên. Nhiều cộng đồng vi sinh vật hình thành màng sinh học dày đặc. Khi tiếp xúc với một bề mặt rắn, các tế bào liên kết với bề mặt đó và tiết ra một ma trận polysaccharide dính, giống như gel, bẫy các tế bào khác (Hình 26.20). Một khi màng sinh học hình thành, các tế bào trở nên khó tiêu diệt hơn. Màng sinh học được tìm thấy ở nhiều nơi và ở một số nơi chúng gây ra vấn đề cho con người. Chất liệu trên răng mà chúng ta gọi là mảng bám răng là màng sinh học. Hệ thống miễn dịch - và y học hiện đại - khó chống lại vi khuẩn gây bệnh một khi chúng hình thành màng sinh học, màng này có thể không thấm được kháng sinh. Tệ hơn nữa, một số loại thuốc kích thích vi khuẩn trong màng sinh học tạo ra nhiều chất nền hơn, khiến màng càng không thấm nước. Màng sinh học có thể hình thành trên bất kỳ bề mặt nào, bao gồm kính áp tròng và khớp thay thế nhân tạo. Chúng làm bẩn các ống kim loại và gây ăn mòn, một vấn đề lớn trong các nhà máy phát điện chạy bằng hơi nước. Stromatolit hóa thạch – những cấu trúc đá lớn được tạo thành từ các lớp màng sinh học hóa thạch và canxi cacbonat xen kẽ – nằm trong số những tàn dư lâu đời nhất của sự sống trên Trái đất (xem Hình 25.9). Một số nhà sinh vật học đang nghiên cứu các tín hiệu hóa học mà sinh vật nhân sơ sử dụng để giao tiếp với nhau và kích hoạt các hoạt động liên kết mật độ như hình thành màng sinh học. Chúng tôi đã thấy một ví dụ về kiểu giao tiếp này - được gọi là cảm nhận đại biểu - trong cuộc thảo luận mở đầu chương về Vibrio phát quang sinh học. Trong trường hợp vi khuẩn đe dọa sức khỏe, các nhà nghiên cứu hy vọng có thể chặn các tín hiệu cảm nhận số đại biểu dẫn đến việc sản xuất các polysaccharides ma trận, do đó ngăn ngừa hình thành màng sinh học bệnh lý. Prokaryote sống trên và trong các sinh vật khác Prokaryote tham gia vào nhiều loại mối quan hệ cùng có lợi với sinh vật nhân chuẩn. Như chúng ta đã thấy, ty thể và lục lạp của sinh vật nhân chuẩn có nguồn gốc từ những vi khuẩn sống tự do trước đây. Rất lâu sau này trong lịch sử tiến hóa, một số loài thực vật đã liên kết với vi khuẩn để hình thành các nốt sần cố định đạm hợp tác trên rễ của chúng. Nhiều loài động vật chứa nhiều loại vi khuẩn và vi khuẩn cổ trong đường tiêu hóa của chúng. Gia súc phụ thuộc vào sinh vật nhân sơ để thực hiện các bước quan trọng trong quá trình tiêu hóa. Giống như hầu hết các loài động vật, gia súc không thể sản xuất cellulase, loại enzyme cần thiết để bắt đầu quá trình tiêu hóa cellulose tạo nên phần lớn thức ăn thực vật của chúng. Tuy nhiên, vi khuẩn sống ở một phần đặc biệt của ruột,gọi là dạ cỏ, sản xuất đủ cellulase để chế biến khẩu phần ăn hàng ngày cho gia súc. Sức khỏe con người còn phụ thuộc vào hàng trăm loài vi khuẩn cộng sinh. Hệ vi sinh vật rất quan trọng đối với sức khỏe con người Mặc dù chỉ có một số loài vi khuẩn là mầm bệnh, nhưng quan niệm phổ biến về vi khuẩn là "vi trùng" cũng không có tác dụng gì. và sợ hậu quả

540 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút (A) Sinh vật nhân sơ sống tự do I Phân tử tín hiệu^* I Các sinh vật khác bị thu hút bởi các phân tử tín hiệu. Vô số sinh vật đa dạng bị mắc kẹt trong ma trận. 2 giờ chiều Tăng trưởng và phân chia, hình thành ma trận 26.20 Hình thành màng sinh học (A) Các sinh vật nhân sơ sống tự do dễ dàng bám vào các bề mặt và tạo thành các màng được ổn định và bảo vệ bởi ma trận xung quanh. Khi quần thể đủ lớn, màng sinh học đang phát triển có thể gửi tín hiệu hóa học thu hút các vi sinh vật khác. (B) Quét vi điện tử cho thấy màng sinh học của mảng bám răng. Vi khuẩn (màu đỏ) được nhúng vào một ma trận bao gồm các protein từ cả dịch tiết vi khuẩn và nước bọt. nhiễm trùng khiến nhiều người cho rằng hầu hết vi khuẩn đều có hại. Tuy nhiên, các nhà sinh học ngày càng phát hiện ra rằng sức khỏe con người phụ thuộc nhiều mặt vào sức khỏe của hệ vi sinh vật: các cộng đồng vi khuẩn sống trong và trên cơ thể chúng ta (Hình 26.21). Mọi bề mặt của cơ thể bạn đều được bao phủ bởi các cộng đồng vi khuẩn đa dạng. Một nghiên cứu năm 2009 đã xác định được hơn 1.000 loài vi khuẩn sống trên da người. Bên trong cơ thể bạn, hệ thống tiêu hóa của bạn chứa đầy vi khuẩn. Nếu bạn đếm tất cả các tế bào trong cơ thể con người, chỉ có khoảng 10 phần trăm trong số đó là tế bào của con người. Phần còn lại là vi khuẩn - chủ yếu là vi khuẩn, cùng với một số vi khuẩn cổ và sinh vật nhân chuẩn cực nhỏ. Các nhà sinh học đang phát hiện ra rằng nhiều vấn đề sức khỏe phức tạp có liên quan đến sự phá vỡ hệ vi sinh vật của chúng ta. Những cộng đồng vi sinh vật đa dạng này ảnh hưởng đến sự biểu hiện gen của chúng ta và đóng một vai trò quan trọng trong việc phát triển và duy trì hệ thống miễn dịch khỏe mạnh. Khi hệ vi sinh vật của chúng ta chứa một cộng đồng vi khuẩn có lợi thích hợp, cơ thể chúng ta hoạt động bình thường. Nhưng những cộng đồng này bị ảnh hưởng mạnh mẽ bởi trải nghiệm sống của chúng ta, bởi thực phẩm chúng ta ăn, bởi các loại thuốc chúng ta dùng và bởi việc chúng ta tiếp xúc

với nhiều chất độc môi trường khác nhau. Khi cộng đồng vi sinh vật của chúng ta bị gián đoạn, chúng phải được phục hồi trước khi cơ thể có thể hoạt động bình thường. Sự gia tăng nhanh chóng gần đây về tỷ lệ mắc các bệnh tự miễn dịch - những căn bệnh mà hệ thống miễn dịch của chúng ta bắt đầu tấn công cơ thể chúng ta (xem Chương 42) - có liên quan đến sự thay đổi về tính đa dạng và thành phần của hệ vi sinh vật của chúng ta. Màng sinh học trưởng thành Việc sớm có được hệ vi sinh vật thích hợp là rất quan trọng đối với sức khỏe suốt đời. Thông thường, trẻ sơ sinh tiếp nhận phần lớn hệ vi sinh vật khi mới sinh, từ hệ vi sinh vật trong âm đạo của mẹ. Các thành phần khác của hệ vi sinh vật cũng được lấy từ mẹ, đặc biệt là qua việc cho con bú. Các nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng trẻ sinh bằng phương pháp sinh mổ, cũng như trẻ bú bình bằng sữa công thức nhân tạo, thường nhiễm vi khuẩn từ nhiều nguồn khác nhau. Nhiều vi khuẩn thu được theo cách này không phù hợp với sức khỏe con người.Các nhà sinh học đã phát hiện ra rằng tỷ lệ mắc nhiều bệnh tự miễn cao hơn nhiều ở những người sinh mổ và những người được nuôi bằng sữa công thức khi còn nhỏ, so với những người sinh thường và bú mẹ. Sự khác biệt dường như có liên quan đến thành phần hệ vi sinh vật ban đầu của mỗi cá nhân. Hệ vi sinh vật của chúng ta có thể liên quan đến nhiều vấn đề sức khỏe khác. Ví dụ, các bác sĩ từ lâu đã ghi nhận mối liên hệ giữa bệnh tự kỷ và rối loạn tiêu hóa. Năm 2012, các nhà vi trùng học phát hiện ra rằng trẻ tự kỷ có lượng vi khuẩn thuộc chi Sutterella bám vào thành ruột cao. Những vi khuẩn này không có hoặc hiếm gặp ở trẻ không mắc chứng tự kỷ. Người ta vẫn chưa biết liệu vi khuẩn Sutterella có gây ra các vấn đề về đường tiêu hóa hay chúng chỉ đơn thuần là các triệu chứng của nó, nhưng rõ ràng là hệ vi sinh vật đường ruột của trẻ tự kỷ rất đặc biệt. Con người sử dụng một số sản phẩm trao đổi chất - đặc biệt là vitamin B12 và K - do các vi sinh vật sống trong ruột già tạo ra. Các cộng đồng vi khuẩn lót trong ruột của chúng ta một lớp màng sinh học dày đặc tiếp xúc chặt chẽ với niêm mạc ruột. Màng sinh học này tạo điều kiện thuận lợi cho việc vận chuyển chất dinh dưỡng từ ruột vào cơ thể, hoạt động giống như một "mô" chuyên biệt; đó là điều cần thiết cho sức khỏe của chúng ta. Màng sinh học này có hệ sinh thái phức tạp mà các nhà khoa học mới bắt đầu khám phá


Free-living prokaryotes
Binding to surface
Matrix
Irreversible attachment
Signal molecules
Growth and division, formation of matrix

26.3 Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? 541 Số loài vi khuẩn | Đã lấy mẫu | Trình tự bộ gen 300 r Đường thở Miệng 400 r 300 Ruột 5? 'o 0) Q. CO o 200 CD -Q 100 26.21 Hệ vi sinh vật của cơ thể rất quan trọng đối với việc duy trì sức khỏe Các khảo sát về hệ vi sinh vật ở người đã chỉ ra rằng cộng đồng này bao gồm hàng nghìn loài vi khuẩn đa dạng có khả năng thích nghi phát triển trong hoặc trên các bộ phận khác nhau của cơ thể. Mặc dù hiện nay chúng ta biết rằng thành phần của hệ vi sinh vật này có liên quan chặt chẽ với nhiều khía cạnh của sức khỏe con người, nhưng hầu hết các loài thành phần đều có đặc điểm kém và phần lớn vẫn chưa được các nhà sinh vật học nghiên cứu. Điều đã trở nên rõ ràng là, mặc dù các "cộng đồng con" ở các bộ phận khác nhau của cơ thể có những điểm tương đồng, mỗi bộ phận là một tập hợp đặc trưng của nhiều loài đặc biệt. chi tiết - bao gồm khả năng thành phần loài của hệ vi sinh vật đường ruột của một cá nhân có thể góp phần gây ra béo phì (hoặc khả năng chống lại nó). Một số ít vi khuẩn là mầm bệnh. Một tỷ lệ nhỏ các sinh vật nhân sơ là mầm bệnh đều thuộc lĩnh vực Vi khuẩn. Nhiều vi khuẩn cổ sống kết hợp với con người và các sinh vật nhân chuẩn khác nhưng không được biết là gây ra bất kỳ bệnh nào. Tại sao không có vi khuẩn cổ gây bệnh? Một manh mối là các nhóm virus và plasmid khác nhau lây nhiễm vào vi khuẩn hơn là lây nhiễm vi khuẩn cổ, và cơ chế bệnh sinh ở vi khuẩn phần lớn gắn liền với các đặc điểm của các plasmid và virus này. Sự khác biệt về cấu trúc bên ngoài của vi khuẩn và vi khuẩn cổ khiến cho khả năng lây nhiễm chéo giữa các miền do virus và plasmid rất khó xảy ra. Các đặc điểm gây bệnh có thể tiến hóa tương đối hiếm và chúng dường như không tiến hóa ở các virus hoặc plasmid lây nhiễm vi khuẩn cổ. Làm thế nào chúng ta có thể biết liệu một loại vi khuẩn cụ thể có phải là nguyên nhân gây bệnh hay không? Cuối thế kỷ 19 là một kỷ nguyên hiệu quả trong lịch sử y học - thời kỳ mà các nhà vi khuẩn học, nhà hóa học và bác sĩ đã chứng minh rằng nhiều bệnh tật là do tác nhân vi sinh vật gây ra. Trong thời gian này, bác sĩ người Đức Robert Koch đã đặt ra một bộ bốn quy tắc để xác định rằng một vi sinh vật cụ thể gây ra một căn bệnh cụ thể: 1. Vi sinh vật đó luôn được tìm thấy ở những người mắc bệnh. 2. Vi sinh vật có thể được lấy từ vật chủ và nuôi cấy trong môi trường nuôi cấy thuần khiết. 3. Một mẫu nuôi cấy tạo ra bệnh tương tự khi được tiêm vào vật chủ mới, khỏe mạnh. 4. Vật chủ mới bị nhiễm sẽ tạo ra một môi trường nuôi cấy vi sinh vật mới, thuần khiết giống hệt với vi sinh vật thu được ở bước thứ hai. Những quy tắc này, được gọi là định đề Koch, là những công cụ quan trọng trong thời điểm mà người ta chưa hiểu rõ rằng vi sinh vật gây bệnh. Mặc dù y học hiện đại có nhiều công cụ chẩn đoán mạnh mẽ hơn nhưng các định đề của Koch vẫn hữu ích. Ví dụ, các bác sĩ đã rất ngạc nhiên vào những năm 1990

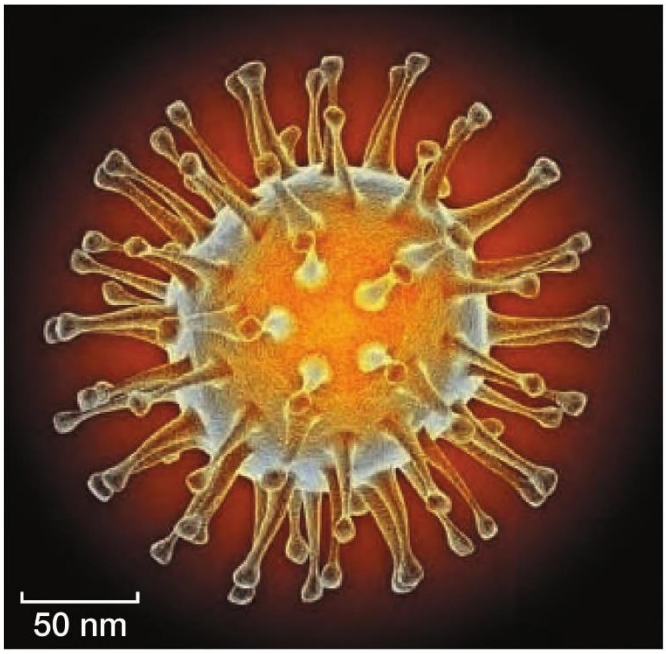

Sampled
Genome sequenced
Number of species
300
200
100
0
Skin
0
0
0
0

Marshall và Warren bắt đầu thỏa mãn các định đề của Koch: 542 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và virus 26.22 Thỏa mãn các định đề của Koch Robin Warren và Barry Marshall của Đại học Tây Úc đã đoạt giải Nobel Y học năm 2005 vì đã chứng minh được rằng vết loét không phải do tác động của axit dạ dày mà do nhiễm vi khuẩn Helicobacter pylori. Helicobacter pylori l^jm khi loét dạ dày - từ lâu đã được chấp nhận và điều trị do dư thừa axit dạ dày - được các định đề của Koch cho thấy là do vi khuẩn Helicobacter pylori gây ra (Hình 26.22). Để một sinh vật trở thành mầm bệnh thành công, nó phải: • Đến bề mặt cơ thể của vật chủ tiềm năng; â€¢ xâm nhập vào cơ thể vật chủ; ™ trốn tránh sự phòng thủ của chủ nhà; ™ sinh sản bên trong vật chủ; và â€¢ lây nhiễm sang máy chủ mới. Việc không hoàn thành bất kỳ bước nào trong số này sẽ chấm dứt quá trình sinh sản của sinh vật gây bệnh. Tuy nhiên, mặc dù có nhiều biện pháp phòng vệ dành cho vật chủ tiềm năng (xem Chương 39 và 42), vi khuẩn gây bệnh thường khó tiêu diệt một cách đáng ngạc nhiên, ngay cả với kho thuốc kháng sinh ngày nay. Một nguồn gốc của khó khăn này, như chúng ta đã thấy, là khả năng hình thành màng sinh học của chúng. Đối với vật chủ, hậu quả của việc nhiễm vi khuẩn phụ thuộc vào một số yếu tố. Một là khả năng xâm lấn của mầm bệnh: khả năng nhân lên trong cơ thể vật chủ. Một vấn đề khác là tính độc tính của nó, hay khả năng tạo ra độc tố (các chất hóa học có hại cho mô của vật chủ). Corynebacteria diphtheriae, tác nhân gây bệnh bạch hầu, có khả năng xâm lấn thấp và chỉ nhân lên ở vùng họng nhưng độc tính của nó lớn đến mức toàn bộ cơ thể đều bị ảnh hưởng. Ngược lại. Bacillus anthracis, gây bệnh than, có độc tính thấp, nhưng xâm lấn đến mức toàn bộ dòng máu cuối cùng chứa đầy vi khuẩn. Có hai loại độc tố chung của vi khuẩn là ngoại độc tố và nội độc tố. Nội độc tố là lipopolysaccharides (phức hợp bao gồm một polysaccharide và một thành phần lipid) tạo thành một phần màng ngoài của một số vi khuẩn gram âm. Chúng được giải phóng khi những vi khuẩn này bị ly giải (bùng nổ). Nội độc tố hiếm khi gây tử vong cho vật chủ; chúng thường gây sốt, nôn mửa và tiêu chảy. Trong số các nhà sản xuất nội độc tố có một số chủng vi khuẩn Salmonella và Escherichia. Ngoại độc tố là các protein hòa tan được giải phóng bởi vi khuẩn sống, sinh sôi. Chúng có độc tính cao - thường gây tử vong - đối với vật chủ. Các bệnh ở người do ngoại độc tố của vi khuẩn gây ra bao gồm xét nghiệm uốn ván 1. Vi sinh vật phải có mặt trong mọi trường hợp mắc bệnh. Kết quả: Sinh thiết dạ dày của nhiều bệnh nhân cho thấy vi khuẩn luôn hiện diện nếu dạ dày bị viêm hoặc loét. Thử nghiệm 2 Vi sinh vật phải được nuôi cấy từ vật chủ bị bệnh. Kết quả: Vi khuẩn được phân lập từ vật liệu sinh thiết và cuối cùng được nuôi cấy trong môi trường nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Xét nghiệm 3 Vi khuẩn phân lập và nuôi cấy phải có khả năng gây bệnh. Kết quả:Marshall đã được kiểm tra và phát hiện không có vi khuẩn và viêm trong dạ dày. Sau khi uống vi khuẩn thuần khiết, anh ta bị viêm dạ dày (viêm dạ dày). Thử nghiệm 4 Vi khuẩn phải được phục hồi từ những người mới bị nhiễm bệnh. Kết quả: Sinh thiết dạ dày của Marshall 2 tuần sau khi anh ta ăn phải vi khuẩn cho thấy sự hiện diện của vi khuẩn, hiện được đặt tên là Helicobacter pylori, trong mô bị viêm. Kết luận Điều trị bằng kháng sinh đã loại bỏ vi khuẩn và tình trạng viêm nhiễm trong dạ dày của Marshall. Thí nghiệm được lặp lại trên những người tình nguyện khỏe mạnh và nhiều bệnh nhân bị loét dạ dày đã được chữa khỏi bằng kháng sinh. Như vậy Marshall và Warren đã chứng minh rằng tình trạng viêm dạ dày dẫn đến loét là do nhiễm H. pylori trong dạ dày. (Clostridium tetani), bệnh tả (Vibrio cholerae) và bệnh dịch hạch (Yersinia pestis). Bệnh than được gây ra bởi ba loại ngoại độc tố do vi khuẩn Bacillus anthracis tạo ra. Ngộ độc Botulism là do ngoại độc tố được tạo ra bởi vi khuẩn kỵ khí bắt buộc Clostridium botulinum, đây là một trong những chất độc nhất từng được phát hiện. Liều gây chết người đối với con người của một ngoại độc tố của C. botulinum là khoảng một phần triệu gam. Tuy nhiên, liều lượng nhỏ hơn nhiều của loại độc tố này được bán trên thị trường dưới nhiều tên thương mại khác nhau (được biết đến nhiều nhất là BotoxÂ®) và được sử dụng để điều trị co thắt cơ cũng như cho mục đích thẩm mỹ (giảm nếp nhăn tạm thời trên da). TÓM LƯỢC Nhiều sinh vật nhân sơ có lợi và thậm chí cần thiết cho các dạng sống khác. Hầu hết các loài động vật, bao gồm cả con người, phụ thuộc vào một cộng đồng phức tạp gồm các sinh vật nhân sơ - một hệ vi sinh vật - để duy trì sức khỏe, đặc biệt là hệ thống miễn dịch và tiêu hóa. Vi khuẩn gây bệnh là nguyên nhân trực tiếp gây bệnh. â€¢ Bốn loại dinh dưỡng của sinh vật nhân sơ được phân biệt như thế nào? Xem trang. 539 và Bảng 26.2 â€¢ Tại sao quá trình chuyển hóa nitơ ở sinh vật nhân sơ lại quan trọng đối với các sinh vật khác? Xem trang. 538 â€¢ Màng sinh học hình thành như thế nào và tại sao chúng lại được các nhà nghiên cứu đặc biệt quan tâm? Xem trang. 539 và Hình 26.20 Trước khi chuyển sang thảo luận về tính đa dạng của sinh vật nhân chuẩn, cần xem xét một loại sinh vật khác bao gồm một số mầm bệnh: vi rút.bệnh tả (Vibrio cholerae) và bệnh dịch hạch (Yersinia pestis). Bệnh than được gây ra bởi ba loại ngoại độc tố do vi

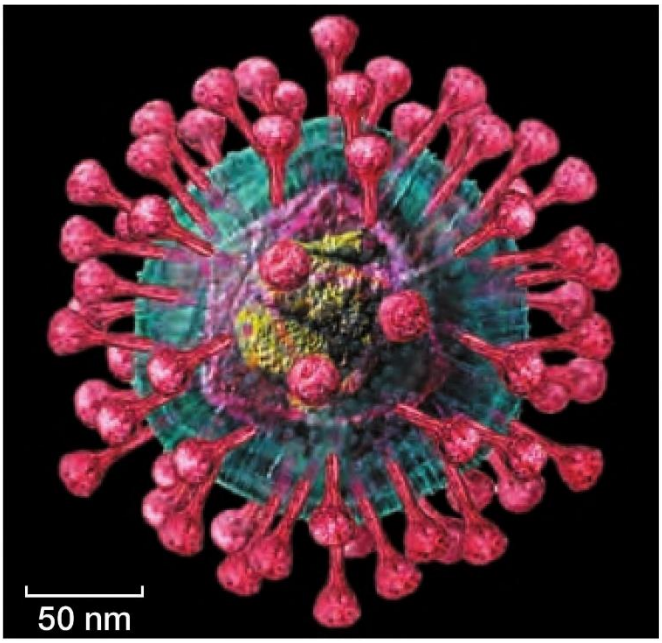
khuẩn Bacillus anthracis tạo ra. Ngộ độc Botulism là do ngoại độc tố được tạo ra bởi vi khuẩn kỵ khí bắt buộc Clostridium botulinum, đây là một trong những chất độc nhất từng được phát hiện. Liều gây chết người đối với con người của một ngoại độc tố của C. botulinum là khoảng một phần triệu gam. Tuy nhiên, liều lượng nhỏ hơn nhiều của loại độc tố này được bán trên thị trường dưới nhiều tên thương mại khác nhau (được biết đến nhiều nhất là BotoxÂ®) và được sử dụng để điều trị co thắt cơ cũng như cho mục đích thẩm mỹ (giảm nếp nhăn tạm thời trên da). TÓM LƯỢC Nhiều sinh vật nhân sơ có lợi và thậm chí cần thiết cho các dạng sống khác. Hầu hết các loài động vật, bao gồm cả con người, phụ thuộc vào một cộng đồng phức tạp gồm các sinh vật nhân sơ - một hệ vi sinh vật - để duy trì sức khỏe, đặc biệt là hệ thống miễn dịch và tiêu hóa. Vi khuẩn gây bệnh là nguyên nhân trực tiếp gây bệnh. â€¢ Bốn loại dinh dưỡng của sinh vật nhân sơ được phân biệt như thế nào? Xem trang. 539 và Bảng 26.2 â€¢ Tại sao quá trình chuyển hóa nitơ ở sinh vật nhân sơ lại quan trọng đối với các sinh vật khác? Xem trang. 538 â€¢ Màng sinh học hình thành như thế nào và tại sao chúng lại được các nhà nghiên cứu đặc biệt quan tâm? Xem trang. 539 và Hình 26.20 Trước khi chuyển sang thảo luận về tính đa dạng của sinh vật nhân chuẩn, cần xem xét một loại sinh vật khác bao gồm một số mầm bệnh: vi rút.bệnh tả (Vibrio cholerae) và bệnh dịch hạch (Yersinia pestis). Bệnh than được gây ra bởi ba loại ngoại độc tố do vi khuẩn Bacillus anthracis tạo ra. Ngộ độc Botulism là do ngoại độc tố được tạo ra bởi vi khuẩn kỵ khí bắt buộc Clostridium botulinum, đây là một trong những chất độc nhất từng được phát hiện. Liều gây chết người đối với con người của một ngoại độc tố của C. botulinum là khoảng một phần triệu gam. Tuy nhiên, liều lượng nhỏ hơn nhiều của loại độc tố này được bán trên thị trường dưới nhiều tên thương mại khác nhau (được biết đến nhiều nhất là BotoxÂ®) và được sử dụng để điều trị co thắt cơ cũng như cho mục đích thẩm mỹ (giảm nếp nhăn tạm thời trên da). TÓM LƯỢC Nhiều sinh vật nhân sơ có lợi và thậm chí cần thiết cho các dạng sống khác. Hầu hết các loài động vật, bao gồm cả con người, phụ thuộc vào một cộng đồng phức tạp gồm các sinh vật nhân sơ - một hệ vi sinh vật - để duy trì sức khỏe, đặc biệt là hệ thống miễn dịch và tiêu hóa. Vi khuẩn gây bệnh là nguyên nhân trực tiếp gây bệnh. â€¢ Bốn loại dinh dưỡng của sinh vật nhân sơ được phân biệt như thế nào? Xem trang. 539 và Bảng 26.2 â€¢ Tại sao quá trình chuyển hóa nitơ ở sinh vật nhân sơ lại quan trọng đối với các sinh vật khác? Xem trang. 538 â€¢ Màng sinh học hình thành như thế nào và tại sao chúng lại được các nhà nghiên cứu đặc biệt quan tâm? Xem trang. 539 và Hình 26.20 Trước khi chuyển sang thảo luận về tính đa dạng của sinh vật nhân chuẩn, cần xem xét một loại sinh vật khác bao gồm một số mầm bệnh: vi rút.

(A) Một loại vi-rút RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tiêu cực: Vi-rút cúm H5N1, vi-rút "cúm gia cầm". Nhìn bề mặt. Một loại vi-rút RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tích cực: Loại vi-rút Corona được cho là nguyên nhân gây ra hội chứng hô hấp cấp tính nặng (SARS). Nhìn bề mặt. RNA retrovirus: Một trong những loại virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV) gây ra bệnh AIDS. Chế độ xem mặt cắt. Virus DNA sợi kép: Một trong nhiều loại virus herpes (Herpesviridae). Các loại virus herpes khác nhau là nguyên nhân gây ra nhiều bệnh nhiễm trùng ở người, bao gồm thủy đậu, bệnh zona, vết loét lạnh và mụn rộp sinh dục (HSV1/2). Nhìn bề mặt. (E) Virus DNA sợi kép: Bacteriophage T4. Virus lây nhiễm vi khuẩn được gọi là thể thực khuẩn (hoặc đơn giản là thể thực khuẩn). T4 gắn các sợi giống như chân vào bên ngoài tế bào chủ và tiêm DNA của nó vào tế bào chất thông qua "đuôi" của nó (cấu trúc màu hồng trong phiên bản này). Mimivirus DNA chuỗi kép: Acanthamoeba polyphaga mimivirus (APMV) này có đường kính lớn nhất trong số tất cả các loại virus đã biết và bộ gen lớn hơn một số bộ gen của sinh vật nhân sơ. Nó được đặt tên theo vật chủ của nó, một loại amip. Chế độ xem mặt cắt. Virus liên quan như thế nào đến sự đa dạng và sinh thái của cuộc sống? Mặc dù chúng không phải là tế bào, nhưng về số lượng, virus là một trong những dạng sống phong phú nhất trên Trái đất và ảnh hưởng của chúng đối với các sinh vật khác là rất lớn. Virus đến từ đâu và làm thế nào chúng phù hợp với cây sự sống? Các nhà sinh học vẫn đang làm việc để trả lời những câu hỏi này. Một số nhà sinh học không nghĩ virus là sinh vật sống, chủ yếu vì chúng không phải là tế bào và phải phụ thuộc vào tế bào để thực hiện các chức năng sống cơ bản như sao chép và trao đổi chất (xem Phần 16.1). Nhưng virus có nguồn gốc từ tế bào của sinh vật sống. Chúng sử dụng các hình thức lưu trữ và truyền tải thông tin di truyền giống như các sinh vật tế bào. Virus lây nhiễm vào tất cả các dạng sống của tế bào - vi khuẩn, vi khuẩn cổ và sinh vật nhân chuẩn. Chúng sao chép, biến đổi, tiến hóa và tương tác với các sinh vật khác, thường gây ra các bệnh nghiêm trọng cho vật chủ. Cuối cùng, virus rõ ràng tiến hóa độc lập với các sinh vật khác nên gần như không thể không coi chúng

như một phần của sự sống. 26.23 Virus rất đa dạng Bộ gen tương đối nhỏ và tốc độ tiến hóa nhanh khiến việc tái thiết mối quan hệ phát sinh chủng loại giữa một số loại virus trở nên khó khăn. Thay vào đó, virus được phân loại phần lớn theo đặc điểm chung của bộ gen của chúng. Những hình ảnh ở đây là của các nghệ sĩ máy tính' tái tạo dựa trên ảnh vi điện tử cryoelectron. Một số yếu tố làm cho việc phát sinh loài virus khó giải quyết. Đầu tiên, kích thước nhỏ bé của nhiều bộ gen virus hạn chế các phân tích phát sinh gen có thể được tiến hành để liên hệ chúng với bộ gen của các sinh vật tế bào. Thứ hai, tốc độ đột biến nhanh chóng của chúng, dẫn đến sự tiến hóa nhanh chóng của bộ gen virus, có xu hướng che mờ mối quan hệ tiến hóa của chúng trong thời gian dài. Ngày thứ ba,không có loại vi rút hóa thạch nào được biết đến - vi rút quá nhỏ và mỏng manh để hóa thạch - vì vậy hồ sơ cổ sinh vật học không cung cấp manh mối nào về nguồn gốc vi rút. Cuối cùng, virus rất đa dạng (Hình 26.23). Một số bằng chứng ủng hộ giả thuyết rằng virus đã tiến hóa nhiều lần trong mỗi nhóm sự sống chính. Khó khăn trong việc giải quyết các mối quan hệ tiến hóa sâu sắc của chúng khiến việc phân loại virus dựa trên phát sinh loài trở nên khó khăn. Thay vào đó, virus được xếp vào một trong nhiều nhóm



(B)



(C

544 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút dựa trên cấu trúc bộ gen của chúng, mặc dù hầu hết các nhóm được xác định này không được cho là đại diện cho các đơn vị phân loại đơn ngành. Nhiều virus RNA có thể đại diện cho các thành phần gen thoát ra khỏi đời sống tế bào. Mặc dù virus là ký sinh bắt buộc của các loài tế bào, nhưng nhiều loại virus có thể từng là thành phần tế bào liên quan đến các chức năng cơ bản của tế bào - nghĩa là chúng có thể "trốn thoát". các thành phần của đời sống tế bào hiện tiến hóa độc lập với vật chủ của chúng. VIRUS ARN DUY NHẤT CẢM GIÁC ÂM TÍNH Một trường hợp điển hình là một nhóm vi rút có bộ gen bao gồm RNA cảm giác âm chuỗi đơn: RNA là phần bổ sung của mRNA cần thiết cho quá trình dịch mã protein. Nhiều loại virus RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tiêu cực này chỉ có một số gen, trong đó có một gen dành cho RNA polymerase phụ thuộc RNA cho phép chúng tạo ra mRNA bổ sung từ bộ gen RNA có ý nghĩa tiêu cực của chúng. Các sinh vật tế bào hiện đại không thể tạo ra mRNA theo cách này (ít nhất là trong trường hợp không bị nhiễm virus), nhưng các nhà khoa học suy đoán rằng bộ gen RNA chuỗi đơn có thể đã phổ biến trong quá khứ xa xôi, trước khi DNA trở thành phân tử chính để lưu trữ thông tin di truyền. Một gen RNA polymerase tự sao chép bắt đầu sao chép độc lập với bộ gen của tế bào có thể thu được một số gen mã hóa protein bổ sung thông qua tái tổ hợp với DNA của vật chủ. Nếu một hoặc nhiều gen này thúc đẩy sự phát triển của lớp vỏ protein thì virus có thể tồn tại bên ngoài vật chủ và lây nhiễm sang vật chủ mới. Người ta tin rằng kịch bản này đã được lặp lại nhiều lần một cách độc lập trên cây sự sống, vì nhiều loại virus RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tiêu cực lây nhiễm các sinh vật từ vi khuẩn sang người không có quan hệ chặt chẽ với nhau.

Nói cách khác, virus RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tiêu cực không đại diện cho một nhóm phân loại riêng biệt mà là minh họa cho một quá trình thoát khỏi tế bào cụ thể có thể đã xảy ra nhiều lần khác nhau. Các ví dụ quen thuộc về virus RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tiêu cực bao gồm các virus gây bệnh sởi, quai bị, bệnh dại và cúm (xem Hình 26.23 A). CÁC VI-RÚT RNA CHUỘT ĐƠN GIÁC DƯƠNG Bộ gen của một loại virus RNA chuỗi đơn khác được cấu tạo từ RNA cảm giác dương. Bộ gen có ý nghĩa tích cực đã được thiết lập để dịch mã; không cần sao chép bộ gen để tạo thành chuỗi bổ sung trước khi quá trình dịch mã protein có thể diễn ra. Virus RNA chuỗi đơn dương tính (xem Hình 26.23B) là loại virus phong phú và đa dạng nhất. Hầu hết các loại virus gây bệnh cho cây trồng đều thuộc nhóm này. Những virus này tiêu diệt các mảng tế bào trên lá hoặc thân cây, để lại các tế bào sống giữa một mảng mô chết bị đổi màu (đặt tên cho chúng là virus khảm hoặc đốm; Hình 26.24). Các loại virus khác trong nhóm này lây nhiễm vi khuẩn, nấm và động vật.Các bệnh ở người do virus RNA chuỗi đơn dương tính gây ra bao gồm bệnh bại liệt, viêm gan C và cảm lạnh thông thường. Điều này cũng đúng với các nhóm vi-rút được xác định theo chức năng khác, những tế bào lá này bị vi-rút khảm giết chết. _ / 26.24 Virus khảm là một vấn đề đối với nông nghiệp Khảm, hay còn gọi là "lốm đốm" virus là loại virus đa dạng nhất. Chiếc lá này là từ một cây táo bị nhiễm virus khảm. virus dường như đã tiến hóa nhiều lần trên cây sự sống từ các nhóm tổ tiên tế bào khác nhau. NGUYÊN NHÂN RNA RETROVI Các retrovirus RNA được biết đến nhiều nhất là nhóm bao gồm các virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV; xem Hình 26.23C). Giống như hai loại virus trước, retrovirus RNA có bộ gen bao gồm RNA chuỗi đơn và có thể tiến hóa dưới dạng các thành phần tế bào thoát ra ngoài. Retrovirus được đặt tên như vậy vì chúng tự tái tạo bằng cách phiên mã ngược. Khi retrovirus xâm nhập vào nhân của vật chủ là động vật có xương sống, enzyme sao chép ngược của virus sẽ tạo ra DNA bổ sung (cDNA) từ bộ gen RNA của virus, sau đó sao chép cDNA chuỗi đơn đó để tạo ra DNA chuỗi kép. Một enzyme được mã hóa khác của virus, được gọi là integrase, xúc tác sự tích hợp đoạn DNA sợi kép mới của virus vào bộ gen của vật chủ. Bộ gen của virus sau đó được sao chép cùng với DNA của tế bào chủ; DNA retrovirus tích hợp được gọi là provirus. Retrovirus chỉ được biết là lây nhiễm ở động vật có xương sống, mặc dù các yếu tố gen giống với các phần của các loại virus này là thành phần của bộ gen của nhiều loại sinh vật, bao gồm vi khuẩn, thực vật và nhiều động vật. Một số retrovirus có liên quan đến nhiều dạng ung thư khác nhau, vì các tế bào bị nhiễm các loại virus này có khả năng trải qua quá trình nhân lên không kiểm soát được. VI-RÚT ARN sợi kép Các vi-rút ARN sợi đôi có thể đã tiến hóa nhiều lần từ tổ tiên ARN sợi đơn - hoặc có lẽ ngược lại. Những loại virus này, không có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau, lây nhiễm vào các sinh vật từ khắp cây sự sống. Nhiều bệnh thực vật là do virus RNA sợi đôi gây ra. Các loại virus khác thuộc loại này gây ra nhiều trường hợp tiêu chảy ở trẻ sơ sinh. Một số virus DNA có thể đã tiến hóa từ các sinh vật tế bào bị suy giảm. Một loại virus khác bao gồm các virus có bộ gen DNA chuỗi kép (xem Hình 26.23D-F). Nhóm này gần như chắc chắn là đa ngành (có nhiều nguồn gốc độc lập). Nhiều phage phổ biến lây nhiễmvirus dường như đã tiến hóa nhiều lần trên cây sự sống từ các nhóm tổ tiên tế bào khác nhau. NGUYÊN NHÂN RNA RETROVI Các retrovirus RNA được biết đến nhiều nhất là nhóm bao gồm các virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV; xem Hình 26.23C). Giống như hai loại virus trước, retrovirus RNA có bộ gen bao gồm RNA chuỗi đơn và có thể tiến hóa dưới dạng các thành phần tế bào thoát ra ngoài. Retrovirus được đặt tên như vậy vì chúng tự tái tạo bằng cách phiên mã ngược. Khi retrovirus xâm nhập vào nhân của vật chủ là động vật có xương sống, enzyme sao chép ngược của virus sẽ tạo ra DNA bổ sung (cDNA) từ bộ gen RNA của virus, sau đó sao chép cDNA chuỗi đơn đó để tạo ra DNA chuỗi kép. Một enzyme được mã hóa khác của virus, được gọi là integrase, xúc tác sự tích hợp đoạn DNA sợi kép mới của virus vào bộ gen của vật chủ. Bộ gen của virus sau đó được sao chép cùng với DNA của tế bào chủ; DNA retrovirus tích hợp được gọi là provirus. Retrovirus chỉ được biết là lây nhiễm ở động vật có xương sống, mặc dù các yếu tố gen giống với các phần của các loại virus này là thành phần của bộ gen của nhiều loại sinh vật, bao gồm vi khuẩn, thực vật và nhiều động vật. Một số retrovirus có liên quan đến nhiều dạng ung thư khác nhau, vì các tế bào bị nhiễm các loại virus này có khả năng trải qua quá trình nhân lên không kiểm soát được. VI-RÚT ARN sợi kép Các vi-rút ARN sợi đôi có thể đã tiến hóa nhiều lần từ tổ tiên ARN sợi đơn - hoặc có lẽ ngược lại. Những loại virus này, không có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau, lây nhiễm vào các sinh vật từ khắp cây sự sống. Nhiều bệnh thực vật là do virus RNA sợi đôi gây ra. Các loại virus khác thuộc loại này gây ra nhiều trường hợp tiêu chảy ở trẻ sơ sinh. Một số virus DNA có thể đã tiến hóa từ các sinh vật tế bào bị suy giảm. Một loại virus khác bao gồm các virus có bộ gen DNA chuỗi kép (xem Hình 26.23D-F). Nhóm này gần

như chắc chắn là đa ngành (có nhiều nguồn gốc độc lập). Nhiều phage phổ biến lây nhiễmvirus dường như đã tiến hóa nhiều lần trên cây sự sống từ các nhóm tổ tiên tế bào khác nhau. NGUYÊN NHÂN RNA RETROVI Các retrovirus RNA được biết đến nhiều nhất là nhóm bao gồm các virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV; xem Hình 26.23C). Giống như hai loại virus trước, retrovirus RNA có bộ gen bao gồm RNA chuỗi đơn và có thể tiến hóa dưới dạng các thành phần tế bào thoát ra ngoài. Retrovirus được đặt tên như vậy vì chúng tự tái tạo bằng cách phiên mã ngược. Khi retrovirus xâm nhập vào nhân của vật chủ là động vật có xương sống, enzyme sao chép ngược của virus sẽ tạo ra DNA bổ sung (cDNA) từ bộ gen RNA của virus, sau đó sao chép cDNA chuỗi đơn đó để tạo ra DNA chuỗi kép. Một enzyme được mã hóa khác của virus, được gọi là integrase, xúc tác sự tích hợp đoạn DNA sợi đôi mới của virus vào bộ gen của vật chủ. Bộ gen của virus sau đó được sao chép cùng với DNA của tế bào chủ; DNA retrovirus tích hợp được gọi là provirus. Retrovirus chỉ được biết là lây nhiễm ở động vật có xương sống, mặc dù các yếu tố gen giống với các phần của các loại virus này là thành phần của bộ gen của nhiều loại sinh vật, bao gồm vi khuẩn, thực vật và nhiều động vật. Một số retrovirus có liên quan đến nhiều dạng ung thư khác nhau, vì các tế bào bị nhiễm các loại virus này có khả năng trải qua quá trình nhân lên không kiểm soát được. VI-RÚT ARN sợi kép Các vi-rút ARN sợi đôi có thể đã tiến hóa nhiều lần từ tổ tiên ARN sợi đơn - hoặc có lẽ ngược lại. Những loại virus này, không có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau, lây nhiễm vào các sinh vật từ khắp cây sự sống. Nhiều bệnh thực vật là do virus RNA sợi đôi gây ra. Các loại virus khác thuộc loại này gây ra nhiều trường hợp tiêu chảy ở trẻ sơ sinh. Một số virus DNA có thể đã tiến hóa từ các sinh vật tế bào bị suy giảm. Một loại virus khác bao gồm các virus có bộ gen DNA chuỗi kép (xem Hình 26.23D-F). Nhóm này gần như chắc chắn là đa ngành (có nhiều nguồn gốc độc lập). Nhiều phage phổ biến lây nhiễmRetrovirus chỉ được biết là lây nhiễm ở động vật có xương sống, mặc dù các yếu tố gen giống với các phần của các loại virus này là thành phần của bộ gen của nhiều loại sinh vật, bao gồm vi khuẩn, thực vật và nhiều động vật. Một số retrovirus có liên quan đến nhiều dạng ung thư khác nhau, vì các tế bào bị nhiễm các loại virus này có khả năng trải qua quá trình nhân lên không kiểm soát được. VI-RÚT ARN sợi kép Các vi-rút ARN sợi đôi có thể đã tiến hóa nhiều lần từ tổ tiên ARN sợi đơn - hoặc có lẽ ngược lại. Những loại virus này, không có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau, lây nhiễm vào các sinh vật từ khắp cây sự sống. Nhiều bệnh thực vật là do virus RNA sợi đôi gây ra. Các loại virus khác thuộc loại này gây ra nhiều trường hợp tiêu chảy ở trẻ sơ sinh. Một số virus DNA có thể đã tiến hóa từ các sinh vật tế bào bị suy giảm. Một loại virus khác bao gồm các virus có bộ gen DNA chuỗi kép (xem Hình 26.23D-F). Nhóm này gần như chắc chắn là đa ngành (có nhiều nguồn gốc độc lập). Nhiều phage phổ biến lây nhiễmRetrovirus chỉ được biết là lây nhiễm ở động vật có xương sống, mặc dù các yếu tố gen giống với các phần của các loại virus này là thành phần của bộ gen của nhiều loại sinh vật, bao gồm vi khuẩn, thực vật và nhiều động vật. Một số retrovirus có liên quan đến nhiều dạng ung thư khác nhau, vì các tế bào bị nhiễm các loại virus này có khả năng trải qua quá trình nhân lên không kiểm soát được. VI-RÚT ARN sợi kép Các vi-rút ARN sợi đôi có thể đã tiến hóa nhiều lần từ tổ tiên ARN sợi đơn - hoặc có lẽ ngược lại. Những loại virus này, không có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau, lây nhiễm vào các sinh vật từ khắp cây sự sống. Nhiều bệnh thực vật là do virus RNA sợi đôi gây ra. Các loại virus khác thuộc loại này gây ra nhiều trường hợp tiêu chảy ở trẻ sơ sinh. Một số virus DNA có thể đã tiến hóa từ các sinh vật tế bào bị suy giảm. Một loại virus khác bao gồm các virus có bộ gen DNA chuỗi kép (xem Hình 26.23D-F). Nhóm này gần như chắc chắn là đa ngành (có nhiều nguồn gốc độc lập). Nhiều phage phổ biến lây nhiễm

26.4 Virus có liên quan như thế nào đến tính đa dạng và sinh thái của sự sống? Vi khuẩn 545 là vi rút DNA sợi kép, cũng như vi rút gây bệnh đậu mùa và mụn rộp ở người. Một số nhà sinh vật học nghĩ rằng ít nhất một số virus DNA có thể đại diện cho các sinh vật ký sinh bị suy giảm mạnh, đã mất cấu trúc tế bào cũng như khả năng tồn tại như những loài sống tự do. Ví dụ, mimivirus, một số virus DNA lớn nhất (xem Hình 26.23F), có bộ gen vượt quá một triệu cặp DNA cơ bản mã hóa hơn 900 protein. Bộ gen này có kích thước tương tự bộ gen của nhiều vi khuẩn ký sinh và lớn gấp đôi bộ gen của vi khuẩn nhỏ nhất (Hình 26.25). Các phân tích phát sinh loài của các virus DNA này cho thấy chúng đã tiến hóa nhiều lần từ các sinh vật tế bào. Hơn nữa, sự tái tổ hợp giữa các loại virus khác nhau có thể đã cho phép trao đổi các mô-đun di truyền khác nhau, làm phức tạp thêm lịch sử và nguồn gốc của các loại virus này. Bộ gen của động vật có xương sống chứa retrovirus nội sinh Khi giới thiệu các retrovirus RNA, chúng tôi lưu ý rằng chúng chèn bộ gen của chúng vào bộ gen của vật

chủ là động vật có xương sống. Khi các bộ gen retrovirus hợp nhất này tiến hóa theo thời gian, nhiều bộ gen trở thành bản sao không có chức năng và không còn được biểu hiện dưới dạng virus chức năng. Những trình tự này có thể cung cấp hồ sơ về các bệnh nhiễm virus cổ xưa đã gây bệnh cho tổ tiên chúng ta. Ví dụ, con người mang khoảng 100.000 mảnh retrovirus nội sinh trong bộ gen của chúng ta. Những đoạn này chiếm khoảng 8% DNA của chúng ta - một phần lớn hơn đáng kể trong bộ gen của chúng ta so với phần bao gồm tất cả các gen mã hóa protein (khoảng 1,2% bộ gen của chúng ta). Năm 2006, một nhà sinh vật học người Pháp tên là Thierry Heidmann đã kiểm tra các biến thể của một loại retrovirus nội sinh như vậy ở một số người khác nhau. Ông lý luận rằng mỗi trình tự này có thể chứa một số lượng nhỏ những thay đổi so với trình tự ban đầu. Nếu vậy, thì sự đồng thuận của các biến thể có thể giống với trình tự chức năng ban đầu của một retrovirus. Heidmann đã xây dựng trình tự đồng thuận trong phòng thí nghiệm và đưa nó vào tế bào người trong quá trình nuôi cấy. Các tế bào nuôi cấy tạo ra các retrovirus chức năng, sau đó có thể lây nhiễm sang các tế bào khác. Heidmann đặt tên cho loại virus được tái tạo này là "Phoenix" sau con chim thần thoại sống lại từ cõi chết. Kể từ đó, các nhà sinh học đã phục hồi các retrovirus khác từ bộ gen của chúng ta, sau đó họ đã xác định và nghiên cứu các gen mà tế bào của chúng ta sử dụng để vô hiệu hóa các chuỗi retrovirus này và ngăn chúng tạo ra các virus chức năng. Bằng cách này, chúng ta bắt đầu hiểu được cơ thể chúng ta chống lại nhiễm trùng retrovirus như thế nào. Mặc dù nhiều đoạn retrovirus nội sinh trong bộ gen của chúng ta đại diện cho các "trình tự ma" không có chức năng; trong một số trường hợp, chúng tôi dường như đã rút ra được các chức năng mới từ các chuỗi retrovirus thu được. Ví dụ, khi bào thai đang phát triển hình thành nhau thai, các tế bào ở lớp ngoài của nhau thai sẽ hợp nhất với nhau.Sự hợp nhất này được thực hiện bằng sự biểu hiện của một protein trên bề mặt tế bào, cho phép các tế bào gắn kết và hợp nhất với nhau. Protein chịu trách nhiệm cho phản ứng tổng hợp này được mã hóa theo trình tự retrovirus nội sinh. Do đó, động vật có xương sống dường như đã tiếp nhận một số lượng gen mã hóa protein quan trọng. 26,25 Mimivirus có bộ gen có kích thước tương tự như bộ gen của nhiều loại vi khuẩn ký sinh. Bộ gen của Acanthamoeba polyphaga mimivirus chứa 1.181.404 cặp bazơ và bao gồm 91 gen mã hóa protein. Quan sát này phù hợp với giả thuyết rằng loại virus này tiến hóa từ một loại vi khuẩn ký sinh. chức năng từ bộ gen retrovirus được đưa vào trong quá trình lây nhiễm cổ xưa. Virus có thể được sử dụng để chống nhiễm trùng do vi khuẩn Mặc dù một số loại virus gây ra những căn bệnh nguy hiểm, nhưng một số loại virus khác đã được sử dụng để chống lại bệnh tật. Hầu hết các bệnh do vi khuẩn ngày nay đều được điều trị bằng kháng sinh. Nhưng thuốc kháng sinh lần đầu tiên được phát hiện vào những năm 1930 và chúng không được sử dụng rộng rãi để điều trị các bệnh do vi khuẩn cho đến những năm 1940; Thuốc kháng sinh không có sẵn trong Thế chiến thứ nhất, khi các bệnh nhiễm trùng do vi khuẩn hoành hành trên chiến trường. Các vết thương trên chiến trường thường bị nhiễm trùng do vi khuẩn và nếu không có thuốc kháng sinh, những bệnh nhiễm trùng này thường dẫn đến mất tay chân và tính mạng. Trong khi cố gắng tìm cách chống lại vấn đề này, một bác sĩ tên là Felix d'Herelle đã phát hiện ra bằng chứng đầu tiên về việc virus tấn công vi khuẩn. Ông đặt tên cho những loại virus này là thể thực khuẩn, hay "kẻ ăn vi khuẩn". d'Herelle đã chiết xuất vi khuẩn từ phân của bệnh nhân bị nhiễm bệnh. Sau đó, ông sử dụng những chất chiết xuất này để điều trị cho những bệnh nhân bị nhiễm trùng do vi khuẩn chết người, bao gồm bệnh lỵ, bệnh tả và bệnh dịch hạch. Thực hành này được gọi là liệu pháp thể thực khuẩn. Sau chiến tranh, liệu pháp thể thực khuẩn được sử dụng rộng rãi trong công chúng để điều trị nhiễm trùng da và ruột do vi khuẩn. HjjSJE Vào Media Clip 26.3 Thực khuẩn thể tấn công E. coli SiiSE Lifel 0e.com/mc26. 3 Liệu pháp thể thực khuẩn hầu hết đã được thay thế bằng việc sử dụng kháng sinh vào những năm 1930 và 1940 khi các bác sĩ ngày càng lo ngại về việc điều trị bệnh nhân bằng virus sống. Liệu pháp thể thực khuẩn tiếp tục được sử dụng ở Liên Xô nhưng phần lớn đã biến mất khỏi thực hành y học phương Tây. Tuy nhiên, ngày nay, nhiều loại kháng sinh đang mất dần hiệu quả do mầm bệnh vi khuẩn tiến triển đề kháng với các loại thuốc này. Liệu pháp thực khuẩn một lần nữa lại là một lĩnh vực nghiên cứu tích cực và có khả năng thực khuẩn sẽ ngày càng trở nên quan trọng như vũ khí chống lại các bệnh do vi khuẩn. Một ưu điểm mà thực khuẩn thể có thể có hơn25 Mimivirus có bộ gen có kích thước tương tự bộ gen của nhiều loại vi khuẩn ký sinh Bộ gen của Acanthamoeba polyphaga mimivirus chứa 1.181.404 cặp bazơ và bao gồm 91 gen mã hóa protein. Quan sát này phù hợp với giả thuyết rằng loại virus này tiến hóa từ một loại vi khuẩn ký sinh. chức năng từ bộ gen retrovirus được đưa vào trong quá trình lây nhiễm cổ xưa. Virus có thể được sử dụng để chống nhiễm trùng do vi khuẩn Mặc dù một số loại virus gây ra những căn bệnh nguy hiểm, nhưng một số loại virus khác đã

được sử dụng để chống lại bệnh tật. Hầu hết các bệnh do vi khuẩn ngày nay đều được điều trị bằng kháng sinh. Nhưng thuốc kháng sinh lần đầu tiên được phát hiện vào những năm 1930 và chúng không được sử dụng rộng rãi để điều trị các bệnh do vi khuẩn cho đến những năm 1940; Thuốc kháng sinh không có sẵn trong Thế chiến thứ nhất, khi các bệnh nhiễm trùng do vi khuẩn hoành hành trên chiến trường. Các vết thương trên chiến trường thường bị nhiễm trùng do vi khuẩn và nếu không có thuốc kháng sinh, những bệnh nhiễm trùng này thường dẫn đến mất tay chân và tính mạng. Trong khi cố gắng tìm cách chống lại vấn đề này, một bác sĩ tên là Felix d'Herelle đã phát hiện ra bằng chứng đầu tiên về việc virus tấn công vi khuẩn. Ông đặt tên cho những loại virus này là thể thực khuẩn, hay "kẻ ăn vi khuẩn". d'Herelle đã chiết xuất vi khuẩn từ phân của bệnh nhân bị nhiễm bệnh. Sau đó, ông sử dụng những chất chiết xuất này để điều trị cho những bệnh nhân bị nhiễm trùng do vi khuẩn chết người, bao gồm bệnh lỵ, bệnh tả và bệnh dịch hạch. Thực hành này được gọi là liệu pháp thể thực khuẩn. Sau chiến tranh, liệu pháp thể thực khuẩn được sử dụng rộng rãi trong công chúng để điều trị nhiễm trùng da và ruột do vi khuẩn. HjjSJE Vào Media Clip 26.3 Thực khuẩn thể tấn công E. coli SiiSE Lifel 0e.com/mc26. 3 Liệu pháp thể thực khuẩn hầu hết đã được thay thế bằng việc sử dụng kháng sinh vào những năm 1930 và 1940 khi các bác sĩ ngày càng lo ngại về việc điều trị bệnh nhân bằng virus sống. Liệu pháp thể thực khuẩn tiếp tục được sử dụng ở Liên Xô nhưng phần lớn đã biến mất khỏi thực hành y học phương Tây. Tuy nhiên, ngày nay, nhiều loại kháng sinh đang mất dần hiệu quả do mầm bệnh vi khuẩn tiến triển đề kháng với các loại thuốc này. Liệu pháp thể thực khuẩn một lần nữa lại là một lĩnh vực nghiên cứu sôi động và có khả năng là thể thực khuẩn sẽ ngày càng trở nên quan trọng như một vũ khí chống lại các bệnh do vi khuẩn. Một ưu điểm mà thực khuẩn thể có thể có hơn25 Mimivirus có bộ gen có kích thước tương tự bộ gen của nhiều loại vi khuẩn ký sinh Bộ gen của Acanthamoeba polyphaga mimivirus chứa 1.181.404 cặp bazơ và bao gồm 91 gen mã hóa protein. Quan sát này phù hợp với giả thuyết rằng loại virus này tiến hóa từ một loại vi khuẩn ký sinh. chức năng từ bộ gen retrovirus được đưa vào trong quá trình lây nhiễm cổ xưa. Virus có thể được sử dụng để chống nhiễm trùng do vi khuẩn Mặc dù một số loại virus gây ra những căn bệnh nguy hiểm, nhưng một số loại virus khác đã được sử dụng để chống lại bệnh tật. Hầu hết các bệnh do vi khuẩn ngày nay đều được điều trị bằng kháng sinh. Nhưng thuốc kháng sinh lần đầu tiên được phát hiện vào những năm 1930 và chúng không được sử dụng rộng rãi để điều trị các bệnh do vi khuẩn cho đến những năm 1940; Thuốc kháng sinh không có sẵn trong Thế chiến thứ nhất, khi các bệnh nhiễm trùng do vi khuẩn hoành hành trên chiến trường. Các vết thương trên chiến trường thường bị nhiễm trùng do vi khuẩn và nếu không có thuốc kháng sinh, những bệnh nhiễm trùng này thường dẫn đến mất tay chân và tính mạng. Trong khi cố gắng tìm cách chống lại vấn đề này, một bác sĩ tên là Felix d'Herelle đã phát hiện ra bằng chứng đầu tiên về việc virus tấn công vi khuẩn. Ông đặt tên cho những loại virus này là thể thực khuẩn, hay "kẻ ăn vi khuẩn". d'Herelle đã chiết xuất vi khuẩn từ phân của bệnh nhân bị nhiễm bệnh. Sau đó, ông sử dụng những chất chiết xuất này để điều trị cho những bệnh nhân bị nhiễm trùng do vi khuẩn chết người, bao gồm bệnh lỵ, bệnh tả và bệnh dịch hạch. Thực hành này được gọi là liệu pháp thể thực khuẩn. Sau chiến tranh, liệu pháp thể thực khuẩn được sử dụng rộng rãi trong công chúng để điều trị nhiễm trùng da và ruột do vi khuẩn. HjjSJE Vào Media Clip 26.3 Thực khuẩn thể tấn công E. coli SiiSE Lifel 0e.com/mc26. 3 Liệu pháp thể thực khuẩn hầu hết đã được thay thế bằng việc sử dụng kháng sinh vào những năm 1930 và 1940 khi các bác sĩ ngày càng lo ngại về việc điều trị bệnh nhân bằng virus sống. Liệu pháp thể thực khuẩn tiếp tục được sử dụng ở Liên Xô nhưng phần lớn đã biến mất khỏi thực hành y học phương Tây. Tuy nhiên, ngày nay, nhiều loại kháng sinh đang mất dần hiệu quả do mầm bệnh vi khuẩn tiến triển đề kháng với các loại thuốc này. Liệu pháp thể thực khuẩn một lần nữa lại là một lĩnh vực nghiên cứu sôi động và có khả năng là thể thực khuẩn sẽ ngày càng trở nên quan trọng như một vũ khí chống lại các bệnh do vi khuẩn. Một ưu điểm mà thực khuẩn thể có thể có hơnkhi sự lây nhiễm vi khuẩn hoành hành trên chiến trường. Các vết thương trên chiến trường thường bị nhiễm trùng do vi khuẩn và nếu không có thuốc kháng sinh, những bệnh nhiễm trùng này thường dẫn đến mất tay chân và tính mạng. Trong khi cố gắng tìm cách chống lại vấn đề này, một bác sĩ tên là Felix d'Herelle đã phát hiện ra bằng chứng đầu tiên về việc virus tấn công vi khuẩn. Ông đặt tên cho những loại virus này là thể thực khuẩn, hay "kẻ ăn vi khuẩn". d'Herelle đã chiết xuất vi khuẩn từ phân của bệnh nhân bị nhiễm bệnh. Sau đó, ông sử dụng những chất chiết xuất này để điều trị cho những bệnh nhân bị nhiễm trùng do vi khuẩn chết người, bao gồm bệnh lỵ, bệnh tả và bệnh dịch hạch. Thực hành này được gọi là liệu pháp thể thực khuẩn. Sau chiến tranh, liệu pháp thể thực khuẩn được sử dụng rộng rãi trong công chúng để điều trị nhiễm trùng da và ruột do vi khuẩn. HjjSJE

Vào Media Clip 26.3 Thực khuẩn thể tấn công E. coli SiiSE Lifel 0e.com/mc26. 3 Liệu pháp thể thực khuẩn hầu hết đã được thay thế bằng việc sử dụng kháng sinh vào những năm 1930 và 1940 khi các bác sĩ ngày càng lo ngại về việc điều trị bệnh nhân bằng virus sống. Liệu pháp thể thực khuẩn tiếp tục được sử dụng ở Liên Xô nhưng phần lớn đã biến mất khỏi thực hành y học phương Tây. Tuy nhiên, ngày nay, nhiều loại kháng sinh đang mất dần hiệu quả do mầm bệnh vi khuẩn tiến triển đề kháng với các loại thuốc này. Liệu pháp thể thực khuẩn một lần nữa lại là một lĩnh vực nghiên cứu sôi động và có khả năng là thể thực khuẩn sẽ ngày càng trở nên quan trọng như một vũ khí chống lại các bệnh do vi khuẩn. Một ưu điểm mà thực khuẩn thể có thể có hơnkhi sự lây nhiễm vi khuẩn hoành hành trên chiến trường. Các vết thương trên chiến trường thường bị nhiễm trùng do vi khuẩn và nếu không có thuốc kháng sinh, những bệnh nhiễm trùng này thường dẫn đến mất tay chân và tính mạng. Trong khi cố gắng tìm cách chống lại vấn đề này, một bác sĩ tên là Felix d'Herelle đã phát hiện ra bằng chứng đầu tiên về việc virus tấn công vi khuẩn. Ông đặt tên cho những loại virus này là thể thực khuẩn, hay "kẻ ăn vi khuẩn". d'Herelle đã chiết xuất vi khuẩn từ phân của bệnh nhân bị nhiễm bệnh. Sau đó, ông sử dụng những chất chiết xuất này để điều trị cho những bệnh nhân bị nhiễm trùng do vi khuẩn chết người, bao gồm bệnh lỵ, bệnh tả và bệnh dịch hạch. Thực hành này được gọi là liệu pháp thể thực khuẩn. Sau chiến tranh, liệu pháp thể thực khuẩn được sử dụng rộng rãi trong công chúng để điều trị nhiễm trùng da và ruột do vi khuẩn. HjjSJE Vào Media Clip 26.3 Thực khuẩn thể tấn công E. coli SiiSE Lifel 0e.com/mc26. 3 Liệu pháp thể thực khuẩn hầu hết đã được thay thế bằng việc sử dụng kháng sinh vào những năm 1930 và 1940 khi các bác sĩ ngày càng lo ngại về việc điều trị bệnh nhân bằng virus sống. Liệu pháp thể thực khuẩn tiếp tục được sử dụng ở Liên Xô nhưng phần lớn đã biến mất khỏi thực hành y học phương Tây. Tuy nhiên, ngày nay, nhiều loại kháng sinh đang mất dần hiệu quả do mầm bệnh vi khuẩn tiến triển đề kháng với các loại thuốc này. Liệu pháp thể thực khuẩn một lần nữa lại là một lĩnh vực nghiên cứu sôi động và có khả năng là thể thực khuẩn sẽ ngày càng trở nên quan trọng như một vũ khí chống lại các bệnh do vi khuẩn. Một ưu điểm mà thực khuẩn thể có thể có hơn

546 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút Thuốc kháng sinh, giống như vi khuẩn, thực khuẩn có thể tiến hóa. Khi vi khuẩn tiến hóa để đề kháng với một chủng thực khuẩn, các nhà sinh học có thể chọn lọc các chủng thực khuẩn mới vẫn giữ được hiệu quả chống lại mầm bệnh. Bằng cách này, các nhà sinh học đang sử dụng sự hiểu biết của họ về quá trình tiến hóa để chống lại vấn đề vi khuẩn kháng thuốc kháng sinh. Virus được tìm thấy khắp sinh quyển Khi các nhà sinh học học cách tìm kiếm và nhận biết virus, họ phát hiện ra rằng chúng xuất hiện với số lượng rất nhiều ở hầu hết mọi nơi chúng ta nhìn thấy trên Trái đất. Ví dụ, chúng có rất nhiều ở khắp các đại dương trên thế giới, ước tính có khoảng 1030 loại virus riêng lẻ trong môi trường biển. Điều này có nghĩa là số lượng virus trong đại dương nhiều hơn khoảng 15 lần so với số lượng sinh vật tế bào, bao gồm tất cả vi khuẩn, vi khuẩn cổ và sinh vật nhân chuẩn cộng lại. Nhiều loại virus trong số này là thực khuẩn và chúng có ảnh hưởng to lớn đến hệ sinh thái đại dương. Mỗi ngày, khoảng một nửa số vi khuẩn trong đại dương bị virus tiêu diệt. Những đợt bùng phát vi khuẩn khổng lồ ở biển, chẳng hạn như đợt bùng phát vi khuẩn Vibrio tạo ra biển sữa được mô tả ở phần mở đầu của chương này, không tồn tại lâu vì sự bùng phát vi rút sẽ sớm diễn ra sau đợt bùng phát vi khuẩn ban đầu. Khi số lượng vi khuẩn tăng lên, chúng bắt đầu tiêu diệt vi khuẩn nhanh hơn khả năng sinh sản của vi khuẩn. Một loài Vibrio khác gây bệnh tả ở người, và dịch tả cũng giảm dần khi các thể thực khuẩn gia tăng và kiểm soát sự bùng nổ dân số Vibrio này. Nhiều chu trình dinh dưỡng, chẳng hạn như chu trình carbon (xem Phần 58.3), bị ảnh hưởng mạnh mẽ bởi quần thể virus. Vi khuẩn quang hợp và tảo tạo ra khoảng một nửa lượng oxy trong bầu khí quyển Trái đất. Trong quá trình quang hợp, những sinh vật này cũng hấp thụ carbon dioxide, chúng sử dụng để tạo ra các hợp chất carbon hữu cơ. Khi những sinh vật quang hợp này bị virus giết chết, phần còn lại của chúng sẽ lắng xuống đáy đại dương. Những tàn tích này là nguồn chính của trữ lượng dầu khổng lồ nằm dưới trầm tích đại dương. Sự tăng trưởng và chết đi liên tục của các sinh vật quang hợp này phần lớn được kiểm soát bởi virus. Do tầm quan trọng của chúng trong việc kiểm soát các quần thể này, virus có tác động to lớn đến khí hậu và hệ sinh thái của Trái đất. RECAP Virus rất đa dạng và dường như đã tiến hóa độc lập với nhiều sinh vật tế bào khác nhau trong mỗi nhóm sự sống chính. Một số virus dường như đã tiến hóa từ các thành phần thoát ra ngoài của sinh vật tế bào, trong khi các loại virus khác có thể tiến hóa từ tổ tiên tế bào ký sinh. “Tại sao rất khó để đặt virus một cách chính xác vào cây sự sống? Xem trang. 543 – Hai giả thuyết chính về nguồn gốc virus là gì?

Xem trang 544-545 â€¢ Làm thế nào có thể sử dụng virus để điều trị một số bệnh ở người? Xem trang 545-546 – Một số cách mà vi-rút có thể ảnh hưởng đến hệ sinh thái Trái đất là gì? Xem trang.546 Tốt nhất nên xem vi-rút là "sản phẩm phụ" từ các nhánh khác nhau trên cây sự sống - đôi khi tiến hóa độc lập với bộ gen của tế bào, đôi khi kết hợp lại với chúng. Một cách để nghĩ về virus là "vỏ cây" trên cây sự sống: một thành phần quan trọng trên toàn cây, nhưng không hoàn toàn giống các nhánh chính. Nhánh thứ ba trong số những nhánh chính đó – sinh vật nhân chuẩn – sẽ là trọng tâm của chúng ta trong phần còn lại của Phần 7. Sự phát quang sinh học mang lại lợi thế thích nghi nào cho vi khuẩn Vibrio? TRẢ LỜI Mặc dù những loài Vibrio biển này có thể sống độc lập nhưng chúng thực sự phát triển mạnh bên trong ruột của cá và các động vật biển khác. Bên trong cá, các tế bào Vibrio tự bám vào các mảnh thức ăn, bao gồm cả thực vật phù du và thường bị thải ra biển dưới dạng chất thải. Làm thế nào họ có thể quay trở lại môi trường ưa thích của họ? Ánh sáng phát quang sinh học được tạo ra bởi một đàn Vibrio sống tự do dày đặc phát triển trên thực vật phù du thu hút cá, chúng tiêu thụ thực vật phù du và do đó ăn vi khuẩn - đưa vi khuẩn vào cá vật chủ mới. Margaret McFall-Ngai và các đồng nghiệp của cô đã nghiên cứu một loài Vibrio phát quang sinh học, V. fischeri, trong đó mối quan hệ cộng sinh với loài mực ống đuôi cụt Hawaii (Euprymna scolopes) đã phát triển. Hóa chất được sản xuất bởi phôi mực đang phát triển đặc biệt là "tuyển dụng" V. fischeri từ nước biển xung quanh. Sau đó, vi khuẩn ưu tiên di chuyển đến các mô cụ thể để phát triển thành "cơ quan ánh sáng" phát quang sinh học; trong bụng mực trưởng thành (Hình 26.26). Mực trưởng thành nhỏ (dài khoảng 3 cm) kiếm ăn khi trôi nổi gần mặt biển vào ban đêm. Ánh sáng dịu nhẹ do vi khuẩn phát quang sinh học tạo ra bắt chước ánh trăng phía trên, vì vậy mực ít bị phát hiện bởi những kẻ săn mồi tiềm năng đang tấn công chúng từ bên dưới. 26.26 Cộng sinh vi khuẩn phát quang sinh học Vi khuẩn Vibrio trong cơ quan ánh sáng phát ra phát quang sinh học hướng xuống dưới khi mực ống Hawaiian nổi gần bề mặt đại dương để kiếm ăn. Vào ban đêm, điều này cho phép mực hòa vào ánh trăng hoặc ánh sao thay vì trở thành mục tiêu cho kẻ săn mồi từ bên dưới.Làm thế nào họ có thể quay trở lại môi trường ưa thích của họ? Ánh sáng phát quang sinh học được tạo ra bởi một đàn Vibrio sống tự do dày đặc phát triển trên thực vật phù du thu hút cá, chúng tiêu thụ thực vật phù du và do đó ăn vi khuẩn - đưa vi khuẩn vào cá vật chủ mới. Margaret McFall-Ngai và các đồng nghiệp của cô đã nghiên cứu một loài Vibrio phát quang sinh học, V. fischeri, trong đó mối quan hệ cộng sinh với loài mực ống đuôi cụt Hawaii (Euprymna scolopes) đã phát triển. Hóa chất được sản xuất bởi phôi mực đang phát triển đặc biệt là "tuyển dụng" V. fischeri từ nước biển xung quanh. Sau đó, vi khuẩn ưu tiên di chuyển đến các mô cụ thể để phát triển thành "cơ quan ánh sáng" phát quang sinh học; trong bụng mực trưởng thành (Hình 26.26). Mực trưởng thành nhỏ (dài khoảng 3 cm) kiếm ăn khi trôi nổi gần mặt biển vào ban đêm. Ánh sáng dịu nhẹ do vi khuẩn phát quang sinh học tạo ra bắt chước ánh trăng phía trên, vì vậy mực ít bị phát hiện bởi những kẻ săn mồi tiềm năng đang tấn công chúng từ bên dưới. 26.26 Cộng sinh vi khuẩn phát quang sinh học Vi khuẩn Vibrio trong cơ quan ánh sáng phát ra phát quang sinh học hướng xuống dưới khi mực ống Hawaiian nổi gần bề mặt đại dương để kiếm ăn. Vào ban đêm, điều này cho phép mực hòa vào ánh trăng hoặc ánh sao thay vì trở thành mục tiêu cho kẻ săn mồi từ bên dưới.Làm thế nào họ có thể quay trở lại môi trường ưa thích của họ? Ánh sáng phát quang sinh học được tạo ra bởi một đàn Vibrio sống tự do dày đặc phát triển trên thực vật phù du thu hút cá, chúng tiêu thụ thực vật phù du và do đó ăn vi khuẩn - đưa vi khuẩn vào cá vật chủ mới. Margaret McFall-Ngai và các đồng nghiệp của cô đã nghiên cứu một loài Vibrio phát quang sinh học, V. fischeri, trong đó mối quan hệ cộng sinh với loài mực ống đuôi cụt Hawaii (Euprymna scolopes) đã phát triển. Hóa chất được sản xuất bởi phôi mực đang phát triển đặc biệt là "tuyển dụng" V. fischeri từ nước biển xung quanh. Sau đó, vi khuẩn ưu tiên di chuyển đến các mô cụ thể để phát triển thành "cơ quan ánh sáng" phát quang sinh học; trong bụng mực trưởng thành (Hình 26.26). Mực trưởng thành nhỏ (dài khoảng 3 cm) kiếm ăn khi trôi nổi gần mặt biển vào ban đêm. Ánh sáng dịu nhẹ do vi khuẩn phát quang sinh học tạo ra bắt chước ánh trăng phía trên, vì vậy mực ít bị phát hiện bởi những kẻ săn mồi tiềm năng đang tấn công chúng từ bên dưới. 26.26 Cộng sinh vi khuẩn phát quang sinh học Vi khuẩn Vibrio trong cơ quan ánh sáng phát ra phát quang sinh học hướng xuống dưới khi mực ống Hawaiian nổi gần bề mặt đại dương để kiếm ăn. Vào ban đêm, điều này cho phép mực hòa vào ánh trăng hoặc ánh sao thay vì trở thành mục tiêu cho kẻ săn mồi từ bên dưới.

Tóm tắt chương 547 Prokaryote phù hợp ở đâu trong Cây sự sống? “Hai trong ba lĩnh vực của sự sống, Vi khuẩn và Archaea, là sinh vật nhân sơ. Chúng được phân biệt với Eukarya theo nhiều cách, bao gồm việc

thiếu nhân và các bào quan có màng bao bọc. Bảng đánh giá 26.1 â€¢ Sinh vật nhân chuẩn có liên quan đến cả vi khuẩn cổ và vi khuẩn và dường như có nguồn gốc thông qua quá trình nội cộng sinh giữa các thành viên của hai dòng dõi này. Tổ tiên chung cuối cùng của cả ba miền có lẽ đã sống cách đây khoảng 3 tỷ năm. Ôn lại Hình 26.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 26.1 â€¢ Vi khuẩn có thể được phân thành hai nhóm bằng phương pháp nhuộm Gram. Vi khuẩn gram âm có một khoảng ngoại chất giữa màng sinh chất và màng ngoài riêng biệt. Vi khuẩn gram dương có thành tế bào dày chứa lượng peptidoglycan nhiều gấp năm lần so với thành tế bào gram âm. Ôn lại Hình 26.2# HOẠT ĐỘNG 26.1 â€¢ Ba hình dạng vi khuẩn phổ biến nhất là cocci (hình cầu), trực khuẩn (hình que) và spirilla (xoắn ốc). Ôn lại Hình 26.3 – Phân loại phát sinh loài của sinh vật nhân sơ hiện nay chủ yếu dựa trên trình tự nucleotide của rRNA và các gen khác liên quan đến các quá trình cơ bản của tế bào. â € ¢ Mặc dù sự chuyển gen bên đã xảy ra trong suốt lịch sử tiến hóa của sinh vật nhân sơ, việc làm sáng tỏ nhiều khía cạnh của phát sinh chủng loại sinh vật nhân sơ vẫn có thể thực hiện được. Xem lại Hình 26.4 Tại sao Prokaryote lại đa dạng và phong phú? â € ¢ Prokaryote là sinh vật có số lượng nhiều nhất trên Trái đất. Các vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC thấp bao gồm mycoplasma, một trong những sinh vật tế bào nhỏ nhất từng được phát hiện. • Một số vi khuẩn Gram dương có hàm lượng GC cao tạo ra các loại kháng sinh quan trọng. â€¢ Vi khuẩn lam quang hợp giải phóng oxy vào khí quyển. Vi khuẩn lam có thể sống tự do dưới dạng tế bào đơn lẻ hoặc liên kết thành các khuẩn lạc đa bào. Ôn lại Hình 26.9 – Spirochetes có cấu trúc độc đáo gọi là sợi trục cho phép chúng di chuyển theo kiểu xoắn ốc. Ôn lại Hình 26.10 â€¢ Vi khuẩn proteobacteria bao gồm số lượng lớn nhất các loài vi khuẩn được biết đến. Các nhóm nhỏ hơn bao gồm vi khuẩn ưa nhiệt, vi khuẩn hadobacteria# và chlamydias. â€¢ Nhiều vi khuẩn cổ là những kẻ cực đoan. Ôn lại Hình 26.14 tóm tắt chương (26) â€¢ Các liên kết ether trong chuỗi hydrocarbon dài phân nhánh của lipid tạo nên màng tế bào là một dạng đồng hình của Archaea. Xem lại Hình 26.15 Prokaryote ảnh hưởng đến môi trường của chúng như thế nào? • Prokaryote hình thành các cộng đồng phức tạp, trong đó màng sinh học là một ví dụ. Ôn lại Hình 26.19 â€¢ Quá trình trao đổi chất của prokaryote rất đa dạng. Một số sinh vật nhân sơ là kỵ khí, một số khác là hiếu khí và một số khác nữa có thể chuyển đổi giữa các chế độ này. ™ Prokaryote rơi vào bốn loại dinh dưỡng rộng rãi: quang tự dưỡng, quang dị dưỡng # hóa tự dưỡng và hóa dị dưỡng. Ôn lại Bảng 26.2 â€¢ Prokaryote đóng vai trò quan trọng trong chu trình tuần hoàn các nguyên tố như nitơ, oxy, lưu huỳnh và cacbon. - Các cộng đồng vi khuẩn và vi khuẩn cổ đa dạng sống trên và trong hầu hết các loài động vật.Thành phần của các hệ vi sinh vật này thường gắn liền với sức khỏe của vật nuôi. Xem lại Hình 26.21 – Các định đề của Koch thiết lập các tiêu chí để phân loại một sinh vật là mầm bệnh. Tương đối ít vi khuẩn - và không có vi khuẩn cổ - được biết đến là mầm bệnh. Xem lại Hình 26.22 Virus có liên quan như thế nào đến tính đa dạng và hệ sinh thái của sự sống? ™ Virus đã tiến hóa nhiều lần từ nhiều nhóm sinh vật tế bào khác nhau. Chúng được đặt thành các nhóm theo cấu trúc bộ gen của chúng, nhưng những nhóm này không được cho là đại diện cho các đơn vị phân loại đơn ngành. Ôn lại Hình 26.23 â€¢ Một số virus có thể có nguồn gốc từ các thành phần thoát ra ngoài của sinh vật tế bào; những loài khác được cho là đã tiến hóa thành những loài ký sinh có mức độ suy giảm cao. Xem lại Hình 26.25 â€¢ Một phần lớn bộ gen của động vật có xương sống (bao gồm cả con người) bao gồm các phần còn sót lại của bộ gen retrovirus. “Thực khuẩn đã được sử dụng để điều trị các bệnh nhiễm trùng do vi khuẩn ở người. “Virus được tìm thấy ở hầu hết mọi môi trường trên Trái đất và có tác động rất lớn đến hệ sinh thái của hành tinh. SrinE] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is26 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Sự phân chia thế giới sống thành ba lĩnh vực a. dựa trên số lượng tế bào trong sinh vật của mỗi nhóm. b. chủ yếu dựa trên sự khác biệt lớn về hình thái giữa vi khuẩn cổ và vi khuẩn. c. nhấn mạnh tầm quan trọng lớn hơn của sinh vật nhân chuẩn. d. đã được đề xuất bởi các nhà kính hiển vi đầu tiên. đ. dựa trên mối quan hệ phát sinh loài được xác định từ trình tự nucleotide của rRNA và các gen khác. 2. Phát biểu nào về quá trình chuyển hóa nitơ là không đúng? Một. Một số sinh vật nhân sơ khử N2 trong khí quyển thành amoniac. b. Một số chất nitrat hóa là vi khuẩn đất. c. Chất khử nitơ là vi khuẩn kỵ khí bắt buộc. d. Máy nitrat hóa thu được năng lượng bằng cách oxy hóa amoniac và nitrit. đ. Nếu không có chất nitrat hóa, các sinh vật trên cạn sẽ thiếu nguồn cung cấp nitơ.“Virus được tìm thấy ở hầu hết mọi môi trường trên Trái đất và có tác động rất lớn đến hệ sinh thái của hành tinh. SrinE] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is26 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Sự phân chia thế giới sống thành ba lĩnh vực a. dựa trên số lượng tế bào trong sinh vật của mỗi nhóm. b. chủ yếu dựa trên sự khác biệt

lớn về hình thái giữa vi khuẩn cổ và vi khuẩn. c. nhấn mạnh tầm quan trọng lớn hơn của sinh vật nhân chuẩn. d. đã được đề xuất bởi các nhà kính hiển vi đầu tiên. đ. dựa trên mối quan hệ phát sinh loài được xác định từ trình tự nucleotide của rRNA và các gen khác. 2. Phát biểu nào về quá trình chuyển hóa nitơ là không đúng? Một. Một số sinh vật nhân sơ khử N2 trong khí quyển thành amoniac. b. Một số chất nitrat hóa là vi khuẩn đất. c. Chất khử nitơ là vi khuẩn kỵ khí bắt buộc. d. Máy nitrat hóa thu được năng lượng bằng cách oxy hóa amoniac và nitrit. đ. Nếu không có chất nitrat hóa, các sinh vật trên cạn sẽ thiếu nguồn cung cấp nitơ.“Virus được tìm thấy ở hầu hết mọi môi trường trên Trái đất và có tác động rất lớn đến hệ sinh thái của hành tinh. SrinE] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is26 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Sự phân chia thế giới sống thành ba lĩnh vực a. dựa trên số lượng tế bào trong sinh vật của mỗi nhóm. b. chủ yếu dựa trên sự khác biệt lớn về hình thái giữa vi khuẩn cổ và vi khuẩn. c. nhấn mạnh tầm quan trọng lớn hơn của sinh vật nhân chuẩn. d. đã được đề xuất bởi các nhà kính hiển vi đầu tiên. đ. dựa trên mối quan hệ phát sinh loài được xác định từ trình tự nucleotide của rRNA và các gen khác. 2. Phát biểu nào về quá trình chuyển hóa nitơ là không đúng? Một. Một số sinh vật nhân sơ khử N2 trong khí quyển thành amoniac. b. Một số chất nitrat hóa là vi khuẩn đất. c. Chất khử nitơ là vi khuẩn kỵ khí bắt buộc. d. Máy nitrat hóa thu được năng lượng bằng cách oxy hóa amoniac và nitrit. đ. Nếu không có chất nitrat hóa, các sinh vật trên cạn sẽ thiếu nguồn cung cấp nitơ.

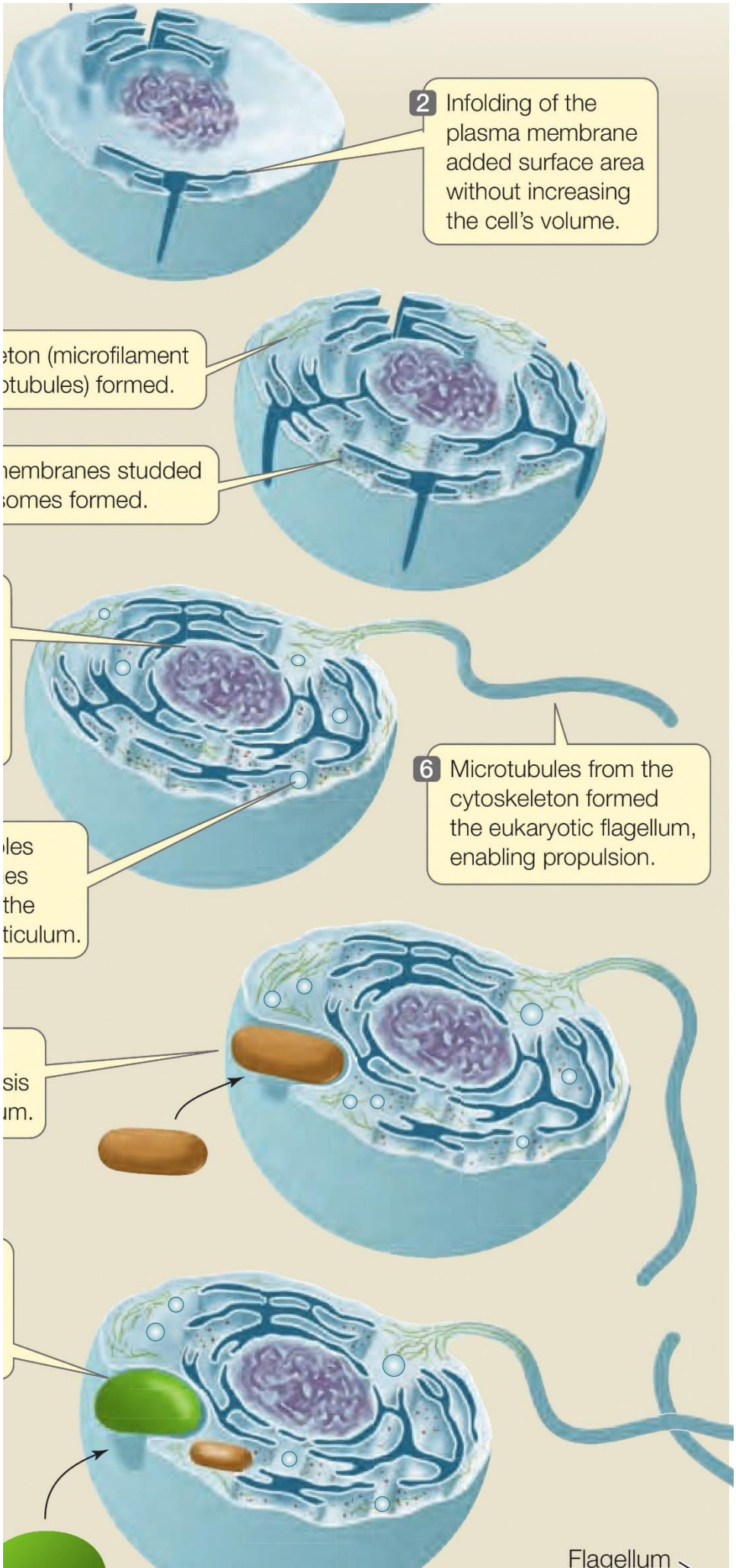
548 CHƯƠNG 26 Vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút 3. Tất cả các vi khuẩn quang hợp a. sử dụng diệp lục a làm sắc tố quang hợp. b. sử dụng chất diệp lục vi khuẩn làm sắc tố quang hợp. c. giải phóng khí oxy (02). d. tạo ra các hạt lưu huỳnh. đ. là sinh vật quang tự dưỡng. 4. Vi khuẩn gram âm a. xuất hiện màu xanh đến tím sau khi nhuộm Gram. b. xuất hiện màu hồng đến đỏ sau khi nhuộm Gram. c. đều là trực khuẩn hoặc cầu trùng. d. không chứa peptidoglycan trong thành tế bào của chúng. đ. đều có khả năng quang hợp. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Tại sao các nhà sinh học có hệ thống nhận thấy dữ liệu trình tự rRNA hữu ích hơn dữ liệu về quá trình trao đổi chất hoặc cấu trúc tế bào để phân loại sinh vật nhân sơ? 8. Hình dưới đây thể hiện một cây sinh vật trong đó gen x đã trải qua quá trình chuyển gen ngang. Hãy vẽ cây phát sinh chủng loại mà bạn mong đợi dựa trên gen x, cũng như cây phát sinh chủng loại mà bạn mong đợi dựa trên sự đồng thuận của các gen không được chuyển giao. Loài A Loài B Loài C Loài D 9. Bạn có coi virus là sinh vật sống không? Tại sao hoặc tại sao không? 5. Vi khuẩn cổ a. có bộ xương tế bào. b. có lipid đặc biệt trong màng sinh chất của chúng. c. chỉ tồn tại ở nhiệt độ vừa phải và pH gần trung tính. d. đều tạo ra khí mê-tan. đ. có một lượng đáng kể peptidoglycan trong thành tế bào của chúng. 6. Bằng chứng di truyền cho thấy virus a. có quan hệ gần gũi nhất với vi khuẩn. b. có quan hệ gần gũi nhất với Archaea. c. có quan hệ gần gũi nhất với Eukarya. d. đã tiến hóa nhiều lần từ nhiều loài tế bào khác nhau. đ. tiến hóa từ sự hợp nhất của một loài vi khuẩn và một loài vi khuẩn cổ. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Kashefi và Lovley có thể nuôi cấy một loài vi khuẩn cổ chưa được đặt tên ở nhiệt độ trên 120°C chỉ vì họ sử dụng Fe3+ làm chất nhận điện tử - không có chất nhận điện tử nào khác mà họ thử cho phép vi khuẩn cổ phát triển (xem Hình 26.14). Làm thế nào bạn có thể khám phá môi trường nhiệt độ cao tương tự hoặc môi trường nhiệt độ cao khác cho các sinh vật ưa nhiệt khác mà Kashefi và Lovley không phát hiện được khi sử dụng Fe3+? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn Một vùng biển độc có thể sử dụng cho chương này CHƯƠNG NỘI DUNG 27.1 Tế bào nhân chuẩn đã hình thành như thế nào? 27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? 27.3 Mối quan hệ giữa giới tính và sinh sản ở sinh vật nguyên sinh là gì? 27.4 Những người bảo vệ ảnh hưởng đến môi trường của họ như thế nào? VÀO MÙA HÈ năm 2005, một trận thủy triều đỏ tàn khốc đã làm tê liệt ngành sản xuất động vật có vỏ dọc theo bờ biển Đại Tây Dương của Bắc Mỹ từ Canada đến Massachusetts. Thủy triều đỏ này được tạo ra bởi sự nở hoa của loài tảo hai roi thuộc chi Alexandrium. Những sinh vật nguyên sinh này tạo ra một loại độc tố cực mạnh tích tụ trong trai, trai và hàu. Một người ăn động vật thân mềm bị nhiễm độc tố có thể mắc hội chứng được gọi là ngộ độc động vật có vỏ bị liệt. Nhiều người bị bệnh do ăn động vật thân mềm được thu hoạch trước khi vấn đề được chẩn đoán và thiệt hại cho ngành thủy sản có vỏ năm 2005 ước tính khoảng 50 triệu USD. Một số loài tảo hai roi gây ra thủy triều đỏ độc hại ở nhiều nơi trên thế giới. Dọc theo Vịnh Mexico, thủy triều đỏ do tảo tảo thuộc chi Karenia

gây ra tạo ra chất độc thần kinh ảnh hưởng đến hệ thần kinh trung ương của cá, khiến cá bị tê liệt và không thể hô hấp hiệu quả. Một số lượng lớn cá chết dạt vào các bãi biển Bờ Vịnh trong thủy triều đỏ Karenia. Ngoài ra, tác động của sóng có thể tạo ra các khí dung chứa chất độc Karenia và những khí dung này thường gây ra các triệu chứng giống hen suyễn ở người trên bờ. Sau những tổn thất do thủy triều đỏ năm 2005, các nhà sinh vật học tại Viện Hải dương học Woods Hole (WHOI) ở Cape Cod bắt đầu theo dõi và lập mô hình quần thể dinoflagellate ngoài khơi bờ biển New England. Nếu các nhà sinh vật học có thể dự báo chính xác sự nở hoa trong tương lai, người dân trong khu vực có thể nhận thức trước được vấn đề và điều chỉnh hoạt động thu hoạch động vật có vỏ (và thói quen ăn uống của họ) cho phù hợp. Sự nở hoa của loài tảo hai roi thuộc chi Noctiluca đã gây ra thủy triều ở Puget Sound thuộc bang Washington, Hoa Kỳ. Các nhà sinh vật học từ WHOI đã theo dõi số lượng tảo tảo trong nước và trầm tích đáy biển. Họ cũng theo dõi dòng chảy sông, dòng nước, nhiệt độ và độ mặn của nước, gió và thủy triều. Một yếu tố môi trường khác mà họ xem xét là "cũng không'lễ phục sinh" bão phổ biến dọc theo bờ biển New England. Bằng cách so sánh các phép đo của họ về các yếu tố môi trường này với số lượng dinoflagellate, các nhà sinh học đã tạo ra một mô hình dự đoán sự phát triển của quần thể dinoflagellate. Vào mùa xuân năm 2008, nhóm WHOI xác định rằng tất cả các yếu tố đều có sẵn để tạo ra một đợt thủy triều đỏ khác giống như năm 2005 - nếu một cơn bão nor'easter xảy ra thổi dinoflagellate về phía bờ biển. Một trận bão tuyết đã xảy ra không đúng lúc và một trận thủy triều đỏ khác đã xảy ra vào mùa hè năm 2008, đúng như dự đoán. Nhưng lần này, mọi người đã được cảnh báo. Những người thu hoạch động vật có vỏ đã điều chỉnh hoạt động thu hoạch của họ và ít người hơn bị tổn hại do ăn động vật thân mềm độc hại. m Tảo hai roi có thể có lợi cũng như có hại,đến hệ sinh thái biển? Xem câu trả lời ở trang 566.



550 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn Tế bào nhân chuẩn phát sinh như thế nào? f Thành tế bào bảo vệ đã bị mất. DNA thành tế bào I Là các vùng của màng sinh chất gấp nếp bao bọc DNA của tế bào, tiền thân của nhân được hình thành. Không bào tiêu hóa sớm tiến hóa thành lysosome sử dụng enzyme từ mạng lưới nội chất sớm. Chúng ta dễ dàng nhận ra cây cối, nấm và côn trùng lần lượt là thực vật, nấm và động vật. Nhưng có rất nhiều sinh vật nhân chuẩn khác - chủ yếu là vi mô - không phù hợp với ba nhóm này. Sinh vật nhân chuẩn không phải là thực vật, động vật hoặc nấm theo truyền thống được gọi là sinh vật nguyên sinh. Nhưng các phân tích phát sinh loài tiết lộ rằng nhiều nhóm mà chúng ta thường gọi là sinh vật nguyên sinh trên thực tế không có quan hệ chặt chẽ với nhau. Do đó, thuật ngữ "người bảo vệ" không mô tả một nhóm phân loại chính thức, nhưng là một thuật ngữ thuận tiện để chỉ "tất cả các sinh vật nhân chuẩn không phải là thực vật, động vật hoặc nấm." Các đặc điểm độc đáo của tế bào nhân chuẩn khiến các nhà khoa học kết luận rằng sinh vật nhân chuẩn là đơn ngành và một tổ tiên nhân chuẩn duy nhất đã đa dạng hóa thành nhiều dòng sinh vật nguyên sinh khác nhau cũng như tạo ra thực vật, nấm và động vật. Như chúng ta đã thấy ở Phần 26.1, sinh vật nhân chuẩn thường được cho là có quan hệ gần gũi với Archaea hơn là với Vi khuẩn. Tuy nhiên, ty thể và lục lạp của sinh vật nhân chuẩn rõ ràng có nguồn gốc từ dòng vi khuẩn (xem Hình 26.1). Theo truyền thống, các nhà sinh vật học đưa ra giả thuyết rằng sự phân chia Eukarya khỏi Archaea được theo sau bởi sự nội cộng sinh với các dòng vi khuẩn dẫn đến nguồn gốc của ty thể và lục lạp. Một số nhà sinh vật học thích xem nguồn gốc của sinh vật nhân chuẩn là sự hợp nhất của dòng dõi từ hai nhóm sinh vật nhân sơ. Sự khác biệt này phần lớn là về mặt ngữ nghĩa, xoay quanh điểm mà tại đó chúng ta cho rằng dòng dõi sinh vật nhân chuẩn đã trở thành "sinh vật nhân chuẩn". Trong cả hai trường hợp, chúng ta có thể đưa ra một số suy luận hợp lý về các sự kiện dẫn đến sự tiến hóa của một loại tế bào mới, hãy nhớ rằng môi trường đã trải qua một sự thay đổi to lớn - từ mức độ sẵn có oxy trong khí quyển thấp đến cao - trong suốt quá trình diễn biến của những sự kiện này. Tế bào nhân chuẩn hiện đại phát sinh theo nhiều bước. Ít nhất năm sự kiện có ý nghĩa quan trọng trong nguồn gốc của tế bào nhân chuẩn (Hình 27.1): â€¢ Nguồn gốc của bề mặt tế bào linh hoạt â€¢ Nguồn gốc của khung tế bào â€¢ Nguồn gốc của một lớp vỏ nhân, bao bọc một bộ gen được tổ chức thành các nhiễm sắc thể 27.1 Trình tự giả thuyết về sự tiến hóa của tế bào nhân chuẩn Việc mất đi thành tế bào vững chắc cho phép màng sinh chất gấp vào trong và tạo ra nhiều diện tích bề mặt hơn, tạo điều kiện thuận lợi cho sự tiến hóa của các tế bào lớn hơn. Khi tế bào lớn hơn, độ phức tạp của bộ khung tế bào tăng lên và tế bào ngày càng có nhiều ngăn. Nội cộng sinh liên quan đến vi khuẩn đã tạo ra ty thể và (ở sinh vật nhân chuẩn quang hợp) thành lục lạp.Việc gấp màng sinh chất sẽ tăng thêm diện tích bề mặt mà không làm tăng thể tích tế bào. Cytoskeleton (vi sợi và vi ống) được hình thành. Màng bên trong được hình thành với các ribosome. (?) Các vi ống từ khung tế bào hình thành nên roi của sinh vật nhân chuẩn, tạo ra lực đẩy. (p Ti thể được hình thành thông qua quá trình nội cộng sinh với một loại vi khuẩn proteo. (s) Sự nội cộng sinh với vi khuẩn lam dẫn đến sự phát triển của lục lạp. Flagellum Lục lạp Nhân Mitochondrion

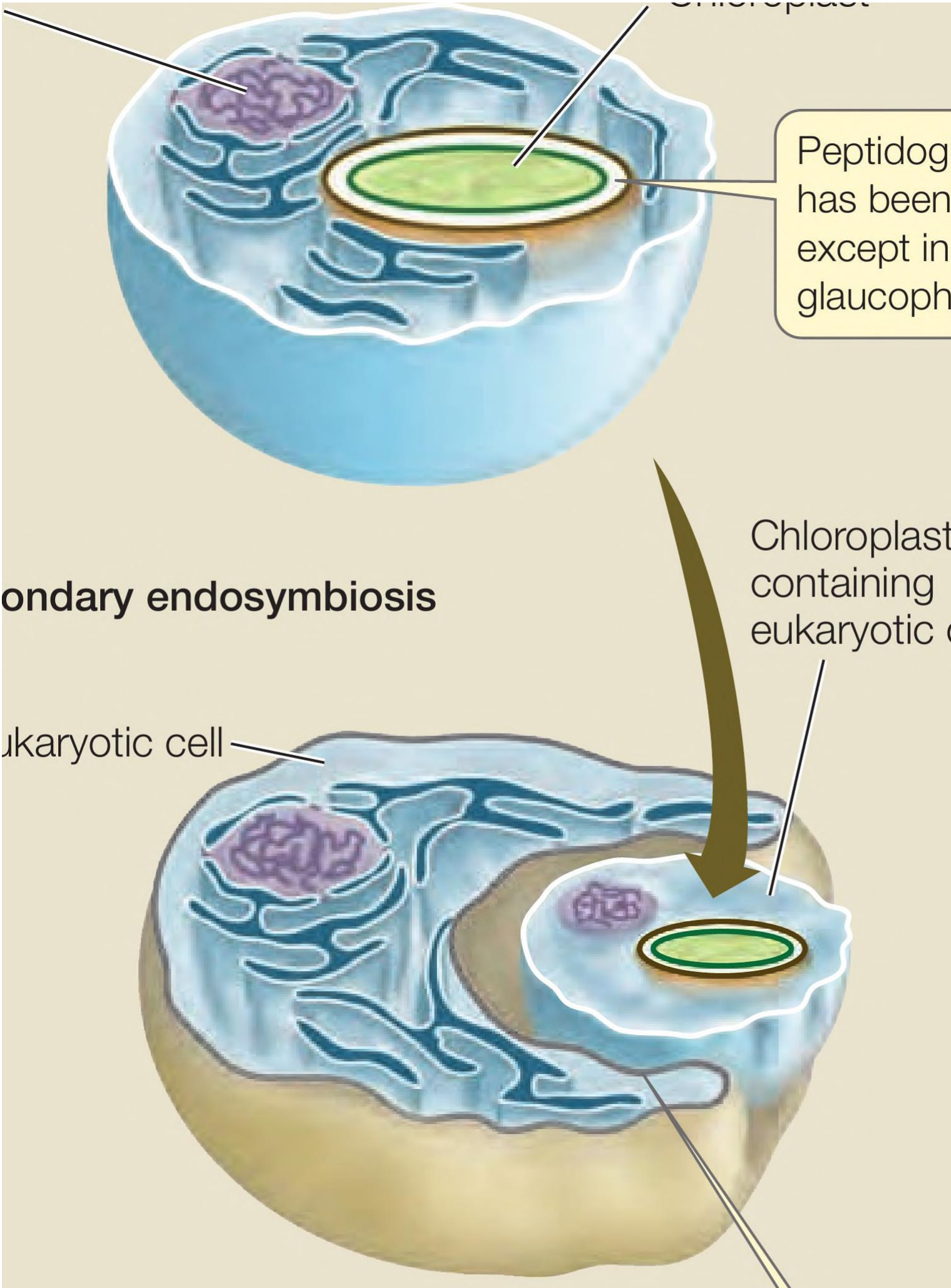

2 Infolding of the plasma membrane added surface area without increasing the cell's volume.
eton (microfilament
otubules) formed.
membranes studded
somes formed.
6 Microtubules from the cytoskeleton formed the eukaryotic flagellum, enabling propulsion.
les
es
the
ticulum.
sis
um.
Flagellum

27.1 Tế bào nhân chuẩn phát sinh như thế nào? 551 – Sự xuất hiện của không bào tiêu hóa – Sự thu nhận ty thể và lục lạp thông qua quá trình nội cộng sinh MẶT BỀ MẶT TẾ BÀO LINH HOẠT Chúng tôi cho rằng các sinh vật nhân sơ cổ đại, giống như hầu hết các tế bào nhân sơ ngày nay, đều có thành tế bào vững chắc. Bước đầu tiên hướng tới tình trạng sinh vật nhân chuẩn là sự mất đi thành tế bào. Hãy xem xét các khả năng mở ra cho một tế bào linh hoạt không có thành vững chắc, bắt đầu từ kích thước tế bào. Khi tế bào phát triển lớn hơn, tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích của nó giảm (xem Hình 5.2). Trừ khi diện tích bề mặt có thể tăng lên, thể tích của tế bào sẽ đạt đến giới hạn trên. Tuy nhiên, nếu bề mặt tế bào linh hoạt, nó có thể gấp vào trong, tạo ra nhiều diện tích bề mặt hơn để trao đổi khí và chất dinh dưỡng. Với bề mặt đủ linh hoạt để cho phép cuộn vào, tế bào có thể trao đổi vật chất với môi trường đủ nhanh để duy trì thể tích lớn hơn và trao đổi chất nhanh hơn (Hình 27.1, bước 1-2). Hơn nữa, một bề mặt linh hoạt có thể tách rời các mảnh môi trường và đưa chúng vào tế bào bằng quá trình nhập bào. Những nếp gấp này của bề mặt tế bào (cũng tồn tại ở một số sinh vật nhân sơ hiện đại) rất quan trọng đối với sự tiến hóa của các tế bào nhân chuẩn lớn. NHỮNG THAY ĐỔI TRONG CẤU TRÚC VÀ CHỨC NĂNG CỦA TẾ BÀO Các bước ban đầu quan trọng khác đối với quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn có thể bao gồm ba bước tiến bộ: sự hình thành các màng bên trong có ribosome, một số bao quanh DNA; sự phát triển của một bộ xương tế bào phức tạp; và sự tiến hóa của không bào tiêu hóa (Hình 27.1, bước 3-7). Cho đến vài năm trước, các nhà sinh học vẫn nghĩ rằng bộ xương tế bào chỉ có ở sinh vật nhân chuẩn. Công nghệ hình ảnh cải tiến và phân tích phân tử hiện đã tiết lộ những điểm tương đồng của nhiều protein bộ xương tế bào ở sinh vật nhân sơ, cho thấy các bộ xương tế bào đơn giản đã tiến hóa trước nguồn gốc của sinh vật nhân chuẩn. Tuy nhiên, bộ xương tế bào của sinh vật nhân chuẩn phát triển và phức tạp hơn nhiều so với tế bào nhân sơ. Sự phát triển lớn hơn của các vi sợi và vi ống hỗ trợ tế bào nhân chuẩn và cho phép nó quản lý những thay đổi về hình dạng, phân phối nhiễm sắc thể con và di chuyển vật liệu từ một phần của tế bào lớn sang các phần khác. Ngoài ra, sự hiện diện của các vi ống trong khung tế bào có thể đã làm phát sinh ở một số tế bào hình thành roi đặc trưng của sinh vật nhân chuẩn. DNA của tế bào nhân sơ được gắn vào một vị trí trên màng sinh chất của nó. Nếu vùng đó của màng sinh chất được gấp vào trong tế bào thì bước đầu tiên sẽ được thực hiện theo hướng tiến hóa của nhân, một đặc điểm cơ bản của tế bào nhân chuẩn. Lớp vỏ nhân xuất hiện sớm ở dòng sinh vật nhân chuẩn. Bước tiếp theo có lẽ là quá trình thực bào - khả năng nhấn chìm và tiêu hóa các tế bào khác trong không bào tiêu hóa. Những không bào tiêu hóa này cuối cùng đã kết hợp các enzyme tiêu hóa để tạo thành lysosome. Các nếp gấp khác của màng sinh chất phát triển thành mạng lưới nội chất và bộ máy Golgi.Nội cộng sinh Đồng thời các quá trình nêu trên đang diễn ra, vi khuẩn lam đang tạo ra khí oxy như một sản phẩm của quá trình quang hợp. Tăng nồng độ 02 trong đại dương và cuối cùng là trong khí quyển. đã gây ra hậu quả tai hại cho hầu hết các sinh vật thời đó, những sinh vật không thể chịu đựng được môi trường oxy hóa mới. Nhưng một số sinh vật nhân sơ đã phát triển các chiến lược để sử dụng lượng oxy ngày càng tăng và – thật may mắn cho chúng ta – một số sinh vật nhân chuẩn thực bào mới cũng vậy. Vào khoảng thời gian này, nội cộng sinh bắt đầu đóng một vai trò trong quá trình tiến hóa của sinh vật nhân chuẩn (Hình 27.1, bước 8-9). Lý thuyết nội cộng sinh đề xuất rằng một số bào quan là hậu duệ của sinh vật nhân sơ đã bị các tế bào nhân chuẩn sơ khai nhấn chìm nhưng không bị tiêu hóa. Một sự kiện quan trọng trong lịch sử của sinh vật nhân chuẩn là sự kết hợp của một loại vi khuẩn proteobacteria tiến hóa thành ty thể. Ban đầu, chức năng chính của bào quan mới có lẽ là giải độc bằng cách khử nó thành nước. Sau đó, sự giảm này kết hợp với sự hình thành ATP trong hô hấp tế bào. Sau khi hoàn thành bước này, tế bào nhân chuẩn hiện đại thiết yếu đã hoàn thiện. Sinh vật nhân chuẩn quang hợp là kết quả của một bước nội cộng sinh khác: sự kết hợp của một sinh vật nhân sơ có liên quan đến vi khuẩn lam ngày nay, đã trở thành lục lạp. Lục lạp đã được chuyển giao giữa các sinh vật nhân chuẩn nhiều lần. Sinh vật nhân chuẩn ở một số nhóm khác nhau sở hữu lục lạp, và các nhóm có lục lạp xuất hiện trong một số dòng sinh vật nhân chuẩn có quan hệ họ hàng xa. Một số nhóm này khác nhau về sắc tố quang hợp mà lục lạp của chúng chứa. Và không phải tất cả lục lạp đều bị giới hạn ở một cặp màng bao quanh giống như ở thực vật - ở một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật, chúng được bao quanh bởi ba màng trở lên. Bây giờ chúng tôi xem những quan sát này là bằng chứng của một loạt các nội cộng sinh đáng chú ý. Kết luận này được hỗ trợ bởi bằng chứng sâu rộng từ kính hiển vi điện tử và so sánh trình tự axit nucleic. Tất cả lục lạp đều có nguồn gốc tổ tiên của chúng từ khi một vi khuẩn lam bị một tế bào nhân chuẩn lớn hơn nhấn chìm. Sự kiện này, bước đầu tiên tạo ra sinh vật nhân chuẩn có khả năng quang hợp, được gọi là quá trình nội cộng sinh sơ cấp (Hình 27. 2A).

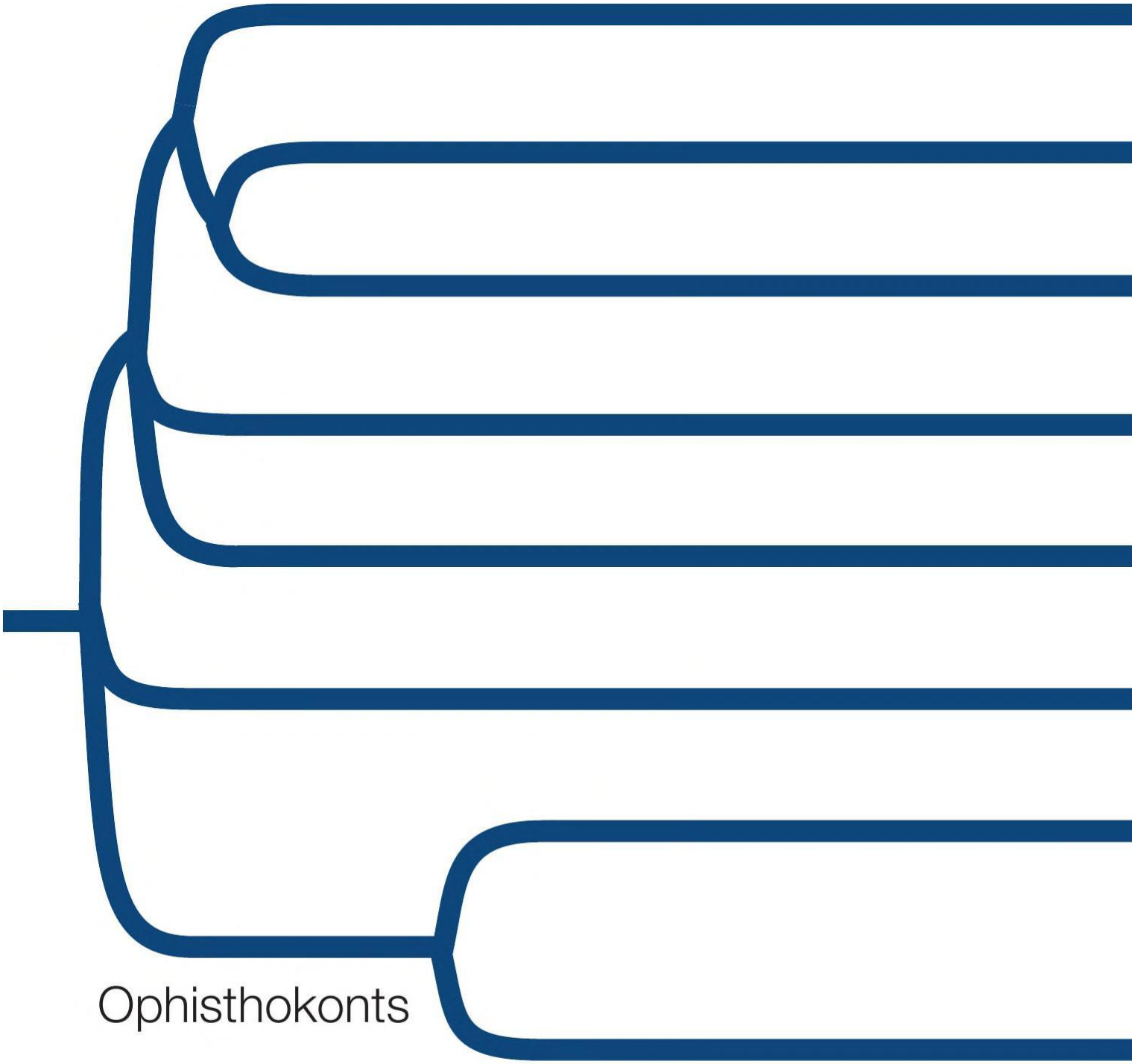
Vi khuẩn lam, một loại vi khuẩn gram âm, có cả màng trong và màng ngoài (xem Hình 26.2B). Do đó, lục lạp ban đầu có hai màng bao quanh: màng trong và màng ngoài của vi khuẩn lam. Phần còn sót lại của thành tế bào chứa peptidoglycan của vi khuẩn tồn tại dưới dạng một chút peptidoglycan giữa màng lục lạp của tế bào glaucophyte, nhóm sinh vật nhân chuẩn đầu tiên phân nhánh sau quá trình nội cộng sinh sơ cấp (như chúng ta sẽ thấy ở Chương 28). Quá trình nội cộng sinh sơ cấp cũng tạo ra lục lạp của tảo đỏ, tảo xanh và thực vật trên cạn. Lục lạp tảo đỏ giữ lại một số sắc tố nhất định của vi khuẩn nội cộng sinh ban đầu không có trong lục lạp tảo xanh.Hầu như tất cả các sinh vật nhân chuẩn quang hợp còn lại là kết quả của các vòng nội cộng sinh bổ sung. Ví dụ, các euglenid quang hợp thu được lục lạp của chúng từ quá trình nội cộng sinh thứ cấp (Hình 27. 2B). Tổ tiên của chúng đã sử dụng tảo xanh đơn bào, giữ lại lục lạp và cuối cùng mất đi các thành phần còn lại của tảo. Lịch sử này giải thích tại sao các loài euglenid quang hợp có cùng sắc tố quang hợp với tảo xanh và thực vật trên cạn. Nó cũng

552 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn (A) Nội cộng sinh sơ cấp Eukaryote Cyanobacteria màng ngoài Peptidoglycan Cyanobacteria màng trong (B) Nội cộng sinh thứ cấp Tế bào nhân chuẩn của tế bào nhân chuẩn chứa lục lạp Tế bào nhân chuẩn Một dấu vết của nhân tế bào bị nhấn chìm được giữ lại trong một số nhóm. Màng chủ (do nhập bào) bao bọc tế bào bị nhấn chìm. Nhân tế bào chủ của vi khuẩn lam / \ Peptidoglycan đã bị mất ngoại trừ ở glaucophytes. V _ J Lục lạp Màng sinh chất của tế bào bị nhấn chìm (màu trắng) đã bị mất ở các loài euglenids ^ và dinoflagellate. ^ 27.2 Các sự kiện nội cộng sinh trong quá trình tiến hóa của lục lạp (A) Một trường hợp nội cộng sinh sơ cấp cuối cùng đã tạo ra tất cả các lục lạp ngày nay. (B) Quá trình nội cộng sinh thứ cấp - sự hấp thu và lưu giữ của một tế bào chứa lục lạp bởi một tế bào nhân chuẩn khác - diễn ra nhiều lần một cách độc lập. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 27.1 Cây gia phả lục lạp Lifel 0e.com/at27. 1 chiếm màng thứ ba của lục lạp euglenid, có nguồn gốc từ màng sinh chất của euglenid (là kết quả của quá trình nhập bào). Một vòng bổ sung - nội cộng sinh cấp ba - xảy ra khi một loài dinoflagellate dường như bị mất lục lạp và chiếm lấy một sinh vật nguyên sinh khác đã có được lục lạp của nó thông qua quá trình nội cộng sinh thứ cấp. TÓM TẮT Tế bào nhân chuẩn hiện đại có thể phát sinh từ một sinh vật nhân sơ tổ tiên qua một số bước, bao gồm nguồn gốc của bề mặt tế bào linh hoạt, sự bao bọc của vật liệu di truyền trong nhân và quá trình nội cộng sinh. â € ¢ Các bước dẫn đến sự tiến hóa của tế bào nhân chuẩn là gì? Xem trang 550-551 và Hình 27.1 â€¢ Tại sao sự phát triển của bề mặt tế bào linh hoạt lại là sự kiện quan trọng cho quá trình tiến hóa của sinh vật nhân chuẩn? Xem trang. 551 â € ¢ Giải thích mức độ sẵn có của oxy trong khí quyển (02) có thể ảnh hưởng đến sự tiến hóa của tế bào nhân chuẩn như thế nào. Xem trang. 551 Những đặc điểm mà sinh vật nhân chuẩn có được từ vi khuẩn cổ và vi khuẩn đã cho phép chúng khai thác nhiều môi trường khác nhau. Điều này dẫn đến sự tiến hóa có tính đa dạng cao giữa các sinh vật nhân chuẩn, bắt đầu bằng sự phát triển bắt đầu từ thời Tiền Cambri. Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? Hầu hết các sinh vật nhân chuẩn có thể được xếp vào một trong tám nhánh chính bắt đầu đa dạng hóa khoảng 1,5 tỷ năm trước: phế nang, stramenopile, rhizaria, khai quật, thực vật, amip, nấm và động vật (Hình 27.3). Thực vật, nấm và động vật đều có họ hàng gần gũi với sinh vật nguyên sinh (chẳng hạn như họ hàng choanoflagellate của động vật), chúng ta sẽ thảo luận điều này cùng với các nhóm sinh vật nhân chuẩn đa bào chính đó trong Chương 28-33. Mỗi nhóm trong số năm nhóm sinh vật nhân chuẩn chính được đề cập trong chương này bao gồm các sinh vật có hình dạng cơ thể và lối sống vô cùng đa dạng. Một số sinh vật nguyên sinh có khả năng vận động, trong khi những sinh vật khác không di chuyển; một số có khả năng quang hợp, một số khác có khả năng dị dưỡng; hầu hết là đơn bào, nhưng một số là đa bào. Hầu hết đều có kích thước cực nhỏ, nhưng một số có kích thước rất lớn (ví dụ như tảo bẹ khổng lồ,có thể dài tới một nửa chiều dài của một sân bóng đá). Chúng tôi gọi các loài sinh vật nguyên sinh đơn bào là sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật, nhưng hãy nhớ rằng cũng có những sinh vật nguyên sinh lớn, đa bào. Tính đa bào đã xuất hiện hàng chục lần trong suốt lịch sử tiến hóa của sinh vật nhân chuẩn. Bốn trong số nguồn gốc của đa bào dẫn đến sự hình thành các sinh vật lớn quen thuộc với hầu hết mọi người: thực vật, động vật, nấm và tảo nâu (cuối cùng là một nhóm stramenopiles). Ngoài ra, có hàng chục nhóm nhỏ hơn và ít quen thuộc hơn trong số các sinh vật nhân chuẩn bao gồm các loài đa bào. Các nghiên cứu thực nghiệm gần đây đã chỉ ra rằng chọn lọc nhân tạo đối với sinh vật đa bào có thể tạo ra sự tiến hóa hội tụ, lặp đi lặp lại của các dạng đa bào chỉ trong vài tháng ở

một số loài sinh vật nhân chuẩn đơn bào thông thường. Ngoài ra, nhiều loài đơn bào vẫn giữ được bản sắc riêng nhưng vẫn liên kết thành các tập đoàn đa bào lớn.


Peptidog
has been
except in
glaucoph
ondary endosymbiosis
Chloroplast
containing
eukaryotic
ukaryotic cell

27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? 553 Chs. 28 và 29 Ch. 30 Chs. 31-33 Tiền Cambri Paleozoi Mesozoi Cenc)zoic 1,5 1,4 1,3 1,2 1,1 1,0 0,9 0,8 0,7 0,6 0,5 0,4 0,3 0,2 0,1 0 4-5 bya Hàng tỷ năm trước Một mặt có sự liên tục giữa các sinh vật đa bào, tích hợp hoàn toàn và các tập đoàn tế bào đa bào tích hợp lỏng lẻo ở phía bên kia. Các nhà sinh vật học không phải lúc nào cũng đồng ý về việc vạch ra ranh giới giữa hai điều này. Các nhà sinh học thường phân loại sinh vật nguyên sinh chủ yếu dựa trên lịch sử cuộc sống và đặc điểm sinh sản của chúng. Tuy nhiên, trong những năm gần đây, kính hiển vi điện tử và giải trình tự gen đã tiết lộ nhiều mô hình mới về mối liên quan tiến hóa giữa các nhóm này. Các phân tích về trình tự gen tiến hóa chậm đang giúp chúng ta có thể khám phá mối quan hệ tiến hóa giữa các sinh vật nhân chuẩn một cách chi tiết hơn và với độ tin cậy cao hơn. Tuy nhiên, vẫn còn một số lĩnh vực không chắc chắn đáng kể, và việc chuyển gen bên có thể làm phức tạp những nỗ lực của chúng ta nhằm tái tạo lại lịch sử tiến hóa của sinh vật nguyên sinh (điều này cũng đúng đối với sinh vật nhân sơ; xem Phần 26.1). Ngày nay chúng ta nhận ra sự đa dạng to lớn giữa nhiều nhánh sinh vật nguyên sinh có quan hệ họ hàng xa. Alveolate có các túi dưới màng sinh chất của chúng Alveolate được đặt tên như vậy vì chúng có các túi, gọi là phế nang, ngay bên dưới màng sinh chất, có thể đóng vai trò hỗ trợ bề mặt tế bào. Tất cả các phế nang đều đơn bào và hầu hết đều có khả năng quang hợp, nhưng chúng có hình dạng cơ thể đa dạng. Các nhóm phế nang mà chúng ta sẽ xem xét chi tiết ở đây là dinoflagellate, apicomplexans và ciliates. Dinoflagellate Hầu hết các dinoflagellate đều sống ở biển và quang hợp; chúng là nhà sản xuất quan trọng các chất hữu cơ trong đại dương. Mặc dù có ít loài dinoflagellate sống ở nước ngọt hơn nhưng số lượng cá thể có thể dồi dào ở môi trường nước ngọt. Các dinoflagellate có mối quan tâm lớn về mặt sinh thái, tiến hóa và hình thái. Một hỗn hợp đặc biệt của 27.3 Sự phân kỳ tiền Cambri của các nhóm sinh vật nhân chuẩn chính Cây phát sinh chủng loại cho thấy một giả thuyết hiện tại và dòng thời gian ước tính về nguồn gốc của các nhóm sinh vật nhân chuẩn chính. Sự phân kỳ nhanh chóng của các dòng dõi chính giữa 1,5 và 1,4 tỷ năm trước khiến cho việc tái thiết các mối quan hệ chính xác của chúng trở nên khó khăn. Các nhóm đa bào chính (hộp màu) sẽ được đề cập trong các chương tiếp theo. các sắc tố quang hợp và phụ kiện làm cho lục lạp của chúng có màu nâu vàng. Một số loài dinoflagellate gây ra thủy triều đỏ, như đã thảo luận ở phần mở đầu của chương này. Các loài khác là những sinh vật nội cộng sinh quang hợp sống trong tế bào của các sinh vật khác, bao gồm cả động vật không xương sống (như san hô; xem Hình 27.21) và các sinh vật nguyên sinh biển khác (xem Hình 27.12A). Vẫn còn những loài khác không có khả năng quang hợp và sống ký sinh trong các sinh vật biển khác. Dinoflagellate có vẻ ngoài đặc biệt. Chúng thường có hai roi, một ở rãnh xích đạo xung quanh tế bào,cái còn lại bắt đầu gần cùng điểm với điểm đầu tiên và đi xuống một rãnh dọc trước khi mở rộng ra môi trường xung quanh (Hình 27.4). Một số loài tảo hai roi có thể có nhiều dạng khác nhau, bao gồm cả dạng amip, tùy thuộc vào điều kiện môi trường. Người ta đã tuyên bố rằng loài dinoflagellate Pfiesteria piscicida có thể xuất hiện ở ít nhất hai chục dạng khác nhau, mặc dù tuyên bố này gây nhiều tranh cãi. Trong mọi trường hợp, loài dinoflagellate đáng chú ý này, khi xuất hiện với số lượng đủ lớn, sẽ có hại cho cá và có thể gây choáng và ăn chúng. APICOMPLEXANS Các apicomplexan ký sinh độc quyền lấy tên của chúng từ phức hợp đỉnh, một khối bào quan chứa ở đầu đỉnh (đỉnh) của tế bào. Những bào quan này giúp apicomplexan xâm chiếm các mô của vật chủ. Ví dụ, phức hợp đỉnh cho phép Plasmodium, tác nhân gây bệnh sốt rét, xâm nhập vào các tế bào đích của nó trong cơ thể con người sau khi truyền qua muỗi.



554 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn Peridinium sp. 27.4 Dinoflagellate Sự hiện diện của hai roi là đặc điểm của nhiều loài tảo hai roi, mặc dù những phần phụ này nằm trong các rãnh sâu và do đó hiếm khi được nhìn thấy. Một roi nằm trong rãnh xích đạo và cung cấp lực đẩy và chuyển động quay về phía trước cho sinh vật. Roi thứ hai bắt nguồn từ rãnh dọc và có tác dụng giống như bánh lái của thuyền. SkKE Chuyển đến Media Clip 27.1 Một con Dinoflagellate khoe vòng đời của nó 0e.com/mc27. 1 Giống như nhiều loài ký sinh bắt buộc, apicomplexans có vòng đời phức tạp với đặc điểm sinh sản vô tính và

hữu tính thông qua một loạt các giai đoạn sống rất khác nhau (xem Hình 27.20). Ở nhiều loài, các giai đoạn sống này liên quan đến hai loại sinh vật chủ khác nhau, như trường hợp của Plasmodium. Một apicomplexan khác. Toxoplasma luân phiên giữa mèo và chuột để hoàn thành vòng đời của nó. Một con chuột bị nhiễm Toxoplasma mất đi nỗi sợ mèo, điều này khiến nó dễ bị ăn thịt hơn và do đó truyền ký sinh trùng sang mèo. CILIATES Các lông mao được đặt tên theo số lượng lớn các lông mao giống như lông của chúng, chúng ngắn hơn nhưng lại giống với tiên mao của sinh vật nhân chuẩn. Các lông mao có hình dạng cơ thể phức tạp hơn nhiều so với hầu hết các sinh vật nhân chuẩn đơn bào khác (Hình 27.5). Đặc điểm rõ ràng của chúng là có hai loại nhân (vai trò của chúng mà chúng tôi sẽ mô tả trong Phần 27.3 khi thảo luận về sinh sản của nguyên sinh vật). Hầu hết tất cả các loại ớt đều dị dưỡng, mặc dù một số ít chứa nội cộng sinh quang hợp. Paramecium, một chi ớt được nghiên cứu thường xuyên, minh họa cho cấu trúc và hành vi phức tạp của ớt (Hình 27.6). Tế bào hình chiếc dép được bao phủ bởi một lớp màng phức tạp, một cấu trúc chủ yếu bao gồm màng ngoài và lớp bên trong gồm các túi có màng bao bọc chặt chẽ (phế nang) bao quanh đáy của lông mao. Các bào quan phòng thủ được gọi là trichocyst cũng có mặt trong hạt. Để đối phó với mối đe dọa, một vụ nổ cực nhỏ sẽ trục xuất các trichocyst trong vài mili giây và chúng nổi lên như những mũi tên sắc nhọn, hướng về phía trước ở đầu một sợi dài, giãn nở. Lông mao cung cấp cho Paramecium một hình thức vận động nói chung chính xác hơn so với sự vận động của tiên mao. Paramecium có thể phối hợp nhịp đập của lông mao để tự đẩy về phía trước hoặc phía sau theo hình xoắn ốc. Nó cũng có thể lùi lại nhanh chóng khi gặp phải rào cản hoặc kích thích tiêu cực. Sự phối hợp của nhịp đập thể mi có lẽ là kết quả của sự phân bố khác biệt của các kênh ion trong màng sinh chất gần hai đầu tế bào. Các sinh vật sống ở nước ngọt có tính ưu trương đối với môi trường. Nhiều sinh vật nguyên sinh nước ngọt, bao gồm cả Paramecium, giải quyết vấn đề này bằng các không bào co bóp chuyên biệt để bài tiết lượng nước dư thừa mà sinh vật liên tục hấp thụ bằng quá trình thẩm thấu. Lượng nước dư thừa tích tụ trong các không bào co bóp,sau đó co lại và đẩy nước ra khỏi tế bào. (A) Paramecium sp. (B) Didinium nasutum (C) Euplotes sp. Rãnh miệng Hàng lông mao hợp nhất 25 giờ chiều Lông mao 10 giờ tối Các dải lông mao 27.5 Sự đa dạng giữa các lông mao (A) Là một sinh vật bơi tự do, Paramecium này thuộc về một nhóm lông mao có các thành viên có nhiều lông mao có chiều dài đồng đều. (B) Didinium nasutum hình thùng ăn các loại ớt khác, bao gồm cả Paramecium. Lông mao của nó xuất hiện thành hai dải riêng biệt. (C) Một số lông mao ở Euplotes hợp nhất thành các tấm phẳng hướng các hạt thức ăn vào rãnh miệng.

27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? 555 'Phế nang Lỗ chân lông hậu môn ' Pellicle7 27.6 Giải phẫu của Paramecium Paramecium, với nhiều bào quan chuyên biệt, minh họa cho dạng cơ thể phức tạp của lông mao. Đi tới Hoạt động 27.1 Giải phẫu của Paramecium Lifel 0e.com/ac27. 1 Paramecium và nhiều sinh vật nguyên sinh khác nuốt chửng thức ăn rắn bằng quá trình nhập bào, hình thành không bào tiêu hóa trong đó thức ăn được tiêu hóa (Hình 27.7). Các túi nhỏ hơn chứa thức ăn đã tiêu hóa sẽ rời khỏi không bào tiêu hóa và đi vào tế bào chất. Những túi nhỏ này cung cấp một diện tích bề mặt lớn để phần còn lại của tế bào có thể hấp thụ các sản phẩm tiêu hóa. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 27.2 Không bào tiêu hóa Lifel 0e.com/at27. 2 Stramenopile thường có hai roi có chiều dài không bằng nhau. Một đặc điểm hình thái của hầu hết các roi là có hai roi có chiều dài không bằng nhau, với các hàng lông hình ống ở phía dài hơn của hai roi. Một số loài stramenopile không có roi nhưng chúng có nguồn gốc từ tổ tiên sở hữu roi. Các stramenopile bao gồm tảo cát và tảo nâu có khả năng quang hợp và oomycetes không có khả năng quang hợp. TUYỆT VỜI Tất cả các tảo cát đều là đơn bào, mặc dù một số loài liên kết thành sợi. Nhiều loài có đủ carotenoid trong lục lạp để tạo cho chúng màu vàng hoặc nâu. Tất cả chúng đều tổng hợp carbohydrate và dầu làm sản phẩm dự trữ quang hợp. Tảo cát thiếu roi ngoại trừ giao tử đực. Sự tráng lệ về kiến trúc ở quy mô hiển vi là đặc điểm nổi bật của tảo cát. Hầu như tất cả các loại tảo cát đều tích tụ silica (silicon dioxide ngậm nước) trong thành tế bào của chúng. Thành tế bào của tảo cát là NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 27.7 Vai trò của không bào trong quá trình tiêu hóa lông mao Môi trường axit được biết là có tác dụng hỗ trợ tiêu hóa ở nhiều sinh vật đa bào. Các ciliates có sử dụng axit để thu được chất dinh dưỡng không?3 GIẢ THUYẾT Các không bào tiêu hóa của Paramecium tạo ra một môi trường axit cho phép sinh vật tiêu hóa các mảnh thức ăn. Phương pháp 1 . Cho ăn các tế bào nấm men Paramecium được nhuộm màu đỏ Congo, một loại thuốc nhuộm có màu đỏ ở độ pH trung tính hoặc cơ bản nhưng chuyển sang màu xanh lục ở độ pH axit. 2. Dưới kính hiển

vi quang học, quan sát sự hình thành và thoái hóa của không bào tiêu hóa trong Paramecium. Lưu ý thời gian và trình tự thay đổi màu sắc (tức là mức độ axit). Rãnh miệng Tế bào nấm men bị ố Kết quả Một không bào tiêu hóa hình thành xung quanh tế bào nấm men. Khi các sản phẩm tiêu hóa di chuyển vào bào tương, độ pH trong không bào tăng lên (thuốc nhuộm lại chuyển sang màu đỏ). Sự thay đổi màu sắc cho thấy không bào bên trong đã trở nên có tính axit. I Chất thải có màu đỏ (cơ bản) bị trục xuất. KẾT LUẬN Một số ớt làm axit hóa không bào tiêu hóa để hỗ trợ quá trình phân hủy thức ăn. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aMast, S. O. 1947. Bản tin sinh học 92: 31-72. được làm thành hai phần, phần trên chồng lên phần dưới giống như phần trên của đĩa petri.Các bức tường tẩm silica có hoa văn phức tạp dành riêng cho từng loài (Hình 27.8). Bất chấp sự đa dạng hình thái đáng chú ý của chúng, tất cả các tảo cát đều đối xứng - hoặc ở hai bên (với nửa "Chặt" và "trái") hoặc theo hướng xuyên tâm (với kiểu đối xứng có hình tròn). Tảo cát sinh sản cả hữu tính và vô tính. Sinh sản vô tính bằng phân đôi bị hạn chế phần nào bởi thành tế bào cứng. Cả mặt trên và mặt dưới của "đĩa petri" trở thành top những "món ăn" mới mà không thay đổi đáng kể về kích thước; kết quả là ô mới được tạo từ đáy cũ nhỏ hơn ô mẹ. Nếu quá trình này tiếp tục vô thời hạn, một dòng tế bào sẽ biến mất, nhưng sinh sản hữu tính phần lớn sẽ giải quyết được vấn đề này.

556 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn hoặc đối xứng xuyên tâm (tròn)... (trái-phải). 27.8 Đa dạng tảo cát Hình ảnh vi mô trường sáng này minh họa sự đa dạng của các dạng đặc trưng của loài được tìm thấy trong tảo cát. 0? Đi tới Media Clip 27.2 Diatoms In Action Lifel 0e.com/mc27.2 có vấn đề tiềm ẩn. Giao tử được hình thành, làm bong thành tế bào và hợp nhất. Hợp tử thu được sau đó sẽ tăng kích thước đáng kể trước khi thành tế bào mới được hình thành. Tảo cát được tìm thấy ở tất cả các đại dương và thường có số lượng lớn. Chúng là những nhà sản xuất quang hợp chính ở vùng nước ven biển và là một trong những sinh vật chiếm ưu thế trong vùng "nở hoa" dày đặc; của thực vật phù du thỉnh thoảng xuất hiện ở vùng biển khơi (xem Phần 27.4). Tảo cát cũng phổ biến ở nước ngọt và thậm chí còn xuất hiện trên bề mặt ẩm ướt của rêu trên cạn. Tảo nâu Tảo nâu có màu giống như tên gọi của chúng từ carotenoid fucoxanthin, chất có nhiều trong lục lạp của chúng. Sự kết hợp của sắc tố màu vàng cam này với màu xanh của diệp lục a và c tạo ra màu hơi nâu. Tất cả các loài tảo nâu đều đa bào và một số có kích thước cực lớn. Tảo bẹ khổng lồ như loài thuộc chi Macrocystis có thể dài tới 60 mét (xem Hình 54.9). Đi tới Media Clip 27.3 raSSÂ © A Kelp Forest Lifel 0e.com/mc27.3 Tảo nâu hầu như chỉ có ở biển. Chúng bao gồm các sợi phân nhánh (Hình 27. 9A) hoặc các phần phát triển giống như lá (Hình 27. 9B). Một số trôi nổi trên biển khơi; ví dụ nổi tiếng nhất là chi Sargassum, tạo thành những thảm dày đặc ở biển Sargasso ở giữa Đại Tây Dương. Hầu hết các loại tảo nâu (A) Himanthalia elongata (B) Postelsia palmiformis 27.9 Tảo nâu (A) Loại rong biển này minh họa cho dạng phát triển dạng sợi của tảo nâu. (B) Cây cọ biển là ví dụ điển hình cho hình thức phát triển giống như lá của tảo nâu. Cọ biển và nhiều loài tảo nâu khác bị “dán” vào; với những tảng đá bằng những cấu trúc cứng cáp, phân nhánh được gọi là những cột chắn có thể chịu được sức đập của sóng. tuy nhiên, tảo lại bám vào những tảng đá gần bờ. Một số ít chỉ phát triển mạnh ở nơi chúng thường xuyên tiếp xúc với sóng lớn. Tất cả các hình thức đính kèm đều phát triển một cấu trúc chuyên dụng, được gọi là vật cố định, có chức năng dán chúng vào đá theo đúng nghĩa đen. Cái "keo" Chất giữ lại là axit alginic, một loại polyme dẻo được tìm thấy trong thành của nhiều tế bào tảo nâu. Ngoài chức năng cố định, axit alginic còn kết dính các tế bào và sợi tảo lại với nhau. Nó được con người thu hoạch và sử dụng làm chất nhũ hóa trong kem, mỹ phẩm và các sản phẩm khác. OOMYCETES Các oomycetes là nấm mốc nước và họ hàng trên cạn của chúng. Khuôn nước có dạng sợi và cố định. Chúng là những sinh vật dị dưỡng hấp thụ - nghĩa là chúng tiết ra các enzyme tiêu hóa các phân tử thức ăn lớn thành các phân tử nhỏ hơn mà chúng có thể hấp thụ. Chúng đều sống dưới nước và hoại sinh - nghĩa là chúng ăn chất hữu cơ chết. Nếu bạn nhìn thấy một loại nấm mốc màu trắng phát triển trên cá chết hoặc côn trùng chết trong nước,nó có lẽ là một loại nấm mốc nước thuộc chi phổ biến Saprolegnia (Hình 27.10). Một số loài nấm trứng khác, chẳng hạn như nấm mốc, sống trên cạn. Mặc dù hầu hết các loài oomycetes trên cạn là những chất phân hủy vật chất chết vô hại hoặc hữu ích, một số ít là ký sinh trùng thực vật tấn công các loại cây trồng như bơ, nho và khoai tây. Oomycetes từng được phân loại là nấm. Tuy nhiên, bây giờ chúng ta biết rằng sự giống nhau của chúng với nấm chỉ là bề ngoài, và các oomycetes có quan hệ họ hàng xa với nấm hơn nhiều nhóm sinh vật nhân chuẩn khác, bao gồm cả con người (xem Hình 27.3). Ví dụ,

thành tế bào của oomycetes thường được làm bằng cellulose, trong khi thành tế bào của nấm được làm bằng chitin.


Diatoms display
...or bilateral

Saprolegnia sp. 27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? 557 3 mm 27.10 An Oomycete Các sợi của nấm mốc nước tỏa ra từ xác của một con bọ cánh cứng. Rhizaria thường có chân giả mỏng dài. Ba nhóm chính của Rhizaria - cercozoans, foraminiferans và radiolarians - là đơn bào và chủ yếu là thủy sinh. Rhizaria đã đóng góp vỏ của chúng vào trầm tích đại dương, một số trong đó đã trở thành đặc điểm trên cạn trong quá trình lịch sử địa chất. 1 mm 27.11 Khối xây dựng của đá vôi Một số foraminiferan tiết ra canxi cacbonat để tạo thành vỏ. Vỏ của các loài khác nhau có hình dạng đặc biệt. Trải qua hàng triệu năm, vỏ của foraminiferan đã tích tụ để tạo thành các mỏ đá vôi. FORAMINIFERANS Một số foraminiferans tiết ra lớp vỏ canxi cacbonat bên ngoài (Hình 27.1 1). Những lớp vỏ này đã tích tụ theo thời gian để tạo ra phần lớn đá vôi trên thế giới. Một số trùng lỗ sống dưới dạng sinh vật phù du; những người khác sống dưới đáy biển. Trùng lỗ còn sống đã được tìm thấy ở độ sâu 10.896 mét ở Challenger Deep, phía tây Thái Bình Dương - điểm sâu nhất trong các đại dương trên thế giới. Tuy nhiên, ở độ sâu đó, chúng không thể tiết ra vỏ bình thường vì nước xung quanh quá nghèo canxi cacbonat. Ở các loài trùng trùng sinh vật phù du còn sống, các chân giả dài, giống như sợi chỉ, phân nhánh trải dài qua nhiều lỗ cực nhỏ trên vỏ và liên kết với nhau để tạo ra một mạng lưới dính, có lưới mà trùng lỗ sử dụng để bắt các sinh vật phù du nhỏ hơn. Ở một số loài trùng lỗ, chân giả cung cấp khả năng vận động. CERCOZOans Các cercozoans là một nhóm đa dạng với nhiều dạng và môi trường sống. Một số sống dưới nước; những người khác sống trong đất. Một nhóm cercozoan sở hữu lục lạp có nguồn gốc từ tảo xanh thông qua quá trình nội cộng sinh thứ cấp, và những lục lạp đó chứa một dấu vết của nhân tảo. RADIOLARIANS Radiolarians có thể được nhận biết nhờ các chân giả mỏng và cứng, được gia cố bằng các vi ống (Hình 27.1 2A). Những chân giả này làm tăng đáng kể diện tích bề mặt của tế bào và chúng giúp tế bào nổi trong môi trường biển. (A) Astrolithium sp. 250 chiều (B) Hexacontium sp. 27.12 Radiolarian thể hiện các chân giả đặc biệt và sự đối xứng xuyên tâm (A) Các Radiolarian được phân biệt bởi các chân giả mỏng, cứng và bởi tính đối xứng xuyên tâm của chúng. Sắc tố nhìn thấy ở trung tâm của bộ xương thủy tinh của phóng xạ này được truyền qua nội cộng sinh i _ | dinoflagellate. (B) Bộ xương nội soi được tiết ra lúc 50 giờ chiều bởi bác sĩ phóng xạ.





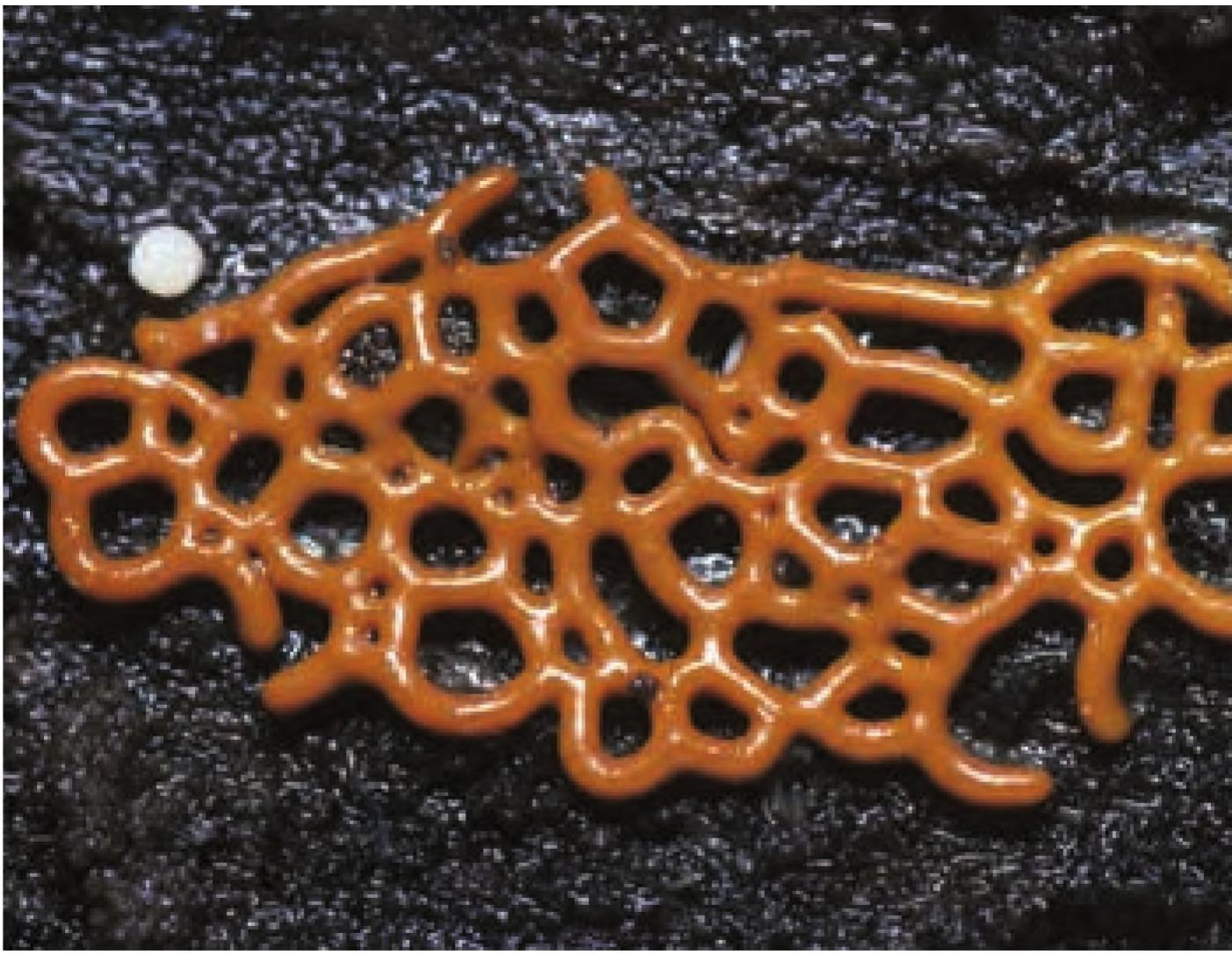
558 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của Eukaryote Radiolarian cũng có thể được nhận ra ngay lập tức bởi tính đối xứng xuyên tâm đặc biệt của chúng. Hầu như tất cả các loài phóng xạ đều tiết ra nội thất thủy tinh (bộ xương bên trong). Bộ xương của các loài khác nhau đa dạng như những bông tuyết và nhiều loài có thiết kế hình học phức tạp (Hình 27.1 2B). Một số sinh vật phóng xạ nằm trong số những sinh vật nhân chuẩn đơn bào lớn nhất, có đường kính vài mm. Các cuộc khai quật bắt đầu đa dạng hóa khoảng 1,5 tỷ năm trước. Các cuộc khai quật bao gồm một số nhóm đa dạng bắt đầu tách ra khỏi nhau ngay sau khi có nguồn gốc của sinh vật nhân chuẩn. Một số nhóm khai quật thiếu ty thể, sự vắng mặt từng dẫn đến quan điểm rằng các nhóm này có thể đại diện cho các sinh vật nhân chuẩn phân kỳ sớm đã đa dạng hóa trước quá trình tiến hóa của ty thể. Tuy nhiên, việc phát hiện ra các gen trong nhân thường liên quan đến ty thể cho thấy rằng sự vắng mặt của ty thể là một tình trạng bắt nguồn ở những sinh vật này. Nói cách khác, tổ tiên của các nhóm khai quật này có thể sở hữu ty thể đã bị mất hoặc giảm đi trong quá trình tiến hóa. Sự tồn tại của những sinh vật này ngày nay cho thấy rằng cuộc sống nhân chuẩn có thể tồn tại mà không cần ty thể. Diplomonads và PARABASALIDS Các diplomonads và parabasalids là đơn bào và thiếu ty thể (mặc dù chúng có các bào quan giảm có nguồn gốc từ ty thể). Ký sinh trùng Giardia lamblia, một loại ký sinh trùng ngoại giao, gây ra bệnh đường ruột giardia. Nhiễm Giardia có thể do tiếp xúc với nước bị ô nhiễm; ở Hoa Kỳ, những bệnh nhiễm trùng như vậy phổ biến nhất ở những người đi bộ đường dài và cắm trại sử dụng nước suối hoặc nước suối ở các khu vực giải trí. Sinh vật nhỏ bé này có bộ khung tế bào và nhiều roi, đồng thời chứa hai nhân được bao bọc bởi màng nhân (Hình 27.1 3A). Ngoài roi và khung tế bào, các parabasalids còn có màng nhấp nhô góp phần vào sự vận động của tế bào. Trichomonas vagis (Hình 27.1 3B) là một parabasalid gây bệnh lây truyền qua đường tình dục ở người. Nhiễm trùng niệu đạo nam, có thể xảy ra mà không có triệu chứng, ít phổ biến hơn nhiễm trùng âm đạo. HETEROLOBOSEans Dạng cơ thể amip xuất hiện ở một số nhóm sinh vật nguyên sinh chỉ có quan hệ họ hàng xa với nhau. Ví dụ, dạng cơ thể của loài dị thùy giống với dạng cơ thể của loài thùy thùy, một nhóm amip hoàn toàn không có quan hệ gần gũi với loài dị thùy (xem phần tiếp theo). Các amip thuộc chi dị dưỡng sống tự do Naegleria, một số trong đó có thể xâm nhập vào cơ thể con người và gây ra căn bệnh chết người cho hệ thần kinh, thường có vòng đời gồm hai giai đoạn, trong đó một giai đoạn có các tế bào amip và các tế bào được gắn cờ khác. EUGLENIDS VÀ KINETOPPLASTIDS Các euglenid và kinetoplastids cùng nhau tạo thành một nhánh gồm các tế bào đơn bào được đào lên cùng với tiên mao. Ty thể của chúng chứa Trichomonas vagis hình đĩa đặc biệt (B) 27.13 Một số nhóm khai quật thiếu ty thể (A) Giardia, một loài lưỡng bội, có roi và hai nhân. (B) Trichomonas, một loại parabasalid, có roi và màng nhấp nhô. Cả hai sinh vật này đều không có ty thể. cristae và tiên mao của chúng chứa một thanh tinh thể không tìm thấy ở các sinh vật khác. Chúng sinh sản chủ yếu theo phương pháp vô tính. Tiên mao của euglenid phát sinh từ một túi ở đầu trước của tế bào. Các dải protein xoắn ốc dưới màng sinh chất kiểm soát hình dạng của tế bào. Một số euglenid có khả năng quang hợp. Hình 27.14 mô tả một tế bào điển hình của chi Euglena. Sinh vật nước ngọt phổ biến này có cấu trúc tế bào phức tạp. Nó tự di chuyển trong nước nhờ hai roi dài hơn, cũng có thể đóng vai trò như một chiếc mỏ neo để giữ sinh vật ở đúng vị trí. Flagellum thứ hai thường còn thô sơ. Bjg^E Tới Media Clip 27.4 JJSjKS Euglenids Lifel 0e.com/mc27.4 Euglenids có nhu cầu dinh dưỡng đa dạng. Nhiều loài luôn dị dưỡng. Các loài khác, bao gồm cả loài Euglena, hoàn toàn tự dưỡng dưới ánh sáng mặt trời, sử dụng lục lạp để tổng hợp các hợp chất hữu cơ thông qua quá trình quang hợp. Khi bị giữ trong bóng tối, những euglenid này mất đi sắc tố quang hợp và bắt đầu chỉ ăn các chất hữu cơ hòa tan trong nước xung quanh chúng. Một "tẩy trắng" Euglena tái tổng hợp sắc tố quang hợp của nó khi nó được đưa trở lại ánh sáng và trở lại trạng thái tự dưỡng. Nhưng các tế bào Euglena được điều trị bằng một số loại thuốc kháng sinh hoặc chất gây đột biến sẽ mất hoàn toàn sắc tố quang hợp; không phải họ cũng khôngMột "tẩy trắng" Euglena tái tổng hợp sắc tố quang hợp của nó khi nó được đưa trở lại ánh sáng và trở lại trạng thái tự dưỡng. Nhưng các tế bào Euglena được điều trị bằng một số loại thuốc kháng sinh hoặc chất gây đột biến sẽ mất hoàn toàn sắc tố quang hợp; không phải họ cũng khôngMột "tẩy trắng" Euglena tái tổng hợp sắc tố quang hợp của nó khi nó được đưa trở lại ánh sáng và trở lại trạng thái tự dưỡng. Nhưng các tế bào Euglena được điều trị bằng một số loại thuốc kháng sinh hoặc chất gây đột biến sẽ mất hoàn toàn sắc tố quang hợp; không phải họ cũng không

27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? 559 Flagella Lá chắn sắc tố Hợp đồng Không bào cảm quang Các polysacarit được lưu trữ từ quá trình quang hợp r \ Lục lạp quang hợp là những đặc điểm nổi bật trong một tế bào Euglena điển hình. 27.14 Một Euglenid quang hợp Ở loài Euglena được minh họa trong hình vẽ này, roi thứ hai còn thô sơ. Lưu ý rằng tiên mao sơ cấp bắt nguồn từ phía trước của sinh vật và kéo dài về phía sau. con cháu của họ lại là sinh vật tự dưỡng. Tuy nhiên, những con cháu đó hoạt động tốt như những sinh vật dị dưỡng. Kinetoplastids là ký sinh trùng đơn bào với hai roi và một ty thể lớn. Ty thể chứa kinetoplast, một cấu trúc độc đáo chứa nhiều phân tử DNA dạng tròn và các protein liên quan. Một số phân tử DNA này mã hóa " protein hướng dẫn" chỉnh sửa mRNA trong ty thể. Kinetoplastids bao gồm một số loài trypanosome gây bệnh quan trọng về mặt y tế (Bảng 27.1). Một số sinh vật này có thể thay đổi thường xuyên các phân tử nhận dạng bề mặt tế bào của chúng. Khả năng này cho phép chúng trốn tránh những nỗ lực tốt nhất của chúng ta để tiêu diệt chúng và từ đó loại trừ những căn bệnh mà chúng gây ra. Amoebozoans Sử dụng chân giả hình thùy để vận động "V^yOHElEIESiiSEa Amoebozoans dường như đã tách ra khỏi các sinh vật nhân chuẩn khác khoảng 1,5 tỷ năm trước (xem Hình 27.3). Vẫn chưa rõ liệu chúng có liên quan chặt chẽ hơn với opisthokont (bao gồm nấm và động vật) hay với các nhóm sinh vật nhân chuẩn chính khác. Các chân giả hình thùy của amip là đặc điểm nổi bật của các giả hành Chaos carolinensis 120 giờ chiều 27.15 Một con amip đang chuyển động Các chân giả đang chảy của loài "amip hỗn loạn" (một con thùy) liên tục thay đổi hình dạng khi nó di chuyển và kiếm ăn. Sj&S Vào Media Clip 27.5 Chuyển động của amip Lifel 0e.com/mc27.5 dạng cơ thể amip (Hình 27.1 5). Các chân giả amoebozoan khác nhau về hình dạng và chức năng so với các chân giả mảnh mai của rhizaria. Chúng tôi xem xét ba nhóm amip ở đây: nhóm thùy và hai nhóm được gọi là nấm mốc. BẢNG27.1 Ba Trypanosome gây bệnh Trypanosoma brucei Trypanosoma cruzi Leishmania Major Bệnh ở người Bệnh ngủ Bệnh Chagas Bệnh Leishmania Vectơ côn trùng Ruồi Tsetse Bọ sát thủ (nhiều loài) Ruồi cát Vắc xin hoặc phương pháp chữa bệnh hiệu quả Không Không Không Không Chiến lược sinh tồn Thay đổi các phân tử nhận dạng bề mặt thường xuyên Gây ra những thay đổi trên bề mặt các phân tử nhận dạng trên tế bào chủ Giảm hiệu quả của vật chủ đại thực bào Vị trí trong cơ thể con người Dòng máu; ở giai đoạn cuối, tấn công mô thần kinh Xâm nhập vào tế bào, đặc biệt là tế bào cơ Xâm nhập vào tế bào, chủ yếu là đại thực bào Số ca tử vong xấp xỉ mỗi năm 50.000 45.000 60.000

560 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn Nebela Collaris Vỏ (thử nghiệm) làm bằng hạt cát Màng huyết tương của amip Pseudopod của amip 18 giờ chiều 27.16 Cuộc sống trong nhà kính Con amip di chúc này đã chế tạo một lớp vỏ hình bóng đèn, hay thử nghiệm, bằng cách dán các hạt cát với nhau. Các chân giả của nó mở rộng qua một khẩu độ duy nhất trong thử nghiệm. LOBOSEANS Loboseans là loài amip nhỏ ăn các sinh vật nhỏ khác và các hạt chất hữu cơ bằng quá trình thực bào, nhấn chìm chúng bằng các chân giả. Nhiều loài thùy thích nghi với cuộc sống ở đáy hồ, ao và các vùng nước khác. Vận động bò và cách nuốt các hạt thức ăn phù hợp với cuộc sống của chúng gần với nguồn cung cấp tương đối phong phú các sinh vật ít vận động hoặc các hạt hữu cơ. Hầu hết các loài thùy thùy tồn tại dưới dạng động vật ăn thịt, ký sinh hoặc ăn xác thối. Các thành viên của một nhóm thùy, amip di chúc, sống bên trong vỏ. Một số loài amip này tạo ra vỏ bọc bằng cách dán các hạt cát lại với nhau (Hình 27.16); các amip tinh hoàn khác có vỏ do chính sinh vật tiết ra. KHUÔN CHẤT PLASMODIAL Nếu nhân của amip bắt đầu phân chia phân bào nhanh chóng, kèm theo sự gia tăng đáng kể về tế bào chất và bào quan, nhưng không có quá trình phân chia tế bào, thì sinh vật tạo thành sẽ giống với khối đa nhân của nấm mốc plasmodial. Trong giai đoạn sinh dưỡng (ăn, không sinh sản), nấm mốc plasmodial là một khối tế bào chất không có vách với nhiều nhân lưỡng bội. Khối lượng này chảy rất chậm trên bề mặt của nó trong một mạng lưới các sợi đáng chú ý được gọi là plasmodium (Hình 27.1 7A). Plasmodium là một ví dụ về coenocyte: nhiều nhân được bao bọc trong một màng plasma. Tế bào chất bên ngoài của plasmodium (gần môi trường nhất) thường ít chất lỏng hơn tế bào chất bên trong và do đó cung cấp một số độ cứng về cấu trúc. Nấm mốc chất nhờn plasmodial cung cấp một ví dụ ấn tượng về sự di chuyển bằng dòng tế bào chất. Tế bào chất bên ngoài 27.17 A Nấm mốc Plasmodial Slime (A) Dạng plasmodial của nấm mốc Hemitrichia serpula bao phủ các tảng đá, khúc gỗ mục nát và các vật thể khác khi nó nhấn chìm vi khuẩn và các thực phẩm khác; nó cũng là nguyên nhân tạo nên tên gọi chung của sinh vật là "khuôn bánh quy xoắn". (B) Cấu trúc đậu quả của Hemitrichia. Đi đến Media Clip 27.6 Tuổi thọ phát triển của nấm mốc Plasmodial Slime 0e.com/mc27.6 của plasmodium trở nên lỏng hơn ở một số chỗ

và tế bào chất lao vào những khu vực đó, kéo dài plasmodium. Dòng chảy này đảo ngược hướng của nó cứ sau vài phút khi tế bào chất lao vào một khu vực mới và thoát ra khỏi khu vực cũ hơn, di chuyển plasmodium lên trên chất nền của nó. Đôi khi toàn bộ làn sóng plasmodium di chuyển trên một bề mặt, để lại các sợi. Các vi sợi và một loại protein có khả năng co bóp gọi là myxomyosin tương tác với nhau để tạo ra chuyển động truyền phát. Khi nó di chuyển, plasmodium nhấn chìm các hạt thức ăn bằng quá trình nhập bào - chủ yếu là vi khuẩn, nấm men, bào tử nấm và các sinh vật nhỏ khác cũng như xác động vật và thực vật đang phân hủy.Nấm mốc chất nhờn plasmodial có thể phát triển gần như vô tận trong giai đoạn plasmodial của nó miễn là nguồn cung cấp thực phẩm đầy đủ và các điều kiện khác, chẳng hạn như độ ẩm và pH, thuận lợi. Tuy nhiên, nếu điều kiện trở nên không thuận lợi, một trong hai điều có thể xảy ra. Trong một trường hợp, plasmodium có thể tạo thành một khối không đều gồm các thành phần cứng giống như tế bào được gọi là hạch nấm. Cấu trúc nghỉ ngơi này nhanh chóng trở thành plasmodium trở lại khi các điều kiện thuận lợi được phục hồi.

(A)



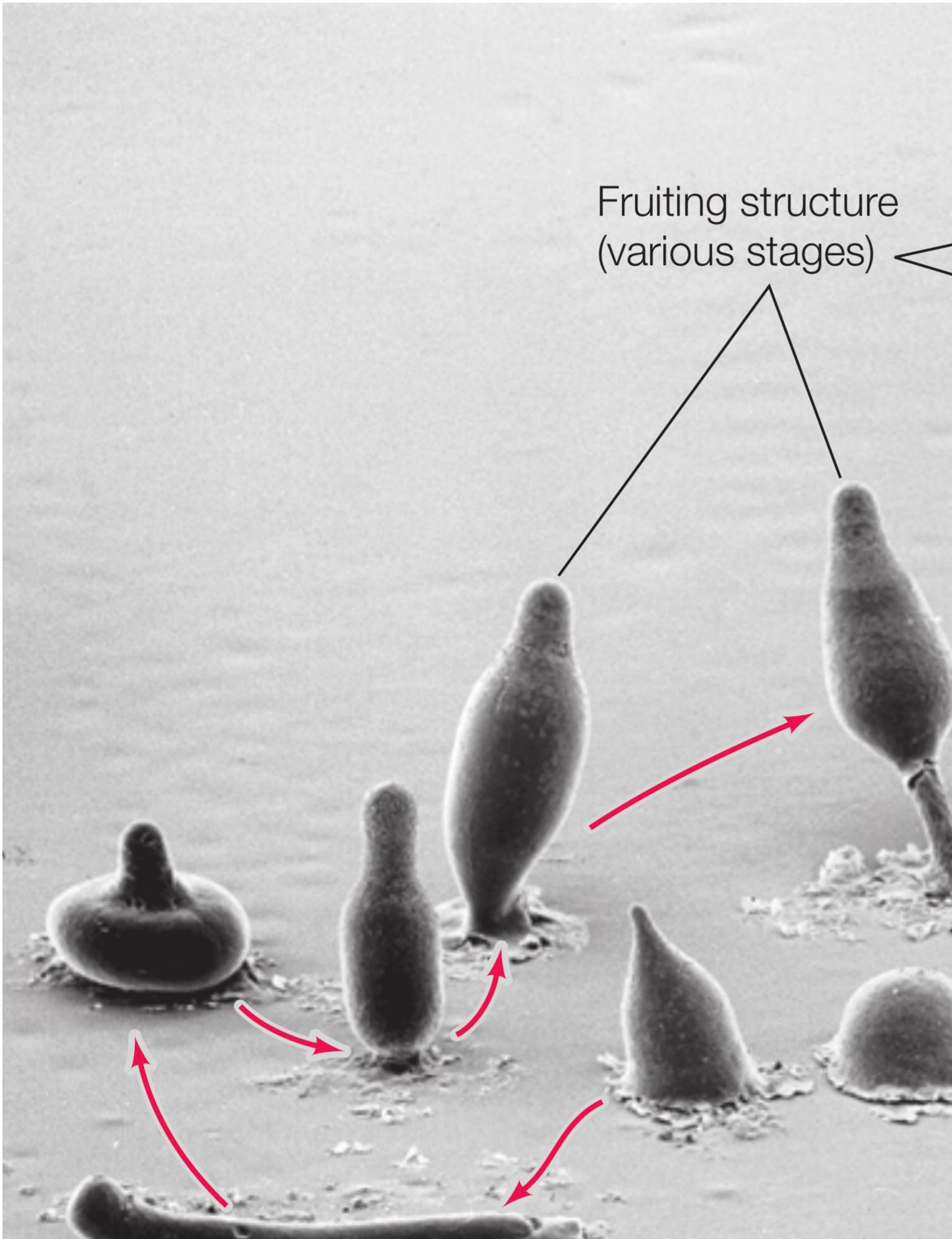
30

(B)



27.2 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người nguyên sinh? 561 Dictyostelium discoideum Ngoài ra, plasmodium có thể tự biến đổi thành cấu trúc đậu quả mang bào tử (Hình 27.1 7B). Những cấu trúc có cuống hoặc phân nhánh này mọc lên từ những khối plasmodium chất đống. Chúng có được độ cứng từ những bức tường hình thành và dày lên giữa các hạt nhân của chúng. Các hạt nhân lưỡng bội của plasmodium phân chia giảm phân khi cấu trúc đậu quả phát triển. Một hoặc nhiều núm, gọi là túi bào tử, phát triển ở phần cuối của thân cây. Trong bào tử, các hạt nhân đơn bội được bao quanh bởi các bức tường để tạo thành bào tử. Cuối cùng, khi cấu trúc quả khô đi, bào tử của nó sẽ bong ra. Các bào tử nảy mầm thành các tế bào đơn bội, không có vách, được gọi là tế bào bầy, có thể phân chia theo nguyên phân để tạo ra nhiều tế bào bầy đơn bội hơn hoặc hoạt động như giao tử. Các tế bào bầy đàn có thể sống như những tế bào riêng lẻ di chuyển bằng roi hoặc chân giả, hoặc chúng có thể trở thành các nang nghỉ có vách và kháng cự khi điều kiện không thuận lợi; khi điều kiện được cải thiện trở lại, các nang sẽ giải phóng các tế bào bầy đàn. Hai tế bào bầy cũng có thể hợp nhất để tạo thành hợp tử lưỡng bội, hợp tử này phân chia bằng nguyên phân (nhưng không có thành tạo thành giữa các nhân) và do đó tạo thành một plasmodium coenocytic mới. KHUÔN NHỎ TẾ BÀO Trong khi plasmodium là đơn vị sinh dưỡng cơ bản của nấm mốc plasmodial, một tế bào amip đơn lẻ là đơn vị sinh dưỡng của nấm mốc tế bào (Hình 27.18). Các tế bào được gọi là myxamoebas, có nhân đơn bội, tập hợp lại với nhau khi chúng nhấn chìm vi khuẩn và các hạt thức ăn khác bằng quá trình nhập bào và sinh sản bằng nguyên phân và phân hạch. Giai đoạn vòng đời đơn giản này, bao gồm các nhóm tế bào độc lập, biệt lập, có thể tồn tại vô thời hạn miễn là có đủ thức ăn và độ ẩm. Khi điều kiện trở nên không thuận lợi, nấm mốc tế bào hình thành các cấu trúc đậu quả, cũng như các đối tác plasmodial của chúng. Các myxamoebas riêng lẻ tập hợp lại thành một khối gọi là sên hoặc pseudoplasmodium. Không giống như plasmodium thực sự của nấm mốc plasmodial, cấu trúc này không chỉ đơn giản là một tấm tế bào chất khổng lồ với nhiều nhân; các myxamoebas riêng lẻ trong sên giữ lại màng sinh chất và do đó giữ được danh tính của chúng. Một con sên có thể di chuyển trên chất nền trong vài giờ trước khi trở nên bất động và tái tổ chức để tạo thành một cấu trúc đậu quả có cuống mỏng manh. Các tế bào ở phía trên cùng của cấu trúc đậu quả phát triển thành các bào tử có thành dày, cuối cùng được giải phóng. Sau đó, trong điều kiện thuận lợi, bào tử nảy mầm, giải phóng myxamoebas. Chu kỳ từ myxamoebas qua sên và bào tử đến myxamoebas mới là vô tính. Nấm mốc tế bào cũng có chu kỳ sinh dục, trong đó hai myxamoebas kết hợp với nhau. Sản phẩm bào tử của cấu trúc đậu quả trưởng thành sẽ giải phóng bào tử. 0,25 mr r 27,18 A Khuôn chất nhờn tế bào Ảnh vi mô tổng hợp này cho thấy vòng đời của nấm mốc Dictyostelium. SjtSJE Đi tới Media Clip 27.7 Tổng hợp nấm mốc tế bào 0Â§S2i Life10e.com/mc27.7 sự hợp nhất này phát triển thành một cấu trúc hình cầu mà cuối cùng nảy mầm, giải phóng myxamoebas đơn bội mới. RECAP (27.2 Các dòng chính của sinh vật nhân chuẩn bắt đầu phân kỳ khoảng 1,5 tỷ năm trước. Các nhóm sinh vật nhân chuẩn chính rất đa dạng về môi trường sống, dinh dưỡng, vận động và hình dạng cơ thể. Nhiều sinh vật nguyên sinh là sinh vật tự dưỡng quang hợp, nhưng các dòng sinh vật dị dưỡng đã tiến hóa nhiều lần â€¢ Hãy so sánh các đặc điểm phân biệt chính của alveolates, exavet, stramenopiles, rhizaria và amoebozoans. lý do y tế hoặc nông nghiệp. Xem trang 553-558 và Bảng 27.1. Nguồn gốc cổ xưa của các dòng sinh vật nhân chuẩn chính và sự thích nghi của các dòng này với nhiều lối sống và môi trường khác nhau đã dẫn đến sự đa dạng to lớn của sinh vật nguyên sinh. Do đó, không có gì đáng ngạc nhiên, rằng phương thức sinh sản giữa các sinh vật nguyên sinh cũng rất đa dạng.

Dictyostelium discoideum



562 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn Macronucleus Micronucleus D Hai paramecia liên hợp; tất cả trừ một vi nhân trong mỗi tế bào sẽ tan rã. Các vi hạt còn lại trải qua quá trình giảm phân. > Ba trong số bốn vi nhân đơn bội phân hủy; các vi nhân còn lại trải qua quá trình nguyên phân. > Các paramecia tặng micronuclei cho nhau. Các hạt nhân lớn tan rã. j Hai vi nhân trong mỗi tế bào—mỗi loại khác nhau về mặt di truyền—kết hợp lại. Các vi hạt lưỡng bội mới phân chia theo kiểu nguyên phân, cuối cùng tạo ra một hạt nhân lớn và số lượng vi hạt thích hợp. 27.19 Sự liên hợp ở Paramecia Sự trao đổi micronuclei giữa hai cá thể Paramecium liên hợp dẫn đến sự tái tổ hợp di truyền. Sau khi tiếp hợp, các tế bào tách ra và tiếp tục cuộc sống của chúng như hai cá thể. Mối quan hệ giữa tình dục và sinh sản ở người bảo vệ là gì? Mặc dù hầu hết các sinh vật nguyên sinh tham gia vào cả sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính, sinh sản hữu tính vẫn chưa được quan sát thấy ở một số nhóm. Ở một số sinh vật nguyên sinh, cũng như ở tất cả các sinh vật nhân sơ, hoạt động tình dục và sinh sản không có mối liên hệ trực tiếp với nhau. Một số quá trình sinh sản vô tính đã được quan sát thấy ở các sinh vật nguyên sinh: “Sự phân chia bằng nhau của một tế bào thành hai bằng quá trình nguyên phân, sau đó là phân chia tế bào”. Sự phân chia một tế bào thành nhiều tế bào (tức là nhiều hơn hai) tế bào “Sự phát triển nhanh hơn”. của một tế bào mới từ bề mặt của một tế bào cũ (được gọi là nảy chồi) Sự hình thành các tế bào chuyên biệt (bào tử) có khả năng phát triển thành các cá thể mới (gọi là bào tử) Sinh sản vô tính tạo ra con cái gần giống nhau về mặt di truyền với bố mẹ chúng (chúng chỉ khác nhau ở những đột biến mới có thể phát sinh trong quá trình sao chép DNA). Các nhóm sinh sản vô tính gồm các sinh vật gần giống hệt nhau được gọi là dòng vô tính hoặc dòng vô tính. Sinh sản hữu tính giữa các sinh vật nguyên sinh có nhiều hình thức khác nhau. Ở một số sinh vật nguyên sinh, cũng như ở động vật, giao tử là tế bào đơn bội duy nhất. Ở những nơi khác, hợp tử là tế bào lưỡng bội duy nhất. Ở những trường hợp khác, cả tế bào lưỡng bội và đơn bội đều trải qua quá trình nguyên phân, tạo ra các giai đoạn sống lưỡng bội và đơn bội xen kẽ. Một số sinh vật nguyên sinh sinh sản mà không có giới tính và quan hệ tình dục mà không sinh sản Như đã lưu ý trong Phần 27.2, các thành viên của chi Paramecium là các lông nhung, thường có hai loại nhân trong một tế bào (một nhân lớn và từ một đến nhiều nhân nhỏ; xem Hình 27.6). Các vi hạt nhân là hạt nhân điển hình của sinh vật nhân chuẩn và rất cần thiết cho sự tái tổ hợp di truyền. Nhân lớn chứa nhiều bản sao thông tin di truyền, được đóng gói thành các đơn vị, mỗi đơn vị chỉ chứa một vài gen. DNA hạt nhân lớn được phiên mã và dịch mã để điều chỉnh sự sống của tế bào. Khi paramecia sinh sản vô tính, tất cả các nhân được sao chép trước khi tế bào phân chia. Paramecia (và nhiều sinh vật nguyên sinh khác) cũng có một hành vi tình dục phức tạp gọi là liên hợp,trong đó hai cá thể xếp sát vào nhau và hợp nhất ở vùng rãnh miệng của cơ thể. Vật liệu hạt nhân được tổ chức lại và trao đổi rộng rãi trong vài giờ tới (Hình 27.1 9). Mỗi tế bào kết thúc với hai vi nhân đơn bội, một của chính nó và một của tế bào kia, chúng hợp nhất để tạo thành một vi nhân lưỡng bội mới. Một hạt nhân lớn mới phát triển từ hạt nhân đó thông qua một loạt sự sắp xếp lại nhiễm sắc thể một cách ấn tượng. Sự trao đổi nhân hoàn toàn có tính tương hỗ: mỗi nhân trong số hai paramecia cho và nhận một lượng DNA bằng nhau. Hai sinh vật sau đó tách ra và đi theo con đường riêng của chúng, mỗi sinh vật được trang bị những tổ hợp alen mới. Sự liên hợp ở Paramecium là một quá trình tình dục (tức là một quá trình tái tổ hợp di truyền), nhưng nó không phải là một quá trình sinh sản. Hai ô bắt đầu liên hợp và có hai ô ở cuối nên không có ô mới nào được tạo ra. Theo quy định, mỗi bản sao vô tính của paramecia phải liên hợp theo định kỳ. Các thí nghiệm đã chỉ ra rằng nếu một số loài không được phép tiếp hợp thì các dòng vô tính chỉ có thể sống qua khoảng 350 lần phân chia tế bào trước khi chết đi. Một số vòng đời của sinh vật nguyên sinh có đặc điểm là sự xen kẽ của các thế hệ Sự xen kẽ của các thế hệ là một đặc điểm trong vòng đời của nhiều sinh vật nguyên sinh đa bào, tất cả các loài thực vật trên cạn và một số loại nấm. Trong các vòng đời này, giai đoạn đa bào, lưỡng bội, sinh bào tử sẽ chuyển sang giai đoạn đa bào, đơn bội, sinh giao tử (xem Hình 28.6). Khi hai giao tử đơn bội kết hợp với nhau sẽ tạo ra sinh vật lưỡng bội. Sinh vật đơn bội, sinh vật lưỡng bội hoặc cả hai đều có thể sinh sản vô tính. Lưu ý rằng sự xen kẽ các thế hệ khác với hệ thống sinh sản quen thuộc của động vật, trong đó giai đoạn đơn bội duy nhất là giao tử đơn bào được tạo ra bởi những con trưởng thành đa bào, lưỡng bội.Trong các vòng đời này, giai đoạn đa bào, lưỡng bội, sinh bào tử sẽ chuyển sang giai đoạn đa bào, đơn bội, sinh giao tử (xem Hình 28.6). Khi hai giao tử đơn bội kết hợp với nhau sẽ tạo ra sinh vật lưỡng bội. Sinh vật đơn bội, sinh vật lưỡng bội hoặc cả hai đều có thể sinh sản vô tính. Lưu ý rằng sự xen kẽ các thế hệ khác với hệ thống sinh sản quen thuộc của động vật, trong đó giai đoạn đơn bội duy nhất là giao tử đơn bào được tạo ra bởi những con trưởng thành đa bào, lưỡng bội.Trong các vòng đời này, giai đoạn đa bào, lưỡng bội,

sinh bào tử sẽ chuyển sang giai đoạn đa bào, đơn bội, sinh giao tử (xem Hình 28.6). Khi hai giao tử đơn bội kết hợp với nhau sẽ tạo ra sinh vật lưỡng bội. Sinh vật đơn bội, sinh vật lưỡng bội hoặc cả hai đều có thể sinh sản vô tính. Lưu ý rằng sự xen kẽ các thế hệ khác với hệ thống sinh sản quen thuộc của động vật, trong đó giai đoạn đơn bội duy nhất là giao tử đơn bào được tạo ra bởi những con trưởng thành đa bào, lưỡng bội.

27.4 Những người bảo vệ ảnh hưởng đến môi trường của họ như thế nào? 563 Hai thế hệ xen kẽ (tạo bào tử và tạo giao tử) khác nhau về mặt di truyền (một thế hệ có tế bào lưỡng bội, thế hệ kia có tế bào đơn bội), nhưng chúng có thể khác nhau hoặc không khác nhau về mặt hình thái. Trong sự xen kẽ dị hình của các thế hệ, hai thế hệ khác nhau về mặt hình thái; trong sự xen kẽ đẳng hình của các thế hệ, họ không làm như vậy. Ví dụ về sự xen kẽ dị hình và đẳng hình của các thế hệ được tìm thấy ở loài tảo nâu. Thế hệ tạo giao tử không tạo ra giao tử bằng phương pháp giảm phân vì cơ thể tạo giao tử đã đơn bội. Thay vào đó, các tế bào chuyên biệt của sinh vật sản sinh bào tử lưỡng bội, được gọi là tế bào bào tử, phân chia theo phương pháp giảm phân để tạo ra bốn bào tử đơn bội. Các bào tử cuối cùng có thể nảy mầm và phân chia theo nguyên phân để tạo ra thế hệ đơn bội đa bào, sau đó tạo ra giao tử bằng nguyên phân và phân chia tế bào. Giao tử, không giống như bào tử, chỉ có thể tạo ra sinh vật mới bằng cách kết hợp với các giao tử khác. Sự hợp nhất của hai giao tử tạo ra hợp tử lưỡng bội, sau đó trải qua quá trình phân chia nguyên phân để tạo ra một sinh vật lưỡng bội. Các bào tử của sinh vật lưỡng bội sau đó trải qua quá trình phân bào và tạo ra các bào tử đơn bội, bắt đầu lại chu kỳ. Sinh vật nguyên sinh sinh sản cả vô tính và hữu tính, mặc dù giới tính xảy ra độc lập với sinh sản ở một số loài. Một số sinh vật nguyên sinh đa bào thể hiện sự xen kẽ của các thế hệ, xen kẽ giữa các giai đoạn sống đơn bội và lưỡng bội đa bào. â€¢ Tại sao sự tiếp hợp giữa các paramecia được coi là một quá trình tình dục mà không phải là một quá trình sinh sản? Xem trang. 562 và Hình 27.19 â€¢ Mặc dù hầu hết các động vật lưỡng bội đều có các giai đoạn đơn bội (ví dụ như trứng và tinh trùng), vòng đời của chúng không được coi là một ví dụ về sự xen kẽ giữa các thế hệ. Tại sao không? Xem trang 562-563 Với sự đa dạng của sinh vật nguyên sinh và môi trường chúng sống, không có gì đáng ngạc nhiên khi chúng ảnh hưởng đến môi trường của chúng theo nhiều cách. Làm thế nào để người bảo vệ ảnh hưởng đến môi trường của họ? Như chúng ta đã thấy, nhiều vi sinh vật nhân chuẩn là thức ăn cho động vật thủy sinh, trong khi những vi sinh vật khác đầu độc những động vật đó hoặc đóng vai trò là mầm bệnh. Phần còn lại của một số tạo thành cát của nhiều bãi biển hiện đại, trong khi những bãi biển khác là nguồn cung cấp dầu chính đôi khi làm ô nhiễm những bãi biển đó. Thực vật phù du là nhà sản xuất chính Một nhánh sinh vật nguyên sinh duy nhất, tảo cát, thực hiện khoảng 1/5 tổng số quá trình cố định carbon quang hợp trên Trái đất - tương đương với tất cả các khu rừng nhiệt đới trên Trái đất. Những sinh vật đơn bào ngoạn mục này (xem Hình 27.8) là thành phần chủ yếu của thực vật phù du đại dương, nhưng thực vật phù du bao gồm nhiều sinh vật nguyên sinh khác cũng góp phần lớn vào quá trình quang hợp toàn cầu. Giống như cây xanh trên cạn, những "chất quang hợp nổi" này; là cửa ngõ đưa năng lượng từ mặt trời vào phần còn lại của thế giới sống; nói cách khác, họ là nhà sản xuất chính. Những sinh vật tự dưỡng này bị ăn bởi các sinh vật dị dưỡng, bao gồm cả động vật và nhiều sinh vật nguyên sinh khác. Ngược lại, những người tiêu dùng đóđược người tiêu dùng khác ăn. Hầu hết các loài thủy sinh dị dưỡng (ngoại trừ một số loài ở vùng biển sâu) phụ thuộc vào quá trình quang hợp do thực vật phù du thực hiện để cung cấp năng lượng. Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật gây chết người Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là mầm bệnh gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người và các động vật có xương sống khác. Các sinh vật nguyên sinh gây bệnh được biết đến nhiều nhất là thành viên của chi Plasmodium, một nhóm apicomplexans có chuyên môn cao, trải qua một phần vòng đời phức tạp của chúng dưới dạng ký sinh trong tế bào hồng cầu của con người. Ký sinh trùng Plasmodium gây bệnh sốt rét, một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình dạng, nhân lên và tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn

nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.Hầu hết các loài thủy sinh dị dưỡng (ngoại trừ một số loài ở vùng biển sâu) phụ thuộc vào quá trình quang hợp do thực vật phù du thực hiện để cung cấp năng lượng. Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật gây chết người Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là mầm bệnh gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người và các động vật có xương sống khác. Các sinh vật nguyên sinh gây bệnh được biết đến nhiều nhất là thành viên của chi Plasmodium, một nhóm apicomplexans có chuyên môn cao, trải qua một phần vòng đời phức tạp của chúng dưới dạng ký sinh trong tế bào hồng cầu của con người. Ký sinh trùng Plasmodium gây bệnh sốt rét, một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình dạng, nhân lên và tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.Hầu hết các loài thủy sinh dị dưỡng (ngoại trừ một số loài ở vùng biển sâu) phụ thuộc vào quá trình quang hợp do thực vật phù du thực hiện để cung cấp năng lượng. Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật gây chết người Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là mầm bệnh gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người và các động vật có xương sống khác. Các sinh vật nguyên sinh gây bệnh được biết đến nhiều nhất là thành viên của chi Plasmodium, một nhóm apicomplexans có chuyên môn cao, trải qua một phần vòng đời phức tạp của chúng dưới dạng ký sinh trong tế bào hồng cầu của con người. Ký sinh trùng Plasmodium gây bệnh sốt rét, một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình dạng, nhân lên và

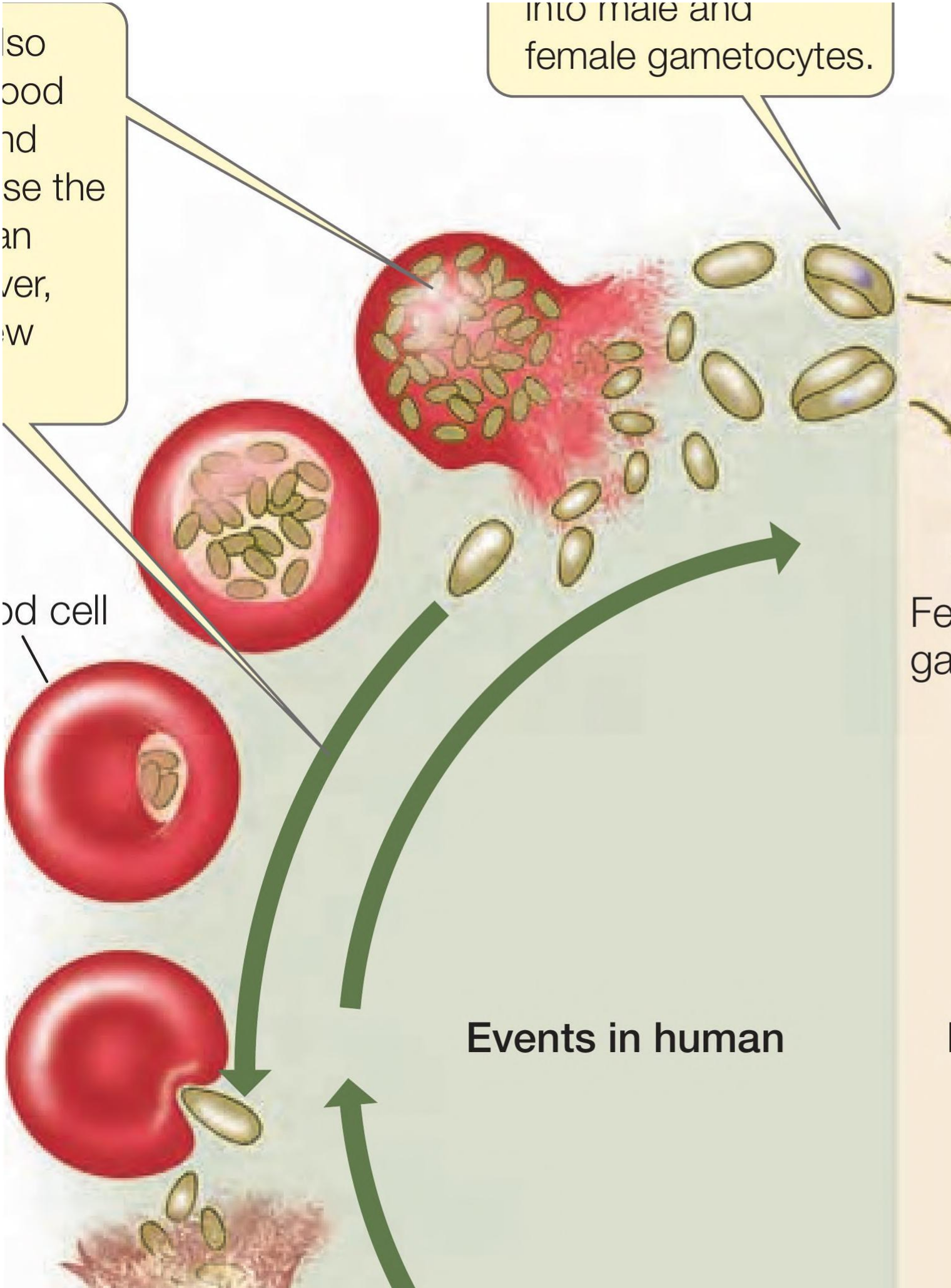
tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật gây chết người Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là mầm bệnh gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người và các động vật có xương sống khác. Các sinh vật nguyên sinh gây bệnh được biết đến nhiều nhất là thành viên của chi Plasmodium, một nhóm apicomplexans có chuyên môn cao, trải qua một phần vòng đời phức tạp của chúng dưới dạng ký sinh trong tế bào hồng cầu của con người. Ký sinh trùng Plasmodium gây bệnh sốt rét, một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình dạng, nhân lên và tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật gây chết người Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là mầm bệnh gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người và các động vật có xương sống khác. Các sinh vật nguyên sinh gây bệnh nổi tiếng nhất là thành viên của chi Plasmodium, một nhóm apicomplexans có chuyên môn cao, trải qua một phần vòng đời phức tạp của chúng dưới dạng ký sinh trong tế bào hồng cầu của con người. Ký sinh trùng Plasmodium gây bệnh sốt rét, một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình

dạng, nhân lên và tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và dinoflagellate sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình dạng, nhân lên và tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.một trong ba bệnh truyền nhiễm nghiêm trọng nhất thế giới; nó lây nhiễm cho hơn 350 triệu người và giết chết hơn 1 triệu người mỗi năm. Trung bình, có khoảng hai người chết vì bệnh sốt rét mỗi phút mỗi ngày - hầu hết trong số họ ở châu Phi cận Sahara, mặc dù bệnh sốt rét xảy ra ở hơn 100 quốc gia. Muỗi thuộc chi Anopheles truyền Plasmodium sang người khi muỗi cái bị nhiễm bệnh xâm nhập vào da người. Ký sinh trùng xâm nhập vào máu người và di chuyển đến các tế bào trong gan và hệ bạch huyết, nơi chúng thay đổi hình dạng, nhân lên và tái nhập vào máu để xâm chiếm các tế bào hồng cầu, nơi chúng tiếp tục nhân lên. Cuối cùng, các tế bào máu bị ly giải (nổ tung), giải phóng các đàn Plasmodium mới. Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là

một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và tảo hai roi sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.Những giai đoạn ly giải tế bào này trùng với các triệu chứng chính của bệnh sốt rét, bao gồm sốt, run rẩy, nôn mửa, đau khớp và co giật. Nếu một con Anophele khác cắn nạn nhân, muỗi sẽ ăn tế bào Plasmodium cùng với máu. Một số tế bào này phát triển thành giao tử kết hợp với muỗi, tạo thành hợp tử. Hợp tử cư trú trong ruột muỗi, phân chia nhiều lần và di chuyển vào tuyến nước bọt của nó, từ đó chúng có thể truyền sang vật chủ khác là con người (Hình 27.20). Do đó Plasmodium là một loại ký sinh trùng ngoại bào trong vật trung gian muỗi và là một loại ký sinh nội bào trong vật chủ của con người. Một sinh vật như vậy - tức là một loài ký sinh cần nhiều hơn một vật chủ - được cho là có vòng đời phức tạp. Plasmodium là một mầm bệnh đặc biệt khó chiến đấu đối với con người. Vòng đời của nó bị phá vỡ tốt nhất bằng cách loại bỏ nước tù đọng, nơi muỗi sinh sản. Sử dụng thuốc trừ sâu để giảm quần thể Anopheles cũng có thể có hiệu quả, nhưng lợi ích phải được cân nhắc với những rủi ro về sinh thái, kinh tế và sức khỏe do chính thuốc trừ sâu gây ra. Ngay cả một số thực vật phù du là nhà sản xuất chính quan trọng như vậy cũng có thể gây chết người, như được mô tả ở phần mở đầu của chương này. Một số tảo cát và dinoflagellate sinh sản với số lượng lớn khi điều kiện môi trường thuận lợi cho sự phát triển của chúng. Kết quả là "thủy triều đỏ" nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá." nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá." nồng độ tảo hai roi có thể lên tới 60 triệu/lít nước biển và tạo ra chất độc thần kinh mạnh gây hại hoặc giết chết nhiều loài động vật có xương sống, đặc biệt là cá.

564 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn (A) BẮT ĐẦU 27.20 Vòng đời của ký sinh trùng sốt rét (A) Giống như nhiều loài ký sinh trùng, apicomplexan Plasmodium falciparum có vòng đời phức tạp, một phần trong đó tồn tại ở muỗi thuộc chi Anopheles và một phần ở con người. Giai đoạn sinh dục (hợp nhất giao tử) của vòng đời này diễn ra ở côn trùng và hợp tử là giai đoạn lưỡng bội duy nhất. (B) Hợp tử Plasmodium có nang (có màu xanh nhân tạo) bao phủ thành dạ dày của muỗi. Các thoa trùng xâm lấn sẽ nở ra từ các nang và truyền sang người, người ký sinh trùng gây bệnh sốt rét. Một số sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật là sinh vật nội cộng sinh. Nội cộng sinh là phổ biến ở các sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật. Nhiều loài phóng xạ có nội cộng sinh quang hợp (xem Hình 27.12A). Kết quả là, những sinh vật phóng xạ này, bản thân chúng không quang hợp, có màu xanh lục hoặc vàng, tùy thuộc vào loại nội cộng sinh mà chúng chứa. Sự sắp xếp này thường mang lại lợi ích chung: sinh vật phóng xạ có thể sử dụng các hợp chất carbon được tạo ra bởi

nội cộng sinh quang hợp của nó, và sinh vật nội cộng sinh có thể sử dụng các chất chuyển hóa do vật chủ tạo ra hoặc nhận được sự bảo vệ vật lý. Trong vài trường hợp. i _ i 170 chiều, vi sinh vật nội cộng sinh được khai thác để tạo ra các sản phẩm quang hợp trong khi bản thân nó nhận được rất ít hoặc không có lợi ích gì. Dinoflagellate là loài nội cộng sinh phổ biến và có thể được tìm thấy ở cả động vật và các sinh vật nguyên sinh khác. Hầu hết, nhưng không phải tất cả, bào tử dinoflagellate Cj] xâm nhập vào tế bào gan và phát triển thành các thể phân bào. Merozoites cũng xâm nhập vào các tế bào hồng cầu, phát triển và phân chia và làm tan các tế bào. Chúng có thể tái tạo gan, sản sinh ra thế hệ mới. Tế bào hồng cầu Muỗi tiêm sporozoite vào máu người khi nó ăn. Tuyến nước bọt của muỗi Con người ^ tế bào gan & amp; Cuối cùng, một số merozoite phát triển thành giao tử đực và giao tử cái. Một con muỗi cái hút máu sẽ ăn các giao tử Plasmodium. m Trong muỗi, giao tử đực và giao tử cái phát triển thành giao tử và hợp nhất với nhau. Giao tử đực Giao tử cái Sự kiện ở người Sự kiện ở muỗi Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 27.3 Vòng đời của ký sinh trùng sốt rét Lifel 0e.com/at27.3 Hợp tử thu được xâm nhập vào thành ruột của muỗi và tạo thành một u nang. Thành ruột của muỗi Hợp tử sinh ra các bào tử xâm nhập vào tuyến nước bọt.


into male and
female gametocytes.
Events in human

27.4 Những người bảo vệ ảnh hưởng đến môi trường của họ như thế nào? 565 sinh vật nội cộng sinh có khả năng quang hợp. Một số loài tảo sống cộng sinh trong tế bào san hô, đóng góp sản phẩm quang hợp của chúng vào quan hệ đối tác. Tầm quan trọng của chúng đối với san hô được thể hiện khi tảo hai roi chết hoặc bị san hô trục xuất do điều kiện môi trường thay đổi như nhiệt độ nước tăng hoặc độ đục của nước tăng. Hiện tượng này, được gọi là tẩy trắng san hô, làm giảm lượng san hô; cung cấp thực phẩm. Trừ khi san hô có thể thu được các sinh vật nội cộng sinh mới, chúng khó có thể tồn tại (Hình 27.21). Chúng tôi dựa vào tàn tích của các sinh vật biển cổ đại Tảo cát trông rất đáng yêu, nhưng tầm quan trọng của chúng đối với chúng tôi vượt xa tính thẩm mỹ và thậm chí vượt xa vai trò là nhà sản xuất chính của chúng. Tảo cát lưu trữ dầu như một nguồn dự trữ năng lượng và giữ cho chúng nổi ở độ sâu thích hợp trong đại dương. Trải qua hàng triệu năm, vô số tảo cát đã chết và chìm xuống đáy đại dương, nơi cơ thể chúng trải qua những thay đổi hóa học. Bằng cách này, tảo cát đã trở thành nguồn cung cấp dầu mỏ và khí tự nhiên chính, hai trong số những nhiên liệu hóa thạch quan trọng nhất của chúng ta và là mối quan tâm chính trị. Do thành tế bào chứa silica của tảo cát chết chống lại sự phân hủy nên một số đá trầm tích được cấu tạo gần như hoàn toàn từ các bộ xương tảo cát chìm xuống đáy biển theo thời gian. Đất diatomit thu được từ các loại đá như vậy có nhiều ứng dụng công nghiệp, như cách nhiệt, lọc, kem đánh răng và đánh bóng kim loại. Nó cũng đã được sử dụng như một giải pháp "Thân thiện với Trái đất" thuốc trừ sâu làm tắc nghẽn khí quản (cấu trúc hô hấp) của côn trùng. Những sinh vật biển cổ xưa khác cũng góp phần tạo nên đá ngày nay. Một số trùng lỗ, như chúng ta đã thấy, tiết ra vỏ canxi cacbonat. Sau khi chúng sinh sản (bằng quá trình nguyên phân và phân chia tế bào), các tế bào con sẽ rời bỏ lớp vỏ bố mẹ và tự tạo ra lớp vỏ mới. Lớp vỏ bị loại bỏ của foraminifera cổ đại tạo thành một lớp sâu hàng trăm đến hàng nghìn mét trên hàng triệu km2 đáy đại dương. Các mỏ đá vôi rộng lớn được thấy ở nhiều nơi trên thế giới là kết quả của quá trình kiến tạo đã nâng các lớp này lên trên mực nước biển. Vỏ Foraminiferan cũng chiếm phần lớn cát ở một số bãi biển. Một gam cát như vậy có thể chứa tới 50.000 vỏ foraminiferan và các mảnh vỏ. Vỏ của các loài trùng lỗ riêng lẻ dễ dàng được bảo tồn dưới dạng hóa thạch trong trầm tích biển. Mỗi thời kỳ địa chất được đặc trưng bởi sự tập hợp đặc biệt của các loài trùng lỗ. Bởi vì vỏ của các loài foraminiferan có hình dạng đặc biệt như vậy (xem Hình 27.11) và do chúng rất phong phú nên tàn tích của foraminiferan đặc biệt có giá trị trong việc phân loại và xác định niên đại của đá trầm tích. Ngoài ra, các phân tích về thành phần hóa học của vỏ foraminiferan có thể được sử dụng để ước tính nhiệt độ toàn cầu phổ biến tại thời điểm vỏ được hình thành. ĐẦU TƯ CUỘC SỐNG ^^ ^^ ^^ ^^ H 27.21 San hô có thể lấy lại được nội cộng sinh Dinoflagellate bị mất do tẩy trắng không? Một số san hô mất đi nguồn dinh dưỡng chính khi các sinh vật nội cộng sinh quang hợp của chúng chết, thường là do điều kiện môi trường thay đổi. Thí nghiệm này của Cynthia Lewis và Mary Alice Coffroth đã nghiên cứu khả năng của san hô thu được các chất nội cộng sinh mới sau khi tẩy trắng.3 GIẢ THUYẾT San hô bị tẩy trắng có thể thu được các chất nội cộng sinh quang hợp mới từ môi trường của chúng. Phương pháp 1. Đếm số lượng Symbiodinium, một loài dinoflagellate quang hợp, sống cộng sinh trong các mẫu san hô (Briareum sp.). 2. Kích thích tẩy trắng bằng cách duy trì tất cả các khuẩn lạc Briareum trong bóng tối trong 12 tuần. 3. Sau 12 tuần trong bóng tối, đếm số lượng Symbiodinium trong các mẫu san hô; sau đó đưa tất cả các khuẩn lạc ra ánh sáng. 4. Ở một số khuẩn lạc được tẩy trắng (nhóm thử nghiệm), đưa chủng Symbiodinium B21 1 – dinoflagellate có chứa chất đánh dấu phân tử duy nhất. Không để những người khác (nhóm đối chứng) tiếp xúc với chủng B21 1 . Duy trì cả hai nhóm trong ánh sáng trong 6 tuần. Kết quả 70 60 50 c co c -S 05 !Â§ !Â`â– 20 S 10 â€¢6 a 05 03 f O t o 3 2 1 Thực nghiệm (tiếp xúc với chủng B21 1) Đối chứng (không tiếp xúc với chủng B21 1) Sau 1 2 tuần trong bóng tối, 0-1 % vật liệu nội cộng sinh quang hợp vẫn còn sót lại. Sáu tuần sau khi trở lại ánh sáng, cả hai nhóm đều cho thấy số lượng vật cộng sinh hiện diện tăng lên. Phân tích DNA cho thấy chủng cộng sinh chủng B21 1 có mặt trong nhóm thử nghiệm. TT .. ii JL Trước tẩy (trạng thái ban đầu) Trước tẩy Sau tẩy Tuần 3 Sau tẩy Tuần 6 KẾT LUẬN San hô có thể thu được các chất nội cộng sinh mới từ môi trường của chúng sau khi tẩy trắng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aLewis, C. L. và M. A. Coffroth. 2004. Khoa học 304: 1490-1492.Â «â– 20 S 10 â€¢6 a 05 03 f O đến 3 2 1 Thử nghiệm (tiếp xúc với chủng B21 1) Đối chứng (không tiếp xúc với chủng B21 1) Sau 1 2 tuần trong bóng tối, 0-1 % của nội cộng sinh quang hợp vẫn còn. Sáu tuần sau khi trở lại ánh sáng, cả hai nhóm đều cho thấy số lượng vật cộng sinh hiện diện tăng lên. Phân tích DNA cho thấy chủng cộng sinh chủng B21 1 có mặt trong nhóm thử nghiệm. TT .. ii JL Trước tẩy (trạng thái ban đầu) Trước tẩy Sau tẩy

Tuần 3 Sau tẩy Tuần 6 KẾT LUẬN San hô có thể thu được các chất nội cộng sinh mới từ môi trường của chúng sau khi tẩy trắng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aLewis, C. L. và M. A. Coffroth. 2004. Khoa học 304: 1490-1492.Â «â– 20 S 10 â€¢6 a 05 03 f O đến 3 2 1 Thử nghiệm (tiếp xúc với chủng B21 1) Đối chứng (không tiếp xúc với chủng B21 1) Sau 1 2 tuần trong bóng tối, 0-1 % của nội cộng sinh quang hợp vẫn còn. Sáu tuần sau khi trở lại ánh sáng, cả hai nhóm đều cho thấy số lượng vật cộng sinh hiện diện tăng lên. Phân tích DNA cho thấy chủng cộng sinh chủng B21 1 có mặt trong nhóm thử nghiệm. TT .. ii JL Trước tẩy (trạng thái ban đầu) Trước tẩy Sau tẩy Tuần 3 Sau tẩy Tuần 6 KẾT LUẬN San hô có thể thu được các chất nội cộng sinh mới từ môi trường của chúng sau khi tẩy trắng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aLewis, C. L. và M. A. Coffroth. 2004. Khoa học 304: 1490-1492.

566 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Sự hấp thu của nội cộng sinh sau khi tẩy trắng san hô Chủng Symbiodinium hiện diện (% khuẩn lạc) Bài viết gốc Lewis, C. L. và M. A. Coffroth. 2004. Việc thu nhận các loài tảo cộng sinh ngoại sinh bằng san hô bát giác sau khi tẩy trắng. Khoa học 304: 1490-1492. Phân tích dữ liệu Dữ liệu hiển thị trong bảng bên phải đến từ các phân tích DNA của các chủng Symbiodinium được tìm thấy trong các quần thể san hô thử nghiệm và đối chứng (Briareum) trước và sau khi tẩy trắng. Chủng Symbiodinium B211 (không có trước khi tẩy trắng) được đưa vào các khuẩn lạc thí nghiệm sau khi tẩy trắng. Sử dụng dữ liệu này để trả lời các câu hỏi dưới đây. CÂU HỎI 1 Có phải các chủng Symbiodinium mới chỉ được hấp thụ bởi các quần thể san hô đã mất hết các sinh vật nội cộng sinh ban đầu của chúng? CÂU HỎI 2 Việc thu được chủng Symbiodinium mới có luôn mang lại sự sống sót cho đàn Briareum đang phục hồi không? CÂU HỎI 3 Trong tuần 3, chỉ có chủng B21 1 được phát hiện ở các khuẩn lạc thí nghiệm, nhưng trong tuần 6, Symbiodinium không phải B21 1 được phát hiện ở 8% số khuẩn lạc thí nghiệm. Bạn có thể đề xuất một lời giải thích cho quan sát này? Non-B21 1 B21 1 Không* Khuẩn lạc chết Khuẩn lạc thực nghiệm (thêm chủng B211) Trước tẩy 100 0 0 0 Sau tẩy 58 0 42 0 Tuần 3 0 92 0 8 Tuần 6 8 58 8 25 Khuẩn lạc đối chứng (không có chủng B211) Trước tẩy 100 0 0 0 Sau tẩy 67 0 33 0 Tuần 3 67 0 33 0 Tuần 6 67 0 17 17 ^Các khuẩn lạc vẫn còn sống nhưng không phát hiện thấy Symbiodinium. Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA TÓM LƯỢC Người bảo vệ có nhiều tác động, cả tích cực lẫn tiêu cực, đối với môi trường của họ. Một số loài là sinh vật sản xuất sơ cấp quan trọng, nhiều loài là sinh vật nội cộng sinh và một số là mầm bệnh. Người bảo vệ là một trong những nhà sản xuất nhiên liệu hóa thạch quan trọng nhất và là thành phần quan trọng của đá trầm tích. â€¢ Vai trò của muỗi Anopheles cái trong việc truyền bệnh sốt rét là gì? Xem trang. 563 và Hình 27.20 â€¢ Giải thích vai trò của tảo hai roi trong hai hiện tượng rất khác nhau là tẩy trắng san hô và thủy triều đỏ. Xem trang 549 và 564-565. Một số cách mà tảo cát quan trọng đối với xã hội loài người? Xem trang. 565 Sáu chương tiếp theo sẽ khám phá các bước tiến hóa chính của sinh vật nhân chuẩn đa bào, cùng với tổ tiên của sinh vật nguyên sinh mà chúng đã phát sinh. Chương 28 và 29 sẽ mô tả nguồn gốc và sự đa dạng của thực vật. Chương 30 sẽ trình bày về nấm và Chương 31-33 sẽ cung cấp cái nhìn tổng quan ngắn gọn về các loài động vật. Dinoflagellate có thể có lợi cũng như có hại cho hệ sinh thái biển? TRẢ LỜI Không phải tất cả các loài dinoflagellate nở hoa đều gây ra vấn đề cho các loài khác. Dinoflagellate là thành phần quan trọng của nhiều hệ sinh thái, như chúng ta đã thấy trong suốt chương này. Tảo hai roi quang hợp cũng tạo ra phần lớn lượng oxy trong khí quyển mà hầu hết động vật cần để tồn tại. San hô và nhiều loài khác phụ thuộc vào tảo cộng sinh để làm thức ăn (xem Hình 27.21). Ngoài ra,Là sinh vật quang hợp, dinoflagellate phù du sống tự do là một trong những sinh vật sản xuất chính quan trọng nhất trong lưới thức ăn thủy sản. Chúng là thành phần chính của thực vật phù du và cung cấp nguồn thức ăn quan trọng cho nhiều loài (xem Phần 27.4). Một số loài tảo hai roi tạo ra sự phát quang sinh học đẹp mắt. Tuy nhiên, không giống như vi khuẩn phát quang sinh học được mô tả ở đầu Chương 26, tảo hai roi không thể tạo ra sự phát quang sinh học ổn định mà tạo ra những tia sáng khi bị quấy rầy, như những người bơi trong đại dương vào ban đêm ở một số vùng nhất định thường quan sát thấy.

Tóm tắt chương 567 Tế bào nhân chuẩn phát sinh như thế nào? • Thuật ngữ sinh vật nguyên sinh không mô tả một nhóm phân loại chính thức. Nó là cách viết tắt của "tất cả các sinh vật nhân chuẩn không phải là thực vật,

động vật hoặc nấm." Các sự kiện ban đầu trong quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn có thể bao gồm sự mất đi thành tế bào vững chắc và sự gấp nếp của màng sinh chất. Sự cuộn gấp như vậy có lẽ đã dẫn đến sự phân chia vật liệu di truyền trong nhân có màng bao bọc. Ôn lại Hình 27.1 â€¢ Ty thể tiến hóa bằng cơ chế nội cộng sinh với một loại vi khuẩn protein. “Sự nội cộng sinh sơ cấp của sinh vật nhân chuẩn và vi khuẩn lam đã tạo ra lục lạp đầu tiên. Quá trình nội cộng sinh thứ cấp và nội cộng sinh cấp ba giữa sinh vật nhân chuẩn chứa lục lạp và sinh vật nhân chuẩn khác đã tạo ra các lục lạp đặc biệt của euglenid, dinoflagellate và các nhóm khác. Xem lại Hình 27.2 # HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 27.1 Những đặc điểm nào tạo nên sự đa dạng của người bảo vệ? “Hầu hết các sinh vật nhân chuẩn có thể được xếp vào một trong tám nhánh chính đã tách ra khoảng 1,5 tỷ năm trước: phế nang, stramenopile, rhizaria, động vật khai quật, thực vật, amip, nấm và động vật. Ôn lại Hình 27.3 â€¢ Hầu hết, nhưng không phải tất cả, sinh vật nguyên sinh là đơn bào. – Alveolates là sinh vật đơn bào có túi (phế nang) bên dưới màng sinh chất của chúng. Các nhánh phế nang bao gồm các loài tảo biển, các loài apicomplexans ký sinh và các loại lông mao đa dạng, có tính di động cao. Xem HOẠT ĐỘNG 27.1, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 27.2 – Stramenopiles thường có hai roi có chiều dài không bằng nhau, roi dài hơn mang các hàng lông hình ống. Trong số các loại stramenopile có tảo cát đơn bào, tảo nâu đa bào và nấm trứng không quang hợp, nhiều trong số đó là saprobic. â € ¢ Rhizaria là đơn bào và sống dưới nước. Chúng bao gồm các cercozoans; foraminiferan tiết ra vỏ canxi cacbonat; và các loài Radiolarian có chân giả mỏng, cứng và bộ xương trong bằng thủy tinh. chương tóm tắt(27) â€¢ Các cuộc khai quật bao gồm các loài ký sinh cũng như các loài sống tự do. Các diplomonads và parabasalids thiếu ty thể điển hình. Heteroloboseans có dạng cơ thể dạng amip và vòng đời gồm hai giai đoạn. Euglenids có tiên mao trước; một số có khả năng quang hợp. Kinetoplastids, bao gồm một số mầm bệnh ở người, có một ty thể lớn. â € ¢ Các amip di chuyển bằng chân giả hình thùy. Một thùy bao gồm một tế bào amip duy nhất. Nấm mốc chất nhờn plasmodial là amoebozoans có giai đoạn sinh dưỡng là tế bào coenocyte di chuyển bằng dòng tế bào chất. Trong nấm mốc tế bào, các tế bào riêng lẻ luôn duy trì đặc tính của chúng nhưng tập hợp lại để tạo thành cấu trúc đậu quả. Mối quan hệ giữa giới tính và sinh sản ở người bảo vệ là gì? ™ Sinh sản vô tính tạo ra dòng dõi vô tính của sinh vật. â € ¢ Sự liên hợp ở Paramecium là một quá trình tình dục nhưng không phải là quá trình sinh sản. Ôn lại Hình 27.19 â€¢ Sự xen kẽ của các thế hệ, bao gồm giai đoạn lưỡng bội đa bào và giai đoạn đơn bội đa bào,là một đặc điểm của nhiều vòng đời của sinh vật nguyên sinh đa bào (cũng như của một số loại nấm và tất cả các loài thực vật trên cạn). Các thế hệ xen kẽ có thể là dị hình hoặc đẳng hình. Làm thế nào để người bảo vệ ảnh hưởng đến môi trường của họ? “Tảo cát chịu trách nhiệm cho khoảng 1/5 quá trình cố định carbon quang hợp trên Trái đất. Chúng và các thành viên khác của thực vật phù du là những nhà sản xuất chính quan trọng trong môi trường biển. Tảo cát cổ đại là nguồn cung cấp dầu mỏ và khí tự nhiên chính ngày nay. â€¢ Một số sinh vật nguyên sinh là mầm bệnh của con người và các động vật có xương sống khác. Ôn lại Hình 27.20# HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 27.3 â€¢ Mối quan hệ nội cộng sinh là phổ biến giữa các sinh vật nguyên sinh vi sinh vật và thường mang lại lợi ích cho cả sinh vật nội cộng sinh và các sinh vật nguyên sinh hoặc đối tác động vật của chúng. Xem lại Hình 27.21 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu gglSgfi chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Sfr@5i Life10e.com/is27 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Câu nào về thực vật phù du nhân chuẩn là không đúng? Một. Một số là nhà sản xuất chính quan trọng. b. Một số góp phần vào sự hình thành dầu mỏ. c. Một số tạo thành "thủy triều đỏ." d. Một số là thức ăn cho động vật biển. đ. Họ tạo thành một nhánh. 2. Lục lạp của sinh vật nguyên sinh quang hợp a. có cấu trúc giống hệt nhau. b. đã tạo ra ty thể. c. đều có nguồn gốc từ một loại vi khuẩn lam từng sống tự do. d. tất cả đều có đúng hai màng bao quanh. đ. đều có nguồn gốc từ một loài tảo đỏ từng sống tự do. 3. Sinh sản ở sinh vật nguyên sinh a. có tính dục ở một số loài b. là vô tính ở một số loài. c. có thể xảy ra thông qua cả quá trình vô tính và tình dục ở một số loài. d. có thể xảy ra độc lập với giới tính ở một số loài. đ. Tất cả những điều trênđều có nguồn gốc từ một loại vi khuẩn lam từng sống tự do. d. tất cả đều có đúng hai màng bao quanh. đ. đều có nguồn gốc từ một loài tảo đỏ từng sống tự do. 3. Sinh sản ở sinh vật nguyên sinh a. có tính dục ở một số loài b. là vô tính ở một số loài. c. có thể xảy ra thông qua cả quá trình vô tính và tình dục ở một số loài. d. có thể xảy ra độc lập với giới tính ở một số loài. đ. Tất cả những điều trênđều có nguồn gốc từ một loại vi khuẩn lam từng sống tự do. d. tất cả đều có đúng hai màng bao quanh. đ. đều có nguồn gốc từ một loài tảo đỏ từng sống tự do. 3. Sinh sản ở sinh vật nguyên sinh a. có tính dục ở một số loài b. là vô tính ở một số loài. c. có thể xảy

ra thông qua cả quá trình vô tính và tình dục ở một số loài. d. có thể xảy ra độc lập với giới tính ở một số loài. đ. Tất cả những điều trên

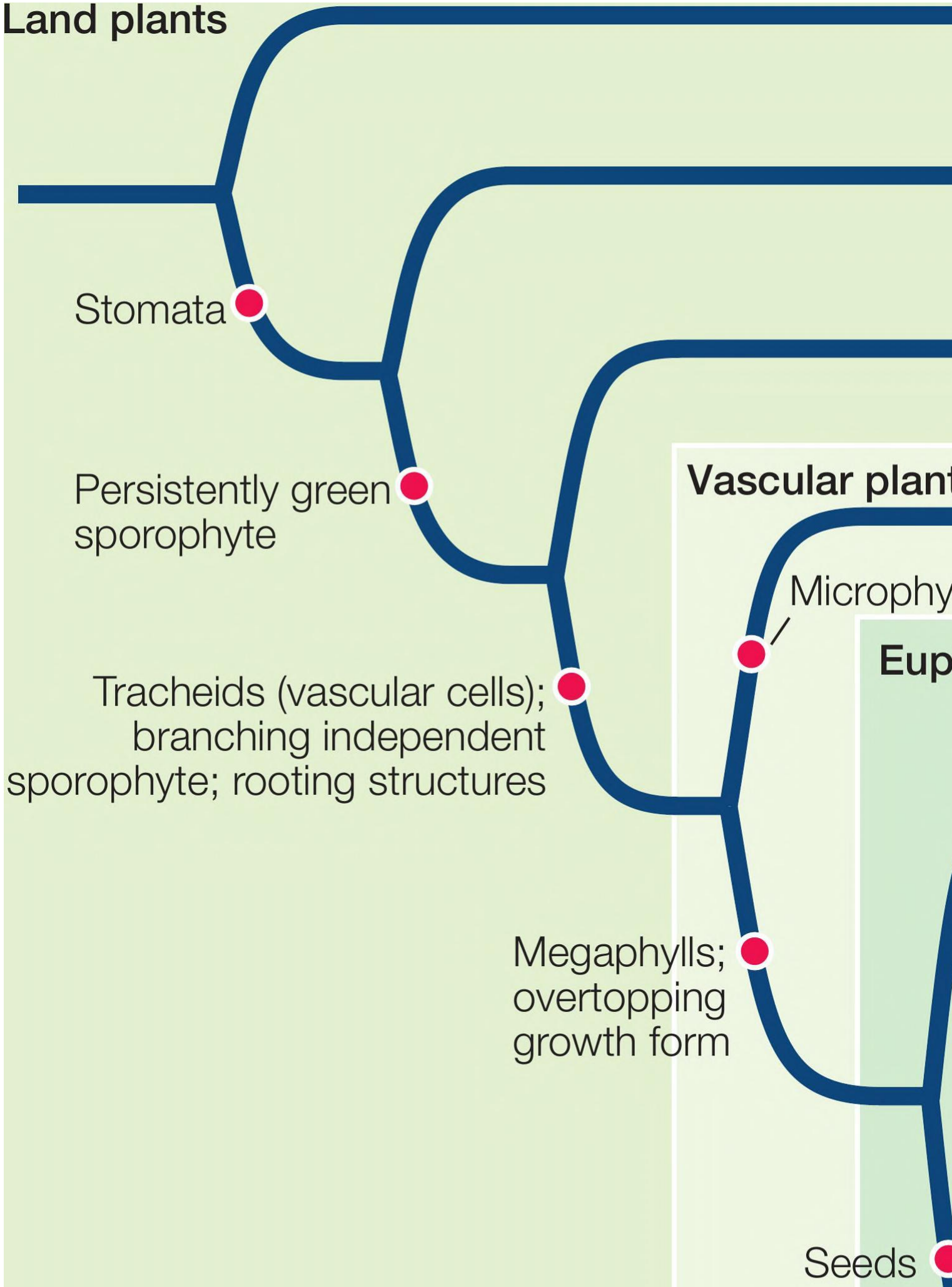
568 CHƯƠNG 27 Nguồn gốc và sự đa dạng hóa của sinh vật nhân chuẩn HIỂU & ÁP DỤNG 4. Với mỗi cặp nhóm dưới đây, hãy mô tả cách bạn có thể nhận ra các thành viên của hai nhóm và phân biệt họ với nhau. Sau đó mô tả những đặc điểm chung của hai nhóm trong mỗi cặp. Một. Trùng lỗ và trùng roi b. Ciliates và dinoflagellate c. Tảo cát và tảo nâu d. Nấm nhầy plasmodial và nấm mốc tế bào 5. Cho rằng giới tính và sinh sản độc lập với nhau ở các lông nhung, điều đó gợi ý điều gì về vai trò của giới tính trong việc duy trì quần thể? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ Bối cảnh cho câu hỏi 6-7: Ở hầu hết các vùng ôn đới của đại dương, thực vật phù du nở hoa vào mùa xuân. Mặc dù sự nở hoa của thủy triều đỏ được mô tả ở phần mở đầu của chương này là có hại nhưng sự nở hoa của thực vật phù du cũng có thể có lợi cho các cộng đồng sinh vật biển. Trên thực tế, nhiều loài sinh vật biển phụ thuộc vào những bông hoa này để sinh tồn. Ngày thực vật phù du nở hoa vào mùa xuân gần bờ biển Nova Scotia, Canada, được xác định bằng cách kiểm tra hình ảnh vệ tinh từ xa. Bảng dưới đây trình bày những ngày này là độ lệch so với ngày trung bình nở hoa vào mùa xuân ở khu vực này; nó cũng đưa ra chỉ số sống sót của ấu trùng cá tuyết chấm đen (một loài cá thương mại quan trọng) trong năm sau mỗi lần nở hoa. Chỉ số sống sót là tỷ lệ giữa khối lượng cá con và khối lượng cá trưởng thành; giá trị cao hơn cho thấy khả năng sống sót của cá ấu trùng tốt hơn. Năm Độ lệch trong ngày nở hoa* (ngày) Chỉ số sống sót 1 +5 1,9 2 + 11 2,2 3 -15 6,8 4 +5 1,9 5 -4 4,9 6 -20 10,3 7 +6 2,1 8 +14 1,9 ^Giá trị âm cho thấy hoa nở sớm hơn hơn ngày trung bình; giá trị dương cho thấy hoa nở muộn hơn. 6. Vẽ đồ thị chỉ số sống sót của ấu trùng cá tuyết chấm đen theo sai lệch về ngày thực vật phù du nở hoa vào mùa xuân. Tính hệ số tương quan cho mối quan hệ của chúng (xem Phụ lục B). 7. Xây dựng một hoặc nhiều giả thuyết để giải thích kết quả của bạn. Hãy nhớ rằng cá tuyết chấm đen ấu trùng bao gồm thực vật phù du trong chế độ ăn của chúng, và sự nở hoa của thực vật phù du cũng cung cấp một số vỏ bọc trong đó cá ấu trùng có thể ẩn náu khỏi những kẻ săn mồi tiềm năng. Thông tin cơ bản cho Câu hỏi 8-10: Các gen RNA ribosome (rRNA) có trong bộ gen nhân của sinh vật nhân chuẩn. Ngoài ra còn có các gen rRNA trong bộ gen của ty thể và lục lạp. Do đó, sinh vật nhân chuẩn quang hợp có ba bộ gen rRNA khác nhau, mã hóa RNA cấu trúc của ba bộ ribosome riêng biệt. Quá trình dịch mã của mỗi bộ gen diễn ra trên bộ ribosome riêng của nó. Cây gen cho thấy mối quan hệ tiến hóa giữa các trình tự gen rRNA được phân lập từ bộ gen hạt nhân của con người, nấm men và ngô; từ vi khuẩn cổ (Halobacteria), vi khuẩn proteobacteria (E. coli) và vi khuẩn lam (chlorobium); và từ bộ gen ty thể và lục lạp của ngô. Hãy sử dụng cây gen để trả lời các câu hỏi sau. Halobacteria rRNA rRNA hạt nhân của con người rRNA hạt nhân nấm men rRNA hạt nhân ngô E.coli rRNA rRNA ty thể của ngô Chlorobium rRNA rRNA lục lạp ngô 8. Tại sao ba gen rRNA của ngô không phải là họ hàng gần nhất của nhau? 9. Bạn giải thích mối quan hệ chặt chẽ hơn giữa gen rRNA của ty thể của ngô với gen rRNA của E. coli so với gen rRNA trong nhân của các sinh vật nhân chuẩn khác? Bạn có thể giải thích mối quan hệ giữa gen rRNA từ lục lạp của ngô với gen rRNA của vi khuẩn lam không? 10. Nếu bạn sắp xếp trình tự các gen rRNA từ bộ gen ty thể của người và nấm men, bạn mong đợi hai trình tự này khớp ở đâu trên cây gen? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

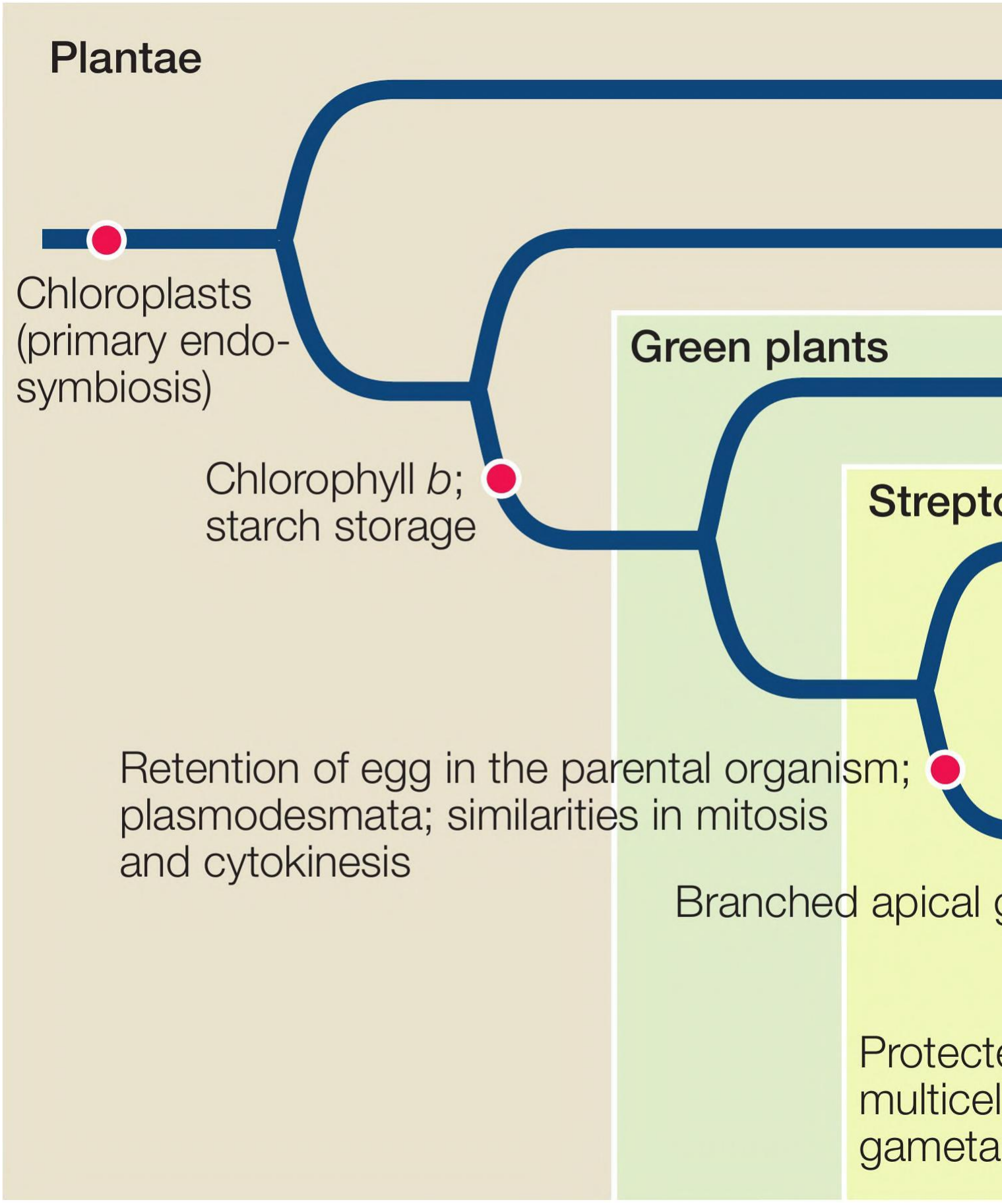
*5Q \ Thực vật không có hạt: l=d r Từ nước đến đất CHƯƠNG 28.1 Quá trình quang hợp diễn ra ở thực vật như thế nào? 28.2 Thực vật xâm chiếm đất liền khi nào và như thế nào? 28.3 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên đất đa dạng hóa về hình thức? Ở VỊNH MEXICO, cách bờ biển Louisiana khoảng 60 km về phía nam, giàn khoan dầu DeepI Water Horizon đang khoan một giếng dầu thăm dò dưới đáy biển ở độ sâu khoảng 1.500 mét nước thì vào ngày 20 tháng 4 năm 2010, một vụ nổ bùng nổ đã xảy ra và có thể không được chứa đựng. Trong 3 tháng tiếp theo, gần 5 triệu thùng dầu đã chảy từ giếng vào vùng Vịnh, khiến sự kiện này trở thành vụ tràn dầu biển tồi tệ nhất trong lịch sử. Vụ tràn dầu đã gây ra cái chết lớn cho các sinh vật biển cũng như gây thiệt hại đáng kể dọc theo bờ biển khi dầu nổi lên mặt nước và dạt vào bờ. Tại sao dầu được tìm thấy ở độ sâu dưới Vịnh và điều gì khiến các nhà địa chất mong đợi tìm thấy dầu ở đó? Hầu hết mọi người đều biết rằng dầu mỏ là nhiên liệu hóa thạch, nghĩa là nó có nguồn gốc từ tàn tích cổ xưa của các sinh vật sống một thời. Ít người biết rằng hầu hết dầu mỏ có nguồn gốc chủ yếu từ tàn dư của thực vật phù du, bao gồm nhiều

loài tảo xanh (cũng như các nhóm vi sinh vật khác, như đã thảo luận ở Chương 27). Những loại tảo này tạo ra hydrocarbon phức tạp thông qua quá trình quang hợp. Chúng tích lũy hydrocarbon vừa là nguồn dự trữ năng lượng vừa là cách để tăng khả năng nổi của chúng trong nước. Khi những loài tảo này chết đi, chúng rơi xuống đáy đại dương và trải qua hàng triệu năm, phần còn lại bị chôn vùi của chúng phân hủy thành các mỏ dầu. Ngày nay người ta rất quan tâm đến việc sử dụng năng lượng mặt trời để giúp đáp ứng nhu cầu năng lượng của con người. Nhưng Quả cầu lửa đơn bào trên Vịnh A "cú nổ" – sự rò rỉ dầu mỏ không kiểm soát – đã đốt cháy một quả cầu lửa phía trên giàn khoan Deepwater Horizon. Được thúc đẩy bởi dầu và khí tự nhiên phun ra, ngọn lửa không thể dập tắt được và các thủy thủ đoàn buộc phải đánh chìm giàn khoan mà không ngăn được vụ nổ. Dầu tiếp tục chảy từ giếng biển sâu trong 3 tháng. sinh vật nhân chuẩn lần đầu tiên kết hợp các bộ chuyển đổi năng lượng mặt trời cực nhỏ vào tế bào của chúng khoảng 1,5 tỷ năm trước, khi chúng hình thành mối quan hệ cộng tác với vi khuẩn lam quang hợp. Những sinh vật nội cộng sinh này - theo thời gian sẽ trở thành lục lạp của thực vật hiện đại - cho phép nhiều sinh vật nhân chuẩn sử dụng năng lượng mặt trời để thúc đẩy các phản ứng chuyển đổi carbon dioxide thành các hợp chất carbon hữu cơ. Trải qua hàng triệu năm, các hợp chất carbon được tạo ra trong tế bào tảo biển đã tích tụ trong trầm tích đại dương. Ngày nay con người đang khai thác năng lượng mặt trời bị mắc kẹt đó dưới dạng dầu mỏ và các nhiên liệu hóa thạch khác. m Cho rằng dầu mỏ được sản xuất tự nhiên từ tảo xanh, liệu con người có thể sử dụng tảo xanh để sản xuất dầu thương mại không? Xem câu trả lời ở trang 585.



(A) (B) Plantae Lục lạp (cộng sinh sơ cấp) Cây xanh Glaucophytes Tảo đỏ Chất diệp lục b\ dự trữ tinh bột Chất diệp lục (hầu hết là “tảo xanh”) Streptophytes Các “tảo xanh” khác Giữ trứng trong cơ thể bố mẹ; ^ plasmodesmata; những điểm tương đồng trong quá trình nguyên phân và phân chia tế bào. Tăng trưởng ở đỉnh phân nhánh < Coleochaetophytes ("tảo xanh") Stoneworts ("tảo xanh") Phôi được bảo vệ; lớp biểu bì; thể bào tử đa bào; giao tử; bào tử có thành dày / Thực vật trên cạn (phôi) 28.1 Sự tiến hóa của thực vật Theo định nghĩa rộng nhất, thuật ngữ "thực vật" bao gồm các loài glaucophyte, tảo đỏ và thực vật xanh - tất cả các nhóm đều có nguồn gốc từ một tổ tiên chung có lục lạp. Một số nhà sinh học hạn chế thuật ngữ "thực vật"; đến thực vật xanh (những cây có diệp lục b) hoặc hẹp hơn nữa là thực vật trên cạn. Ba đặc điểm chính xuất hiện trong quá trình tiến hóa của thực vật trên cạn – phôi được bảo vệ, mô mạch và hạt – đã dẫn đến sự thành công của chúng trong môi trường trên cạn. Thực vật trên cạn không có mạch - Monilophytes > Cây có hạt J Quá trình quang hợp diễn ra ở thực vật như thế nào? Hơn một tỷ năm trước, khi vi khuẩn lam lần đầu tiên bị nuốt chửng bởi sinh vật nhân chuẩn sơ khai, lịch sử của sự sống đã bị thay đổi hoàn toàn. Lục lạp hình thành từ quá trình nội cộng sinh sơ cấp của vi khuẩn lam này rõ ràng rất quan trọng đối với sự tiến hóa của thực vật và các sinh vật nhân chuẩn quang hợp khác. nhưng chúng cũng rất quan trọng đối với sự tiến hóa của mọi sự sống trên đất liền. Cho đến khi thực vật quang hợp có thể di chuyển lên đất liền, ở đó có rất ít nguồn hỗ trợ cho động vật đa bào hoặc nấm, và hầu hết mọi sự sống đều bị giới hạn ở các đại dương và vùng nước ngọt. Nội cộng sinh nguyên phát là một đặc điểm có nguồn gốc chung - một đặc điểm đồng hình - của nhóm được gọi là Plantae (Hình 28.1). Mặc dù Plantae là tiếng Latin có nghĩa là "thực vật" trong ngôn ngữ hàng ngày - và xuyên suốt cuốn sách này - cái tên chung không thể sửa đổi là "thực vật"


Land plants
Stomata
Persistently green sporophyte
Vascular plant
Tracheids (vascular cells); branching independent sporophyte; rooting structures
Microphy
Eup
Megaphylls; overtopping growth form
Seeds


Plantae
Chloroplasts (primary endo-symbiosis)
Green plants
Chlorophyll *b*; starch storage
Strepto
Retention of egg in the parental organism; plasmodesmata; similarities in mitosis and cytokinesis
Branched apical
Protecte
multicel
gameta

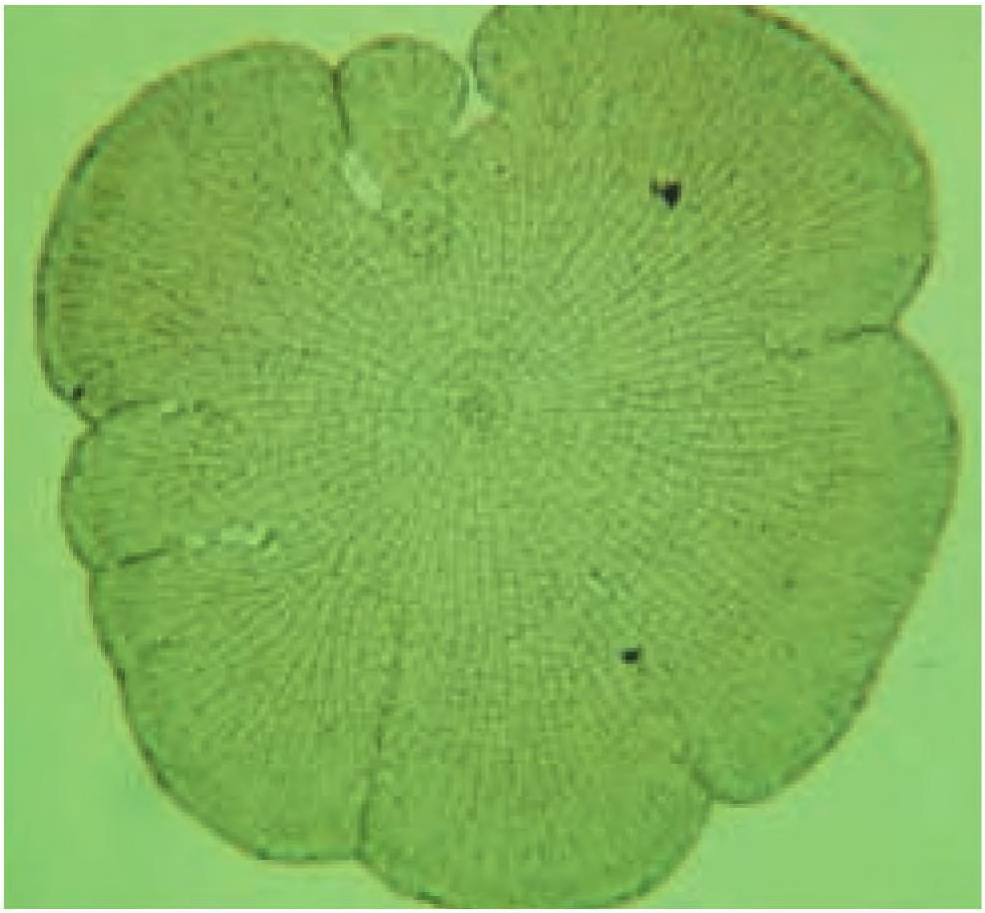
28.1 Quá trình quang hợp diễn ra ở thực vật như thế nào? 571 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Phát sinh loài thực vật trên cạn Giấy gốc Qiu, Y.-L. et al. 2006. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 103: 15511-15516. Phân tích dữ liệu Ngoài các đặc điểm hình thái của thực vật trên cạn được thể hiện trên hình 28.1, trình tự DNA được sử dụng rộng rãi để nghiên cứu và tái hiện lại lịch sử tiến hóa của thực vật. Những trình tự này dài hàng chục nghìn nucleotide và được thu thập từ một số lượng lớn các loài. Bộ dữ liệu đầy đủ được Yin-Long Qiu và các đồng nghiệp của ông sử dụng (có tại treebase.org) bao gồm các chuỗi DNA từ 67 gen. Bảng dưới đây cung cấp các trình tự mẫu từ một gen lục lạp đã được sử dụng để tái tạo lại mối quan hệ của các loài thực vật đại diện; bảng hiển thị 27 vị trí nucleotide của 10 loài. CÂU HỎI 1 Xây dựng cây phát sinh loài của 10 loài này bằng phương pháp phân tích (xem Phần 22.2 và các ví dụ trong Bảng 22.1 và Hình 22.5 để được hướng dẫn). Sử dụng nhóm ngoài để nhổ tận gốc cây của bạn. Giả sử rằng tất cả những thay đổi giữa các nucleotide đều có khả năng xảy ra như nhau. CÂU HỎI 2 Có bao nhiêu thay đổi (từ nucleotide này sang nucleotide khác) xảy ra dọc theo mỗi nhánh trên cây của bạn? CÂU HỎI 3 Những vị trí nucleotide nào (tức là trạng thái tính cách nào) thể hiện sự đồng hình (hội tụ hoặc đảo ngược trạng thái tính cách)? CÂU HỎI 4 Nhóm nào trên cây của bạn đại diện cho streptophytes? Thực vật trên cạn? Thực vật có mạch? Thực vật thực vật? Vị trí nucleotide (trạng thái ký tự) Loài 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 Nhóm ngoài (Chlorophyte T A T T A T G A T T C A A A T A T A T A T T A tảo) Đá wort T A T T T A A T A C T A A T A A T A T A A T C T A Liverwort A C T T T T A A T G A T C A G A A T A T A T c T A A C T T T A A T A T T T A A A T A A A A A A T c T T Hornwort A C T T T T A A T G T T T A A A C A G A A A A c T T Lycophyte A C T C C C G G T G T T C T G A T G T T C T G A T G T T C T G A T G T T C T G A T A C A A G G A c C T A A C T C G A G C G T T C T A G A T A G G A c C T Cây thông rêu A C C C C G C G C G T T C T G A T G G A G G A T C T Gạo A C C C C G C G C G T T C T G A T G C G A G G A T A T Thuốc lá A C C A C G C G C G T T C T G A T G G A G G A T A T Đi tới BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU thường chỉ được sử dụng để chỉ các loại thực vật trên đất liền. Tuy nhiên, một số nhánh đầu tiên tách ra khỏi cây sự sống sau quá trình nội cộng sinh sơ cấp đều là thủy sinh. Hầu hết các sinh vật nhân chuẩn quang hợp dưới nước (trừ những sinh vật có nguồn gốc thứ cấp từ thực vật trên cạn) đều được biết đến với tên gọi chung là tảo. Tuy nhiên, tên này chỉ là một cách thuận tiện để chỉ những nhóm này, không phải tất cả đều có liên quan chặt chẽ với nhau. Nhiều nhóm quang hợp được thảo luận ở Chương 27 (thu được lục lạp thông qua quá trình nội cộng sinh thứ cấp) cũng thường được gọi là tảo.Một số dòng tảo riêng biệt nằm trong số các sinh vật nhân chuẩn quang hợp đầu tiên. Tổ tiên của Plantae là đơn bào và có thể có hình dạng tổng quát tương tự như các loài glaucophyte hiện đại (Hình 28.2). Những loài tảo nước ngọt cực nhỏ này được cho là nhóm chị em với phần còn lại của Plantae (xem Hình 28.1 A). Lục lạp của glaucophyte đặc biệt ở chỗ chứa một lượng nhỏ peptidoglycan giữa màng trong và màng ngoài của nó - cách sắp xếp tương tự được tìm thấy ở vi khuẩn lam. Peptidoglycan đã bị mất khỏi các sinh vật nhân chuẩn quang hợp còn lại. Ngược lại với tảo lam, hầu hết tảo đỏ đều đa bào (Hình 28.3). Màu sắc đặc trưng của chúng là kết quả của sắc tố quang hợp phụ phycoerythrin, được tìm thấy với số lượng tương đối lớn trong lục lạp của nhiều loại tảo đỏ. Ngoài phycoerythrin, lục lạp tảo đỏ còn chứa diệp lục a và các sắc tố phụ phycocyanin và carotenoids. Tảo đỏ bao gồm các loài phát triển ở các hồ thủy triều nông nhất cũng như các loài quang hợp được tìm thấy sâu nhất trong đại dương (sâu tới 260 mét nếu điều kiện dinh dưỡng phù hợp và nước đủ trong để cho phép ánh sáng xuyên qua). Một số loài tảo đỏ sống ở nước ngọt. Hầu hết phát triển gắn liền với chất nền bằng cách giữ chặt.

572 CHƯƠNG 28 Thực vật không có hạt: Từ nước đến đất Glaucocystis 20 jim 28.2 Các loài thực vật có thể giống một số loài thực vật sớm nhất Lục lạp lớn của các loài thực vật glaucophyte đơn bào khác với lục lạp của các loài Thực vật khác ở chỗ giữ lại một lớp peptidoglycan. Đặc điểm này được cho là đã được giữ lại từ vi khuẩn lam nội cộng sinh đã tạo ra lục lạp của Plantae. Bức ảnh cho thấy một đàn gồm hai cá thể, mỗi cá thể có hai lục lạp. Mặc dù có tên như vậy nhưng tảo đỏ không phải lúc nào cũng có màu đỏ. Tỷ lệ của hai sắc tố – phycoerythrin (màu đỏ) và diệp lục a (màu xanh lá cây) – phụ thuộc phần lớn vào cường độ ánh sáng chiếu tới tảo. Ở vùng nước sâu, nơi ánh sáng mờ, tảo tích tụ một lượng lớn phycoerythrin và có màu đỏ. Nhưng nhiều loài mọc gần bề mặt chứa nồng độ diệp lục a cao hơn và có màu xanh tươi. Các nhóm tảo còn lại ở Plantae là các loại "tảo xanh." Giống như thực vật trên cạn, tảo xanh chứa cả diệp lục a và b và dự trữ các sản phẩm

quang hợp dưới dạng tinh bột trong lục lạp. Tất cả các nhóm có chung những đặc điểm này thường được gọi là thực vật xanh vì cả hai sắc tố quang hợp của chúng đều có màu xanh lục. Nhóm "tảo xanh" lớn nhất là chất diệp lục. Có hơn 17.000 loài diệp lục, hầu hết sống dưới nước (một số sống ở biển, mặc dù nhiều loài sống ở nước ngọt), mặc dù có một số dạng sống trên cạn sống trong môi trường ẩm ướt. Chất diệp lục có kích thước đa dạng từ dạng đơn bào cực nhỏ đến dạng đa bào dài nhiều cm và có nhiều hình dạng và hình dạng cơ thể đáng kinh ngạc. Các khuẩn lạc tế bào lớn và hình thành tốt đáng ngạc nhiên được tìm thấy ở một số nhóm nước ngọt đơn bào, chẳng hạn như chi Volvox (Hình 28. 4A). Một số tế bào trong các thuộc địa này được chuyên biệt hóa để sinh sản. Các tế bào ở những quần thể này không được biệt hóa thành các mô và cơ quan chuyên biệt như ở thực vật và động vật trên cạn, nhưng chúng cho thấy một cách sống động bước khởi đầu của sự đổi mới tiến hóa vĩ đại này có thể đã được thực hiện như thế nào. Volvox là một chất diệp lục đơn bào thuộc địa, nhưng cũng có nhiều loài diệp lục đa bào thực sự. Một số trong số này có dạng sợi. Những loài khác, như các loài thuộc chi Ulva (Hình 28. 4B), phát triển thành các tấm màng mỏng có chiều rộng lên tới 30 cm. Hai nhóm tảo xanh là họ hàng gần nhất của thực vật trên cạn. Tất cả các loại tảo xanh ngoại trừ diệp lục tạo thành một nhóm cùng với thực vật trên cạn được gọi là streptophytes (xem Hình 28.1 A). Một số đặc điểm cấu trúc vi mô, được hỗ trợ bởi bằng chứng rõ ràng từ các nghiên cứu phân tử, chỉ ra rằng họ hàng gần nhất của thực vật trên cạn là hai nhóm tảo xanh thủy sinh, tảo xanh thủy sinh, tảo xanh (Hình 28. 5A) và tảo đá (Hình 28. 5B). Cả hai nhóm tảo đa bào này đều giữ lại trứng của chúng trong cơ thể bố mẹ giống như thực vật trên cạn. Giống như ở thực vật trên cạn,tế bào chất của các tế bào lân cận trong các nhóm tảo này được kết nối thông qua các cấu trúc gọi là plasmodesmata; chúng cũng có những điểm tương đồng về chi tiết nguyên phân và phân chia tế bào. Trong hai nhóm này, giun đá được cho là nhóm chị em của thực vật trên cạn (xem Hình 28.1 A). Hình thức sinh trưởng của cây đá là phân nhánh và đỉnh (sự phát triển mới xảy ra ở đầu cành), giống như ở hầu hết các loài thực vật trên cạn. Phát sinh loài 28.3 Tảo đỏ chứa sắc tố quang hợp phụ kiện màu đỏ (A) Kính hiển vi ánh sáng tương phản vi phân cho thấy màu đỏ đậm của sắc tố phycoerythrin. (B) Tảo đỏ Coralline được đặt tên theo hình dạng giống san hô của nó. (A) Ceram ium sp. 1,5 mm (B) Calliarthron sp. 7,5 mm

Các khuẩn lạc con gái tạo ra các tế bào Somatic thuộc địa bố mẹ bằng các tế bào sinh sản (A) Vo/vox sp. 120 giờ chiều (B) Ulva rigida '~3cm 28.4 Chất diệp lục thể hiện sự đa dạng về hình thức (A) Các khuẩn lạc Volvox là sự sắp xếp có khoảng cách chính xác giữa các tế bào riêng lẻ. Các tế bào sinh sản chuyên biệt tạo ra các khuẩn lạc con gái, cuối cùng sẽ giải phóng các cá thể mới. (B) Rau diếp biển mọc ở vùng biển và vùng bãi triều. phân tích trình tự gen đã xác nhận mối quan hệ chặt chẽ của coleocaetophytes và stonewort với thực vật trên cạn. Có mười nhóm thực vật trên cạn chính. Một trong những đặc điểm đồng nghĩa quan trọng của thực vật trên cạn là sự phát triển từ phôi được bảo vệ bởi các mô của cây mẹ. Vì lý do này, thực vật trên cạn đôi khi được gọi là thực vật có phôi (phyton , "thực vật"). Thực vật xanh, thực vật liên cầu và thực vật trên cạn đều được gọi là "vương quốc thực vật". bởi các cơ quan có thẩm quyền khác nhau; những người khác thậm chí còn có cái nhìn rộng hơn và coi tảo đỏ và tảo lam là "thực vật"." Để tránh nhầm lẫn trong chương này, chúng tôi sẽ sử dụng các thuật ngữ sửa đổi (chẳng hạn như “thực vật trên cạn” hoặc “cây xanh”) để chỉ các nhánh khác nhau của Plantae được trình bày trong Hình 28.1. Các loài thực vật trên cạn tồn tại ngày nay tự nhiên được chia thành 10 nhánh chính (được liệt kê theo tên thông thường ở cột giữa của Bảng 28.1). Các thành viên của bảy nhánh đó sở hữu hệ thống mạch máu phát triển tốt để vận chuyển vật liệu khắp cơ thể thực vật. Chúng tôi gọi chung bảy nhóm này là thực vật có mạch hay thực vật khí quản vì chúng đều sở hữu các tế bào dẫn chất lỏng gọi là tracheids. Ba nhánh còn lại (cây gan, rêu và rêu sừng) thiếu khí quản và được gọi chung là thực vật đất liền không có mạch. Lưu ý, 28.1 Quá trình quang hợp diễn ra ở thực vật như thế nào? 573 (A) Coleochaete sp. 28.5 Họ hàng gần nhất của thực vật trên cạn (A) Loài này là đại diện của coleocaetophytes, nhánh chị em của giun đá và thực vật trên cạn. (B) Thực vật trên cạn có lẽ đã tiến hóa từ một tổ tiên chung với loài giun đá, một nhóm tảo xanh đa bào phong phú thường được tìm thấy ở các ao và hồ nước ngọt (mặc dù một số loài được tìm thấy trong môi trường biển). Một loài trong chi chung Chara được trình bày ở đây. Sp Vào Media Clip 28.1 Cấu trúc sinh sản của Chara Lifel 0e.com/mc28. 1 tuy nhiên, rằng (không giống như thực vật có mạch là một nhánh), ba nhóm thực vật trên cạn không có mạch không tạo thành một nhánh. RECAP Sự nội cộng sinh sơ cấp là một dạng đồng hình của Plantae. Các glaucophytes, nhánh chị em của các

loài Plantae khác, là loài tảo đơn bào tương tự như một số sinh vật nhân chuẩn quang hợp sớm nhất. Cây xanh chứa diệp lục b ngoài diệp lục a được tìm thấy trong tất cả các loài thực vật. â€¢ Giải thích những cách sử dụng khác nhau của thuật ngữ "thực vật." Xem trang 570-571 và Hình 28.1 â€¢ Tại sao không có tên "tảo" chỉ định một nhóm phân loại chính thức? Xem trang.571-572 â€¢ Một số khác biệt chính giữa glaucophytes, tảo đỏ và các nhánh tảo xanh khác nhau là gì? Xem trang 571-572. Bằng chứng nào chứng minh mối quan hệ phát sinh loài giữa thực vật trên cạn và các nhóm alqae xanh khác nhau? Xem trang 572-573 Tổ tiên tảo xanh của thực vật trên cạn sống ở rìa ao hoặc đầm lầy, bao quanh chúng bằng một thảm xanh dày đặc. Chính từ môi trường sống cận biên, đôi khi ẩm ướt và đôi khi khô ráo, mà các loài thực vật ban đầu đã chuyển sang đất liền.



150 µm

(B) *Chara vulgar*
(stonewort)



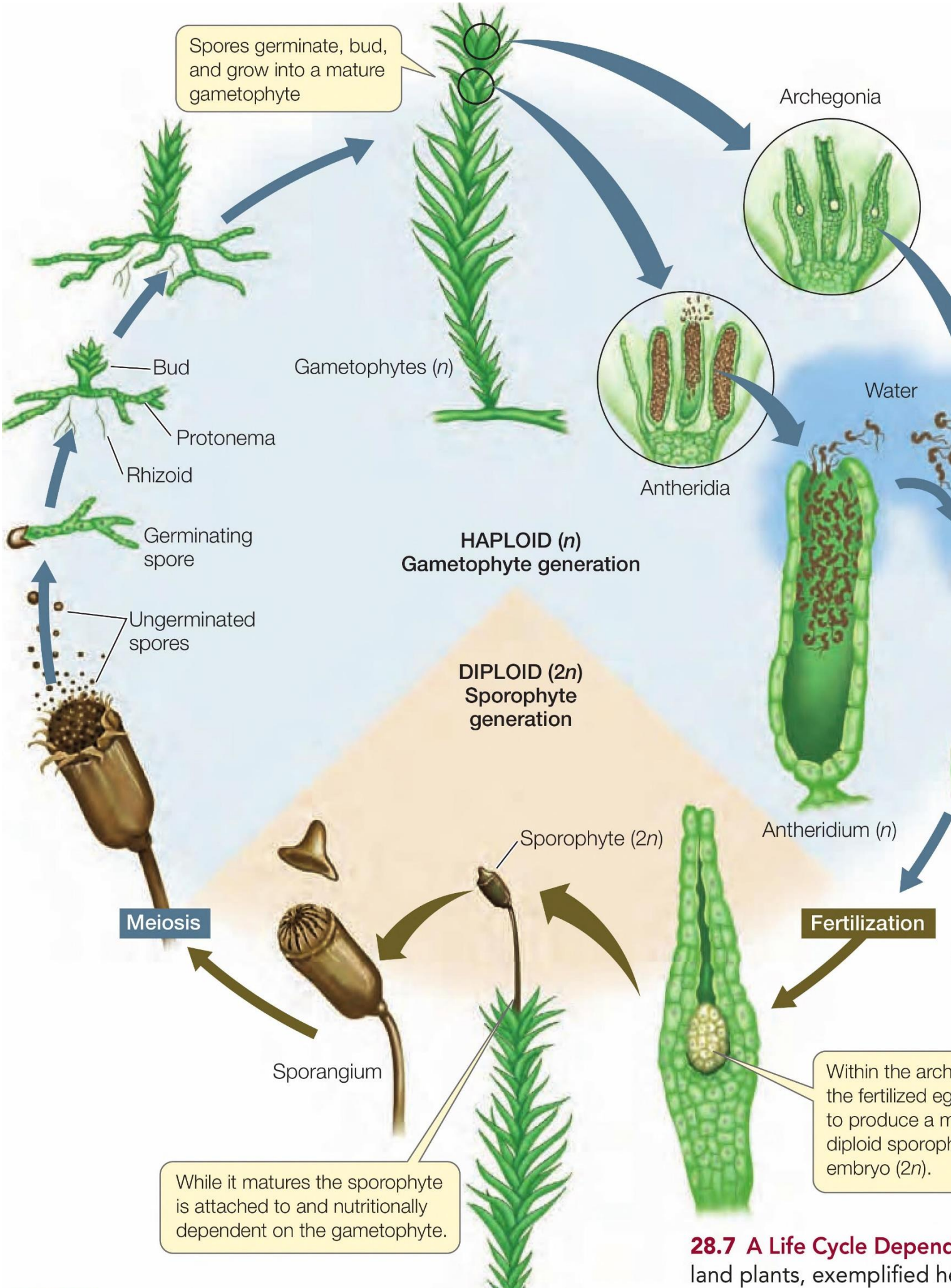
574 CHƯƠNG 28 Thực vật không có hạt: Từ nước đến đất BẢNG 28.1 Phân loại thực vật trên cạn Nhóm Tên chung Đặc điểm Thực vật trên cạn không có mạch Hepatophyta Liverwort Không có khí khổng; gametophyte phẳng hoặc lá Rêu Bryophyta giai đoạn dạng sợi; giao tử lá; thể bào tử phát triển ở đỉnh (ở đỉnh) Anthocerophyta Hornworts Archegonia nhúng; bào tử phát triển cơ bản (tức là từ mặt đất) Thực vật có mạch Lycopodiophyta Lycophytes: Rêu câu lạc bộ và các loài đồng minh Microphylls theo hình xoắn ốc; bào tử ở nách lá Monilophyta Đuôi ngựa, dương xỉ Lá đơn hình vòng hoặc lá kép giống như lá mầm CÂY GIỐNG Cây hạt trần Cycadophyta Cycads Lá kép; tinh trùng bơi lội; hạt trên lá biến tính Ginkgophyta Cây bạch quả Rụng lá; lá hình quạt; tinh trùng bơi Gnetophyta Gnetophytes Tàu trong mô mạch máu; đối diện, lá đơn Coniferophyta Hạt cây lá kim hình nón; lá hình kim hoặc vảy Thực vật hạt kín Thực vật có hoa Nội nhũ; lá noãn; giao tử giảm nhiều; hạt chứa trong quả Khi nào và như thế nào Thực vật xâm chiếm đất đai? Thực vật trên cạn phát sinh như thế nào? Để giải quyết câu hỏi này, chúng ta có thể so sánh thực vật trên cạn với họ hàng gần nhất của chúng trong số các loài tảo xanh. Các đặc điểm khác nhau giữa hai nhóm bao gồm sự thích nghi cho phép thực vật trên cạn đầu tiên tồn tại trong môi trường trên cạn. Sự thích nghi với cuộc sống trên cạn giúp phân biệt thực vật trên cạn với tảo xanh. Thực vật trên cạn xuất hiện lần đầu tiên trong môi trường trên cạn vào khoảng 450 đến 500 triệu năm trước. Làm thế nào chúng có thể tồn tại trong một môi trường khác biệt đáng kể so với môi trường dưới nước của tổ tiên chúng? Trong khi nước cần thiết cho sự sống có ở khắp mọi nơi trong môi trường nước thì nước rất khó lấy và giữ lại trong môi trường trên cạn. Không còn được tắm trong chất lỏng, các sinh vật trên đất liền phải đối mặt với tình trạng khô hạn (sấy khô) có khả năng gây chết người. Các sinh vật lớn trên cạn đã phải phát triển các cách vận chuyển nước đến các bộ phận cơ thể ở xa nguồn nước. Và trong khi nước cung cấp cho các sinh vật dưới nước sự hỗ trợ chống lại trọng lực, thì thực vật sống trên cạn phải có một số hệ thống hỗ trợ khác hoặc nằm ngổn ngang không được hỗ trợ trên mặt đất. Thực vật trên cạn cũng phải sử dụng các cơ chế khác nhau để phát tán giao tử và con cháu so với các họ hàng dưới nước của nó, những cơ chế này có thể đơn giản giải phóng chúng vào nước. Sự sống sót trên cạn được tạo điều kiện thuận lợi nhờ sự tiến hóa của nhiều loài thực vật để thích nghi, bao gồm: “ Lớp biểu bì, một màng được bao phủ bởi sáp để làm chậm quá trình mất nước “ Khí khổng, các lỗ nhỏ trên lá và thân đóng mở để điều hòa trao đổi khí và mất nước - Giao tử, cơ quan đa bào bao bọc giao tử thực vật và ngăn chúng khỏi bị khô - Phôi,cây non được chứa trong một cấu trúc bảo vệ – Một số sắc tố có khả năng bảo vệ chống lại bức xạ tia cực tím gây đột biến tràn vào môi trường trên cạn – Thành bào tử dày chứa polyme bảo vệ bào tử khỏi bị hút ẩm và chống lại sự phân hủy – Một sự liên kết đôi bên cùng có lợi với nấm (mycorrhizae) thúc đẩy sự hấp thu chất dinh dưỡng từ đất Lớp biểu bì có thể là đặc điểm quan trọng nhất - và sớm nhất - trong số những đặc điểm này. Được cấu tạo từ một số lipit dạng sáp độc đáo bao phủ lá và thân của thực vật trên cạn, lớp biểu bì có một số chức năng, trong đó rõ ràng và quan trọng nhất là giữ cho nước không bị bay hơi khỏi cơ thể thực vật. Khi các loài thực vật cổ xưa xâm chiếm đất liền, chúng không chỉ thích nghi với môi trường trên cạn mà còn biến đổi nó bằng cách góp phần hình thành đất. Axit do thực vật tiết ra giúp phân hủy đá và các hợp chất hữu cơ được tạo ra từ sự phân hủy của thực vật chết đã cung cấp chất dinh dưỡng cho đất. Những hiệu ứng như vậy được lặp lại ngày nay ở bất cứ nơi nào thực vật xâm chiếm và phát triển ở những khu vực mới. Vòng đời của thực vật trên cạn có đặc điểm là sự xen kẽ giữa các thế hệ Một đặc điểm chung của vòng đời của thực vật trên cạn là sự xen kẽ của các thế hệ. Hãy nhớ lại ở Phần 27.3 hai đặc điểm nổi bật của sự xen kẽ giữa các thế hệ: • Vòng đời bao gồm cả giai đoạn lưỡng bội đa bào và giai đoạn đơn bội đa bào.

28.2 Thực vật xâm chiếm đất liền khi nào và như thế nào? 575 |p Bào tử nảy mầm và phân chia tạo thành thể giao tử đơn bội. Giao tử (đơn bội đa bào Nguyên phân Q Thể bào tử | tạo ra các bào tử đơn bội bằng quá trình giảm phân. / Cơ thể giảm phân) HAPLOID (n) Lưỡng bội (2 n) Thụ tinh l i Nguyên phân Giao tử tạo ra giao tử đơn bội bằng quá trình nguyên phân. | Giao tử hợp nhất để tạo thành hợp tử. 28.6 Sự xen kẽ các thế hệ ở thực vật trên cạn Một thế hệ bào tử lưỡng bội đa bào tạo ra các bào tử bằng phương pháp giảm phân xen kẽ với một thế hệ giao tử đơn bội đa bào tạo ra giao tử bằng quá trình nguyên phân. Thể bào tử (sinh vật lưỡng bội đa bào) Hợp tử phát triển thành thể bào tử lưỡng bội. - Giao tử được tạo ra bằng quá trình nguyên phân chứ không phải bằng quá trình phân bào. Giảm phân tạo ra các bào tử phát triển thành sinh vật đơn bội đa bào. Nếu chúng ta bắt đầu xem xét vòng đời của thực vật trên cạn ở giai đoạn đơn bào - hợp tử lưỡng bội - thì giai đoạn đầu tiên của chu kỳ là sự hình thành, bằng nguyên phân và phân chia tế bào, của một phôi đa bào, cuối

cùng phát triển thành một cây lưỡng bội trưởng thành. Cây lưỡng bội đa bào này được gọi là bào tử ("thực vật bào tử"). Các tế bào chứa trong cơ quan sinh sản chuyên biệt của bào tử, được gọi là bào tử (bào bào tử số ít), trải qua quá trình phân bào để tạo ra các bào tử đơn bội, đơn bào. Bằng nguyên phân và phân bào, bào tử phát triển thành cây đơn bội. Cây đơn bội đa bào này, được gọi là thể giao tử ("thực vật giao tử"), tạo ra giao tử đơn bội bằng quá trình nguyên phân. Sự kết hợp của hai giao tử (thụ tinh) tạo thành một tế bào lưỡng bội duy nhất - hợp tử - và chu kỳ được lặp lại (Hình 28.6). Thế hệ bào tử kéo dài từ hợp tử đến cây lưỡng bội đa bào trưởng thành và sự hình thành bào tử; thế hệ giao tử kéo dài từ bào tử qua cây đơn bội đa bào trưởng thành đến giao tử. Sự chuyển đổi giữa các thế hệ được thực hiện bằng cách thụ tinh và giảm phân. Ở tất cả các loài thực vật trên cạn, thể bào tử và thể giao tử khác nhau về mặt di truyền: thể bào tử có các tế bào lưỡng bội và thể giao tử có các tế bào đơn bội. Có xu hướng giảm việc tạo giao tử trong quá trình tiến hóa thực vật. Ở thực vật trên cạn không có mạch, giao tử lớn hơn, tồn tại lâu hơn và tự cung cấp năng lượng tốt hơn thể bào tử. Tuy nhiên, trong những nhóm xuất hiện muộn hơn trong quá trình tiến hóa thực vật, thể bào tử là thế hệ lớn hơn, dễ thấy hơn, sống lâu hơn và tự cung tự cấp hơn. Thực vật trên đất liền không có mạch sống ở những nơi có sẵn nước. Các loài thực vật sống trên cạn không có mạch máu là rêu tản, rêu và rêu sừng. Ba nhóm này được cho là có nhiều điểm tương đồng với các loài thực vật trên cạn sớm nhất. Hầu hết các loài thực vật này mọc thành thảm dày đặc, thường ở môi trường ẩm ướt. Ngay cả loài lớn nhất trong số này cũng chỉ cao khoảng nửa mét và hầu hết chỉ cao hoặc dài vài cm.Tại sao họ không tiến hóa để cao hơn? Câu trả lời có thể xảy ra là chúng thiếu hệ thống mạch máu hiệu quả để vận chuyển nước và khoáng chất từ đất đến các phần xa của cơ thể thực vật. Thực vật trên cạn không có mạch thiếu lá, thân và rễ thật đặc trưng cho thực vật có mạch, mặc dù chúng có cấu trúc tương tự nhau. Hình thức phát triển của chúng cho phép nước di chuyển qua thảm thực vật bằng hoạt động mao dẫn. Chúng có cấu trúc giống như chiếc lá, dễ dàng hứng và giữ bất kỳ nước nào bắn vào chúng. Chúng đủ nhỏ để các khoáng chất có thể được phân phối khắp cơ thể bằng cách khuếch tán. Giống như tất cả các loài thực vật trên cạn, các lớp mô của mẹ bảo vệ phôi của chúng khỏi bị hút ẩm. Nhiều loài thực vật trên cạn không có mạch cũng có lớp biểu bì, mặc dù nó thường rất mỏng (thậm chí không có ở một số loài) và do đó không có hiệu quả cao trong việc làm chậm quá trình mất nước. Hầu hết thực vật đất không có mạch sống trên đất hoặc trên thực vật có mạch, nhưng một số mọc trên đá trọc, trên thân cây chết và đổ, và thậm chí trên các tòa nhà. Khả năng phát triển của chúng trên các bề mặt rìa như vậy là kết quả của sự liên kết tương hỗ với nấm. Mối liên hệ sớm nhất giữa thực vật trên cạn với nấm có niên đại ít nhất 460 triệu năm. Sự tương hỗ này có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho việc hấp thụ nước và khoáng chất, đặc biệt là phốt pho, từ các loại đất đầu tiên. Thực vật đất liền không có mạch phân bố rộng rãi trên sáu lục địa và thậm chí còn tồn tại (mặc dù rất cục bộ) trên bờ biển thứ bảy, Nam Cực. Hầu hết là trên cạn. Mặc dù một số loài sống ở nước ngọt nhưng những loài thủy sinh này có nguồn gốc từ những loài trên cạn. Không ai sống ở đại dương. Thể bào tử của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào thể giao tử. Ở thực vật trên cạn, cấu trúc màu xanh lá cây dễ thấy bằng mắt thường là thể giao tử. Giao tử có khả năng quang hợp và do đó độc lập về mặt dinh dưỡng; bào tử có thể quang hợp hoặc không, nhưng nó luôn phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào giao tử và vẫn gắn liền với giao tử. Hình 28.7 minh họa vòng đời của rêu, điển hình cho vòng đời của thực vật không có mạch trên đất liền. Một bào tử tạo ra các bào tử đơn bội đơn bào là sản phẩm của quá trình phân bào trong bào tử. Khi một bào tử nảy mầm, nó sẽ tạo ra một giao tử đơn bội đa bào có tế bào chứa lục lạp và do đó có khả năng quang hợp. Cuối cùng, giao tử hình thành trong các cơ quan sinh dục chuyên biệt, được gọi là giao tử. Archegonium là một cơ quan sinh dục cái đa bào, hình bình, có cổ dàiChúng đủ nhỏ để các khoáng chất có thể được phân phối khắp cơ thể bằng cách khuếch tán. Giống như tất cả các loài thực vật trên cạn, các lớp mô của mẹ bảo vệ phôi của chúng khỏi bị hút ẩm. Nhiều loài thực vật trên cạn không có mạch cũng có lớp biểu bì, mặc dù nó thường rất mỏng (thậm chí không có ở một số loài) và do đó không có hiệu quả cao trong việc làm chậm quá trình mất nước. Hầu hết thực vật đất không có mạch sống trên đất hoặc trên thực vật có mạch, nhưng một số mọc trên đá trọc, trên thân cây chết và đổ, và thậm chí trên các tòa nhà. Khả năng phát triển của chúng trên các bề mặt rìa như vậy là kết quả của sự liên kết tương hỗ với nấm. Mối liên hệ sớm nhất giữa thực vật trên cạn với nấm có niên đại ít nhất 460 triệu năm. Sự tương hỗ này có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho việc hấp thụ nước và khoáng chất, đặc biệt là phốt pho, từ các loại đất đầu tiên. Thực vật đất liền không có mạch phân bố rộng rãi trên sáu lục địa và thậm chí còn tồn tại (mặc dù rất cục bộ) trên bờ biển thứ bảy, Nam Cực. Hầu hết là trên cạn. Mặc dù một số loài sống ở nước ngọt nhưng những loài thủy sinh này có nguồn gốc từ những

loài trên cạn. Không ai sống ở đại dương. Thể bào tử của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào thể giao tử. Ở thực vật trên cạn, cấu trúc màu xanh lá cây dễ thấy bằng mắt thường là thể giao tử. Giao tử có khả năng quang hợp và do đó độc lập về mặt dinh dưỡng; bào tử có thể quang hợp hoặc không, nhưng nó luôn phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào giao tử và vẫn gắn liền với giao tử. Hình 28.7 minh họa vòng đời của rêu, điển hình cho vòng đời của thực vật không có mạch trên đất liền. Một thể bào tử tạo ra các bào tử đơn bội đơn bào là sản phẩm của quá trình giảm phân trong bào tử. Khi một bào tử nảy mầm, nó sẽ tạo ra một giao tử đơn bội đa bào có tế bào chứa lục lạp và do đó có khả năng quang hợp. Cuối cùng, giao tử hình thành trong các cơ quan sinh dục chuyên biệt, được gọi là giao tử. Archegonium là một cơ quan sinh dục cái đa bào, hình bình, có cổ dàiChúng đủ nhỏ để các khoáng chất có thể được phân phối khắp cơ thể bằng cách khuếch tán. Giống như tất cả các loài thực vật trên cạn, các lớp mô của mẹ bảo vệ phôi của chúng khỏi bị hút ẩm. Nhiều loài thực vật trên cạn không có mạch cũng có lớp biểu bì, mặc dù nó thường rất mỏng (thậm chí không có ở một số loài) và do đó không có hiệu quả cao trong việc làm chậm quá trình mất nước. Hầu hết thực vật đất không có mạch sống trên đất hoặc trên thực vật có mạch, nhưng một số mọc trên đá trọc, trên thân cây chết và đổ, và thậm chí trên các tòa nhà. Khả năng phát triển của chúng trên các bề mặt rìa như vậy là kết quả của sự liên kết tương hỗ với nấm. Mối liên hệ sớm nhất giữa thực vật trên cạn với nấm có niên đại ít nhất 460 triệu năm. Sự tương hỗ này có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho việc hấp thụ nước và khoáng chất, đặc biệt là phốt pho, từ các loại đất đầu tiên. Thực vật đất liền không có mạch phân bố rộng rãi trên sáu lục địa và thậm chí còn tồn tại (mặc dù rất cục bộ) trên bờ biển thứ bảy, Nam Cực. Hầu hết là trên cạn. Mặc dù một số loài sống ở nước ngọt nhưng những loài thủy sinh này có nguồn gốc từ những loài trên cạn. Không ai sống ở đại dương. Thể bào tử của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào thể giao tử. Ở thực vật trên cạn, cấu trúc màu xanh lá cây dễ thấy bằng mắt thường là thể giao tử. Giao tử có khả năng quang hợp và do đó độc lập về mặt dinh dưỡng; bào tử có thể quang hợp hoặc không, nhưng nó luôn phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào giao tử và vẫn gắn liền với giao tử. Hình 28.7 minh họa vòng đời của rêu, điển hình cho vòng đời của thực vật không có mạch trên đất liền. Một thể bào tử tạo ra các bào tử đơn bội đơn bào là sản phẩm của quá trình giảm phân trong bào tử. Khi một bào tử nảy mầm, nó sẽ tạo ra một giao tử đơn bội đa bào có tế bào chứa lục lạp và do đó có khả năng quang hợp. Cuối cùng, giao tử hình thành trong các cơ quan sinh dục chuyên biệt, được gọi là giao tử. Archegonium là một cơ quan sinh dục cái đa bào, hình bình, có cổ dàiMặc dù một số loài sống ở nước ngọt nhưng những loài thủy sinh này có nguồn gốc từ những loài trên cạn. Không ai sống ở đại dương. Thể bào tử của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào thể giao tử. Ở thực vật trên cạn, cấu trúc màu xanh lá cây dễ thấy bằng mắt thường là thể giao tử. Giao tử có khả năng quang hợp và do đó độc lập về mặt dinh dưỡng; bào tử có thể quang hợp hoặc không, nhưng nó luôn phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào giao tử và vẫn gắn liền với giao tử. Hình 28.7 minh họa vòng đời của rêu, điển hình cho vòng đời của thực vật không có mạch trên đất liền. Một thể bào tử tạo ra các bào tử đơn bội đơn bào là sản phẩm của quá trình giảm phân trong bào tử. Khi một bào tử nảy mầm, nó sẽ tạo ra một giao tử đơn bội đa bào có tế bào chứa lục lạp và do đó có khả năng quang hợp. Cuối cùng, giao tử hình thành trong các cơ quan sinh dục chuyên biệt, được gọi là giao tử. Archegonium là một cơ quan sinh dục cái đa bào, hình bình, có cổ dàiMặc dù một số loài sống ở nước ngọt nhưng những loài thủy sinh này có nguồn gốc từ những loài trên cạn. Không ai sống ở đại dương. Thể bào tử của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào thể giao tử. Ở thực vật trên cạn, cấu trúc màu xanh lá cây dễ thấy bằng mắt thường là thể giao tử. Giao tử có khả năng quang hợp và do đó độc lập về mặt dinh dưỡng; bào tử có thể quang hợp hoặc không, nhưng nó luôn phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào giao tử và vẫn gắn liền với giao tử. Hình 28.7 minh họa vòng đời của rêu, điển hình cho vòng đời của thực vật không có mạch trên đất liền. Một thể bào tử tạo ra các bào tử đơn bội đơn bào là sản phẩm của quá trình giảm phân trong bào tử. Khi một bào tử nảy mầm, nó sẽ tạo ra một giao tử đơn bội đa bào có tế bào chứa lục lạp và do đó có khả năng quang hợp. Cuối cùng, giao tử hình thành trong các cơ quan sinh dục chuyên biệt, được gọi là giao tử. Archegonium là một cơ quan sinh dục cái đa bào, hình bình, có cổ dài

thể nhìn thấy được của những cây như vậy là thể giao tử, trong đó có chứa Archegonia đơn bội và antheridia. Nước mang tinh trùng từ bao tử vào túi giao tử, bên trong đó trứng được thụ tinh và phát triển thành bào tử đa bào, lưỡng bội. và phần đế sưng lên; nó tạo ra một quả trứng duy nhất. Antheridium là cơ quan sinh dục nam, trong đó tinh trùng, mỗi tinh trùng mang hai roi, được sản xuất với số lượng lớn. Archegonia và antheridia được sản xuất trên cùng một cá thể ở nhiều loài, vì vậy mỗi cá thể có cả cấu trúc sinh sản nam và nữ. Tuy nhiên, các cá thể liền kề thường thụ tinh cho giao tử của nhau, điều này giúp duy trì sự đa dạng di truyền trong quần thể. Sau khi được giải phóng khỏi antheridium, tinh trùng phải bơi hoặc bị các hạt mưa bắn vào một túi giao tử gần đó trên cùng một cây hoặc một cây lân cận - một hạn chế phản ánh nguồn gốc thủy sinh của các thực vật trên cạn không có mạch. tổ tiên. Tinh trùng được hỗ trợ trong hành trình của chúng bằng các chất hấp dẫn hóa học SGo to Media Clip 28.2 Bryophyte Reproduction Lifel 0e.com/mc28. 2 được giải phóng bởi trứng hoặc túi giao tử cái. Tuy nhiên, trước khi tinh trùng có thể đi vào bao giao tử, một số tế bào ở cổ bao giao tử phải bị phá vỡ, để lại một ống chứa đầy nước mà qua đó tinh trùng có thể bơi để hoàn thành hành trình của chúng. Lưu ý rằng tất cả những sự kiện này đều cần có nước ở dạng lỏng. Khi tinh trùng đến gặp trứng, nhân của tinh trùng sẽ kết hợp với nhân của trứng để tạo thành hợp tử lưỡng bội. Sự phân chia phân bào của hợp tử tạo ra phôi bào tử lưỡng bội, đa bào. Sau khi bào tử phát triển ra khỏi



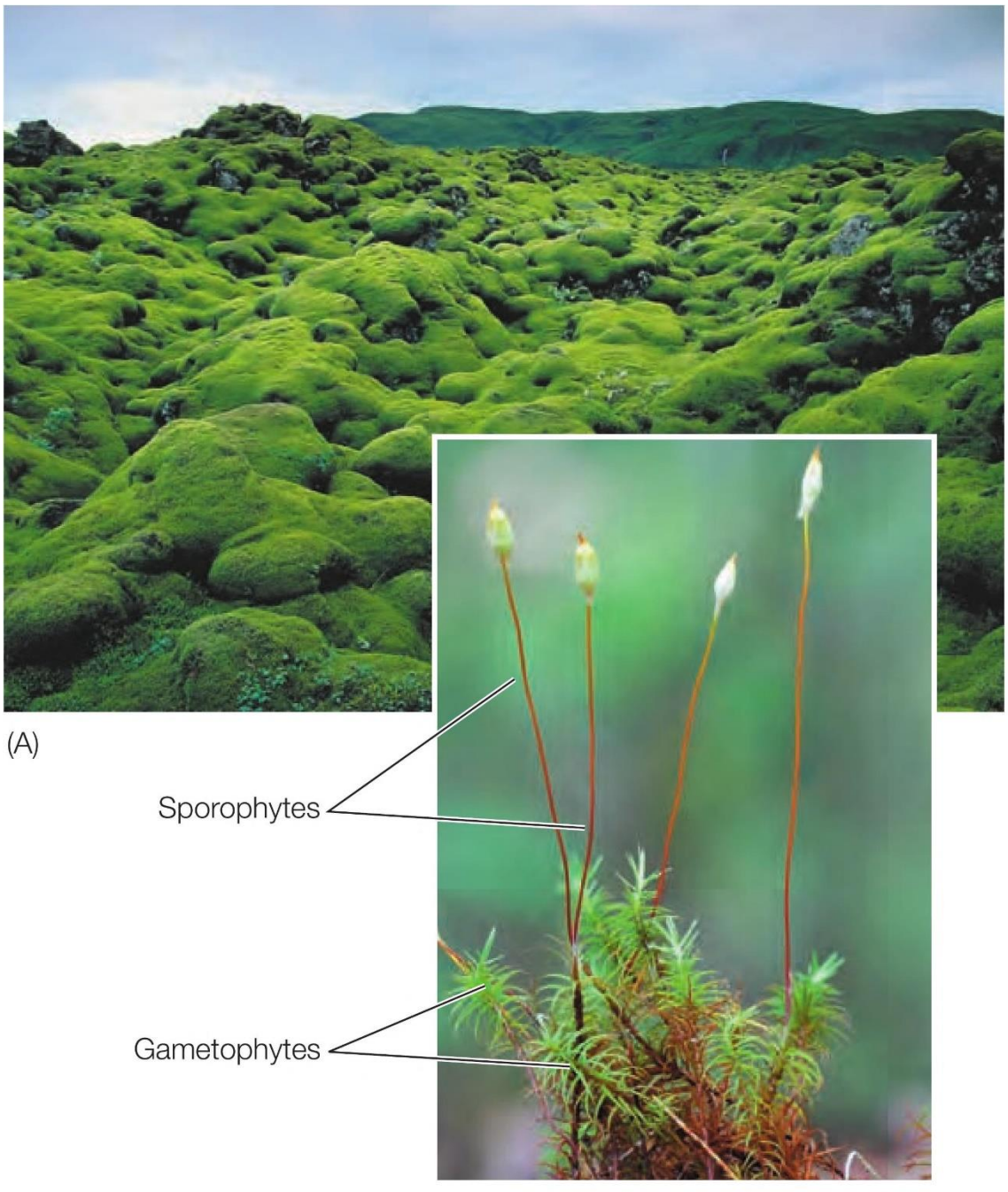
28.7 A Life Cycle Depend
land plants, exemplified h

28.2 Thực vật xâm chiếm đất liền khi nào và như thế nào? 577 (" N Cấu trúc giống như quả chuối mang loài Archegonia. Những chiếc cốc này chứa gemmae—những phần phát triển nhỏ, hình thấu kính của thân thực vật, mỗi phần có khả năng phát triển thành một cây mới. (A) Bazzania trilobata 2 cm (B) Marchantia sp. 0,3 cm (C) Marchantia polymorpha 2,5 cm 28,8 Tính đa dạng của rêu gan (A) Thể giao tử của rêu tản dạng lá (B) Thể giao tử của rêu tản thalloid Marchantia nằm phẳng trên mặt đất (C) Thể giao tử Marchantia mang Archegonia.archegonium it tạo ra một bào tử duy nhất, trong đó các phân chia giảm nhiễm tạo ra các bào tử và do đó tạo ra thế hệ giao tử tiếp theo. Một số có giao tử thalloid: các lớp giống như lá, màu xanh lá cây nằm phẳng trên mặt đất (Hình 28.8B, C).Các giao tử của rêu tản đơn giản nhất là các phiến tế bào phẳng, dài khoảng một centimet hoặc dài hơn, tạo ra antheridia hoặc Archegonia trên bề mặt trên và rhizoid của chúng. (các sợi giống như rễ cây) ở bề mặt phía dưới của chúng. Các bào tử của rêu gan ngắn hơn so với rêu và rêu, hiếm khi vượt quá vài mm. Thể bào tử của rêu tản có một cuống nâng bào tử lên phía trên thể giao tử. Ở hầu hết các loài, thân dài ra bằng cách mở rộng các tế bào trong suốt chiều dài của nó. Sự kéo dài này nâng bào tử lên trên mặt đất, cho phép các bào tử được phân tán rộng rãi hơn. Bào tử của rêu tản rất đơn giản: một bức tường bào tử hình cầu bao quanh một khối bào tử. Ở một số loài rêu tản, bào tử không được bào tử giải phóng cho đến khi thành bào tử xung quanh bị thối rữa. Tuy nhiên, ở các loài rêu tản khác, bào tử được phóng ra khỏi bào tử nhờ các cấu trúc rút ngắn và nén lại khi chúng khô đi. Khi áp lực đủ lớn, cấu trúc bị nén sẽ quay trở lại vị trí nghỉ, ném các bào tử ra mọi hướng. Trong số các loài rêu thalloid quen thuộc nhất là các loài thuộc chi Marchantia. Marchantia có thể dễ dàng được nhận ra bởi các cấu trúc đặc trưng mà trên đó các giao tử đực và giao tử cái của nó chứa các bao tử (Hình 28. 8B) và Archegonia (Hình 28. 8C). Giống như hầu hết các loài rêu tản, Marchantia cũng sinh sản vô tính bằng cách phân mảnh giao tử đơn giản. Ngoài ra, Marchantia và một số loài rêu tản và rêu khác sinh sản vô tính bằng gemmae (gemma số ít), là những cụm tế bào hình thấu kính. Ở một số loài rêu tản, các gemmae được giữ trong các cấu trúc gọi là cốc gemmae, giúp thúc đẩy sự phát tán của gemmae nhờ những hạt mưa. I9&Â£!Ee] Go to Media Clip 28.3 Vòng đời của rêu gan 0e.com/mc28.3 Cơ chế vận chuyển nước và đường xuất hiện trong rêu Loại thực vật không có mạch quen thuộc nhất trên cạn là rêu. Những loài thực vật nhỏ bé khỏe mạnh này, có khoảng 15.000 loài, được tìm thấy ở hầu hết mọi môi trường trên cạn. Chúng thường được tìm thấy trên mặt đất ẩm ướt, mát mẻ,nơi chúng tạo thành những tấm thảm dày (Hình 28.9). Rêu là nhánh chị em của thực vật có mạch và rêu sừng (xem Hình 28.1). Rêu, cùng với các loài rêu và thực vật có mạch, có sự tiến bộ hơn so với rêu tản trong khả năng thích nghi với cuộc sống trên cạn: chúng có các lỗ gọi là khí khổng, cho phép C02 đi vào cơ thể thực vật và cho phép nước và 02 thoát ra ngoài. Khí khổng là sự đồng hình của rêu và tất cả các loài thực vật trên cạn khác ngoại trừ rêu tản. Ở rêu, giao tử bắt đầu phát triển sau khi bào tử nảy mầm dưới dạng cấu trúc dạng sợi, phân nhánh được gọi là protonema (xem Hình 28.7). Mặc dù protonema trông hơi giống tảo xanh dạng sợi nhưng cấu trúc này chỉ có ở rêu. Một số sợi chứa lục lạp và có khả năng quang hợp; những loại khác, được gọi là rhizoids, không có khả năng quang hợp và neo giữ proton vào chất nền. Sau một thời gian tăng trưởng tuyến tính, các tế bào ở gần đầu sợi quang hợp sẽ phân chia nhanh chóng theo không gian ba chiều để hình thành chồi. Các chồi cuối cùng phát triển một đầu hoặc đỉnh riêng biệt và tạo ra chồi rêu lá quen thuộc với các cấu trúc giống như chiếc lá được sắp xếp theo hình xoắn ốc. Những chồi lá này tạo ra antheridia hoặc Archegonia (xem Hình 28.7). Rêu | % Hornwort] Thực vật có mạch | Rêu gan | \ Hornworts"] Thực vật có mạch |



578 CHƯƠNG 28 Thực vật không có hạt: Từ nước đến đất chiếm hơn 1% bề mặt Trái đất. Hàng triệu năm trước, việc tiếp tục nén than bùn có thành phần chủ yếu là các loại thực vật không hạt khác đã tạo ra than đá. Hornwort có lục lạp đặc biệt và bào tử không có cuống. Khoảng 100 loài Hornwort được đặt tên như vậy bởi vì thể bào tử của chúng trông giống như những chiếc sừng nhỏ (Hình 28.1 1). Tảo sừng thoạt nhìn có vẻ là rêu gan với các thể giao tử rất đơn giản. Giao tử của chúng là những tấm tế bào phẳng dày vài tế bào. Hornwort có một số đặc điểm để phân biệt chúng với rêu và rêu. Đầu tiên, mỗi tế bào của rêu sừng chứa một lục lạp lớn dạng đĩa, trong khi tế bào của hai nhóm còn lại chứa vô số rêu tản nhỏ hình thấu kính | Rêu | Thực vật có mạch | Thể giao tử bào tử (B) Polytrichum sp. 28.9 Rêu thường bao phủ mặt đất thành những tấm thảm dày đặc (A) Những lớp rêu dày đặc trải thảm trên một cánh đồng dung nham núi lửa đông đặc ở Iceland. (B) Cận cảnh rêu mọc trên nền rừng ở Michigan. Một số giao tử rêu quá lớn để có thể vận chuyển đủ nước qua cơ thể chỉ bằng cách khuếch tán. Thể giao tử và thể bào tử của nhiều loại rêu chứa một loại tế bào gọi là hydroid, tế bào này chết đi và để lại một kênh nhỏ để nước có thể di chuyển qua đó. Hydroid có chức năng tương tự như tracheid, tế bào dẫn nước đặc trưng của thực vật có mạch, nhưng nó thiếu lignin và cấu trúc thành tế bào có trong tracheid. Việc sở hữu hydroid và hệ thống vận chuyển đường hạn chế ở một số loài rêu cho thấy thuật ngữ "thực vật không có mạch"; có phần gây hiểu lầm khi áp dụng cho những cây này. Tuy nhiên, mặc dù có hệ thống vận chuyển bên trong đơn giản nhưng rêu không được coi là thực vật có mạch vì chúng thiếu khí quản hoặc các thành phần khác của xylem và phloem. Rêu thuộc chi Sphagnum (Hình 28.1 OA) thường mọc

ở những nơi đầm lầy, mát mẻ, nơi cây bắt đầu phân hủy trong nước sau khi chết. Các lớp rêu phía trên phát triển nhanh chóng sẽ nén các lớp phân hủy nằm sâu hơn. Chất thực vật bị phân hủy một phần được gọi là than bùn. Ở một số nơi trên thế giới, người ta lấy phần lớn nhiên liệu từ các mỏ than bùn (Hình 28. B). Các vùng đất than bùn chiếm ưu thế bằng Sphagnum bao phủ tổng diện tích xấp xỉ một nửa diện tích của Hoa Kỳ - thêm Thể giao tử bào tử 28.10 Rêu Sphagnum (A) Đầm lầy Sphagnum là sự phát triển cực kỳ dày đặc của rêu được thể hiện ở đây khi nhìn cận cảnh. (B) Một nông dân khai thác than bùn ở đầm lầy, một loại nhiên liệu hóa thạch được hình thành từ rêu Sphagnum đang phân hủy. Sphagnum sp.







28.9 Mosses Often Cover the Ground in Dense Mats (A) Dense layers of moss carpet a field of solidified volcanic lava in Iceland. (B) A close-up view of moss growing on a forest floor in Michigan.

28.3 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên đất đa dạng hóa về hình thức? 579 Anthoceros sp. 28.11 Hornwort lấy tên từ các bào tử giống sừng của chúng Không giống như rêu tản hoặc rêu, bào tử của Hornwort có màu xanh lục bền bỉ. Chúng có chung đặc điểm này với thực vật có mạch. lục lạp. Thứ hai, trong số các bào tử ở cả ba nhóm, các bào tử có khả năng phát triển gần nhất mà không có giới hạn nhất định. Các bào tử rêu gan và rêu có thân ngừng phát triển khi bào tử trưởng thành, do đó khả năng kéo dài của bào tử bị hạn chế nghiêm ngặt. Tuy nhiên, thể bào tử của Hornwort không có cuống và có màu xanh dai dẳng (một đặc điểm chung với thực vật có mạch). Vùng cơ bản của túi bào tử vẫn có khả năng phân chia tế bào vô thời hạn, liên tục tạo ra mô mang bào tử mới ở trên. Thể bào tử của một số loài rêu sừng phát triển trong điều kiện ẩm nhẹ và liên tục có thể cao tới 20 cm. Tuy nhiên, cuối cùng, sự phát triển của bào tử bị hạn chế do thiếu hệ thống vận chuyển. Hornwort có mối quan hệ cộng sinh giúp thúc đẩy sự phát triển của chúng bằng cách cung cấp cho chúng khả năng tiếp cận nitơ, vốn thường là nguồn tài nguyên hạn chế. Hornwort có các khoang bên trong chứa đầy chất nhầy; những khoang này thường có vi khuẩn lam sinh sống, chúng chuyển đổi khí nitơ trong khí quyển thành dạng mà cây chủ của chúng có thể sử dụng được. 3 TÓM TẮT Quá trình chuyển đổi thực vật sang đất đòi hỏi nhiều sự thích nghi, bao gồm lớp biểu bì, khí khổng, giao tử, phôi được bảo vệ và mối liên hệ cùng có lợi với nấm. Thực vật trên cạn không có mạch dựa vào nước lỏng để sinh sản. - Giải thích ý nghĩa của sự xen kẽ thế hệ. Xem trang 574-576 và Hình 28.6 â€¢ Mô tả một số đặc điểm thích nghi của thực vật với môi trường trên cạn và mô tả sự phân bố những đặc điểm thích nghi đó giữa các loài rêu, rêu và rêu. Những đặc điểm mới xuất hiện ở thực vật khi chúng tiếp tục thích nghi với môi trường trên cạn. Một trong những điều quan trọng nhất trong số này là các mô có mạch, đặc điểm xác định thực vật có mạch. Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên đất đa dạng hóa về hình thức? Những loài thực vật đầu tiên có mô mạch đã không xuất hiện cho đến hàng chục triệu năm sau khi những loài thực vật không có mạch sớm nhất xâm chiếm vùng đất này. Nhưng một khi các mô có mạch xuất hiện, khả năng vận chuyển nước và thức ăn khắp cơ thể thực vật cho phép thực vật có mạch lan rộng đến môi trường trên cạn mới và đa dạng hóa nhanh chóng. Các mô mạch máu vận chuyển nước và các chất hòa tan. Đặc điểm đồng bộ quan trọng của thực vật có mạch là một hệ thống mạch máu phát triển tốt chứa hai loại mô chuyên biệt cho việc vận chuyển các chất từ bộ phận này sang bộ phận khác của cây. Một loại mô mạch, mạch gỗ, dẫn nước và khoáng chất từ đất đến các bộ phận trên không của cây. Bởi vì một số thành tế bào của nó có chứa một chất làm cứng gọi là lignin nên xylem cũng cung cấp khả năng hỗ trợ chống lại trọng lực trong môi trường trên cạn.Loại mô mạch khác, phloem, dẫn truyền các sản phẩm quang hợp từ nơi chúng được sản xuất hoặc giải phóng đến nơi chúng được sử dụng hoặc lưu trữ. (Xylem và phloem sẽ được thảo luận chi tiết trong Chương 34 và 35.) Mặc dù thực vật có mạch là một nhóm cực kỳ lớn và đa dạng, nhưng có một sự kiện đặc biệt rất quan trọng đối với sự tiến hóa của chúng. Đôi khi trong thời kỳ Cổ sinh, có lẽ là vào giữa kỷ Silur (430 triệu năm), một loại tế bào mới - khí quản - đã tiến hóa ở thể bào tử của thực vật có mạch sớm nhất. Tracheid là thành phần dẫn nước chính của xylem trong tất cả các thực vật có mạch ngoại trừ thực vật hạt kín (thực vật có hoa) và gnetophytes - và tracheid vẫn tồn tại ngay cả trong các nhóm này, cùng với một hệ thống chuyên biệt và hiệu quả hơn bắt nguồn từ chúng. Sự tiến hóa của tracheids tạo tiền đề cho sự xâm chiếm đất liền và lâu dài của thực vật. Đầu tiên, những tế bào này cung cấp một con đường vận chuyển nước và các chất dinh dưỡng khoáng chất từ nguồn cung cấp đến các vùng cần thiết trong cơ thể thực vật. Thứ hai, thành tế bào của khí quản, được làm cứng bằng lignin, cung cấp sự hỗ trợ cấu trúc vững chắc. Sự hỗ trợ này là một yếu tố quan trọng trong môi trường trên cạn vì nó cho phép thực vật phát triển hướng lên trên và do đó cạnh tranh ánh sáng mặt trời. Cây cao hơn có thể đón được nhiều ánh sáng mặt trời trực tiếp hơn (và do đó tiến hành quang hợp dễ dàng hơn) so với cây thấp hơn, có thể bị cây cao che bóng. Tăng chiều cao cũng cải thiện sự phát tán của bào tử. Thực vật có mạch có một đặc điểm tiến hóa mới lạ khác: thể bào tử độc lập, phân nhánh. Một cơ thể bào tử phân nhánh có thể tạo ra nhiều bào tử hơn một cơ thể không phân nhánh và nó có thể phát triển theo những cách phức tạp. Thể bào tử của thực vật có mạch độc lập về mặt dinh dưỡng với thể giao tử khi trưởng thành. Trong số các thực vật có mạch, thể bào tử là loài thực vật lớn và dễ thấy nhất thường thấy trong tự nhiên, trái ngược với các thể bào tử tương đối nhỏ, phụ thuộc điển hình ở hầu hết các loài thực vật trên cạn không có mạch.những tế bào này cung cấp một con đường vận chuyển nước và các chất dinh dưỡng khoáng chất từ nguồn cung cấp đến các vùng cần thiết trong cơ thể thực vật. Thứ hai, thành tế bào của khí quản, được làm cứng bằng lignin, cung cấp sự hỗ trợ cấu trúc vững chắc. Sự hỗ trợ này là một yếu tố quan trọng trong môi trường trên cạn vì nó

cho phép thực vật phát triển hướng lên trên và do đó cạnh tranh ánh sáng mặt trời. Cây cao hơn có thể đón được nhiều ánh sáng mặt trời trực tiếp hơn (và do đó tiến hành quang hợp dễ dàng hơn) so với cây thấp hơn, có thể bị cây cao che bóng. Tăng chiều cao cũng cải thiện sự phát tán của bào tử. Thực vật có mạch có một đặc điểm tiến hóa mới lạ khác: thể bào tử độc lập, phân nhánh. Một cơ thể bào tử phân nhánh có thể tạo ra nhiều bào tử hơn một cơ thể không phân nhánh và nó có thể phát triển theo những cách phức tạp. Thể bào tử của thực vật có mạch độc lập về mặt dinh dưỡng với thể giao tử khi trưởng thành. Trong số các thực vật có mạch, thể bào tử là loài thực vật lớn và dễ thấy nhất thường thấy trong tự nhiên, trái ngược với các thể bào tử tương đối nhỏ, phụ thuộc điển hình ở hầu hết các loài thực vật trên cạn không có mạch.những tế bào này cung cấp một con đường vận chuyển nước và các chất dinh dưỡng khoáng chất từ nguồn cung cấp đến các vùng cần thiết trong cơ thể thực vật. Thứ hai, thành tế bào của khí quản, được làm cứng bằng lignin, cung cấp sự hỗ trợ cấu trúc vững chắc. Sự hỗ trợ này là một yếu tố quan trọng trong môi trường trên cạn vì nó cho phép thực vật phát triển hướng lên trên và do đó cạnh tranh ánh sáng mặt trời. Cây cao hơn có thể đón được nhiều ánh sáng mặt trời trực tiếp hơn (và do đó tiến hành quang hợp dễ dàng hơn) so với cây thấp hơn, có thể bị cây cao che bóng. Tăng chiều cao cũng cải thiện sự phát tán của bào tử. Thực vật có mạch có một đặc điểm tiến hóa mới lạ khác: thể bào tử độc lập, phân nhánh. Một cơ thể bào tử phân nhánh có thể tạo ra nhiều bào tử hơn một cơ thể không phân nhánh và nó có thể phát triển theo những cách phức tạp. Thể bào tử của thực vật có mạch độc lập về mặt dinh dưỡng với thể giao tử khi trưởng thành. Trong số các thực vật có mạch, thể bào tử là loài thực vật lớn và dễ thấy nhất thường thấy trong tự nhiên, trái ngược với các thể bào tử tương đối nhỏ, phụ thuộc điển hình ở hầu hết các loài thực vật trên cạn không có mạch.

580 CHƯƠNG 28 Thực vật không có hạt: Từ nước đến đất 28.12 Sự tái tạo của nghệ sĩ về một khu rừng cổ xưa Những khu rừng thuộc thời kỳ Carbon được đặc trưng bởi thực vật có mạch phong phú như rêu câu lạc bộ, dương xỉ và đuôi ngựa, một số trong đó đạt tới độ cao 40 mét. Những loài côn trùng bay khổng lồ (xem phần mở đầu của Chương 25) phát triển mạnh trong những khu rừng này, là nguồn cung cấp than hiện đại. Thực vật có mạch cho phép động vật ăn cỏ xâm chiếm đất liền. Sự vắng mặt ban đầu của động vật ăn cỏ (động vật ăn thực vật) trên cạn đã giúp thực vật có mạch đầu tiên thành công. Vào cuối thời kỳ Silurian (khoảng 425 Ma), thực vật có mạch được bảo tồn dưới dạng hóa thạch mà chúng ta có thể nghiên cứu ngày nay. Sự sinh sôi nảy nở của những loài thực vật này làm cho môi trường trên cạn trở nên thân thiện hơn với động vật. Động vật chân đốt, động vật có xương sống và các động vật khác chỉ di chuyển lên đất liền sau khi thực vật có mạch đã hình thành ở đó. Các loại cây khác nhau xuất hiện vào kỷ Devon và thống trị cảnh quan của kỷ Carbon (359-299 Ma). Rừng lycophytes (rêu câu lạc bộ) cao tới 40 mét, cùng với đuôi ngựa và cây dương xỉ, phát triển mạnh mẽ ở các đầm lầy nhiệt đới mà sau này trở thành Bắc Mỹ và Châu Âu (Hình 28.12). Nguyên liệu thực vật từ những khu rừng đó chìm xuống đầm lầy và dần dần bị bao phủ bởi các lớp trầm tích. Trải qua hàng triệu năm, khi vật liệu thực vật bị chôn vùi dưới áp suất mạnh và nhiệt độ tăng cao, nó đã biến thành than. Ngày nay than đó cung cấp hơn một nửa điện năng của chúng ta. Các mỏ than trên thế giới, mặc dù rất lớn nhưng không phải là vô hạn, và con người đang đốt các mỏ than với tốc độ nhanh hơn nhiều so với tốc độ chúng được sản xuất ra. 28.13 Một họ hàng cổ xưa của thực vật có mạch Loại rhyniophyte Aglaophyton Major đã tuyệt chủng thiếu rễ và lá. Nó có một cột xylem trung tâm chạy qua thân nhưng không có khí quản thực sự. Một thân ngầm nằm ngang gọi là thân rễ neo giữ cây. Thân cây trên không phân nhánh cao chưa đến 50 cm. Một số thân có bào tử phủ trên đầu. Trong kỷ Permi tiếp theo, khi các lục địa hợp lại với nhau để tạo thành Pangaea, phần bên trong lục địa trở nên ấm hơn và khô hơn. Triều đại kéo dài 200 triệu năm của rừng lycophytefern đã kết thúc khi chúng được thay thế bằng rừng thực vật hạt trần thời kỳ đầu. Họ hàng gần nhất của thực vật có mạch không có rễ. Họ hàng gần nhất của thực vật có mạch còn sống thuộc về một số nhóm đã tuyệt chủng gọi là rhyniophytes (Hình 28.1 3). Rhyniophytes là một trong số rất ít loại thực vật trên cạn ở kỷ Silur. Cảnh quan vào thời điểm đó có lẽ bao gồm chủ yếu là đất trống, với những thảm thực vật không có mạch và các cây rhyniophytes ở những vùng đất ẩm thấp. Những phiên bản ban đầu về đặc điểm cấu trúc của các nhóm thực vật có mạch đã xuất hiện ở rhyniophytes vào thời điểm đó. Những đặc điểm chung này củng cố luận điểm về nguồn gốc của tất cả các loài thực vật có mạch từ một tổ tiên thực vật không có mạch chung trên cạn. Rhyniophytes không có rễ.Rõ ràng chúng được neo vào đất bằng các phần nằm ngang của thân gọi là thân rễ, chứa các sợi đơn bào hút nước gọi là rhizoids. Những cây này cũng có các cành

trên không, và bào tử - tương tự như bào tử của rêu - được tìm thấy ở đầu những cành đó. Mô hình phân nhánh của chúng là phân đôi; nghĩa là, đỉnh (đỉnh) của chồi được phân chia để tạo ra hai nhánh mới tương đương, với mỗi cặp nhánh phân kỳ ở một góc xấp xỉ như nhau so với thân ban đầu.



28.3 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên đất đa dạng hóa về hình thức? 581 tấn Đuôi ngựa | V/v r^i Cây giống | Lycophytes là chị em với các thực vật có mạch khác. Rêu câu lạc bộ và họ hàng của chúng, rêu gai và quillwort, được gọi chung là lycophytes. Lycophytes là nhánh chị em với các thực vật có mạch còn lại (xem Hình 28. IB). Có tương đối ít (chỉ hơn 1.200) loài lycophytes còn sống sót. Các lycophytes có rễ thực sự phân nhánh. Sự sắp xếp các mô mạch ở thân cây đơn giản hơn so với các thực vật có mạch khác. Chúng có cấu trúc đơn giản giống như lá gọi là vi lá, được sắp xếp theo hình xoắn ốc trên thân cây. Sự tăng trưởng của lycophytes hoàn toàn đến từ sự phân chia tế bào đỉnh. Sự phân nhánh ở thân, cũng là phân đôi, xảy ra bằng cách phân chia cụm tế bào phân chia ở đỉnh. Các bào tử của nhiều loại rêu câu lạc bộ được tập hợp thành các cấu trúc hình nón gọi là strobili (strobilus đơn lẻ; Hình 28.1 4A), là các cụm vi lá mang bào tử gắn vào phần cuối của thân cây. Các loài rêu câu lạc bộ khác không có strobili và mang bào tử của chúng trên (hoặc liền kề) bề mặt trên của các vi lá chuyên biệt. Đuôi ngựa và dương xỉ tạo thành một nhánh. Đuôi ngựa và dương xỉ từng được cho là chỉ có quan hệ họ hàng xa. Từ việc phân tích trình tự gen, ngày nay chúng ta biết rằng chúng tạo thành một nhánh gọi là monolophytes. Ở các thực vật đơn bội - như ở thực vật có hạt, chúng là nhánh chị em với chúng (xem Hình 28.1) - có sự khác biệt giữa thân chính và các nhánh phụ (bao gồm cả các lá xuất phát từ các nhánh này). Mô hình này trái ngược với đặc điểm phân nhánh phân đôi của lycophytes và rhyniophytes, trong đó mỗi lần phân chia tạo ra hai nhánh có kích thước tương tự nhau. Ngày nay chỉ còn khoảng 15 loài đuôi ngựa, tất cả đều thuộc chi Equisetum. Đuôi ngựa có lá thật thưa và tạo thành các vòng (vòng tròn) riêng biệt quanh thân (Hình 28.1 4B). Đuôi ngựa đôi khi được gọi là "cọ rửa lao" bởi vì cặn silic thô được tìm thấy trong thành tế bào của chúng từng khiến chúng trở nên hữu ích cho việc làm sạch. Chúng có rễ thực sự và phân nhánh không đều. Đuôi ngựa có một thể bào tử lớn và một thể giao tử nhỏ, cả hai đều độc lập với nhau. 28.14 Lycophytes và Monilophytes (A) Rêu câu lạc bộ có các vi lá xếp theo hình xoắn ốc trên thân. Strobili có thể nhìn thấy ở đầu những thân cây này. (B) Cây đuôi ngựa có kiểu phát triển đặc biệt trong đó thân mọc thành từng đoạn phía trên mỗi vòng lá. Đây là những chồi màu mỡ có cấu trúc mang bào tử ở đỉnh. (C) Lá của hai loài dương xỉ nước. (D) Cây dương xỉ thống trị khu rừng này trên đảo Tasmania, Australia.



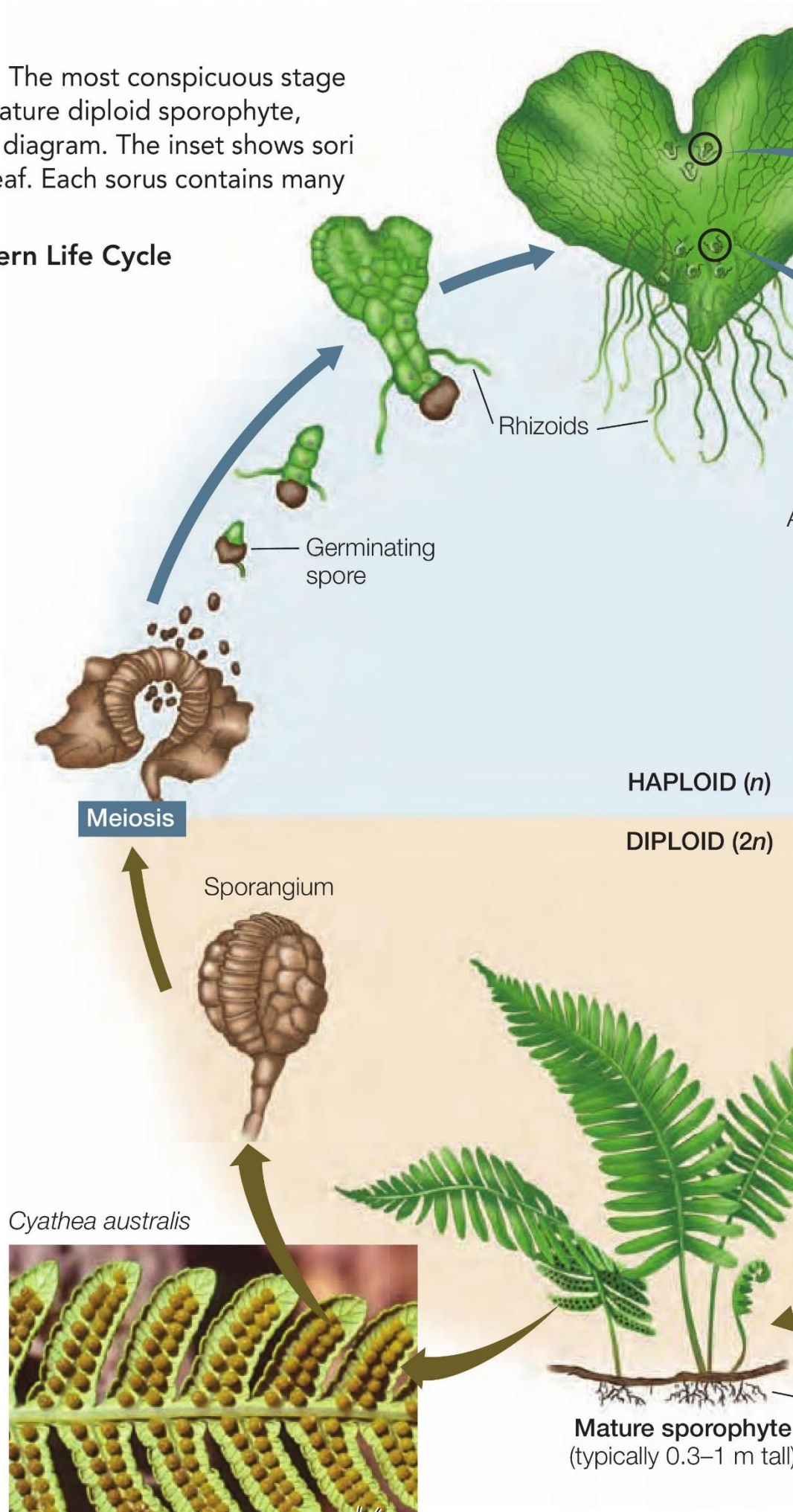
(B) *Equisetum pratense*



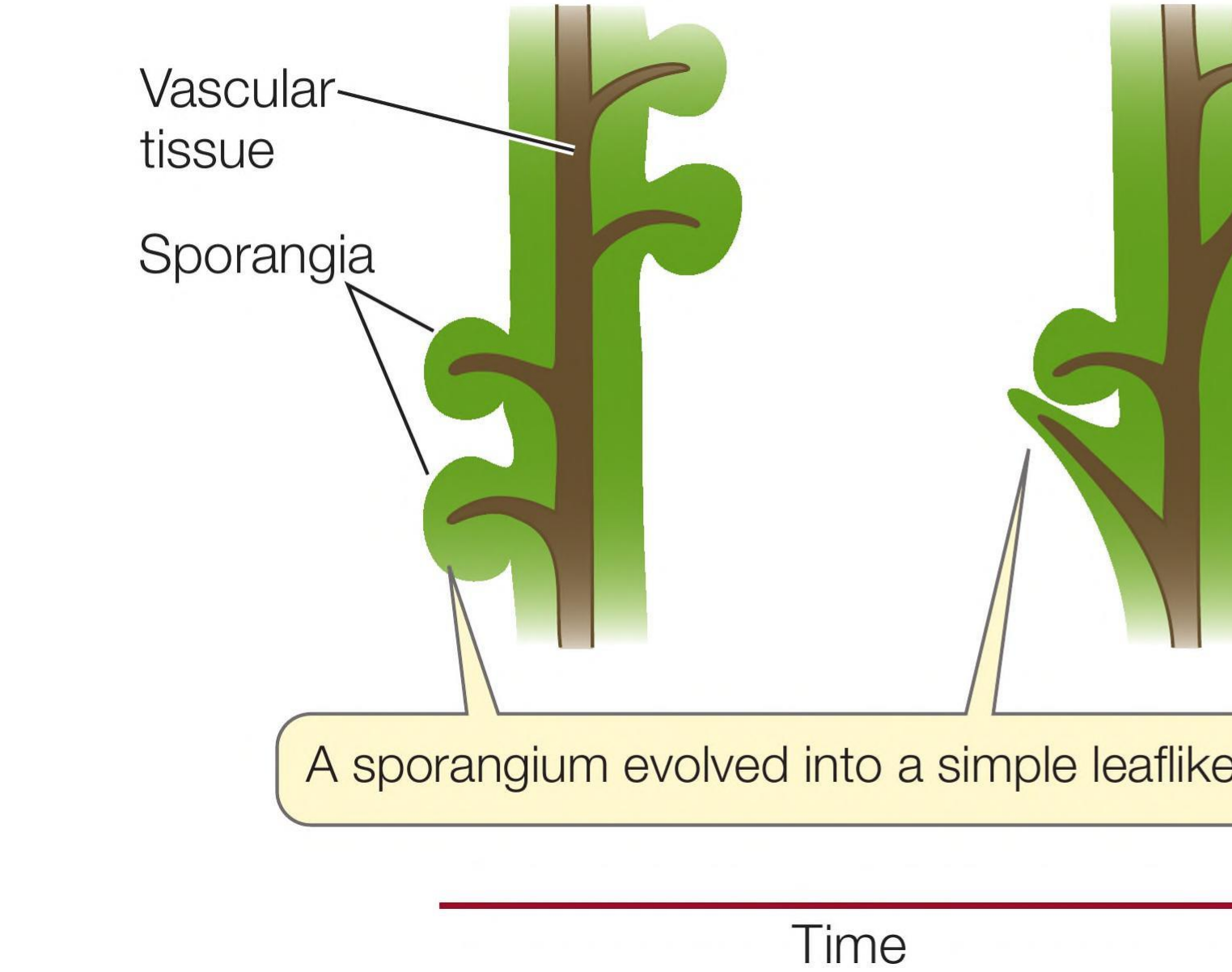
582 CHƯƠNG 28 Cây không có hạt: Từ nước đến đất 28.15 Vòng đời của cây dương xỉ Giai đoạn dễ thấy nhất trong vòng đời của cây dương xỉ là thể bào tử lưỡng bội trưởng thành, được minh họa ở phần dưới cùng của sơ đồ này. Hình nhỏ cho thấy sori ở mặt dưới của lá dương xỉ. Mỗi lỗ chứa nhiều bào tử sản sinh ra bào tử. , Đi tới Hoạt động 28.1 Vòng đời của Dương xỉ 0e.com/ac28. 1 Giao tử trưởng thành (rộng khoảng 0,5 cm) Archegonium Rhizoids Antheridium Bào tử nảy mầm HAPLOID (n) DIPLOID (2 n) Bào tử phôi bào tử Cyathea australis Rễ giao tử Bào tử trưởng thành (thường cao 0,3-1 m) Sori (cụm bào tử) Thụ tinh Giảm phân Đầu tiên dương xỉ xuất hiện trong kỷ Devon; ngày nay nhóm này bao gồm hơn 12.000 loài. Các phân tích trình tự gen chỉ ra rằng một số loài có truyền thống liên minh với dương xỉ trên thực tế có thể có quan hệ họ hàng gần gũi hơn với đuôi ngựa hơn là dương xỉ. Tuy nhiên, phần lớn dương xỉ tạo thành một nhóm đơn ngành. Mặc dù hầu hết dương xỉ đều sống trên cạn, một số loài sống ở vùng nước ngọt nông (Hình 28.1 4C). Dương xỉ trên cạn có đặc điểm là lá lớn với các mạch mạch phân nhánh (Hình 28.1 4D). Một số lá dương xỉ trở thành cơ quan leo trèo và có thể dài tới 30 mét. Trong các thế hệ dương xỉ xen kẽ, thể giao tử nhỏ, mỏng manh và tồn tại trong thời gian ngắn, nhưng thể bào tử có thể rất lớn và đôi khi có thể tồn tại hàng trăm năm (Hình 28.15). Dương xỉ cần nước ở dạng lỏng để vận chuyển giao tử đực sang giao tử cái, vì vậy hầu hết dương xỉ sống trong rừng và đầm lầy có bóng râm, ẩm ướt. Các bào tử của dương xỉ thường mọc thành cụm trên thân cây gọi là sori (sorus số ít). Sori được tìm thấy ở mặt dưới của lá, đôi khi bao phủ toàn bộ mặt dưới và đôi khi nằm ở rìa. Thực vật có mạch đã phân nhánh Một số đặc điểm mới đối với thực vật có mạch đã tiến hóa ở thực vật có mạch và thực vật đơn bào. Rễ có lẽ có nguồn gốc tiến hóa là các nhánh, hoặc từ thân rễ hoặc từ thân

28.15 Life Cycle of a Fern The most conspicuous stage in the fern life cycle is the mature diploid sporophyte, shown at the bottom of this diagram. The inset shows sori on the underside of a fern leaf. Each sorus contains many spore-producing sporangia.

Go to Activity 28.1 The Fern Life Cycle
Life10e.com/ac28.1



28.3 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên đất đa dạng hóa về hình thức? 583 28.16 Sự tiến hóa của lá (A) Vi lá được cho là đã tiến hóa từ bào tử vô trùng. (B) Các megaphyll của thực vật đơn nhân và thực vật có hạt có thể phát sinh khi mô quang hợp phát triển giữa các cặp nhánh bị "bỏ lại" khi các nhánh thống trị vượt qua chúng. (B) Megaphylls Adiantum (dương xỉ) phần trên mặt đất của thân cây. Những nhánh này có lẽ đã xuyên qua đất và phân nhánh xa hơn. Các phần dưới lòng đất có thể giữ chặt cây và ngay cả trong điều kiện nguyên thủy này, chúng có thể hấp thụ nước và khoáng chất. Các vi lá của lycophyte có lẽ là cấu trúc giống lá đầu tiên tiến hóa ở thực vật có mạch. Vi lá thường nhỏ và hiếm khi có nhiều hơn một sợi mạch đơn, ít nhất là ở các loài hiện có. Một số nhà sinh học tin rằng vi lá có nguồn gốc tiến hóa là bào tử vô trùng (Hình 28.1 6A). Đặc điểm điển hình của loại lá này là mạch mạch rời khỏi hệ thống mạch của thân sao cho cấu trúc của hệ thống mạch của thân ít bị xáo trộn. Mô hình này được thể hiện rõ ràng ngay cả ở những cây lycophyte thuộc kỷ Carbon, nhiều cây trong số đó có vi lá dài nhiều cm. Các thực vật đơn nhân và thực vật có hạt tạo thành một nhánh gọi là thực vật euphyllophytes (eu, "true"; phyllon, "leaf"). Một đặc điểm đồng hình quan trọng của thực vật thực vật nguyên sinh là mọc vượt đỉnh, một mô hình tăng trưởng trong đó một nhánh khác biệt và phát triển vượt trội so với các nhánh khác (Hình 28.1 6B). Việc đổ tràn sẽ mang lại cho những cây này một lợi thế trong cuộc cạnh tranh về ánh sáng, cho phép chúng che bóng cho các đối thủ cạnh tranh có nhánh phân đôi. Sự phát triển quá mức của thực vật thực vật cũng cho phép một loại cấu trúc giống như lá mới phát triển. Chiếc lá lớn hơn và phức tạp hơn này được gọi là megaphyll. Megaphyll được cho là phát sinh từ việc làm phẳng một phần của hệ thống thân phân nhánh có biểu hiện tăng trưởng quá mức. Tiếp theo sự thay đổi này là sự phát triển của mô quang hợp giữa các thành viên của các nhóm cành bị che phủ, có ưu điểm là tăng diện tích bề mặt quang hợp của các cành đó. Những loài megaphyll đầu tiên có kích thước rất nhỏ xuất hiện vào kỷ Devon. Chúng ta có thể mong đợi rằng quá trình tiến hóa sẽ nhanh chóng dẫn đến sự xuất hiện của nhiều loài megaphyll lớn hơn vì khả năng quang hợp của chúng lớn hơn. Tuy nhiên, phải mất khoảng 50 triệu năm, cho đến thời kỳ Carbon, các loài megaphyll lớn mới trở nên phổ biến. Tại sao điều này lại xảy ra, đặc biệt khi những tiến bộ khác về cơ cấu nhà máy đang diễn ra trong thời gian đó? Theo một lý thuyết, nồng độ C02 cao trong khí quyển trong kỷ Devon đã làm giảm sự lựa chọn khí khổng cho phép lá hấp thụ C02 để sử dụng trong quá trình quang hợp. Khi có nhiều C02 hơn thì cần ít khí khổng hơn. Trong kỷ Devon,những lá lớn hơn với số lượng khí khổng hạn chế sẽ hấp thụ nhiệt từ ánh sáng mặt trời, nhưng chúng không thể mất nhiệt đủ nhanh bằng cách bốc hơi nước qua khí khổng. Kết quả là quá nóng có thể gây chết người. Nghiên cứu gần đây đã ủng hộ giả thuyết này, chỉ ra rằng các loài megaphyll lớn hơn chỉ tiến hóa khi nồng độ C02 giảm trong hàng triệu năm (Hình 28.1 7).



584 CHƯƠNG 28 Thực vật không có hạt: Từ nước đến đất NVESTIGATINGLIFE 28.17 Nồng độ C02 trong khí quyển và sự tiến hóa của Megaphylls Nồng độ C02 trong khí quyển cao trong giai đoạn đầu của kỷ Devon có thể đã hạn chế sự tiến hóa của kích thước lá. C. P. Osborne và các đồng nghiệp đã so sánh kích thước lá của thực vật hóa thạch với ước tính về nồng độ C02 trong khí quyển vào thời điểm thực vật còn sống.3 GIẢ THUYẾT Nồng độ C02 trong khí quyển cao trong thời kỳ đầu kỷ Devon và dẫn đến thiếu sự chọn lọc đối với khí khổng đơn, đã giữ lại lá kích thước nhỏ. Phương pháp 1 . Phân tích 300 hóa thạch thực vật từ kỷ Devon và Kỷ Than đá và đo kích thước lá của chúng. 2. So sánh mô hình thay đổi kích thước lá với mô hình thay đổi ước tính về nồng độ C02 trong khí quyển trong cùng khoảng thời gian. Kết quả 3600 r 1600 400 Kích thước lá â– e 03 Q_ o o 4000 Trong số các hóa thạch này, kích thước lá tăng lên thường kéo theo mức độ giảm của C02 trong khí quyển. 2000 - Nồng độ C02 400 390 380 370 360 350 340 Kỷ Devon | Thời gian cacbon (mya) KẾT LUẬN bầu khí quyển giảm. Kích thước lá tăng lên khi mức độ C02 trong Truy cập BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aOsbome, C. P. và cộng sự. 2004. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 101:1 0360-1 0362. Dị bào tử xuất hiện giữa các thực vật có mạch Trong các dòng thực vật có mạch ngày nay, các thực vật có mạch không hạt giống nhất với

tổ tiên của chúng, thể giao tử và thể bào tử độc lập với nhau và cả hai đều quang hợp. Các bào tử do bào tử tạo ra là một loại duy nhất và phát triển thành một loại giao tử mang cả cơ quan sinh sản đực và cái (xem Hình 28.15). Những cây như vậy chỉ mang một loại bào tử được gọi là đồng bào tử (Hình 28.1 8A). Một hệ thống có hai loại bào tử riêng biệt phát triển muộn hơn một chút. Thực vật thuộc loại này được cho là dị hợp tử \ DIPLOID (2 n) I Tế bào mẹ bào tử (2 n) Hợp tử (2 n) x Bào tử (2 n) / Phôi (2 n) Thể bào tử (2 n) (B) Dị bào tử t \ DIPLOID (2n) Tế bào mẹ bào tử mẹ (2 n) tế bào (2 n) Hợp tử (2 n) \\ \ Mi< Microsporangium Megasporangium (2fl) (2d) , bào tử / phôi (2 n) Các bào tử của thực vật dị dưỡng phát triển hai loại bào tử. 28.18 Đồng bào tử và dị bào tử (A) Cây đồng bào tử mang một loại bào tử. Mỗi giao tử có hai loại cơ quan sinh dục, antheridia (nam) và Archegonia (nữ). (B) Thực vật dị hợp tử có hai loại bào tử phát triển thành thể giao tử đực và giao tử cái rõ rệt. Chuyển đến Hoạt động 28.2 Dị bào tử và 28.3 Đời sống đồng hợp tử 0e.com/ac28. 2 Cuộc sống 0e.com/ac28. 3

28.3 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên đất đa dạng hóa về hình thức? 585 (Hình 28.1 8B). Trong thể dị dưỡng, một loại bào tử - megaspore - phát triển thành một thể giao tử cái đặc biệt (một thể giao tử lớn) chỉ tạo ra trứng. Loại còn lại, microspore, nhỏ hơn và phát triển thành giao tử đực (microgametophyte) chỉ tạo ra tinh trùng. Thể bào tử tạo ra các đại bào tử với số lượng nhỏ ở các đại bào tử và các tiểu bào tử với số lượng lớn ở các tiểu bào tử. Dị bào tử không chỉ ảnh hưởng đến các bào tử và giao tử mà còn ảnh hưởng đến chính thực vật bào tử, chúng phải phát triển hai loại bào tử. Các thực vật có mạch sớm nhất đều là đồng bào tử, nhưng dị bào tử rõ ràng đã tiến hóa độc lập nhiều lần giữa các nhóm thực vật có mạch sau này. Thực tế là dị thể phát triển liên tục cho thấy rằng nó mang lại những lợi thế có chọn lọc. Sự tiến hóa tiếp theo ở thực vật trên cạn đặc trưng cho sự chuyên môn hóa lớn hơn bao giờ hết của điều kiện dị bào tử. RECAP 28.3 Thực vật có mạch được đặc trưng bởi một hệ thống mạch máu chuyên biệt để vận chuyển vật liệu từ bộ phận này sang bộ phận khác của cây. Một loại tế bào mới, tracheid, đánh dấu nguồn gốc của nhóm này. Các sự kiện tiến hóa sau này bao gồm sự xuất hiện của rễ, lá và dị bào tử. â€¢ Xylem và phloem phục vụ thực vật có mạch như thế nào? Xem trang. 579 â€¢Mô tả sự tiến hóa và phân bố của các loại lá và rễ khác nhau trong thực vật có mạch. Xem trang 581583 và Hình 28.16 Tất cả các nhóm thực vật có mạch mà chúng ta đã thảo luận cho đến nay đều phân tán bằng bào tử. Phôi của những thực vật có mạch không hạt này phát triển trực tiếp thành bào tử, chúng tồn tại hoặc chết tùy thuộc vào điều kiện môi trường. Bào tử của một số cây không hạt có thể không hoạt động và tồn tại trong thời gian dài, nhưng phôi của cây không hạt tương đối không được bảo vệ. Sự bảo vệ tốt hơn cho phôi tiến hóa ở cây có hạt, điều mà chúng ta sẽ xem xét trong chương tiếp theo. 28.19 Diesel sinh học từ tảo Trong hệ thống nuôi trồng tảo tăng trưởng thẳng đứng để sản xuất nhiên liệu sinh học, tảo được nuôi trong các tấm nhựa trong, tiếp xúc với ánh sáng mặt trời từ mọi phía. - # Cho rằng dầu mỏ được sản xuất tự nhiên từ tảo xanh, liệu con người có thể sử dụng tảo xanh để sản xuất dầu thương mại không? ĐÁP ÁN Các nhà khoa học đang phát triển các phương pháp mới trồng tảo xanh để sản xuất nhiên liệu sinh học (nhiên liệu được sản xuất trực tiếp từ các sinh vật sống, chẳng hạn như dầu diesel sinh học). Một số loài tảo xanh có thể tạo ra tới 60% trọng lượng khô của chúng trong dầu. Vì vậy nhiên liệu sinh học chắc chắn có thể được sản xuất từ tảo xanh, mặc dù quá trình này vẫn chưa khả thi về mặt thương mại. Giống như nhiên liệu hóa thạch thông thường, nhiên liệu sinh học giải phóng carbon dioxide vào khí quyển khi đốt cháy. Tuy nhiên, trong quá trình sản xuất nhiên liệu sinh học, tảo loại bỏ carbon dioxide khỏi khí quyển, do đó việc sử dụng các nhiên liệu này bền vững hơn và dẫn đến việc tích lũy C02 trong khí quyển theo thời gian ít hơn so với việc sử dụng nhiên liệu hóa thạch.Những hạn chế thương mại chính đối với việc trồng tảo làm nhiên liệu sinh học bao gồm nhu cầu thiết lập cơ sở trồng trọt hiệu quả, nhu cầu về nước, chi phí phân bón, chi phí và khó khăn liên quan đến thu hoạch và tinh chế cũng như chi phí lao động. Nhiều phương pháp mới để trồng và thu hoạch tảo đang được phát triển (Hình 28.19), và việc sản xuất tảo ở nước lợ cũng như trong nước thải đang được khám phá. Một khi một số khó khăn về kỹ thuật đã được khắc phục, có thể việc sản xuất thương mại nhiên liệu sinh học từ tảo sẽ cung cấp nguồn năng lượng đáng kể cho con người.



586 CHƯƠNG 28 Cây không có hạt: Từ nước đến đất Quá trình quang hợp diễn ra ở thực vật như thế nào? CHƯƠNG TÓM TẮT 28 Những đặc điểm nào cho phép thực vật trên cạn đa dạng hóa về hình thức? • Quá trình nội cộng sinh sơ cấp đã tạo ra lục lạp và sự đa dạng hóa tiếp theo của họ Plantae. Hậu duệ của sinh vật nhân chuẩn quang hợp đầu tiên bao gồm glaucophytes, tảo đỏ, một số nhóm tảo xanh và thực vật trên cạn, tất cả đều chứa diệp lục a. Ôn lại Hình 28.1 – Thực vật xanh, bao gồm tảo xanh và thực vật trên cạn, được đặc trưng bởi sự hiện diện của diệp lục b (ngoài diệp lục a). Ôn lại Hình 28.1 – Thực vật trên cạn, còn được gọi là thực vật phôi, phát sinh từ tổ tiên tảo xanh thủy sinh có liên quan đến loài rêu đá ngày nay. Thực vật trên cạn phát triển từ phôi được bảo vệ bởi mô bố mẹ. Xem lại Hình 28.1 Thực vật xâm chiếm đất khi nào và như thế nào? “Việc có được lớp biểu bì, khí khổng, giao tử, phôi được bảo vệ, sắc tố bảo vệ, thành bào tử dày bằng polyme bảo vệ và mối liên hệ tương hỗ với nấm đều là sự thích nghi của thực vật trên cạn với cuộc sống trên cạn. â € ¢ Tất cả các vòng đời của thực vật trên cạn đều có sự xen kẽ của các thế hệ, trong đó thể bào tử lưỡng bội đa bào xen kẽ với thể giao tử đơn bội đa bào. Ôn lại Hình 28.6 â€¢ Thực vật trên cạn không có mạch bao gồm rêu tản, rêu và rêu sừng. Những nhóm này thiếu các mô mạch chuyên biệt để dẫn nước hoặc chất dinh dưỡng qua cơ thể thực vật. â€¢ Vòng đời của thực vật trên cạn không có mạch phụ thuộc vào nước ở dạng lỏng. Thể bào tử thường nhỏ hơn giao tử và phụ thuộc vào nó về nước và dinh dưỡng. Ôn lại Hình 28.7, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 28.1 â€¢ Rêu gan không có khí khổng nhưng chúng có trong rêu, rêu và thực vật có mạch. Hornwort có thể bào tử có màu xanh lục dai dẳng, một đặc điểm giống với thực vật có mạch. â € ¢ Thực vật có mạch có một hệ thống mạch máu bao gồm xylem và phloem dẫn nước, khoáng chất và các sản phẩm của quá trình quang hợp qua cơ thể thực vật. Hệ thống mạch máu bao gồm các tế bào gọi là tracheids. â € ¢ Rhyniophytes, loài thực vật có mạch được biết đến sớm nhất, chúng ta chỉ biết đến ở dạng hóa thạch. Chúng thiếu rễ và lá thật nhưng có thân rễ và thân rễ. Ôn lại Hình 28.13 â€¢ Thực vật lycophyte (rêu câu lạc bộ và họ hàng) chỉ có cấu trúc nhỏ, đơn giản giống như lá (vi lá). Monilophytes (bao gồm đuôi ngựa và dương xỉ) có lá thật, do đó cùng với thực vật có hạt được gọi là thực vật thực vật. â € ¢ Không giống như thực vật trên cạn không có mạch, bào tử lưỡng bội là giai đoạn sống dễ thấy hơn của lycophytes và monolophytes. Ôn lại Hình 28.1 5f HOẠT ĐỘNG 28.1 â€¢ Vi lá có thể tiến hóa từ bào tử vô trùng. Megaphylls (lá thật) có thể là kết quả của việc làm phẳng và giảm bớt một phần của hệ thống thân với sự phát triển quá mức. Ôn lại Hình 28.16 â€¢ Các nhóm thực vật có mạch phân nhánh sớm nhất là đồng bào tử,nhưng dị bào tử - việc tạo ra các đại bào tử và tiểu bào tử riêng biệt - đã tiến hóa nhiều lần. Megaspores phát triển thành megagametophytes cái; các vi bào tử phát triển thành các thể giao tử đực. Xem lại Hình 28.1 8# HOẠT ĐỘNG 28.2 và 28.3 Vào phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình BSclSli Life10e.com/is28 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Câu nào về sự xen kẽ các thế hệ ở thực vật trên cạn là không đúng? Một. Giao tử và thể bào tử có hình dạng khác nhau. b. Giảm phân xảy ra ở bào tử. c. Giao tử luôn được tạo ra bởi bệnh teo cơ. d. Hợp tử là tế bào đầu tiên của thế hệ bào tử. đ. Giao tử và thể bào tử khác nhau về số lượng nhiễm sắc thể. 2. Điều nào sau đây cung cấp bằng chứng cho mối quan hệ chặt chẽ giữa thực vật trên cạn và rêu đá? Một. Phân tích phát sinh chủng loài của trình tự DNA b. Cơ chế tương tự của nguyên phân và phân bào c. Sự giống nhau về cấu trúc lục lạp d. Điểm tương đồng về sinh hóa của chúng e. Tất cả những điều trên 3. Rêu, rêu và rêu a. thiếu thế hệ bào tử. b. phát triển thành khối dày đặc, cho phép nước chuyển động mao dẫn. c. sở hữu xylem và phloem. d. có lá thật. đ. có nguồn gốc thực sự. 4. Câu nào nói về dương xỉ là không đúng? Một. Thể bào tử lớn hơn thể giao tử. b. Hầu hết là dị hợp tử. c. Thể bào tử non có thể phát triển độc lập với thể giao tử. d. Chiếc lá là một megaphyll. đ. Các giao tử tạo ra Archegonia và antheridia.

Tóm tắt chương 587 5. Cây dương xỉ a. thiếu thế hệ giao tử. b. có thể giao tử lớn và nổi bật nhưng thể bào tử nhỏ hơn nhiều. c. có quan hệ gần gũi với rêu câu lạc bộ hơn là đuôi ngựa. d. là những thực vật đơn bội. đ. tạo ra hạt giống. 7. Dị bào tử được cho là đã tiến hóa nhiều lần trong thực vật, cho thấy một lợi thế của điều kiện dị bào tử. Tại sao thể dị hợp tử có thể mang lại lợi thế tiến hóa so với thể đồng bào? 8. So sánh vòng đời của rêu (xem Hình 28.7) và dương xỉ (xem Hình 28.15). Những vòng đời này giống nhau như thế nào và chúng khác nhau như thế nào? HIỂU & ÁP DỤNG 6. So sánh microphyll với megaphyll về cấu trúc, nguồn gốc tiến hóa và sự xuất hiện giữa các loài thực vật. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Các đặc điểm hình thái được vẽ trên biểu đồ phát sinh loài trong Hình 28.1 có phù hợp với phân tích của bạn về trình tự DNA từ bài tập

Làm việc với Dữ liệu trên trang 1. 571? Những đặc điểm nào của thực vật mà chúng ta đã thảo luận trong chương này dường như đã tiến hóa hơn một lần trong lịch sử thực vật trên cạn? 10. Những phát hiện của Osborne và đồng nghiệp về sự tiến hóa của megaphyll (xem Hình 28.17) ủng hộ ý tưởng rằng megaphyll lớn chỉ trở nên phổ biến sau khi mức C02 trong khí quyển giảm xuống, do đó có nhiều khí khổng được ưa chuộng hơn, cho phép bay hơi từ khí khổng sang khí khổng. lá lớn mát hơn. Bạn có thể mở rộng công việc đó bằng cách nào để xác nhận sự liên quan của nhiệt độ như một yếu tố hạn chế kích thước lá? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

CHƯƠNG NỘI DUNG 29.1 Làm thế nào mà thực vật có hạt trở thành thảm thực vật chiếm ưu thế ngày nay? 29.2 Các nhóm thực vật hạt trần chính là gì? 29.3 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? 29.4 Thực vật mang lại lợi ích gì cho xã hội loài người? VÀO ĐẦU những năm 1860, phần lớn tầng lớp trung lưu và thượng lưu nước Anh bị cuốn vào "cơn sốt hoa lan". Những người làm vườn nghiệp dư cũng như các nhà thực vật học chuyên nghiệp đều bị mê hoặc bởi những bông hoa xinh đẹp này và đã dành nhiều công sức cũng như tiền bạc để thu thập và nuôi dưỡng chúng. Sau khi xuất bản cuốn Nguồn gốc các loài vào năm 1859, Charles Darwin đã viết cuốn sách tiếp theo về nhóm thực vật này. Về những cách khác nhau mà hoa lan của Anh và nước ngoài được thụ tinh bằng côn trùng, mà ông tự hào gọi là "cuốn sách nhỏ của tôi về việc thụ tinh cho hoa lan," xuất hiện vào năm 1862. Có hơn 25.000 loài lan, khiến chúng trở thành một trong những nhóm thực vật đa dạng nhất. Darwin muốn biết tại sao hoa lan lại có sự đa dạng hóa nhanh chóng như vậy và đặc biệt ấn tượng với vai trò của côn trùng thụ phấn trong quá trình này. Tìm kiếm những ví dụ để chứng minh sức mạnh của chọn lọc tự nhiên, Darwin đã tìm thấy những ví dụ như vậy rất nhiều trong các loài lan. Hoa lan thể hiện nhiều cơ chế thụ phấn chuyên biệt đa dạng đầy ấn tượng, nhiều cơ chế trong số đó chứng tỏ rằng chúng đã cùng tiến hóa với các loài thụ phấn. Ví dụ, Darwin đã quan sát một loài lan Nam Mỹ thuộc chi Catasetum bắn một gói phấn hoa vào một con côn trùng đậu trên hoa của nó. Khi được cho xem Angraecum sesquipedale, một loài lan đến từ Madagascar với ống mật hoa dài hơn 1 foot, Darwin đã đưa ra giả thuyết rằng phải có một loài bướm đêm có vòi dài chưa từng có đã ăn và thụ phấn cho bông hoa đó. Nhiều người chế giễu Sự tiến hóa của cây có hạt Những loài lan luôn hấp dẫn của Darwin Khi kiểm tra một mẫu cây lan Angraecum sesquipedale, Charles Darwin đã để ý thấy ống mật hoa đặc biệt dài của nó và dự đoán sự tồn tại của một loài thụ phấn có vòi dài tương ứng. Loài thụ phấn này, loài bướm nhân sư Xanthopan morgani, không được phát hiện cho đến sau cái chết của Darwin. tầm nhìn, nhưng con bướm mà ông mô tả cuối cùng đã được phát hiện - 21 năm sau khi ông qua đời. Vào năm 1836, nhà thám hiểm Robert Schomburgk đã làm chấn động thế giới thực vật khi báo cáo rằng ông đã nhìn thấy những bông hoa được mô tả là thuộc ba chi lan khác nhau - Catasetum, Monachanthus và Myanthus - cùng mọc trên một cây. Nhà thực vật học người Anh John Lindley nhận xét rằng quan sát này sẽ "làm lung lay nền tảng mọi ý tưởng của chúng ta về tính ổn định của chi và loài." Những người đam mê hoa lan đã bối rối trước những nỗ lực của họ trong việc trồng các mẫu hoa Myanthus, chỉ để chúng ra hoa cùng với những loài hoa Catasetum phổ biến hơn. Darwin biết rằng ông cần tìm ra lời giải thích cho những quan sát kỳ lạ này,vì nếu không thì ông sẽ phải kết luận rằng từng loài thực vật có thể thay đổi đặc tính đặc trưng của chúng, điều này không phù hợp với những giải thích của ông về sự tiến hóa của sự đa dạng. Lời giải thích của Darwin về ba bông hoa riêng biệt mọc trên một cây lan là gì? Xem câu trả lời ở trang 605.



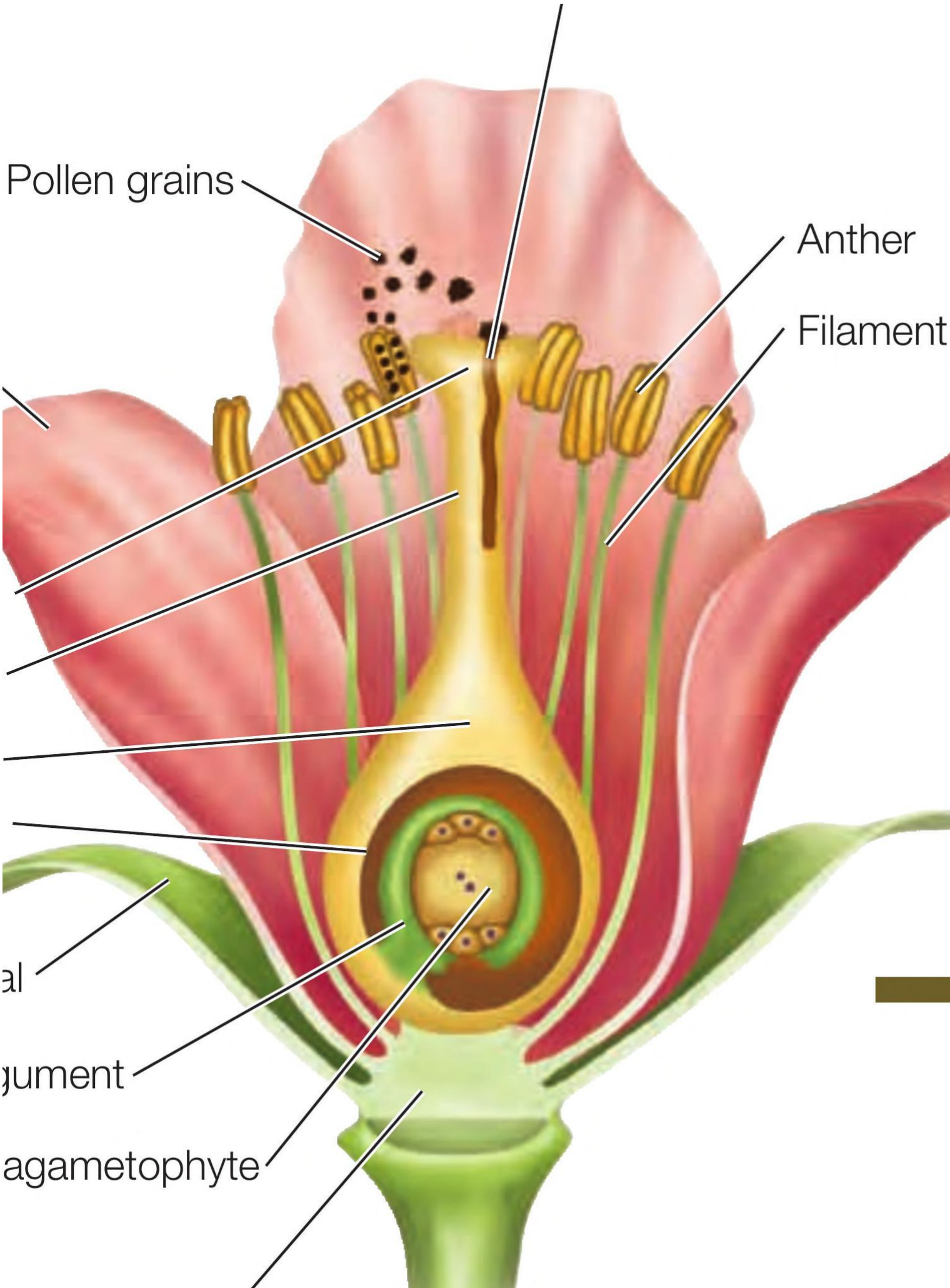


29.1 Làm thế nào mà thực vật có hạt trở thành thảm thực vật chiếm ưu thế ngày nay? 589 500 Sự trỗi dậy của thực vật có hạt â—“ Thực vật hạt trần Thực vật hạt kín chiếm ưu thế ^^^^lominao Thực vật hạt kín (thực vật có hoa) Bạch quả Cycads Progymnosperms (cây có mạch không hạt có rễ và lá) Rhyniophytes (thực vật có mạch không hạt không có rễ hoặc lá) Ordovician Silurian Paleozoic 400 Mesozoi 300 200 100 Hàng triệu năm trước Kỷ Devon Đệ tứ Carbon Permi Triassic Kỷ Jura Kỷ Phấn trắng Kỷ Đệ tam Kainozoi I I Hiện tại 29.1 Hồ sơ hóa thạch về sự tiến hóa của thực vật có hạt Sự phát triển của cây thân gỗ tiến hóa ở các loài thực vật hạt trần không hạt. Những hạt dương xỉ hiện đã tuyệt chủng có thân gỗ, tán lá giống dương xỉ và hạt dính vào lá của chúng. Các dòng thực vật có hạt mới xuất hiện trong kỷ Carbon, nhưng hóa thạch sớm nhất của thực vật có hoa được biết đến là ở gần ranh giới kỷ Jura-Kỷ Phấn trắng. Làm thế nào mà cây có hạt trở thành thảm thực vật chiếm ưu thế ngày nay? hạt dương xỉ có thân gỗ. Chúng có tán lá giống dương xỉ nhưng có hạt gắn trên lá. Vào cuối kỷ Permi, các nhóm thực vật có hạt khác đã trở nên chiếm ưu thế (Hình 29.1). Thực vật có hạt sống ngày nay được chia thành hai nhóm chính, thực vật hạt trần (như thông và mè) và nhóm cực kỳ đa dạng được gọi là thực vật hạt kín (thực vật có hoa). Vào cuối kỷ Devon, hơn 360 triệu năm trước. Trái đất là nơi sinh sống của rất nhiều loại thực vật trên cạn, nhiều loại trong số đó chúng ta đã thảo luận ở Chương 28. Thực vật trên cạn chia sẻ môi trường nóng ẩm trên cạn với côn trùng, nhện, rết và động vật lưỡng cư giống cá (động vật bốn chân thời kỳ đầu). Những thực vật và động vật này cùng nhau tiến hóa, mỗi loài đóng vai trò là tác nhân chọn lọc tự nhiên. Ở kỷ Devon, một sự đổi mới mới xuất hiện khi một số loài thực vật phát triển thân gỗ dày đặc. Trong số những loài thực vật đầu tiên có khả năng thích nghi này là thực vật có mạch không hạt được gọi là thực vật hạt trần, tất cả các loài trong số đó hiện đã tuyệt chủng. Thực vật hạt trần bao gồm nhiều cây lớn. Một sự đổi mới khác, hạt giống, xuất hiện ở cây lấy hạt. Hạt giống cung cấp một giai đoạn ngủ yên an toàn và lâu dài cho phôi. Phôi thực vật có thể chờ đợi một cách an toàn bên trong hạt giống của nó (trong một số trường hợp trong nhiều năm, thậm chí hàng thế kỷ) cho đến khi có điều kiện thích hợp cho sự nảy mầm. Bằng chứng hóa thạch sớm nhất về thực vật có hạt được tìm thấy trong đá kỷ Devon muộn. Giống như thực vật hạt trần, những Đặc điểm hiện đã tuyệt chủng này của vòng đời thực vật có hạt bảo vệ giao tử và phôi. Trong Phần 28.2, chúng tôi đã mô tả một xu hướng chính trong quá trình tiến hóa của thực vật trên cạn: thể bào tử trở nên ít phụ thuộc hơn vào thể giao tử, giao tử trở nên nhỏ hơn so với thể bào tử. Xu hướng này tiếp tục xảy ra với cây có hạt, khả năng giao tử của chúng thậm chí còn giảm hơn so với cây dương xỉ (Hình 29.2). Thể giao tử của thực vật có hạt đơn bội phát triển một phần hoặc toàn bộ trong khi được gắn vào và phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào thể bào tử lưỡng bội. Trong số các thực vật có hạt, chỉ có một số nhóm thực vật hạt trần (bao gồm cả mè và bạch quả hiện đại) có tinh trùng bơi được. Ngay cả trong những nhóm này,tinh trùng được truyền qua hạt phấn hoa, do đó quá trình thụ tinh không cần nước lỏng bên ngoài cơ thể thực vật. Sự thích nghi này, cùng với sự xuất hiện của hạt giống, đã tạo cơ hội cho thực vật có hạt xâm chiếm những khu vực khô hơn và lan rộng ra môi trường trên cạn. Cây có hạt là dị bào tử (xem Hình 28.18B) - nghĩa là chúng tạo ra hai loại bào tử, một loại trở thành

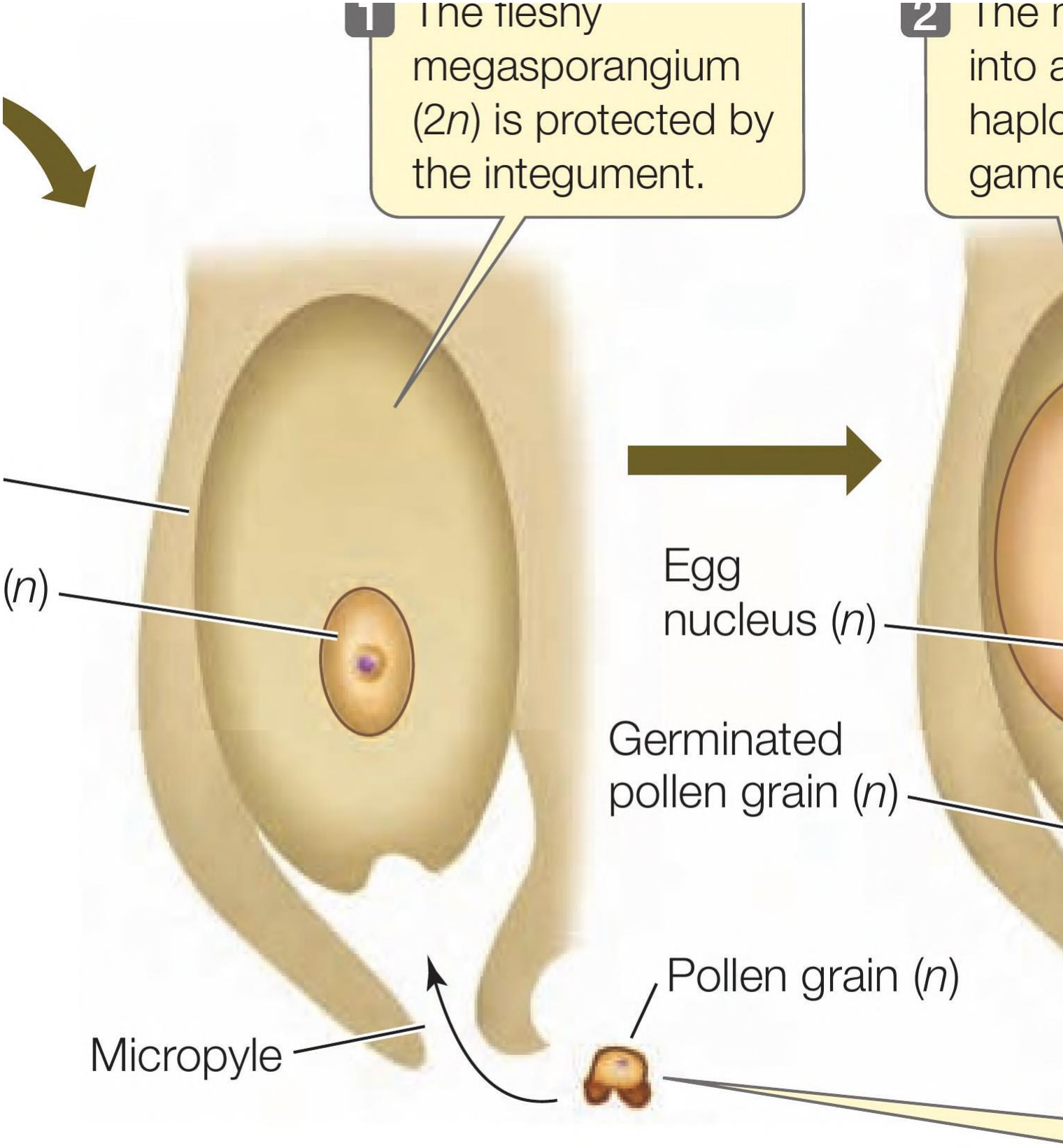
590 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của cây có hạt Thể bào tử (2 n) Thể bào tử (2 n) Thể bào tử lớn và thể giao tử nhỏ của dương xỉ độc lập về mặt dinh dưỡng với nhau. V _ _ .Gametophyte ip) A \ Giao tử rêu nuôi dưỡng thể bào tử. V _ , , _ _ _ J Thể giao tử cái (megagametophyte; n) Thể giao tử đực (microgametophytes; n) Thể giao tử hoa (n) Thể bào tử của cây có hạt nuôi dưỡng thể giao tử đang phát triển. 29.2 Mối quan hệ giữa thể bào tử và giao tử Trong quá trình tiến hóa của thực vật, thể giao tử (màu nâu) đã bị giảm đi và thể giao tử (màu xanh) trở nên nổi bật hơn. microgametophyte (giao tử đực) và một giao tử trở thành megagametophyte (giao tử cái). Những cây này hình thành các bào tử nhỏ và megasporangia riêng biệt trên các cấu trúc được nhóm lại trên thân ngắn. Trong microsporangium, các sản phẩm giảm nhiễm là microspores. Trong thành bào tử của nó, một tiểu bào tử phân chia theo kiểu nguyên phân một hoặc vài lần để tạo thành thể giao tử đực đa bào gọi là hạt phấn hoa. Các hạt phấn hoa được giải phóng từ microsporangium để được phân phối nhờ gió hoặc nhờ động vật thụ phấn (Hình 29.3). Giống như ở thực vật trên cạn không hạt, thành bào tử bao quanh hạt phấn hoa có chứa sporopollenin, hợp chất sinh học kháng hóa chất tốt nhất được biết đến, giúp bảo vệ hạt phấn hoa khỏi bị mất nước và hư hại do hóa chất - một lợi thế khác về khả năng sống sót trong môi trường trên cạn. Ngược lại với các vi bào tử, các đại bào tử của cây có hạt không bị bong ra. Thay vào đó, chúng phát triển thành giao tử cái trong megasporangia. Những megagametophyte này phụ thuộc vào thể bào tử để có

thức ăn và nước uống. Ở hầu hết các loài thực vật có hạt, chỉ một trong số các sản phẩm giảm nhiễm trong một megasporangium có thể sống sót. Nhân đơn bội còn sống sót sẽ phân chia theo nguyên phân và các tế bào tạo thành lại phân chia để tạo ra giao tử cái đa bào. Megasporangium được bao quanh bởi một lớp vỏ: một lớp mô bào tử bảo vệ megasporangium và nội dung của nó. Cùng với nhau, megasporangium và tích phân tạo thành noãn, sẽ phát triển thành hạt sau khi thụ tinh. Sự xuất hiện của hạt phấn hoa tại một điểm hạ cánh thích hợp, gần với giao tử cái trên thể bào tử cùng loài, được gọi là sự thụ phấn. Một hạt phấn đạt đến điểm này sẽ tạo ra một ống phấn mảnh mai dài ra và thường tiêu hóa theo hướng của nó về phía megagametophyte (Hình 29.4). Khi đầu ống phấn chạm tới thể giao tử, tinh trùng được phóng ra khỏi ống phấn và quá trình thụ tinh xảy ra. Hợp tử lưỡng bội thu được sẽ phân chia nhiều lần, tạo thành thể bào tử phôi. Sau một thời gian phát triển phôi, quá trình tăng trưởng tạm thời bị đình chỉ (phôi bước vào giai đoạn ngủ đông). Sản phẩm cuối cùng ở giai đoạn này là hạt đa bào. 29.3 Bị gió thổi bay Hạt phấn hoa là thể giao tử đực của cây có hạt.Những bông hoa đực của cây phỉ này giải phóng các bào tử chứa phấn hoa được gió phát tán và có thể đậu gần các giao tử cái của cùng loại hoặc các cây phỉ khác. ||||j Vào Media Clip 29.1 Chuyển phấn hoa bằng gió Lifel 0e.com/mc29.1

29.1 Làm thế nào mà thực vật có hạt trở thành thảm thực vật chiếm ưu thế ngày nay? 591 29.4 Sự thụ phấn là dấu hiệu đặc trưng của cây có hạt Ở hầu hết các cây có hạt, một ống phấn phát triển từ hạt phấn đến thể giao tử cái, nơi tinh trùng được giải phóng và thụ tinh với trứng trong noãn. Sau khi quá trình thụ tinh diễn ra, noãn có thể phát triển thành hạt (xem Hình 29.5). (A) Ảnh hiển vi điện tử quét của ống phấn mọc trong hoa của thực vật hạt kín, cây khổ sâm thảo nguyên. (B) Quá trình thụ phấn được mô tả ở hoa thực vật hạt kín tổng quát. Chuyển sang Hoạt động 29.1 Hình thái hoa Lifel 0e.com/ac29. 1 Hạt phấn Nơi chứa sợi bao phấn Khi đầu ống phấn chạm tới thể giao tử, tinh trùng được phóng ra khỏi ống và quá trình thụ tinh xảy ra (xem Hình 29.16). Bao phấn của - nhị hoa có vi bào tử tạo phấn hoa. Lá noãn nhận phấn hoa. Hạt giống là một gói phức tạp, được bảo vệ tốt. Hạt giống chứa các mô từ ba thế hệ (Hình 29.5). Vỏ hạt phát triển từ lớp vỏ - các mô của bào tử lưỡng bội bố mẹ bao quanh megasporangium. Bên trong megasporangium là mô đơn bội từ giao tử cái, chứa nguồn cung cấp chất dinh dưỡng cho phôi đang phát triển. (Mô này khá rộng ở hầu hết các hạt thực vật hạt trần. Ở hạt thực vật hạt kín, nó bị giảm đi rất nhiều và dinh dưỡng cho phôi được cung cấp thay vào đó bởi một mô gọi là nội nhũ.) Ở trung tâm của hạt là thế hệ thứ ba, phôi của thế hệ mới. thể bào tử lưỡng bội. Hạt giống là giai đoạn nghỉ ngơi được bảo vệ tốt. Hạt của một số loài có thể ở trạng thái ngủ nhưng vẫn tồn tại được (có khả năng sinh trưởng và phát triển) trong nhiều năm, chỉ nảy mầm khi có điều kiện thuận lợi cho bào tử phát triển. Trong giai đoạn ngủ, vỏ hạt bảo vệ phôi khỏi bị khô quá mức và cũng có thể bảo vệ nó chống lại những kẻ săn mồi tiềm ẩn có thể tiêu thụ phôi và nguồn dinh dưỡng dự trữ của nó. Nhiều hạt giống có sự thích nghi về cấu trúc giúp chúng phát tán nhờ gió hoặc thường xuyên hơn là nhờ động vật. Khi bào tử non tiếp tục phát triển, nó sẽ sử dụng nguồn thức ăn dự trữ trong hạt. Việc sở hữu hạt giống là lý do chính cho sự thành công tiến hóa to lớn của thực vật có hạt, vốn là dạng sống thống trị của hầu hết các loài thực vật trên cạn hiện đại. Một sự thay đổi trong giải phẫu thân cây đã cho phép thực vật có hạt phát triển đến độ cao lớn. Hóa thạch của những họ hàng gần nhất của thực vật có hạt (progymnosperm) và thực vật có hạt sớm nhất (dương xỉ hạt) được tìm thấy trong đá Devon muộn (xem Hình 29.1). Những cây này có thân gỗ dày, phát triển thông qua sự phát triển của xylem. Kiểu sinh trưởng này làm tăng đường kính thân và rễ ở nhiều cây có hạt hiện đại, được gọi là sinh trưởng thứ cấp. Sản phẩm của nó là xylem thứ cấp, hoặc gỗ. Phần gỗ non được tạo ra từ quá trình sinh trưởng thứ cấp thích nghi tốt với khả năng vận chuyển bằng nước, nhưng phần gỗ già hơn sẽ bị tắc nghẽn bởi nhựa hoặc các vật liệu khác.Mặc dù không còn chức năng vận chuyển nhưng gỗ cũ vẫn tiếp tục hỗ trợ cây. Sự hỗ trợ này cho phép cây thân gỗ phát triển cao hơn các cây khác xung quanh và do đó thu được nhiều ánh sáng hơn để quang hợp.


Pollen grains
Anther
Filament
al
gument
agametophyte

592 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của cây có hạt (A) Noãn chưa thụ tinh Nón thông cái chưa trưởng thành (mặt cắt ngang) Integument Megaspore (n) | Megasporangium nhiều thịt (2 n) được bảo vệ bởi lớp vỏ. (B) Noãn đã thụ tinh Megaspore phát triển thành thể giao tử cái đơn bội, đa bào {n). (C) Hạt giống | Hạt phấn nảy mầm giải phóng nhân tinh trùng, thụ tinh với nhân trứng và bắt đầu hình thành hạt. Vỏ hạt (có nguồn gốc từ vỏ hạt; mô bào tử của bố mẹ) Cung cấp thức ăn (mô giao tử cái; n) Phôi (bào tử cái mới; 2 n) Micropyle 29.5 Hạt giống phát triển Các mặt cắt ngang này biểu thị sự phát triển của noãn thành hạt trong thực vật hạt trần (Pinus sp.). Sự phát triển của hạt thực vật hạt kín có những khác biệt (ví dụ: vỏ của thực vật hạt kín có hai lớp chứ không phải một lớp và phôi thực vật hạt kín được nuôi dưỡng bởi mô chuyên biệt gọi là nội nhũ) nhưng tuân theo cùng một nguyên tắc (so sánh Hình 29.8 và 29.16). (A) Megaspore đơn bội được nuôi dưỡng bởi các mô của thể bào tử bố mẹ (megasporangium lưỡng bội). (B) Đại bào tử trưởng thành được thụ tinh bằng hạt phấn xuyên qua lớp vỏ, nảy mầm (mọc ra ống phấn; xem Hình 29. 4A) và giải phóng nhân tinh trùng. (C) Sự thụ tinh bắt đầu hình thành hạt giống. Một hạt trưởng thành chứa ba thế hệ: phôi lưỡng bội (bào tử mới), được bao quanh bởi mô giao tử cái đơn bội cung cấp dinh dưỡng, phôi này lần lượt được bao quanh bởi vỏ hạt (mô bào tử bố mẹ lưỡng bội). Hạt phấn hoa (n) đi qua micropyle và phát triển ống phấn (nảy mầm). Các nhóm chính của thực vật hạt trần là gì? Thực vật hạt trần là những cây có hạt không hình thành hoa hoặc quả. Thực vật hạt trần (có nghĩa là "không có hạt") được đặt tên như vậy vì noãn và hạt của chúng, không giống như thực vật hạt kín, không được bảo vệ bởi buồng trứng hoặc mô quả. Mặc dù có lẽ có ít hơn 1.200 loài thực vật hạt trần còn sống, nhưng những loài thực vật này chỉ đứng sau thực vật hạt kín ở Không phải tất cả các loài thực vật có hạt đều là cây thân gỗ. Trong quá trình tiến hóa của thực vật có hạt, nhiều nhóm đã mất đi thói quen sinh trưởng thân gỗ; tuy nhiên, những thuộc tính thuận lợi khác đã giúp họ có chỗ đứng ở nhiều nơi đáng kinh ngạc. GHI LẠI sự thống trị của chúng trong môi trường trên cạn. Có bốn nhóm thực vật hạt trần sống Các thực vật hạt trần sống có thể được chia thành bốn nhóm chính (xem Hình 28.1B): Hạt phấn hoa, hạt và gỗ là những đổi mới tiến hóa chính của cây có hạt. Bảo vệ giao tử và phôi là đặc điểm nổi bật của cây có hạt. • Phân biệt vai trò của thể giao tử lớn và hạt phấn hoa. Xem trang. 590 và Hình 29.4 â€¢ Giải thích tầm quan trọng của phấn hoa trong việc giải phóng cây có hạt khỏi sự phụ thuộc vào nước lỏng. Xem trang. 590 và Hình 29.4 â€¢ Một số lợi ích mà hạt giống mang lại là gì? Bằng gỗ? Xem trang 591-592 và Hình 29.5 Cây dương xỉ có hạt đã tuyệt chủng từ lâu, nhưng những cây có hạt còn sống sót đã đạt được những thành công đáng kể.Sau dương xỉ hạt, thực vật hạt trần là nhóm thực vật tiếp theo thống trị môi trường trên cạn. â€¢ Cây mè là loài thực vật giống cây cọ sống ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới (Hình 29.6A). Trong số các loài thực vật hạt trần ngày nay, tuế có lẽ là nhánh phân nhánh sớm nhất. Có khoảng 300 loài, một số loài cao tới 20 mét. Mô của nhiều loài có độc tính cao đối với con người nếu ăn phải. â€¢ Bạch quả, phổ biến trong kỷ nguyên Mesozoi, ngày nay được đại diện bởi một loài duy nhất. Ginkgo biloba, cây trinh nữ (Hình 29.6B). Có cả cây trinh nữ đực (microsporangiate) và cây cái (megasporangiate). Sự khác biệt được xác định bởi nhiễm sắc thể giới tính X và Y, như ở người; một số loài thực vật khác có nhiễm sắc thể giới tính riêng biệt.

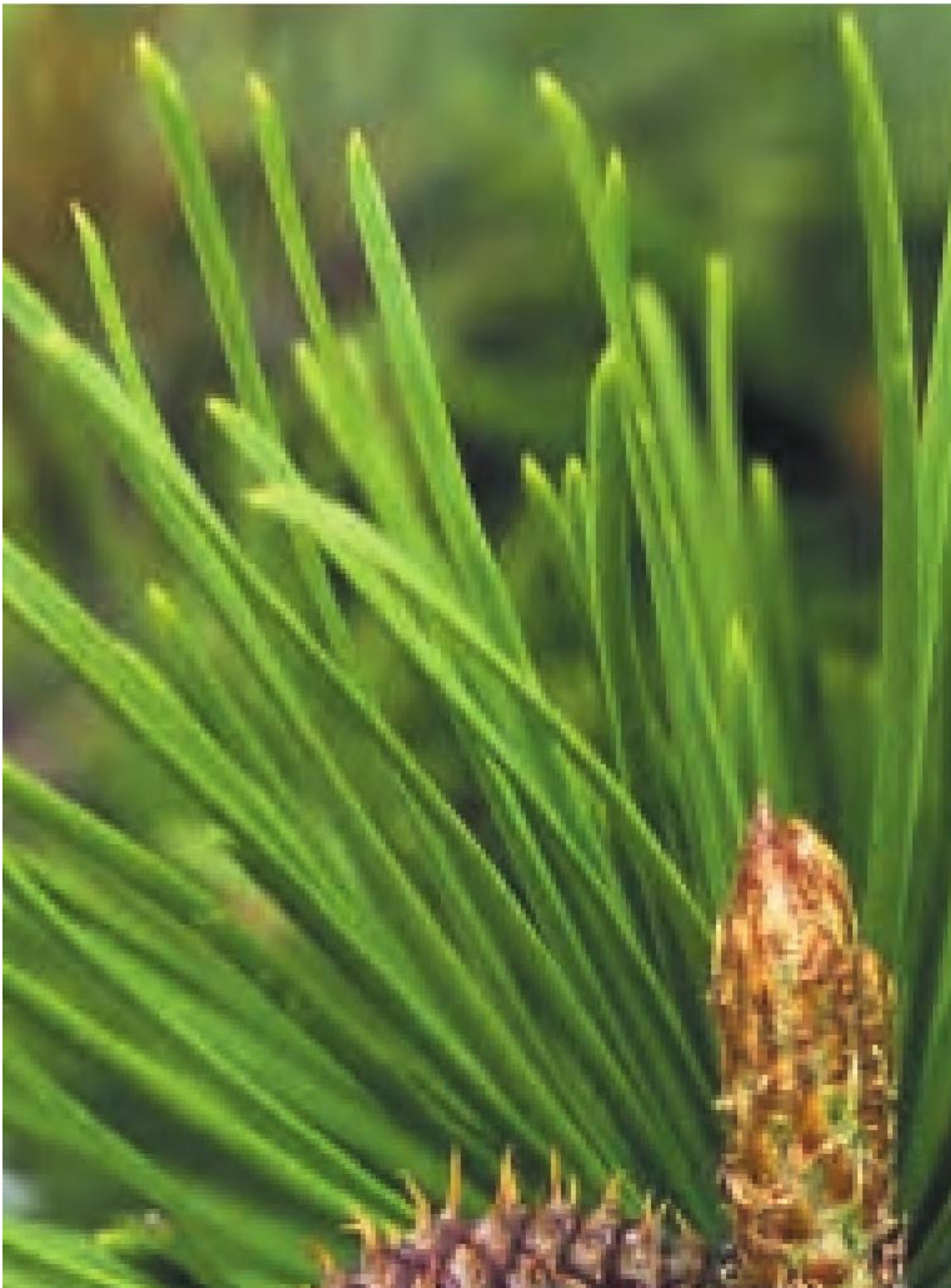


velops. These cross sections diagram the devel

(A) Encephalartos sp. 29.2 Các nhóm thực vật hạt trần chính là gì? 593 (B) Ginkgo biloba (C) Welwitschia mirabilis (D) Pinus longaeva 29.6 Sự đa dạng giữa các loài thực vật hạt trần (A) Nhiều cây mè có hình thức sinh trưởng giống cả dương xỉ và cây cọ, mặc dù cây mè không có quan hệ họ hàng gần gũi với cả hai nhóm. (B) Lá rộng đặc trưng của cây trinh nữ. (C) Những chiếc lá dạng dây của Welwitschia, một loài gnetophyte, phát triển trong suốt vòng đời của cây, gãy và tách ra khi chúng lớn lên. (D) Cây lá kim thống trị nhiều loại cảnh quan ở Bắc bán cầu. Những cây thông Bristlecone như thế này là những cây riêng lẻ sống lâu nhất được biết đến. â€¢ Số lượng tế bào gen có khoảng 90 loài thuộc ba chi rất khác nhau, chúng có những đặc điểm nhất định tương tự như các đặc điểm được tìm thấy ở thực vật hạt kín. Một trong những loài thực vật gnetophyte là Welwitschia (Hình 29.6C), một loại cây sống lâu ở sa mạc với những chiếc lá dạng dây đeo trải dài trên cát và có thể cao tới 3 mét. â€¢ Cây lá kim cho đến nay là loại thực vật có số lượng phong phú nhất. Có khoảng 700 loài thực vật hình nón này, bao gồm cả thông và gỗ đỏ (Hình 29.6D). Ngoại trừ các tế bào gnetophyte, các nhóm thực vật hạt trần sống chỉ có các khí quản là tế bào dẫn nước và hỗ trợ trong xylem; chúng thiếu các thành phần mạch và sợi (các tế bào chuyên biệt để dẫn và hỗ trợ nước tương ứng) được tìm thấy trong thực vật hạt kín. Mặc dù hệ thống hỗ trợ và vận chuyển nước của thực vật hạt trần có vẻ kém hiệu quả hơn so với thực vật hạt kín, nhưng nó phục vụ một số cây lớn nhất được biết đến. Những cây gỗ đỏ ven biển California là những cây hạt trần cao nhất; lớn nhất cao hơn 100 mét. Trong kỷ Permi, khi môi trường trở nên ấm hơn và khô hơn, các loài cây lá kim và cây mè phát triển mạnh mẽ. Rừng thực vật hạt trần thay đổi theo thời gian khi các nhóm thực vật hạt trần tiến hóa. Thực vật hạt trần thống trị hầu hết kỷ nguyên Mesozoi, trong thời gian đó các lục địa tách ra và những loài khủng long lớn sinh sống. Thực vật hạt trần là cây chủ yếu trong tất cả các khu rừng cho đến khoảng 90 triệu năm trước, và thậm chí ngày nay cây lá kim còn là cây chiếm ưu thế trong nhiều khu rừng. Sinh vật đơn lẻ sống lâu đời nhất trên Trái đất ngày nay là một loài thực vật hạt trần ở California - một loại thông nón cứng đã nảy mầm khoảng 4.800 năm trước, vào khoảng thời gian người Ai Cập cổ đại bắt đầu phát triển chữ viết. Cây lá kim có hình nón và không có tinh trùng bơi lội Những khu rừng linh sam và tuyết tùng Douglas rộng lớn được tìm thấy ở tây bắc Bắc Mỹ, những khu rừng thông, linh sam và vân sam khổng lồ ở phía bắc của các khu vực phía bắc của Bắc bán cầu và những khu rừng núi cao ở sườn trên của núi phạm vi ở khắp mọi nơi được xếp hạng trong số các khu rừng lớn trên thế giới. Tất cả những khu rừng này bị thống trị bởi cây cối đều thuộc một nhóm thực vật hạt trần: cây lá kim hoặc cây nón. Nón đực và nón cái chứa cấu trúc sinh sản của cây lá kim. Nón cái (mang hạt) được gọi là nón cái

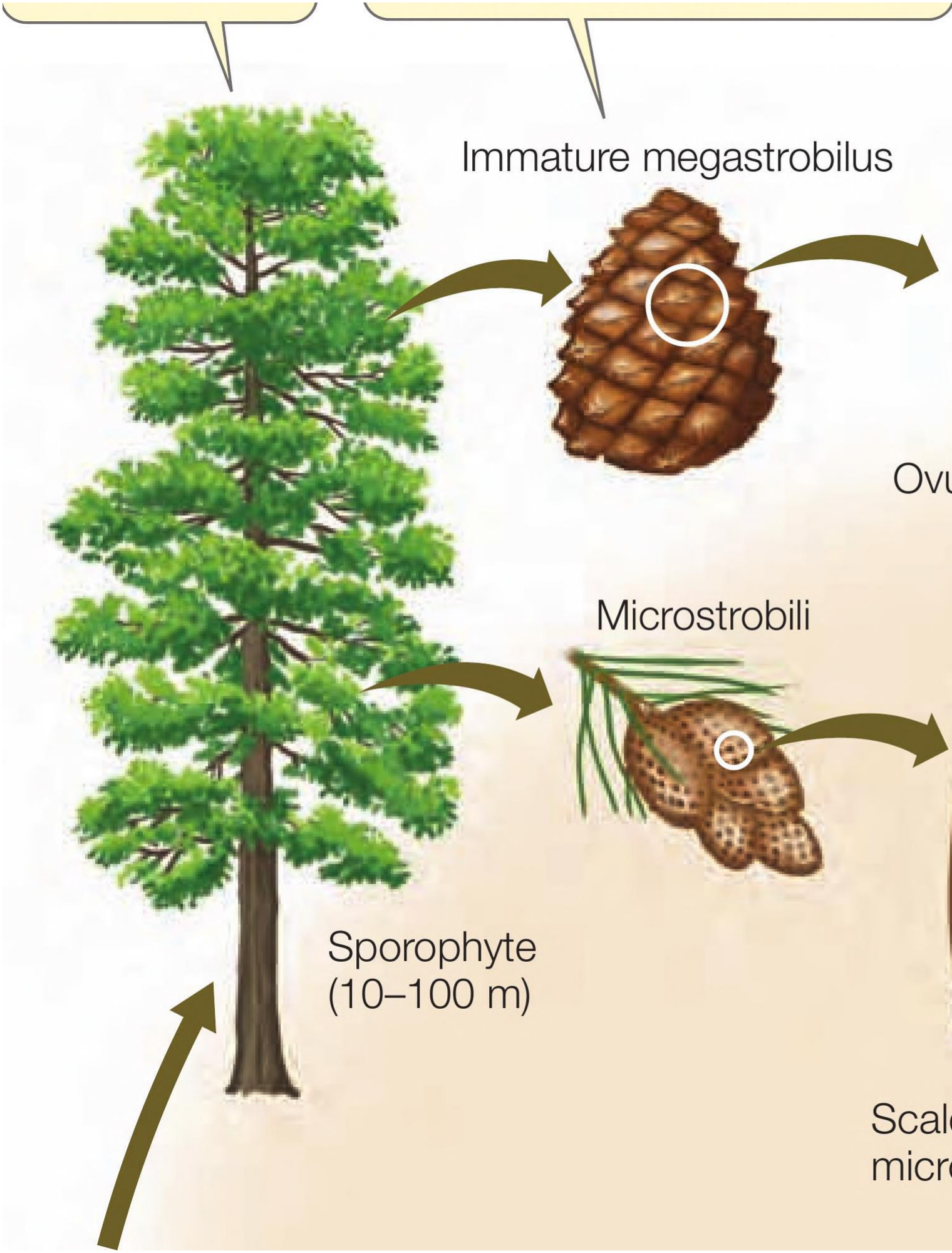
594 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của cây có hạt (A) Thông vặn xoắn Vảy gỗ Hạt giống Trục trung tâm Nón cái, hay megastrobili (B) Thông vặn xoắn Vảy thân thảo Vi bào tử chứa phấn hoa Mặt cắt ngang của một microstrobilus Nón đực, hay microstrobili 29.7 Nón cái và nón đực (A) Các vảy gỗ của nón cái (megastrobili) là các nhánh biến đổi. (B) Các vảy thân thảo của nón đực (microstrobili) là những chiếc lá đã được biến đổi. megastrobilus (số nhiều megastrobili); một ví dụ là nón thông thân gỗ quen thuộc. Các hạt của loài megastrobilus được bảo vệ bởi một cụm vảy gỗ chặt chẽ, là sự biến đổi của các nhánh kéo dài từ trục trung tâm (Hình 29. 7A). Nón đực (mang phấn hoa) thường nhỏ hơn nhiều được gọi là microstrobilus. Microstrobilus thường là thân thảo chứ không phải thân gỗ, vì vảy của nó bao gồm các lá biến đổi, bên dưới là các bào tử mang phấn hoa (Hình 29.7B). Vòng đời của cây thông minh họa quá trình sinh sản ở thực vật hạt trần (Hình 29.8). Việc sản xuất giao tử đực dưới dạng hạt phấn hoa giúp cây hoàn toàn không phụ thuộc vào nước lỏng để thụ tinh. Gió hỗ trợ các hạt phấn hoa của cây lá kim di chuyển từ microstrobilus đến gần giao tử cái bên trong megastrobilus. Ống phấn cung cấp cho tinh trùng phương tiện cho giai đoạn di chuyển cuối cùng bằng cách phát triển qua mô bào tử của mẹ. Khi ống phấn đến giao tử cái, nó sẽ giải phóng hai tinh trùng, một tinh trùng sẽ thoái hóa sau khi tinh trùng kia kết hợp với trứng. Sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng tạo thành hợp tử; sự phân chia phân bào và sự phát triển tiếp theo của hợp tử sẽ tạo ra phôi thai. Megasporangium, trong đó giao tử cái sẽ hình thành, được bao bọc trong một lớp mô bào tử - lớp vỏ - cuối cùng sẽ phát triển thành vỏ hạt bảo vệ phôi (xem Hình 29.5). Phần tích hợp, megasporangium bên trong nó và mô gắn nó với thể bào tử của mẹ tạo thành noãn. Hạt phấn hoa đi vào noãn thông qua một lỗ nhỏ ở phần tích hợp ở đầu noãn, gọi là micropyle. Hầu hết các noãn của cây lá kim, sẽ phát triển thành hạt sau khi thụ tinh, được sinh ra ở bề mặt trên của vảy của megastrobilus. Sự bảo vệ duy nhất của noãn là các vảy được ép chặt vào nhau trong hình nón. Một số cây thông, chẳng hạn như cây thông lodgepole, có hình nón khép kín đến mức chỉ cần đốt lửa là

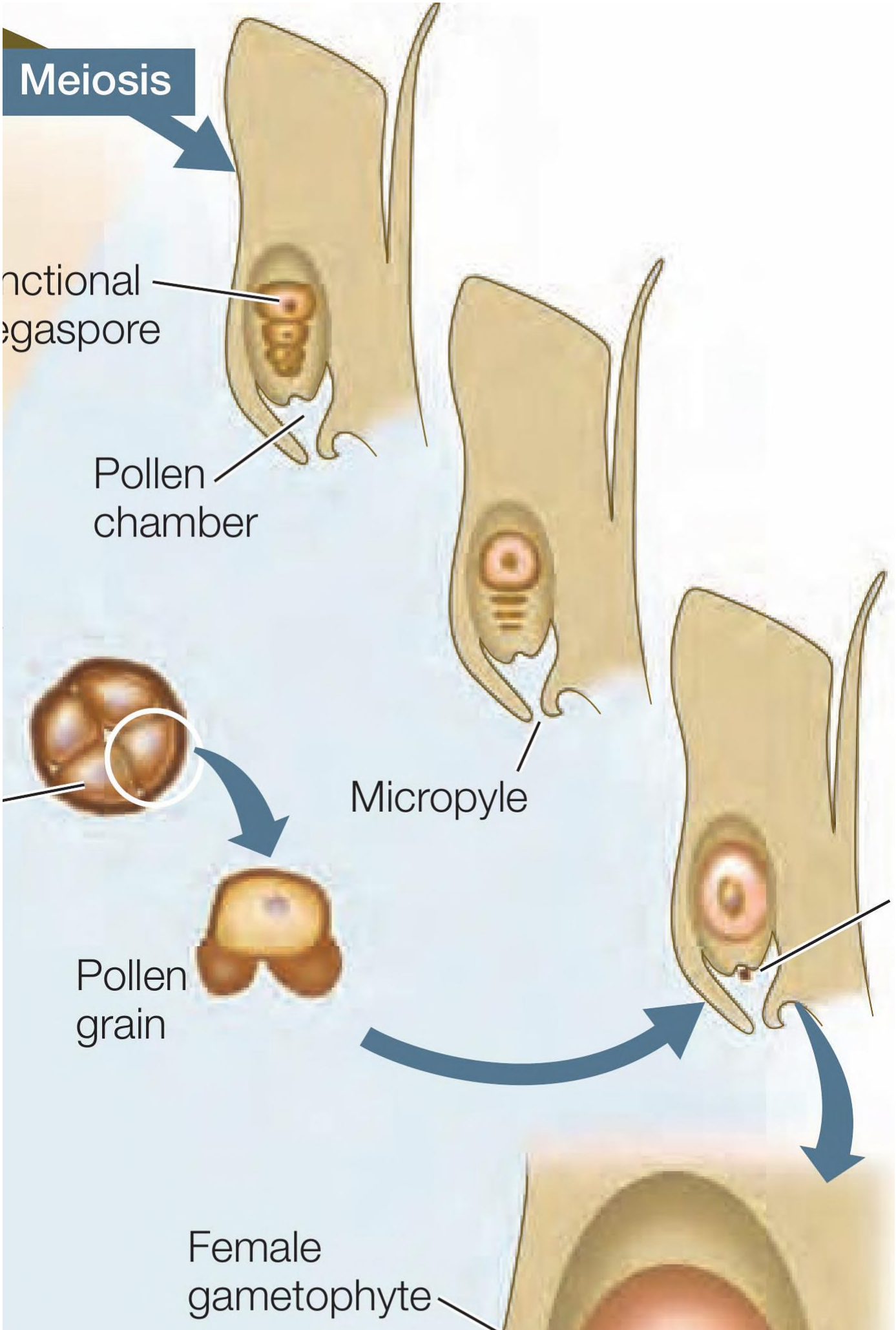
đủ để tách chúng ra và giải phóng hạt. Những loài này được cho là thích nghi với lửa và lửa rất cần thiết cho quá trình sinh sản của chúng. Một trận hỏa hoạn đã tàn phá rừng thông lodgepole ở Công viên Quốc gia Yellowstone vào năm 1988 nhưng cũng giải phóng một lượng lớn hạt từ nón. Kết quả là một số lượng lớn cây thông lodgepole hiện đang mọc lên ở khu vực bị cháy (Hình 29.9). Khoảng một nửa số loài cây lá kim có mô thịt mềm bao bọc hạt của chúng. Một số trong số này là những quả hình nón có thịt, giống như quả,như trong cây bách xù. Những loại khác là phần mở rộng giống như quả của hạt, được gọi là màng hạt, như trong thủy tùng. Những mô này, mặc dù thường bị nhầm lẫn với "quả mọng". không phải là trái cây thực sự. Như chúng ta sẽ thấy trong phần tiếp theo, quả thật là buồng trứng chín của cây, không có ở thực vật hạt trần. Tuy nhiên, các mô thịt bao quanh nhiều loài cây lá kim có mục đích tương tự như mô thịt của các loài thực vật có hoa, đóng vai trò dụ dỗ các động vật phát tán hạt. Động vật ăn những mô thịt này và phát tán hạt trong phân của chúng, thường gửi hạt cách xa cây mẹ một khoảng đáng kể. Trục trung tâm





29.2 Các nhóm thực vật hạt trần chính là gì? 595 Thể bào tử là một cái cây khổng lồ. Cùng một loại cây có cả microstrobili sản xuất phấn hoa và megastrobili sản xuất trứng. 0bÂ£\0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 29.1 ^ Vòng đời của một loài cây lá kim 0e.com/at29.1 Phân chia theo quy mô Megasporocyte Meiosis Megasporangium Microsporangium Megaspore chức năng Meiosis microstrobilus Phần thông qua quy mô Microspores Vỏ hạt Giao tử cái (cung cấp 7 chất dinh dưỡng để phát triển phôi) Phôi Hạt giống có cánh DIPLOID (2 n) Thế hệ bào tử HAPLOID (n) Thế hệ giao tử Megastrobilus trưởng thành 29.8 Vòng đời của cây thông Ở các loài cây lá kim và các loài thực vật hạt trần khác, các giao tử rất nhỏ và phụ thuộc về mặt dinh dưỡng vào thế hệ bào tử. Thể giao tử đực (ống phấn) Thụ tinh Hạt phấn Thể giao tử có kích thước rất nhỏ so với thể bào tử. Đi tới Hoạt động 29.2 Vòng đời của Cây lá kim 0e.com/ac29. 2


Immature megastrobilus
Ovu
Microstrobili
Sporophyte
(10–100 m)
Scal
micr

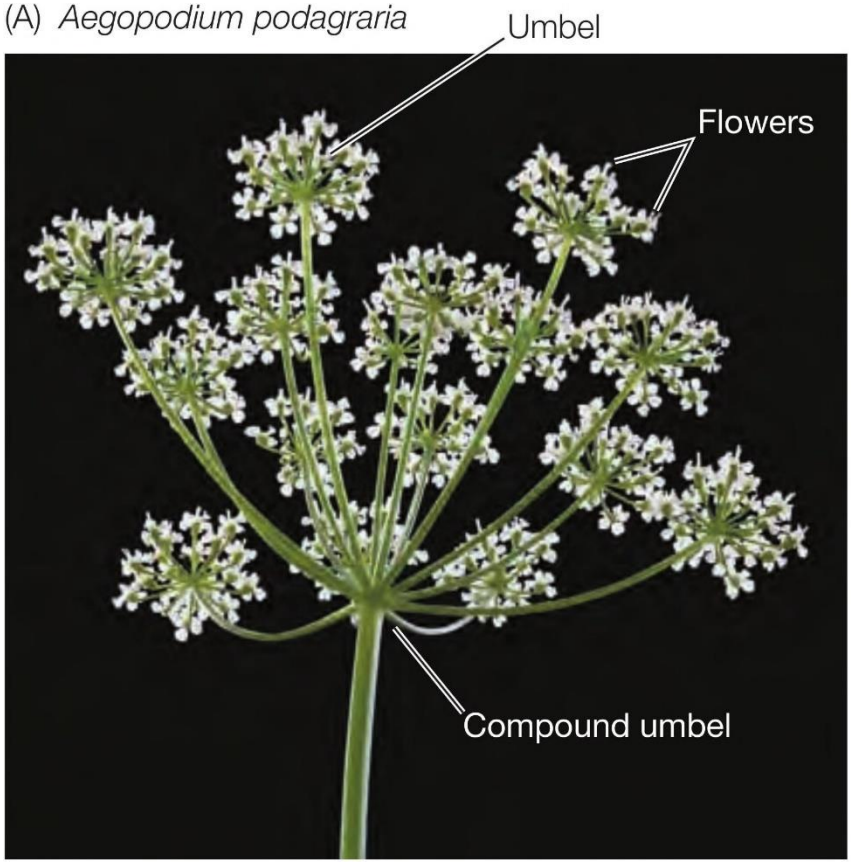

Meiosis
nctional
egaspore
Pollen
chamber
Micropyle
Pollen
grain
Female
gametophyte

596 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của thực vật có hạt 29.9 Từ sự tàn phá, cuộc sống mới Một hàng cây thông ở Công viên Quốc gia Yellowstone. Những cây trưởng thành đã bị thiêu rụi trong một trận cháy rừng vào năm 1988. Tuy nhiên, trận hỏa hoạn đã giải phóng một lượng lớn hạt từ nón, và hiện nay nhiều cây thông cây thông non đang mọc lên ở khu vực bị cháy. TÓM TẮT 29.2 Thực vật hạt trần sống có thể được chia thành bốn nhóm chính: mè, bạch quả, gnetophytes và cây lá kim. Tất cả những cây này đều có thân gỗ và có hạt không được buồng trứng bảo vệ. Giải thích sự khác biệt về cấu trúc và chức năng giữa megastrobilus và microstrobilus. Xem trang. 594 và Hình 29.7 và 29.8 â€¢ Vai trò của phần vỏ trong hạt thực vật hạt trần là gì? Xem trang. 594 và Hình 29.8 â€¢ Giải thích sự cần thiết của lửa đối với sự tồn tại của một số loài thực vật. Xem trang. 594 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? Đặc điểm rõ ràng nhất xác định thực vật hạt kín là hoa, đó là cấu trúc giới tính của chúng. Việc tạo quả cũng là một đặc điểm đồng hình (đặc điểm chung có nguồn gốc) của thực vật hạt kín. Sau khi thụ tinh, bầu nhụy của hoa (cùng với hạt chứa trong đó) phát triển thành quả có chức năng bảo vệ hạt và có thể thúc đẩy sự phát tán của hạt. Như chúng ta sẽ thấy, cả hoa và quả đều mang lại cho thực vật hạt kín những lợi thế sinh sản quan trọng. Thực vật hạt kín có nhiều đặc điểm chung có nguồn gốc. Tên thực vật hạt kín ("hạt kín") được lấy từ một đặc điểm đồng nghĩa đặc biệt khác của những cây này có liên quan đến sự hình thành quả: noãn và hạt được bao bọc trong một chiếc lá đã biến đổi gọi là lá noãn. Bên cạnh việc bảo vệ noãn và hạt, lá noãn thường tương tác với phấn hoa đến để ngăn cản sự tự thụ phấn, do đó tạo điều kiện cho sự thụ phấn chéo và tăng tính đa dạng di truyền. Giao tử cái của thực vật hạt kín thậm chí còn giảm nhiều hơn giao tử cái của thực vật hạt kín, thường chỉ bao gồm bảy tế bào (xem Hình 29.16). Do đó, thực vật hạt kín đại diện cho xu hướng cực đoan hiện nay mà chúng ta đã theo dõi trong suốt quá trình tiến hóa của thực vật có mạch: thế hệ bào tử trở nên lớn hơn và độc lập hơn với thể giao tử, trong khi thế hệ thể giao tử trở nên nhỏ hơn và phụ thuộc nhiều hơn vào thể bào tử. Xylem của hầu hết các thực vật hạt kín được phân biệt bằng sự hiện diện của các tế bào vận chuyển nước chuyên biệt gọi là các phần tử mạch. Những tế bào này có đường kính lớn hơn khí quản và kết nối với nhau mà không bị cản trở, cho phép nước di chuyển dễ dàng. Loại tế bào đặc biệt thứ hai trong xylem thực vật hạt kín là chất xơ, đóng vai trò quan trọng trong việc hỗ trợ cơ thể thực vật. Phloem của thực vật hạt kín sở hữu loại tế bào độc nhất của riêng nó, được gọi là tế bào đồng hành. Giống như thực vật hạt trần, thực vật hạt kín thân gỗ biểu hiện sự tăng trưởng thứ cấp, tăng đường kính bằng cách tạo ra xylem thứ cấp và phloem thứ cấp. Sau đó, một danh sách đầy đủ hơn về các đặc điểm đồng nghĩa của thực vật hạt kín bao gồm:â€¢ Hoa â€¢ Quả â€¢ Thể giao tử cái có tính khử cao â€¢ Noãn và hạt được bọc trong lá noãn â€¢ Sự nảy mầm của phấn hoa trên nhụy â€¢ Thụ tinh kép â€¢ Nội nhũ (mô dinh dưỡng cho phôi) ™ Phloem với các tế bào đồng hành Phần lớn các đặc điểm này ảnh hưởng trực tiếp đến quá trình sinh sản của thực vật hạt kín, đây là yếu tố quan trọng tạo nên sự thành công của nhóm thực vật chiếm ưu thế này. Cấu trúc giới tính của thực vật hạt kín là hoa. Hoa có nhiều hình dạng đáng kinh ngạc - chỉ cần nghĩ đến một vài loài hoa mà bạn nhận ra. Hoa có thể đơn độc hoặc tập hợp thành cụm hoa. Các họ thực vật có hoa khác nhau có các kiểu phát hoa đặc trưng, chẳng hạn như chùm hoa kép của họ cà rốt (Hình 29.1 OA), đầu của họ cúc (Hình 29.1 OB), và gai của nhiều loại cỏ (Hình 29.1 OC). Nếu quan sát bất kỳ loài hoa quen thuộc nào, bạn sẽ nhận thấy phần bên ngoài trông hơi giống những chiếc lá. Trên thực tế, tất cả các bộ phận của bông hoa đều là những chiếc lá đã được biến đổi. Sơ đồ trong Hình 29. 4B thể hiện một bông hoa tổng quát, không có bản sao chính xác trong tự nhiên. Các cấu trúc mang microsporangia được gọi là nhị hoa. Mỗi nhị hoa bao gồm một sợi mang một bao phấn chứa vi bào tử sản xuất phấn hoa. Các cấu trúc mang megasporangia được gọi là lá noãn. Một cấu trúc



29.3 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? 597 29.10 Cụm hoa (A) Cụm hoa của Bishop's gutweed, một thành viên của họ cà rốt, là một loại hoa kép. Mỗi chiếc rốn mang hoa trên các cuống mọc lên từ một tâm chung. (B) Zinnias là thành viên của họ Cúc; hoa của chúng là một cái

đầu. Bên trong phần đầu, mỗi cấu trúc dài giống như cánh hoa là một bông hoa tia; phần trung tâm của đầu gồm hàng chục đến hàng trăm hoa đĩa. (C) Một số loại cỏ, chẳng hạn như cỏ lang băm, có các cụm hoa gọi là gai, bao gồm nhiều nhóm hoa nhỏ hơn hoặc bông con. các phòng riêng biệt). Sự phân tách hoàn toàn các hoa không hoàn hảo xảy ra ở một số loài thực vật hạt kín khác, chẳng hạn như cây liễu và cây chà là; ở những loài này, một cây riêng lẻ tạo ra hoa có nhị hoa hoặc hoa có lá noãn, nhưng không bao giờ tạo ra cả hai. Những loài như vậy được cho là có nhiều chất độc (" hai nhà"). Cấu trúc của hoa đã phát triển theo thời gian bao gồm một hoặc hai lá noãn hợp nhất trở lên gọi là nhụy hoa. Phần gốc sưng lên của nhụy hoa, chứa một hoặc nhiều noãn (mỗi noãn chứa một megasporangium được bao quanh bởi hai lớp vỏ bảo vệ), được gọi là bầu nhụy. Phần cuống của nhụy hoa là kiểu dáng, bề mặt tiếp nhận hạt phấn là đầu nhụy. Ngoài ra, nhiều hoa còn chứa lá vô trùng chuyên dụng (không mang bào tử). Những cái bên trong được gọi là cánh hoa (gọi chung là tràng hoa) và những cái bên ngoài được gọi là đài hoa. Tràng hoa và đài hoa (gọi chung là bao hoa) có thể khá sặc sỡ và thường đóng vai trò thu hút động vật thụ phấn đến hoa. Đài hoa thường bảo vệ hoa chưa trưởng thành trong nụ. Từ gốc đến đỉnh, các cơ quan hoa này - đài hoa, cánh hoa, nhị hoa và lá noãn - thường được sắp xếp theo hình tròn hoặc vòng xoắn và gắn vào cuống trung tâm. Bông hoa tổng quát trong Hình 29.4B có cả túi bào tử chức năng và túi bào tử chức năng; những bông hoa như vậy được gọi là hoàn hảo (hoặc lưỡng tính). Nhiều thực vật hạt kín tạo ra hai loại hoa, một loại chỉ có megasporangia và loại kia chỉ có microsporangia. Do đó, nhị hoa hoặc lá noãn không có chức năng hoặc không có ở một bông hoa nhất định, và bông hoa đó được coi là không hoàn hảo (xem Hình 38.1). Các loài như ngô hoặc bạch dương, trong đó cả hoa megasporangiate (cái) và microsporangiate (đực) đều xuất hiện trên cùng một cây, được cho là cùng gốc ("một nhà" - nhưng, phải nói thêm, một nhà) với Hoa của các nhánh thực vật hạt kín phân kỳ sớm nhất có số lượng lớn và thay đổi các lá đài (lá đài và cánh hoa không phân biệt), lá noãn và nhị hoa (Hình 29.1 1 A). điều kiện: giảm số lượng từng loại cơ quan hoa đến một số lượng cố định, phân biệt cánh hoa với lá đài,và những thay đổi về tính đối xứng từ hướng tâm (như ở hoa huệ hoặc hoa mộc lan) sang hai bên (như ở loài lan được trình bày ở phần mở đầu của chương này), thường đi kèm với sự hợp nhất rộng rãi của các bộ phận (Hình 29.1 1 B). (A) Nymphaea sp. (B) Viola ba màu 29.11 Hình dạng và sự tiến hóa của hoa (A) Hoa súng thể hiện các đặc điểm chính của hoa sớm: nó đối xứng hoàn toàn và các lá đài, nhị hoa và lá noãn riêng lẻ tách biệt, nhiều và gắn liền với nhau ở gốc. (B) Những bông hoa tím như "Johnny nhảy lên" có cấu trúc đối xứng hai bên phát triển muộn hơn nhiều so với đối xứng hoa xuyên tâm.





598 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của cây có hạt (A) Sự tiến hóa của lá noãn I Theo một lý thuyết, lá noãn bắt đầu như một lá noãn mang lá biến đổi. Noãn Lá biến đổi và cấu trúc ike > Trong quá trình tiến hóa, mép lá cong vào trong và cuối cùng hợp nhất lại. Vào cuối trình tự, ba lá noãn hợp nhất lại tạo thành bầu nhụy ba ngăn. f phần Â © (B) Sự tiến hóa của nhị hoa jj Phần giống như chiếc lá của cấu trúc được giảm dần . . . > ...cho đến khi chỉ còn lại microsporangia. Austrobaileya sp. "SÂ» 29.12 Lá noãn và nhị hoa tiến hóa từ các cấu trúc giống lá (A) Các giai đoạn có thể xảy ra trong quá trình tiến hóa của lá noãn từ cấu trúc giống lá hơn. (B) Nhị hoa của ba loài thực vật hiện đại cho thấy ba giai đoạn có thể xảy ra trong quá trình tiến hóa của cơ quan đó. (Điều này không ngụ ý rằng các loài này tiến hóa từ nhau; cấu trúc của chúng chỉ đơn giản minh họa cho các giai đoạn có thể xảy ra.) Theo một giả thuyết, những lá noãn đầu tiên tiến hóa là những chiếc lá có noãn ở rìa, xếp nếp nhưng chưa đóng kín hoàn toàn. Trong quá trình tiến hóa sớm của thực vật hạt kín, các lá noãn hợp nhất với nhau, tạo thành một bầu nhụy nhiều ngăn (Hình 29.1 2A). Ở một số loài hoa, các cơ quan hoa khác được gắn ở phía trên bầu nhụy chứ không phải ở phía dưới như trong Hình 29.4B. Nhị hoa của những bông hoa cổ xưa nhất có thể giống như chiếc lá (Hình 29.1 2B), ít giống với nhị hoa của hoa tổng quát được thấy trong Hình 29.4B. Tại sao nhiều loài hoa có nhụy dài và bao phấn có sợi dài? Chọn lọc tự nhiên đã ưu tiên chiều dài ở cả hai cơ quan hoa này, có lẽ vì chiều dài làm tăng khả năng thụ phấn thành công. Các sợi dài có thể giúp bao phấn tiếp xúc với cơ thể côn trùng hoặc chúng có thể đặt bao phấn ở vị trí tốt hơn để đón gió. Lập luận tương tự áp dụng cho kiểu dài. Một bông hoa hoàn hảo đại diện cho một sự thỏa hiệp nào đó. Một mặt, bằng cách thu hút chim hoặc côn trùng thụ phấn, cây đang thực hiện cả chức năng đực và cái của mình với một loại hoa duy nhất, trong khi những cây có hoa không hoàn hảo phải tạo ra sức hút đó hai lần - một lần cho mỗi loại hoa. Mặt khác, bông hoa hoàn hảo có thể tự thụ phấn, điều này thường bất lợi. Một vấn đề tiềm ẩn khác là chức năng của hoa cái và hoa đực có thể ảnh hưởng lẫn nhau - ví dụ, đầu nhụy có thể được đặt để gây khó khăn cho các loài thụ phấn tiếp cận bao phấn, do đó làm giảm việc xuất khẩu phấn hoa sang các loài hoa khác. Có thể có một cách xung quanh những vấn đề này? Một giải pháp được thấy ở loài hoa khỉ bụi (Mimulus aumntiacus), được thụ phấn nhờ chim ruồi. Hoa của nó có một nhụy ban đầu đóng vai trò như một tấm bình phong, che giấu bao phấn (Hình 29.1 3). Tuy nhiên, khi chim ruồi chạm vào đầu nhụy, một trong hai thùy của đầu nhụy sẽ bị rút lại, để những con chim ruồi tiếp theo đến lấy phấn hoa từ bao phấn đã

được sàng lọc trước đó.Vì vậy, con chim đầu tiên đến thăm bông hoa sẽ chuyển phấn hoa từ cây khác sang đầu nhụy. Những du khách sau này sẽ lấy phấn hoa từ những bao phấn hiện có thể tiếp cận được, hoàn thành chức năng nam tính của hoa. Hình 29.1 4 mô tả thí nghiệm tiết lộ chức năng của cơ chế này. Thực vật hạt kín đã cùng tiến hóa với động vật Trong khi hầu hết thực vật hạt trần được thụ phấn nhờ gió thì hầu hết thực vật hạt kín được thụ phấn nhờ động vật. Nhiều Kỳ thị khác nhau mở (tiếp cận với bao phấn bị chặn) Kiểu dáng Kỳ thị 29.13 Một cách bất thường để ngăn chặn sự tự sinh Cả nhị hoa dài và kiểu dáng dài đều tạo điều kiện cho sự thụ phấn chéo, nhưng nếu các cấu trúc đực và cái này quá gần nhau, khả năng xảy ra (bất lợi) khả năng tự thụ phấn tăng lên. Ở Mimulus aurantiacus, đầu nhụy ban đầu mở ra, ngăn cản việc tiếp cận bao phấn. Khi chim ruồi chạm vào phấn hoa trên đầu nhụy, một thùy của đầu nhụy sẽ co lại, tạo đường dẫn đến bao phấn và cho phép những con chim ruồi tiếp cận tiếp theo phát tán phấn hoa.

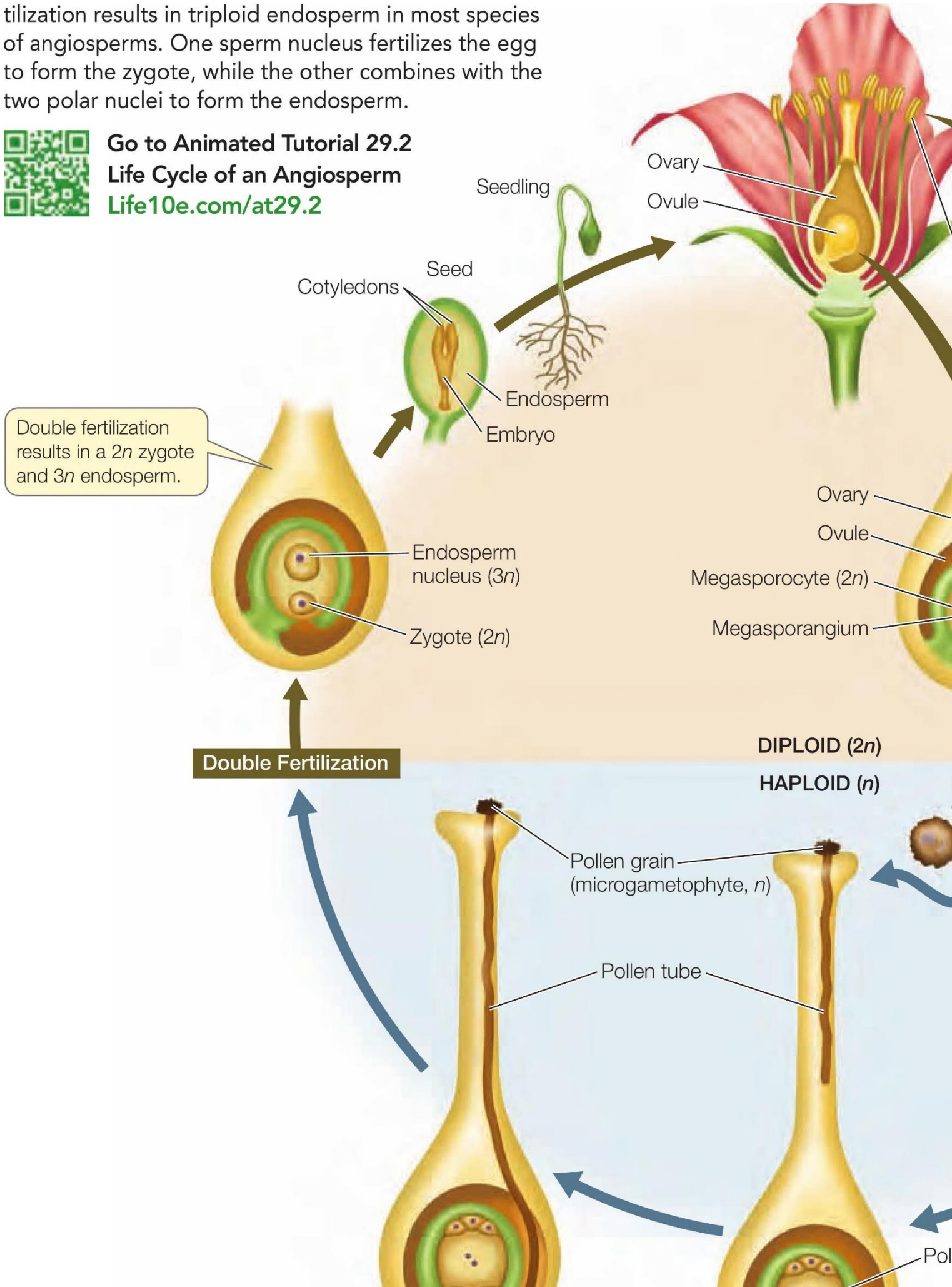
NVESTIGATINGLIFE 29.14 Tác dụng của việc rút nhụy ở hoa khỉ Thí nghiệm của Elizabeth Fetscher cho thấy phản ứng rút nhụy bất thường đối với sự thụ phấn ở hoa khỉ (minh họa trong Hình 29.13) giúp tăng cường phát tán phấn hoa sang các loài hoa khác.3 GIẢ THUYẾT Phản ứng rút nhụy ở hoa khỉ M. aurantiacus làm tăng khả năng phấn hoa của một bông hoa sẽ được xuất khẩu sang một bông hoa khác sau khi phấn hoa từ một bông hoa khác đã được lắng đọng trên đầu nhụy của nó. Phương pháp 1 . Thiết lập ba nhóm mảng hoa khỉ. Mỗi mảng bao gồm một hoa cho phấn hoa và nhiều hoa nhận phấn hoa (với các bao phấn được loại bỏ để ngăn chặn việc tặng phấn hoa). 2. Trong mảng đối chứng, đầu nhụy của người cho phấn hoa được phép hoạt động bình thường. 3. Trong một nhóm mảng thí nghiệm, đầu nhụy của người cho phấn hoa được mở vĩnh viễn (chặn khả năng tiếp cận bao phấn). 4. Trong nhóm thí nghiệm thứ hai, đầu nhụy của người cho phấn hoa được đóng kín một cách nhân tạo (cho phép tiếp cận bao phấn). 5. Cho chim ruồi thăm các mảng, sau đó đếm số hạt phấn chuyển từ mỗi bông hoa cho đến hoa nhận trong cùng một mảng. Kết quả 350 300 Lượng phấn hoa được xuất ra từ hoa đối chứng gần như gấp đôi so với hoa có nhụy mở. Việc bịt kín các đầu nhụy ở vị trí đóng bằng thực nghiệm dẫn đến sự phát tán phấn hoa nhiều hơn. Kiểm soát nhụy Nhụy chống đỡ mở kín đóng KẾT LUẬN Phản ứng rút nhụy tăng cường chức năng đực của hoa (phát tán phấn hoa) một khi chức năng cái (tiếp nhận phấn hoa) đã được thực hiện. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aFetscher, A. E. 2001 . Kỷ yếu của Hiệp hội Hoàng gia B 268: 525-529. mối quan hệ thụ phấn lẫn nhau giữa thực vật và động vật là rất quan trọng đối với cả hai bên. Chúng ta đã đề cập đến sự đồng tiến hóa giữa côn trùng và hoa lan ở phần mở đầu của chương này và chúng ta sẽ xem xét lại sự đồng tiến hóa của thực vật-thụ phấn một cách chi tiết hơn khi thảo luận về sự tương hỗ ở Chương 56, nhưng chúng ta sẽ xem xét một số khía cạnh quan trọng của thực vật - mối quan hệ thụ phấn ở đây. Nhiều loài hoa lôi kéo động vật đến thăm chúng bằng cách tặng phần thưởng thức ăn. Bản thân các hạt phấn hoa đôi khi được dùng làm thức ăn cho động vật. Ngoài ra, một số loài hoa còn tạo ra chất lỏng có đường gọi là mật hoa, và một số loài hoa này có cấu trúc chuyên biệt để lưu trữ và phân phối nó, như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này. Trong quá trình đi thăm hoa để lấy mật hoa hoặc phấn hoa, động vật thường mang phấn hoa từ hoa này sang hoa khác hoặc từ cây này sang cây khác. Vì vậy, trong quá trình tìm kiếm thức ăn, các loài động vật đóng góp Rubeckia Fulgida 29.15 Xem Giống như một con ong Đối với tầm nhìn bình thường của con người (ở trên), những cánh hoa của Susan mắt đen có màu vàng đặc. Chụp ảnh tia cực tím cho thấy các mô hình thu hút ong đến khu vực trung tâm, nơi có phấn hoa và mật hoa. đến sự đa dạng di truyền của quần thể thực vật. côn trùng,đặc biệt là ong, là một trong những loài thụ phấn quan trọng nhất; chim và một số loài dơi cũng là loài thụ phấn chính. Đi tới Media Clip 29.2 gSBSK Chuyển phấn hoa bằng Dơi 0 Lifel 0e.com/mc29.2 Trong hơn 150 triệu năm, thực vật hạt kín và các loài động vật thụ phấn của chúng đã cùng tiến hóa trong môi trường trên cạn. Động vật đã ảnh hưởng đến sự tiến hóa của thực vật và thực vật cũng ảnh hưởng đến sự tiến hóa của động vật. Cấu trúc hoa đã trở nên vô cùng đa dạng dưới những áp lực chọn lọc này. Một số sản phẩm của quá trình đồng tiến hóa có tính đặc hiệu cao; ví dụ, hoa của một số loài yucca chỉ được thụ phấn bởi một loài sâu bướm yucca và loài sâu bướm đó chỉ có thể thụ phấn cho một loài yucca (xem Hình 56.12). Những mối quan hệ cụ thể như vậy cung cấp cho thực vật một cơ chế đáng tin cậy để chỉ chuyển phấn hoa đến các thành viên cùng loài của chúng. Hầu hết các tương tác giữa thực vật và côn trùng thụ phấn ít cụ thể hơn nhiều; nghĩa là nhiều loài động vật khác nhau thụ phấn cho cùng một loài thực vật và cùng một loài động vật lại thụ phấn cho nhiều loài thực vật khác nhau. Tuy nhiên, ngay cả những tương tác

ít cụ thể hơn này cũng đã phát triển một số chuyên môn hóa (xem Bảng 56.1). Ví dụ, nhiều hoa thụ phấn nhờ chim có màu đỏ và không mùi, trong khi nhiều hoa thụ phấn nhờ côn trùng có mùi đặc trưng. Một số hoa được thụ phấn bằng ong có các dấu hiệu, được gọi là đường dẫn mật hoa, chỉ dễ thấy đối với động vật, chẳng hạn như ong, có thể nhìn thấy màu sắc trong vùng cực tím của quang phổ (Hình 29.1 5).

600 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của thực vật có hạt 29.16 Vòng đời của thực vật hạt kín Sự thụ tinh kép dẫn đến nội nhũ tam bội ở hầu hết các loài thực vật hạt kín. Một nhân tinh trùng thụ tinh với trứng để tạo thành hợp tử, trong khi nhân kia kết hợp với hai nhân cực để tạo thành nội nhũ. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 29.2 Vòng đời của thực vật hạt kín Lifel 0e.com/at29.2 Hoa của bào tử trưởng thành Microsporocyte Ba trong số bốn đại bào tử là kết quả của quá trình thoái hóa giảm phân. Megagametophyte (n) điển hình của thực vật hạt kín bao gồm bảy tế bào. Vòng đời của thực vật hạt kín tạo ra các hợp tử lưỡng bội được nuôi dưỡng bởi nội nhũ tam bội Giống như tất cả các cây có hạt, thực vật hạt kín là dị bào tử. Như chúng ta đã thấy, noãn của chúng được chứa trong lá noãn chứ không lộ ra trên bề mặt vảy như ở hầu hết các loài thực vật hạt trần. Các giao tử đực, giống như ở thực vật hạt trần, là các hạt phấn hoa. Sự thụ phấn ở thực vật hạt kín bao gồm sự xuất hiện của một thể giao tử nhỏ - một hạt phấn hoa - trên bề mặt tiếp nhận của hoa (nhụy). Giống như ở thực vật hạt trần, quá trình thụ phấn là quá trình đầu tiên trong một chuỗi các sự kiện dẫn đến sự hình thành hạt giống. Sự kiện tiếp theo là sự phát triển của ống phấn kéo dài đến thể giao tử lớn. Sự kiện thứ ba là quá trình thụ tinh, một cách chi tiết, chỉ có ở thực vật hạt kín (Hình 29.1 6). Ở thực vật hạt kín, hai giao tử đực, chứa trong một giao tử nhỏ, tham gia vào quá trình thụ tinh. Nhân của một tinh trùng kết hợp với nhân của trứng để tạo ra hợp tử lưỡng bội - tế bào đầu tiên của thế hệ bào tử. TRONG

tilization results in triploid endosperm in most species of angiosperms. One sperm nucleus fertilizes the egg to form the zygote, while the other combines with the two polar nuclei to form the endosperm.

Go to Animated Tutorial 29.2
Life Cycle of an Angiosperm
Life10e.com/at29.2



29.3 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? 601 29.17 Quả có nhiều dạng (A) Các hạt đơn lẻ bên trong quả đào đơn giản được động vật phát tán. (B) Mỗi hạt của hạt dẻ ngựa được bao phủ bởi một loại quả gỗ cứng giúp nó có thể sống sót sau hạn hán. Mặc dù những loại trái cây như vậy thường được gọi là "quả hạch" đây là một thuật ngữ ẩm thực hơn là một thuật ngữ sinh học. (C) Quả đơn giản của bồ công anh bị phân tán mạnh nhờ gió. (D) Một loại quả nhiều quả, mít (Artocarpus heterophyllus) của vùng nhiệt đới châu Á, là loại quả trồng trên cây lớn nhất trên thế giới. (E) Một loại trái cây tổng hợp (mâm xôi đen). (F) Một loại trái cây phụ (quả lê). Hầu hết các thực vật hạt kín, nhân tinh trùng còn lại kết hợp với hai nhân đơn bội khác của giao tử cái để tạo thành một tế bào có nhân tam bội (3 n). Tế bào đó lần lượt tạo ra một mô tam bội gọi là nội nhũ, giúp nuôi dưỡng bào tử phôi trong quá trình phát triển ban đầu của nó. Quá trình này, trong đó xảy ra hai lần thụ tinh, được gọi là thụ tinh kép. Ở một số thực vật hạt kín, các nhân đơn bội bổ sung được kết hợp để tạo thành mức độ bội bội cao hơn trong nội nhũ, hoặc tinh trùng thứ hai chỉ kết hợp với một nhân đơn bội, dẫn đến nội nhũ lưỡng bội. Hợp tử của thực vật hạt kín phát triển thành phôi, bao gồm một trục phôi sẽ trở thành thân và rễ và một hoặc hai lá mầm, hay "lá hạt". Các lá mầm có số phận khác nhau ở các cây khác nhau. Ở nhiều loài, chúng đóng vai trò là cơ quan hấp thụ và tiêu hóa nội nhũ. Ở những nơi khác, chúng phóng to và quang hợp khi hạt nảy mầm. Thường thì họ đóng cả hai vai trò. Noãn phát triển thành hạt chứa các sản phẩm của quá trình thụ tinh kép đặc trưng cho thực vật hạt kín: hợp tử lưỡng bội và nội nhũ tam bội (xem Hình 29.16). Quả giúp phát tán hạt thực vật hạt kín Như đã đề cập ở phần đầu của phần này, việc tạo ra quả bảo vệ hạt là một hiện tượng đồng hình quan trọng. Trái cây có thể bám vào hoặc bị động vật ăn. Trái cây không nhất thiết phải nhiều thịt; chúng có thể cứng và thân gỗ, hoặc nhỏ với cấu trúc biến đổi cho phép chúng phân tán nhờ gió hoặc nước (Hình 29.17). Quả có thể chỉ bao gồm bầu nhụy trưởng thành và hạt của nó, hoặc có thể bao gồm các bộ phận khác của hoa hoặc các cấu trúc liên quan đến nó. Quả đơn là quả phát triển từ một lá noãn đơn lẻ hoặc nhiều lá noãn hợp nhất, chẳng hạn như quả mận hoặc đào. Quả mâm xôi là một ví dụ về một loại quả tổng hợp - một loại quả phát triển từ nhiều lá noãn riêng biệt của một bông hoa. Dứa và sung là ví dụ về nhiều loại quả, được hình thành từ một cụm hoa (chùm hoa). Quả có nguồn gốc từ các bộ phận ngoài lá noãn và hạt được gọi là quả phụ; ví dụ như táo, lê và dâu tây. SGo to Media Clip 29.3 Lifel Sự hình thành hoa và quả 0e.com/mc29.3 Các phân tích gần đây đã tiết lộ mối quan hệ phát sinh loài của thực vật hạt kín Hình 29.18 cho thấy mối quan hệ giữa các nhánh thực vật hạt kín chính. Hai nhánh lớn nhất – nhánh một lá mầm và nhánh thực vật hai lá mầm – bao gồm phần lớn các loài thực vật hạt kín. Cây một lá mầm được gọi như vậy vì chúng có một

(A)



(B)



(D)

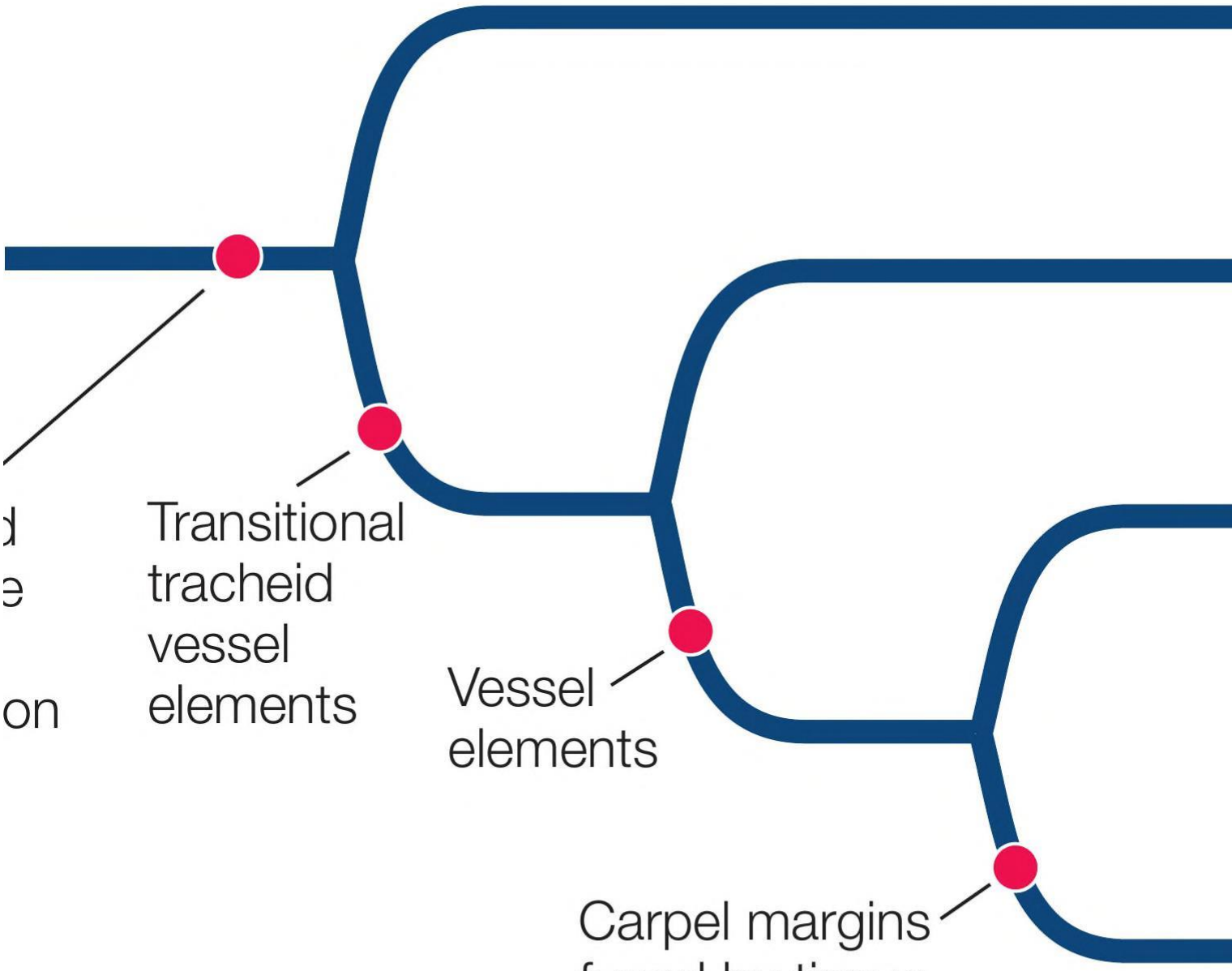


(E)



602 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của thực vật có hạt 29.18 Mối quan hệ tiến hóa giữa các thực vật hạt kín Các phân tích gần đây về nhiều gen của thực vật hạt kín đã làm rõ mối quan hệ giữa các nhóm chính. Tổ tiên chung của thực vật hạt kín Cá chép; nội nhũ; ' hạt trong quả; giảm thể giao tử; thụ tinh kép; những bông hoa; phloem với tế bào đồng hành lá mầm phôi; các eudicots có hai. Một số thực vật hạt kín quen thuộc thuộc các nhánh khác, trong số đó có hoa súng, hoa hồi và họ hàng của nó, và họ mộc lan (Hình 29.19). Các loài magnoliids có thể là nhóm chị em với thực vật hai lá mầm và thực vật hai lá mầm. Mặc dù số lượng ít hơn hai nhánh sau, nhưng họ mộc lan bao gồm nhiều loài thực vật quen thuộc và hữu ích, chẳng hạn như bơ, quế, tiêu đen và mộc lan. Rễ của cây tiến hóa của thực vật có hoa từng là vấn đề gây tranh cãi lớn. Một thách thức cơ bản là xác định nhóm có quan hệ chị em với các thực vật hạt kín còn lại và các thành viên của nhánh magnoliid là những ứng cử viên hàng đầu cho vị trí này. Vào cuối thế kỷ XX. Tuy nhiên, các thành phần mạch khí quản chuyển tiếp Các lề lá chép được hợp nhất bằng kết nối mô Perianth oh hai vòng Phấn hoa với ^ ba rãnh tuy nhiên, sự hội tụ đầy ấn tượng của bằng chứng phân tử và hình thái học đã dẫn đến kết luận rằng nhóm chị em với các thực vật có hoa còn lại là loài duy nhất thuộc chi Amborella (xem Hình 29.19A). Loài cây bụi thân gỗ có hoa màu kem này chỉ sống ở New Caledonia, một hòn đảo ở Nam Thái Bình Dương. 5 đến 8 lá noãn của nó sắp xếp theo hình xoắn ốc. (A) Amborella trichopoda (B) Victoria amazonica (C) lllicium floridanum (D) Magnolia sp. (E) Aristolochia littoralis 29.19 Thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm không phải là thực vật hạt kín duy nhất còn sống sót (A) Amborella, một loại cây bụi, là chị em với các thực vật hạt kín còn tồn tại. Hãy chú ý đến nhị hoa vô trùng trên bông hoa cái này, chúng có thể dùng để thu hút

côn trùng đang tìm kiếm phấn hoa. (B) Nhánh hoa súng là nhánh tiếp theo tách ra sau Amborella. (C) Cây hồi và các họ hàng của nó thuộc về một nhánh thực vật hạt kín phân kỳ sớm khác. (D, E) Nhánh lớn nhất ngoài thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm là phức hợp magnoliid, bao gồm mộc lan và nhóm được gọi là "Dutchman’s pipe."



ne familiar an-
he water lilies,
(**Figure 29.19**).
monocots and
er two clades,









29.3 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? 603 (A) (B) Saccharum sp. (D) Phoenix dactylifera 29.20 Monocots (A) Monocots bao gồm nhiều loài hoa phổ biến trong vườn như lục bình (Muscari armeniacum ; xanh lam), hoa tulip (Tulipa sp.; đỏ) và thủy tiên vàng (Narcissus sp.; màu vàng). (B) Các loại cỏ một lá mầm như cây mía này nuôi sống thế giới; lúa mì, gạo và ngô (ngô) cũng là cỏ. (C) Các loại cỏ biển như cỏ của sao Hải Vương này tạo thành "đồng cỏ" ở vùng nước nông, có ánh nắng của các đại dương trên thế giới. (D) Cây cọ là một trong số ít cây một lá mầm. Những cây chà là như thế này là nguồn thực phẩm chính ở một số khu vực trên thế giới. (C) Posidonia Oceanica và nó có 30 đến 100 nhị hoa. Xylem của Amborella thiếu các thành phần mạch, chúng tiến hóa sau sự phân chia sâu nhất này trong cây tiến hóa thực vật hạt kín. Đại diện của hai nhánh thực vật hạt kín lớn nhất có mặt ở khắp mọi nơi. Cây một lá mầm (Hình 29.20) bao gồm cỏ. đuôi mèo, hoa huệ, hoa lan và lòng bàn tay. Các thực vật hai lá mầm (Hình 29.21) bao gồm phần lớn các thực vật có hạt quen thuộc, bao gồm hầu hết các loại thảo mộc (tức là thực vật không phải gỗ), dây leo, cây gỗ và cây bụi. Trong số các cây hai lá mầm có nhiều loài thực vật đa dạng như cây sồi, cây liễu, cây đậu, cây mõm chó, hoa hồng và hoa hướng dương. (A) Delonix regia (C) Echinocereus reichenbachii 29.21 Eudicots (A) Cây phượng, hay "cây lửa,”" có nguồn gốc từ Madagascar. Con người đã đưa loài cây có hoa cảnh này đi khắp các vùng nhiệt đới trên thế giới. (B) Dây leo hoa lạc tiên được tìm thấy khắp vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới. Hoa của chúng được phân biệt bằng các vành hoa phức tạp (các sợi màu tím trên bông hoa này). (C) Xương rồng bao gồm một nhóm lớn các loài thực vật hai lá mầm, với khoảng

1.500 loài ở Châu Mỹ. Nhiều loài, chẳng hạn như cây xương rồng ren đen này, ra hoa lớn trong một khoảng thời gian ngắn mỗi năm. (D) Rafflesia arnoldii, được tìm thấy trong các khu rừng nhiệt đới ở Indonesia, là loài hoa lớn nhất thế giới. Loài hoa này sống ký sinh trên cây nho nhiệt đới và bị mất cấu trúc lá, thân và thậm chí cả rễ. Nó có mùi như thịt thối, thu hút côn trùng thụ phấn.

(B) *Passiflora caerulea*





Filaments of

604 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của cây có hạt TÓM LƯỢC Các đặc điểm đồng hình của thực vật hạt kín bao gồm hoa, quả, lá noãn, thụ tinh kép và nội nhũ. Hầu hết các thực vật hạt kín cũng có các tế bào đặc biệt trong xylem và phloem. Các nhánh thực vật hạt kín lớn nhất là thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm. - Giải thích sự khác biệt giữa thụ phấn và thụ tinh. Xem trang 598-601. Vai trò tương ứng của hai tinh trùng trong quá trình thụ tinh kép ở thực vật hạt kín là gì? Xem trang 600-601 và Hình 29.16. Chức năng khác nhau của hoa, quả và hạt là gì? Sự đa dạng đáng chú ý của thực vật hạt giống đã được định hình bởi cả thành phần sinh học và phi sinh học của môi trường mà chúng thích nghi. Ngược lại, thực vật trên cạn - đặc biệt là thực vật có hạt - định hình môi trường của chúng. Thực vật mang lại lợi ích cho xã hội loài người như thế nào? BẢNG 29.1 Một số cây thuốc và sản phẩm của chúng Sản phẩm Nguồn thực vật Ứng dụng y tế Atropine Belladonna Làm giãn đồng tử để kiểm tra mắt Bromelain Thân cây dứa Kiểm soát viêm mô Digitalin Foxglove Tăng cường co cơ tim Ephedrine Ephedra Dễ nghẹt mũi Tinh dầu bạc hà Nhật Bản Giảm ho Morphine Thuốc phiện Cây anh túc Giảm đau Quinine Cinchona vỏ cây Điều trị bệnh sốt rét Taxol Cây thủy tùng Thái Bình Dương Điều trị ung thư buồng trứng và ung thư vú Cây Curare Tubocurarine Thuốc giãn cơ (dùng trong phẫu thuật) Vincristine Periwinkle Điều trị bệnh bạch cầu và ung thư hạch Thực vật đóng góp sâu sắc cho các dịch vụ hệ sinh thái - quá trình mà môi trường duy trì các nguồn tài nguyên có lợi cho xã hội loài người. Thực vật tạo ra oxy và loại bỏ carbon dioxide khỏi khí quyển, đồng thời chúng đóng vai trò quan trọng trong việc hình thành đất và phục hồi độ phì nhiêu của đất. Rễ cây giúp giữ đất tại chỗ, chống xói mòn do gió và nước (Hình 29.22). Chúng cũng điều hòa khí hậu địa phương theo nhiều cách khác nhau, chẳng hạn như tăng độ ẩm, tạo bóng mát và chặn gió. Cây giống đã là nguồn làm thuốc từ xa xưa. Một trong những nghề lâu đời nhất của con người là nghề thầy thuốc (pháp sư) hay "phụ nữ thông thái". — một người chữa bệnh cho người khác bằng thuốc, hầu hết đều có nguồn gốc từ thực vật. Người ta kể rằng vào năm 2700 TCN, một vị hoàng đế huyền thoại của Trung Quốc đã hiểu được công dụng của khoảng 365 cây thuốc. Mặc dù chúng tôi cũng sử dụng các loại thuốc có nguồn gốc từ nấm, địa y và vi khuẩn xạ khuẩn, nhưng cây có hạt là nguồn cung cấp nhiều loại thuốc của chúng tôi; một vài ví dụ được trình bày trong Bảng 29.1. Ngay cả trong dược phẩm tổng hợp, cấu trúc hóa học của hoạt chất thường dựa trên cơ sở hóa sinh của các chất phân lập từ thực vật. Thuốc dựa trên thực vật được phát hiện như thế nào? Ngày nay, nhiều loại được tìm thấy bằng cách thử nghiệm có hệ thống với số lượng lớn thực vật từ khắp nơi trên thế giới, một quá trình bắt đầu từ những năm 1960. Một 29,22 Thực vật ngăn ngừa xói mòn Khi thảm thực vật rừng bị chặt phá trên các sườn đồi này ở Malaysia, các vụ lở đất và xói mòn đất trên diện rộng nhanh chóng diễn ra sau đó. Các khu vực rừng lân cận không bị trượt lở đất.Ví dụ về loại thuốc được phát hiện theo cách này là taxol, một loại thuốc chống ung thư quan trọng. Trong số vô số mẫu thực vật đã được thử nghiệm vào năm 1962, chiết xuất từ vỏ cây thủy tùng Thái Bình Dương (Taxus brevifolia) cho thấy hoạt động chống khối u trong các thử nghiệm chống lại khối u của loài gặm nhấm. Thành phần hoạt chất, taxol, được phân lập vào năm 1971 và được thử nghiệm chống lại bệnh ung thư ở người vào năm 1977. Sau 16 năm nữa, Cục Quản lý Thực phẩm và Dược phẩm Hoa Kỳ đã chấp thuận sử dụng nó cho con người và taxol hiện được sử dụng rộng rãi trong điều trị ung thư vú và ung thư buồng trứng cũng như ung thư buồng trứng. một số loại ung thư khác. Việc sàng lọc rộng rãi các mẫu thực vật cuối cùng đã không còn được chú trọng nữa mà chuyển sang sử dụng phương pháp thuần túy hóa học. Bằng cách sử dụng tự động hóa và thu nhỏ, các phòng thí nghiệm dược phẩm tạo ra số lượng lớn các hợp chất, sau đó được sàng lọc giống như nguyên liệu thực vật đã được sàng lọc trong quá trình tìm kiếm taxol. Hôm nay,



29.4 Thực vật mang lại lợi ích gì cho xã hội loài người? Tuy nhiên, 605, việc sàng lọc nguyên liệu thực vật đang nhận được sự quan tâm mới. Cả hai phương pháp sàng lọc đều dựa trên thử nghiệm và sai sót. Nguồn

thuốc có nguồn gốc thực vật hàng đầu khác là công việc của các nhà thực vật học dân tộc học, những người nghiên cứu cách mọi người sử dụng và quan sát thực vật trong môi trường địa phương của họ. Công việc này được tiến hành trên toàn cầu ngày nay. Một ví dụ cũ hơn về phương pháp này là việc phát hiện ra quinine như một phương pháp điều trị bệnh sốt rét. Vào thế kỷ XVI, các linh mục người Tây Ban Nha ở Peru biết rằng người dân bản địa đã sử dụng vỏ cây Cinchona địa phương để điều trị sốt. Các linh mục đã sử dụng thành công vỏ cây để điều trị bệnh sốt rét. Lời đồn về loại thuốc này đã lan truyền đến châu Âu, nơi nó được cho là đã được sử dụng ở Rome vào năm 1631. Thành phần hoạt chất của vỏ cây Cinchona - quinine - được xác định vào năm 1820, và quinine vẫn là phương thuốc chữa bệnh sốt rét tiêu chuẩn cho đến tận ngày nay. thế kỷ XX. Cây giống là nguồn thực phẩm chính của chúng ta. Cây là nhà sản xuất chính; nghĩa là, chúng bẫy năng lượng và carbon bằng quá trình quang hợp, tạo ra những nguồn tài nguyên đó không chỉ cho nhu cầu của chúng mà còn cho động vật ăn cỏ và động vật ăn tạp tiêu thụ chúng, cho động vật ăn thịt và động vật ăn tạp ăn động vật ăn cỏ, cũng như cho sinh vật nhân sơ và động vật ăn tạp. nấm hoàn thiện lưới thức ăn. Những bước đầu tiên trong nền văn minh nhân loại liên quan đến việc trồng cây hạt kín để cung cấp nguồn cung cấp thực phẩm đáng tin cậy. Ngày nay, mười hai loài cây có hạt đứng giữa loài người và nạn đói: lúa, dừa, lúa mì, ngô (ngô), khoai tây, khoai lang, sắn (còn gọi là khoai mì hoặc sắn), mía, củ cải đường, đậu nành, đậu thường (Phaseolus Vulgaris), và chuối. Hàng trăm loại cây có hạt khác được trồng để lấy lương thực. 29.23 Gạo nuôi sống phần lớn dân số thế giới Những cánh đồng lúa này, hay còn gọi là "cánh đồng" đang ở trên đảo Luzon ở Philippines. Lúa đã được trồng theo cách này trong hàng ngàn năm. nhưng không có thứ hạng nào quan trọng bằng mười hai điều này. Thật vậy, hơn một nửa dân số thế giới lấy phần lớn năng lượng thực phẩm từ hạt của một loại cây duy nhất, Oryza sativa, hay còn gọi là lúa. Lúa gạo đặc biệt quan trọng ở Đông Á, nơi nó đã được trồng hơn 8.000 năm (Hình 29.23). Người ta còn sử dụng rơm rạ theo nhiều cách như lợp mái nhà, làm thức ăn và làm chỗ ngủ cho gia súc, quần áo. Ngay cả vỏ trấu cũng có nhiều công dụng, từ phân bón đến nhiên liệu. - Â © - Lời giải thích của Darwin về ba bông hoa riêng biệt mọc trên một cây lan là gì? TRẢ LỜI Sau khi lấy mẫu cây được đề cập và mổ xẻ những bông hoa, Darwin đã có thể chứng minh rằng loài lan này là một loài duy nhất (Catasetum macrocarpum) mang ba loại hoa riêng biệt: megasporangiate (cái), microsporangiate (đực) và hoàn hảo. (lưỡng tính). Ba loại hoa này có sự khác biệt đáng chú ý về hình thái,đủ lớn để khiến các nhà thực vật học nhầm lẫn khi mô tả các loại hoa khác nhau là loài thuộc các chi khác nhau. Hầu hết các cá thể thực vật đều là cây đực (mẫu được xác định là Catasetum) hoặc cây cái (mẫu được xác định là Monachanthus), nhưng một số cá thể mang hoa đực hoặc hoa cái chủ yếu cũng tạo ra hoa hoàn hảo (mẫu vật được xác định là My a nth us). Trường hợp của C. macrocarpum chứng minh rằng một số loài thực vật làm mờ đi ranh giới giữa các loại mà chúng ta đã thảo luận trong chương này. Hầu hết hoa trên cá thể C. macrocarpum đều là hoa đực hoặc hoa cái, nhưng một số cây cũng có thể ra một số hoa hoàn hảo. Tại sao hoa đực và hoa cái của C. macrocarpum trông khác nhau đến vậy? Một phần nguyên nhân là do vai trò khác nhau của chúng trong quá trình thụ phấn. Hãy nhớ lại quan sát của Darwin về một bông hoa Catasetum bắn một gói phấn hoa vào một con côn trùng đậu trên bông hoa của nó. Các hạt phấn hoa (gói phấn hoa) và các cấu trúc liên quan ở hoa đực của Catasetum cuộn lại như lò xo và bị giải phóng đột ngột khi bị côn trùng quấy rầy. Sự giải phóng này đẩy mạnh phấn hoa vào vị trí chính xác trên lưng côn trùng. Loài côn trùng thụ phấn của C. macrocarpum là một loài ong cụ thể, những con đực bị thu hút bởi mùi của hoa. Những bông hoa không tạo ra mật hoa, nhưng con ong đực thu thập chất hóa học tạo ra mùi hương. Con ong sau đó chuyển sang bông hoa khác. Khi con ong đến thăm một bông hoa cái trên một cá thể C. macrocarpum khác (lại bị thu hút bởi cùng một mùi hương), không có "mùa xuân đầy tải" như vậy; đang chờ đợi. Thay vào đó, hình thái của hoa cái giúp tăng cường việc loại bỏ phấn hoa khỏi cơ thể côn trùng. Bằng cách này, hình thái hoa làm cho khả năng thụ tinh chéo cao hơn và làm giảm cơ hội tự thụ phấn. Hoa lan rất quan trọng trong việc hình thành các ý tưởng của Darwin về cơ chế tiến hóa, vì chúng cho thấy rằng ngay cả các khía cạnh về màu sắc và hình dạng của hoa cũng tiến hóa để đáp ứng với chọn lọc tự nhiên. Kết luận này đi ngược lại với suy nghĩ thời đó. Ví dụ, Thomas Huxley, một trong những người ủng hộ Darwin sớm nhất và mạnh mẽ nhất, nghi ngờ rằng vẻ đẹp của màu sắc ở thực vật và động vật có thể được giải thích dựa trên tầm quan trọng của chúng trong hoạt động chức năng. Darwin đã chỉ ra rằng vẻ đẹp của hoa thực sự có liên quan đến khả năng sinh sản thành công của chúng và là yếu tố then chốt giải thích sự đa dạng to lớn của thực vật.nhưng một số cây cũng có thể ra hoa hoàn hảo. Tại sao hoa đực và hoa cái của C. macrocarpum trông khác nhau đến vậy? Một phần nguyên nhân

là do vai trò khác nhau của chúng trong quá trình thụ phấn. Hãy nhớ lại quan sát của Darwin về một bông hoa Catasetum bắn một gói phấn hoa vào một con côn trùng đậu trên bông hoa của nó. Các hạt phấn hoa (gói phấn hoa) và các cấu trúc liên quan ở hoa đực của Catasetum cuộn lại như lò xo và bị giải phóng đột ngột khi bị côn trùng quấy rầy. Sự giải phóng này đẩy mạnh phấn hoa vào vị trí chính xác trên lưng côn trùng. Loài côn trùng thụ phấn của C. macrocarpum là một loài ong cụ thể, những con đực bị thu hút bởi mùi của hoa. Những bông hoa không tạo ra mật hoa, nhưng con ong đực thu thập chất hóa học tạo ra mùi hương. Con ong sau đó chuyển sang bông hoa khác. Khi con ong đến thăm một bông hoa cái trên một cá thể C. macrocarpum khác (lại bị thu hút bởi cùng một mùi hương), không có "mùa xuân đầy tải" như vậy; đang chờ đợi. Thay vào đó, hình thái của hoa cái giúp tăng cường việc loại bỏ phấn hoa khỏi cơ thể côn trùng. Bằng cách này, hình thái hoa làm cho khả năng thụ tinh chéo cao hơn và làm giảm cơ hội tự thụ phấn. Hoa lan rất quan trọng trong việc hình thành các ý tưởng của Darwin về cơ chế tiến hóa, vì chúng cho thấy rằng ngay cả các khía cạnh về màu sắc và hình dạng của hoa cũng tiến hóa để đáp ứng với chọn lọc tự nhiên. Kết luận này đi ngược lại với suy nghĩ thời đó. Ví dụ, Thomas Huxley, một trong những người ủng hộ Darwin sớm nhất và mạnh mẽ nhất, nghi ngờ rằng vẻ đẹp của màu sắc ở thực vật và động vật có thể được giải thích dựa trên tầm quan trọng của chúng trong hoạt động chức năng. Darwin đã chỉ ra rằng vẻ đẹp của hoa thực sự có liên quan đến khả năng sinh sản thành công của chúng và là yếu tố then chốt giải thích sự đa dạng to lớn của thực vật.nhưng một số cây cũng có thể ra hoa hoàn hảo. Tại sao hoa đực và hoa cái của C. macrocarpum trông khác nhau đến vậy? Một phần nguyên nhân là do vai trò khác nhau của chúng trong quá trình thụ phấn. Hãy nhớ lại quan sát của Darwin về một bông hoa Catasetum bắn một gói phấn hoa vào một con côn trùng đậu trên bông hoa của nó. Các hạt phấn hoa (gói phấn hoa) và các cấu trúc liên quan ở hoa đực của Catasetum cuộn lại như lò xo và bị giải phóng đột ngột khi bị côn trùng quấy rầy. Sự giải phóng này đẩy mạnh phấn hoa vào vị trí chính xác trên lưng côn trùng. Loài côn trùng thụ phấn của C. macrocarpum là một loài ong cụ thể, những con đực bị thu hút bởi mùi của hoa. Những bông hoa không tạo ra mật hoa, nhưng con ong đực thu thập chất hóa học tạo ra mùi hương. Con ong sau đó chuyển sang bông hoa khác. Khi con ong đến thăm một bông hoa cái trên một cá thể C. macrocarpum khác (lại bị thu hút bởi cùng một mùi hương), không có "mùa xuân đầy tải" như vậy; đang chờ đợi. Thay vào đó, hình thái của hoa cái giúp tăng cường việc loại bỏ phấn hoa khỏi cơ thể côn trùng. Bằng cách này, hình thái hoa làm cho khả năng thụ tinh chéo cao hơn và làm giảm cơ hội tự thụ phấn. Hoa lan rất quan trọng trong việc hình thành các ý tưởng của Darwin về cơ chế tiến hóa, vì chúng cho thấy rằng ngay cả các khía cạnh về màu sắc và hình dạng của hoa cũng tiến hóa để đáp ứng với chọn lọc tự nhiên. Kết luận này đi ngược lại với suy nghĩ thời đó. Ví dụ, Thomas Huxley, một trong những người ủng hộ Darwin sớm nhất và mạnh mẽ nhất, nghi ngờ rằng vẻ đẹp của màu sắc ở thực vật và động vật có thể được giải thích dựa trên tầm quan trọng của chúng trong hoạt động chức năng. Darwin đã chỉ ra rằng vẻ đẹp của hoa thực sự có liên quan đến khả năng sinh sản thành công của chúng và là yếu tố then chốt giải thích sự đa dạng to lớn của thực vật.hình thái hoa làm cho khả năng thụ tinh chéo cao hơn và làm giảm cơ hội tự thụ phấn. Hoa lan rất quan trọng trong việc hình thành các ý tưởng của Darwin về cơ chế tiến hóa, vì chúng cho thấy rằng ngay cả các khía cạnh về màu sắc và hình dạng của hoa cũng tiến hóa để đáp ứng với chọn lọc tự nhiên. Kết luận này đi ngược lại với suy nghĩ thời đó. Ví dụ, Thomas Huxley, một trong những người ủng hộ Darwin sớm nhất và mạnh mẽ nhất, nghi ngờ rằng vẻ đẹp của màu sắc ở thực vật và động vật có thể được giải thích dựa trên tầm quan trọng của chúng trong hoạt động chức năng. Darwin đã chỉ ra rằng vẻ đẹp của hoa thực sự có liên quan đến khả năng sinh sản thành công của chúng và là yếu tố then chốt giải thích sự đa dạng to lớn của thực vật.hình thái hoa làm cho khả năng thụ tinh chéo cao hơn và làm giảm cơ hội tự thụ phấn. Hoa lan rất quan trọng trong việc hình thành các ý tưởng của Darwin về cơ chế tiến hóa, vì chúng cho thấy rằng ngay cả các khía cạnh về màu sắc và hình dạng của hoa cũng tiến hóa để đáp ứng với chọn lọc tự nhiên. Kết luận này đi ngược lại với suy nghĩ thời đó. Ví dụ, Thomas Huxley, một trong những người ủng hộ Darwin sớm nhất và mạnh mẽ nhất, nghi ngờ rằng vẻ đẹp của màu sắc ở thực vật và động vật có thể được giải thích dựa trên tầm quan trọng của chúng trong hoạt động chức năng. Darwin đã chỉ ra rằng vẻ đẹp của hoa thực sự có liên quan đến khả năng sinh sản thành công của chúng và là yếu tố then chốt giải thích sự đa dạng to lớn của thực vật.

606 CHƯƠNG 29 Sự tiến hóa của cây có hạt Làm thế nào cây có hạt trở thành thảm thực vật chiếm ưu thế ngày nay? â€¢ Hóa thạch của dương xỉ hạt thân gỗ là bằng chứng sớm nhất về thực vật có hạt. Các nhóm thực

vật có hạt còn sống sót là thực vật hạt trần và thực vật hạt kín. Ôn lại Hình 29.1 â€¢ Tất cả các cây có hạt đều là dị bào tử, và thể giao tử của chúng nhỏ hơn nhiều (và phụ thuộc vào) thể bào tử của chúng. Ôn lại Hình 29.2 â€¢ Cây giống không cần nước lỏng để bón phân. Các hạt phấn hoa, các thể giao tử nhỏ của thực vật có hạt, được đưa đến thể giao tử lớn nhờ gió hoặc động vật. â € ¢ Một noãn bao gồm megagametophyte của thực vật có hạt và sự tích hợp của mô bào tử bảo vệ nó. â € ¢ Sau khi thụ phấn, một ống phấn xuất hiện từ hạt phấn hoa, kéo dài ra và thường cung cấp giao tử cho megagametophyte. Ôn lại Hình 29. 4, HOẠT ĐỘNG 29.1 â€¢ Noãn phát triển thành hạt chứa phôi (thế hệ bào tử mới). Hạt giống được bảo vệ tốt và thường có khả năng ngủ trong thời gian dài, chỉ nảy mầm khi gặp điều kiện thuận lợi. Ôn lại Hình 29.5 Các nhóm thực vật hạt trần chính là gì? â€¢ Thực vật hạt trần tạo ra noãn và hạt không được bảo vệ bởi buồng trứng hoặc mô quả. â€¢ Các nhóm thực vật hạt trần chính là tuế, bạch quả, gnetophytes và cây lá kim. Ôn lại Hình 29.6 â€¢ Các đại bào tử của cây lá kim được tạo ra trong các nón gỗ gọi là megastrobili; các vi bào tử được tạo ra trong các tế bào nón thân thảo gọi là microstrobili. Ôn lại Hình 29.7 và 29. 8f HOẠT ĐỘNG 29. 2# HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 29.1 Hoa và quả làm tăng khả năng sinh sản thành công của thực vật hạt kín như thế nào? â € ¢ Hoa và quả là đặc trưng của thực vật hạt kín, phân biệt chúng với thực vật hạt trần. â€¢ Xylem của hầu hết các thực vật hạt kín phức tạp hơn xylem của thực vật hạt trần. Nó chứa hai loại tế bào chuyên biệt: các thành phần mạch, có chức năng vận chuyển nước và các sợi, đóng vai trò quan trọng trong việc hỗ trợ cấu trúc. ^ â– CHƯƠNG 29 â€¢ Noãn và hạt của thực vật hạt kín được bao bọc và bảo vệ bởi lá noãn. - Các cơ quan của hoa từ gốc đến đỉnh hoa là đài hoa, cánh hoa, nhị hoa và nhụy hoa. Nhị hoa có microsporangia trong bao phấn. Nhụy hoa (gồm một hoặc nhiều lá noãn) bao gồm một bầu nhụy chứa noãn. Đầu nhụy là bề mặt tiếp nhận của nhụy hoa. â € ¢ Một bông hoa có cả megasporangia và microsporangia được coi là hoàn hảo; một bông hoa chỉ có cái này hay cái kia là không hoàn hảo. • Một loài đơn tính cùng gốc có hoa megasporangiate và microsporangiate trên cùng một cây. Loài khác gốc là loài có hoa megasporangiate và microsporangiate xuất hiện trên các cây khác nhau. â€¢ Lá noãn và nhị hoa có lẽ đã tiến hóa từ những cấu trúc giống như chiếc lá. Ôn lại Hình 29.12 â€¢ Một số cây có hoa hoàn hảo có khả năng thích nghi để ngăn chặn quá trình tự thụ tinh. Ôn lại Hình 29.13 â€¢ Nhiều loài thực vật hạt kín đã cùng tiến hóa với các loài động vật thụ phấn cho chúng.Thực vật hạt kín biểu hiện sự thụ tinh kép, thường dẫn đến việc tạo ra hợp tử lưỡng bội và nội nhũ tam bội. Ôn lại Hình 29.1 6# HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 29.2 â€¢ Sự phân chia tiến hóa lâu đời nhất giữa các loài thực vật hạt kín là giữa nhánh đại diện bởi một loài duy nhất trong chi Amborella và tất cả các loài thực vật có hoa còn lại. Ôn lại Hình 29.18 â€¢ Các nhánh thực vật hạt kín có số lượng loài phong phú nhất là thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm. Các loài magnoliids có khả năng là nhóm chị em với thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm. 29.4 Thực vật mang lại lợi ích gì cho xã hội loài người? â€¢ Thực vật cung cấp các dịch vụ hệ sinh thái ảnh hưởng đến đất, nước, chất lượng không khí và khí hậu. â € ¢ Thực vật là nhà sản xuất chính và do đó là nền tảng của lưới thức ăn trên cạn. 🎯 Thực vật cung cấp cho con người nhiều dược phẩm quan trọng. 0JJ530 Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is29 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Câu nào sau đây về cây có hạt là đúng? Một. Hạt giống chỉ được tạo ra bởi thực vật có hoa (thực vật hạt kín). b. Sự phát sinh bào tử ở cây có hạt giảm nhiều hơn ở cây dương xỉ. c. Thế giao tử của thực vật có hạt độc lập với thể bào tử. d. Tất cả các loài thực vật có hạt đều là dị hợp tử. đ. Hợp tử của cây có hạt phân chia nhiều lần để tạo thành thể giao tử. 2. Hầu hết các loài thực vật hạt kín a. có hạt được bọc trong lá noãn. b. có nội nhũ đơn bội nuôi dưỡng phôi đang phát triển. c. thiếu sự tăng trưởng thứ cấp. d. mang hai loại hình nón. đ. thiếu hoa.mang hai loại hình nón. đ. thiếu hoa.mang hai loại hình nón. đ. thiếu hoa.

Tóm tắt chương 607 3. Câu nào nói về hoa là không đúng? Một. Phấn hoa được sản xuất trong bao phấn. b. Phấn hoa được nhận trên nhụy. c. Cụm hoa là một cụm hoa. d. Những loài có hoa cái và hoa đực trên cùng một cây là cùng gốc. đ. Một bông hoa có cả megasporangia và microsporangia được cho là hoàn hảo. 4. Câu nào nói về hạt phấn của thực vật hạt kín là không đúng? Một. Đó là giao tử đực. b. Nó là đơn bội. c. Nó tạo ra một ống dài. d. Nó là đa bào. đ. Nó được sản xuất ở microsporangia. 5. Thực vật hai lá mầm a. bao gồm nhiều loại thảo mộc, dây leo, cây bụi và cây cối. b. cùng với các cây một lá mầm là các nhánh thực vật hạt kín duy nhất còn tồn tại. c. không phải là một nhánh. d. bao gồm hoa mộc lan. đ. bao gồm hoa lan và cây cọ. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Không phải tất cả các loài hoa đều có đầy đủ các bộ phận hoa sau: đài hoa, cánh hoa, nhị hoa và

lá noãn. Bạn nghĩ cơ quan hoặc cơ quan hoa nào có thể được tìm thấy trong những bông hoa có số lượng loại cơ quan hoa nhỏ nhất? Thảo luận về các khả năng, cho cả một bông hoa và cho một loài. >Y 7. Nguồn gốc của thực vật hạt kín từ lâu đã là "một bí ẩn ghê tởm". như Charles Darwin đã từng nói. Các hóa thạch thực vật hạt kín được biết đến sớm nhất là từ cuối kỷ Jura hoặc đầu kỷ Phấn trắng, nhưng hóa thạch của nhóm chị em của chúng, thực vật hạt trần, lại được biết đến sớm nhất là vào cuối kỷ Carbon (khoảng 150 triệu năm trước; xem Hình 29.1). Cho rằng hai nhóm chị em này được cho là phát sinh từ một sự phân chia duy nhất trong dòng thực vật có hạt, điều gì có thể giải thích cho việc thiếu các hóa thạch thực vật hạt kín trước đó? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ Năm 1879, W. J. Beal bắt đầu một thí nghiệm mà ông không thể hy vọng hoàn thành được trong đời. Anh đã chuẩn bị 20 lô hạt giống để bảo quản lâu dài. Mỗi lô bao gồm 50 hạt từ mỗi loài trong số 23 loài. Anh trộn từng lô hạt với cát rồi cho hỗn hợp vào chai không đậy nắp, sau đó chôn tất cả các chai trên một gò cát. Cứ sau 10 năm trong thế kỷ tiếp theo, các nhà sinh vật học lại khai quật một cái chai và kiểm tra khả năng tồn tại của chất bên trong. Bảng dưới đây cho thấy số lượng hạt nảy mầm (trong số 50 hạt ban đầu) từ ba loài trong các năm 50-100 của thí nghiệm đang diễn ra này. Sử dụng những dữ liệu này để trả lời các câu hỏi 8-10. Nhiều năm sau khi chôn cất Loài 50 60 70 80 90 100 Oenothera biennis (Hoa anh thảo) 19 12 7 5 0 0 Rum ex Crist us (Curly Dock) 26 2 7 1 0 0 Verbascum blattaria (Moth mullein) 31 34 37 35 10 21 8. Tính phần trăm số hạt còn sống của ba loài này trong những năm 50-100 và vẽ biểu đồ khả năng sống sót của hạt giống theo thời gian bị chôn vùi. 9. Không có hạt nào của hai loài đầu tiên có thể sống sót sau 90 năm thí nghiệm. Giả sử 100% khả năng sống của hạt giống khi bắt đầu thí nghiệm (năm 0) và dự đoán từ biểu đồ của bạn năm gần đúng mà bạn cho rằng hạt giống Verbascum blattaria cuối cùng sẽ nảy mầm. 10.Bạn nghĩ yếu tố nào có thể ảnh hưởng đến sự khác biệt giữa các loài về khả năng tồn tại lâu dài của hạt giống? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

\ Sự tiến hóa và sự đa dạng của nấm CHƯƠNG NỘI DUNG 30.1 Nấm là gì? 30.2 Nấm tương tác với các sinh vật khác như thế nào? 30.3 Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử sống? 30.4 Một số ứng dụng của sinh học nấm là gì? LEXANDER FLEMING ĐÃ LÀ một nhà khoa học nổi tiếng vào năm 1928, nhưng phòng thí nghiệm của ông thường rất bừa bộn. Năm đó anh đang nghiên cứu đặc tính của vi khuẩn Staphylococcus, tác nhân gây nhiễm tụ cầu khuẩn nguy hiểm. Vào tháng 8, anh ấy đã có một kỳ nghỉ dài ngày cùng gia đình. Khi quay trở lại vào đầu tháng 9, anh phát hiện ra rằng một số đĩa petri chứa Staphylococcus đã bị nhiễm một loại nấm giết chết nhiều vi khuẩn. Nhiều nhà khoa học hẳn sẽ thở dài trước sự mất mát này, vứt bỏ đĩa petri và bắt đầu nuôi cấy vi khuẩn mới. Nhưng khi Fleming nhìn vào các món ăn, anh thấy có điều gì đó thú vị. Xung quanh mỗi đàn nấm là một vòng tròn trong đó tất cả vi khuẩn đều đã chết. Fleming đưa ra giả thuyết rằng các vòng không có vi khuẩn xung quanh khuẩn lạc nấm được tạo ra bởi một chất được bài tiết từ nấm mà ban đầu ông gọi là "nước nấm mốc". Ông xác định nấm là thành viên của chi Penicillium và cuối cùng đặt tên cho chất kháng khuẩn mà chúng tạo ra là "penicillin". Fleming công bố khám phá của mình vào năm 1929, nhưng ban đầu nó nhận được rất ít sự chú ý. Trong thập kỷ tiếp theo, Fleming đã sản xuất một lượng nhỏ penicillin để thử nghiệm làm chất kháng khuẩn. Một số thử nghiệm cho thấy nhiều hứa hẹn, nhưng nhiều thử nghiệm không có kết quả thuyết phục, và cuối cùng Fleming đã từ bỏ nghiên cứu. Nhưng các thử nghiệm của ông đã cho thấy đủ hứa hẹn để thu hút sự chú ý của một số nhà hóa học, những người đã giải quyết các vấn đề thực tế trong việc tạo ra một dạng chất ổn định. Các thử nghiệm lâm sàng về dạng Nguồn gốc "Thuốc thần kỳ" ổn định này; Tất cả các loài nấm Penicillium đều có thể nhận biết được nhờ cấu trúc dày đặc, mang bào tử của chúng. Việc tạo ra chất kháng sinh penicillin từ các loại nấm này là một trong những thành tựu quan trọng nhất trong lịch sử y học. penicillin cực kỳ thành công và đến năm 1945, nó được sản xuất và phân phối dưới dạng kháng sinh trên quy mô lớn. Cùng năm đó, Fleming và hai nhà hóa học Howard Florey và Ernst Chain đã nhận được giải Nobel Y học cho công trình nghiên cứu về penicillin. Sự phát triển của penicillin là một trong những thành tựu quan trọng nhất của y học hiện đại. Cho đến khi thuốc kháng sinh hiện đại ra đời, nguyên nhân gây tử vong phổ biến nhất ở con người bao gồm các bệnh nhiễm trùng do vi khuẩn như hoại thư, lao và giang mai. Penicillin tỏ ra có hiệu quả cao trong việc điều trị các bệnh nhiễm trùng như vậy và thành công của nó đã dẫn tới sự ra đời của ngành công nghiệp dược phẩm hiện đại. Chẳng bao lâu sau, nhiều hợp chất kháng sinh bổ sung đã được phân lập từ các loại nấm khác hoặc được tổng

hợp trong phòng thí nghiệm, dẫn đến một "thời kỳ hoàng kim". sức khỏe con người. m Thuốc kháng sinh có nguồn gốc từ nấm có loại bỏ được nguy cơ mắc bệnh do vi khuẩn ở người không? Xem câu trả lời ở trang 627.





30.1 Nấm là gì? 609 Nấm là gì? Nấm là những sinh vật tiêu hóa thức ăn bên ngoài cơ thể. Chúng tiết ra các enzyme tiêu hóa để phân hủy các phân tử thức ăn lớn trong môi trường, sau đó hấp thụ các sản phẩm phân hủy qua màng sinh chất của tế bào trong một quá trình được gọi là dị dưỡng hấp thụ. Chế độ dinh dưỡng này cho phép chúng thành công trong nhiều môi trường khác nhau. Nhiều loại nấm là loài thăm dò, có nghĩa là

chúng hấp thụ chất dinh dưỡng từ chất hữu cơ chết. Một số khác là ký sinh trùng, hấp thụ chất dinh dưỡng từ vật chủ sống. Vẫn còn những người khác là những người theo chủ nghĩa tương hỗ, sống trong mối liên hệ mật thiết với các sinh vật khác để mang lại lợi ích cho cả hai bên. Nấm hiện đại được cho là đã tiến hóa từ tổ tiên của sinh vật nguyên sinh đơn bào có roi. Tổ tiên chung có thể xảy ra của các loài động vật này cũng là sinh vật nguyên sinh có roi giống như các loài choanoflagellate còn sống (xem Hình 31.2). Bằng chứng hiện tại, bao gồm cả trình tự của nhiều gen, cho thấy rằng nấm, choanoflagellate và động vật có chung một tổ tiên chung mà các sinh vật nhân chuẩn khác không có. Ba dòng dõi này tạo thành một nhóm được gọi là opisthokonts (Hình 30.1). Một dạng đồng hình của opisthokont là một roi mà nếu có thì ở phía sau, giống như ở tinh trùng động vật. Tiên mao của tất cả các sinh vật nhân chuẩn khác đều ở phía trước. Các đặc điểm đồng hình giúp phân biệt nấm thành một nhóm trong số các loài opisthokont bao gồm dị dưỡng hấp thụ và sự hiện diện của chitin, một polysaccharide cấu trúc chứa nitơ, trong thành tế bào của chúng. Nấm đại diện cho một trong bốn nguồn gốc tiến hóa độc lập của các sinh vật đa bào lớn (thực vật, tảo nâu và động vật là ba nguồn gốc còn lại). Nấm men đơn bào hấp thụ chất dinh dưỡng trực tiếp Hầu hết các loại nấm là đa bào, nhưng các loài đơn bào được tìm thấy trong hầu hết các nhóm nấm. Nấm đơn bào, sống tự do được gọi là nấm men (Hình 30.2). Một số loại nấm có cả giai đoạn sống nấm men và giai đoạn sống đa bào. Do đó, thuật ngữ "men" không đề cập đến một nhóm phân loại duy nhất mà là một lối sống đã phát triển nhiều lần. Nấm men sống trong môi trường lỏng hoặc ẩm và hấp thụ chất dinh dưỡng trực tiếp qua bề mặt tế bào của chúng. Sự dễ dàng nuôi cấy nhiều loại nấm men, kết hợp với tốc độ tăng trưởng nhanh chóng của chúng, đã khiến chúng trở thành sinh vật mẫu lý tưởng để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. Chúng có nhiều Flagellum, nếu hiện tại là đơn thân và Tổ tiên chung (protist) nếu có, ^ nd posterior 1 HI Choanoflagellates Dị dưỡng hấp thụ; chitin trong thành tế bào Động vật FUNGI 30.1 Nấm trong bối cảnh tiến hóa Tính dị dưỡng hấp thụ và sự hiện diện của chitin trong thành tế bào của chúng giúp phân biệt nấm với các loài opisthokont khác. Saccharomyces cerevisiae 5 giờ chiều 30.2 Nấm men Nấm đơn bào, sống tự do được gọi là nấm men. Nhiều loại nấm men sinh sản bằng cách nảy chồi - nguyên phân, sau đó là sự phân chia tế bào không đối xứng - như minh họa ở đây. Những lợi ích tương tự đối với các nhà điều tra trong phòng thí nghiệm cũng như nhiều vi khuẩn, nhưng vì chúng là sinh vật nhân chuẩn,cấu trúc bộ gen và tế bào của chúng giống cấu trúc bộ gen và tế bào của con người và các sinh vật nhân chuẩn khác hơn là của vi khuẩn. Nấm đa bào sử dụng sợi nấm để hấp thụ chất dinh dưỡng. Cơ thể của nấm đa bào được gọi là sợi nấm (mycelid số nhiều). Một sợi nấm bao gồm một khối các sợi hình ống riêng lẻ được gọi là sợi nấm (sợi nấm đơn lẻ; Hình 30.3A), trong đó diễn ra quá trình hấp thụ chất dinh dưỡng. Thành tế bào của sợi nấm được củng cố rất nhiều nhờ các sợi chitin cực nhỏ. Ở một số loài nấm, sợi nấm được chia thành các ngăn giống như tế bào bởi các vách ngăn không hoàn chỉnh gọi là vách ngăn (vách ngăn đơn); những sợi nấm này được gọi là vách ngăn. Septa không đóng hoàn toàn các ngăn trong sợi nấm. Các lỗ ở trung tâm của vách ngăn cho phép các bào quan - đôi khi cả nhân - di chuyển một cách có kiểm soát giữa các ngăn (Hình 30.3 B). Ở các loài nấm khác, sợi nấm không có vách ngăn nhưng có thể chứa hàng trăm nhân; những sợi nấm này được gọi là coenocytic. Tình trạng coenocytic là kết quả của sự phân chia hạt nhân lặp đi lặp lại mà không có sự phân chia tế bào. Một số sợi nấm đã được biến đổi, được gọi là rhizoids, neo một số loại nấm vào chất nền của chúng (tức là sinh vật chết hoặc vật chất khác mà chúng đang ăn). Những thân rễ này không tương đồng với thân rễ của thực vật và chúng không có chức năng chuyên biệt để hấp thụ chất dinh dưỡng và nước. Nấm có thể phát triển rất nhanh. Ở một số loài, tổng số sợi nấm phát triển của sợi nấm (không phải sợi nấm riêng lẻ) có thể vượt quá 1 km mỗi ngày! Các sợi nấm có thể phân tán rộng rãi để tìm kiếm chất dinh dưỡng trên một diện tích lớn hoặc chúng có thể kết tụ lại thành khối bông để khai thác nguồn dinh dưỡng phong phú. Những loại nấm quen thuộc mà bạn có thể nhận thấy trong môi trường là những cấu trúc tạo quả tạo bào tử (Hình 30.3C). Ở những loài nấm tạo ra những cấu trúc này,neo một số loại nấm vào chất nền của chúng (tức là sinh vật chết hoặc vật chất khác mà chúng đang ăn). Những thân rễ này không tương đồng với thân rễ của thực vật và chúng không có chức năng chuyên biệt để hấp thụ chất dinh dưỡng và nước. Nấm có thể phát triển rất nhanh. Ở một số loài, tổng số sợi nấm phát triển của sợi nấm (không phải sợi nấm riêng lẻ) có thể vượt quá 1 km mỗi ngày! Các sợi nấm có thể phân tán rộng rãi để tìm kiếm chất dinh dưỡng trên một diện tích lớn hoặc chúng có thể kết tụ lại thành khối bông để khai thác nguồn dinh dưỡng phong phú. Những loại nấm quen thuộc mà bạn có thể nhận thấy trong môi trường là những cấu trúc tạo quả tạo bào tử (Hình 30.3C). Ở những loài nấm tạo ra những cấu trúc này,neo một số loại

nấm vào chất nền của chúng (tức là sinh vật chết hoặc vật chất khác mà chúng đang ăn). Những thân rễ này không tương đồng với thân rễ của thực vật và chúng không có chức năng chuyên biệt để hấp thụ chất dinh dưỡng và nước. Nấm có thể phát triển rất nhanh. Ở một số loài, tổng số sợi nấm phát triển của sợi nấm (không phải sợi nấm riêng lẻ) có thể vượt quá 1 km mỗi ngày! Các sợi nấm có thể phân tán rộng rãi để tìm kiếm chất dinh dưỡng trên một diện tích lớn hoặc chúng có thể kết tụ lại thành khối bông để khai thác nguồn dinh dưỡng phong phú. Những loại nấm quen thuộc mà bạn có thể nhận thấy trong môi trường là những cấu trúc tạo quả tạo bào tử (Hình 30.3C). Ở những loài nấm tạo ra những cấu trúc này,

610 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm Lycoperdon perlatum (A) Mạch trong xylem Sợi nấm 10 giờ tối (C) Cấu trúc quả (nấm) Phần chính (sinh dưỡng) của sợi nấm thường rộng hơn nhiều so với cấu trúc quả (chỉ một phần nhỏ được thể hiện trong hình này). 30.3 Sợi nấm được tạo thành từ sợi nấm (A) Sợi nấm riêng lẻ nhỏ có thể xâm nhập vào những không gian nhỏ. Trong ảnh vi mô được tô màu nhân tạo này, sợi nấm (cấu trúc màu vàng) của một loại nấm mục nát khô đang xâm nhập vào các mô gỗ của một khúc gỗ. (B) Sợi nấm của các loài nấm vách ngăn được chia thành các ngăn chứa bào quan bằng vách ngăn xốp. Sợi nấm của các loài nấm coenocytic không có vách ngăn. (C) Cấu trúc đậu quả của nấm câu lạc bộ tồn tại trong thời gian ngắn, nhưng sợi nấm dạng sợi, hấp thụ chất dinh dưỡng có thể tồn tại lâu dài và bao phủ các khu vực rộng lớn. khối lượng sợi nấm thường lớn hơn nhiều so với nấm có thể nhìn thấy được. Sợi nấm của một loài nấm riêng lẻ được phát hiện ở Oregon bao phủ gần 900 ha dưới lòng đất và nặng hơn đáng kể so với cá voi xanh (động vật lớn nhất). Trên mặt đất, cá thể này chỉ hiện rõ dưới dạng những cụm nấm biệt lập. 30.4 Bào tử Rất nhiều Puffballs (một loại nấm câu lạc bộ) phát tán hàng nghìn tỷ bào tử thành từng đợt lớn. Tuy nhiên, rất ít bào tử di chuyển rất xa; khoảng 99 phần trăm trong số chúng rơi cách quả bóng bố mẹ trong phạm vi 100 mét. Điều gì xảy ra khi một loại nấm phải đối mặt với nguồn cung cấp thực phẩm đang cạn kiệt? Một chiến lược chung là sinh sản nhanh chóng và dồi dào. Khi điều kiện tốt, nấm sản sinh ra số lượng lớn bào tử, nhưng tốc độ sản sinh bào tử thậm chí còn cao hơn khi nguồn cung cấp chất dinh dưỡng giảm. Sau đó, các bào tử có thể không hoạt động cho đến khi điều kiện được cải thiện hoặc chúng có thể phân tán đến những khu vực có nguồn cung cấp chất dinh dưỡng cao hơn. Bào tử nấm không chỉ có số lượng dồi dào mà còn cực kỳ nhỏ và dễ lây lan theo gió hoặc nước (Hình 30.4). Những thuộc tính này hầu như đảm bảo rằng chúng sẽ nằm rải rác trên những khoảng cách rất xa và ít nhất một số trong số chúng sẽ tìm được điều kiện thích hợp để phát triển. Không khí chúng ta hít thở chứa tới 10.000 bào tử nấm trên một mét khối. Không có gì ngạc nhiên khi chúng ta tìm thấy nấm ở khắp mọi nơi. Nấm tiếp xúc mật thiết với môi trường của chúng. Sợi nấm dạng sợi tạo cho nó một mối quan hệ độc đáo với môi trường vật lý của nó. Sợi nấm có tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích rất lớn so với hầu hết các sinh vật đa bào lớn. Tỷ lệ lớn này là một sự thích nghi tuyệt vời đối với tình trạng dị dưỡng hấp thụ. Trong toàn bộ sợi nấm (ngoại trừ cấu trúc đậu quả), tất cả các sợi nấm đều rất gần với nguồn thức ăn của chúng. Nhược điểm của tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích lớn của sợi nấm là xu hướng mất nước nhanh chóng trong môi trường khô ráo. Vì vậy nấm phổ biến nhất trong môi trường ẩm ướt. Bạn có thể đã quan sát thấy xu hướng nấm mốc, nấm mốc và các loại nấm khác xuất hiện ở những nơi ẩm ướt.Một đặc điểm khác của một số loại nấm là khả năng chịu đựng môi trường ưu trương cao (những môi trường có nồng độ chất tan cao hơn môi trường của chúng; xem Phần 6.3). Nhiều loại nấm

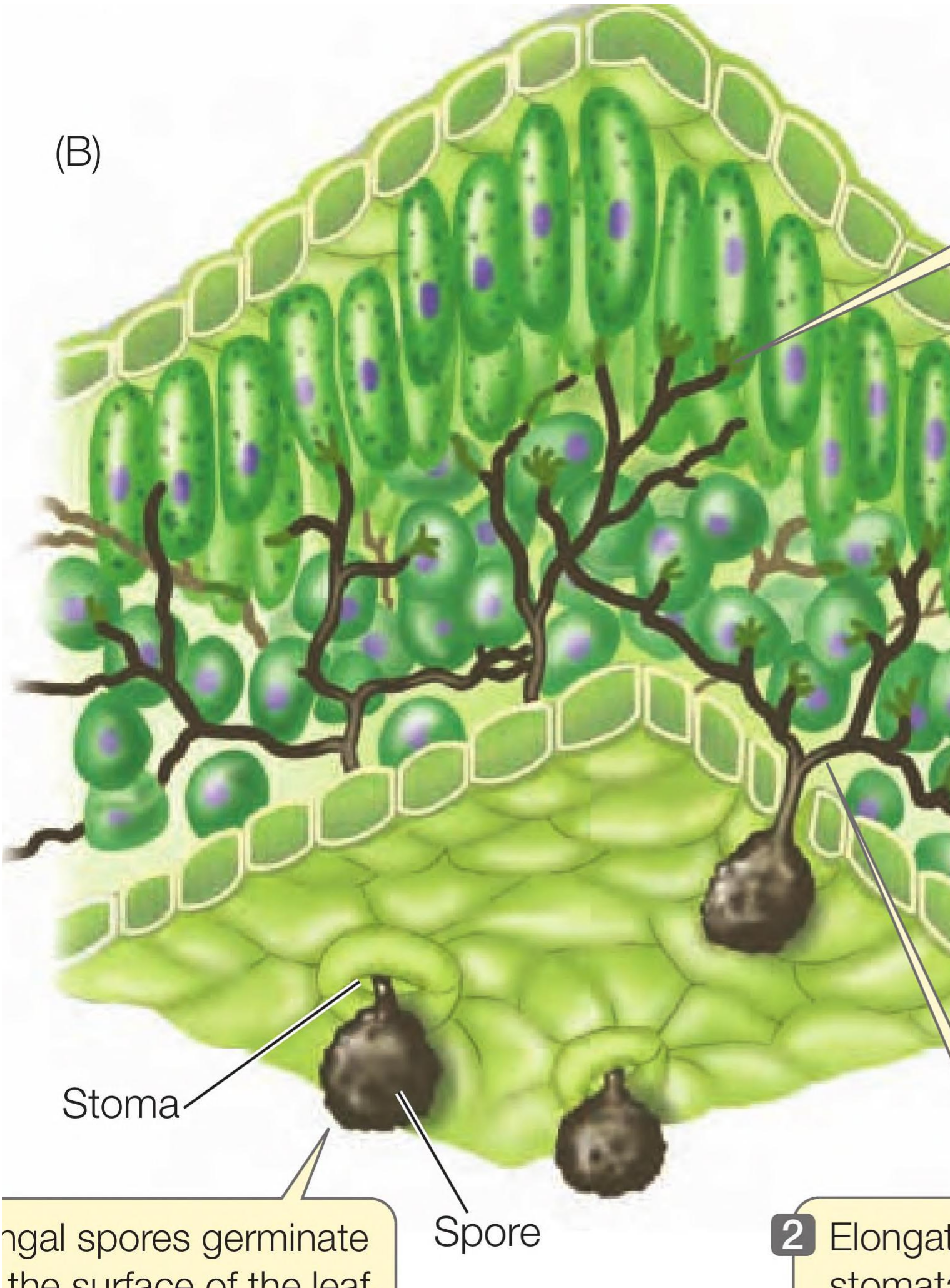
30.2 Nấm tương tác với các sinh vật khác như thế nào? 611 có khả năng phục hồi tốt hơn vi khuẩn trong môi trường ưu trương. Ví dụ, thạch trong tủ lạnh sẽ không trở thành môi trường phát triển cho vi khuẩn vì nó quá ưu trương đối với những sinh vật đó, nhưng cuối cùng nó có thể chứa các khuẩn lạc nấm mốc. Nấm mốc trong tủ lạnh minh họa một đặc điểm khác của nhiều loại nấm: khả năng chịu nhiệt độ cực cao. Nhiều loại nấm phát triển ở nhiệt độ thấp tới -6°C và một số có thể chịu được nhiệt độ cao hơn 50°C. TÓM TẮT Nấm, giống như động vật, là những loài opisthokont. Nấm được phân biệt với các loài opisthokont khác nhờ tính dị dưỡng hấp thụ và sự hiện diện của chitin trong thành tế bào của chúng. Nấm đơn bào gọi là nấm men hấp thụ chất dinh dưỡng trực tiếp trên bề mặt tế bào của chúng. Dạng cơ thể của nấm đa bào - một sợi nấm được tạo thành từ các sợi nấm phát triển nhanh chóng - cho phép chúng thực hiện dị dưỡng hấp thụ một cách hiệu quả trong nhiều môi trường ẩm ướt. ™ Mô tả mối quan hệ giữa cấu trúc của nấm và tính dị dưỡng hấp thụ. Xem trang 609-610 và Hình 30.3 â€¢ Ưu điểm và nhược điểm của nấm đa bào khi có tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích

lớn của sợi nấm là gì? Xem trang. 610 Nấm là thành phần quan trọng của hệ sinh thái lành mạnh. Chúng tương tác với các sinh vật khác theo nhiều cách, một số có hại và một số có lợi cho các sinh vật khác. Làm thế nào để nấm tương tác với các sinh vật khác? Nếu không có nấm, hành tinh của chúng ta sẽ rất khác. Hãy hình dung Trái đất chỉ có một vài loài thực vật còi cọc và môi trường đầy nước bị nghẹt thở bởi xác của các sinh vật chết. Nấm thực hiện phần lớn việc xử lý rác thải trên Trái đất. Nấm không chỉ giúp làm sạch cảnh quan, hình thành đất mà còn đóng vai trò quan trọng trong việc tái chế các chất dinh dưỡng khoáng. Hơn nữa, việc xâm chiếm môi trường trên cạn phần lớn có thể thực hiện được nhờ sự liên kết của nấm hình thành với thực vật trên cạn và các sinh vật khác. Nấm saprobic rất quan trọng đối với chu trình carbon của hành tinh Nấm saprobic, cùng với vi khuẩn, là những sinh vật phân hủy chính trên Trái đất. Những sinh vật này góp phần phân hủy các chất hữu cơ không sống và do đó tái chế các nguyên tố cần thiết cho sinh vật sống. Ví dụ, trong rừng, nấm tiêu hóa và hấp thụ chất dinh dưỡng từ cây đổ, do đó phân hủy gỗ của chúng. Nấm là chất phân hủy chính của cellulose và lignin, thành phần chính của thành tế bào thực vật (mà hầu hết vi khuẩn không thể phân hủy). Các loại nấm khác sản xuất enzym phân hủy keratin và do đó phá vỡ cấu trúc của động vật như tóc và móng. Nếu không có chất phân hủy nấm. Chu trình carbon của Trái đất sẽ thất bại: một lượng lớn nguyên tử carbon sẽ bị mắc kẹt mãi mãi trên nền rừng và những nơi khác. Thay vào đó, những nguyên tử carbon đó được trả lại khí quyển dưới dạng C02 bằng quá trình hô hấp của nấm, nơi chúng lại có sẵn để thực vật quang hợp. Đã có một thời điểm trong lịch sử Trái đất, số lượng nấm saprobic giảm đáng kể.Các đầm lầy nhiệt đới rộng lớn tồn tại trong kỷ Carbon, như chúng ta đã thấy ở Chương 25. Khi thực vật ở những đầm lầy này chết đi, chúng bắt đầu hình thành than bùn. Sự hình thành than bùn dẫn tới hiện tượng axit hóa các đầm lầy; Ngược lại, tính axit đó đã làm giảm đáng kể quần thể nấm. Kết quả? Với việc hầu như không có các chất phân hủy, một lượng lớn than bùn vẫn còn trên nền đầm lầy và theo thời gian được chuyển thành than. Ngược lại với sự suy giảm của chúng trong kỷ Carbon, nấm đã phát triển rất tốt vào cuối kỷ Permi, khoảng 250 triệu năm trước, khi sự tập hợp của các lục địa tạo ra các vụ phun trào núi lửa gây ra sự tuyệt chủng hàng loạt trên toàn cầu. Hồ sơ hóa thạch cho thấy ngay cả khi 96% các loài đa bào đã tuyệt chủng thì nấm vẫn phát triển mạnh mẽ - chứng tỏ cả sức bền lẫn vai trò của chúng trong việc tái chế các nguyên tố trong thực vật và động vật đã chết. Đường đơn giản và các sản phẩm phân hủy của polysaccharide phức tạp là nguồn cacbon ưa thích cho nấm hoại sinh. Hầu hết các loại nấm thu được nitơ từ protein hoặc các sản phẩm phân hủy protein. Nhiều loại nấm có thể sử dụng ion nitrat (N03â€œ) hoặc amoni (NH4+) làm nguồn nitơ duy nhất. Tuy nhiên, không có loại nấm nào có thể lấy nitơ trực tiếp từ khí nitơ vô cơ, cũng như một số vi khuẩn và các hiệp hội vi khuẩn thực vật (nghĩa là nấm không thể cố định nitơ; xem Phần 26.3). Đi tới Media Clip 30.1 Chất phân hủy nấm SflSS Lifel 0e.com/mc30.1 Một số loại nấm tham gia vào các tương tác ký sinh hoặc săn mồi Trong khi nấm saprobic lấy năng lượng, carbon và nitơ trực tiếp từ chất hữu cơ chết, các loài nấm khác lấy dinh dưỡng từ ký sinh - và thậm chí là tương tác mang tính săn mồi -. Nấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá vỡKết quả? Với việc hầu như không có các chất phân hủy, một lượng lớn than bùn vẫn còn trên nền đầm lầy và theo thời gian được chuyển thành than. Ngược lại với sự suy giảm của chúng trong kỷ Carbon, nấm đã phát triển rất tốt vào cuối kỷ Permi, khoảng 250 triệu năm trước, khi sự tập hợp của các lục địa tạo ra các vụ phun trào núi lửa gây ra sự tuyệt chủng hàng loạt trên toàn cầu. Hồ sơ hóa thạch cho thấy ngay cả khi 96% các loài đa bào đã tuyệt chủng thì nấm vẫn phát triển mạnh mẽ - chứng tỏ cả sức bền lẫn vai trò của chúng trong việc tái chế các nguyên tố trong thực vật và động vật đã chết. Đường đơn giản và các sản phẩm phân hủy của polysaccharide phức tạp là nguồn cacbon ưa thích cho nấm hoại sinh. Hầu hết các loại nấm thu được nitơ từ protein hoặc các sản phẩm phân hủy protein. Nhiều loại

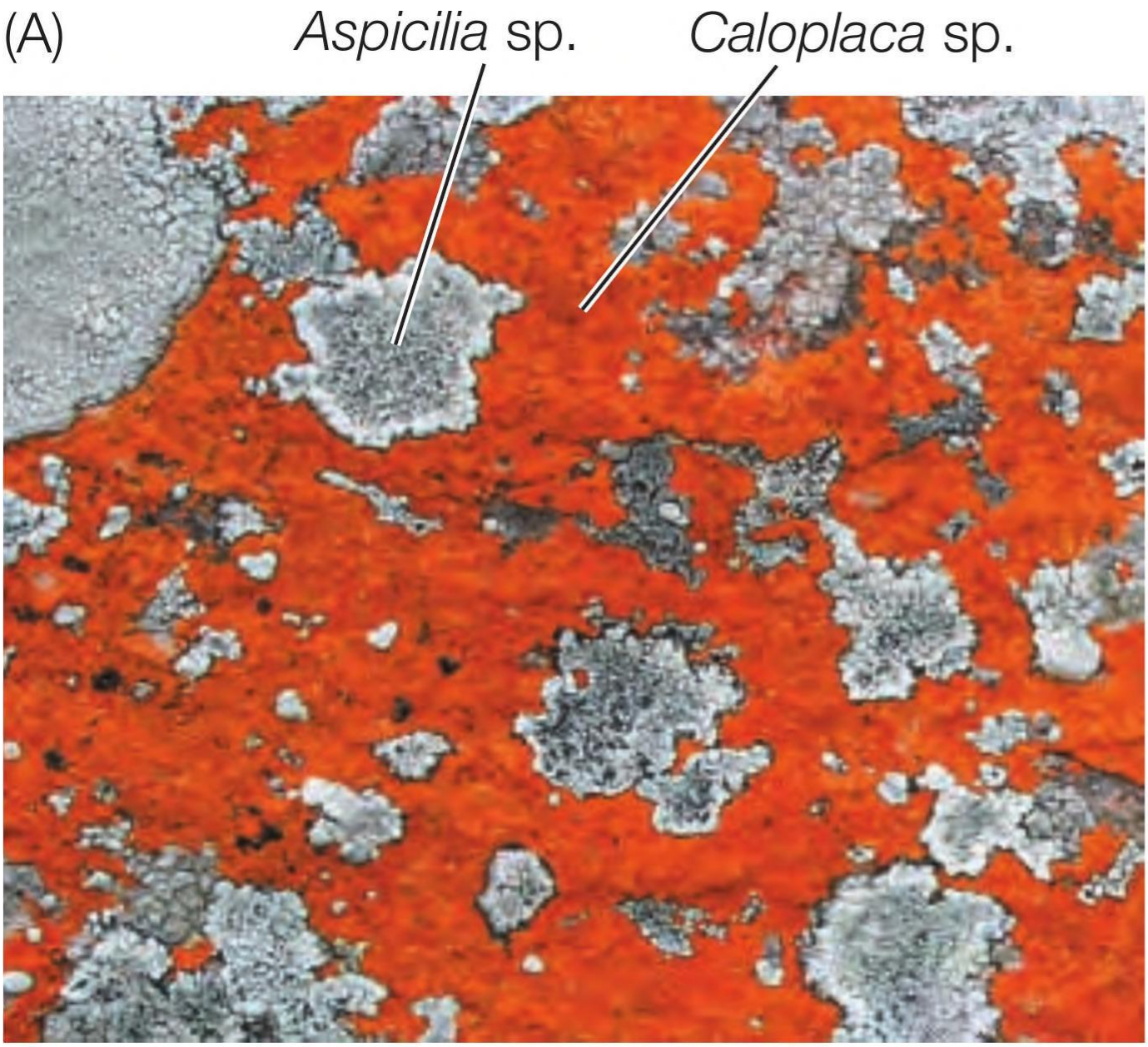
nấm có thể sử dụng ion nitrat (N03â€œ) hoặc amoni (NH4+) làm nguồn nitơ duy nhất. Tuy nhiên, không có loại nấm nào có thể lấy nitơ trực tiếp từ khí nitơ vô cơ, cũng như một số vi khuẩn và các hiệp hội vi khuẩn thực vật (nghĩa là nấm không thể cố định nitơ; xem Phần 26.3). Đi tới Media Clip 30.1 Chất phân hủy nấm SflSS Lifel 0e.com/mc30.1 Một số loại nấm tham gia vào các tương tác ký sinh hoặc săn mồi Trong khi nấm saprobic lấy năng lượng, carbon và nitơ trực tiếp từ chất hữu cơ chết, các loài nấm khác lấy dinh dưỡng từ ký sinh - và thậm chí là tương tác mang tính săn mồi -. Nấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá vỡKết quả? Với việc hầu như không có các chất phân hủy, một lượng lớn than bùn vẫn còn trên nền đầm lầy và theo thời gian được chuyển thành than. Ngược lại với sự suy giảm của chúng trong kỷ Carbon, nấm đã phát triển rất tốt vào cuối kỷ Permi, khoảng 250 triệu năm trước, khi sự tập hợp của các lục địa tạo ra các vụ phun trào núi lửa gây ra sự tuyệt chủng hàng loạt trên toàn cầu. Hồ sơ hóa thạch cho thấy ngay cả khi 96% các loài đa bào đã tuyệt chủng thì nấm vẫn phát triển mạnh mẽ - chứng tỏ cả sức bền lẫn vai trò của chúng trong việc tái chế các nguyên tố trong thực vật và động vật đã chết. Đường đơn giản và các sản phẩm phân hủy của polysaccharide phức tạp là nguồn cacbon ưa thích cho nấm hoại sinh. Hầu hết các loại nấm thu được nitơ từ protein hoặc các sản phẩm phân hủy protein. Nhiều loại nấm có thể sử dụng ion nitrat (N03â€œ) hoặc amoni (NH4+) làm nguồn nitơ duy nhất. Tuy nhiên, không có loại nấm nào có thể lấy nitơ trực tiếp từ khí nitơ vô cơ, cũng như một số vi khuẩn và các hiệp hội vi khuẩn thực vật (nghĩa là nấm không thể cố định nitơ; xem Phần 26.3). Đi tới Media Clip 30.1 Chất phân hủy nấm SflSS Lifel 0e.com/mc30.1 Một số loại nấm tham gia vào các tương tác ký sinh hoặc săn mồi Trong khi nấm saprobic lấy năng lượng, carbon và nitơ trực tiếp từ chất hữu cơ chết, các loài nấm khác lấy dinh dưỡng từ ký sinh - và thậm chí là tương tác mang tính săn mồi -. Nấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá vỡnấm phát triển mạnh mẽ - thể hiện cả khả năng chịu đựng và vai trò của chúng trong việc tái chế các nguyên tố trong thực vật và động vật đã chết. Đường đơn giản và các sản phẩm phân hủy của polysaccharide phức tạp là nguồn cacbon ưa thích cho nấm hoại sinh. Hầu hết các loại nấm thu được nitơ từ protein hoặc các sản phẩm phân hủy protein. Nhiều loại nấm có thể sử dụng ion nitrat (N03â€œ) hoặc amoni (NH4+) làm nguồn nitơ duy nhất. Tuy nhiên, không có loại nấm nào có thể lấy nitơ trực tiếp từ khí nitơ vô cơ, cũng như một số vi khuẩn và các hiệp hội vi khuẩn thực vật (nghĩa là nấm không thể cố định nitơ; xem Phần 26.3). Đi tới Media Clip 30.1 Chất phân hủy nấm SflSS Lifel 0e.com/mc30.1 Một số loại nấm tham gia vào các tương tác ký sinh hoặc săn mồi Trong khi nấm saprobic lấy năng lượng, carbon và nitơ trực tiếp từ chất hữu cơ chết, các loài nấm khác lấy dinh dưỡng từ ký sinh - và thậm chí là tương tác mang tính săn mồi -. Nấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi

trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá võNấm phát triển mạnh mẽ - thể hiện cả khả năng chịu đựng và vai trò của chúng trong việc tái chế các nguyên tố trong thực vật và động vật đã chết. Đường đơn giản và các sản phẩm phân hủy của polysaccharide phức tạp là nguồn cacbon ưa thích cho nấm hoại sinh. Hầu hết các loại nấm thu được nitơ từ protein hoặc các sản phẩm phân hủy protein. Nhiều loại nấm có thể sử dụng ion nitrat (N03â€œ) hoặc amoni (NH4+) làm nguồn nitơ duy nhất. Tuy nhiên, không có loại nấm nào có thể lấy nitơ trực tiếp từ khí nitơ vô cơ, cũng như một số vi khuẩn và các hiệp hội vi khuẩn thực vật (nghĩa là nấm không thể cố định nitơ; xem Phần 26.3). Đi tới Media Clip 30.1 Chất phân hủy nấm SflSS Lifel 0e.com/mc30.1 Một số loại nấm tham gia vào các tương tác ký sinh hoặc săn mồi Trong khi nấm saprobic lấy năng lượng, carbon và nitơ trực tiếp từ chất hữu cơ chết, các loài nấm khác lấy dinh dưỡng từ ký sinh - và thậm chí là tương tác mang tính săn mồi -. Nấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá võNấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá võNấm ký sinh Các nhà nghiên cứu nấm học (nhà sinh vật học nghiên cứu về nấm) phân biệt hai loại nấm ký sinh dựa trên mức độ phụ thuộc của chúng vào vật chủ. Ký sinh trùng tùy tiện có thể phát triển trên các sinh vật sống nhưng cũng có thể phát triển độc lập (kể cả trên môi trường nhân tạo). Ký sinh trùng bắt buộc chỉ có thể phát triển trên một vật chủ sống cụ thể. Việc chúng phát triển phụ thuộc vào vật chủ sống cho thấy ký sinh trùng bắt buộc có những yêu cầu dinh dưỡng chuyên biệt. Thực vật và côn trùng là vật chủ phổ biến nhất của nấm ký sinh. Cấu trúc dạng sợi của sợi nấm đặc biệt phù hợp với đời sống hấp thụ chất dinh dưỡng từ thực vật sống. Sợi nấm mảnh mai của nấm ký sinh có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng, qua vết thương, hoặc trong một số trường hợp, bằng cách xâm nhập trực tiếp vào thành tế bào biểu bì (Hình 30. 5A). Khi ở trong cây, sợi nấm sẽ phân nhánh để mở rộng sợi nấm. Một số sợi nấm tạo ra haustoria, phân nhánh đẩy xuyên qua thành tế bào vào tế bào thực vật sống, hấp thụ chất dinh dưỡng trong các tế bào đó. Haustoria không bị phá võ

nấm dài đi qua khí khổng vào bên trong lá. 30.5 Xâm lấn lá (A) Sợi nấm Phyllactinia guttata mọc trên bề mặt lá cây phỉ. (B) Haustoria là sợi nấm xâm nhập vào tế bào sống của thực vật, từ đó chúng hấp thụ chất dinh dưỡng. Bào tử nấm nảy mầm trên bề mặt lá. Lỗ khí của lá 2 chiều â– \ xuyên qua màng sinh chất bên trong thành tế bào; chúng chỉ đơn giản là xâm nhập vào màng, sao cho màng sinh chất vừa khít với chúng như một chiếc găng tay (Hình 30.5 B). Cấu trúc quả có thể hình thành bên trong cơ thể thực vật hoặc trên bề mặt của nó. Một số loại nấm ký sinh sống trong mối quan hệ vật lý (cộng sinh) chặt chẽ với cây chủ và thường không gây chết cây. Một số khác gây bệnh, gây bệnh hoặc thậm chí giết chết vật chủ mà chúng lấy dinh dưỡng. S&jrfS Chuyển đến Media Clip 30.2 Nấm sát thủ kiểm soát tâm trí Fungi Lifel 0e.com/mc30.2 NẤM BỆNH SINH Mặc dù hầu hết các bệnh ở người đều do vi khuẩn hoặc vi rút gây ra, nhưng mầm bệnh nấm là nguyên nhân chính gây tử vong ở những người có hệ thống miễn dịch bị tổn hại. Hầu hết những người mắc bệnh AIDS đều chết vì bệnh nấm, bao gồm cả bệnh viêm phổi do Pneumocystis jirovecii gây ra. Ngay cả Candida albicans và một số loại nấm men khác thường là một phần của hệ vi sinh vật khỏe mạnh cũng có thể gây ra các bệnh nghiêm trọng, chẳng hạn như viêm thực quản (làm suy yếu khả năng nuốt), ở những người mắc bệnh AIDS và ở những người dùng thuốc ức chế miễn dịch. Nhiều loại nấm khác nhau gây ra các bệnh khác ít nguy hiểm hơn cho con người, chẳng hạn như nấm ngoài da và bệnh nấm chân của vận động viên. Sự hiểu biết hạn chế của chúng ta về sinh học cơ bản của các loại nấm này cản trở khả năng điều trị các bệnh do chúng gây ra. Kết quả là bệnh nấm là một vấn đề sức khỏe quốc tế đang gia tăng. Sự suy giảm số lượng loài lưỡng cư trên toàn thế giới có liên quan đến sự lây lan của loài nấm chytrid, Batrachochytrium dendr obatidis. Các phân tích di truyền chỉ ra rằng các quần thể của loại nấm này đang tấn công các quần thể lưỡng cư trên khắp thế giới gần như giống hệt nhau về mặt di truyền, điều này cho thấy sự xuất hiện gần đây của loại nấm này trên toàn cầu. Loại chytrid này dường như có nguồn gốc từ miền nam châu Phi và sự lan rộng của nó ra khắp thế giới có thể đã bắt đầu từ những năm 1930 với việc xuất khẩu loài ếch có móng châu Phi (Xenopus laevis), loài từng được sử dụng rộng rãi trong thử nghiệm mang thai ở người. Cho đến nay, nấm là tác nhân gây bệnh thực vật quan trọng nhất, hơn cả vi khuẩn và vi rút. Nấm gây bệnh gây thiệt hại mùa màng lên tới hàng tỷ đô la mỗi năm. Các bệnh nấm chính ở cây trồng bao gồm bệnh gỉ sắt đen thân lúa mì và các bệnh khác ở lúa mì, ngô và yến mạch. Tác nhân gây bệnh gỉ sắt thân đen là Puccinia graminis, có vòng đời phức tạp liên quan đến hai vật chủ thực vật (lúa mì và dâu tây). Trong trận dịch năm 1935, P.graminis là nguyên nhân gây thiệt hại khoảng 1/4 sản lượng lúa mì ở Canada và Hoa Kỳ. Nấm săn mồi Một số loại nấm có khả năng thích nghi cho phép chúng hoạt động như những kẻ săn mồi tích cực, bẫy các sinh vật nguyên sinh hoặc động vật cực nhỏ gần đó. Chiến lược săn mồi phổ biến nhất được thấy ở nấm là tiết ra chất dính từ sợi nấm để các sinh vật truyền qua bám vào chúng. Sau đó, sợi nấm nhanh chóng xâm chiếm con mồi bị mắc kẹt, phát triển và phân nhánh bên trong nó, lan rộng khắp cơ thể, hấp thụ chất dinh dưỡng và cuối cùng giết chết nó. Một sự thích nghi ấn tượng hơn đối với sự săn mồi là vòng thắt được hình thành bởi một số loài nấm đất (Hình 30.6). Khi tuyến trùng (giun tròn nhỏ) có mặt trong đất, những loại nấm này tạo thành các vòng ba tế bào có đường kính vừa với một tuyến trùng. Tuyến trùng bò qua một trong những vòng này sẽ kích thích nấm, khiến các tế bào của vòng này sưng lên và bẫy sâu. Sợi nấm nhanh chóng xâm nhập và tiêu hóa nạn nhân kém may mắn. Nấm tương sinh tham gia vào các mối quan hệ có lợi cho cả hai đối tác. Một số mối quan hệ nhất định giữa nấm và các sinh vật khác có những hậu quả về mặt dinh dưỡng cho cả hai đối tác. Hai mối quan hệ thuộc loại này là cộng sinh (các đối tác sống gần gũi, liên lạc lâu dài với nhau) cũng như tương hỗ (mối quan hệ mang lại lợi ích cho cả hai đối tác; xem Phần 56.3).


(B)
Stoma
Spore
ngal spores germinate
the surface of the leaf
2 Elongat
stomat

30.2 Nấm tương tác với các sinh vật khác như thế nào? 613 Tuyến trùng Sợi nấm 20 giờ chiều 30.6 Nấm là động vật ăn thịt Tuyến trùng bị mắc kẹt bởi các vòng sợi nấm của loài nấm sống trong đất Arthrobotrys dactyloides. Địa y không phải là một sinh vật đơn lẻ mà là một mạng lưới gồm hai loài hoàn toàn khác nhau: một loại nấm và một vi sinh vật quang hợp. Cùng với nhau, các sinh vật cấu thành địa y có thể tồn tại trong một số môi trường khắc nghiệt nhất trên Trái đất. Ví dụ, quần thể sinh vật ở Nam Cực có số lượng địa y nhiều gấp trăm lần số lượng thực vật. Tương đối ít công việc thử nghiệm tập trung vào địa y, có lẽ vì chúng phát triển quá chậm - thường dưới 1 cm trong một năm. Có gần 30.000 "loài" được mô tả; địa y, mỗi địa y được gán tên cho thành phần nấm của nó. Những thành phần nấm này có thể chiếm tới 20% tổng số loài nấm. Hầu hết chúng là nấm túi (Ascomycota). Một số trong số chúng có thể phát triển độc lập mà không cần đối tác quang hợp, nhưng hầu hết chưa bao giờ được quan sát thấy trong tự nhiên ngoại trừ trong một hiệp hội địa y. Thành phần quang hợp của địa y thường là tảo xanh đơn bào, nhưng nó có thể là vi khuẩn lam, hoặc thậm chí có thể bao gồm cả hai. Địa y được tìm thấy ở tất cả các loại môi trường sống lộ thiên: trên vỏ cây, trên đất trống và trên đá trọc. Rêu tuần lộc (hoàn toàn không phải là rêu mà là địa y Cladonia subtenuis) bao phủ các khu vực rộng lớn ở Bắc Cực, cận Bắc Cực và các vùng phương bắc, nơi đây là một phần quan trọng trong chế độ ăn của tuần lộc và các động vật có vú lớn khác. Các dạng cơ thể của địa y được chia thành ba loại chính. Địa y vỏ (giống như vỏ) bám chặt vào chất nền của chúng (Hình 30. 7A). Địa y Foliose (lá) gắn lỏng lẻo và phát triển song song với chất nền (Hình 30. 7B) Địa y Fruticose phân nhánh cao và có thể mọc hướng lên trên như cây bụi hoặc treo thành sợi dài trên cành cây hoặc đá (Hình 30.7C). Mặt cắt ngang của một địa y lá điển hình cho thấy một vùng phía trên dày đặc của sợi nấm; một lớp vi khuẩn lam hoặc tảo quang hợp; một lớp sợi nấm lỏng lẻo; và cuối cùng là các sợi nấm thân rễ gắn cấu trúc vào chất nền của nó (Hình 30.8). Mạng lưới sợi nấm hấp thụ các chất dinh dưỡng khoáng cần thiết cho tế bào quang hợp và cũng giữ nước bền bỉ, cung cấp môi trường ẩm thích hợp. Nấm thu được carbon cố định từ các sản phẩm quang hợp của tế bào tảo hoặc vi khuẩn lam. Trong địa y, sợi nấm ép chặt vào tế bào quang hợp và đôi khi xâm nhập chúng mà không làm thủng màng sinh chất (tương tự như haustoria ở nấm ký sinh; xem Hình 30.5). Các tế bào quang hợp không chỉ sống sót sau sự xâm nhập này mà còn tiếp tục phát triển. Tế bào tảo trong địa y "rò rỉ" các sản phẩm quang hợp với tốc độ lớn hơn so với các tế bào tương tự tự phát triển và các tế bào quang hợp lấy từ địa y tự phát triển nhanh hơn so với khi liên kết với nấm.Trên cơ sở những quan sát này, chúng ta có thể coi nấm địa y là loài ký sinh trên các đối tác quang hợp của chúng. Tuy nhiên, ở nhiều nơi địa y phát triển, các tế bào quang hợp không thể tự phát triển được. Địa y có thể sinh sản đơn giản bằng cách phân mảnh cơ thể thực vật (thallus) hoặc bằng các cấu trúc chuyên biệt gọi là sored ia (sordium số ít). Soredia bao gồm một hoặc một vài tế bào quang hợp được bao bọc bởi sợi nấm. Chúng trở nên tách ra khỏi địa y, bị phân tán bởi các luồng không khí và khi đến một vị trí thuận lợi, chúng sẽ phát triển thành một loài Aspiccilia mới. Caloplaca sp. (B) Parmotrema sp. (C) Teloschistes exilis 30.7 Các dạng cơ thể của địa y Các dạng cơ thể của địa y được chia thành ba loại chính. (A) Hai loài địa y vỏ cứng đang phát triển cùng nhau trên bề mặt đá lộ thiên này. (B) Địa y Foliose có hình dạng lá. (C) Sự phát triển màu nâu và màu cam là "cây bụi"; địa y fruticose.

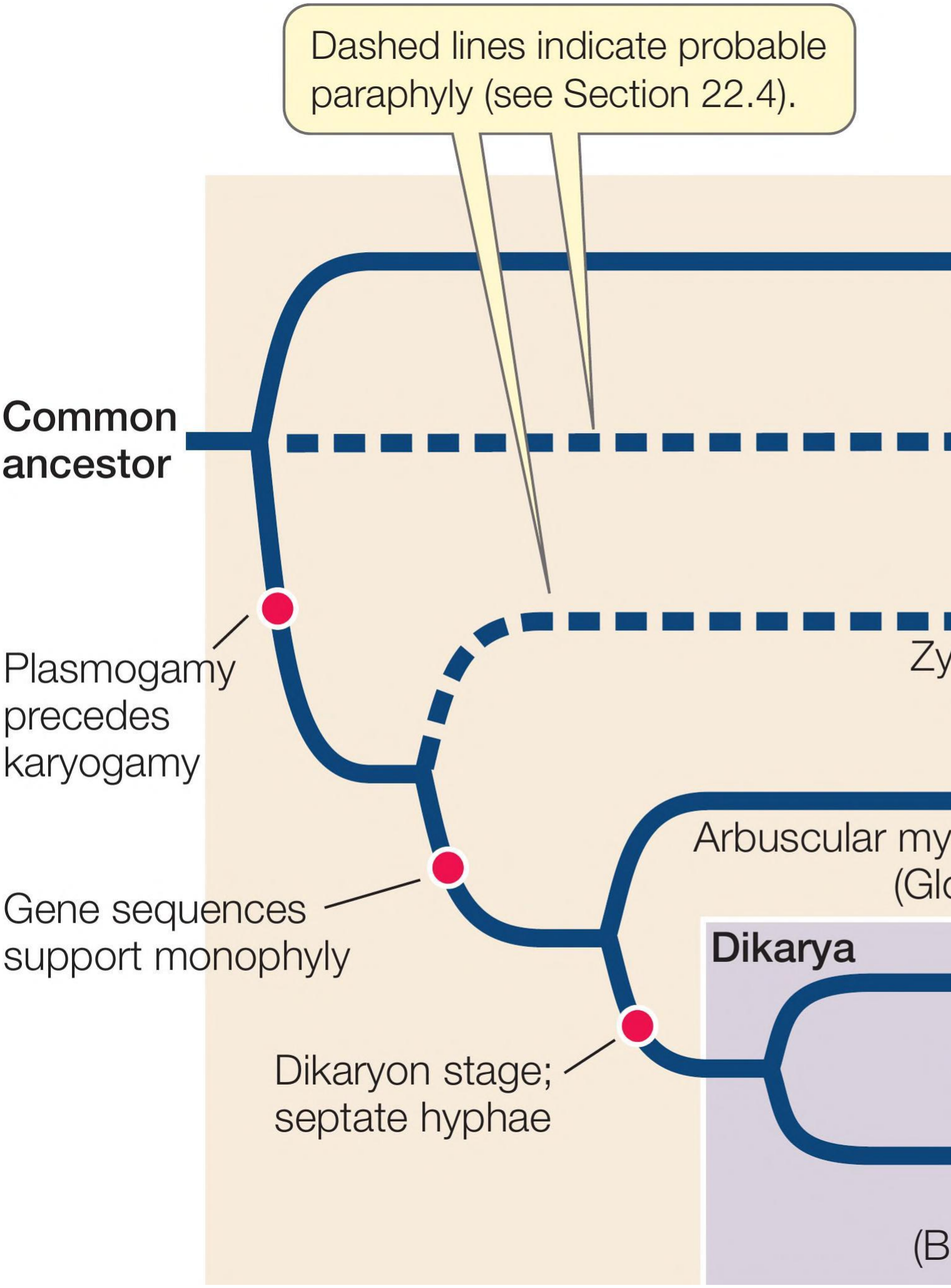


614 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm Lớp trên của sợi nấm Lớp tế bào quang hợp Lớp sợi nấm lỏng lẻo Mức độ sợi nấm thấp hơn Soredia tách ra khỏi địa y gốc và di chuyển theo dòng không khí, hình thành địa y mới khi chúng định cư trong môi trường thích hợp. Một soredium bao gồm một hoặc một vài tế bào quang hợp được bao quanh bởi sợi nấm. 30.8 Giải phẫu địa y Mặt cắt ngang cho thấy các lớp của địa y dạng lá và sự giải phóng vết loét. địa y thallus. Ngoài ra, đối tác nấm có thể trải qua chu kỳ sinh sản hữu tính, tạo ra các bào tử đơn bội. Tuy nhiên, khi những bào tử này được thải ra, chúng sẽ phân tán một mình, không có đối tác quang hợp đi cùng. Địa y thường là những thực dân đầu tiên trên những vùng đá trọc mới. Chúng nhận được hầu hết các khoáng chất dinh dưỡng cần thiết từ không khí và nước mưa, được bổ sung thêm các khoáng chất hấp thụ từ bụi. Địa y bắt đầu phát triển ngay sau cơn mưa vì nó bắt đầu khô. Khi phát triển, địa y hơi axit hóa môi trường của nó và độ axit này góp phần làm chậm quá trình phân hủy đá, bước đầu trong quá trình hình thành đất. Khi khô hơn nữa, quá trình quang hợp của địa y sẽ ngừng lại. Hàm lượng nước của địa y có thể giảm xuống dưới 10% trọng lượng khô của nó, tại thời điểm đó nó trở nên không nhạy cảm với nhiệt

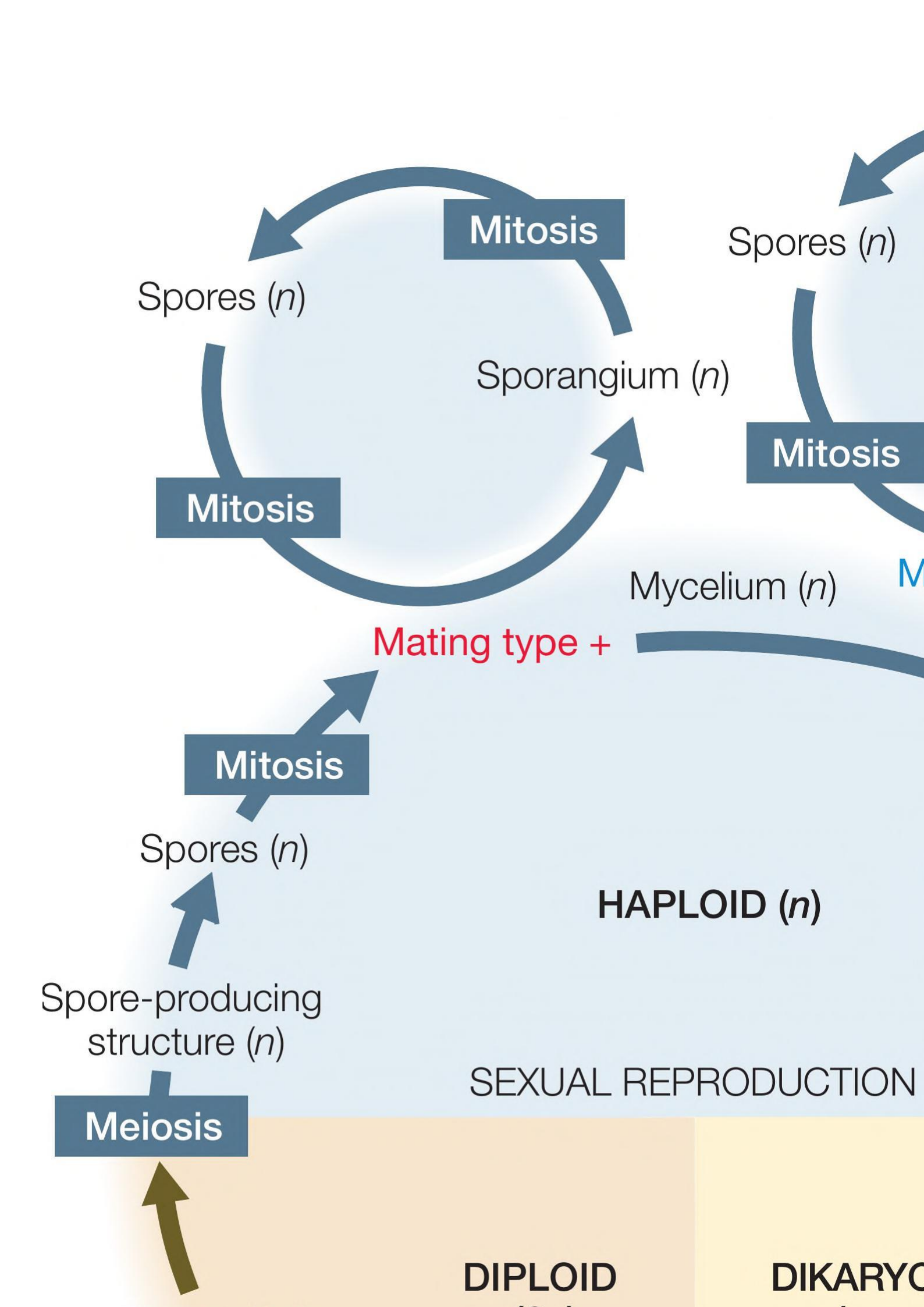
độ khắc nghiệt. là hai loại mycorrhizae, được phân biệt bằng việc sợi nấm có xâm nhập vào thành tế bào thực vật hay không. Ở nấm ngoài rễ, nấm quấn quanh rễ và khối lượng của nó thường lớn bằng khối lượng của rễ (Hình 30.9A). Sợi nấm quấn quanh từng tế bào riêng lẻ ở rễ nhưng không xuyên qua thành tế bào. Một mạng lưới sợi nấm rộng lớn xâm nhập vào đất ở khu vực xung quanh rễ, do đó có tới 25% thể tích đất gần rễ có thể là sợi nấm. Các sợi nấm bám vào rễ làm tăng diện tích bề mặt để hấp thụ nước và khoáng chất, đồng thời khối lượng sợi nấm trong đất hoạt động giống như một miếng bọt biển để giữ nước ở vùng lân cận rễ. Rễ bị nhiễm bệnh ngắn, sưng tấy, hình chùy và thiếu lông rễ. Sợi nấm của mycorrhizae arbuscular xâm nhập vào rễ và xâm nhập vào thành tế bào của tế bào rễ, hình thành các cấu trúc dạng arbuscular (giống như cây) bên trong thành tế bào nhưng bên ngoài màng sinh chất. Những cấu trúc này, giống như haustoria của nấm ký sinh và các vùng tiếp xúc của sợi nấm và tế bào quang hợp ở địa y, trở thành nơi trao đổi chính giữa thực vật và nấm (Hình 30.9B). Giống như ở nấm ngoài hành tinh, nấm tạo thành một mạng lưới sợi nấm rộng lớn dẫn từ bề mặt rễ vào đất xung quanh. Hiệp hội mycorrhizal rất quan trọng đối với cả hai đối tác. Nấm thu được các hợp chất hữu cơ cần thiết, chẳng hạn như đường và axit amin, từ thực vật. Đổi lại, nấm nhờ tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích cao và khả năng xâm nhập vào cấu trúc mịn của đất,làm tăng đáng kể khả năng hấp thụ nước và khoáng chất của cây (đặc biệt là phốt pho). Loại nấm này cũng có thể cung cấp cho cây một số hormone tăng trưởng nhất định và có thể bảo vệ cây khỏi sự tấn công của các vi sinh vật gây bệnh. Những cây có nấm rễ cộng sinh hoạt động thường có màu xanh đậm hơn, tốc độ tăng trưởng cao hơn và có thể chống chịu hạn hán và nhiệt độ khắc nghiệt tốt hơn những cây cùng loài có ít sự phát triển của nấm rễ. Những nỗ lực đưa một số loài thực vật đến các khu vực mới đã thất bại MYCORRHIZAE Nhiều loài thực vật có mạch phụ thuộc vào mối quan hệ cộng sinh với nấm. Mối liên hệ cổ xưa giữa thực vật và nấm này rất quan trọng đối với việc thực vật khai thác thành công môi trường trên cạn. Nếu không được hỗ trợ, lông rễ của nhiều loại cây thường không hấp thụ đủ nước hoặc khoáng chất để duy trì sự phát triển của chúng. Tuy nhiên, rễ của những cây như vậy thường bị nhiễm nấm, hình thành nên một tổ hợp gọi là mycorrhiza. (Chúng tôi sẽ mô tả chi tiết quá trình lây nhiễm ở Phần 36.4.) Có 30.9 Hiệp hội nấm rễ (A) Nấm ngoài rễ quấn quanh rễ cây, làm tăng diện tích hấp thụ nước và khoáng chất. (B) Sợi nấm rễ nấm arbuscular lây nhiễm vào bên trong rễ và xâm nhập vào thành tế bào rễ, phân nhánh bên trong tế bào và hình thành cấu trúc dạng cây, gọi là arbuscule. (Tế bào chất của tế bào đã được loại bỏ để hình dung rõ hơn về cây thân thảo.) (A) Sợi nấm của nấm Pisolithus tinctorius bao phủ một rễ bạch đàn. I _ _ _ J (B) Arbuscule của Glomus rêuseae 5 giờ chiều Thành tế bào rễ) (A) Sợi nấm Pisolithus tinctorius bao phủ rễ bạch đàn. I _ _ _ J (B) Arbuscule của Glomus rêuseae 5 giờ chiều Thành tế bào rễ) (A) Sợi nấm Pisolithus tinctorius bao phủ rễ bạch đàn. I _ _ _ J (B) Arbuscule của Glomus rêuseae 5 giờ chiều Thành tế bào rễ

30.3 Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử sống? 615 cho đến khi cung cấp một ít đất từ khu vực bản địa (có lẽ có chứa loại nấm cần thiết để hình thành nấm rễ). Những cây không có nấm ngoài rễ sẽ không phát triển tốt trong điều kiện thiếu nguồn dinh dưỡng và nước dồi dào, vì vậy sức khỏe của các khu rừng của chúng ta phụ thuộc vào sự hiện diện của nấm ngoài rễ. Nhiều loại cây nông nghiệp yêu cầu cấy vào hạt giống loại nấm rễ cộng sinh thích hợp trước khi trồng. Nếu không có những loại nấm này, cây trồng khó có thể phát triển tốt, hoặc trong một số trường hợp không thể phát triển tốt. Một số loài thực vật sống trong môi trường nghèo nitơ, chẳng hạn như bụi nam việt quất và hoa lan, luôn có nấm rễ. Hạt phong lan sẽ không nảy mầm trong tự nhiên trừ khi chúng đã bị nhiễm loại nấm hình thành nên mycorrhizae của chúng. Những cây thiếu chất diệp lục luôn có mycorrhizae, chúng thường có chung với rễ của những cây xanh, quang hợp. Trên thực tế, những cây không có chất diệp lục này đang ăn những cây xanh gần đó, sử dụng nấm làm cầu nối. Nấm nội sinh bảo vệ một số thực vật khỏi mầm bệnh, động vật ăn cỏ và căng thẳng. Trong rừng mưa nhiệt đới, 10.000 bào tử nấm trở lên có thể đậu trên một chiếc lá mỗi ngày. Một số là mầm bệnh thực vật, một số hoàn toàn không ảnh hưởng đến cây và một số xâm nhập vào cây một cách có lợi. Nấm sống trong các bộ phận trên mặt đất của thực vật mà không gây ra các triệu chứng có hại rõ ràng được gọi là nấm nội sinh. Nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng nấm nội sinh có nhiều trong thực vật ở tất cả các môi trường trên cạn. Trong số các loại cỏ, những thực vật riêng lẻ có nấm nội sinh có khả năng kháng lại mầm bệnh cũng như côn trùng và động vật ăn cỏ có vú tốt hơn so với những thực vật không có nội sinh. Nấm sản sinh ra các alcaloid (hợp chất chứa nitơ) gây độc cho động vật. Các ancaloit không gây hại cho cây chủ; trên thực tế, một số loài

thực vật có thể tự sản xuất ra các ancaloit (chẳng hạn như nicotin). Các alcaloid của nấm cũng làm tăng khả năng của cỏ chống lại các loại áp lực khác nhau, bao gồm hạn hán (thiếu nước) và đất mặn. Sức đề kháng như vậy rất hữu ích trong nông nghiệp. Vai trò, nếu có, của nấm nội sinh ở hầu hết các cây lá rộng vẫn chưa rõ ràng. Chúng có thể mang lại sự bảo vệ chống lại mầm bệnh hoặc có thể chỉ đơn giản là chiếm không gian trong lá mà không mang lại bất kỳ lợi ích nào nhưng cũng không gây hại. Trên thực tế, lợi ích có thể chỉ dành cho nấm. RECAP Nấm tương tác với các sinh vật khác theo nhiều cách, cả có hại và có lợi. Nấm saprobic đóng vai trò quan trọng trong việc tái chế các nguyên tố cần thiết cho sinh vật sống. Địa y là mối liên hệ tương hỗ của nấm với tảo hoặc vi khuẩn lam. Mycorrhizae là hiệp hội của nấm và rễ cây; chúng rất cần thiết cho sự sống còn của hầu hết các loài thực vật. â€¢ Vai trò của nấm trong chu trình carbon của Trái đất là gì? Xem trang. 611 – Hãy mô tả bản chất và lợi ích của sự kết hợp với địa y. Xem trang 613-614 và Hình 30.8 â€¢ Tại sao cây trồng phát triển tốt hơn khi có nấm rễ cộng sinh? Xem trang 614-615 và Hình 30.9 Trước khi các kỹ thuật phân tử làm rõ mối quan hệ phát sinh loài của chúng, một tiêu chí được sử dụng để phân loại nấm vào các nhóm phân loại là bản chất của vòng đời của chúng - bao gồm cả các loại cấu trúc đậu quả mà chúng tạo ra. Phần tiếp theo sẽ xem xét kỹ hơn về vòng đời của sáu nhóm nấm chính. Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử cuộc sống? Các nhóm nấm chính ban đầu được phân biệt bởi cấu trúc và quá trình sinh sản hữu tính và ở mức độ thấp hơn bởi những khác biệt về hình thái khác. Mặc dù vòng đời của nấm thậm chí còn đa dạng hơn những gì chúng ta từng nhận ra, nhưng các loại vòng đời cụ thể thường đặc trưng cho sáu nhóm nấm chính: microsporidia, chytrid, nấm zygospore (Zygomycota), nấm rễ cộng sinh (Glomeromycota), nấm túi (Ascomycota), và nấm câu lạc bộ (Basidiomycota). Hình 30.1 0 biểu đồ các mối quan hệ tiến hóa của các nhóm này theo cách hiểu ngày nay của chúng. Các chytrid và nấm bào tử hợp tử có thể không đại diện cho các nhóm đơn ngành, vì chúng bao gồm một số dòng họ có quan hệ họ hàng xa nhưng vẫn giữ được một số đặc điểm tổ tiên. Các nhánh 30.10 A Phylogeny của Fungi Microsporidia là những loại nấm ký sinh giảm, có mối quan hệ giữa các loại nấm không chắc chắn. Chúng có thể là nhóm chị em của hầu hết các loại nấm khác, hoặc chúng có thể có quan hệ gần gũi hơn với các nhóm nấm chytrid hoặc nấm bào tử hợp tử cụ thể. Các nhánh 30.10 A Phylogeny của Fungi Microsporidia là những loại nấm ký sinh giảm, có mối quan hệ giữa các loại nấm không chắc chắn. Chúng có thể là nhóm chị em của hầu hết các loại nấm khác, hoặc chúng có thể có quan hệ gần gũi hơn với các nhóm nấm chytrid hoặc nấm bào tử hợp tử cụ thể. Các đường đứt nét chỉ ra rằng nấm chytrid và nấm hợp tử được cho là cận ngành; mối quan hệ dòng họ trong hai nhóm không chính thức này (xem Bảng 30.1) vẫn chưa được giải quyết rõ ràng. Nấm túi và nấm câu lạc bộ cùng nhau tạo thành nhánh Dikarya. Đi tới Hoạt động 30.1 Đời sống phát sinh nấm 0e.com/ac30.1vì mỗi nhóm bao gồm một số dòng dõi có quan hệ họ hàng xa nhưng vẫn giữ được một số đặc điểm của tổ tiên. Các nhánh 30.10 A Phylogeny của Fungi Microsporidia là những loại nấm ký sinh giảm, có mối quan hệ giữa các loại nấm không chắc chắn. Chúng có thể là nhóm chị em của hầu hết các loại nấm khác, hoặc chúng có thể có quan hệ gần gũi hơn với các nhóm nấm chytrid hoặc nấm bào tử hợp tử cụ thể. Các đường đứt nét chỉ ra rằng nấm chytrid và nấm hợp tử được cho là cận ngành; mối quan hệ dòng họ trong hai nhóm không chính thức này (xem Bảng 30.1) vẫn chưa được giải quyết rõ ràng. Nấm túi và nấm câu lạc bộ cùng nhau tạo thành nhánh Dikarya. Đi tới Hoạt động 30.1 Đời sống phát sinh nấm 0e.com/ac30.1vì mỗi nhóm bao gồm một số dòng dõi có quan hệ họ hàng xa nhưng vẫn giữ được một số đặc điểm của tổ tiên. Các nhánh 30.10 A Phylogeny của Fungi Microsporidia là những loại nấm ký sinh giảm, có mối quan hệ giữa các loại nấm không chắc chắn. Chúng có thể là nhóm chị em của hầu hết các loại nấm khác, hoặc chúng có thể có quan hệ gần gũi hơn với các nhóm nấm chytrid hoặc nấm bào tử hợp tử cụ thể. Các đường đứt nét chỉ ra rằng nấm chytrid và nấm hợp tử được cho là cận ngành; mối quan hệ dòng họ trong hai nhóm không chính thức này (xem Bảng 30.1) vẫn chưa được giải quyết rõ ràng. Nấm túi và nấm câu lạc bộ cùng nhau tạo thành nhánh Dikarya. Đi tới Hoạt động 30.1 Đời sống phát sinh nấm 0e.com/ac30.1


Dashed lines indicate probable paraphyly (see Section 22.4).
Common ancestor
Plasmogamy precedes karyogamy
Zy
Arbuscular my
(Gl
Gene sequences support monophyly
Dikarya
Dikaryon stage; septate hyphae
(B

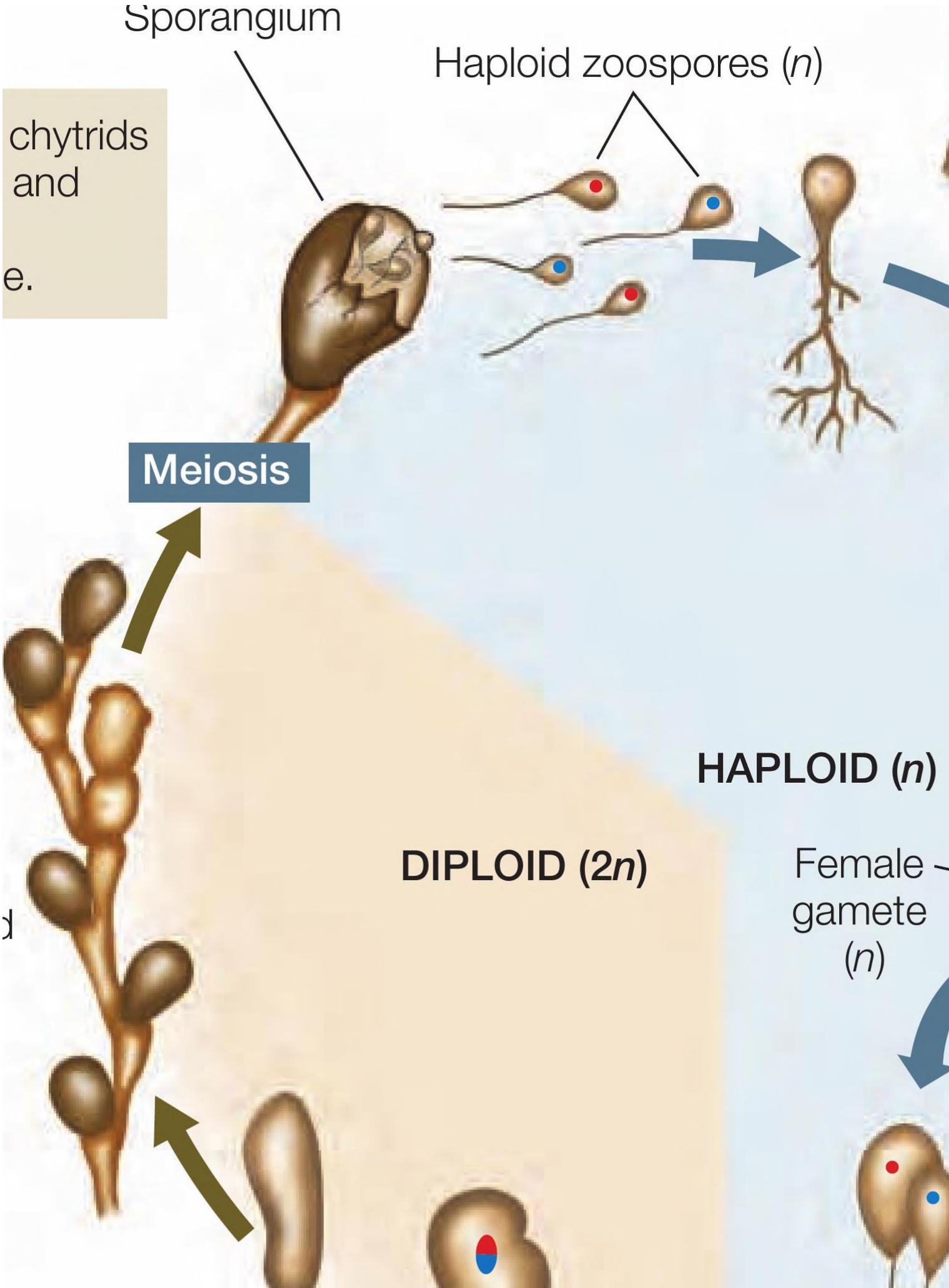
616 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm BẢNG 30.1 Phân loại nhóm nấm Tên thường gọi Đặc điểm Microsporidia Microsporidia Ký sinh trùng nội bào ở động vật; giảm đi rất nhiều, trong số những sinh vật nhân chuẩn nhỏ nhất được biết đến; ống cực dùng để lây nhiễm vào vật chủ Chytrids (cận ngành)9 Chytridiomycota Neocallimastigomycota Blastocladiomycota Chytrids Chủ yếu sống dưới nước và hiển vi; động bào tử và giao tử có tiên mao Zygomycota (cận ngành)3 Entomophthoromycotina Kickxellomycotina Mucoromycotina Zoopagomycotina Nấm Zygospore Cấu trúc sinh sản là hợp tử đơn bào có nhiều nhân lưỡng bội; sợi nấm cùng tế bào; không có quả thể thịt quả Glomeromycota Nấm rễ cộng sinh dạng arbuscular Hình thành nấm rễ cộng sinh dạng arbuscular trong rễ cây; chỉ có sinh sản vô tính là được biết đến Nấm Ascomycota Sac Cấu trúc giống như túi sinh sản hữu tính được gọi là ascus, chứa bào tử đơn bội; sợi nấm vách ngăn; dikaryon Basidiomycota Club Nấm Cấu trúc sinh sản hữu tính là một basidium, một tế bào phồng lên ở đầu của một sợi nấm chuyên biệt hỗ trợ các bào tử đảm đơn bội; sợi nấm vách ngăn; dikaryon aCác nhóm được đặt tên chính thức trong chytrid và Zygomycota đều được cho là đơn ngành, nhưng mối quan hệ của chúng với nhau (và với microsporidia) vẫn chưa được giải quyết rõ ràng. được cho là đơn ngành trong hai nhóm không chính thức này được liệt kê trong Bảng 30.1 . Bằng chứng gần đây từ các phân tích DNA đã xác định vị trí của microsporidia trong số các loại nấm, khả năng là cận ngành của nấm chytrid và nấm zygospore, sự độc lập của nấm rễ cộng sinh với các nhóm nấm khác, và sự đơn ngành của nấm túi và nấm câu lạc bộ. Nấm sinh sản cả hữu tính và vô tính Cả sinh sản vô tính và hữu tính đều xảy ra ở nấm (Hình 30.11). Sinh sản vô tính có nhiều hình thức: â € ¢ Sản xuất (thường) các bào tử đơn bội bên trong bào tử. â € ¢ Sản xuất các bào tử đơn bội (không được bao bọc trong bào tử) ở đầu sợi nấm; những bào tử như vậy được gọi là conidia (tiếng Hy Lạp konis, "bụi") - Sự phân chia tế bào của nấm đơn bào - hoặc là sự phân chia tương đối bằng nhau của một tế bào thành hai (phân hạch) hoặc sự phân chia không đối xứng trong đó một tế bào con nhỏ hơn được tạo ra (nảy chồi) â € ¢ Sự đứt gãy đơn giản của sợi nấm Sinh sản hữu tính rất hiếm (hoặc thậm chí chưa được biết đến) ở một số nhóm nấm nhưng lại phổ biến ở những nhóm nấm khác. Sinh sản hữu tính có thể không xảy ra ở một số loài hoặc có thể xảy ra hiếm đến mức các nhà nghiên cứu nấm học chưa bao giờ quan sát được. Các loài không quan sát thấy giai đoạn sinh dục đã từng được xếp vào một nhóm phân loại riêng biệt vì kiến thức về vòng đời hữu tính được coi là cần thiết để phân loại nấm. Tuy nhiên, hiện nay những loài này có thể có quan hệ họ hàng với các loài nấm khác thông qua việc phân tích trình tự DNA của chúng. Sinh sản vô tính \ _ Karyogamy (sự hợp nhất của hạt nhân) Sợi nấm dikaryotic (n + n) 30.11 Một vòng đời nấm tổng quát Các điều kiện môi trường có thể quyết định phương thức sinh sản nào - hữu tính hay vô tính - diễn ra tại một thời điểm nhất định.


Mitosis
Spores (n)
Sporangium (n)
Mitosis
Spores (n)
Mitosis
Mycelium (n)
Mating type +
Mitosis
Spores (n)
HAPLOID (n)
Spore-producing structure (n)
SEXUAL REPRODUCTION
Meiosis
DIPLOID
DIKARYO

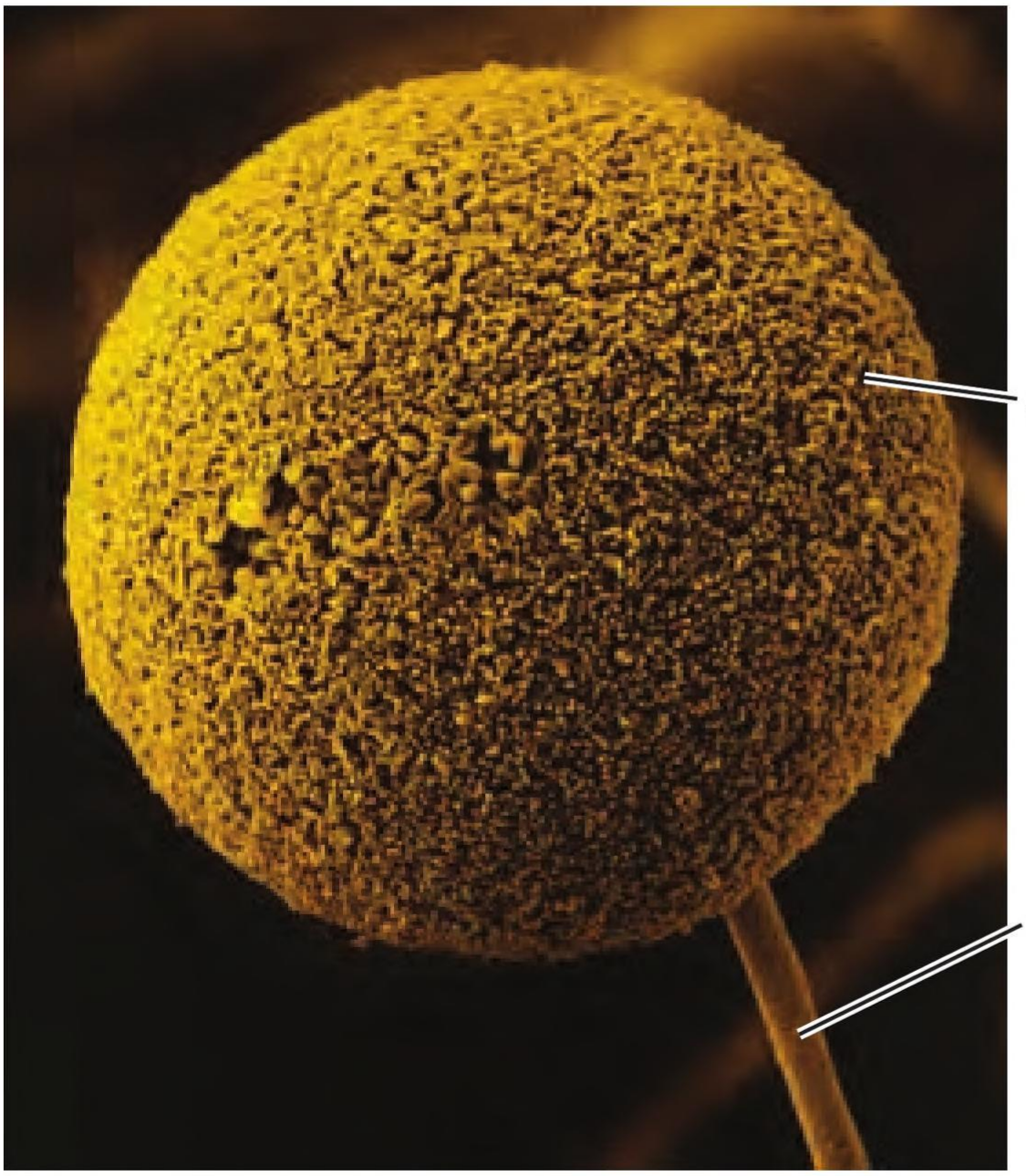
30.3 Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử sống? 617 Sinh sản hữu tính ở hầu hết các loại nấm có một đặc điểm thú vị: Không có sự phân biệt về hình thái giữa cấu trúc con cái và con đực, hoặc giữa cá thể con cái và con đực, ở hầu hết các nhóm nấm. Đúng hơn là có sự phân biệt được xác định về mặt di truyền giữa hai hoặc nhiều kiểu giao phối. Các cá thể cùng kiểu giao phối không thể giao phối với nhau, nhưng chúng có thể giao phối với các cá thể thuộc kiểu giao phối khác trong cùng loài, do đó tránh được hiện tượng tự thụ tinh. Các cá thể thuộc các kiểu giao phối khác nhau khác nhau về mặt di truyền nhưng thường không thể phân biệt được về mặt sinh lý và thị giác. Microsporidia có tính khử cao, nấm ký sinh Microsporidia là loại nấm ký sinh đơn bào. Chúng là một trong những sinh vật nhân chuẩn nhỏ nhất được biết đến, với các bào tử lây nhiễm có đường kính chỉ từ 1 đến 40 micromet (pm). Khoảng 1.500 loài đã được mô tả, nhưng nhiều loài khác được cho là còn tồn tại. Mối quan hệ của chúng giữa các sinh vật nhân chuẩn đã khiến các nhà sinh vật học bối rối trong nhiều thập kỷ. Microsporidia thiếu ty thể thực sự, mặc dù chúng có cấu trúc thu nhỏ, được gọi là ty thể, có nguồn gốc từ ty thể. Tuy nhiên, không giống như ty thể, ty thể không chứa DNA; bộ gen của ty thể đã được chuyển hoàn toàn vào nhân. Bởi vì microsporidia thiếu ty thể nên ban đầu các nhà sinh học nghi ngờ rằng chúng đại diện cho một dòng sinh vật nhân chuẩn sớm đã phân tách trước sự kiện nội cộng sinh mà từ đó ty thể tiến hóa. Tuy nhiên, sự hiện diện của ty thể cho thấy giả thuyết này không chính xác. Phân tích trình tự DNA, cùng với thực tế là thành tế bào của chúng có chứa chitin, đã xác nhận rằng microsporidia trên thực tế là những loại nấm ký sinh, có tính khử cao, mặc dù vị trí chính xác của chúng trong các dòng nấm vẫn đang được nghiên cứu. Microsporidia là ký sinh trùng nội bào bắt buộc của động vật, đặc biệt là côn trùng, động vật giáp xác và cá. Một số loài được biết là lây nhiễm sang động vật có vú, bao gồm cả con người. Hầu hết các trường hợp nhiễm microsporidia đều gây ra bệnh mãn tính ở vật chủ, với các tác động bao gồm giảm cân, giảm khả năng sinh sản và rút ngắn tuổi thọ. Tế bào chủ bị xâm nhập bởi một ống cực phát triển từ bào tử microsporidian. Chức năng của ống cực là tiêm nội dung của bào tử, chất bào tử vào vật chủ (Hình 30.1 2). Bào tử nhân lên trong tế bào chủ và tạo ra các bào tử lây nhiễm mới. Vòng đời của một số loài rất phức tạp và liên quan đến nhiều vật chủ, trong khi các loài khác lây nhiễm vào một vật chủ duy nhất. Ở một số loài côn trùng, microsporidia ký sinh được truyền theo chiều dọc (tức là từ bố mẹ sang con cái). Sinh sản được cho là hoàn toàn vô tính ở một số loài microsporidians, nhưng nó bao gồm các chu kỳ sinh sản và sinh sản chưa được hiểu rõ ở các loài khác. Hầu hết các chytrid đều sống dưới nước. Các chytrid (Hình 30.13) bao gồm một số dòng vi sinh vật thủy sinh riêng biệt từng được phân loại cùng với sinh vật nguyên sinh. Tuy nhiên,bằng chứng hình thái học (tế bào Tubulinosema ratisbonensis 20 giờ chiều 30.12 Sự xâm lấn của Microsporidia Các bào tử của microsporidia phát triển thành các ống cực chuyển nội dung của bào tử vào tế bào vật chủ. Loài được minh họa ở đây lây nhiễm cho nhiều động vật, kể cả con người. các bức tường bao gồm chủ yếu là chitin) và bằng chứng phân tử hỗ trợ việc phân loại chytrid là nấm phân kỳ sớm. Trong cuốn sách này chúng tôi sử dụng thuật ngữ "chytrid" để chỉ cả ba nhánh được đặt tên chính thức được liệt kê dưới dạng chytrid trong Bảng 30.1, nhưng một số nhà nấm học sử dụng thuật ngữ này để chỉ một trong những nhánh đó, Chytridiomycota. Có ít hơn 1.000 loài được mô tả trong số ba nhóm chytrid. Chytrid sinh sản cả hữu tính và vô tính. Giống như động vật, chytrid sinh sản hữu tính có giao tử có roi. Việc duy trì đặc điểm này phản ánh môi trường nước nơi nấm phát triển đầu tiên. Chytrid là loại nấm duy nhất bao gồm các loài có roi ở bất kỳ giai đoạn nào của vòng đời. Cả bào tử (được gọi là động bào tử) và giao tử đều được gắn roi (Hình 30.1 4A). Sự xen kẽ giữa các thế hệ đơn bội đa bào (n) và lưỡng bội đa bào (2 n) tồn tại ở thực vật và một số nhóm nguyên sinh vật nhất định cũng được thấy ở nhiều loại nấm. Đối với các nhóm nấm không phải là chytrid, chu kỳ này khác với hệ thống thông thường được gọi là "xen kẽ các thế hệ". (xem Hình 28.6) trong đó Chytriomyces hyalinus 1 25 pm ' 30.13 Một Chytrid Thân rễ phân nhánh mọc ra từ bào tử của một chytrid trưởng thành.6) trong đó Chytriomyces hyalinus 1 25 chiều ' 30.13 Một Chytrid Thân rễ phân nhánh mọc ra từ bào tử của một chytrid trưởng thành.6) trong đó Chytriomyces hyalinus 1 25 chiều ' 30.13 Một Chytrid Thân rễ phân nhánh mọc ra từ bào tử của một chytrid trưởng thành.

618 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm (A) Chytrids bào tử Không giống như các loại nấm khác, một số chytrid tạo ra giao tử đực và cái có roi từ giai đoạn đơn bội đa bào. Chytrid lưỡng bội đa bào (2 n) Allomyces sp. 30 giờ chiều (B) Nấm Zygospore (Zygomycota) Hợp tử đơn bào là tế bào lưỡng bội duy nhất trong vòng đời của nấm hợp tử. Sợi nấm thuộc loại giao phối Sợi nấm của + loại giao phối Plasmogamy

Rhizopus stolonifer Sau khi các tế bào xung quanh sợi nấm chết đi, sợi nấm đơn bào không hoạt động này ' giai đoạn có nhiều nhân lưỡng bội, được gọi là bào tử hợp tử. 30.14 Vòng đời hữu tính của nấm Chytrid và nấm Zygospore (A) Chytrid là loại nấm duy nhất có roi ở bất kỳ giai đoạn nào của vòng đời. (B) Bào tử hợp tử đơn bào, chứa nhiều nhân lưỡng bội, là cấu trúc nghỉ duy nhất của nấm hợp tử. Nhiều hạt nhân lưỡng bội hình thành trong hợp tử. Zygosporangium sJl ^ Karyogamy


Sporangium
Haploid zoospores (n)
chytrids
and
e.
Meiosis
HAPLOID (n)
DIPLOID (2n)
Female
gamete
(n)

ingle-celled zygospore is
ly diploid cell in the life
of zygospore fungi.

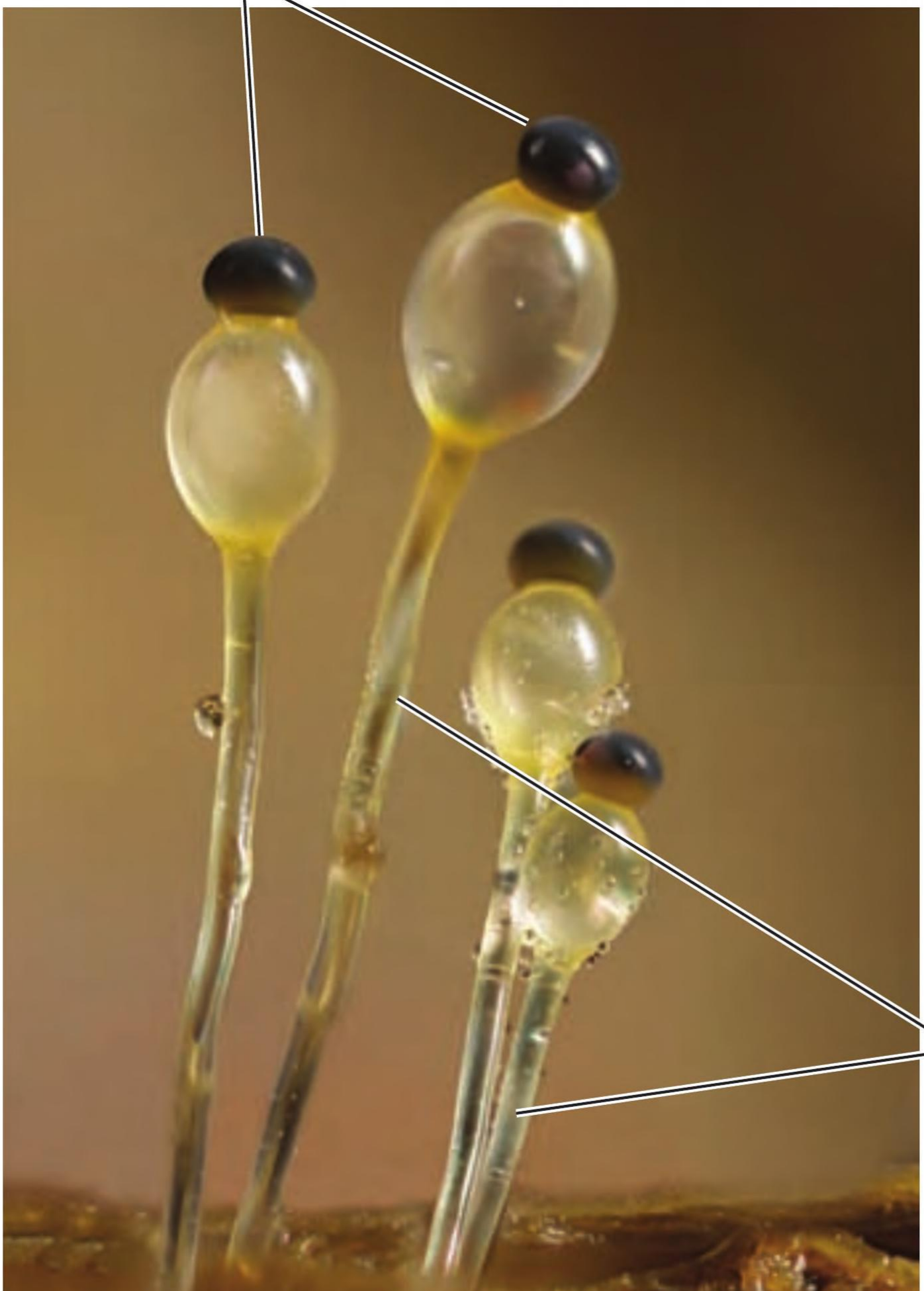


Rhizopus stolonifer

25 µm

30.3 Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử sống? 619, các giai đoạn đơn bội đa bào không tạo ra các giao tử đực và cái chuyên biệt độc lập với sợi nấm. Thay vào đó, ở hầu hết các loại nấm, các tế bào của sợi nấm đơn bội từ các kiểu giao phối khác nhau (trong đó có thể có nhiều hơn hai) hợp nhất để tạo thành giai đoạn lưỡng bội. Nhưng ở các chytrid sinh sản hữu tính, giai đoạn đơn bội đa bào tạo ra các giao tử đực và cái độc lập, cả hai đều ở dạng roi (xem Hình 30.14A). Giao tử đực được phân biệt với giao tử cái ở kích thước nhỏ hơn; mặt khác hai loại giao tử có hình dạng rất giống nhau. Các chytrid rất đa dạng về hình dạng; một số là đơn bào, một số khác có rhizoids, và một số khác nữa có sợi nấm coenocytic. Chúng có thể ký sinh (trên các sinh vật như tảo, ấu trùng muỗi, tuyến trùng và động vật lưỡng cư) hoặc hoại sinh. Một số có mối quan hệ tương hỗ phức tạp với các động vật lên men ruột trước như gia súc và hươu. Nhiều loài chytrid sống ở môi trường nước ngọt hoặc đất ẩm, nhưng một số sống ở biển. Một số vòng đời của nấm r. có tính năng kết hợp riêng biệt của -I, . , tế bào chất và nhân V./ Y Ascomycota | Hầu hết các thành viên của bốn nhóm nấm còn lại đều được thử nghiệm terres- ^ BasidiomycotaJ. Nấm trên cạn tuy phát triển ở những nơi ẩm ướt nhưng không có giao tử di động và không phóng giao tử ra môi trường nên không cần nước lỏng để thụ tinh. Thay vào đó, tế bào chất của hai cá thể thuộc các kiểu giao phối khác nhau kết hợp với nhau (một quá trình gọi là giao hợp chất) trước khi nhân của chúng hợp nhất (một quá trình gọi là karyogamy; xem Hình 30.11). Các loài nấm hữu tính trên cạn bao gồm một số loại nấm hợp tử, nấm túi và nấm câu lạc bộ. Nấm Zygospore sinh sản hữu tính khi các sợi nấm liền kề của hai loại giao phối khác nhau giải phóng các tín hiệu hóa học khiến chúng phát triển về phía nhau. Những sợi nấm này tạo ra giao tử, là những tế bào chuyên biệt để sinh sản được giữ lại như một phần của sợi nấm. Trong giao tử, nhân sao chép mà không phân chia tế bào, dẫn đến nhiều nhân đơn bội ở cả hai giao tử. Hai giao tử sau đó hợp nhất để tạo thành hợp tử chứa nhiều nhân đơn bội của mỗi kiểu giao phối (Hình 30.1 4B). Các hạt nhân đơn bội thuộc các kiểu giao phối khác nhau sau đó kết hợp với nhau để tạo thành nhiều hạt nhân lưỡng bội trong hợp tử. Một thành tế bào dày, nhiều lớp hình thành xung quanh hợp tử để tạo thành giai đoạn nghỉ ngơi được bảo vệ tốt và có thể không hoạt động trong nhiều tháng. Trong điều kiện môi trường khắc nghiệt, giai đoạn nghỉ ngơi này có thể là tế bào duy nhất tồn tại khi các tế bào xung quanh sợi nấm chết đi. Ở giai đoạn này, tế bào sống sót duy nhất được gọi là bào tử hợp tử, đây là cơ sở cho tên gọi của nấm bào tử hợp tử. Khi điều kiện môi trường được cải thiện, các nhân trong bào tử hợp tử trải qua quá trình phân bào và một hoặc nhiều bào tử có cuống nảy mầm, mỗi bào tử mang một bào tử. Mỗi bào tử chứa các sản phẩm của quá trình giảm phân: các hạt nhân đơn bội được tích hợp vào bào tử.Những bào tử này phân tán và nảy mầm để tạo thành một thế hệ sợi nấm đơn bội mới. Nấm hợp tử bao gồm bốn dòng nấm trên cạn chính sống trên đất dưới dạng hoại sinh, ký sinh trùng côn trùng và nhện, hoặc là sinh vật tương hỗ của các loại nấm và động vật không xương sống khác. Chúng không tạo ra tế bào có tiên mao và chỉ có một tế bào lưỡng bội - bào tử hợp tử - xuất hiện trong toàn bộ vòng đời. Pilobolus sp. 150 chiều 30:15 Nấm Zygospore Sản xuất bào tử Những cấu trúc trong suốt này là bào tử được tạo ra bởi một loại nấm hợp tử phát triển trên phân động vật đang phân hủy. Các túi bào tử phát triển về phía có ánh sáng và kết thúc thành các túi bào tử nhỏ mà các túi bào tử có cuống có thể phóng ra xa tới 2 mét. Động vật ăn bào tử và sau đó phát tán bào tử trong phân của chúng. si Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 30.1 Vòng đời của nấm Zygospore Lifel 0e.com/at30.1 sợi nấm là coenocytic. Những loài này không tạo thành cấu trúc quả thịt; đúng hơn, các sợi nấm lan rộng theo mô hình xuyên tâm từ bào tử, với các tế bào bào tử có cuống thỉnh thoảng vươn lên không trung (Hình 30.1 5). Hơn 1.000 loài nấm hợp tử đã được mô tả. Một loài bạn có thể đã thấy là Rhizopus stolonifer, loài mốc bánh mì đen. Rhizopus tạo ra nhiều bào tử có cuống, mỗi bào tử mang một bào tử chứa hàng trăm bào tử nhỏ (xem Hình 30.14B). Zygomycota | Tyr-Mnanm % ^^^~Asco mycota] Basidiomycota | Nấm rễ cộng sinh hình thành cộng sinh với thực vật Nấm rễ cộng sinh (Glomeromycota) là loại nấm sống trên cạn liên kết với rễ cây theo mối quan hệ cộng sinh, tương hỗ (xem Hình 30.9B). Ít hơn 200 loài đã được mô tả, nhưng 80 đến 90 phần trăm tổng số thực vật có mối liên hệ với chúng. Các nghiên cứu hệ thống phân tử đã gợi ý rằng nấm rễ cộng sinh là nhóm chị em của Dikarya (nấm túi và nấm câu lạc bộ). Sợi nấm của nấm rễ cộng sinh có tính chất coenocytic. Những loại nấm này sử dụng glucose từ các đối tác thực vật của chúng làmcác sợi nấm lan rộng theo mô hình xuyên tâm từ bào tử, thỉnh thoảng có các tế bào bào tử có cuống vươn lên không trung (Hình 30.1 5). Hơn 1.000 loài nấm hợp tử đã được mô tả. Một loài bạn có thể đã thấy là Rhizopus stolonifer, loài mốc bánh mì đen. Rhizopus tạo ra nhiều bào tử có cuống, mỗi bào tử mang một bào tử chứa hàng trăm bào tử nhỏ (xem Hình 30.14B). Zygomycota | Tyr-Mnanm % ^^^~Asco mycota]

Basidiomycota | Nấm rễ cộng sinh hình thành cộng sinh với thực vật Nấm rễ cộng sinh (Glomeromycota) là loại nấm sống trên cạn liên kết với rễ cây theo mối quan hệ cộng sinh, tương hỗ (xem Hình 30.9B). Ít hơn 200 loài đã được mô tả, nhưng 80 đến 90 phần trăm tổng số thực vật có mối liên hệ với chúng. Các nghiên cứu hệ thống phân tử đã gợi ý rằng nấm rễ cộng sinh là nhóm chị em của Dikarya (nấm túi và nấm câu lạc bộ). Sợi nấm của nấm rễ cộng sinh có tính chất coenocytic. Những loại nấm này sử dụng glucose từ các đối tác thực vật của chúng làmcác sợi nấm lan rộng theo mô hình xuyên tâm từ bào tử, thỉnh thoảng có các tế bào bào tử có cuống vươn lên không trung (Hình 30.1 5). Hơn 1.000 loài nấm hợp tử đã được mô tả. Một loài bạn có thể đã thấy là Rhizopus stolonifer, loài mốc bánh mì đen. Rhizopus tạo ra nhiều bào tử có cuống, mỗi bào tử mang một bào tử chứa hàng trăm bào tử nhỏ (xem Hình 30.14B). Zygomycota | Tyr-Mnanm % ^^^~Asco mycota] Basidiomycota | Nấm rễ cộng sinh hình thành cộng sinh với thực vật Nấm rễ cộng sinh (Glomeromycota) là loại nấm sống trên cạn liên kết với rễ cây theo mối quan hệ cộng sinh, tương hỗ (xem Hình 30.9B). Ít hơn 200 loài đã được mô tả, nhưng 80 đến 90 phần trăm tổng số thực vật có mối liên hệ với chúng. Các nghiên cứu hệ thống phân tử đã gợi ý rằng nấm rễ cộng sinh là nhóm chị em của Dikarya (nấm túi và nấm câu lạc bộ). Sợi nấm của nấm rễ cộng sinh có tính chất coenocytic. Những loại nấm này sử dụng glucose từ các đối tác thực vật của chúng làm


Sporangia
Sp

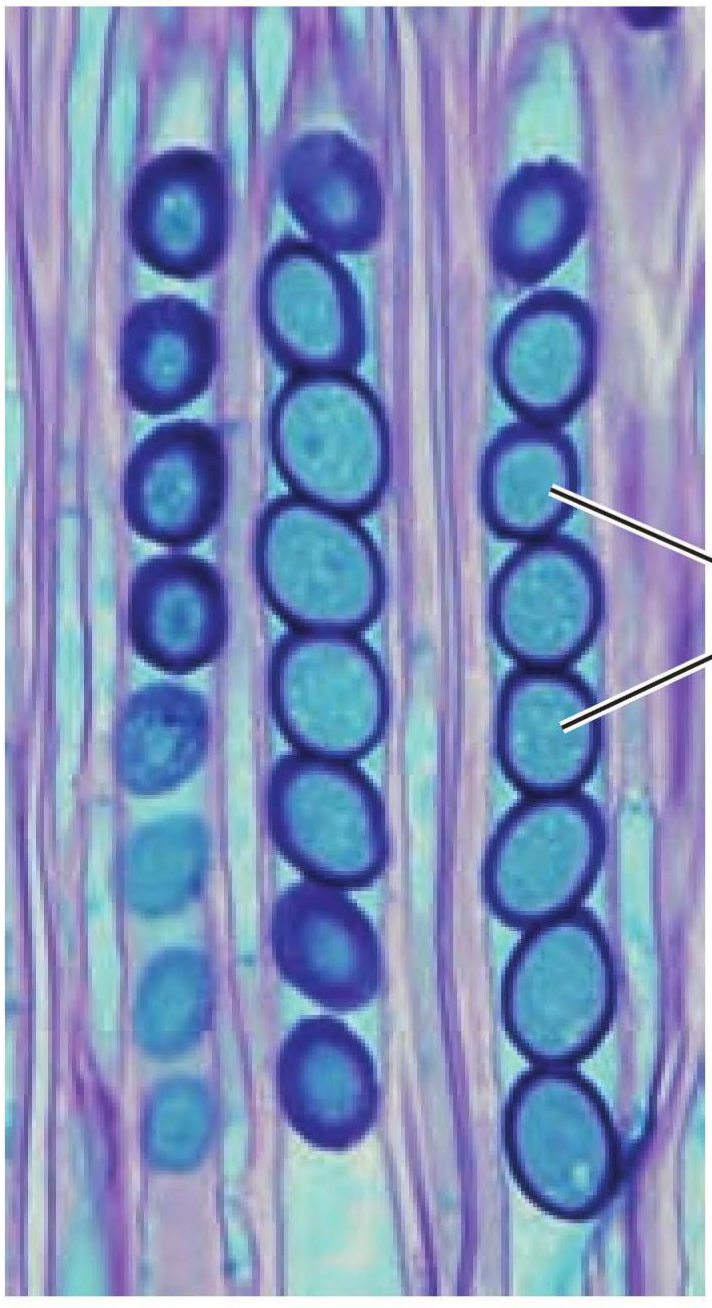
620 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nguồn năng lượng sơ cấp của nấm, chuyển đổi nó thành các loại đường khác dành riêng cho nấm mà không thể quay trở lại thực vật. Nấm rễ cộng sinh sinh sản vô tính; vẫn chưa có bằng chứng trực tiếp nào cho thấy chúng sinh sản hữu tính. Tình trạng dikaryotic là sự đồng hình của nấm túi và nấm câu lạc bộ. Trong hai nhóm nấm còn lại – nấm túi và nấm câu lạc bộ – một số giai đoạn có cấu hình hạt nhân khác với trạng thái đơn bội hoặc lưỡng bội quen thuộc (xem Hình 30.11)). Ở những loại nấm này, nhân karyogamy (sự hợp nhất của nhân) xảy ra rất lâu sau quá trình plasmogamy (sự hợp nhất của tế bào chất), do đó hai nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền cùng tồn tại và phân chia trong mỗi tế bào của sợi nấm (Hình 30.16). Giai đoạn này của vòng đời được gọi là dikaryon ('Hai hạt nhân"), và độ bội thể của nó được biểu thị là n + n. Dikaryon là sự đồng hình của nấm túi và nấm câu lạc bộ, được đặt cùng nhau trong một nhánh gọi là Dikarya. Cuối cùng, các cấu trúc đậu quả chuyên biệt hình thành, trong đó các cặp hạt nhân khác nhau về mặt di truyền - một hạt nhân từ mỗi cây bố mẹ - hợp nhất, tạo ra các hợp tử rất lâu sau lần "giao phối" ban đầu. Nhân hợp tử lưỡng bội sau đó trải qua quá trình phân bào, tạo ra bốn nhân đơn bội. Hậu duệ phân bào của những hạt nhân đó trở thành bào tử, chúng nảy mầm để tạo ra thế hệ đơn bội tiếp theo. Vòng đời với giai đoạn dikaryon có một số đặc điểm khác thường. Đầu tiên, không có tế bào giao tử, chỉ có nhân giao tử. Thứ hai, cấu trúc lưỡng bội thực sự duy nhất là hợp tử, mặc dù trong một thời gian dài các gen của cả bố và mẹ đều hiện diện trong dikaryon và có thể được biểu hiện. Trên thực tế, dikaryon không phải là lưỡng bội (2 n) hay đơn bội (n); đúng hơn, nó là dikaryotic (n + n). Do đó, một đột biến lặn có hại ở một nhân có thể được bù đắp bằng một alen bình thường trên cùng nhiễm sắc thể ở nhân kia, và sợi nấm dikaryotic thường có những đặc điểm khác với sản phẩm n hoặc 2 n của chúng. Tình trạng dikaryotic có lẽ là đặc điểm di truyền đặc biệt nhất của nấm. Cấu trúc sinh sản hữu tính của nấm túi là ascus. Nấm túi (Ascomycota) được tìm thấy ở môi trường sống trên cạn, biển và nước ngọt. Có khoảng 64.000 loài được biết đến, gần một nửa trong số đó là đối tác nấm của địa y. Các sợi nấm túi được phân đoạn bằng các vách ngăn cách đều nhau. Một lỗ chân lông lớn ở mỗi vách ngăn cho phép nhân và bào quan di chuyển từ đoạn này sang đoạn khác. Nấm túi được phân biệt bằng cách sản xuất các túi gọi là asci (ascus số ít), khi trưởng thành chứa các bào tử đơn bội được sản xuất hữu tính (xem Hình 30. 16 A). Ascus là cấu trúc sinh sản hữu tính đặc trưng của nấm túi. Trong quá khứ,nấm túi được phân loại trên cơ sở liệu nang có nằm trong cấu trúc đậu quả chuyên biệt được gọi là ascoma (số nhiều ascomata) hay không và dựa trên sự khác biệt về hình thái của cấu trúc đậu quả đó. Trình tự DNA 30.16 Chu kỳ sống tình dục giữa các Dikarya (A) Ở nấm túi, các sản phẩm của quá trình giảm phân được sinh ra trong một túi cực nhỏ gọi là ascus. Cấu trúc quả thịt, ascoma, bao gồm cả sợi nấm đơn bội và sợi nấm đơn bội. (B) Basidium là cấu trúc sinh sản hữu tính đặc trưng của nấm câu lạc bộ. Các cấu trúc đậu quả, được gọi là basidiomata, chỉ bao gồm các sợi nấm dikaryotic và giai đoạn dikaryotic có thể kéo dài rất lâu. Tuy nhiên, hãy chuyển đến Hoạt động 30.2 Vòng đời của nấm Dikaryotic. Tuy nhiên, các phân tích của Lifel 0e.com/ac30.2 đã dẫn đến việc sửa đổi các nhóm truyền thống này. Nấm men túi Một số loài nấm túi là nấm men đơn bào. Khoảng 1.000 loài trong nhóm này là một trong những loại nấm được thuần hóa quan trọng nhất. Có lẽ loại được biết đến nhiều nhất là men của thợ làm bánh hoặc nhà sản xuất bia (Saccharomyces cerevisiae; xem Hình 30.2 và Phần 30.4), men này chuyển hóa glucose thu được từ môi trường thành ethanol và carbon dioxide bằng quá trình lên men. Các loại nấm men túi khác sống trên trái cây như quả sung và nho và đóng vai trò quan trọng trong việc sản xuất rượu vang. Nhiều thứ khác có liên quan đến côn trùng; trong ruột của một số côn trùng, chúng cung cấp các enzyme phá vỡ các vật liệu mà côn trùng khó tiêu hóa, đặc biệt là xenlulo. Nấm men sắc sinh sản vô tính bằng cách nảy chồi. Sinh sản hữu tính diễn ra khi hai tế bào đơn bội liền kề có kiểu giao phối khác nhau hợp nhất. Ở một số loài, các chồi hợp tử tạo thành quần thể tế bào lưỡng bội. Ở những người khác, nhân hợp tử trải qua quá trình giảm phân ngay lập tức; khi điều này xảy ra, toàn bộ tế bào sẽ trở thành một ascus. Tùy thuộc vào việc các sản phẩm của quá trình giảm phân có trải qua quá trình nguyên phân hay không, một nấm men chứa tám hoặc bốn bào tử bào tử, chúng sẽ nảy mầm để trở thành các tế bào đơn bội. Nấm men túi đã mất giai đoạn dikaryon. Nấm túi dạng sợi Hầu hết nấm túi là loài dạng sợi, chẳng hạn như nấm cốc (Hình 30.17), trong đó ascomata có hình cốc và có thể lớn tới vài centimet (mặc dù hầu hết nhỏ hơn nhiều). Các bề mặt bên trong của ascomata, được bao phủ bởi hỗn hợp sợi nấm và asci chuyên biệt, tạo ra số lượng lớn bào tử. Ascomata ăn được của một số loài, bao gồm cả nấm morels và nấm cục, được con người coi là món ngon dành cho người sành ăn (và có thể bán với giá cao hơn vàng). Ascomata dưới lòng đất của nấm cục có mùi nồng thu hút các động vật có vú như lợn, sau đó chúng ăn nấm và phát tán

bào tử. Chu kỳ sinh sản hữu tính của nấm túi sợi bao gồm sự hình thành dikaryon, mặc dù giai đoạn này tương đối ngắn so với giai đoạn ở nấm câu lạc bộ. Nhiều loại nấm túi sợi hình thành các cấu trúc giao phối đa nhân (xem Hình 30. 16 A).Cấu trúc giao phối của hai loại giao phối khác nhau hợp nhất và tạo ra sợi nấm dikaryotic, chứa hạt nhân từ cả hai loại giao phối. Sợi nấm dikaryotic thường tạo thành ascoma hình chén, mang asci. Chỉ sau khi hình thành asci thì hạt nhân của hai loại giao phối cuối cùng mới hợp nhất.

30.3 Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử sống? 621 (A) Nấm túi (Ascomycota) Ở nấm túi, các sản phẩm của quá trình giảm phân được sinh ra trong một túi cực nhỏ gọi là ascus. Quả thể thịt bao gồm cả sợi nấm đơn bội và sợi nấm đơn bội. Sợi nấm thuộc loại - giao phối /Cấu trúc giao phối Sợi nấm lưỡng bội (n + n) Sợi nấm đơn bội (n) Ascoma (cấu trúc đậu quả) (B) Nấm câu lạc bộ (Basidiomycota) Ở nấm câu lạc bộ, các sản phẩm của giảm phân được sinh ra trên bề mặt của mang trên bệ gọi là basidia. Cơ thể đậu quả chỉ bao gồm các sợi nấm hai nhân và giai đoạn hai nhân có thể tồn tại trong một thời gian dài.

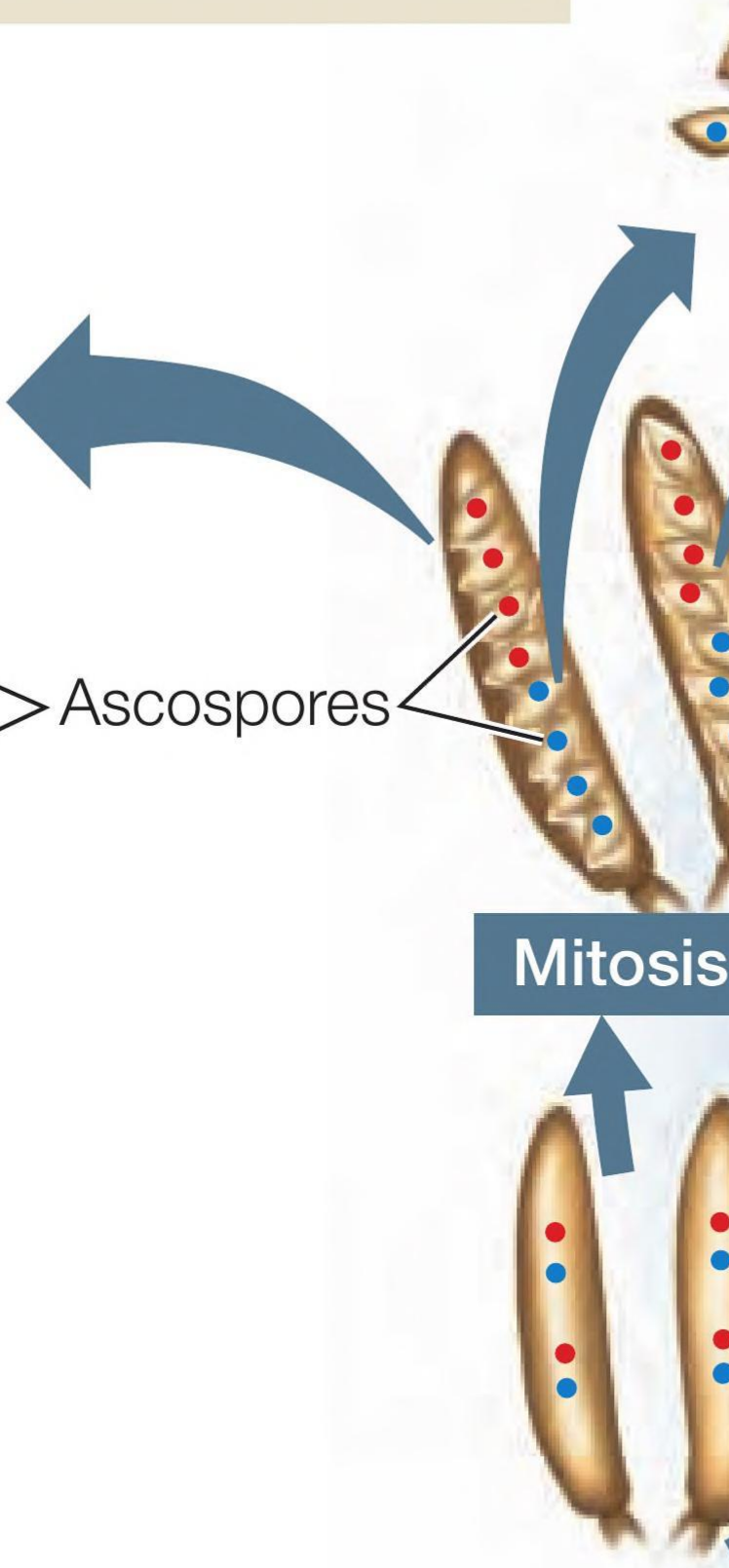
(V) Sac fungi (Ascomycota)

In sac fungi, the products of meiosis are borne in a microscopic sac called an ascus. The fleshy fruiting bodies consist of both dikaryotic and haploid hyphae.



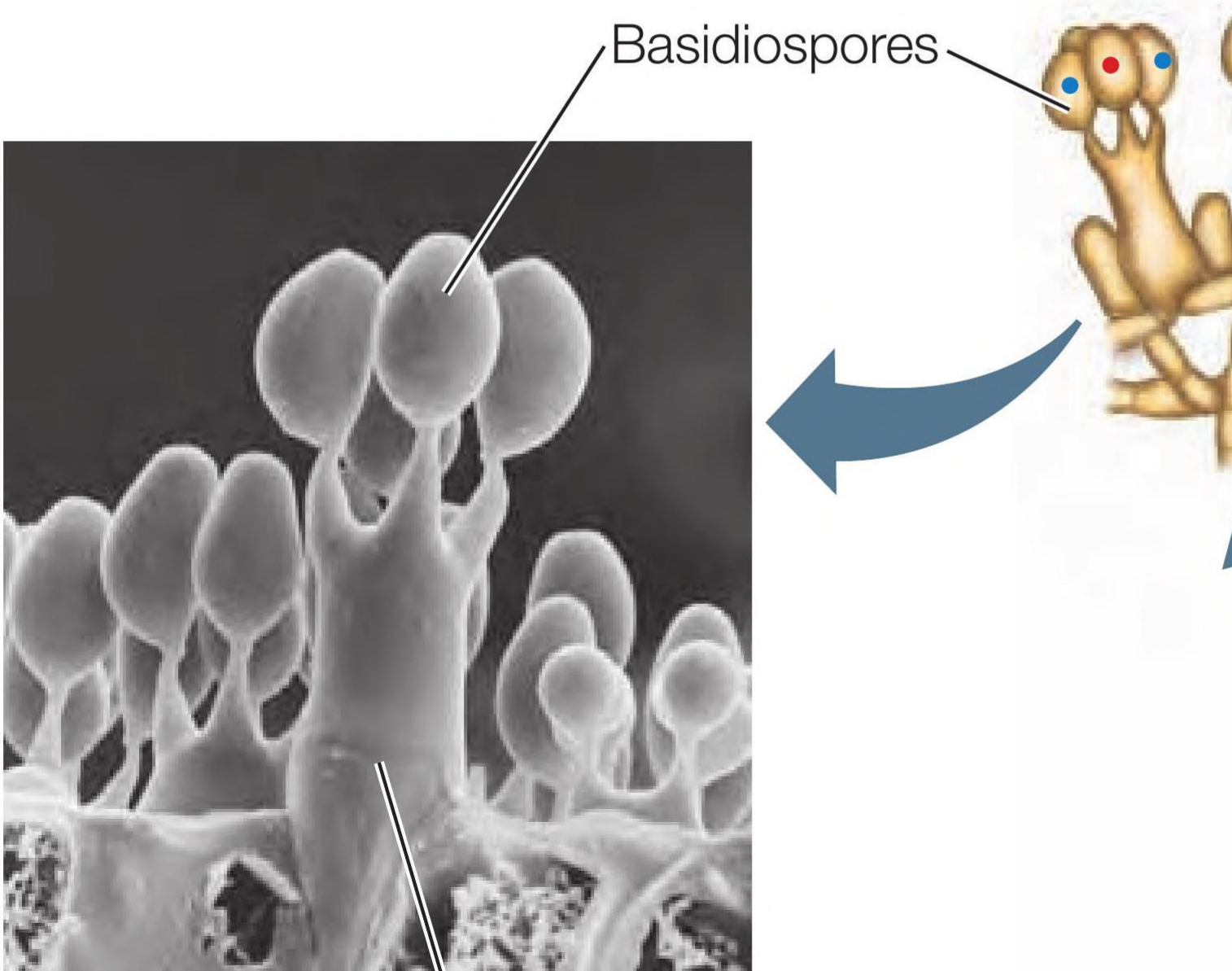
40 µm

Ascus



(B) Club fungi (Basidiomycota)

In club fungi, the products of meiosis are borne on the surface of the gills on pedestals called basidia. Fruiting bodies consist solely of dikaryotic hyphae, and the dikaryotic phase can last a long time.



622 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm 30.17 Nấm sắc (A) Những chiếc cốc màu đỏ rực rỡ này là ascomata của nấm cốc. (B) Morels, có dạng ascoma giống như bọt biển và hương vị tinh tế, được con người coi là một món ăn ngon. (A) Aleuria aurantia (B) Morchella esculenta Cả phản ứng tổng hợp hạt nhân và quá trình giảm phân tiếp theo tạo ra bào tử đơn bội đều diễn ra trong từng nang riêng lẻ. Các bào tử cuối cùng được giải phóng (đôi khi bị bắn ra một cách mạnh mẽ) bởi ascus để bắt đầu thế hệ đơn bội mới. Nấm túi cũng bao gồm nhiều loại nấm sợi được gọi là nấm mốc. Nấm mốc bao gồm các sợi nấm dạng sợi không tạo thành ascomata lớn, mặc dù chúng vẫn có thể tạo ra asci và ascospores. Nhiều loại nấm mốc là ký sinh trùng của thực vật có hoa. Bệnh bạc lá hạt dẻ và bệnh cây du Hà Lan đều do nấm mốc gây ra. Nấm bệnh bạc lá hạt dẻ, được du nhập vào Hoa Kỳ vào những năm 1890, đã tiêu diệt cây hạt dẻ Mỹ vì là loài cây thương mại vào năm 1940. Trước bệnh bạc lá, loài này chiếm hơn một nửa số cây ở các khu rừng phía đông Hoa Kỳ. Một câu chuyện quen thuộc khác là về cây du Mỹ. Khoảng trước năm 1930, bệnh nấm cây du Hà Lan (lần đầu tiên được phát hiện ở Hà Lan nhưng có nguồn gốc từ châu Á) đã được du nhập vào Hoa Kỳ trên những khúc gỗ cây du bị nhiễm bệnh từ châu Âu. Lan truyền nhanh chóng - đôi khi bằng hệ thống rễ được kết nối - loại nấm này đã phá hủy một số lượng lớn cây du Mỹ. Các mầm bệnh thực vật khác trong số các loại nấm túi bao gồm bệnh phấn trắng lây nhiễm sang cây ngũ cốc, hoa tử đinh hương và hoa hồng, cùng nhiều loại cây khác. Nấm mốc có thể là một vấn đề nghiêm trọng đối với nông dân và người làm vườn, và rất nhiều nghiên cứu đã tập trung vào các cách để kiểm soát các loài gây hại nông nghiệp này. Nấm túi sợi cũng có thể sinh sản vô tính bằng conidia hình thành ở đầu sợi nấm chuyên biệt (Hình 30.18). Hàng triệu chuỗi conidia nhỏ được tạo ra và có thể tồn tại trong nhiều tuần trong tự nhiên. Conidia là thứ tạo nên màu sắc đặc trưng cho nấm mốc. Cấu trúc sinh sản hữu tính của nấm câu lạc bộ là nấm basidium Club (Basidiomycota) tạo ra một số cấu trúc đậu quả ngoạn mục nhất được tìm thấy trong số các loại nấm. Những cấu trúc đậu quả này, được gọi là basidiomata (loasidioma số ít), bao gồm các loại nấm, nấm nấm (xem Hình 30.4), và các loại nấm khung thường gặp trên cây và khúc gỗ đổ trong rừng ẩm ướt. Khoảng 30.000 loài nấm câu lạc bộ đã được mô tả. Chúng bao gồm khoảng 4.000 loài nấm, bao gồm cả loài nấm độc và nấm ăn được (Hình 30.1 9A). Nấm khung (Hình 30.1 9B) đóng vai trò quan trọng trong chu trình cacbon bằng cách phân hủy gỗ; chúng cũng gây thiệt hại kinh tế lớn cho cả gỗ xẻ và gỗ xẻ. Một số mầm bệnh gây thiệt hại kinh tế nhất cho cây trồng là nấm câu lạc bộ, bao gồm nấm gỉ sắt và nấm than đen ký sinh trên hạt ngũ cốc. Ngược lại, các loại nấm câu lạc bộ khác góp phần vào sự sống sót của thực vật với tư cách là đối tác của nấm trong nấm ngoài tử cung.Sợi nấm câu lạc bộ có đặc điểm là có vách ngăn với các lỗ nhỏ, đặc biệt. Khi chúng lớn lên, các sợi nấm đơn bội thuộc các kiểu giao phối khác nhau gặp nhau và hợp nhất, tạo thành sợi nấm dikaryotic, mỗi tế bào chứa hai nhân, một nhân từ mỗi sợi nấm bố mẹ. Sợi nấm dikaryotic phát triển và cuối cùng, khi được kích hoạt bởi mưa hoặc tín hiệu môi trường khác, sẽ tạo ra u basidioma. Giai đoạn dikaryon có thể tồn tại trong nhiều năm - một số loại nấm câu lạc bộ sống trong nhiều thập kỷ hoặc thậm chí nhiều thế kỷ. Mô hình này trái ngược với vòng đời của nấm túi, trong đó dikaryon chỉ được tìm thấy trong các giai đoạn dẫn đến sự hình thành túi nang. Penicillium roqueforti 30.18 Conidia Chuỗi bào tử (màu vàng) đang phát triển ở đầu các sợi nấm chuyên biệt phát sinh từ nấm mốc Penicillium roqueforti. Loài này được sử dụng để sản xuất "màu xanh" phô mai.

30.4 Một số ứng dụng của sinh học nấm là gì? 623 30.19 Club Fungus Basidiomata (A) Những loại nấm ăn được này là cấu trúc đậu quả của nấm mật ong. Sợi nấm thuộc chi này hình thành các khối ngầm kết nối với nhau, bao phủ nhiều hecta và là một trong những sinh vật lớn nhất và sống lâu nhất trên thế giới. (B) Một loại nấm khung mọc ký sinh trên cây. Mặc dù loài đặc biệt này có thể ăn được nhưng nhiều loại nấm có hình dạng tương tự lại có độc. (A) Cánh tay Maria sp. (B) Laetiporus sulphureus Basidium (số nhiều basidia), một tế bào phồng lên ở đầu của sợi nấm chuyên biệt, là cấu trúc sinh sản hữu tính đặc trưng của nấm câu lạc bộ (xem Hình 30.16B). Ở nấm câu lạc bộ hình nấm, basidia thường hình thành trên các cấu trúc chuyên biệt của basidiomata được gọi là mang. Basidium là nơi diễn ra phản ứng tổng hợp hạt nhân và giảm phân và do đó đóng vai trò tương tự ở nấm câu lạc bộ giống như ascus ở nấm túi và zygosporangium ở nấm hợp tử. Sau khi các hạt nhân hợp nhất trong basidium, nhân lưỡng bội thu được sẽ trải qua quá trình phân bào và bốn hạt nhân đơn bội thu được được hợp nhất thành bào tử đảm đơn bội, hình thành trên các thân nhỏ ở bên ngoài basidium. Một khối basidioma của loài nấm phổ biến Ganoderma applanatum có thể tạo ra tới 4,5 nghìn tỷ bào tử đảm trong một mùa sinh trưởng. Basidiospores thường được thải ra khỏi basidia của chúng và sau đó

nảy mầm và tạo ra sợi nấm với nhân đơn bội. RECAP Sinh sản hữu tính là phổ biến ở một số nhóm nấm nhưng chưa bao giờ được quan sát thấy ở những nhóm khác. Nhiều loài nấm có hai hoặc nhiều kiểu giao phối khác biệt về mặt di truyền. Nấm túi và nấm câu lạc bộ có chung tình trạng dikaryotic, trong đó hai nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền cùng tồn tại trong cùng một tế bào. â€¢ Giải thích cách microsporidia lây nhiễm vào tế bào của vật chủ là động vật của chúng. Xem trang. 617 và Hình 30.12 â€¢ Vai trò của bào tử hợp tử trong vòng đời của nấm bào tử hợp tử là gì? Xem trang. 619 và Hình 30.1 4B â€¢ Giải thích giai đoạn dikaryon dưới dạng plasmogamy và karyogamy. Xem trang. 620 và Hình 30.16 â€¢ Điều gì phân biệt quả thể của nấm túi với nấm câu lạc bộ? Xem trang 620-623 và Hình 30.16 Nấm được các nhà sinh vật học đặc biệt quan tâm vì vai trò của chúng trong tương tác với các sinh vật khác. Nhưng chúng cũng hữu ích như một công cụ để nghiên cứu nhiều loại vấn đề sinh học và tìm ra giải pháp cho những vấn đề đó. Một số ứng dụng của sinh học nấm là gì? Chúng tôi đã lưu ý ngắn gọn vai trò quan trọng của nấm trong việc sản xuất thực phẩm và đồ uống cho con người. Chúng tôi cũng đã mô tả các vai trò đa dạng của nấm trong hệ sinh thái tự nhiên, từ sinh vật phân hủy đến mầm bệnh cho đến các đối tác tương hỗ. Những vai trò sinh thái đa dạng này đã dẫn đến việc sử dụng nấm trong các nghiên cứu về biến đổi môi trường và khắc phục ô nhiễm môi trường. Nhiều loại nấm cũng là sinh vật mẫu quan trọng để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm về quá trình sinh học cơ bản. Người khác,như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này, đã cho chúng ta phương pháp điều trị các bệnh tật ở con người. Nấm rất quan trọng trong việc sản xuất thực phẩm và đồ uống. Ngũ cốc từ cỏ cung cấp hầu hết nguồn cung cấp thực phẩm cho con người trên thế giới. Nhưng trong hầu hết các trường hợp, chúng ta không ăn trực tiếp những loại ngũ cốc này vì chúng được thực vật tạo ra. Thay vào đó, chúng tôi sử dụng chúng như một nguồn tinh bột. Để làm cho tinh bột trở nên dễ chịu và dễ tiêu hóa hơn đối với con người, chúng ta thường chuyển đổi nó thành các dạng thức ăn và đồ uống phức tạp và ngon miệng hơn, thường với sự trợ giúp của nấm. Men làm bánh (hoặc men bia) (Saccharomyces cerevisiae) chuyển đổi tinh bột từ ngũ cốc thành ethanol. Quá trình này cũng tạo thành bong bóng carbon dioxide trong bột bánh mì, khiến nó nổi lên, khiến bánh mì nướng có kết cấu nhẹ. Ethanol và carbon dioxide được đốt đi trong quá trình làm bánh mì (tạo ra mùi thơm dễ chịu khi nướng bánh mì). Ngược lại, ethanol và carbon dioxide được giữ lại khi men được sử dụng để lên men ngũ cốc thành bia. Carbon dioxide làm cho bia có mùi thơm và rượu góp phần tạo nên hương vị cũng như sự hấp dẫn của bia đối với người thưởng thức. Đường, đặc biệt là từ trái cây như nho, cũng được nấm men chuyển hóa thành rượu và carbon dioxide trong quá trình sản xuất rượu vang (mặc dù carbon dioxide không được giữ lại trong rượu thành phẩm như trong bia). Nhiều chủng S. cerevisiae khác nhau được sử dụng trong sản xuất rượu vang, góp phần tạo nên tính chất đặc biệt của rượu vang từ các vùng và nhà máy rượu vang khác nhau. Nhiều loài địa phương khác.

624 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm men bản địa cũng được sử dụng để sản xuất các loại rượu và bia đặc trưng của địa phương. Ví dụ, nấm men phân hạch (Schizosaccharomyces pombe) lần đầu tiên được phân lập từ bia kê châu Phi; nó lấy tên cụ thể (pombe) từ từ tiếng Swahili có nghĩa là bia. Đi tới Media Clip 30.3 Thời gian trôi đi của quá trình hình thành bia Lifel 0e.com/mc30.3 Nấm mốc màu nâu thuộc chi Aspergillus rất quan trọng trong một số chế độ ăn uống của con người. Aspergillus tamarii tác động lên đậu nành trong sản xuất nước tương và A. oryzae được sử dụng để sản xuất rượu sake Nhật Bản từ gạo. Aspergillus niger là nguồn sản xuất axit citric thương mại nhất; Axit citric làm cho thực phẩm và nước giải khát có vị chua và còn được dùng làm chất bảo quản thực phẩm. Nhưng một số loài Aspergillus phát triển trên ngũ cốc và các loại hạt như đậu phộng và hồ đào tạo ra các hợp chất cực kỳ gây ung thư (gây ung thư) được gọi là aflatoxin. Aflatoxin có thể xuất hiện ở nồng độ cao trong thực phẩm như bơ đậu phộng. Ở Hoa Kỳ và hầu hết các nước công nghiệp phát triển khác, hạt bị mốc bị nhiễm Aspergillus thường bị vứt bỏ. Ở Châu Phi, nơi lương thực khan hiếm hơn, ngũ cốc bị ăn, dù bị mốc hay không, và gây ra các vấn đề sức khỏe nghiêm trọng, bao gồm cả tỷ lệ mắc một số bệnh ung thư cao. Penicillium là một loại nấm mốc xanh, trong đó một số loài sản sinh ra penicillin kháng sinh, như đã mô tả ở phần đầu của chương này. Nhưng một số loài Penicillium cũng quan trọng đối với sản xuất lương thực. Ví dụ, P. camembertii và P. roqueforti lần lượt là những sinh vật tạo ra hương vị đậm đà đặc trưng của pho mát Camembert và Roquefort. Nhiều loại nấm phục vụ trực tiếp như một nguồn thực phẩm của con người. Những người đam mê nấm tìm kiếm cấu trúc đậu quả thơm ngon của nhiều loại nấm ăn được và nấm câu lạc bộ. Tại Hoa Kỳ, tương đối ít loài nấm được trồng vì

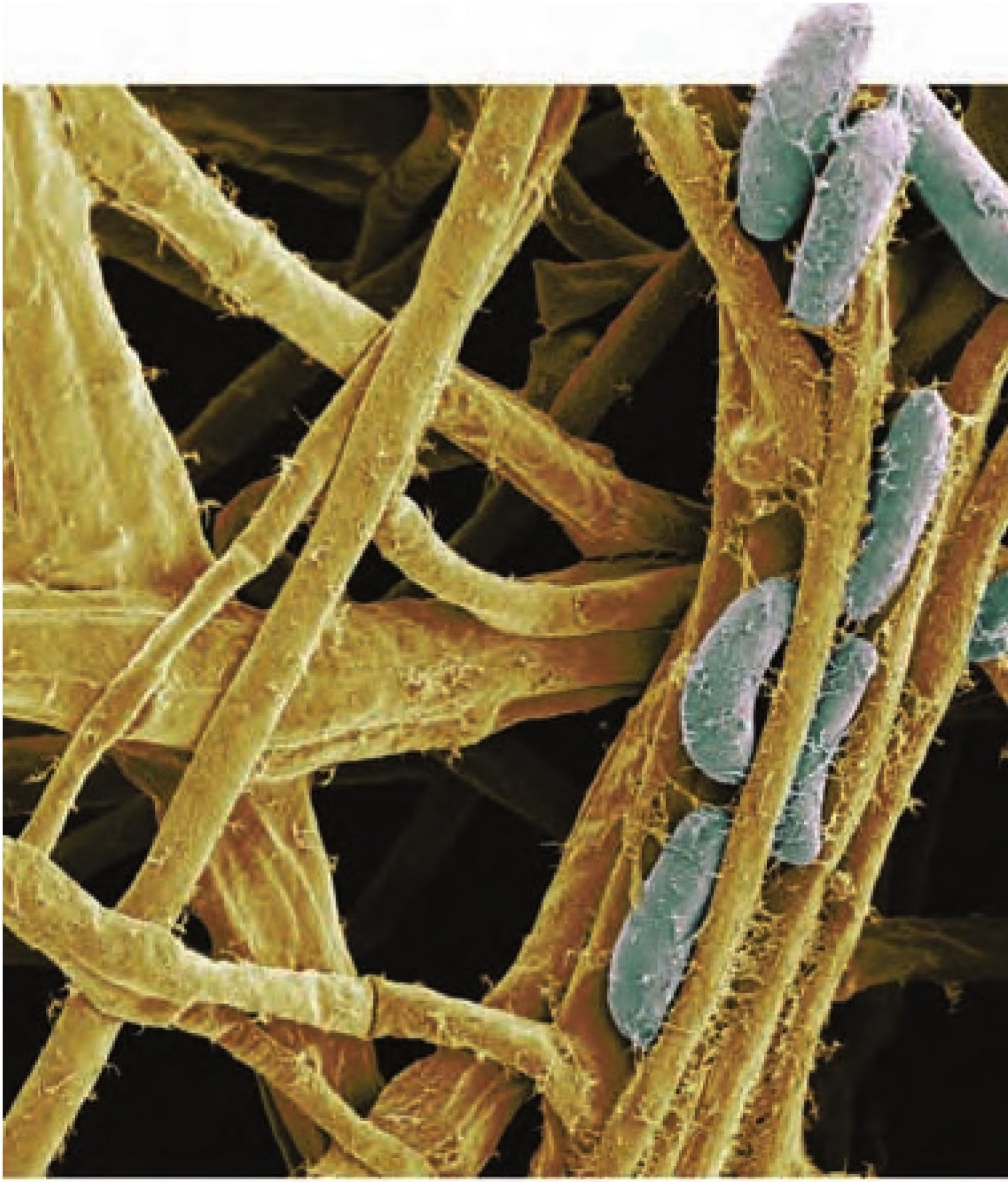
mục đích thương mại và nấm hoang dã được thu hái chủ yếu để tiêu dùng cá nhân. Nhưng ở nhiều nơi trên thế giới, rất nhiều loại nấm dại được thu hái để bán và tiêu thụ. Tuy nhiên, nấm được sử dụng làm thực phẩm không chỉ giới hạn ở các thể đậu quả như nấm. Nhiều loài địa y khác nhau được ăn ở các vùng Bắc Cực cũng như một số vùng ở Bắc Mỹ và Châu Á. Ví dụ, ở Tây Nam Trung Quốc, một số loài địa y được sử dụng làm nguyên liệu chính trong nấu ăn (Hình 30.20). Ghi lại nấm và giúp khắc phục ô nhiễm môi trường Mỗi năm, các nhà sinh học gửi mẫu của nhiều nhóm sinh vật vào bộ sưu tập của bảo tàng lịch sử tự nhiên. Những bộ sưu tập bảo tàng này phục vụ nhiều mục đích, một trong số đó là ghi lại những thay đổi trong hệ sinh vật của hành tinh chúng ta theo thời gian. Các bộ sưu tập nấm được thực hiện trong nhiều thập kỷ hoặc thế kỷ cung cấp hồ sơ về các chất gây ô nhiễm môi trường hiện diện khi nấm phát triển. Các nhà sinh học có thể phân tích các mẫu lịch sử này để xem các nguồn ô nhiễm khác nhau đã ảnh hưởng đến môi trường của chúng ta như thế nào trước khi có người nghĩ đến việc đo lường trực tiếp.Những hồ sơ dài hạn này cũng hữu ích cho việc phân tích hiệu quả của các nỗ lực làm sạch và các chương trình quản lý nhằm kiểm soát các chất ô nhiễm môi trường. 30.20 Một số địa y có thể ăn được Ở tây nam Trung Quốc, một số loài địa y mọc trên vỏ cây được dùng làm nguyên liệu chính trong ẩm thực địa phương. Chúng ta đã thấy rằng nấm rất quan trọng đối với chu trình cacbon của hành tinh vì vai trò của chúng trong việc phân hủy chất hữu cơ chết. Nấm cũng được sử dụng trong các nỗ lực khắc phục nhằm giúp làm sạch các khu vực bị ô nhiễm do tràn dầu hoặc bị nhiễm hydrocarbon độc hại có nguồn gốc từ dầu mỏ. Nhiều loại thuốc diệt cỏ, thuốc trừ sâu và các hydrocacbon tổng hợp khác được phân hủy chủ yếu nhờ hoạt động của nấm. Sự đa dạng và phong phú của địa y là những chỉ số về chất lượng không khí Địa y có thể sống trong nhiều môi trường khắc nghiệt mà ít loài khác có thể tồn tại, như chúng ta đã thấy trong Phần 30.2. Tuy nhiên, bất chấp độ cứng của chúng, địa y rất nhạy cảm với ô nhiễm không khí vì chúng không thể bài tiết bất kỳ chất độc hại nào mà chúng hấp thụ. Độ nhạy này có nghĩa là địa y là chỉ số sinh học tốt về mức độ ô nhiễm không khí. Nó cũng giải thích tại sao chúng không thường được tìm thấy ở các khu vực công nghiệp hóa mạnh hoặc ở các thành phố lớn. Các chỉ số sinh học nhạy cảm về ô nhiễm như sự phát triển của địa y cho phép các nhà sinh học giám sát chất lượng không khí mà không cần sử dụng thiết bị chuyên dụng. Giám sát sự đa dạng và phong phú của địa y mọc trên cây là một hệ thống thực tế và rẻ tiền để đo chất lượng không khí xung quanh các thành phố (Hình 30.21). Bản đồ về sự đa dạng của địa y cung cấp cho các nhà sinh học môi trường một công cụ để theo dõi sự phân bố không gian của các chất gây ô nhiễm không khí và ảnh hưởng của chúng. Địa y cũng có thể cung cấp thước đo dài hạn về tác động của ô nhiễm không khí qua nhiều mùa và nhiều năm. Nấm được sử dụng làm sinh vật mẫu trong các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm Phần lớn những gì chúng ta biết về nhiều khía cạnh cơ bản của sinh học tế bào và phân tử đều đến từ việc nghiên cứu các sinh vật mẫu. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, một số loại nấm có nhiều ưu điểm hơn so với các hệ thống động vật và thực vật mẫu để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. Sinh vật mẫu có tầm quan trọng đặc biệt là một số loài nấm túi: Aspergillus nidulans (mốc nâu), Neurospora crassa (mốc bánh mì đỏ), Saccharomyces cerevisiae (thợ làm bánh, hoặc men bia), và Schizosaccharomyces pombe (nấm men phân hạch). Những loài này có thể được nuôi với số lượng lớn trong không gian nhỏ và chúng có thời gian thế hệ ngắn, do đó di truyềnNấm cũng được sử dụng trong các nỗ lực khắc phục nhằm giúp làm sạch các khu vực bị ô nhiễm do tràn dầu hoặc bị nhiễm hydrocarbon độc hại có nguồn gốc từ dầu mỏ. Nhiều loại thuốc diệt cỏ, thuốc trừ sâu và các hydrocacbon tổng hợp khác được phân hủy chủ yếu nhờ hoạt động của nấm. Sự đa dạng và phong phú của địa y là những chỉ số về chất lượng không khí Địa y có thể sống trong nhiều môi trường khắc nghiệt mà ít loài khác có thể tồn tại, như chúng ta đã thấy trong Phần 30.2. Tuy nhiên, bất chấp độ cứng của chúng, địa y rất nhạy cảm với ô nhiễm không khí vì chúng không thể bài tiết bất kỳ chất độc hại nào mà chúng hấp thụ. Độ nhạy này có nghĩa là địa y là chỉ số sinh học tốt về mức độ ô nhiễm không khí. Nó cũng giải thích tại sao chúng không thường được tìm thấy ở các khu vực công nghiệp hóa mạnh hoặc ở các thành phố lớn. Các chỉ số sinh học nhạy cảm về ô nhiễm như sự phát triển của địa y cho phép các nhà sinh học giám sát chất lượng không khí mà không cần sử dụng thiết bị chuyên dụng. Giám sát sự đa dạng và phong phú của địa y mọc trên cây là một hệ thống thực tế và rẻ tiền để đo chất lượng không khí xung quanh các thành phố (Hình 30.21). Bản đồ về sự đa dạng của địa y cung cấp cho các nhà sinh học môi trường một công cụ để theo dõi sự phân bố không gian của các chất gây ô nhiễm không khí và ảnh hưởng của chúng. Địa y cũng có thể cung cấp thước đo dài hạn về tác động của ô nhiễm không khí qua nhiều mùa và nhiều năm. Nấm được sử dụng làm sinh vật mẫu trong các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm Phần lớn những gì chúng

ta biết về nhiều khía cạnh cơ bản của sinh học tế bào và phân tử đều đến từ việc nghiên cứu các sinh vật mẫu. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, một số loại nấm có nhiều ưu điểm hơn so với các hệ thống động vật và thực vật mẫu để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. Sinh vật mẫu có tầm quan trọng đặc biệt là một số loài nấm túi: Aspergillus nidulans (mốc nâu), Neurospora crassa (mốc bánh mì đỏ), Saccharomyces cerevisiae (thợ làm bánh, hoặc men bia), và Schizosaccharomyces pombe (nấm men phân hạch). Những loài này có thể được nuôi với số lượng lớn trong không gian nhỏ và chúng có thời gian thế hệ ngắn, do đó di truyềnNấm cũng được sử dụng trong các nỗ lực khắc phục nhằm giúp làm sạch các khu vực bị ô nhiễm do tràn dầu hoặc bị nhiễm hydrocarbon độc hại có nguồn gốc từ dầu mỏ. Nhiều loại thuốc diệt cỏ, thuốc trừ sâu và các hydrocacbon tổng hợp khác được phân hủy chủ yếu nhờ hoạt động của nấm. Sự đa dạng và phong phú của địa y là những chỉ số về chất lượng không khí Địa y có thể sống trong nhiều môi trường khắc nghiệt mà ít loài khác có thể tồn tại, như chúng ta đã thấy trong Phần 30.2. Tuy nhiên, bất chấp độ cứng của chúng, địa y rất nhạy cảm với ô nhiễm không khí vì chúng không thể bài tiết bất kỳ chất độc hại nào mà chúng hấp thụ. Độ nhạy này có nghĩa là địa y là chỉ số sinh học tốt về mức độ ô nhiễm không khí. Nó cũng giải thích tại sao chúng không thường được tìm thấy ở các khu vực công nghiệp hóa mạnh hoặc ở các thành phố lớn. Các chỉ số sinh học nhạy cảm về ô nhiễm như sự phát triển của địa y cho phép các nhà sinh học giám sát chất lượng không khí mà không cần sử dụng thiết bị chuyên dụng. Giám sát sự đa dạng và phong phú của địa y mọc trên cây là một hệ thống thực tế và rẻ tiền để đo chất lượng không khí xung quanh các thành phố (Hình 30.21). Bản đồ về sự đa dạng của địa y cung cấp cho các nhà sinh học môi trường một công cụ để theo dõi sự phân bố không gian của các chất gây ô nhiễm không khí và ảnh hưởng của chúng. Địa y cũng có thể cung cấp thước đo dài hạn về tác động của ô nhiễm không khí qua nhiều mùa và nhiều năm. Nấm được sử dụng làm sinh vật mẫu trong các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm Phần lớn những gì chúng ta biết về nhiều khía cạnh cơ bản của sinh học tế bào và phân tử đều đến từ việc nghiên cứu các sinh vật mẫu. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, một số loại nấm có nhiều ưu điểm hơn so với các hệ thống thực vật và động vật mẫu để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. Sinh vật mẫu có tầm quan trọng đặc biệt là một số loài nấm túi: Aspergillus nidulans (mốc nâu), Neurospora crassa (mốc bánh mì đỏ), Saccharomyces cerevisiae (thợ làm bánh, hoặc men bia), và Schizosaccharomyces pombe (nấm men phân hạch). Những loài này có thể được nuôi với số lượng lớn trong không gian nhỏ và chúng có thời gian thế hệ ngắn, do đó di truyềnGiám sát sự đa dạng và phong phú của địa y mọc trên cây là một hệ thống thực tế và rẻ tiền để đo chất lượng không khí xung quanh các thành phố (Hình 30.21). Bản đồ về sự đa dạng của địa y cung cấp cho các nhà sinh học môi trường một công cụ để theo dõi sự phân bố không gian của các chất gây ô nhiễm không khí và ảnh hưởng của chúng. Địa y cũng có thể cung cấp thước đo dài hạn về tác động của ô nhiễm không khí qua nhiều mùa và nhiều năm. Nấm được sử dụng làm sinh vật mẫu trong các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm Phần lớn những gì chúng ta biết về nhiều khía cạnh cơ bản của sinh học tế bào và phân tử đều đến từ việc nghiên cứu các sinh vật mẫu. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, một số loại nấm có nhiều ưu điểm hơn so với các hệ thống động vật và thực vật mẫu để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. Sinh vật mẫu có tầm quan trọng đặc biệt là một số loài nấm túi: Aspergillus nidulans (mốc nâu), Neurospora crassa (mốc bánh mì đỏ), Saccharomyces cerevisiae (thợ làm bánh, hoặc men bia), và Schizosaccharomyces pombe (nấm men phân hạch). Những loài này có thể được nuôi với số lượng lớn trong không gian nhỏ và chúng có thời gian thế hệ ngắn, do đó di truyềnGiám sát sự đa dạng và phong phú của địa y mọc trên cây là một hệ thống thực tế và rẻ tiền để đo chất lượng không khí xung quanh các thành phố (Hình 30.21). Bản đồ về sự đa dạng của địa y cung cấp cho các nhà sinh học môi trường một công cụ để theo dõi sự phân bố không gian của các chất gây ô nhiễm không khí và ảnh hưởng của chúng. Địa y cũng có thể cung cấp thước đo dài hạn về tác động của ô nhiễm không khí qua nhiều mùa và nhiều năm. Nấm được sử dụng làm sinh vật mẫu trong các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm Phần lớn những gì chúng ta biết về nhiều khía cạnh cơ bản của sinh học tế bào và phân tử đều đến từ việc nghiên cứu các sinh vật mẫu. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, một số loại nấm có nhiều ưu điểm hơn so với các hệ thống động vật và thực vật mẫu để nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. Sinh vật mẫu có tầm quan trọng đặc biệt là một số loài nấm túi: Aspergillus nidulans (mốc nâu), Neurospora crassa (mốc bánh mì đỏ), Saccharomyces cerevisiae (thợ làm bánh, hoặc men bia), và Schizosaccharomyces pombe (nấm men phân hạch). Những loài này có thể được nuôi với số lượng lớn trong không gian nhỏ và chúng có thời gian thế hệ ngắn, do đó di truyền

30.4 Một số ứng dụng của sinh học nấm là gì? 625 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Sử dụng Nấm để Nghiên cứu Ô nhiễm Môi trường Giấy gốc Flegal, A. R., C. Gallon, S. Hibdon, Z. E. Kuspa và L. E Laporte. 2010. Ô nhiễm khí quyển giảm - nhưng dai dẳng - ở miền trung California do việc đình chỉ phát thải xăng pha chì trong lịch sử như được ghi nhận ở địa y ren [Ramalina menziesii Taylor) từ năm 1 892 đến năm 2006. Khoa học và Công nghệ Môi trường 44: 5613-5618 . Phân tích dữ liệu A. Russell Flegal và các đồng nghiệp của ông đã phân tích hơn 100 năm' giá trị của các mẫu địa y ren trong bảo tàng được thu thập gần San Francisco, California để tìm bằng chứng về ô nhiễm chì. Họ đã đo nồng độ chì (Pb) cũng như tỷ lệ của hai đồng vị chì là 206Pb và 207Pb. Tỷ lệ đồng vị được sử dụng để xác định nguồn ô nhiễm chì. Các nguồn có thể có bao gồm một nhà máy luyện chì hoạt động trong khu vực từ năm 1885 đến năm 1971 (tạo ra khí thải với tỷ lệ 206Pb/207Pb khoảng 1,15-1,17); xăng pha chì được sử dụng từ những năm 1930 đến đầu những năm 1980, đạt đỉnh điểm vào năm 1970 (tạo ra lượng khí thải ô tô với tỷ lệ 206Pb/207Pb là 1,18-1,23); và sự phục hồi của ô nhiễm chì lịch sử dưới dạng sol khí trong khí quyển trong những thập kỷ gần đây (với tỷ lệ trung bình 206Pb/207Pb là khoảng 1,16-1,19). Trước khi phân tích dữ liệu, hãy sử dụng thông tin trong đoạn trước để hình thành các giả thuyết về hai câu hỏi sau: Bạn mong đợi sẽ thấy xu hướng nào về nồng độ chì trong khí quyển? Bạn mong đợi tìm thấy tỷ lệ 206Pb/207Pb nào ở các thời điểm khác nhau từ cuối những năm 1800 đến đầu những năm 2000? Sau khi xây dựng các giả thuyết của bạn, hãy vẽ biểu đồ nồng độ chì trong các mẫu địa y theo năm thu thập mẫu. Lập biểu đồ thứ hai, biểu đồ này có tỷ lệ 206Pb/207Pb so với năm lấy mẫu. Mẫu Năm thu thập Nồng độ chì (|ig của Pb/g địa y) 206 P b/207 P b tỷ lệ 1 1892 11,9 1,165 2 1894 4,0 1,155 3 1906 13,7 1,154 4 1907 22,9 1,157 5 1945 49,9 1,187 6 195 7 34,2 1,185 7 1978 50,9 1,221 8 1982 10,0 1,215 9 1983 4,6 1,224 10 1987 1,0 1,198 11 1988 1,3 1,199 12 1995 1,9 1,202 13 2000 0,4 1,184 14 2006 1,8 1,18 4 CÂU HỎI 1 Các phân tích của bạn có hỗ trợ các giả thuyết bạn đưa ra không? CÂU HỎI 2 Các giả thuyết của bạn có nhất quán với các phân tích về xu hướng cả về nồng độ chì và tỷ lệ 206Pb/207Pb theo thời gian không? Nếu không, bạn sẽ sửa đổi giả thuyết của mình như thế nào và bạn có thể thiết kế những thử nghiệm bổ sung nào để kiểm tra ý tưởng của mình? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA 30.21 Nhiều địa y hơn, không khí tốt hơn Sự phong phú và đa dạng của địa y là những chỉ số tuyệt vời về chất lượng không khí. (A) Trong môi trường thích hợp có ít chất gây ô nhiễm trong không khí, nhiều loài địa y phát triển um tùm trên cây. Những địa y này mọc trên một cây sồi cách Austin, Texas 150 km về phía tây, trong một khu vực tương đối không có con người sinh sống và công nghiệp. (B) Khi chất lượng không khí suy giảm, số lượng và sự đa dạng của địa y cũng giảm theo.Những địa y này mọc trên cây sồi bên trong thành phố Austin, nơi chất lượng không khí bị suy giảm (chủ yếu do khí thải ô tô).

626 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm 30.22 Một loại nấm gây bệnh tấn công cây ký sinh Nấm Fusarium oxysporum là mầm bệnh mạnh của cỏ phù thủy (Striga), một loại cây ký sinh tấn công cây trồng. Các bào tử nấm có màu xanh lam; sợi nấm có màu rám nắng. Cả hai màu đều được thêm vào để tăng cường ảnh hiển vi điện tử quét này. các cuộc điều tra có thể được tiến hành trong vài ngày thay vì nhiều năm. Hơn nữa, bộ gen của chúng tương đối nhỏ và mã hóa tương đối ít gen so với bộ gen của hầu hết thực vật và động vật, do đó dễ dàng làm sáng tỏ chức năng của các gen nấm chịu trách nhiệm về các chức năng sinh học cơ bản. Việc trồng lại rừng có thể phụ thuộc vào nấm rễ cộng sinh. Khi một khu rừng bị chặt phá, không chỉ có cây cối bị mất. Rừng là một hệ sinh thái phụ thuộc vào sự tương tác của nhiều loài. Như chúng ta đã thảo luận, nhiều loài thực vật phụ thuộc vào mối quan hệ chặt chẽ với các đối tác nấm bệnh nấm rễ. Khi cây bị chặt khỏi một địa điểm, số lượng nấm rễ cộng sinh ở đó sẽ giảm nhanh chóng. Nếu chúng ta mong muốn khôi phục lại khu rừng trên địa điểm, chúng ta không thể đơn giản trồng lại rừng bằng cây cối và các loại cây khác và mong chúng tồn tại. Cộng đồng nấm rễ cộng sinh cũng phải được tái lập. Đối với các dự án phục hồi rừng lớn, thường cần phải có kế hoạch liên tục về tăng trưởng thực vật và cải tạo đất trước khi cây rừng có thể được trồng lại. Khi cộng đồng nấm đất dần hồi phục, những cây đã được tiêm nấm rễ cộng sinh thích hợp trong vườn ươm có thể được trồng để tái tạo lại sự đa dạng hơn cho cộng đồng nấm đất. Nấm cung cấp vũ khí quan trọng chống lại bệnh tật và sâu bệnh. Chúng ta bắt đầu chương này với câu chuyện phát hiện ra penicillin. Việc phát hiện ra thuốc kháng sinh do nấm tạo ra đã cách mạng hóa việc điều trị y tế các bệnh do vi khuẩn ở người và vật nuôi. Các chủng nấm sống cũng được sử dụng để chống lại các loài gây hại khác nhau trên thực vật và động vật. Ở Châu Phi, cây cỏ ký sinh (Striga) gây thiệt hại mùa màng khoảng 7 tỷ USD mỗi năm. Một

nhóm các nhà sinh học Canada đã phát hiện ra rằng chủng nấm mốc Fusarium oxysporum có thể được áp dụng cho cây trồng để kiểm soát cỏ phù thủy mà không gây hại cho cây trồng (Hình 30.22). Các chủng Fusarium khác ưu tiên tấn công cây coca, nguồn cung cấp cocaine, đã được đề xuất để chống lại việc sản xuất ma túy bất hợp pháp. Vẫn còn các loại nấm khác được sử dụng để tấn công các loài gây hại động vật khác nhau, chẳng hạn như mối và rệp, và thậm chí cả muỗi truyền bệnh sốt rét, xem bên dưới. RECAP Nấm rất quan trọng đối với con người về nhiều mặt. Một số loài được tiêu thụ trực tiếp dưới dạng thực phẩm, trong khi những loài khác lại quan trọng trong sản xuất lương thực. Nấm đóng vai trò là chỉ số quan trọng về sức khỏe hệ sinh thái và rất quan trọng trong việc trồng rừng và nỗ lực khắc phục ô nhiễm. Một số loài là sinh vật mẫu quan trọng cho các nghiên cứu về tế bào nhân chuẩn và sinh học phân tử. Nấm được sử dụng rộng rãi để chống lại bệnh tật và sâu bệnh.• Một số cách mà nấm hoặc các sản phẩm từ nấm đóng góp vào việc cung cấp thực phẩm cho con người là gì? Xem trang 623-624. Một số lợi ích của việc sử dụng khảo sát về sự đa dạng của địa y và bộ sưu tập địa y trong bảo tàng để đo lường những thay đổi lâu dài về chất lượng không khí so với các phép đo trực tiếp về chất gây ô nhiễm khí quyển? Xem trang 624-625 và Hình 30.21 â€¢ Tại sao một số loại nấm lại đặc biệt thích hợp làm sinh vật mẫu cho nghiên cứu về tế bào nhân chuẩn và sinh học phân tử? Xem trang 625-626 Dù sống một mình hay cộng sinh, nấm đã lây lan thành công trên hầu hết Trái đất kể từ khi chúng có nguồn gốc từ tổ tiên nguyên sinh. Tổ tiên trước đây của nấm cũng đã tạo ra các loài trùng roi và động vật mà chúng tôi sẽ mô tả trong ba chương sau. 30.23 Kháng Penicillin Trong một đĩa petri tương tự như đĩa petri trong phòng thí nghiệm của Alexander Fleming, bốn chủng vi khuẩn gây bệnh đã được nuôi cấy cùng với nấm mốc Penicillium. Một chủng có khả năng kháng lại chất kháng sinh của nấm mốc, bằng chứng là nó phát triển đến mức có thể xâm nhập vào nấm mốc.



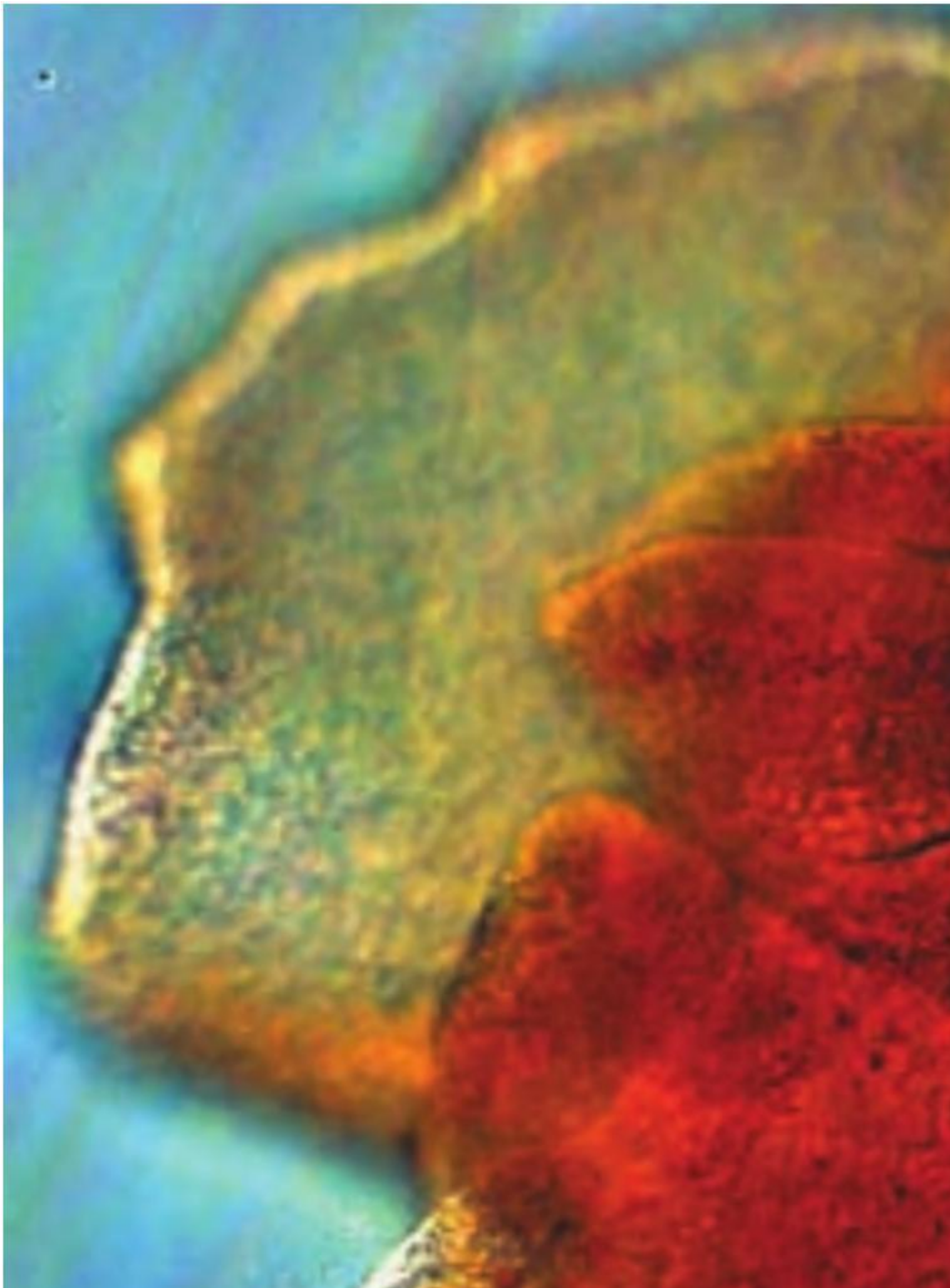
Tóm tắt chương 627 – Â© – Liệu kháng sinh có nguồn gốc từ nấm có loại bỏ được nguy cơ mắc bệnh do vi khuẩn ở người không? TRẢ LỜI Bắt đầu từ những năm 1940, kháng sinh có nguồn gốc từ nấm đã mở ra một "thời kỳ hoàng kim"; tự do khỏi nhiễm trùng vi khuẩn. Tuy nhiên, ngày nay, nhiều loại kháng sinh này đang mất đi hiệu quả do vi khuẩn gây bệnh tiến triển đề kháng với chúng (Hình 30.23) Hầu hết các kháng sinh y tế đều là dạng biến đổi hóa học của các chất được tìm thấy tự nhiên trong nấm và các sinh vật khác. Nấm sản sinh ra các hợp chất kháng sinh một cách tự nhiên để tự vệ trước sự phát triển của vi khuẩn và giảm sự cạnh tranh từ vi khuẩn về nguồn dinh dưỡng. Các hợp chất tự nhiên này thường được biến đổi về mặt hóa học để tăng tính ổn định, nâng cao hiệu quả và tạo điều kiện thuận lợi cho sản xuất tổng hợp. Từ cuối những năm 1950 đến cuối những năm 1990, không có nhóm kháng sinh chính mới nào được phát hiện. Tuy nhiên, trong những năm gần đây, ba nhóm kháng sinh mới đã được tổng hợp dựa trên thông tin thu được từ các kháng sinh có nguồn gốc từ nấm tự nhiên, giúp cải thiện việc điều trị một số chủng vi khuẩn kháng thuốc trước đây. Nấm cũng đã được sử dụng để chống lại các bệnh không do vi khuẩn. Một trong những ứng dụng đặc biệt của nấm là trong cuộc chiến chống lại bệnh sốt rét. Các nhà sinh vật học đã phát hiện ra rằng hai loài nấm là Beauveria bassiana và Metarhizium anisopliae có thể tiêu diệt muỗi gây bệnh sốt rét khi dùng làm màn chống muỗi. Muỗi vẫn chưa cho thấy bằng chứng về việc phát triển khả năng kháng lại các mầm bệnh sinh học này. 30.1 Nấm là gì? â€¢ Nấm được phân biệt với các loài opisthokont khác nhờ tính dị dưỡng hấp thụ và sự hiện diện của chitin trong thành tế bào của chúng. Ôn lại Hình 30.1 â€¢ Một số loại nấm là loài hoại sinh, một số khác là ký sinh trùng và một số là loài tương hỗ. - Nấm men là loại nấm đơn bào, sống tự do. â€¢ Cơ thể của nấm đa bào là một sợi nấm - một mạng lưới các sợi gọi là sợi nấm. Flyphae có thể có vách ngăn (có vách ngăn) hoặc tế bào nội bào (đa nhân). Xem lại Hình 30.3 Nấm tương tác với các sinh vật khác như thế nào? “Nấm saprobic, hoạt động như chất phân hủy, góp phần quan trọng vào việc tái chế các nguyên tố, đặc biệt là carbon. â€¢ Nhiều loại nấm là ký sinh trùng, thu thập chất dinh dưỡng từ tế bào vật chủ bằng phương pháp haustoria. Ôn lại Hình 30.5 â€¢ Một số loại nấm có mối quan hệ cộng sinh và tương hỗ với các sinh vật khác. • Một số loại nấm kết hợp với tảo xanh đơn bào, vi khuẩn lam hoặc cả hai để hình thành địa y, sống trên bề mặt lộ thiên của đá, cây và đất. Ôn lại Hình 30.8 â€¢ Mycorrhizae là mối quan hệ cộng sinh của nấm với rễ cây. Chúng cải thiện khả năng hấp thụ chất dinh dưỡng và nước của cây. ™ Nấm nội sinh sống trong thực vật và có thể bảo vệ vật chủ khỏi động vật ăn cỏ và mầm bệnh. Các nhóm nấm chính khác nhau như thế nào về cấu trúc và lịch sử cuộc sống? ™ Các microsporidia, chytrid,và nấm bào tử hợp tử đa dạng hóa sớm trong quá trình tiến hóa của nấm. Nấm rễ cộng sinh, nấm túi và nấm câu lạc bộ tạo thành một nhóm đơn ngành, và hai nhóm sau tạo thành nhánh Dikarya. Ôn lại Hình 30.10, Bảng 30.1, HOẠT ĐỘNG 30.1 CHƯƠNG TÓM TẮT 30 â€¢ Nhiều loài nấm sinh sản cả hữu tính và vô tính. Ở nhiều loại nấm, sinh sản hữu tính xảy ra giữa các cá thể thuộc các kiểu giao phối khác nhau. Ôn lại Hình 30.11 â€¢ Microsporidia là loại nấm đơn bào có mức độ suy giảm cao. Chúng là ký sinh trùng nội bào bắt buộc của động vật. â€¢ Ba dòng dõi riêng biệt của chytrid đều bao gồm các loài có giao tử gắn roi. Ôn lại Hình 30.1 4A â€¢ Trong quá trình sinh sản hữu tính của nấm trên cạn, plasmogamy (sự hợp nhất tế bào chất) xảy ra trước karyogamy (sự hợp nhất của nhân). • Nấm bào tử hợp tử có giai đoạn nghỉ ngơi được gọi là bào tử hợp tử, chứa nhiều nhân lưỡng bội. Các bào tử của chúng được phân tán từ các bào tử có cuống đơn giản. Ôn lại Hình 30.1 4B, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 30.1 â€¢ Nấm rễ cộng sinh hình thành mối quan hệ cộng sinh với rễ cây. Chúng chỉ được biết là sinh sản vô tính. Sợi nấm của chúng có tính chất coenocytic. • Ở nấm túi và nấm câu lạc bộ, một sợi nấm chứa hai nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền, được gọi là dikaryon, được hình thành. Tình trạng dikaryotic (n + n) chỉ có ở nấm. Ôn lại Hình 30.16, HOẠT ĐỘNG 30.2 â€¢ Nấm sắc có sợi nấm vách ngăn có lỗ chân lông to; cấu trúc sinh sản hữu tính của chúng là asci. Một số loại nấm túi là nấm men đơn bào. Nhiều loại nấm túi sợi tạo ra cấu trúc quả thịt gọi là ascomata. Giai đoạn dikaryon trong vòng đời của nấm túi tương đối ngắn. Ôn lại Hình 30.1 6A â€¢ Nấm câu lạc bộ có sợi nấm tự hoại với các lỗ nhỏ đặc biệt. Cấu trúc đậu quả của chúng được gọi là basidiomata, và cấu trúc sinh sản hữu tính của chúng là basidia. Giai đoạn dikaryon có thể kéo dài nhiều năm. Xem lại Hình 30.1 6B Một số ứng dụng của Sinh học Nấm là gì? â€¢ Một số loại nấm được con người tiêu thụ làm thực phẩm; các loại nấm khác rất quan trọng trong việc nướng, lên men và tạo hương vị cho thực phẩm. â€¢ Nấm đóng vai trò quan trọng trong việc làm sạch các chất gây ô nhiễm môi trường như hydrocarbon tổng hợp có nguồn gốc từ dầu mỏ. tiếp tục• Nấm bào tử hợp tử có giai đoạn nghỉ ngơi được gọi là bào tử hợp tử, chứa nhiều nhân lưỡng bội. Các bào tử của chúng được phân tán từ các bào tử có cuống đơn

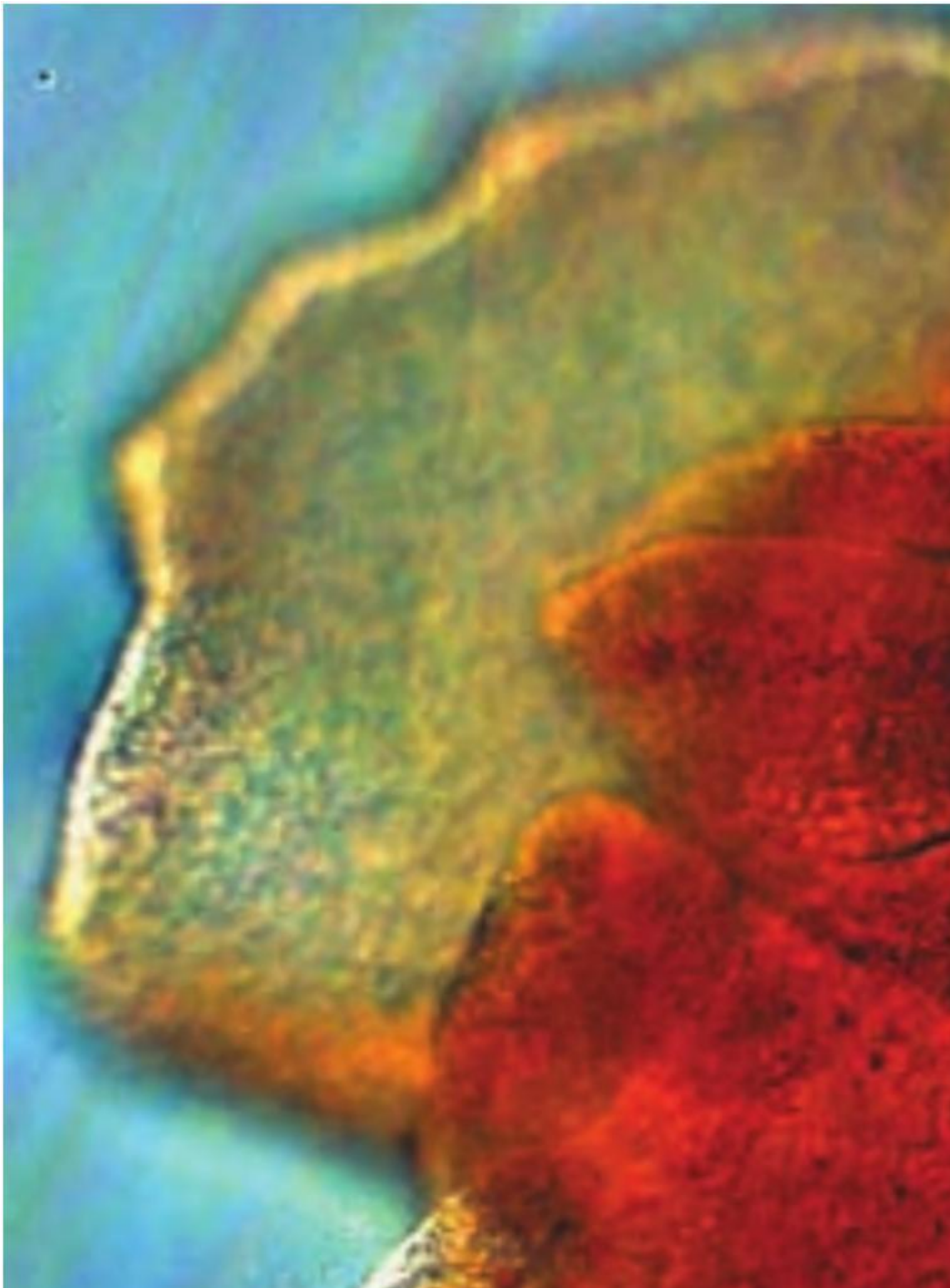
giản. Ôn lại Hình 30.1 4B, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 30.1 â€¢ Nấm rễ cộng sinh hình thành mối quan hệ cộng sinh với rễ cây. Chúng chỉ được biết là sinh sản vô tính. Sợi nấm của chúng có tính chất coenocytic. • Ở nấm túi và nấm câu lạc bộ, một sợi nấm chứa hai nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền, được gọi là dikaryon, được hình thành. Tình trạng dikaryotic (n + n) chỉ có ở nấm. Ôn lại Hình 30.16, HOẠT ĐỘNG 30.2 â€¢ Nấm sắc có sợi nấm vách ngăn có lỗ chân lông to; cấu trúc sinh sản hữu tính của chúng là asci. Một số loại nấm túi là nấm men đơn bào. Nhiều loại nấm túi sợi tạo ra cấu trúc quả thịt gọi là ascomata. Giai đoạn dikaryon trong vòng đời của nấm túi tương đối ngắn. Ôn lại Hình 30.1 6A â€¢ Nấm câu lạc bộ có sợi nấm tự hoại với các lỗ nhỏ đặc biệt. Cấu trúc đậu quả của chúng được gọi là basidiomata, và cấu trúc sinh sản hữu tính của chúng là basidia. Giai đoạn dikaryon có thể kéo dài nhiều năm. Xem lại Hình 30.1 6B Một số ứng dụng của Sinh học Nấm là gì? â€¢ Một số loại nấm được con người tiêu thụ làm thực phẩm; các loại nấm khác rất quan trọng trong việc nướng, lên men và tạo hương vị cho thực phẩm. â€¢ Nấm đóng vai trò quan trọng trong việc làm sạch các chất gây ô nhiễm môi trường như hydrocarbon tổng hợp có nguồn gốc từ dầu mỏ. tiếp tục• Nấm bào tử hợp tử có giai đoạn nghỉ ngơi được gọi là bào tử hợp tử, chứa nhiều nhân lưỡng bội. Các bào tử của chúng được phân tán từ các bào tử có cuống đơn giản. Ôn lại Hình 30.1 4B, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 30.1 â€¢ Nấm rễ cộng sinh hình thành mối quan hệ cộng sinh với rễ cây. Chúng chỉ được biết là sinh sản vô tính. Sợi nấm của chúng có tính chất coenocytic. • Ở nấm túi và nấm câu lạc bộ, một sợi nấm chứa hai nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền, được gọi là dikaryon, được hình thành. Tình trạng dikaryotic (n + n) chỉ có ở nấm. Ôn lại Hình 30.16, HOẠT ĐỘNG 30.2 â€¢ Nấm sắc có sợi nấm vách ngăn có lỗ chân lông to; cấu trúc sinh sản hữu tính của chúng là asci. Một số loại nấm túi là nấm men đơn bào. Nhiều loại nấm túi sợi tạo ra cấu trúc quả thịt gọi là ascomata. Giai đoạn dikaryon trong vòng đời của nấm túi tương đối ngắn. Ôn lại Hình 30.1 6A â€¢ Nấm câu lạc bộ có sợi nấm tự hoại với các lỗ nhỏ đặc biệt. Cấu trúc đậu quả của chúng được gọi là basidiomata, và cấu trúc sinh sản hữu tính của chúng là basidia. Giai đoạn dikaryon có thể kéo dài nhiều năm. Xem lại Hình 30.1 6B Một số ứng dụng của Sinh học Nấm là gì? â€¢ Một số loại nấm được con người tiêu thụ làm thực phẩm; các loại nấm khác rất quan trọng trong việc nướng, lên men và tạo hương vị cho thực phẩm. â€¢ Nấm đóng vai trò quan trọng trong việc làm sạch các chất gây ô nhiễm môi trường như hydrocarbon tổng hợp có nguồn gốc từ dầu mỏ. tiếp tục

628 CHƯƠNG 30 Sự tiến hóa và đa dạng của nấm â€¢ Sự đa dạng và phong phú của địa y phát triển trên cây là một chỉ số nhạy cảm về chất lượng không khí. â€¢ Các dự án trồng lại rừng đòi hỏi phải phục hồi quần thể nấm rễ cộng sinh. â€¢ Một số loài nấm là sinh vật mẫu quan trọng. â€¢ Nấm cung cấp vũ khí quan trọng chống lại bệnh tật và sâu bệnh. fil Vào phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is30 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Tính dị dưỡng hấp thụ của nấm được hỗ trợ bởi a. sự hình thành dikaryon. b. Sự hình thành bào tử. c. thực tế là tất cả chúng đều là ký sinh trùng. d. tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích lớn của chúng. đ. việc họ sở hữu lục lạp. 2. Điều nào sau đây là lý do khiến địa y có thể là dấu hiệu hữu ích cho sự thay đổi môi trường? Một. Địa y bài tiết các chất độc hại mà chúng hấp thụ và những chất bài tiết này có thể được sử dụng để đo mức độ ô nhiễm cục bộ. b. Bởi vì địa y giữ lại độc tố nên các bộ sưu tập địa y lịch sử có thể được sử dụng để đo các điều kiện khí quyển trong quá khứ. c. Các chất ô nhiễm trong khí quyển (như 206Pb) kích thích sự phát triển của địa y, do đó địa y phát triển nặng là dấu hiệu của ô nhiễm không khí. d. Ô nhiễm khí quyển kích thích hoạt động của nấm rễ, ức chế sự phát triển của địa y. đ. Không có ý nào ở trên 3. Phát biểu nào về giai đoạn dikaryon là không đúng? Một. Tế bào chất của hai tế bào hợp nhất trước khi nhân của chúng hợp nhất. b. Hai hạt nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền. c. Hai hạt nhân thuộc cùng một kiểu giao phối. d. Giai đoạn dikaryon kết thúc khi hai hạt nhân hợp nhất. đ. Không phải tất cả các loại nấm đều có giai đoạn dikaryon. 4. Microsporidia a. thiếu ty thể thực sự. b. là ký sinh trùng của động vật. c. chứa mi tosomes. d. là một trong những sinh vật nhân chuẩn nhỏ nhất được biết đến. đ. Tất cả những điều trên 5. Câu nào nói về địa y là không đúng? Một. Chúng có thể sinh sản bằng cách phân mảnh cơ thể thực vật. b. Họ thường là những người thực dân đầu tiên ở một khu vực mới. c. Chúng làm cho môi trường của chúng trở nên cơ bản hơn (kiềm). d. Chúng góp phần hình thành đất. đ. Chúng có thể chứa ít hơn 10% nước tính theo trọng lượng. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Bạn được xem một vật thể nhìn bề ngoài giống như một cây nấm màu xanh nhạt. Mô tả ít nhất ba tiêu chí (bao gồm các đặc điểm giải phẫu và hóa học) giúp bạn phân biệt vật thể đó là một mảnh cây hay một mảnh nấm. 7. Nhiều loại nấm là dikaryotic

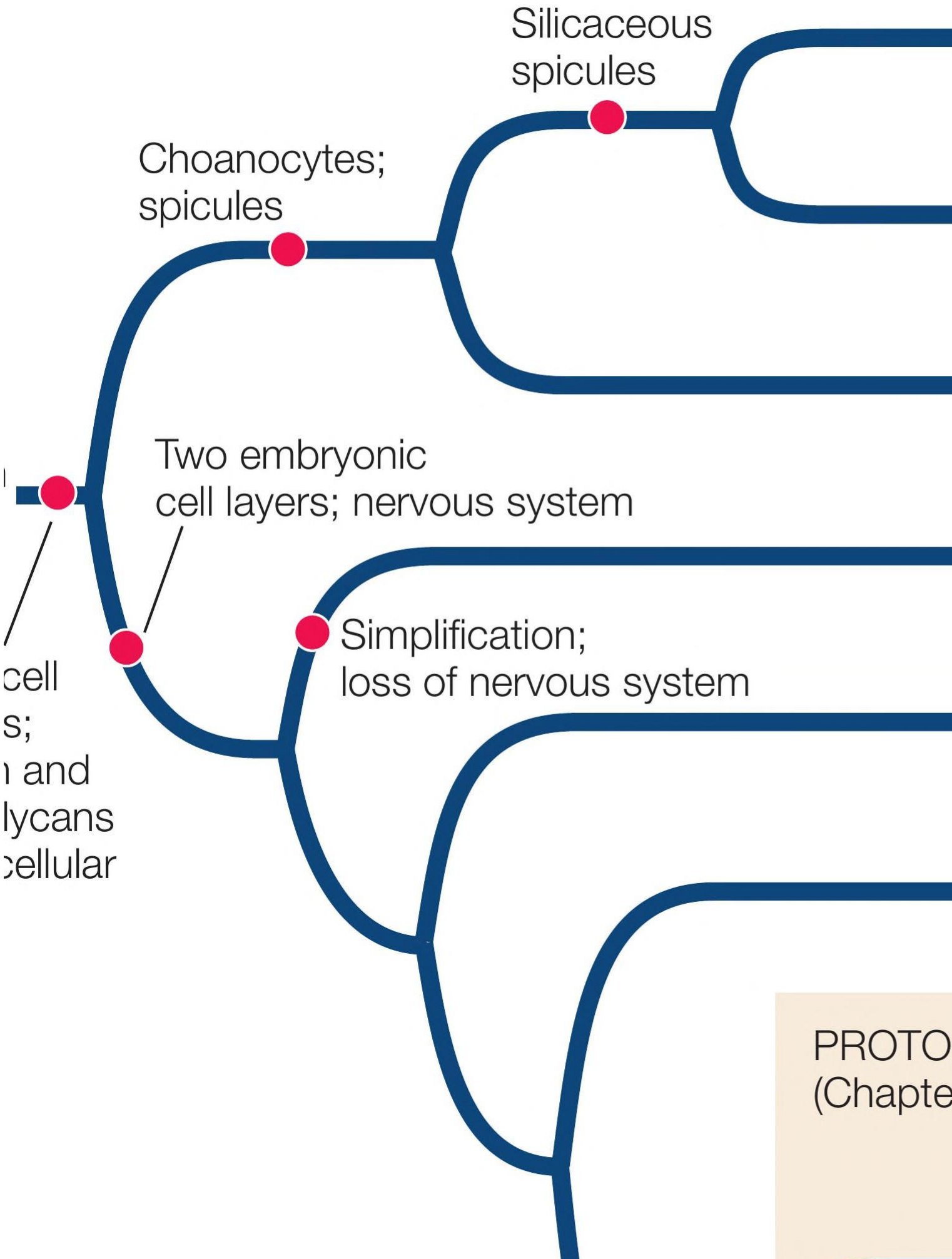
trong một phần vòng đời của chúng. Tại sao dikaryon được mô tả là n + n thay vì 2 n? 8. Nếu toàn bộ nấm trên Trái đất đột nhiên chết đi, những sinh vật sống sót sẽ bị ảnh hưởng như thế nào? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Xem xét các dữ liệu sau đây về địa y tại năm địa điểm khảo sát: Số địa điểm Số loài địa y Cành cây được bao phủ bởi địa y (%) 1 5 38 2 1 2 3 3 15 4 8 75 5 13 100 Dự đoán thứ tự tương đối của các địa điểm về khoảng cách của họ với trung tâm của một thành phố lớn. Các yếu tố khác (ngoài khoảng cách đến trung tâm thành phố, chẳng hạn như hướng gió thịnh hành) có thể ảnh hưởng đến dự đoán của bạn.Bạn có thể nghĩ ra hai yếu tố chính khác có thể ảnh hưởng đến những kết quả này không? 10. Khi các nhà sinh học phân lập DNA từ các mẫu toàn bộ thực vật để nghiên cứu bộ gen thực vật, các nhà điều tra đôi khi phát hiện ra rằng một số gen mà họ phân lập dường như có liên quan chặt chẽ hơn với gen nấm so với gen của họ hàng gần của thực vật. học. Lời giải thích khả dĩ cho quan sát này là gì? Bạn có thể kiểm tra giả thuyết của mình bằng cách nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các kế hoạch cơ thể CHƯƠNG 31.1 Đặc điểm nào giúp phân biệt động vật? 31.2 Đặc điểm của sơ đồ cơ thể động vật là gì? 31.3 Động vật lấy thức ăn bằng cách nào? 31.4 Vòng đời của các loài động vật khác nhau như thế nào? 31.5 Các nhóm động vật chính là gì? NĂM 1883 NHÀ ĐỘNG VẬT HỌC FRANZ SCHULZE nhận thấy có điều gì đó bất thường trong phòng thí nghiệm ở Áo của ông: những sinh vật dẹt, trong suốt đang bò trên các thành bể cá nước mặn của ông. Những sinh vật này, mà Schulze đã vô tình thu thập được cùng với bọt biển mà anh ấy quan tâm hàng đầu, có vẻ là động vật, nhưng chúng không giống bất kỳ loài động vật nào được mô tả trước đây - đặc biệt là vì chúng liên tục thay đổi hình dạng khi di chuyển. Kiểm tra sâu hơn cho thấy các sinh vật mới thực sự là động vật. Tuy nhiên, về mặt cấu trúc, chúng nằm trong số những động vật đơn giản nhất mà Schulze - hoặc bất kỳ ai khác - từng quan sát, chúng chỉ được tạo thành từ bốn loại tế bào. Ông đặt tên cho loài mới là Trichoplax adhaerens, có nghĩa là "tấm lông dính". và lập luận rằng loài mới này không có mối quan hệ chặt chẽ với các nhóm động vật chính khác. Tuy nhiên, trong nhiều thập kỷ, hầu hết các nhà sinh vật học đã bác bỏ phát hiện của Schulze, nhấn mạnh rằng các sinh vật trong suốt phải là dạng ấu trùng của các loài động vật nổi tiếng khác. Vào những năm 1960, các nghiên cứu chi tiết hơn đã xác nhận tính chất đặc biệt của Trichoplax. Thậm chí sau đó, loài động vật kỳ lạ này vẫn tiếp tục được biết đến hầu như chỉ trong các bể cá. Chỉ trong thập kỷ qua, các nhà sinh vật học mới xác định được quần thể T. adharens tự nhiên phát triển trên bề mặt cứng ở các vùng ven biển nhiệt đới và cận nhiệt đới. Một số loài có liên quan chặt chẽ khác đã được phát hiện (mặc dù hầu hết vẫn chưa được đặt tên chính thức). Nói chung, những loài này được gọi là placozoans (tiếng Hy Lạp, "động vật phẳng"). Càng nhiều nhà sinh vật học nghiên cứu về Trichoplax thì loài vật này càng xuất hiện kỳ quặc. Nó có bộ gen nhỏ nhất so với bất kỳ loài động vật nào được nghiên cứu cho đến nay. Các giai đoạn trưởng thành thiếu tính đối xứng của cơ thể và không có miệng, ruột hoặc hệ thần kinh. Placozoans có phân kỳ ở gốc cây động vật không? Trả lời câu hỏi đó đòi hỏi sự hiểu biết về phát sinh loài động vật. Mặc dù placozoan có hình thái đơn giản và có bộ gen nhỏ nhất so với bất kỳ loài động vật nào được nghiên cứu cho đến nay, nhưng chúng có thể là hậu duệ của tổ tiên với sơ đồ cơ thể phức tạp hơn. Trichoplax là đại diện còn sót lại của một nhóm động vật xuất hiện sớm trong quá trình tiến hóa của động vật? Những nhóm sinh vật nào là gốc rễ của cây động vật hiện đang là chủ đề được nghiên cứu và tranh luận đáng kể. Một số giả thuyết có thể có về mối quan hệ đang được khám phá bằng các phân tích bộ gen. Sự đơn giản về cấu trúc của Trichoplax hiện được hầu hết các nhà sinh học coi là sự đảo ngược tiến hóa từ một dạng cơ thể phức tạp hơn. Hầu hết các nghiên cứu về gen đều chỉ ra rằng các nhóm động vật khác đang hình thành sự phân chia sớm nhất với các loài còn lại.Chương này khám phá những nhánh sớm nhất của cây động vật và chỉ ra một số "sơ đồ cơ thể" cơ bản như thế nào? đã được sửa đổi để tạo ra nhiều dạng động vật đa dạng đáng chú ý được mô tả trong chương này và hai chương tiếp theo. m Nhóm động vật nào tham gia vào quá trình phân chia sớm nhất trong cây động vật? Xem câu trả lời ở trang 648.





Các gai silic Choanocytes; gai â– # Tổ tiên chung Các mối nối tế bào duy nhất; collagen và proteoglycan trong ma trận ngoại bào 31.1 Cây phát sinh loài của động vật Cây này trình bày các giả thuyết hiện tại được hỗ trợ tốt nhất về mối quan hệ tiến hóa giữa các nhóm động vật chính. Những đặc điểm được đánh dấu bằng các vòng tròn màu đỏ sẽ được giải thích trong chương này và hai chương tiếp theo. Đối xứng song phương dọc theo trục ^ trước-sau; ba lớp tế bào phôi Blastopore phát triển ^ thành hậu môn Bọt biển dây sống (Chương 31) >- Động vật lưỡng bội (Chương 31) ^ Song phương (tam bội) Đặc điểm gì phân biệt động vật? Làm thế nào để chúng ta nhận biết một sinh vật là một động vật? Điều đó có vẻ hiển nhiên đối với nhiều loài động vật quen thuộc, nhưng lại ít rõ ràng hơn đối với các nhóm như bọt biển, loài từng được cho là thực vật. Một số đặc điểm chung mà chúng ta liên tưởng đến động vật bao gồm: Tính đa bào. Ngược lại với Vi khuẩn, Vi khuẩn cổ và hầu hết các sinh vật nguyên sinh (xem Chương 26 và 27), tất cả các loài động vật đều đa bào. Vòng đời của động vật có các mô hình phát triển phức tạp từ hợp tử đơn bào thành trưởng thành đa bào. ™ Trao đổi chất dị dưỡng. Ngược lại với hầu hết thực vật, tất cả động vật đều là sinh vật dị dưỡng. Động vật có khả năng tổng hợp rất ít phân tử hữu cơ từ các hóa chất vô cơ nên chúng phải lấy các phân tử hữu cơ cần thiết từ môi trường. ™ Tiêu hóa bên trong. Mặc dù nấm cũng là loài dị dưỡng (xem Chương 30), động vật và nấm tiêu hóa thức ăn một cách khác nhau. Trong khi nấm tiêu hóa thức ăn bên ngoài cơ thể, hầu hết động vật sử dụng các quá trình bên trong để phân hủy vật liệu từ môi trường thành các phân tử hữu cơ mà chúng cần. Hầu hết động vật ăn thức ăn vào ruột bên trong, liên tục với môi trường bên ngoài và là nơi diễn ra quá trình tiêu hóa. ™ Sự vận động và hệ thần kinh. Ngược lại với phần lớn thực vật và nấm, hầu hết động vật đều có thể di chuyển cơ thể. Chuyển động này thường được phối hợp thông qua một hệ thống thần kinh phát triển tốt, hệ thống này cũng thường hoạt động như một hệ thống cảm giác. Động vật phải di chuyển để tìm thức ăn hoặc mang thức ăn đến cho chúng. Mô cơ và hệ thần kinh là đặc trưng của động vật và nhiều sơ đồ cơ thể động vật chuyên biệt cho việc di chuyển và phát hiện con mồi. Mặc dù những đặc điểm chung này giúp chúng ta nhận biết động vật nhưng không có đặc điểm nào có thể chẩn đoán cho tất cả các loài động vật. Một số động vật không di chuyển, ít nhất là trong một số giai đoạn sống nhất định, còn một số thực vật và nấm có khả năng di chuyển hạn chế. Một số động vật thiếu hệ thống thần kinh tập trung và một số thiếu ruột. Nhiều sinh vật đa bào không phải là động vật. Dựa trên cơ sở nào chúng ta nhóm tất cả các loài động vật lại với nhau trong một nhánh duy nhất? Tính đơn ngành của động vật được hỗ trợ bởi trình tự gen và hình thái học. Bằng chứng thuyết phục nhất cho thấy tất cả các sinh vật được coi là động vật đều có chung một tổ tiên đến từ các phân tích phát sinh gen về trình tự gen của chúng. Hiện có tương đối ít bộ gen động vật hoàn chỉnh nhưng số lượng bộ gen động vật hoàn chỉnh đang được giải mã nhiều hơn mỗi năm. Phân tích các bộ gen này,cũng như nhiều trình tự gen riêng lẻ đã chỉ ra rằng các loài động vật này thực sự là đơn ngành. Các metazo phát sinh chủng loại Eu được hỗ trợ tốt nhất


Silicaceous spicules
Choanocytes; spicules
Two embryonic cell layers; nervous system
Simplification; loss of nervous system
cell
s;
and
lycans
cellular
PROTO
(Chapte

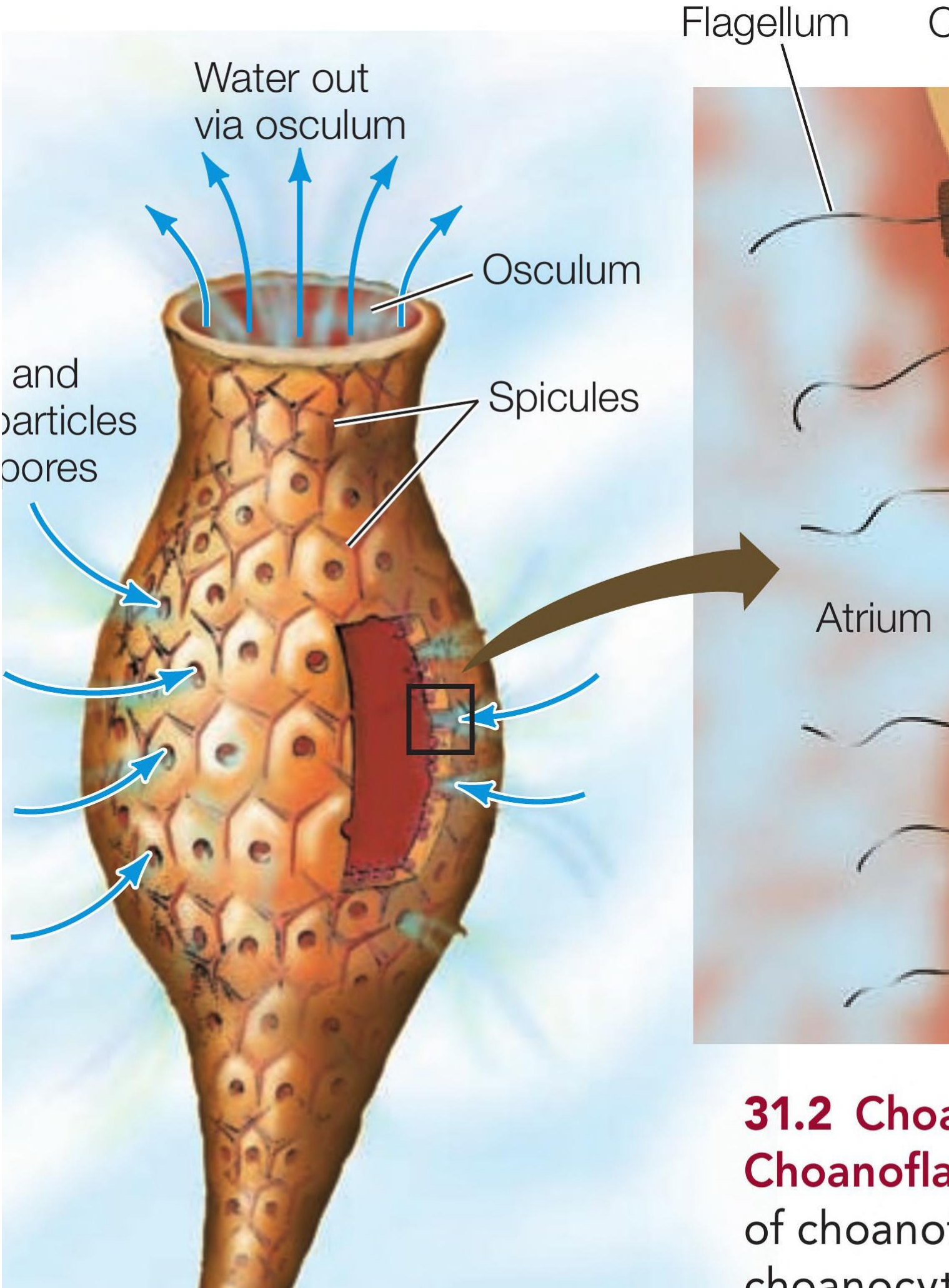
31 .1 Đặc điểm nào để phân biệt các loài động vật? 631 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Tái tạo lại tài liệu gốc về thực vật học động vật Dunn, C. W. và 17 người khác 2008. Lấy mẫu phát sinh loài trên phạm vi rộng giúp cải thiện độ phân giải của Cây Đời sống Động vật. Bản chất 452: 745-749. Phân tích dữ liệu Một số bước đột phá trong hiểu biết của chúng ta về phát sinh loài động vật đã xảy ra trong những năm gần đây khi trình tự gen và protein được so sánh giữa các loài. Casey Dunn và các đồng nghiệp của ông đã so sánh trình tự của nhiều loại protein khác nhau ở nhiều nhóm động vật khác nhau. Bảng dưới đây là mẫu dữ liệu có thể được sử dụng để xây dựng lại mối quan hệ giữa các loài đại diện này. Trong bài báo gốc, Dunn và các đồng nghiệp đã báo cáo về 11.234 vị trí axit amin trong số 77 loài động vật. Hai mươi bảy vị trí axit amin của mười loài đó được trình bày trong bảng. CÂU HỎI 1 Như bạn đã làm ở Chương 22 (xem Phần 22.2), hãy xây dựng một cây phát sinh loài của mười loài này bằng phương pháp phân tích. Sử dụng nhóm ngoài (choanoflagellate) để nhổ tận gốc cây của bạn. Giả sử rằng mọi sự thay đổi từ axit amin này sang axit amin khác đều có khả năng xảy ra như nhau. CÂU HỎI 2 Có bao nhiêu sự thay đổi trạng thái đặc tính (tức là thay đổi từ axit amin này sang axit amin khác) xảy ra dọc theo mỗi nhánh trên cây của bạn? CÂU HỎI 3 Vị trí axit amin nào (tức là số ký tự nào) biểu hiện sự đồng nhất (hội tụ hoặc đảo ngược trạng thái ký tự)? CÂU HỎI 4 Nhóm nào trên cây của bạn tượng trưng cho các loài động vật lưỡng bội? Các nguyên mẫu? Động vật miệng thứ hai? Trạng thái đặc tính (axit amin tại vị trí) Loài 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 Nhóm ngoài (choanoflagellate) Ngao Giun đất Tardigrade Ruồi giấm YGLGQDPNFPKSFSVALTV I RQNLVI Y Y Y F S A A A T T T G G G G N N H N Y Y Y Y A P K A A A A M M M M I I V I A A A L L T L T T S S V V V S S N D V V V V I M L L Nhím Biển Y A T G L L E N Y P N A M R 1 A L T V 1 R Q N L T V K Human W A A G L R E H Y P K A 1 R 1 S V T V 1 R Q N L T V K Gà W A A G L R E H Y P R A 1 R 1 A V T V 1 R Q N L T V K Lancelet Y A T G L R E H Y P K A M R 1 A V T V 1 R L N L T V K Sponge Y G L S L R P N F P K S M S V A L T V 1 R Q N L V 1 L Vào BioPortal để xem tất cả cây bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU cho các nhóm động vật chính được hiển thị trong Hình 31 . 1 . Bảng 31.1 tóm tắt các thành viên còn sống của các nhóm đó. Mặc dù động vật được coi là thuộc về một nhánh duy nhất từ lâu trước khi có thể thực hiện giải trình tự gen, nhưng đáng ngạc nhiên là có rất ít đặc điểm hình thái được chia sẻ ở tất cả các loài động vật. Hai đặc điểm hình thái đồng nghĩa đã được xác định để phân biệt các loài động vật: • Một tập hợp chung các phân tử ma trận ngoại bào, bao gồm collagen và proteoglycans (xem Hình 5.22) – Các loại mối nối độc đáo giữa các tế bào (mối nối chặt chẽ, desmosome và mối nối khoảng cách; xem Hình 6.7) Mặc dù một số động vật trong một số nhóm thiếu một trong những đặc điểm này,người ta tin rằng những đặc điểm này đã được tổ tiên của tất cả các loài động vật sở hữu và sau đó bị mất đi trong các nhóm đó. Những điểm tương đồng giữa các loài động vật về tổ chức và chức năng của Hox và các gen phát triển khác (xem Chương 20) cung cấp thêm bằng chứng về các cơ chế phát triển được chia sẻ bởi một tổ tiên động vật chung. Tổ tiên chung của động vật có lẽ là sinh vật nguyên sinh có roi thuộc địa tương tự như các loài choanoflagellate thuộc địa hiện có. Các khuẩn lạc Choanoflagellate có những điểm tương đồng rõ ràng với bọt biển đa bào (Hình 31.2). Giả thuyết được ủng hộ tốt nhất về nguồn gốc động vật đưa ra giả thuyết về một dòng giống choanoflagellate trong đó một số tế bào trong đàn trở nên chuyên biệt - một số dành cho sự di chuyển, số khác dành cho dinh dưỡng, số khác dành cho sinh sản, v.v. Một khi quá trình chuyên biệt hóa chức năng này đã bắt đầu, các tế bào có thể tiếp tục biệt hóa. Sự phối hợp giữa các nhóm tế bào có thể đã được cải thiện nhờ các phân tử điều hòa và tín hiệu cụ thể hướng dẫn sự biệt hóa và di chuyển của các tế bào trong quá trình phát triển phôi. Những nhóm tế bào phối hợp như vậy cuối cùng có thể tiến hóa thành những sinh vật lớn hơn và phức tạp hơn mà chúng ta gọi là động vật. Gần 80% trong số 1,8 triệu loài sinh vật sống được đặt tên là động vật và hàng triệu loài động vật khác đang chờ được khám phá. Bằng chứng về mối quan hệ tiến hóa giữa các nhóm động vật có thể được tìm thấy trong các hóa thạch, trong các mô hình phát triển phôi thai, trong hình thái học.

632 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các sơ đồ cơ thể BẢNG 31.1 Tóm tắt các thành viên còn sống của các nhóm động vật chính Số lượng gần đúng của các loài còn sống Các phân nhóm chính, các nhóm khác Tên được mô tả và ghi chú Bọt biển 8.500 Số lượng gần đúng các loài còn sống Các phân nhóm chính, nhóm khác Tên và ghi chú được mô tả Ctenophores 250 Placozoans 2 Cnidarians 12.500 Orthonectids 45 Rhombozoans 125 PROTOSTOMES Giun mũi tên 180 Lophotrochozoans Bryozoans 5.500

Entoprocts 170 Giun dẹp 30.000 Dạ dày 800 Luân trùng và họ hàng 3.000 Giun ruy băng 1,20 0 Brachiepads 450 Phoronids 10 Annelids 19.000 Động vật thân mềm 117.000 Demosponges, bọt biển thủy tinh, bọt biển chứa đá vôi Thạch lược Các loài bổ sung đã được phát hiện nhưng chưa được đặt tên chính thức Anthozoans: san hô, hải quỳ Hydrozoans: hydras và hydroids Scyphozoans: sứa Myxozoans: động vật có chất nhầy ký sinh; đôi khi được xếp vào nhóm khác biệt với các loài cnidarians. Ký sinh trùng giống giun cực nhỏ của động vật không xương sống ở biển; mối quan hệ không rõ ràng Ký sinh trùng nhỏ (0,5-7 mm) ở động vật chân đầu; mối quan hệ không chắc chắn Giun thủy tinh Động vật có rêu Động vật thủy sinh không cuống, dài 0,1-7 mm, bề ngoài giống với loài bryozoans Giun dẹp sống tự do; sán và sán dây (tất cả đều ký sinh); monogeneans (ký sinh trùng của cá) "Lưng có lông" Luân trùng, giun đầu gai và giun hàm Giun vòi Vỏ đèn Các loài ăn lọc không cuống ở biển Polychaetes (thường ở biển; có thể không đơn ngành) Clitellates: giun đất, giun nước ngọt, đỉa Monoplacophorans Chiton Hai mảnh vỏ: nghêu, sò, trai Động vật chân bụng: ốc sên, sên, loài động vật chân đầu: mực, bạch tuộc, nautiloids Ecdysozoans Kinorhynchs 180 Loriciferans 30 Priapulids 20 Tuyến trùng 25.000 Giun lông ngựa 350 Tardigrades 1.200 Onychophorans 180 Động vật chân đốt Chelicerates 114.000 Myriapod Giáp xác 12.000 67.000 Hexa vỏ 1.020.000 DEUTEROSTOMES Xenoturbellids 2 Acoels 400 Echinoderms 7.500 Hemichordates 120 Động vật có vỏ 2.800 La nee let Động vật có xương sống 35 65.000 Rồng bùn Đầu chồi Giun dương vật Giun tròn Giun Gordian Gấu nước Giun nhung Cua móng ngựa, pycnogonids và nhện (bọ cạp, thợ gặt, nhện, ve, ve) Động vật nhiều chân, rết Cua, tôm, tôm hùm và tôm càng, hà, chân kiếm Côn trùng và họ hàng không cánh của chúng Thứ hai là giun biển đơn giản; mối quan hệ không chắc chắn Giun biển dẹt rất nhỏ (chủ yếu là <2 mm); mối quan hệ không chắc chắn Crinoids (hoa huệ biển và sao lông vũ); sao giòn; sao biển; hoa cúc biển; nhím biển; hải sâm Giun đầu trứng và loài pterobranch Mực biển (ascidians), cá hồi và ấu trùng Cephalochordates Cá hagfishes, cá mút đá, cá sụn, cá vây tia, cá vây tay, cá phổi, động vật lưỡng cư, bò sát (bao gồm cả chim) và động vật có vú

31 .1 Đặc điểm nào để phân biệt các loài động vật? 633 (A) Sinh vật nguyên sinh Choanoflagellate và sinh lý học của động vật sống, trong cấu trúc của protein động vật và trong trình tự gen. Càng ngày, các nghiên cứu về mối quan hệ phát sinh gen giữa các nhóm động vật chính ngày càng phụ thuộc vào việc so sánh trình tự bộ gen. Một số mô hình phát triển cơ bản giúp phân biệt các nhóm động vật chính 31.2 Tế bào choanocytes trong bọt biển giống với sinh vật bảo vệ Choanoflagellate (A) Sự giống nhau của các tập đoàn sinh vật nguyên sinh choanoflagellate với tế bào choanocytes bọt biển hỗ trợ mối liên kết tiến hóa giữa dòng sinh vật nguyên sinh này và động vật. (B) Một miếng bọt biển di chuyển nước chứa thức ăn qua cơ thể bằng cách đập vào roi của tế bào choanocytes. Nước đi vào miếng bọt biển qua các lỗ nhỏ và đi vào kênh dẫn nước hoặc tâm nhĩ mở, nơi các tế bào choanocytes thu giữ các hạt thức ăn từ nước. Các gai là cấu trúc xương hỗ trợ. Nước thoát ra ngoài qua lỗ thẩm thấu Nước và các hạt thức ăn đi vào qua lỗ chân lông Sự khác biệt về mô hình phát triển phôi cho đến gần đây đã cung cấp nhiều manh mối quan trọng về phát sinh loài động vật. Tuy nhiên, các phân tích trình tự gen hiện đang cho thấy rằng một số mô hình phát triển có nhiều biến đổi tiến hóa hơn so với suy nghĩ trước đây. Ở đây chúng tôi mô tả các mô hình phát triển cơ bản khác nhau giữa các nhóm động vật chính. Sự phân chia tế bào đầu tiên của phôi được gọi là sự phân chia. Như được mô tả trong Phần 44.1, có một số kiểu phân chia khác nhau tồn tại ở các loài động vật. Mặc dù những kiểu mẫu này có thể hữu ích trong việc xác định đặc điểm của các nhóm động vật chính, nhưng các phân tích về bộ gen đã chỉ ra rằng nhiều thay đổi đã xảy ra trong các kiểu phân chia trong suốt quá trình tiến hóa của động vật. Kiểu phân cắt bị ảnh hưởng bởi cấu hình của lòng đỏ, chất dinh dưỡng phi tế bào nuôi dưỡng phôi đang phát triển. Trứng của nhiều nhóm động vật chứa một lượng nhỏ lòng đỏ được phân bổ đều khắp tế bào chất của trứng. Trong một số nhóm này, hợp tử và các tế bào con cháu của nó phân chia hoàn toàn và đồng đều theo kiểu được gọi là sự phân cắt xuyên tâm. Sự phân tách xuyên tâm được cho là tình trạng tổ tiên của các loài động vật không phải bọt biển, vì nó được phân bố rộng rãi trong các dòng dõi chính. Sự phân tách theo hình xoắn ốc - một hoán vị phức tạp của sự phân tách xuyên tâm - được tìm thấy ở nhiều lophotrochozoans (một nhóm bao gồm giun đất và trai). Do đó, các loài Lophotrochozo có sự phân cắt theo hình xoắn ốc đôi khi được gọi là các loài xoắn ốc. Các nhánh đầu tiên của sinh vật ngoài tử cung (động vật lột xác, chẳng hạn như côn trùng và tuyến trùng) có sự phân chia theo hướng xuyên tâm, nhưng hầu hết các sinh vật sinh dục có kiểu phân chia đặc trưng, không có tổ chức theo hướng xuyên tâm hay xoắn ốc (xem Hình 44.3C). Ở loài bò sát, sự hiện diện của một lượng lớn lòng đỏ trong trứng

được thụ tinh tạo ra kiểu phân chia không hoàn chỉnh, trong đó các tế bào phân chia tạo thành phôi bên trên khối lòng đỏ. Các lớp tế bào riêng biệt hình thành trong quá trình phát triển ban đầu của hầu hết các loài động vật.Các lớp tế bào này biệt hóa thành các cơ quan và hệ thống cơ quan cụ thể khi quá trình phát triển tiếp tục. Phôi của động vật lưỡng bội có hai lớp tế bào: lớp ngoại bì bên ngoài và lớp nội bì bên trong. Phôi của động vật tam bội, ngoài ngoại bì và nội bì, còn có một lớp tế bào riêng biệt thứ ba, trung bì, nằm giữa ngoại bì và nội bì. Sự tồn tại của ba lớp tế bào trong phôi là sự đồng hình của các động vật tam bội (tạo thành một nhánh), trong khi các động vật lưỡng bội (ctenophores, placozoan và cnidarians, không phải là một nhánh) biểu hiện trạng thái tổ tiên (xem Hình 31.1). Một số nhà sinh học coi bọt biển là lưỡng bội, nhưng vì chúng không có các loại mô hoặc lớp tế bào phôi khác biệt rõ ràng nên thuật ngữ này thường không được áp dụng cho chúng. Trong quá trình phát triển ban đầu ở nhiều loài động vật, trong một quá trình được gọi là tạo dạ dày, một quả bóng rỗng dày một tế bào lõm vào để tạo thành cấu trúc hình chiếc cốc. Lỗ mở của khoang được hình thành bởi vết lõm này được gọi là lỗ phôi (Hình 31 .3). Quá trình tạo dạ dày được trình bày chi tiết trong Phần 44.2; Điểm cần nhớ ở đây là mô hình tổng thể của quá trình tạo dạ dày ngay sau khi hình thành phôi bào chia động vật tam bội thành hai nhóm chính:



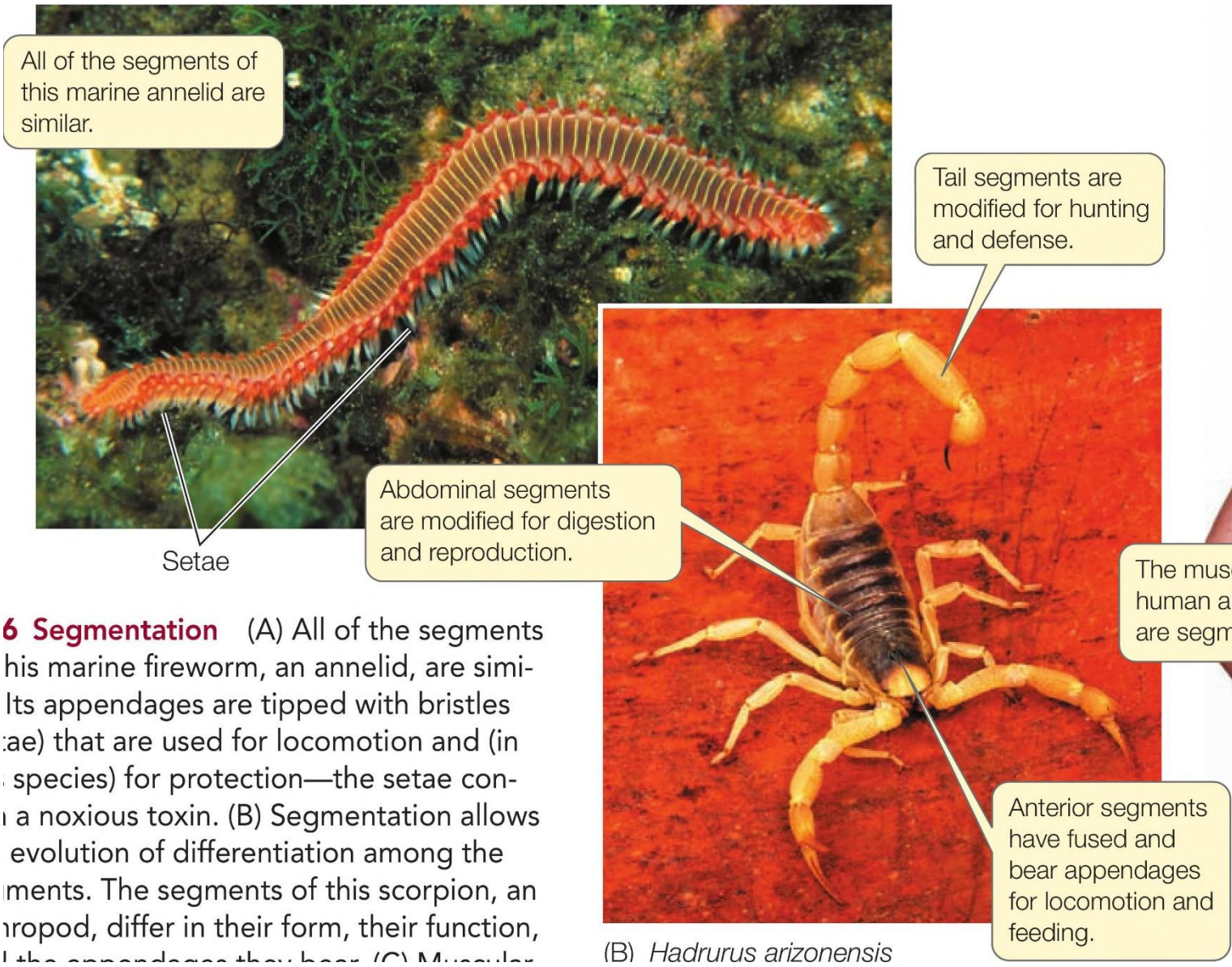
31.2 Choa
Choanofla
of choano
choanocyt

634 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các kế hoạch cơ thể Blastopore 31.3 Sự hình thành dạ dày làm sáng tỏ các mối quan hệ tiến hóa Blastopore được thể hiện rõ ràng trong ảnh vi mô điện tử quét của một con nhím biển. Bởi vì nhím biển (da gai) là động vật miệng thứ sinh nên phôi bào này cuối cùng sẽ trở thành phần cuối hậu môn của ruột động vật. â€¢ Ở động vật nguyên sinh (tiếng Hy Lạp, "miệng trước"), miệng phát sinh từ phôi bào và hậu môn hình thành sau đó. â€¢ Ở động vật miệng thứ hai ("miệng thứ hai"), lỗ phôi trở thành hậu môn và miệng hình thành sau đó. Mặc dù mô hình phát triển của động vật đa dạng hơn so với gợi ý của sự phân đôi đơn giản này, dữ liệu giải trình tự chỉ ra rằng động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ sinh đại diện cho các nhánh động vật riêng biệt. Hai nhóm này cùng nhau được gọi là song phương (được đặt tên theo tính đối xứng song phương thông thường của chúng) và chúng chiếm phần lớn các loài động vật. RECAP (31 .1 Các loài động vật được cho là đơn ngành vì chúng có chung một số đặc điểm phái sinh, đặc biệt là giữa các trình tự gen của chúng. Những khác biệt lớn về phát triển cũng cung cấp bằng chứng về mối quan hệ tiến hóa của chúng. â€¢ Đặc điểm chung nào của động vật giúp phân biệt nhóm này với các sinh vật khác? sinh vật? Xem trang 630 - Mô tả sự khác biệt giữa phôi lưỡng bội và phôi tam bội. Xem trang 633 - Mô tả sự khác biệt giữa động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ hai. Xem trang 634 Chúng ta sẽ bắt đầu khám phá sự đa dạng của động vật bằng cách thảo luận về các đặc điểm chung của các sơ đồ cơ thể động vật. Ở phần sau của chương này, chúng tôi sẽ mô tả một số nhóm động vật đã phân tách trước khi có nguồn gốc của động vật song phương. Chúng tôi sẽ dành Chương 32 cho động vật nguyên sinh và Chương 33 cho động vật miệng thứ hai. cấu trúc chung của động vật, sự sắp xếp của các hệ cơ quan và chức năng tổng hợp của các bộ phận của nó được gọi là sơ đồ cơ thể. Như Chương 20 đã mô tả, các gen điều hòa và tín hiệu chi phối sự phát triển về tính đối xứng của cơ thể, các khoang cơ thể, sự phân chia và các phần phụ được chia sẻ rộng rãi giữa các nhóm động vật khác nhau. Vì vậy, chúng ta có thể mong đợi động vật có chung sơ đồ cơ thể. Mặc dù sơ đồ cơ thể động vật rất khác nhau nhưng chúng có thể được coi là những biến thể về năm đặc điểm chính: “Tính đối xứng của cơ thể “Cấu trúc của khoang cơ thể “Sự phân chia của cơ thể” Các bộ phận bên ngoài được sử dụng để cảm nhận, nhai, vận động, giao phối và các chức năng khác. Sự phát triển của hệ thần kinh Mỗi đặc điểm này ảnh hưởng đến cách động vật di chuyển và tương tác với môi trường của nó. Hầu hết các loài động vật đều có tính đối xứng. Hình dạng tổng thể của một loài động vật có thể được mô tả bằng tính đối xứng của nó. Một con vật được cho là đối xứng nếu nó có thể được chia dọc theo ít nhất một mặt phẳng thành các nửa giống nhau. Động vật không có mặt phẳng đối xứng được gọi là động vật không đối xứng. Placozoan và nhiều loài bọt biển có tính chất bất đối xứng, nhưng hầu hết các loài động vật khác đều có một dạng đối xứng nào đó,được điều chỉnh bởi sự biểu hiện của các gen điều hòa trong quá trình phát triển. Hình thức đối xứng đơn giản nhất là đối xứng hình cầu, trong đó các bộ phận cơ thể tỏa ra từ một điểm trung tâm. Vô số mặt phẳng đi qua điểm trung tâm có thể chia một sinh vật đối xứng hình cầu thành hai nửa giống nhau. Tính đối xứng hình cầu phổ biến ở các sinh vật đơn bào, nhưng hầu hết động vật đều có các dạng đối xứng khác. Ở những sinh vật có đối xứng xuyên tâm, các bộ phận của cơ thể được sắp xếp xung quanh một trục chính ở trung tâm cơ thể (Hình 31.4A). Ctenophores (thạch lược) có tính đối xứng hoàn toàn, cũng như nhiều loài cnidarians (chẳng hạn như hải quỳ và sứa) và động vật da gai. Một con vật đối xứng hoàn toàn có thể được chia thành các nửa giống nhau bởi bất kỳ mặt phẳng nào chứa trục chính. Tuy nhiên, hầu hết các loài động vật đối xứng hoàn toàn - bao gồm cả động vật da gai trưởng thành như sao biển - có chút biến đổi, do đó chỉ một số mặt phẳng có thể chia chúng thành hai nửa giống hệt nhau. Một số động vật đối xứng hoàn toàn không có cuống (chúng vẫn cố định ở một chỗ) hoặc trôi theo dòng nước. Những người khác di chuyển chậm nhưng có thể di chuyển tốt như nhau theo bất kỳ hướng nào. Đối xứng song phương là đặc điểm của động vật có phần trước rõ ràng, thường đi trước phần còn lại của cơ thể khi động vật di chuyển. Một động vật đối xứng hai bên có thể được chia thành hai nửa hình ảnh phản chiếu (trái và phải) bởi một mặt phẳng duy nhất đi qua đường giữa của cơ thể nó. Mặt phẳng này chạy từ phía trước hoặc phía trước của cơ thể đến phía sau hoặc phía sau (Hình 31 .4B). Một mặt phẳng vuông góc với đường giữa chia cơ thể thành hai cạnh khác nhau. Mặt sau của động vật đối xứng hai bên là mặt lưng của nó; mặt dưới là mặt bụng của nó. Sự đối xứng hai bên có mối tương quan chặt chẽ với quá trình cehalization (tiếng Hy Lạp kephalos, "đầu"), là sự tập trung của các cơ quan cảm giác và mô thần kinh ở đầu trước của động vật.Một số động vật đối xứng hoàn toàn không có cuống (chúng vẫn cố định ở một chỗ) hoặc trôi theo dòng nước. Những người khác di chuyển chậm nhưng có thể di chuyển tốt như nhau theo bất kỳ hướng nào. Đối xứng song phương là đặc điểm của động vật có phần trước rõ

ràng, thường đi trước phần còn lại của cơ thể khi động vật di chuyển. Một động vật đối xứng hai bên có thể được chia thành hai nửa hình ảnh phản chiếu (trái và phải) bởi một mặt phẳng duy nhất đi qua đường giữa của cơ thể nó. Mặt phẳng này chạy từ phía trước hoặc phía trước của cơ thể đến phía sau hoặc phía sau (Hình 31 .4B). Một mặt phẳng vuông góc với đường giữa chia cơ thể thành hai cạnh khác nhau. Mặt sau của động vật đối xứng hai bên là mặt lưng của nó; mặt dưới là mặt bụng của nó. Sự đối xứng hai bên có mối tương quan chặt chẽ với quá trình cehalization (tiếng Hy Lạp kephalos, "đầu"), là sự tập trung của các cơ quan cảm giác và mô thần kinh ở đầu trước của động vật.Một số động vật đối xứng hoàn toàn không có cuống (chúng vẫn cố định ở một chỗ) hoặc trôi theo dòng nước. Những người khác di chuyển chậm nhưng có thể di chuyển tốt như nhau theo bất kỳ hướng nào. Đối xứng song phương là đặc điểm của động vật có phần trước rõ ràng, thường đi trước phần còn lại của cơ thể khi động vật di chuyển. Một động vật đối xứng hai bên có thể được chia thành hai nửa hình ảnh phản chiếu (trái và phải) bởi một mặt phẳng duy nhất đi qua đường giữa của cơ thể nó. Mặt phẳng này chạy từ phía trước hoặc phía trước của cơ thể đến phía sau hoặc phía sau (Hình 31 .4B). Một mặt phẳng vuông góc với đường giữa chia cơ thể thành hai cạnh khác nhau. Mặt sau của động vật đối xứng hai bên là mặt lưng của nó; mặt dưới là mặt bụng của nó. Sự đối xứng hai bên có mối tương quan chặt chẽ với quá trình cehalization (tiếng Hy Lạp kephalos, "đầu"), là sự tập trung của các cơ quan cảm giác và mô thần kinh ở đầu trước của động vật.

31 .2 Đặc điểm của Sơ đồ Cơ thể Động vật là gì? 635 (A) Đối xứng xuyên tâm Bất kỳ mặt phẳng nào dọc theo trục cơ thể chính của loài hải quỳ này (cnidarian) đều chia động vật thành hai nửa tương tự. Bụng (bụng) f \ Một mặt phẳng xuyên qua đường giữa trước-sau chia con vật thành hai nửa ảnh phản chiếu, v _ _ W (B) Đối xứng hai bên Sau (đuôi) 31.4 Sự đối xứng của cơ thể Hầu hết các động vật đều là (A) tỏa tròn hoặc (B) đối xứng hai bên. Quá trình cehalization đã được chọn lọc tự nhiên ưa chuộng vì phần trước của động vật đối xứng hai bên thường tiếp xúc với môi trường mới trước tiên. Cấu trúc của khoang cơ thể ảnh hưởng đến chuyển động. Sơ đồ cơ thể của động vật tam bội có thể được chia thành ba loại dựa trên sự hiện diện và cấu trúc của khoang cơ thể bên trong chứa đầy chất lỏng. â€¢ Động vật acoelomate như giun dẹp không có khoang cơ thể kín, chứa đầy chất lỏng. Thay vào đó, khoảng trống giữa ruột (có nguồn gốc từ nội bì) và thành cơ (có nguồn gốc từ trung bì) chứa đầy các khối tế bào gọi là trung mô (Hình 31 .5A). Những động vật này thường di chuyển bằng cách đập lông mao. • Động vật giả coelomate có một khoang cơ thể gọi là pseudocoel, một khoảng chứa đầy chất lỏng nằm giữa trung bì và nội bì. Nhiều cơ quan nội tạng lơ lửng trong vỏ giả, được bao bọc bởi các cơ (trung bì) chỉ ở bên ngoài; không có lớp trung bì bên trong bao quanh các cơ quan nội tạng (Hình 31 .5 B). ™ Động vật có khoang cơ thể có khoang cơ thể, khoang cơ thể, phát triển bên trong trung bì. Vỏ được lót bằng một lớp mô mỏng gọi là phúc mạc, lớp này cũng bao quanh các cơ quan nội tạng. Do đó, khoang bụng được bao bọc hoàn toàn bởi trung bì (Hình 31 .5C). Cấu trúc khoang cơ thể của động vật ảnh hưởng mạnh mẽ đến cách nó có thể di chuyển. Các khoang cơ thể của nhiều loài động vật có chức năng như bộ xương thủy tĩnh. Chất lỏng tương đối (A) Acoelomate (giun dẹp) Ruột (nội bì) Lớp cơ (trung bì) Ectoderm Mesenchyme Acoelomate không có khoang cơ thể kín. (B) Pseudocoelomate (giun tròn) Ruột (nội bì) Pseudocoel (sâu) Cơ (trung bì) Cơ quan nội tạng Ngoại bì (C) Coelomate (giun đất) Ruột (nội bì) Cơ quan nội tạng Phúc mạc (trung bì) Coelom (khoang) Cơ (trung bì) Ngoại bì Giả hành được lót bằng trung bì, nhưng không có trung bì bao quanh các cơ quan nội tạng. Vỏ ngoài và các cơ quan nội tạng được bao quanh bởi trung bì. 31.5 Khoang cơ thể động vật (A) Acoelomate không có khoang cơ thể kín. (B) Giả hành có khoang cơ thể chỉ được bao bọc bởi trung bì ở bên ngoài. (C) Coelomate có khoang cơ thể được bao bọc bởi lớp trung bì ở cả bên trong và bên ngoài. Chuyển đến Hoạt động 31.1 Khoang cơ thể động vật Lifel 0e.com/ac31 .1 không thể nén được, vì vậy khi các cơ xung quanh khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng co lại, chất lỏng sẽ chuyển sang phần khác của khoang. Nếu các mô cơ thể xung quanh khoang linh hoạt, chất lỏng bị ép ra khỏi một vùng có thể khiến một số vùng khác giãn ra.Do đó, chất lỏng chuyển động có thể di chuyển các bộ phận cơ thể cụ thể. (Bạn có thể thấy bộ xương thủy tĩnh hoạt động như thế nào bằng cách quan sát một con ốc sên chui ra khỏi vỏ của nó.) Động vật coelomate kiểm soát chuyển động của chất lỏng trong khoang cơ thể tốt hơn so với động vật pseudocoelomate. Động vật có cơ dọc (chạy dọc theo chiều dài cơ thể) cũng như

636 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các sơ đồ cơ thể (A) Hermodice carunculata Tất cả các phân đoạn của loài giun đốt biển này đều tương tự nhau. Các đoạn bụng được sửa đổi để tiêu hóa và sinh sản. Các cơ bụng của con người được phân đoạn. Các đốt trước đã hợp nhất và chịu đựng các phần phụ để vận động và kiếm ăn. Setae 31.6 Phân đoạn (A) Tất cả các phân đoạn của loài giun lửa biển này, thuộc loài giun đốt, đều tương tự nhau. Các phần phụ của nó có các lông cứng (setae) được sử dụng để vận động và (ở loài này) để bảo vệ - lông cứng có chứa chất độc độc hại. (B) Phân khúc cho phép phát triển sự khác biệt giữa các phân khúc. Các phân đoạn của loài bọ cạp này, một loài động vật chân đốt, khác nhau về hình dạng, chức năng và các phần phụ mà chúng mang theo. (C) Phân đoạn cơ bắp có thể nhìn thấy rõ ràng ở phần bụng của người tập thể hình này. (B) Hadrurus arizonensis (C) Các đoạn đuôi của Homo sapiens được biến đổi để săn mồi và phòng thủ. v, _ I _ w Các cơ tròn (bao quanh khoang cơ thể) thậm chí còn có khả năng kiểm soát chuyển động của nó tốt hơn. Trong môi trường trên cạn, chức năng thủy tĩnh của các khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng chủ yếu áp dụng cho các sinh vật thân mềm, tương đối nhỏ. Hầu hết các động vật lớn hơn (cũng như nhiều loài nhỏ hơn) đều có bộ xương cứng giúp bảo vệ và tạo điều kiện thuận lợi cho việc di chuyển. Cơ bắp được gắn vào các cấu trúc chắc chắn đó, có thể ở bên trong động vật hoặc trên bề mặt bên ngoài của nó (ở dạng vỏ hoặc lớp biểu bì). Phân đoạn cải thiện khả năng kiểm soát chuyển động Phân đoạn - sự phân chia cơ thể thành các phân đoạn - được thấy ở nhiều nhóm động vật. Sự phân chia tạo điều kiện cho việc chuyên môn hóa các vùng cơ thể khác nhau. Nó cũng cho phép động vật thay đổi hình dạng cơ thể theo những cách phức tạp và kiểm soát chuyển động của nó một cách chính xác. Nếu cơ thể động vật được chia thành từng đoạn, các cơ ở mỗi đoạn riêng lẻ có thể thay đổi hình dạng của đoạn đó một cách độc lập với các đoạn khác. Chỉ ở một số loài động vật được phân đoạn, khoang cơ thể được chia thành các ngăn riêng biệt, nhưng ngay cả những ngăn tách biệt một phần cũng cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn. Như chúng ta sẽ thấy trong Chương 32 và 33, sự phân đoạn xảy ra ở một số nhóm động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ hai. Ở nhiều loài động vật, chẳng hạn như giun đốt (giun đất và họ hàng của chúng), các đoạn cơ thể giống nhau được lặp lại nhiều lần (Hình 31 .6A). Ở các loài động vật khác, bao gồm hầu hết các loài động vật chân đốt, các đốt khác nhau rõ rệt (Hình 31. 6B). Như chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 32, sự tiến hóa mạnh mẽ của động vật chân đốt (bao gồm côn trùng, nhện, rết và động vật giáp xác) dựa trên sự biến đổi của sơ đồ cơ thể phân đoạn trong đó có các cơ gắn vào bề mặt bên trong của cơ thể bên ngoài. bộ xương, bao gồm nhiều bộ phận phụ bên ngoài giúp di chuyển những con vật này. Ở một số loài động vật, các đoạn cơ thể riêng biệt không được thể hiện rõ ràng ở bên ngoài (như với các đốt sống được phân đoạn của động vật có xương sống, bao gồm cả con người). Tuy nhiên, sự phân chia cơ bắp có thể thấy rõ ở người với cơ thể được xác định rõ ràng,cơ bắp (Hình 31.6C). Các phần phụ có nhiều công dụng Di chuyển bằng sức riêng của chúng là điều quan trọng đối với nhiều loài động vật. Nó cho phép chúng kiếm được thức ăn, tránh những kẻ săn mồi và tìm bạn tình. Ngay cả một số loài không cuống khi trưởng thành, chẳng hạn như hải quỳ, cũng có giai đoạn ấu trùng sử dụng lông mao để bơi, do đó làm tăng cơ hội tìm được môi trường sống thích hợp cho động vật. Các phần phụ nhô ra khỏi cơ thể giúp tăng cường đáng kể khả năng di chuyển của động vật. Nhiều loài da gai, bao gồm nhím biển và sao biển, có vô số chân ống cho phép chúng di chuyển chậm trên bề mặt (xem Hình 33.3B). Những động vật có phần phụ đã được biến đổi thành các chi chuyên biệt có khả năng kiểm soát tốt hơn và di chuyển nhanh hơn. Sự hiện diện của các chi có khớp là yếu tố nổi bật trong sự thành công trong quá trình tiến hóa của động vật chân đốt và động vật có xương sống. Trong bốn trường hợp độc lập - trong số các loài côn trùng chân đốt và trong số các loài thằn lằn có xương sống, chim và dơi - sơ đồ cơ thể xuất hiện trong đó các chi được biến đổi thành cánh, cho phép những động vật này sử dụng chuyến bay có động cơ. Các phần phụ cũng bao gồm nhiều cấu trúc không được sử dụng cho sự vận động. Nhiều loài động vật có râu, là bộ phận phụ chuyên biệt dùng để cảm nhận môi trường. Các phần phụ khác (chẳng hạn như móng vuốt và phần miệng của nhiều loài động vật chân đốt) là sự thích nghi để bắt con mồi hoặc nhai thức ăn. TRONG



6 Segmentation (A) All of the segments his marine fireworm, an annelid, are simi- Its appendages are tipped with bristles :ae) that are used for locomotion and (in species) for protection—the setae con- a noxious toxin. (B) Segmentation allows evolution of differentiation among the ments. The segments of this scorpion, an ropod, differ in their form, their function,

31 .3 Động vật lấy thức ăn bằng cách nào? 637 một số loài, phần phụ được sử dụng cho mục đích sinh sản, chẳng hạn như chuyển tinh trùng hoặc ấp trứng. Hệ thần kinh phối hợp chuyển động và cho phép xử lý cảm giác. Động vật lưỡng cư có hệ thần kinh trung ương được phối hợp tốt. Nhiều hệ thống thần kinh khuếch tán hơn, được gọi là mạng lưới thần kinh, hiện diện ở một số động vật khác, chẳng hạn như cnidarians và ctenophores. Hệ thống thần kinh dường như hoàn toàn vắng mặt ở một số nhóm, chẳng hạn như bọt biển và placozoan. Hệ thống thần kinh trung ương của người song phương điều phối hoạt động của các cơ, cho phép chuyển động phối hợp của các phần phụ và bộ phận cơ thể. Sự phối hợp của các cơ này cho phép di chuyển hiệu quả và hiệu quả cao trên đất liền, dưới nước hoặc trên không. Hệ thống thần kinh trung ương cũng rất cần thiết cho việc xử lý thông tin cảm giác được thu thập từ nhiều hệ thống cảm giác khác nhau. Nhiều động vật có hệ thống cảm giác để phát hiện ánh sáng, hình thành hình ảnh về môi trường (thị giác), xúc giác cơ học, phát hiện chuyển động, phát hiện âm thanh (thính giác), phát hiện điện trường và phát hiện hóa học (ví dụ: vị giác và khứu giác). . Những hệ thống cảm giác này cho phép động vật tìm kiếm thức ăn và khả năng di chuyển của động vật cho phép chúng bắt hoặc thu thập thức ăn từ môi trường của chúng. Những khả năng tương tự này cũng cho phép hầu hết các loài động vật di chuyển để tránh những kẻ săn mồi tiềm năng hoặc tìm kiếm bạn tình phù hợp. Hầu hết các loài động vật cũng có thể đánh giá sự phù hợp của các môi trường khác nhau và di chuyển phù hợp để đáp ứng với thông tin đó. Đi tới Media Clip 31 .1 Hệ thần kinh dẫn đến những kẻ săn mồi hiệu quả Lifel 0e.com/mc31 .1 TÓM TẮT Sơ đồ cơ thể của động vật là các biến thể về kiểu

hình đối xứng, cấu trúc khoang cơ thể, phân đoạn, bộ phận phụ và hệ thần kinh. â€¢Mô tả các kiểu đối xứng chính được tìm thấy ở động vật và giải thích sự đối xứng của động vật có thể ảnh hưởng như thế nào đến cách nó di chuyển. Xem trang. 634 và Hình 31.4 â€¢ Giải thích một số cách trong đó các khoang cơ thể, sự phân chia và hệ thống thần kinh tập trung cải thiện khả năng kiểm soát chuyển động. Xem trang 635-637 Nhiều thay đổi trong sơ đồ cơ thể của động vật ảnh hưởng đến cách chúng tìm kiếm, bắt giữ và chế biến thức ăn. Những thay đổi tiến hóa về tính đối xứng, các khoang cơ thể, các phần phụ, sự phân chia và hệ thống cảm giác đã đóng vai trò quan trọng trong việc giúp động vật lấy thức ăn từ môi trường cũng như giúp chúng tránh trở thành thức ăn cho các động vật khác. (31 .3 j Động vật lấy thức ăn bằng cách nào? Nhu cầu xác định vị trí thức ăn đã thúc đẩy sự phát triển của các cấu trúc giác quan cung cấp cho động vật thông tin chi tiết về môi trường của chúng cũng như hệ thống thần kinh có thể tiếp nhận, xử lý và điều phối thông tin đó. Hơn nữa Để có được thức ăn, động vật phải di chuyển trong môi trường đến nơi có thức ăn hoặc di chuyển môi trường và thức ăn chứa trong đó đến chúng. không cuống.Các chiến lược cho ăn chính mà động vật sử dụng thuộc năm loại chính: • Thức ăn lọc (hoặc thức ăn huyền phù) lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi môi trường của chúng. ™ Động vật ăn cỏ ăn thực vật hoặc các bộ phận của thực vật. ™ Động vật ăn thịt bắt và ăn thịt các động vật khác. â€¢ Ký sinh trùng sống trong hoặc trên các sinh vật khác, thường lớn hơn nhiều, từ đó chúng lấy năng lượng và chất dinh dưỡng. ™ Động vật ăn mảnh vụn ăn vật chất hữu cơ chết. Mỗi chiến lược này có thể được tìm thấy ở nhiều nhóm động vật khác nhau và không có chiến lược nào bị giới hạn ở một nhóm duy nhất. Các cá thể của một số loài sử dụng nhiều hơn một trong các chiến lược kiếm ăn này và một số loài động vật sử dụng các chiến lược kiếm ăn khác nhau ở các giai đoạn khác nhau trong vòng đời của chúng. Nhu cầu liên tục và liên tục để có được thức ăn, sự đa dạng của các nguồn dinh dưỡng có sẵn trong một môi trường nhất định và sự cần thiết phải cạnh tranh với các động vật khác để có được thức ăn có nghĩa là có thể tìm thấy nhiều chiến lược kiếm ăn khác nhau giữa tất cả các nhóm động vật chính. Động vật ăn lọc bắt những con mồi nhỏ Không khí và nước thường chứa các sinh vật nhỏ và phân tử hữu cơ là thức ăn tiềm năng cho động vật. Không khí và nước chuyển động có thể mang những vật phẩm đó đến một con vật tự định vị ở một vị trí tốt. Các động vật khác có thể di chuyển trong môi trường, lọc ra con mồi khi chúng di chuyển. Trong cả hai trường hợp, vật nuôi lọc sử dụng một số loại thiết bị lọc để lọc thức ăn từ môi trường. Nhiều động vật thủy sinh không cuống dựa vào dòng nước để mang con mồi đến (Hình 31 .7A). Một số loài ăn bằng bộ lọc không cuống (chẳng hạn như bọt biển; xem Hình 31.2) tiêu tốn năng lượng để di chuyển nước qua các thiết bị thu giữ thức ăn của chúng. Động vật ăn lọc di động di chuyển cơ thể của chúng đến nguồn dinh dưỡng. Ví dụ, chim hồng hạc sử dụng mỏ có răng cưa của chúng để lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi hỗn hợp bùn mà chúng nhặt được khi lội qua vùng nước nông (Hình 31 .7 B). Cá voi xanh - loài động vật lớn nhất từng sống - là loài ăn lọc, lọc các loài giáp xác nhỏ khỏi cột nước khi chúng bơi. Vào Media Clip 31 .2 filter Feeders Lifel 0e.com/mc31 .2 Như đã lưu ý trong Phần 31.1, động vật là loài dị dưỡng, hoặc " những người cho ăn khác." Mặc dù một số loài động vật dựa vào các chất nội cộng sinh quang hợp để nuôi dưỡng chúng (xem Hình 27.21), nhưng hầu hết các loài động vật đều phải tiêu tốn năng lượng để có được nguồn dinh dưỡng bên ngoài, hay còn gọi là thức ăn. Động vật ăn cỏ ăn thực vật Một cá thể thực vật có nhiều cấu trúc khác nhau - lá, gỗ, rễ, nhựa cây, hoa, quả, mật hoa và hạt - mà động vật có thể tiêu thụ. Do đó, không có gì ngạc nhiên khi nhiều loại động vật ăn cỏ khác nhau - động vật chỉ ăn thực vật - có thể™ Động vật ăn mảnh vụn ăn vật chất hữu cơ chết. Mỗi chiến lược này có thể được tìm thấy ở nhiều nhóm động vật khác nhau và không có chiến lược nào bị giới hạn ở một nhóm duy nhất. Các cá thể của một số loài sử dụng nhiều hơn một trong các chiến lược kiếm ăn này và một số loài động vật sử dụng các chiến lược kiếm ăn khác nhau ở các giai đoạn khác nhau trong vòng đời của chúng. Nhu cầu liên tục và liên tục để có được thức ăn, sự đa dạng của các nguồn dinh dưỡng có sẵn trong một môi trường nhất định và sự cần thiết phải cạnh tranh với các động vật khác để có được thức ăn có nghĩa là có thể tìm thấy nhiều chiến lược kiếm ăn khác nhau giữa tất cả các nhóm động vật chính. Động vật ăn lọc bắt những con mồi nhỏ Không khí và nước thường chứa các sinh vật nhỏ và phân tử hữu cơ là thức ăn tiềm năng cho động vật. Không khí và nước chuyển động có thể mang những vật phẩm đó đến một con vật tự định vị ở một vị trí tốt. Các động vật khác có thể di chuyển trong môi trường, lọc ra con mồi khi chúng di chuyển. Trong cả hai trường hợp, vật nuôi lọc sử dụng một số loại thiết bị lọc để lọc thức ăn từ môi trường. Nhiều động vật thủy sinh không cuống dựa vào dòng nước để mang con mồi đến (Hình 31 .7A). Một số loài ăn bằng bộ lọc không cuống (chẳng hạn như bọt biển; xem Hình 31.2) tiêu tốn năng lượng để di chuyển nước

qua các thiết bị thu giữ thức ăn của chúng. Động vật ăn lọc di động di chuyển cơ thể của chúng đến nguồn dinh dưỡng. Ví dụ, chim hồng hạc sử dụng mỏ có răng cưa của chúng để lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi hỗn hợp bùn mà chúng nhặt được khi lội qua vùng nước nông (Hình 31 .7 B). Cá voi xanh - loài động vật lớn nhất từng sống - là loài ăn lọc, lọc các loài giáp xác nhỏ khỏi cột nước khi chúng bơi. Vào Media Clip 31 .2 filter Feeders Lifel 0e.com/mc31 .2 Như đã lưu ý trong Phần 31.1, động vật là loài dị dưỡng, hoặc " những người cho ăn khác." Mặc dù một số loài động vật dựa vào các chất nội cộng sinh quang hợp để nuôi dưỡng chúng (xem Hình 27.21), nhưng hầu hết các loài động vật đều phải tiêu tốn năng lượng để có được nguồn dinh dưỡng bên ngoài, hay còn gọi là thức ăn. Động vật ăn cỏ ăn thực vật Một cá thể thực vật có nhiều cấu trúc khác nhau - lá, gỗ, rễ, nhựa cây, hoa, quả, mật hoa và hạt - mà động vật có thể tiêu thụ. Do đó, không có gì ngạc nhiên khi nhiều loại động vật ăn cỏ khác nhau - động vật chỉ ăn thực vật - có thể™ Động vật ăn mảnh vụn ăn vật chất hữu cơ chết. Mỗi chiến lược này có thể được tìm thấy ở nhiều nhóm động vật khác nhau và không có chiến lược nào bị giới hạn ở một nhóm duy nhất. Các cá thể của một số loài sử dụng nhiều hơn một trong các chiến lược kiếm ăn này và một số loài động vật sử dụng các chiến lược kiếm ăn khác nhau ở các giai đoạn khác nhau trong vòng đời của chúng. Nhu cầu liên tục và liên tục để có được thức ăn, sự đa dạng của các nguồn dinh dưỡng có sẵn trong một môi trường nhất định và sự cần thiết phải cạnh tranh với các động vật khác để có được thức ăn có nghĩa là có thể tìm thấy nhiều chiến lược kiếm ăn khác nhau giữa tất cả các nhóm động vật chính. Động vật ăn lọc bắt những con mồi nhỏ Không khí và nước thường chứa các sinh vật nhỏ và phân tử hữu cơ là thức ăn tiềm năng cho động vật. Không khí và nước chuyển động có thể mang những vật phẩm đó đến một con vật tự định vị ở một vị trí tốt. Các động vật khác có thể di chuyển trong môi trường, lọc ra con mồi khi chúng di chuyển. Trong cả hai trường hợp, vật nuôi lọc sử dụng một số loại thiết bị lọc để lọc thức ăn từ môi trường. Nhiều động vật thủy sinh không cuống dựa vào dòng nước để mang con mồi đến (Hình 31 .7A). Một số loài ăn bằng bộ lọc không cuống (chẳng hạn như bọt biển; xem Hình 31.2) tiêu tốn năng lượng để di chuyển nước qua các thiết bị thu giữ thức ăn của chúng. Động vật ăn lọc di động di chuyển cơ thể của chúng đến nguồn dinh dưỡng. Ví dụ, chim hồng hạc sử dụng mỏ có răng cưa của chúng để lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi hỗn hợp bùn mà chúng nhặt được khi lội qua vùng nước nông (Hình 31 .7 B). Cá voi xanh - loài động vật lớn nhất từng sống - là loài ăn lọc, lọc các loài giáp xác nhỏ khỏi cột nước khi chúng bơi. Vào Media Clip 31 .2 filter Feeders Lifel 0e.com/mc31 .2 Như đã lưu ý trong Phần 31.1, động vật là loài dị dưỡng, hoặc " những người cho ăn khác." Mặc dù một số loài động vật dựa vào các chất nội cộng sinh quang hợp để nuôi dưỡng chúng (xem Hình 27.21), nhưng hầu hết các loài động vật đều phải tiêu tốn năng lượng để có được nguồn dinh dưỡng bên ngoài, hay còn gọi là thức ăn. Động vật ăn cỏ ăn thực vật Một cá thể thực vật có nhiều cấu trúc khác nhau - lá, gỗ, rễ, nhựa cây, hoa, quả, mật hoa và hạt - mà động vật có thể tiêu thụ. Do đó, không có gì ngạc nhiên khi nhiều loại động vật ăn cỏ khác nhau - động vật chỉ ăn thực vật - có thểKhông khí và nước chuyển động có thể mang những vật phẩm đó đến một con vật tự định vị ở một vị trí tốt. Các động vật khác có thể di chuyển trong môi trường, lọc ra con mồi khi chúng di chuyển. Trong cả hai trường hợp, vật nuôi lọc sử dụng một số loại thiết bị lọc để lọc thức ăn từ môi trường. Nhiều động vật thủy sinh không cuống dựa vào dòng nước để mang con mồi đến (Hình 31 .7A). Một số loài ăn bằng bộ lọc không cuống (chẳng hạn như bọt biển; xem Hình 31.2) tiêu tốn năng lượng để di chuyển nước qua các thiết bị thu giữ thức ăn của chúng. Động vật ăn lọc di động di chuyển cơ thể của chúng đến nguồn dinh dưỡng. Ví dụ, chim hồng hạc sử dụng mỏ có răng cưa của chúng để lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi hỗn hợp bùn mà chúng nhặt được khi lội qua vùng nước nông (Hình 31 .7 B). Cá voi xanh - loài động vật lớn nhất từng sống - là loài ăn lọc, lọc các loài giáp xác nhỏ khỏi cột nước khi chúng bơi. Vào Media Clip 31 .2 filter Feeders Lifel 0e.com/mc31 .2 Như đã lưu ý trong Phần 31.1, động vật là loài dị dưỡng, hoặc " những người cho ăn khác." Mặc dù một số loài động vật dựa vào các chất nội cộng sinh quang hợp để nuôi dưỡng chúng (xem Hình 27.21), nhưng hầu hết các loài động vật đều phải tiêu tốn năng lượng để có được nguồn dinh dưỡng bên ngoài, hay còn gọi là thức ăn. Động vật ăn cỏ ăn thực vật Một cá thể thực vật có nhiều cấu trúc khác nhau - lá, gỗ, rễ, nhựa cây, hoa, quả, mật hoa và hạt - mà động vật có thể tiêu thụ. Do đó, không có gì ngạc nhiên khi nhiều loại động vật ăn cỏ khác nhau - động vật chỉ ăn thực vật - có thểKhông khí và nước chuyển động có thể mang những vật phẩm đó đến một con vật tự định vị ở một vị trí tốt. Các động vật khác có thể di chuyển trong môi trường, lọc ra con mồi khi chúng di chuyển. Trong cả hai trường hợp, vật nuôi lọc sử dụng một số loại thiết bị lọc để lọc thức ăn từ môi trường. Nhiều động vật thủy sinh không cuống dựa vào dòng nước để mang con mồi

đến (Hình 31 .7A). Một số loài ăn bằng bộ lọc không cuống (chẳng hạn như bọt biển; xem Hình 31.2) tiêu tốn năng lượng để di chuyển nước qua các thiết bị thu giữ thức ăn của chúng. Động vật ăn lọc di động di chuyển cơ thể của chúng đến nguồn dinh dưỡng. Ví dụ, chim hồng hạc sử dụng mỏ có răng cưa của chúng để lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi hỗn hợp bùn mà chúng nhặt được khi lội qua vùng nước nông (Hình 31 .7 B). Cá voi xanh - loài động vật lớn nhất từng sống - là loài ăn lọc, lọc các loài giáp xác nhỏ khỏi cột nước khi chúng bơi. Vào Media Clip 31 .2 filter Feeders Lifel 0e.com/mc31 .2 Như đã lưu ý trong Phần 31.1, động vật là loài dị dưỡng, hoặc " những người cho ăn khác." Mặc dù một số loài động vật dựa vào các chất nội cộng sinh quang hợp để nuôi dưỡng chúng (xem Hình 27.21), nhưng hầu hết các loài động vật đều phải tiêu tốn năng lượng để có được nguồn dinh dưỡng bên ngoài, hay còn gọi là thức ăn. Động vật ăn cỏ ăn thực vật Một cá thể thực vật có nhiều cấu trúc khác nhau - lá, gỗ, rễ, nhựa cây, hoa, quả, mật hoa và hạt - mà động vật có thể tiêu thụ. Do đó, không có gì ngạc nhiên khi nhiều loại động vật ăn cỏ khác nhau - động vật chỉ ăn thực vật - có thể

638 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các sơ đồ cơ thể (A) Spirobranchus sp. những loài ăn lọc như giun cây Giáng sinh, một loại giun nhiều tơ, cho phép các dòng hải lưu mang thức ăn - sinh vật phù du - đến cho chúng. (B) Loài hồng hạc lớn ở Nam Mỹ là loài ăn lọc di động. Nó sử dụng các phần phụ (chân) của mình để khuấy bùn khi lội qua các đầm phá đại dương và hồ nước mặn. Sau đó, con chim dùng mỏ (hình nhỏ) để lọc các sinh vật nhỏ ra khỏi hỗn hợp bùn. ăn một loại cây, tiêu thụ các bộ phận khác nhau của cây hoặc ăn cùng một bộ phận theo những cách khác nhau. Trong khi một cá thể động vật bị kẻ săn mồi bắt có khả năng chết thì động vật ăn cỏ thường ăn thực vật mà không giết chết chúng. Động vật không cần phải tiêu tốn năng lượng để khuất phục và giết chết thực vật để ăn chúng. Tuy nhiên, thực vật có thể khó tiêu hóa và có thể đặt ra những thách thức đặc biệt đối với động vật ăn cỏ trên cạn vì thực vật chiếm ưu thế trên đất liền có xu hướng có nhiều loại mô khác nhau, nhiều loại mô cứng hoặc dạng sợi. Động vật ăn cỏ thường có ruột dài và phức tạp để hoàn thành các nhiệm vụ liên quan đến tiêu hóa thực vật (xem Phần 51.2). Động vật cũng phải tiêu tốn năng lượng để giải độc cho thực vật&39; hóa chất phòng thủ. Động vật ăn thịt và động vật ăn tạp bắt và khuất phục con mồi Động vật ăn thịt sở hữu những đặc điểm cho phép chúng bắt và khuất phục các động vật khác (gọi tắt là con mồi). Nhiều loài săn mồi có xương sống có cơ quan cảm giác nhạy cảm giúp chúng xác định vị trí con mồi, cũng như hàm răng hoặc móng vuốt sắc nhọn cho phép chúng bắt và khuất phục con mồi (Hình 31.8). Những kẻ săn mồi có thể rình rập và truy đuổi con mồi hoặc chờ đợi (thường được ngụy trang) để con mồi đến với chúng. Động vật ăn tạp ("nuốt chửng mọi thứ") là động vật, chẳng hạn như gấu trúc và con người, ăn cả thực vật và các động vật khác. Chế độ ăn của một số loài ăn tạp khác nhau ở các giai đoạn sống khác nhau; Ví dụ, nhiều loài chim biết hót ăn trái cây hoặc hạt khi trưởng thành nhưng lại cho con non ăn côn trùng. Ký sinh trùng sống trong hoặc trên các sinh vật khác Ký sinh trùng lấy chất dinh dưỡng từ sinh vật khác - vật chủ - bằng cách sống trên hoặc bên trong vật chủ. Một số ký sinh trùng ở động vật tiêu thụ các bộ phận của vật chủ (chẳng hạn như bọ ve hút dịch cơ thể); những chất dinh dưỡng cao khác mà vật chủ sẽ tiêu thụ (chẳng hạn như sán dây có thể sống trong ruột của động vật có vú). (A) Haliaeetus leucocephalus (B) Tropidolaemus wagleri 31.8 Động vật săn mồi chủ động và ngồi chờ (A) Các phần phụ (chân và cánh) của đại bàng hói, cùng với chiếc mỏ khỏe mạnh của nó, là sự thích nghi với cuộc sống của một thợ săn săn mồi tích cực . (B) Nhiều loài rắn, chẳng hạn như rắn hổ lục Wagler, dựa vào khả năng ngụy trang để che giấu chúng khỏi con mồi tiềm năng. Những con rắn này thường ngồi bất động, chờ đợi một chỗ cho con mồi không nghi ngờ bước tới trong phạm vi tấn công.



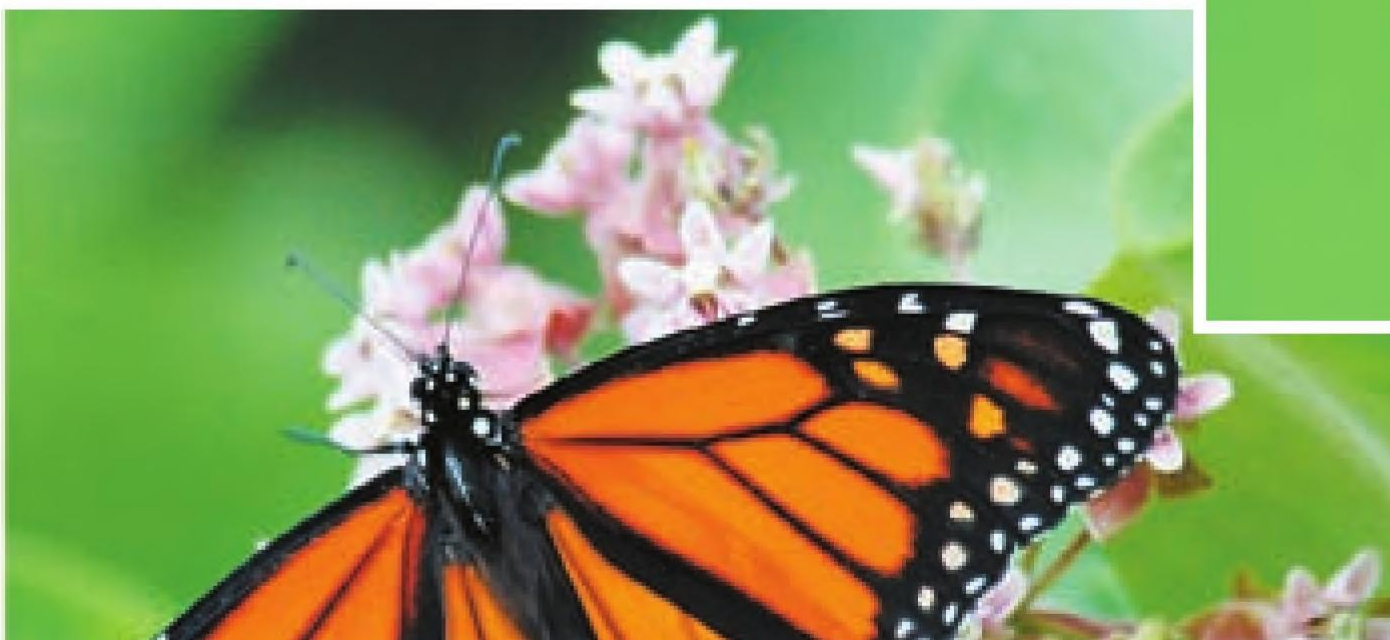


31.4 Vòng đời của các loài động vật khác nhau như thế nào? 639 Hầu hết các loài ký sinh ở động vật đều nhỏ hơn nhiều so với vật chủ của chúng và nhiều loài ký sinh có thể tiêu thụ các bộ phận của vật chủ mà không giết chết vật chủ. Để thiết lập nơi cư trú bên trong vật chủ, trước tiên ký sinh trùng phải vượt qua khả năng phòng thủ của vật chủ. Ký sinh trùng thường có vòng đời phức tạp phụ thuộc vào nhiều vật chủ, như chúng ta sẽ thấy trong Phần 31.4. Ký sinh trùng sống bên trong vật chủ của chúng được gọi là nội ký sinh và chúng thường có hình thái rất đơn giản. Nội ký sinh thường hoạt động mà không cần hệ thống tiêu hóa, hấp thụ thức ăn trực tiếp từ ruột hoặc mô cơ thể của vật chủ. Nhiều loài giun dẹp là ký sinh trùng nội sinh của con người và các động vật có vú khác, như chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 32. Ký sinh trùng sống bên ngoài vật chủ của chúng được gọi là ký sinh trùng; chúng thường phức tạp hơn về mặt hình thái so với nội ký sinh. Ký sinh trùng có đường tiêu hóa và bộ phận miệng cho phép chúng xuyên qua các mô của vật chủ hoặc hút dịch cơ thể của vật chủ. Bọ chét và ve là loài động vật chân đốt ngoài tử cung ăn nhiều loài động vật có xương sống, bao gồm cả con người. Động vật ăn mảnh vụn sống nhờ xác của sinh vật khác. Động vật ăn mảnh vụn ăn xác chết hoặc chất thải của sinh vật khác, chất hữu cơ được gọi là mảnh vụn. Sinh vật ăn mảnh vụn (đôi khi được gọi là sinh vật phân hủy) thực hiện một chức năng quan trọng của hệ sinh thái bằng cách phân hủy chất hữu cơ chết và trả lại chất dinh dưỡng chứa trong đó cho môi trường ở dạng mà các sinh vật khác có thể sử dụng. Động vật ăn mảnh vụn phổ biến ở bất kỳ loại đất nào có hàm lượng hữu cơ cao, cũng như dưới đáy đại dương. Các loài ăn mảnh vụn nổi tiếng bao gồm giun đất và các loài giun đốt khác, động vật nhiều chân, nhiều loại côn trùng và động vật giáp xác. Charles Darwin say mê với giun đất và viết một cuốn sách có tên Sự hình thành nấm mốc thực vật thông qua hành động của giun. Ông đặc biệt ấn tượng với tầm quan trọng của giun đất trong quá trình hình thành đất. Darwin đã tiến hành nhiều thí nghiệm thú vị để xác định xem giun đất phân hủy chất hữu cơ và tạo nên đất màu mỡ nhanh như thế nào. Đi tới Media Clip 31.3 Detritivores Lifel 0e.com/mc31 .3 RECAP Động vật là loài dị dưỡng phải tiêu tốn năng lượng để lấy thức ăn từ môi trường của chúng. Hầu hết các loài động vật đều di chuyển trong môi trường đến nơi có thức ăn hoặc di chuyển môi trường và thức ăn chứa trong đó đến với chúng. â€¢ Làm thế nào bạn có thể phân biệt giữa các loài ăn lọc, động vật ăn thịt và ký sinh trùng - tất cả chúng đều có thể ăn các động vật khác? Xem trang 637-639 â€¢ Động vật ăn thực vật cần có sự thích nghi nào? Những sự thích nghi nào là cần thiết cho lối sống săn mồi? Xem trang 638-639 Khi một động vật phát triển từ hợp tử đơn bào thành một con trưởng thành lớn hơn, phức tạp hơn, cấu trúc cơ thể, chế độ ăn uống và môi trường sống của nó đều có thể thay đổi. Trong phần tiếp theo chúng ta sẽ mô tả một số vòng đời của động vật và thảo luận tại sao chúng lại đa dạng đến vậy. Vòng đời của các loài động vật khác nhau như thế nào? Vòng đời của động vật bao gồm sự phát triển phôi thai, sự ra đời, tăng trưởng đến trưởng thành, sinh sản và chết.Trong suốt cuộc đời của mình, một cá thể động vật ăn thức ăn, phát triển, tương tác với các cá thể khác cùng loài và các loài khác và sinh sản. Nhiều vòng đời của động vật có các giai đoạn sống chuyên biệt. Ở một số nhóm động vật, con non trông giống như phiên bản thu nhỏ của con trưởng thành (một mô hình được gọi là sự phát triển trực tiếp). Tuy nhiên, trẻ sơ sinh của hầu hết các loài động vật đều khác biệt đáng kể so với con trưởng thành. Nhiều loài động vật có một giai đoạn sống được gọi là ấu trùng (ấu trùng số nhiều), đây là một dạng chưa trưởng thành mà động vật trải qua ngay từ đầu đời trước khi chuyển sang dạng trưởng thành. Một số thay đổi nổi bật nhất trong vòng đời được tìm thấy ở các loài côn trùng như bọ cánh cứng, ruồi, bướm đêm, bướm và ong, chúng trải qua sự thay đổi căn bản (gọi là biến thái) giữa giai đoạn ấu trùng và trưởng thành (Hình 31.9). Ở những động vật này, một giai đoạn có thể chuyên biệt hóa để kiếm ăn và giai đoạn còn lại dành cho sinh sản. Con trưởng thành (A) 31.9 Một vòng đời với sự biến thái hoàn toàn (A) Giai đoạn ấu trùng (sâu bướm) của bướm vua (Danaus plexippus) chuyên dùng để kiếm ăn. (B) Nhộng là giai đoạn diễn ra quá trình chuyển đổi sang dạng trưởng thành. (C) Bướm trưởng thành có chức năng phát tán và sinh sản.





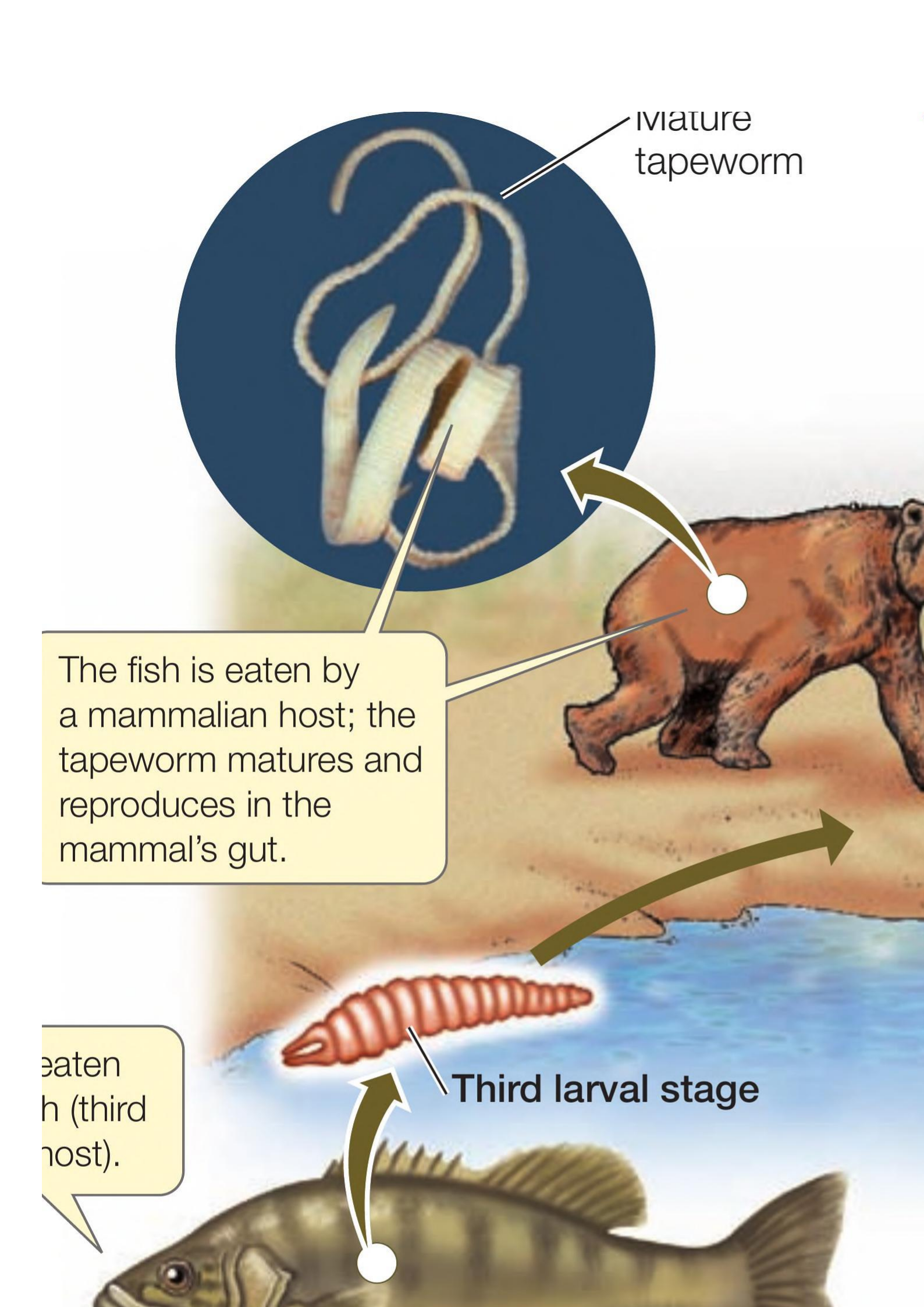
(C)



640 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các sơ đồ cơ thể, chẳng hạn, hầu hết các loài bướm đêm đều không ăn. Ở một số loài động vật, các cá thể ăn trong tất cả các giai đoạn của vòng đời, nhưng những gì chúng ăn thay đổi theo từng giai đoạn. Ví dụ, ấu trùng bướm (được gọi là sâu bướm) ăn lá và hoa, trong khi hầu hết bướm trưởng thành chỉ ăn mật hoa. Việc có các giai đoạn vòng đời khác nhau dành riêng cho các hoạt động khác nhau có thể làm tăng hiệu quả mà động vật thực hiện các hoạt động đó. Hầu hết các vòng đời của động vật đều có ít nhất một giai đoạn phân tán. Tại một thời điểm nào đó trong cuộc đời của chúng, hầu hết các loài động vật đều di chuyển hoặc bị di chuyển nên rất ít loài động vật chết ngay tại nơi chúng được sinh ra. Sự di chuyển của sinh vật ra khỏi cơ thể bố mẹ hoặc khỏi quần thể hiện có được gọi là sự phát tán. Động vật không cuống khi trưởng thành thường phân tán thành trứng hoặc ấu trùng. Hầu hết các động vật biển không có cuống phóng trứng và tinh trùng vào nước, nơi diễn ra quá trình thụ tinh. Một ấu trùng sẽ sớm nở và trôi nổi tự do trong sinh vật phù du, nơi nó lọc những thức ăn nhỏ ra khỏi nước. Nhiều động vật sống dưới đáy biển, bao gồm giun nhiều tơ và động vật thân mềm, có dạng ấu trùng đối xứng hoàn toàn được gọi là trochophore (Hình 31.10A). Các động vật khác, chẳng hạn như động vật giáp xác, có (B) mắt kép Nauplius Median Antennule Ăng-ten hàm dưới 31.10 Dạng ấu trùng sinh vật phù du của động vật biển (A) Trochophore ("người mang bánh xe") là một dạng ấu trùng đặc biệt được tìm thấy trong một số nhóm động vật biển với sự phân cắt xoắn ốc, đáng chú ý nhất là giun nhiều tơ và động vật thân mềm. (B) Ấu trùng ấu trùng này sẽ trưởng thành thành loài giáp xác có cơ thể phân đốt và các phần phụ có khớp. dạng ấu trùng đối xứng hai bên gọi là naulius (Hình 31 .1 OB). Cả hai loại ấu trùng đều ăn sinh vật phù du một thời gian và có thể di chuyển quãng đường dài trước khi định cư dưới đáy đại dương và trưởng thành. Các loài động vật khác có khả năng vận động khi trưởng thành sẽ phân tán khi chúng trưởng thành. Ví dụ, một con sâu bướm có thể dành toàn bộ giai đoạn ấu trùng để ăn một cây duy nhất, nhưng sau khi biến thái thành một con trưởng thành biết bay - một con bướm - nó có thể bay đến và đẻ trứng trên những cây khác nằm cách xa nơi đó. nó đã trải qua những ngày sâu bướm. Ở một số loài, các cá thể phân tán trong một số giai đoạn vòng đời khác nhau. Vòng đời của ký sinh trùng tạo điều kiện thuận lợi cho việc phát tán và vượt qua sự phòng vệ của vật chủ. Động vật sống nội ký sinh được tắm trong các mô dinh dưỡng của vật chủ hoặc trong thức ăn được tiêu hóa lấp đầy đường tiêu hóa của vật chủ. Vì vậy, chúng có thể không cần tốn nhiều sức lực để kiếm được thức ăn, nhưng để tồn tại chúng phải vượt qua sự phòng thủ của vật chủ. Hơn nữa, chúng hoặc con cái của chúng phải phân tán đến vật chủ mới trong khi vật chủ của chúng vẫn còn sống, vì chúng sẽ chết khi vật chủ của chúng chết. Trứng đã thụ tinh của một số ký sinh trùng sẽ được thải ra ngoài cùng với phân của vật chủ và sau đó được các cá thể vật chủ khác ăn trực tiếp. Tuy nhiên, hầu hết các loài ký sinh trùngcó vòng đời phức tạp bao gồm một hoặc nhiều vật chủ trung gian và nhiều giai đoạn ấu trùng (Hình 31.11). Một số vật chủ trung gian vận chuyển từng ký sinh trùng trực tiếp giữa các loài vật chủ khác. Những người khác nuôi dưỡng và hỗ trợ ký sinh trùng cho đến khi vật chủ khác ăn thịt chúng. Do đó, các vòng đời phức tạp có thể tạo điều kiện thuận lợi cho việc truyền các ký sinh trùng riêng lẻ giữa các vật chủ. Một số loài động vật hình thành các tập đoàn gồm các cá thể giống hệt nhau về mặt di truyền và sinh lý. Hầu hết mọi người có xu hướng xem sự khác biệt giữa các cá thể và quần thể là rõ ràng. Tuy nhiên, ở một số nhóm động vật, sinh sản vô tính không phân hạch dẫn đến sự hình thành các tập đoàn bao gồm nhiều cá thể hợp nhất về mặt sinh lý. Thoạt nhìn, những khuẩn lạc này có thể trông giống như một sinh vật thống nhất. Các cá thể trong thuộc địa là bản sao vô tính của nhau, vì vậy chúng đồng nhất về mặt di truyền. Tính tập thể đã xuất hiện nhiều lần giữa các nhóm động vật, với mức độ hội nhập và chuyên môn hóa rất khác nhau giữa các cá thể. Ở một số loài, các khuẩn lạc bao gồm các cá thể được kết nối lỏng lẻo nhưng tích hợp, tất cả đều có chức năng giống nhau (Hình 31.12). Ở các loài thuộc địa khác, các cá thể có thể trở nên chuyên biệt cho các chức năng khác nhau, giống như các loại tế bào khác nhau ở sinh vật đa bào. Manof-war Bồ Đào Nha (một loài cnidarian; xem Hình 31.19) là một ví dụ về loài động vật thuộc địa như vậy, vì nó bao gồm nhiều cá thể thuộc bốn dạng cơ thể chuyên biệt khác nhau, tất cả đều được tích hợp và hoạt động cùng nhau. Tuy nhiên, các cá thể trong thuộc địa đều đa bào, không giống như các tế bào của một sinh vật đa bào đơn lẻ.19) là một ví dụ về loài động vật thuộc địa như vậy, vì nó bao gồm nhiều cá thể thuộc bốn dạng cơ thể chuyên biệt khác nhau, tất cả đều được tích hợp và hoạt động cùng nhau. Tuy nhiên, các cá thể trong thuộc địa đều đa bào, không giống như các tế bào của một sinh vật đa bào đơn lẻ.19) là một ví dụ về loài động vật thuộc địa như vậy, vì nó bao gồm nhiều cá thể thuộc bốn dạng cơ thể

chuyên biệt khác nhau, tất cả đều được tích hợp và hoạt động cùng nhau. Tuy nhiên, các cá thể trong thuộc địa đều đa bào, không giống như các tế bào của một sinh vật đa bào đơn lẻ.

Trưởng thành 31 .4 Vòng đời của các loài động vật khác nhau như thế nào? 641 sán dây p Ấu trùng di chuyển đến các cơ của cá rô (vật chủ trung gian thứ hai). Plumatella repens Giai đoạn ấu trùng đầu tiên (bơi tự do) Phôi phát triển trong nước. 31.11 Tiếp cận vật chủ mới bằng con đường phức tạp Sán dây cá rộng Diphyllobothrium latum phải đi qua cơ thể của giáp xác (một loại giáp xác) và ít nhất một con cá trước khi nó có thể lây nhiễm lại vật chủ chính là động vật có vú. Những vòng đời phức tạp như vậy giúp ký sinh trùng xâm chiếm các cá thể vật chủ mới, nhưng chúng cũng tạo cơ hội cho con người phá vỡ chu kỳ bằng các biện pháp vệ sinh (chẳng hạn như nấu chín kỹ thức ăn để tiêu diệt ký sinh trùng). Giai đoạn ấu trùng thứ hai Ấu trùng nở. Q Cá rô bị cá lớn hơn (vật chủ trung gian thứ ba) ăn thịt. Hợp tử, đã phát triển trong ruột của động vật có vú, được thải ra ngoài cùng với phân của nó. Sán dây phát triển sang giai đoạn ấu trùng thứ hai và lây truyền khi cá rô ăn giáp xác. Giai đoạn ấu trùng đầu tiên bơi tự do được ăn bởi một loài giáp xác (vật chủ trung gian đầu tiên). p Cá bị vật chủ là động vật có vú ăn thịt; sán dây trưởng thành và sinh sản trong ruột động vật có vú. BẮT ĐẦU Không có vòng đời nào có thể tối đa hóa mọi lợi ích Một câu nói phổ biến, “kẻ giỏi mọi nghề chẳng là bậc thầy của việc nào cả”," gợi ý tại sao có những hạn chế đối với sự tiến hóa của vòng đời. Những đặc điểm mà động vật có trong bất kỳ giai đoạn nào của vòng đời có thể cải thiện hiệu suất của nó trong một hoạt động nhưng lại làm giảm hiệu suất của nó trong một hoạt động khác - một tình huống được gọi là sự đánh đổi. Ví dụ, một loài động vật giỏi lọc các loại thức ăn nhỏ trong nước sẽ khó có thể bắt được con mồi lớn. Tương tự như vậy, năng lượng dành cho việc xây dựng các cấu trúc bảo vệ như vỏ sò không thể được sử dụng để tăng trưởng. Có thể thấy một số sự đánh đổi lớn trong quá trình sinh sản của động vật. Một số động vật sản xuất số lượng lớn trứng nhỏ, mỗi quả có một lượng năng lượng dự trữ nhỏ (Hình 31 .1 3A). Các động vật khác sản xuất một số lượng nhỏ trứng lớn, mỗi quả trứng có nguồn năng lượng dự trữ lớn (Hình 31 .1 3B). Với một lượng năng lượng cố định sẵn có để sinh sản, một con cái có thể đẻ ra nhiều quả trứng nhỏ hoặc một vài quả trứng lớn, nhưng nó không thể đẻ ra nhiều quả trứng lớn. Do đó, có sự đánh đổi giữa 1 mm 31.12 Động vật thuộc địa. Thuộc địa bryozoan này bao gồm nhiều cá thể sinh sản vô tính, đồng nhất về mặt di truyền, tương tác sinh lý. Đàn trông giống như một cá thể gồm nhiều bộ phận nhưng thực chất là một nhóm các cá thể cùng nhau hành động.


Mature tapeworm
The fish is eaten by a mammalian host; the tapeworm matures and reproduces in the mammal's gut.
eaten
h (third
host).
Third larval stage

642 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các kế hoạch cơ thể 31.13 Nhiều nhỏ hoặc ít lớn Việc phân bổ năng lượng cho trứng đòi hỏi phải có sự đánh đổi. (A) Con ếch gỗ này đã chia năng lượng sinh sản của mình cho một số lượng lớn trứng nhỏ. (B) Con chim cánh cụt vua này đã đầu tư toàn bộ năng lượng sinh sản của mình vào một quả trứng lớn. (A) Rana sylvatica (B) Aptenodytes patagonicus số con được sinh ra và nguồn năng lượng mà mỗi con nhận được từ mẹ. Năng lượng dự trữ trong trứng càng lớn thì con non có thể phát triển càng lâu trước khi nó phải tự tìm thức ăn hoặc được bố mẹ cho ăn. Chim thuộc mọi loài đẻ số lượng trứng tương đối nhỏ nhưng thời gian ấp khác nhau. Ở một số loài, trứng nở khi con non còn yếu (Hình 31.1 4A). Những đứa trẻ vị tha như vậy phải được cho ăn và chăm sóc cho đến khi chúng có thể tự nuôi sống mình; cha mẹ chỉ có thể chu cấp cho một số ít con cái có lòng vị tha. Ngược lại, một số loài chim ấp trứng lâu hơn và con non phát triển đến mức chúng có thể tự kiếm ăn gần như ngay lập tức (Hình 31.14B). Con non của những loài như vậy được gọi là precocial. TÓM TẮT 31.4 Nhiều loài động vật có các giai đoạn vòng đời khác nhau về mặt hình thái. Ở một số loài động vật, dạng ấu trùng là giai đoạn phát tán; ở các loài khác, con trưởng thành có khả năng phân tán cao hơn ấu trùng. Ở một số nhóm sinh vật, sinh sản vô tính không phân hạch dẫn đến sự hình thành tập đoàn. â€¢ Sự đánh đổi hạn chế sự phát triển của vòng đời như thế nào? Xem trang 641-642 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa tính đa bào và tính thuộc địa. Xem trang. 641 và Hình 31.12 Các biến thể về tính đối xứng của cơ thể, cấu trúc khoang cơ thể, vòng đời, mô hình phát triển và chiến lược sinh tồn khác biệt (A) Alcedo atthis (B) Anser anser 31.14 Bất lực hoặc Độc lập (A) Con non có lòng vị tha của loài chim bói cá thông thường về cơ bản là bất lực khi chúng nở. Cha mẹ của chúng cho ăn và chăm sóc chúng trong vài tuần. (B) Ngỗng xám mới nở là giai đoạn sớm phát triển, sẵn sàng bơi lội và kiếm ăn độc lập gần như ngay lập tức sau khi nở.

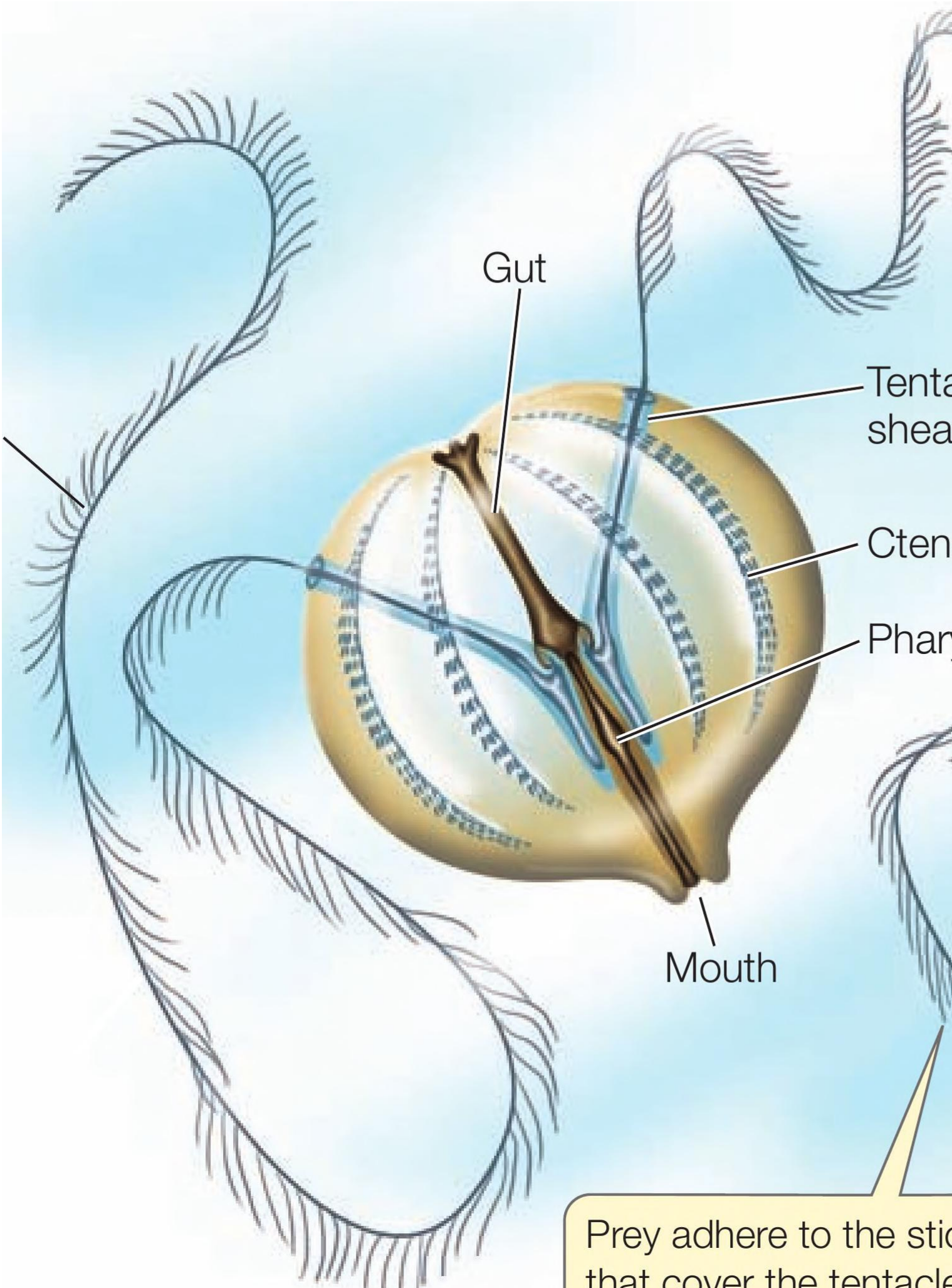




31 .5 Các nhóm động vật chính là gì? 643 triệu loài động vật. Trong phần còn lại của chương này và các Chương 32 và 33, chúng ta sẽ làm quen với các nhóm động vật chính và tìm hiểu cách áp dụng các đặc điểm chung mà chúng ta vừa mô tả cho từng nhóm động vật đó. Các nhóm chính của động vật là gì? Các loài song phương tạo thành một nhóm đơn ngành lớn bao gồm tất cả các loài động vật ngoại trừ bọt biển, ctenophores, placozoans, cnidarians và một số nhóm động vật ký sinh ít được biết đến (xem Hình 31.1). Một số đặc điểm hỗ trợ cho tính đơn bội của các loài song bào là sự hiện diện của ba lớp tế bào riêng biệt trong phôi (tam bội) và sự hiện diện của ít nhất bảy gen Hox (xem Chương 19 và 20). Mặc dù tính đối xứng hai bên thường được coi là sự đồng hình của các loài song phương (và đặc điểm này mang lại tên gọi cho nhóm), một số nhóm cnidarians cũng có tính đối xứng hai bên. Các nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng cơ sở di truyền của sự đối xứng hai bên ở các nhóm song phương và các nhóm cnidarian có đặc điểm này là tương tự nhau, vì vậy đặc điểm này có thể đã có ở tổ tiên của cả hai nhóm. Động vật song sinh có thể được chia thành hai nhánh chính đã đề cập trước đó, động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ sinh. Hai nhóm này đã đa dạng hóa riêng biệt trong hơn 500 triệu năm - kể từ "sự bùng nổ kỷ Cambri"; mà chúng tôi đã mô tả trong Chương 25. Chúng tôi sẽ mô tả các động vật nguyên sinh trong Chương 32 và động vật miệng thứ sinh trong Chương 33. Đi tới Hoạt động 31.2 Phân loại Bọt biển và Diploblast Lifel 0e.com/ac31 .2 Phần còn lại của chương này mô tả các nhóm động vật không người song phương. Những động vật đơn giản nhất, bọt biển, không có loại mô riêng biệt. Tất cả các động vật khác thường được gọi là eumetazoans. Hai nhóm được coi ở đây là eumetazoans, ctenophores và placozoans, có các lớp mô biệt hóa yếu (placozoans cũng thiếu hệ thần kinh), vì vậy một số nhà sinh học cũng loại trừ hai nhóm này khỏi Eumetazoa. Hầu hết các loài eumetazoan đều có một số dạng đối xứng cơ thể, ruột và các mô được tổ chức thành các cơ quan riêng biệt (mặc dù một số đặc điểm này đã bị mất thứ cấp ở một số loài eumetazoan). Bọt biển là loài động vật có tổ chức lỏng lẻo Bọt biển là loài động vật đơn giản nhất. Mặc dù chúng có một số tế bào chuyên biệt nhưng chúng không có lớp tế bào phôi riêng biệt và không có cơ quan thực sự. Những nhà tự nhiên học ban đầu đã phân loại bọt biển là thực vật vì chúng không có cuống và cơ thể thiếu đối xứng. Bọt biển có các thành phần xương cứng gọi là gai, có thể nhỏ và đơn giản hoặc lớn và phức tạp (xem Hình 31. 2B). Ba nhóm bọt biển chính, được tách ra ngay sau khi phân chia giữa bọt biển và các loài động vật còn lại, được phân biệt bằng các gai của chúng. Các thành viên của hai nhóm (bọt biển thủy tinh và bọt biển demosponges) có bộ xương bao gồm các gai silic được làm từ silicon dioxide ngậm nước (Hình 31 .1 5A,B).Những gai này đáng chú ý ở chỗ có tính linh hoạt và độ dẻo dai cao hơn so với các thanh thủy tinh tổng hợp có chiều dài tương tự. Thành viên của nhóm thứ ba, bọt biển chứa canxi. (A) Xestospongia testudinaria (B) Euplectella aspergillum 31.15 Đa dạng bọt biển (A) Phần lớn các loài bọt biển là demosponges, chẳng hạn như bọt biển thùng Thái Bình Dương này. Hệ thống lỗ chân lông và kênh dẫn nước (xem Hình 31.2) điển hình của sơ đồ cơ thể bọt biển được thể hiện rõ ràng trong bức ảnh này. (B) Cấu trúc hỗ trợ của cả bọt biển demosponges và bọt biển thủy tinh đều là các gai silic, được thấy ở đây là bộ xương của bọt biển thủy tinh. (C) Các gai của bọt biển chứa canxi được làm từ canxi cacbonat.

644 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc Động vật và Sự Tiến hóa của các Sơ đồ Cơ thể được đặt tên theo các gai canxi cacbonat của chúng (Hình 31.15C). Có một số câu hỏi về tính đơn ngành của bọt biển. Các phân tích về một số trình tự gen đã gợi ý rằng bọt biển chứa canxi thực sự có liên quan chặt chẽ hơn với eumetazoans so với các nhóm bọt biển khác. Tuy nhiên, các phân tích về bộ gen kết hợp thông tin từ nhiều gen hỗ trợ cho tính đơn ngành của bọt biển. Sơ đồ cơ thể của bọt biển thuộc cả ba nhóm - ngay cả những nhóm lớn, có thể dài tới 1 mét hoặc hơn - là tập hợp các tế bào được xây dựng xung quanh hệ thống kênh dẫn nước. Bọt biển đưa nước vào cơ thể bằng cách đập vào lá roi của các tế bào chuyên biệt hóa thức ăn của chúng, được gọi là tế bào choanocytes (xem Hình 31. 2B). Nước, cùng với bất kỳ hạt thức ăn nào có trong nó, xâm nhập vào miếng bọt biển qua các lỗ nhỏ và đi vào các kênh dẫn nước hoặc tâm nhĩ trung tâm, nơi các tế bào choanocytes thu giữ các hạt thức ăn. (Bạn có thể nhớ lại Phần 31.1 rằng các tế bào choanocytes có cấu trúc tương tự như các sinh vật nguyên sinh được gọi là choanoflagellate; sự giống nhau đó cung cấp bằng chứng cho mối quan hệ chặt chẽ của động vật với choanoflagellate.) Một bộ xương gồm các gai đơn giản hoặc phân nhánh, thường được kết hợp với một mạng lưới đàn hồi phức tạp. sợi, hỗ trợ cơ thể của hầu hết các loại bọt biển. Bọt biển cũng tạo ra một chất nền ngoại bào, bao gồm collagen, glycoprotein kết dính và các phân tử khác, giúp giữ các tế bào lại với nhau. Hầu hết các loài là loài ăn lọc; một số loài là kẻ săn mồi bẫy con mồi trên những gai hình móc

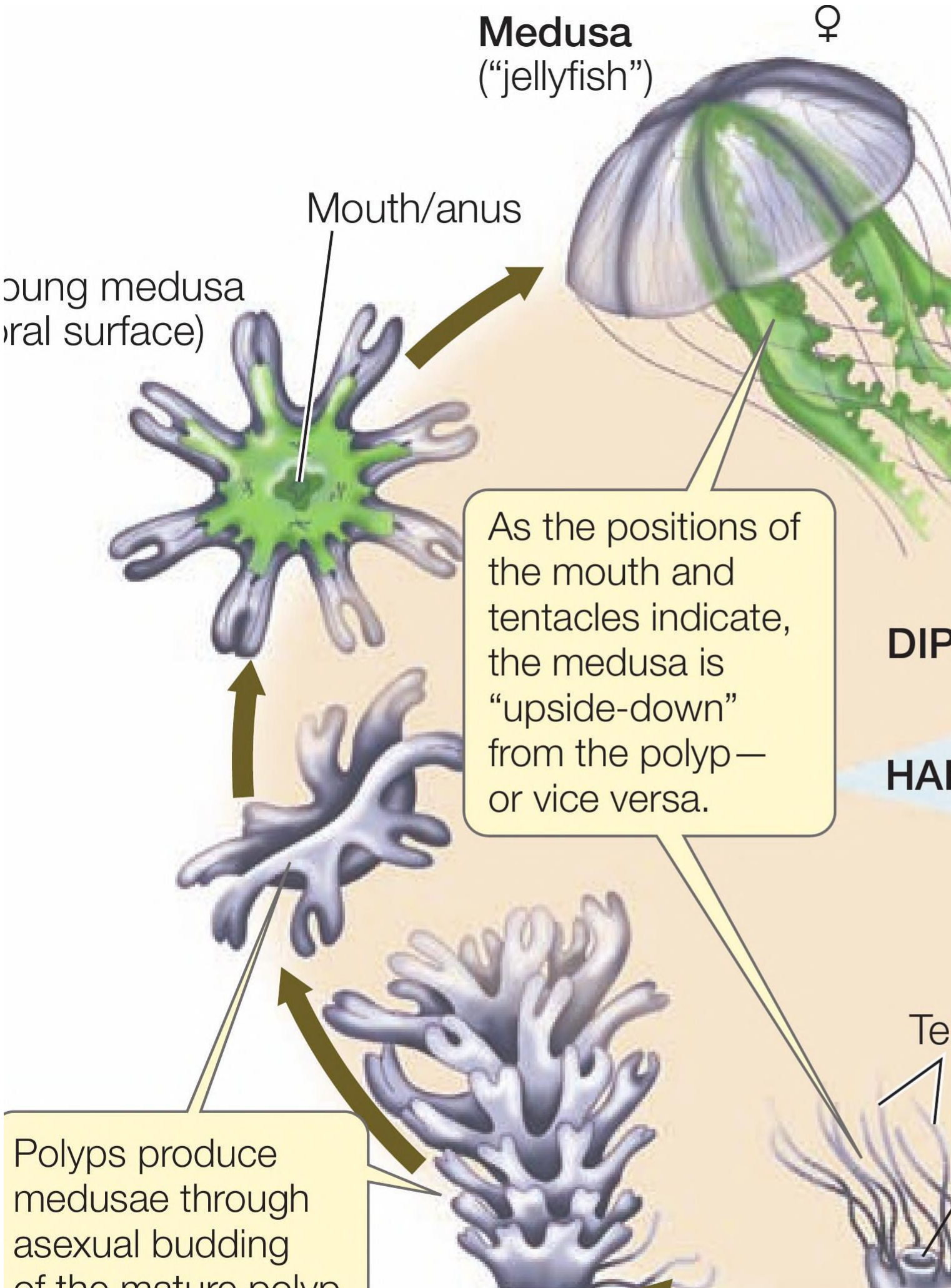
nhô ra khỏi bề mặt cơ thể. Hầu hết trong số 8.500 loài bọt biển là động vật biển; chỉ có khoảng 50 loài sống ở nước ngọt. Bọt biển có nhiều kích cỡ và hình dạng khác nhau, thích nghi với các kiểu chuyển động khác nhau của nước. Bọt biển sống trong môi trường thủy triều nông hoặc thủy triều nông với tác động sóng mạnh được gắn chắc chắn vào bề mặt. Hầu hết bọt biển sống trong nước chảy chậm đều dẹt và định hướng vuông góc với hướng dòng chảy. Chúng chặn nước và thức ăn chứa trong đó khi nó chảy qua chúng. Bọt biển sinh sản cả về tình dục và vô tính. Ở hầu hết các loài, một cá thể sản xuất cả trứng và tinh trùng, nhưng các cá thể không tự thụ tinh. Dòng nước mang tinh trùng từ cá thể này sang cá thể khác. Bọt biển cũng sinh sản vô tính bằng cách nảy chồi và phân mảnh. Ctenophores là các Ctenophores đối xứng hoàn toàn và lưỡng bội, còn được gọi là thạch lược, cho đến gần đây vẫn được cho là có liên quan chặt chẽ nhất với các loài cnidarians (sứa, san hô và họ hàng của chúng). Nhưng ctenophores thiếu hầu hết các gen Hox được tìm thấy ở tất cả các loài eumetazoans khác, và các nghiên cứu gần đây về bộ gen của chúng đã chỉ ra rằng ctenophores có lẽ nằm trong số những dòng dõi sớm nhất tách ra khỏi các loài động vật còn lại. Hầu hết các phân tích phát sinh chủng loại gần đây đều đặt ctenophores là nhóm chị em của tất cả các loài động vật khác ngoại trừ bọt biển. Ctenophores có tính chất đối xứng xuyên tâm,kế hoạch cơ thể lưỡng bội. Hai lớp tế bào được ngăn cách bởi một chất nền ngoại bào trơ, sền sệt gọi là mesoglea. Ctenophores, không giống như bọt biển, có ruột hoàn chỉnh: thức ăn đi vào miệng và chất thải được thải ra ngoài qua hai lỗ hậu môn. Ctenophores di chuyển bằng cách đập vào lông mao thay vì co cơ. Hầu hết trong số 250 loài đã biết đều có tám hàng phiến mang lông mao giống như chiếc lược, được gọi là ctene (Hình 31 .16). Các xúc tu kiếm ăn của ctenophores được bao phủ bởi các tế bào tiết ra chất kết dính khi chúng tiếp xúc với con mồi. Sau khi bắt được con mồi, một con ctenophore rút các xúc tu của nó để mang (A) Xúc tu 31.16 Thạch lược ăn bằng các xúc tu (A) Sơ đồ cơ thể của một con ctenophore điển hình. Những xúc tu dài và dính quét qua mặt nước, tóm gọn những con mồi nhỏ một cách hiệu quả. (B) Con sứa lược này, chụp ở Cảng Sydney, Úc, có những xúc tu ngắn. (B) Mnemiopsis sp. Miệng dài 2,5 cm Con mồi bám vào các tế bào dính bao phủ các xúc tu. \ _ y

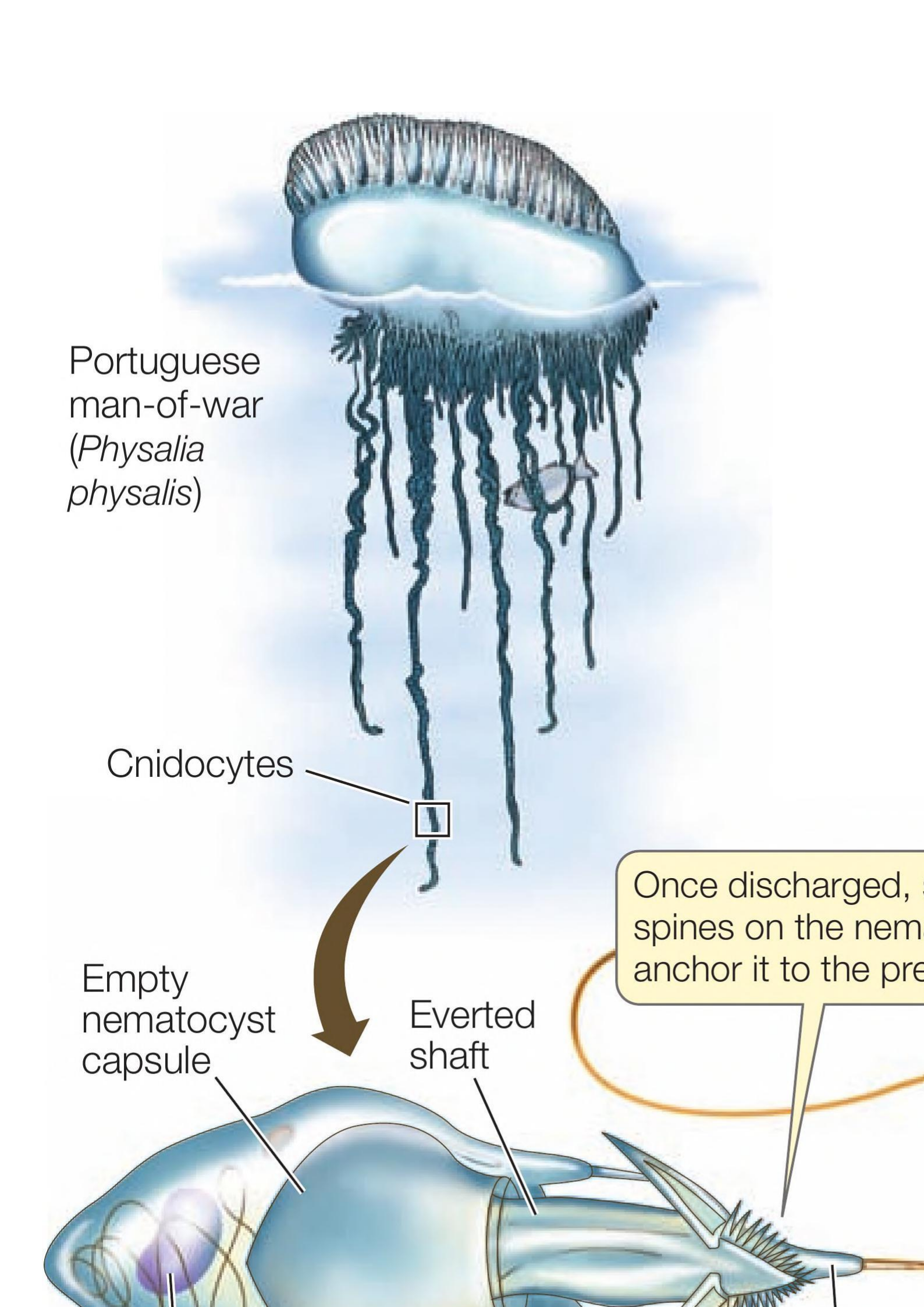

Gut
Tenta
shea
Cten
Phar
Mouth
Prey adhere to the stic
that cover the tentacle

31 .5 Các nhóm động vật chính là gì? 645 thức ăn đưa vào miệng nó. Ở một số loài, toàn bộ bề mặt cơ thể được phủ một lớp chất nhầy dính để bắt mồi. Hầu hết các ctenophores đều ăn các sinh vật phù du nhỏ, mặc dù một số ăn các ctenophores khác. Chúng phổ biến ở các vùng biển khơi và có thể trở nên phong phú ở các vịnh ven biển, nơi quần thể ctenophores lớn có thể ức chế sự phát triển của các sinh vật khác. Vòng đời của Ctenophore không phức tạp. Giao tử được giải phóng vào ruột và thải ra qua miệng hoặc lỗ chân lông hậu môn. Quá trình thụ tinh diễn ra trong nước biển mở. Ở hầu hết các loài, trứng được thụ tinh sẽ phát triển trực tiếp thành một tế bào ctenophore thu nhỏ, dần dần phát triển thành con trưởng thành. Vào Media Clip 31 .4 VftiSg Ctenophores BFthS! Lifel 0e.com/mc31 .4 Placozoans rất phong phú nhưng hiếm khi được quan sát Như đã thảo luận ở đầu chương này, placozoan là động vật có cấu trúc rất đơn giản chỉ có một vài loại tế bào riêng biệt (Hình 31.17A). Các cá thể ở giai đoạn trưởng thành, không đối xứng thường được quan sát thấy bám dính trên các bề mặt (chẳng hạn như kính bể cá, nơi chúng được phát hiện lần đầu tiên, hoặc trên đá và các chất nền cứng khác trong tự nhiên). Cấu trúc đơn giản của chúng - chúng không có miệng, ruột hoặc hệ thần kinh - ban đầu khiến các nhà sinh vật học nghi ngờ chúng có thể là nhóm chị em với tất cả các loài động vật khác. Tuy nhiên, hầu hết các phân tích phát sinh loài không ủng hộ giả thuyết này và một số khía cạnh của placozoans? sự đơn giản về cấu trúc có thể được bắt nguồn thứ hai. Chúng thường được coi là có sơ đồ cơ thể lưỡng bội, với các lớp bề mặt trên và dưới kẹp một lớp tế bào sợi co giãn. Các nghiên cứu gần đây đã phát hiện ra rằng placozoans có giai đoạn sống nổi (đại dương mở) có khả năng bơi lội (Hình 31.17B), nhưng lịch sử sống của placozoans vẫn chưa được biết đầy đủ. Hầu hết các nghiên cứu đều tập trung vào các giai đoạn bám dính lớn hơn, dễ quan sát nhất trong bể cá. Bản chất trong suốt và kích thước nhỏ của placozoan khiến chúng rất khó quan sát trong tự nhiên. Tuy nhiên, người ta biết rằng placozoan có thể sinh sản cả vô tính và hữu tính, mặc dù chi tiết về sinh sản hữu tính của chúng vẫn chưa được hiểu rõ. Như chúng tôi đã lưu ý ở phần mở đầu của chương này, placozoan đã được nghiên cứu chủ yếu trong bể cá, nơi chúng xuất hiện sau khi vô tình được thu thập cùng với các sinh vật biển khác, mặc dù bây giờ chúng ta biết rằng placozoan giai đoạn pelagic có rất nhiều ở các vùng biển ấm áp trên khắp thế giới. Cnidarians là loài săn mồi chuyên biệt. Các loài cnidarians (sứa, hải quỳ, san hô và thủy sinh) tạo thành nhóm động vật không song phương lớn nhất và đa dạng nhất. Miệng của loài cnidarian được nối với một túi mù gọi là khoang dạ dày (do đó loài cnidarian không có ruột hoàn chỉnh). Khoang dạ dày có chức năng tiêu hóa, tuần hoàn và trao đổi khí, đồng thời nó cũng hoạt động như một bộ xương thủy tĩnh. Lỗ duy nhất đóng vai trò vừa là miệng vừa là hậu môn.Vòng đời của nhiều loài cnidarians có hai giai đoạn riêng biệt, một giai đoạn không cuống và một giai đoạn di động (Hình 31 .1 8), mặc dù giai đoạn này hoặc giai đoạn kia không có ở một số nhóm. Ở giai đoạn polyp không cuống, một cuống hình trụ gắn con vật vào chất nền. Medusa di động (số nhiều medusae) là một giai đoạn bơi tự do có hình dạng giống như một chiếc chuông hoặc một chiếc ô. Nó thường nổi bằng miệng và ăn các xúc tu hướng xuống dưới. Polyp trưởng thành tạo ra medusae bằng cách nảy chồi vô tính. Medusae sau đó sinh sản hữu tính, tạo ra trứng hoặc tinh trùng bằng quá trình phân bào và giải phóng giao tử vào nước. Trứng được thụ tinh sẽ phát triển thành ấu trùng có lông, bơi tự do, được gọi là planula, cuối cùng lắng xuống đáy và phát triển thành polyp. Cnidarians là loài săn mồi chuyên biệt thích nghi với việc bắt và khuất phục những con mồi tương đối lớn và phức tạp. Các xúc tu của chúng được bao phủ bởi các tế bào chuyên biệt chứa các bào quan gây nhức nhối gọi là tuyến trùng, tiêm chất độc vào con mồi (Hình 31.19). Một số loài cnidarians, bao gồm nhiều loài san hô và hải quỳ, nhận được dinh dưỡng bổ sung từ các sinh vật nội cộng sinh quang hợp sống trong mô của chúng. 31.17 Sự đơn giản của Placozoan (A) Như đã thấy trong hình minh họa của nghệ sĩ này, placozoan trưởng thành là những động vật nhỏ bé (đường kính 1-2 mm), dẹt, không đối xứng. (B) Các nghiên cứu gần đây đã phát hiện ra giai đoạn placozoan đối xứng, bơi yếu và có nhiều ở nhiều vùng biển nhiệt đới và cận nhiệt đới ấm áp.

646 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các sơ đồ cơ thể 31.18 Vòng đời của hầu hết các loài Cnidarians có hai giai đoạn Vòng đời của loài Scyphozoan (sứa) minh họa cho các dạng cơ thể loài Cnidarian điển hình: polyp vô tính, không cuống và medusa di động, hữu tính. Một số loài cnidarians có vòng đời thiếu polyp hoặc medusae. SsEE Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 31 .1 HKgH Vòng đời của loài Cnidarian Lifel 0e.com/at31 .1 Medusa (â€œjellyfishâ€; Medusa non (bề mặt miệng) Polyp tạo ra medusae thông qua quá trình nảy chồi vô tính của polyp trưởng thành. Người Cnidarians có tế bào chứa các sợi cơ mà

sự co bóp của chúng giúp động vật di chuyển cũng như các mạng lưới thần kinh đơn giản tích hợp các hoạt động của cơ thể. Cơ thể của chúng cũng chứa các phân tử cấu trúc chuyên biệt (collagen, actin và myosin). phần lớn được tạo thành từ mesoglea trơ. Chúng có tốc độ trao đổi chất thấp và có thể tồn tại trong môi trường mà chúng hiếm khi gặp con mồi. Trong khoảng 12.500 loài cnidarian còn sống, tất cả trừ một số ít sống ở đại dương (Hình 31 .20). hầu như không thể nhìn thấy nếu không có kính hiển vi. Một nhóm nhỏ, được gọi là myxozoan, bao gồm các ký sinh trùng nhỏ, thường có vòng đời gồm hai vật chủ bao gồm một con cá và một con giun annelid hoặc một loài bryozoan. Loài sứa lớn nhất được biết đến có đường kính 2,5 mét và một số thủy động vật thuộc địa (bao gồm tàu chiến Bồ Đào Nha; xem Hình 31.19) có thể đạt chiều dài vượt quá 30 mét. Ở đây chúng tôi mô tả ba nhánh cnidarian có nhiều loài nhất: anthozoans, scyphozoans và hydrozoans. Ấu trùng Planula Polyp trưởng thành chết nhưng bộ xương canxi cacbonat của chúng vẫn còn. San hô sống tạo thành một lớp trên cùng của một bãi xương còn sót lại đang phát triển, cuối cùng tạo thành chuỗi đảo và rạn san hô (Hình 31 .21 B). Rạn san hô Great Barrier dọc theo ANTHOZOANS phía đông bắc Các thành viên của nhóm anthozoan bao gồm hải quỳ, bút biển và san hô. Hải quỳ (xem Hình 31. 20 A), tất cả đều sống đơn độc, phân bố rộng rãi ở cả vùng nước biển ấm và lạnh. Ngược lại, bút biển (xem Hình 31.20B) là thuộc địa. Mỗi thuộc địa bao gồm hai hoặc nhiều loại polyp khác nhau. Polyp chính có phần dưới neo vào trầm tích đáy và phần trên phân nhánh nhô lên trên chất nền. Dọc theo phần trên, polyp sơ cấp tạo ra các polyp thứ cấp nhỏ hơn bằng cách nảy chồi. Một số polyp thứ cấp này biệt hóa thành polyp ăn uống; ở một số loài, các polyp thứ cấp khác biệt hóa để lưu thông nước qua thuộc địa. Tên gọi chung của các nhóm san hô – san hô não, san hô sừng và san hô ống nội tạng, cùng nhiều nhóm khác – thường mô tả hình dáng bên ngoài của chúng (Hình 31. 21 A). San hô không có cuống và thuộc địa. Các polyp của hầu hết các loài tạo thành bộ xương bằng cách tiết ra một ma trận các phân tử hữu cơ mà sau đó chúng tích tụ canxi cacbonat. Khi đàn phát triển, polyp cũ 31.19 Nang tuyến trùng là vũ khí tiềm năng Các xúc tu của loài chiến binh Bồ Đào Nha, một loài hydrozoan, chứa đầy các tế bào chuyên biệt gọi là tế bào cnidocytes. Những tế bào này chứa các bào quan châm chích gọi là tuyến trùng, tiêm chất độc vào con mồi. Người chiến tranh Bồ Đào Nha là một sinh vật thuộc địa, bao gồm nhiều cá thể tích hợp về mặt sinh lý với các chức năng chuyên biệt. Người chiến tranh Bồ Đào Nha (Physalia Physalis) ~V Cnidocyte "V Nematocyst


Medusa
("jellyfish")
♀
Mouth/anus
ɔung medusa
ɾal surface)
As the positions of the mouth and tentacles indicate, the medusa is "upside-down" from the polyp—or vice versa.
DIP
HA
Te
Polyps produce medusae through asexual budding


Portuguese man-of-war (*Physalia physalis*)
Cnidocytes
Once discharged,
spines on the nem
anchor it to the pre
Empty nematocyst capsule
Everted shaft

31 .5 Các nhóm động vật chính là gì? 647 (A) Sagartia khiêm tốn 31.20 Sự đa dạng giữa các loài Cnidarians (A) Hải quỳ là loài không cuống, sống gắn liền với nền đáy biển. Dòng nước mang con mồi vào các xúc tu có chứa tuyến trùng. (B) Cá bút biển là loài cnidarian sống theo đàn sống trong trầm tích đáy mềm và phóng các polyp lên trên chất nền. (C) Con sứa này minh họa sự phức tạp của loài scyphozoan medusa. (D) Cấu trúc bên trong của medusa của thủy động vật thuộc địa Bắc Đại Tây Dương có thể nhìn thấy ở đây. Bờ biển Australia là một hệ thống các rạn san hô dài hơn 2.000 km, tương đương khoảng cách từ Thành phố New York đến St. Louis. Một rạn san hô duy nhất ở Biển Đỏ được tính toán có chứa nhiều vật liệu hơn tất cả các tòa nhà ở các thành phố lớn ở Bắc Mỹ cộng lại. San hô phát triển mạnh ở độ sâu nông ở vùng nước nhiệt đới trong, nghèo dinh dưỡng. Chúng phát triển tốt trong những môi trường như vậy vì tảo đơn bào quang hợp sống nội cộng sinh trong tế bào của chúng. Những loài tảo này cung cấp cho san hô các sản phẩm quang hợp; đến lượt san hô, lại cung cấp cho tảo tảo chất dinh dưỡng và nơi sinh sống. Mối quan hệ nội cộng sinh này giải thích tại sao san hô hình thành rạn san hô bị hạn chế ở vùng nước bề mặt trong vắt, nơi mức độ ánh sáng đủ cao để hỗ trợ quá trình quang hợp. Các rạn san hô trên khắp thế giới đang bị đe dọa bởi mức độ C02 tăng cao (dẫn đến nhiệt độ đại dương tăng lên) và quá trình axit hóa nước biển. Dòng chảy bị ô nhiễm từ hoạt động phát triển trên các bờ biển lân cận là mối đe dọa bổ sung đối với san hô. Nhiệt độ ấm hơn dẫn đến mất đi các sinh vật nội cộng sinh của san hô (được gọi là tẩy trắng san hô; xem Hình 27.21), và quá trình axit hóa có thể khiến bộ xương san hô bị phân hủy. Sự dư thừa nitơ trong dòng chảy có lợi cho tảo, chúng phát triển quá mức và cuối cùng làm chết san hô. (C) Gonionemus vertens (D) Polyorchis penicillatus SCYPHOZOANS Hàng trăm loài scyphozoan đều sống ở biển. Mesoglea của medusae của chúng dày và chắc, nên chúng có tên gọi chung là sứa (hoặc thạch biển). Medusa chứ không phải polyp chiếm ưu thế trong vòng đời của scyphozoan. Một cá thể medusa là nam hoặc nữ, phóng trứng hoặc tinh trùng ra biển khơi. Trứng được thụ tinh phát triển thành ấu trùng planula nhỏ, nhanh chóng lắng xuống chất nền và phát triển thành một polyp nhỏ. Polyp này ăn và phát triển và có thể tạo ra các polyp bổ sung bằng cách nảy chồi. Sau một thời gian tăng trưởng, polyp bắt đầu nảy chồi ra các medusae nhỏ, chúng ăn, phát triển và biến đổi thành medusae trưởng thành (xem Hình 31.18 và 31.20C). HYDROZOAN Polyp thường chiếm ưu thế trong vòng đời của hydrozoan, nhưng một số loài chỉ có medusae (xem Hình 31.19) và những loài khác chỉ có polyp. Hầu hết các hydrozoan đều có tính chất thuộc địa. Một ấu trùng planula cuối cùng sẽ tạo ra một đàn (A) Diploria labyrinthiformis 31.21 San hô (A) Tên mô tả chung của loài san hô Caribe này là "san hô não." (B) Nhiều loài san hô khác nhau hình thành nên rạn san hô này ở Biển Đỏ giữa Ai Cập và Bán đảo Ả Rập.

648 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các kế hoạch cơ thể 31.22 Nhiều động vật thủy sinh là tập đoàn Các polyp trong một quần thể thủy động có thể biệt hóa để thực hiện các nhiệm vụ chuyên biệt. Ở những loài có vòng đời được mô tả ở đây, medusa là giai đoạn sinh sản hữu tính, sản xuất trứng và tinh trùng trong các cơ quan gọi là tuyến sinh dục. o CT / 0ral Â¥ Medusa / bề mặt Các polyp của hydrozoan Obelia được liên kết với nhau và có chung một khoang dạ dày. nhiều polyp, tất cả đều nối với nhau và chia sẻ một khoang dạ dày liên tục (Hình 31 .22). Trong một đàn như vậy, một số polyp có các xúc tu với nhiều tuyến trùng; chúng bắt con mồi cho thuộc địa. Những cá thể khác thiếu xúc tu và không thể kiếm ăn nhưng chuyên sản xuất medusae vô tính. Vẫn còn những con khác giống như ngón tay và bảo vệ thuộc địa bằng tuyến trùng của chúng. Một số nhóm nhỏ động vật ký sinh có thể là họ hàng gần nhất của các loài song sinh. Hai nhóm nhỏ ký sinh trùng biển nhỏ được liệt kê trong Bảng 31.1 nhưng không được mô tả về phát sinh loài trong Hình 31.1: orthonectids và rhombozoans. Các phân tích bộ gen gần đây cho thấy rằng các nhóm này có thể nằm trong số họ hàng gần nhất còn sống sót của các loài song phương, mặc dù vị trí phát sinh gen chính xác của chúng là không chắc chắn. Cả hai nhóm đều là những loài ký sinh có mức độ suy giảm cao, thiếu nhiều cấu trúc thường được sử dụng để nghiên cứu mối quan hệ giữa động vật. Khi bộ gen của chúng được biết đến đầy đủ hơn, mối quan hệ của hai nhóm này với các động vật khác sẽ trở nên rõ ràng hơn. Hai nhóm nhỏ khác (cũng được liệt kê trong Bảng 31.1 nhưng không được thể hiện trong Hình 31.1) đã được đề xuất là cũng nằm ngay bên ngoài các nhóm song phương: xenoturbellids và acoels. Tuy nhiên, các phân tích bộ gen gần đây đã gợi ý rằng những động vật này thực sự là động vật miệng thứ sinh có tính chuyên biệt cao. Medusae phát triển vô tính trong một polyp mở rộng. Lưỡng bội Gonad Giảm phân HAPLOID Trứng do medusae tạo ra được thụ tinh trong vùng nước mở bởi tinh trùng do các medusae khác tạo ra. Tinh trùng Trứng được thụ tinh Ấu trùng

Planula Ấu trùng lắng xuống chất nền và phát triển thành polyp. RECAP 31.5 Động vật song sinh được phân thành hai nhánh chính, động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ sinh. Các động vật không song phương bao gồm bọt biển, ctenophores, placozoans, cnidarians và một số nhóm nhỏ động vật ký sinh. “Tại sao bọt biển được coi là động vật mặc dù chúng thiếu cấu trúc cơ thể phức tạp như hầu hết các nhóm động vật khác? Xem trang 643-644 â€¢ Mô tả một số đặc điểm chính của các nhóm sau: bọt biển, ctenophores, placozoans và cnidarians. m Nhóm động vật nào tham gia vào quá trình phân chia sớm nhất trong cây động vật? TRẢ LỜI Hầu hết dữ liệu đều ủng hộ việc coi bọt biển là nhóm chị em với tất cả các loài động vật khác. Về mặt hình thái, bọt biển giống nhất với loài choanoflagellate và hầu hết các phân tích về gen tiếp tục đặt bọt biển ở gốc cây động vật.Các ctenophores có một số điểm tương đồng bề ngoài với các loài cnidarians và theo truyền thống được coi là nhóm chị em của chúng, nhưng các nghiên cứu gần đây ngày càng ủng hộ việc đặt các ctenophores gần gốc cây động vật hơn. Một số nghiên cứu thậm chí còn gợi ý rằng ctenophores là nhóm chị em của tất cả các loài động vật khác, bao gồm cả bọt biển, mặc dù hầu hết các nghiên cứu đều đặt ctenophores là nhóm chị em của tất cả các loài động vật ngoại trừ bọt biển, và đây là kiểu phát sinh chủng loại mà chúng tôi trình bày trong Hình 31.1. Mặc dù placozoan, chỉ có bốn loại tế bào và không có cơ quan thực sự, có cấu trúc ít phức tạp hơn ctenophores, nhưng sự đơn giản về cấu trúc này hiện được cho là đại diện cho sự đảo ngược tiến hóa trong dòng placozoan. Khả năng thay thế, dường như ít có khả năng xảy ra hơn, là hệ thống cơ quan của các tế bào ctenophores tiến hóa độc lập với hệ thống cơ quan của các loài cnidarians và song phương.

Tóm Tắt Chương 649: Đặc điểm nào để phân biệt động vật? chương tóm tắt(31) Động vật ăn mảnh vụn tiêu thụ chất hữu cơ chết và trả lại chất dinh dưỡng chứa trong đó cho hệ sinh thái. â€¢ Động vật có chung một tập hợp các đặc điểm phái sinh không có ở các nhóm sinh vật khác. Những đặc điểm này bao gồm những điểm tương đồng trong trình tự của nhiều gen, cấu trúc của các mối nối tế bào và các thành phần của ma trận ngoại bào. “Các mô hình phát triển phôi thai cung cấp manh mối về mối quan hệ tiến hóa giữa các loài động vật. Động vật lưỡng bội, bao gồm ctenophores, placozoans và cnidarians, phát triển hai lớp tế bào phôi. Động vật tam bội phát triển ba lớp tế bào. Xem lại Hình 31.1 – Sự khác biệt trong mô hình phát triển ban đầu của chúng đặc trưng cho hai nhánh tam bội chính, động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ hai. Các tính năng của kế hoạch cơ thể động vật là gì? • Sơ đồ cơ thể động vật có thể được mô tả dưới dạng tính đối xứng, cấu trúc khoang cơ thể, sự phân chia, các loại phần phụ và sự phát triển của hệ thần kinh. “Một số loài động vật không có sự đối xứng, nhưng hầu hết các loài động vật đều có sự đối xứng xuyên tâm hoặc đối xứng hai bên. Ôn lại Hình 31.4 â€¢ Nhiều động vật đối xứng hai bên có biểu hiện đầu hóa: sự tập trung của các cơ quan cảm giác và mô thần kinh ở phần đầu trước. • Dựa trên cấu trúc khoang cơ thể của chúng, động vật có thể được mô tả là acoelomate, pseudocoelomate hoặc coelomate. Xem lại Hình 31. 5# HOẠT ĐỘNG 31.1 â€¢ Phân đoạn, có nhiều dạng, cải thiện khả năng kiểm soát chuyển động, cũng như các phần phụ. Ôn lại Hình 31.6 â€¢ Sự phát triển của hệ thần kinh rất quan trọng đối với sự phối hợp vận động của cơ và xử lý thông tin cảm giác. 31.3) Động vật lấy thức ăn bằng cách nào? â€¢ Động vật có khả năng di chuyển có thể di chuyển để tìm thức ăn; động vật không cuống ở yên một chỗ, nhưng có thể tiêu tốn năng lượng để di chuyển môi trường và thức ăn chứa trong đó. Thức ăn lọc lọc các sinh vật nhỏ và phân tử hữu cơ khỏi môi trường của chúng. â€¢ Động vật ăn cỏ tiêu thụ thực vật, thường là không giết chết chúng. â € ¢ Động vật ăn thịt có các đặc điểm hình thái như răng, mỏ và móng vuốt sắc nhọn giúp chúng có thể bắt và khuất phục con mồi. • Ký sinh trùng sống trong hoặc trên các sinh vật khác và lấy dinh dưỡng từ các cá thể vật chủ đó. Vòng đời của các loài động vật khác nhau như thế nào? • Các giai đoạn trong vòng đời của động vật có thể được chuyên biệt hóa cho các hoạt động khác nhau. Giai đoạn chưa trưởng thành có hình thái khác biệt đáng kể so với giai đoạn trưởng thành được gọi là ấu trùng. â€¢ Hầu hết vòng đời của động vật đều có ít nhất một giai đoạn phát tán. Nhiều loài động vật biển không cuống có thể được nhóm lại dựa trên sự hiện diện của một trong hai giai đoạn phát tán ấu trùng riêng biệt: trochophore hoặc naulius. Xem lại Hình 31.10 â€¢ Một đặc điểm của một con vật hoặc một giai đoạn trong vòng đời có thể cải thiện hiệu suất của con vật đó trong một hoạt động nhưng lại làm giảm hiệu suất của nó trong một hoạt động khác, một tình huống được gọi là sự đánh đổi.• Ký sinh trùng có vòng đời phức tạp có thể bao gồm một hoặc nhiều vật chủ và một số giai đoạn ấu trùng. Ôn lại Hình 31.11 â€¢ Ở một số nhóm động vật, sinh sản vô tính không phân hạch dẫn đến sự hình thành các tập đoàn gồm nhiều cá thể đồng nhất về

mặt di truyền, hợp nhất về mặt sinh lý. Các nhóm chính của động vật là gì? ™ Eumetazoans bao gồm tất cả các loài động vật ngoại trừ bọt biển. Các động vật không phải bọt biển, ctenophores, placozoan và cnidarians - tức là động vật nguyên sinh tam bội và động vật miệng thứ sinh - thuộc về một nhóm đơn ngành lớn được gọi là động vật song phương. Ôn lại Hình 31 .1# HOẠT ĐỘNG 31.2 â€¢ Bọt biển là động vật đơn giản, thiếu các lớp tế bào biệt hóa và các cơ quan thực sự. Chúng có bộ xương được tạo thành từ các gai silic hoặc đá vôi. Chúng tạo ra dòng nước và bắt giữ thức ăn bằng các tế bào ăn được gắn cờ gọi là tế bào choanocytes. Ôn lại Hình 31.2 â€¢ Ctenophores có tính đối xứng hoàn toàn và có hai lớp tế bào được ngăn cách bởi một chất nền ngoại bào trơ gọi là mesoglea. Ôn lại Hình 31.16 â€¢ Placozoan không đối xứng khi trưởng thành. Chúng chỉ có một số loại tế bào và thiếu các cơ quan thực sự, mặc dù tính đơn giản của chúng có thể bắt nguồn từ thứ yếu. “Vòng đời của hầu hết các loài cnidarians có hai giai đoạn riêng biệt: giai đoạn polyp không cuống và giai đoạn medusa di động để sinh sản hữu tính. Trứng được thụ tinh phát triển thành ấu trùng planula bơi tự do, lắng xuống đáy và phát triển thành polyp. Xem lại Hình 31.18, 31.22# HƯỚNG DẪN Animated 31.1 0SJJ0 Vào phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is3122# HƯỚNG DẪN Animated 31.1 0SJJ0 Vào phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is3122# HƯỚNG DẪN Animated 31.1 0SJJ0 Vào phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is31

650 CHƯƠNG 31 Nguồn gốc động vật và sự tiến hóa của các kế hoạch cơ thể CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ 1. Một động vật đối xứng hai bên có thể được chia thành hai nửa ảnh phản chiếu bởi a. bất kỳ mặt phẳng nào đi qua đường giữa của thân nó b. bất kỳ mặt phẳng nào từ đầu đến cuối của nó. c. bất kỳ mặt phẳng nào từ mặt lưng đến bề mặt bụng của nó. d. một mặt phẳng duy nhất đi qua đường giữa của cơ thể từ trước đến cuối sau. đ. một mặt phẳng duy nhất chia nó thành hai nửa lưng và nửa bụng. 2. Ở tổ tiên chung của các loài eumetazoan, kiểu phân chia sớm là a. xoắn ốc. b. xuyên tâm. c. lưỡng tính. d. mang tính quyết định. đ. bừa bãi. 3. Khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng có thể hoạt động như một bộ xương thủy tĩnh vì a. chất lỏng có khả năng nén vừa phải. b. chất lỏng có khả năng nén cao. c. chất lỏng tương đối không nén được. d. chất lỏng có cùng mật độ với các mô cơ thể. đ. chất lỏng có thể được di chuyển bằng hoạt động của đường mi. 4. Nhiều loại ký sinh trùng tiến hóa vòng đời phức tạp vì a. chúng quá đơn giản để phân tán dễ dàng. b. họ kém trong việc nhận ra vật chủ mới. c. họ đã bị hàng phòng ngự của chủ nhà đẩy tới đó. d. vòng đời phức tạp làm tăng khả năng truyền ký sinh trùng sang vật chủ mới. đ. tổ tiên không ký sinh của chúng có vòng đời phức tạp và chúng chỉ đơn giản là giữ lại chúng. 5. Tảo hai roi nội cộng sinh hiện diện ở nhiều loài san hô a. cung cấp cho san hô các sản phẩm quang hợp. b. cho phép san hô phát triển mạnh ở vùng nước nhiệt đới trong, nghèo dinh dưỡng. c. có thể bị mất đi khi điều kiện môi trường thay đổi. d. Tất cả những điều trên e. Không có điều nào ở trên HIỂU & amp; ÁP DỤNG 6. Phân biệt các thành viên của mỗi tập hợp thuật ngữ liên quan sau đây: đối xứng xuyên tâm /đối xứng song phương protostome/ deuterostome lưỡng bội/ triploblastic coelomate /pseudocoelomate / acoelomate 7. Trong chương này, chúng ta đã liệt kê một số đặc điểm chung của tất cả các loài động vật có đã thuyết phục hầu hết các nhà sinh vật học rằng tất cả các loài động vật đều là hậu duệ của một dòng dõi tổ tiên chung. Theo bạn, đặc điểm nào trong số những đặc điểm này cung cấp bằng chứng thuyết phục nhất cho thấy động vật là đơn ngành? 8. Tại sao sự đối xứng hai bên có liên quan chặt chẽ với quá trình đầu hóa, sự tập trung của các cơ quan cảm giác ở phần đầu trước? 9. Làm thế nào mà tốc độ trao đổi chất chậm lại có thể giúp động vật sống được trong môi trường kém năng suất? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Những khám phá rằng các giai đoạn nổi của placozoan có nhiều ở các vùng biển ấm và các giai đoạn trưởng thành định cư trên bề mặt nhẵn gợi ý cách thu thập và khảo sát những sinh vật này. Bạn có thể sử dụng quy trình lấy mẫu nào để khám phá xem liệu placozoan có xuất hiện ở một vị trí cụ thể dọc theo bờ biển hay không? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

32 Động vật Protostome CHƯƠNG 32.1 Protostome là gì? 32.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Lophotrochozoan chính? 32.3 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Ecdysozoi chính? 32.4 Tại sao động vật chân đốt lại đa dạng? Có bao nhiêu loài? Trong một nghiên cứu quan trọng, nhà côn trùng học Terry Erwin đã

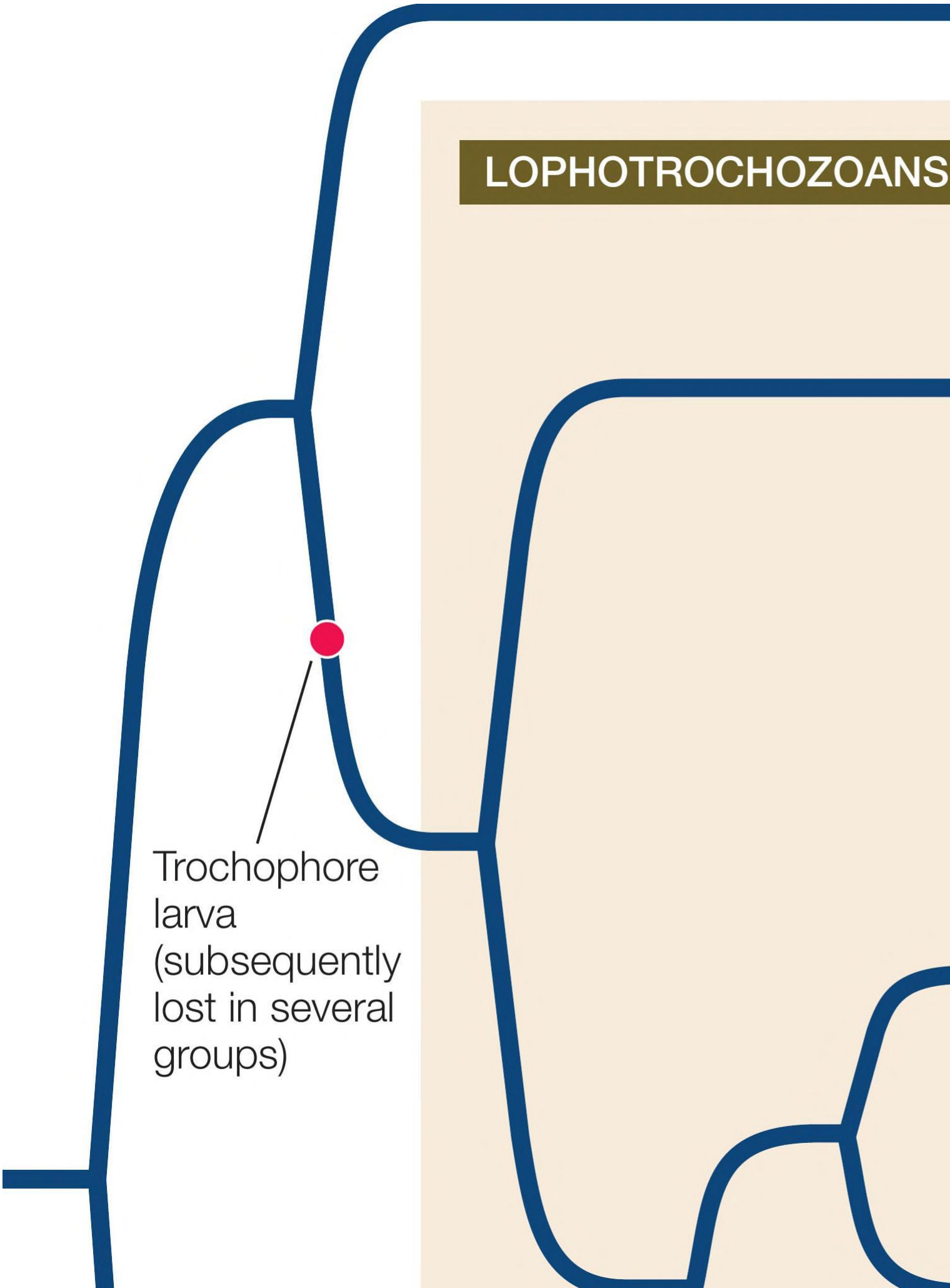
phủ sương mù lên các tán cây trong rừng nhiệt đới Panama bằng thuốc trừ sâu. Sử dụng số lượng loài đại diện trong số các loài côn trùng rơi xuống làm cơ sở, ông đã ngoại suy để ước tính tổng số loài côn trùng trên Trái đất. F 1,8 TRIỆU LOẠI ĐỘNG VẬT đã được các nhà sinh vật học phát hiện và đặt tên, phần lớn là động vật nguyên sinh. Một nhóm động vật nguyên sinh, côn trùng, chiếm hơn 1 triệu loài trong số này, hay hơn một nửa tổng số loài sinh vật sống đã biết. Mặc dù những con số này có vẻ cực kỳ lớn nhưng chúng chỉ chiếm một phần tương đối nhỏ trong tổng số đa dạng của động vật nguyên sinh được cho là tồn tại trên Trái đất. Gần đây nhất là vào những năm 1980, nhiều nhà sinh vật học cho rằng khoảng một nửa số loài côn trùng hiện có đã được mô tả, nhưng ngày nay họ nghĩ rằng số lượng loài côn trùng được mô tả có thể chỉ là một phần nhỏ hơn nhiều trong tổng số loài còn sống. Tại sao họ lại thay đổi ý định? Một nghiên cứu thực địa đơn giản nhưng quan trọng cho thấy số lượng các loài côn trùng hiện có đã bị đánh giá thấp đáng kể. Biết rằng côn trùng của rừng mưa nhiệt đới - môi trường sống giàu loài nhất trên Trái đất - vẫn chưa được biết đến nhiều, nhà côn trùng học Terry Erwin đã tạo ra một mẫu toàn diện về một nhóm côn trùng, bọ cánh cứng, trên tán của một loài động vật nhiệt đới. cây rừng Luehea seemannii ở Panama. Erwin phun thuốc trừ sâu lên tán của 19 cây L. seemannii lớn và thu gom côn trùng rơi từ trên cây vào lưới thu gom. Ông đã thu thập được khoảng 1.200 loài bọ cánh cứng - nhiều loài trong số đó trước đây chưa được mô tả - từ loài cây này. Sau đó Erwin sử dụng một loạt giả định để ước tính tổng số loài côn trùng trong rừng mưa nhiệt đới. Các giả định của ông bao gồm ước tính số lượng loài cây trong những khu rừng này; tỷ lệ bọ cánh cứng chuyên ăn một loài cây ký chủ cụ thể; tỷ lệ tương đối của bọ cánh cứng với các nhóm côn trùng khác; và tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên cây so với những con bọ sống trong đám lá trên mặt đất. Từ nghiên cứu này và các nghiên cứu tương tự, Erwin ước tính rằng có thể có từ 30 triệu loài côn trùng trở lên trên Trái đất. Mặc dù các thử nghiệm gần đây về các giả định của Erwin cho thấy con số 30 triệu là con số quá cao, nhưng rõ ràng là phần lớn các loài côn trùng vẫn chưa được khám phá. Nghiên cứu tiên phong của Erwin nhấn mạnh thực tế là chúng ta đang sống trên một hành tinh ít được biết đến, hầu hết các loài vẫn chưa được đặt tên và mô tả. Phần lớn sự đa dạng chưa được khám phá đó xảy ra giữa một số nhóm động vật nguyên sinh. Nhóm động vật nguyên sinh nào được cho là chứa nhiều loài chưa được khám phá nhất? Xem câu trả lời ở trang 675.



652 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh 32.1 Protostome là gì? Bạn có thể nhớ lại rằng phôi của động vật lưỡng bội (ctenophores, placozoan và cnidarians, mà chúng ta đã thảo luận ở Chương 31) có hai lớp tế bào: lớp ngoại bì bên ngoài và lớp nội bì bên trong (xem Phần 31.1). Một thời gian sau khi xuất hiện động vật lưỡng bội, lớp tế bào phôi thứ ba đã tiến hóa: trung bì, nằm giữa ngoại bì và nội bì. Trung bì được tìm thấy trong hai nhánh động vật tam bội chính là động vật nguyên sinh và động vật miệng thứ hai. Nếu chúng ta đánh giá chỉ dựa trên cơ sở số lượng, cả loài và cá thể, thì cho đến nay, động vật nguyên sinh sẽ nổi lên là nhóm thành công hơn nhiều. Như đã lưu ý trong Phần 31.1, tên "protostome" có nghĩa là "miệng trước." Ở động vật nguyên sinh, phôi bào phôi trở thành miệng khi động vật phát triển. Ngược lại, ở động vật miệng thứ hai ("miệng thứ hai"), lỗ phôi trở thành lỗ hậu môn của ruột. Các động vật nguyên sinh cực kỳ đa dạng, nhưng chúng đều là những động vật đối xứng hai bên, cơ thể chúng biểu hiện hai đặc điểm chính: “Não trước bao quanh lối vào đường tiêu hóa”. Hệ thần kinh bụng bao gồm các dây thần kinh dọc ghép đôi hoặc hợp nhất Các khía cạnh khác của tổ chức cơ thể nguyên sinh rất khác nhau giữa các nhóm (Bảng 32.1). Trước khi có trình tự gen để phân tích phát sinh gen, các nhà sinh học coi cấu trúc của khoang cơ thể là một đặc điểm quan trọng trong phân loại động vật. Nhưng kết quả phân tích di truyền đã chỉ ra rằng các dạng khoang cơ thể đã trải qua sự hội tụ đáng kể trong quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh. Mặc dù tổ tiên chung của các động vật nguyên sinh có một khoang bụng, những sửa đổi tiếp theo của khoang miệng đã phân biệt nhiều dòng dõi động vật nguyên sinh. Ở một số dòng dõi (chẳng hạn như giun dẹp và entoprocts), khoang bụng đã bị mất (nghĩa là các nhóm này quay trở lại trạng thái acoelomate). Một số dòng được đặc trưng bởi một pseudocoel, một khoang cơ thể được lót bằng trung bì trong đó các cơ quan nội tạng lơ lửng (xem Hình 31. 5B). Ở hai trong số các nhánh động vật nguyên sinh nổi bật nhất, khoang bụng đã bị biến đổi nhiều: “Động vật chân đốt đã mất đi tình trạng tổ tiên của khoang bụng trong quá trình tiến hóa. Khoang bên trong cơ thể của họ đã trở thành hemocoel, hay còn gọi là "buồng máu". trong đó chất lỏng từ hệ tuần hoàn hở thấm vào các cơ quan nội tạng trước khi quay trở lại mạch máu. “Hầu hết các động vật thân mềm đều có hệ tuần hoàn mở với một số thuộc tính của thể máu, nhưng chúng vẫn giữ lại dấu tích của một thể nang kín xung quanh các cơ quan chính của chúng. Các động vật nguyên sinh có thể được chia thành hai nhánh chính – lophotrochozoans và ecdysozoans – phần lớn dựa trên cơ sở phân tích trình tự DNA (Hình 32.1). Đi tới Hoạt động 32.1 Các tính năng của Protostomes Lifel 0e.com/ac32. 1 BẢNG32.1 Đặc điểm giải phẫu của một số nhóm động vật nguyên sinh chính Nhóm Khoang cơ thể Đường tiêu hóa Hệ thống tuần hoàn Giun mũi tên Coelom Hoàn thành Không có LOPHOTROCHOZOANS Bryozoans Coelom Hoàn thành Không có Entoprocts Không Hoàn thành Không Giun dẹp Không có Ruột mù Không có Luân trùng Pseudocoel Hoàn thành Không có Gastrotrichs Pseudocoel Hoàn thành Không có Giun ruy băng Coelom Hoàn thành Brachiopod đóng Coelom Complete trong hầu hết các loài Open Phoronids Coelom Complete Đóng Annelids Coelom Complete Đóng hoặc mở Động vật thân mềm Đóng hoặc mở coelom Giảm Hoàn toàn Mở ngoại trừ ở động vật chân đầu ECDYSOZOANS Tuyến trùng Pseudocoel Hoàn chỉnh Không có Giun lông ngựa Pseudocoel Giảm đáng kể Không có Động vật chân đốt Hemocoel Hoàn chỉnh Các lophophores và trochophores mang Cilia mở tiến hóa giữa các loài lophotrochozoans Lophotrochozoans lấy tên của chúng từ hai đặc điểm có lông khác nhau: cấu trúc kiếm ăn được gọi là lophophore và dạng ấu trùng sống tự do được gọi là trochophore. Tuy nhiên, cả lophophore và trochophore đều không phổ biến đối với tất cả các loài lophotrochozoan. Một số nhóm lophotrochozoan có quan hệ họ hàng xa (bao gồm bryozoans, entoprocts, brachiepads và phoronids) có một lophophore, một vòng tròn hoặc hình chữ U gồm các xúc tu rỗng, có lông quanh miệng (Hình 32.2). Cơ quan phức tạp này được sử dụng cho cả việc thu thập thức ăn và trao đổi khí. Các nhà sinh vật học từng nhóm các đơn vị phân loại có lophophorate lại với nhau thành "lophophorates". nhưng giờ đây rõ ràng họ không phải là họ hàng thân thiết nhất của nhau. Lophophore dường như đã tiến hóa độc lập ít nhất hai lần, nếu không thì nó là đặc điểm tổ tiên của lophotrochozoans và đã bị thất lạc trong nhiều nhóm. Gần như tất cả các loài động vật có lophophore đều không có cuống khi trưởng thành. Chúng sử dụng các xúc tu và lông mao của lophophore để bắt những sinh vật nhỏ nổi trên mặt nước. Các loài lophotrochozo không cuống khác có các xúc tu kém phát triển hơn nhưng chúng sử dụng cho cùng mục đích. SGo to Media Clip 32.1 Cho ăn bằng Lophophore Lifel 0e.com/mc32. 1một vòng tròn hoặc hình chữ U gồm các xúc tu rỗng, có lông quanh miệng (Hình 32.2). Cơ quan phức tạp này được sử dụng cho cả việc thu thập thức ăn và trao đổi khí. Các nhà sinh vật học từng nhóm các đơn vị phân loại có lophophorate lại với nhau thành "lophophorates". nhưng giờ đây rõ ràng họ

không phải là họ hàng thân thiết nhất của nhau. Lophophore dường như đã tiến hóa độc lập ít nhất hai lần, nếu không thì nó là đặc điểm tổ tiên của lophotrochozoans và đã bị thất lạc trong nhiều nhóm. Gần như tất cả các loài động vật có lophophore đều không có cuống khi trưởng thành. Chúng sử dụng các xúc tu và lông mao của lophophore để bắt những sinh vật nhỏ nổi trên mặt nước. Các loài lophotrochozo không cuống khác có các xúc tu kém phát triển hơn nhưng chúng sử dụng cho cùng mục đích. SGo to Media Clip 32.1 Cho ăn bằng Lophophore Lifel 0e.com/mc32. 1một vòng tròn hoặc hình chữ U gồm các xúc tu rỗng, có lông quanh miệng (Hình 32.2). Cơ quan phức tạp này được sử dụng cho cả việc thu thập thức ăn và trao đổi khí. Các nhà sinh vật học từng nhóm các đơn vị phân loại có lophophorate lại với nhau thành "lophophorates". nhưng giờ đây rõ ràng họ không phải là họ hàng thân thiết nhất của nhau. Lophophore dường như đã tiến hóa độc lập ít nhất hai lần, nếu không thì nó là đặc điểm tổ tiên của lophotrochozoans và đã bị thất lạc trong nhiều nhóm. Gần như tất cả các loài động vật có lophophore đều không có cuống khi trưởng thành. Chúng sử dụng các xúc tu và lông mao của lophophore để bắt những sinh vật nhỏ nổi trên mặt nước. Các loài lophotrochozo không cuống khác có các xúc tu kém phát triển hơn nhưng chúng sử dụng cho cùng mục đích. SGo to Media Clip 32.1 Cho ăn bằng Lophophore Lifel 0e.com/mc32. 1

32.1 Protostome là gì? 653 Tổ tiên chung Các phần phụ theo cặp Các phần phụ nối 1 Các động vật chân đốt 32.1 Cây phát sinh loài của Protostomes Hai dòng chính, lophotrochozoans và ecdysozoans, thống trị cây protostomes. Một số nhóm nhỏ không có trong cây này. Các mối quan hệ phát sinh gen được trình bày ở đây chủ yếu được hỗ trợ bởi dữ liệu trình tự bộ gen. Mặc dù các nghiên cứu về gen đang đóng góp rất lớn vào kiến thức của chúng ta về phát sinh loài động vật, nhưng hầu hết các loài động vật nguyên sinh vẫn chưa được nghiên cứu chi tiết. Đi tới Hoạt động 32.2 Phân loại nguyên mẫu Lifel 0e.com/ac32. 2 Một số loài lophotrochozoan, đặc biệt ở dạng ấu trùng, sử dụng lông mao để vận động. Dạng ấu trùng được gọi là trochophore di chuyển bằng cách đập vào một dải lông mao (xem Hình 31. 10 A). Sự chuyển động này của lông mao cũng đưa sinh vật phù du đến gần ấu trùng hơn, nơi nó có thể bắt và ăn chúng (do đó lông mao của nó có chức năng tương tự như lông mao của lophophore). Ấu trùng trochophore được tìm thấy trong số nhiều nhóm lophotrochozoans chính, bao gồm động vật thân mềm, giun đốt, giun ruy băng, entoprocts và bryozoans. Dạng ấu trùng này có lẽ đã hiện diện trong tổ tiên chung của lophotrochozoans nhưng sau đó đã bị mất ở một số dòng dõi. Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 31, một số loài lophotrochozoan (bao gồm giun dẹp, giun ruy băng, giun đốt và động vật thân mềm) biểu hiện một dạng phân cắt trong giai đoạn phát triển ban đầu được gọi là phân cắt xoắn ốc. Một số nhà sinh vật học nhóm các đơn vị phân loại này lại với nhau thành "động vật xoắn ốc" mặc dù các phân tích phát sinh chủng loại của trình tự gen không hỗ trợ cho mô hình đơn ngành xoắn ốc. Tuy nhiên, sự phân tách xoắn ốc có thể đã hiện diện ở tổ tiên lophotrochozoan và sau đó bị mất đi ở một số dòng dõi con cháu. Nhiều dòng lophotrochozoan có dạng cơ thể giống giun, nghĩa là chúng đối xứng hai bên, không có chân, thân mềm và dài hơn chúng ít nhất vài lần.


LOPHOTROCHOZOANS
Trochophore larva (subsequently lost in several groups)

654 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh A \ Bryozoans có thể dao động, xoay và rút các xúc tu lophophore của chúng. Plumatella repens \oO[m 32.2 Bryozoans Sử dụng Lophophore để kiếm ăn Các lophophore mở rộng chiếm ưu thế trong giải phẫu của các bryozoans thuộc địa. Loài này sống ở nước ngọt, mặc dù hầu hết các loài bryozoan đều sống ở biển. rộng. Hình dạng cơ thể giống giun cho phép động vật đào hang hiệu quả qua trầm tích biển hoặc đất. Tuy nhiên, như chúng ta sẽ thấy ở Phần 32.2, động vật thân mềm – loài lophotrochozoans quen thuộc nhất với nhiều người – có cấu trúc cơ thể rất khác. Ecdysozoans phải bong lớp biểu bì của chúng Ecdysozoans có lớp phủ bên ngoài, hoặc lớp biểu bì, được tiết ra bởi lớp biểu bì bên dưới (lớp tế bào ngoài cùng). Lớp biểu bì cung cấp cho những động vật này sự bảo vệ và hỗ trợ. Tuy nhiên, một khi đã hình thành, lớp biểu bì không thể phát triển. Vậy thì làm thế nào mà sinh vật ecdysozoan có thể tăng kích thước? Chúng làm như vậy bằng cách lột bỏ hoặc lột xác lớp biểu bì và thay thế nó bằng lớp biểu bì mới lớn hơn. Quá trình lột xác này đã đặt tên cho nhánh này (ecdysis trong tiếng Hy Lạp, “thoát ra khỏi”). 0^0 Đi tới Media Clip 32.2 Lột xác lớp biểu bì 0e.com/mc32.2 32.3 Lột xác: Quá khứ và Hiện tại (A) Hóa thạch 500 triệu năm tuổi này từ kỷ Cambri, một cá thể của loài động vật chân đốt đã tuyệt chủng từ lâu được ghi lại trong quá trình lột xác, cho thấy quá trình lột xác là một đặc điểm tiến hóa cổ xưa. (B) Con bọ cạp roi không đuôi này vừa mới xuất hiện từ bộ xương ngoài bị bỏ đi. Nó sẽ rất dễ bị tổn thương cho đến khi lớp biểu bì mới cứng lại. Một hóa thạch động vật chân đốt kỷ Cambri được bảo tồn trong quá trình lột xác cho thấy quá trình lột xác đã tiến hóa cách đây hơn 500 triệu năm (Hình 32. 3A). Một loạt bằng chứng phân tử và di truyền ngày càng phong phú, bao gồm một bộ gen Hox được chia sẻ bởi tất cả các sinh vật sinh vật, cho thấy chúng có một tổ tiên chung duy nhất. Do đó, sự lột xác của lớp biểu bì là một đặc điểm có thể chỉ tiến hóa một lần trong quá trình tiến hóa của động vật. Trước khi Ecdysozoan lột xác, một lớp biểu bì mới đã hình thành bên dưới lớp biểu bì cũ. Khi lớp biểu bì cũ bong ra, lớp biểu bì mới sẽ nở ra và cứng lại. Tuy nhiên, cho đến khi nó cứng lại. con vật dễ bị kẻ thù tấn công, cả vì bề mặt bên ngoài của nó dễ xâm nhập và vì một cá thể có lớp biểu bì mềm chỉ có thể di chuyển chậm hoặc hoàn toàn không di chuyển (Hình 32.3 B). Ở nhiều loài sinh vật ngoài cơ thể có cơ thể giống giun, lớp biểu bì tương đối mỏng và linh hoạt; nó mang lại cho động vật một số sự bảo vệ nhưng chỉ cung cấp sự hỗ trợ cơ thể khiêm tốn. Lớp biểu bì mỏng cho phép trao đổi khí, khoáng chất và nước trên bề mặt cơ thể, nhưng nó hạn chế động vật ở môi trường sống ẩm ướt. Nhiều loài sinh vật ngoài da có lớp biểu bì mỏng sống trong trầm tích biển, từ đó chúng lấy thức ăn bằng cách ăn trầm tích và chiết xuất.

(A)



(B) *Heterophrynus batesii*



32.4 Bộ xương chân khớp cứng và có khớp. Mặt cắt ngang này qua một đoạn ngực của động vật chân đốt nói chung minh họa sơ đồ cơ thể của động vật chân đốt, được đặc trưng bởi bộ xương ngoài cứng với các phần phụ có khớp. chất hữu cơ từ chúng hoặc bằng cách bắt những con mồi lớn hơn bằng cách sử dụng hầu họng có răng (một cơ quan cơ ở đầu trước của đường tiêu hóa). Một số loài nước ngọt hấp thụ chất dinh dưỡng trực tiếp qua lớp biểu bì mỏng của chúng, cũng như các loài ký sinh sống trong vật chủ của chúng (endoparaites). Nhiều sinh vật sinh vật giống giun là loài săn mồi, ăn sinh vật nguyên sinh và động vật nhỏ. Lớp biểu bì của các động vật sinh vật khác, chủ yếu là động vật chân đốt, có chức năng như bộ xương bên ngoài hoặc bộ xương ngoài. Những bộ xương ngoài này được làm dày lên bởi các lớp protein và một loại polysaccharide bền, không thấm nước gọi là chitin. Một động vật có bộ xương ngoài cứng được gia cố bằng chitin không thể di chuyển theo kiểu giun cũng như không thể sử dụng lông mao để vận động. Bộ xương ngoài cứng cũng cản trở việc truyền oxy và chất dinh dưỡng vào động vật, gây ra những thách thức mới trong các lĩnh vực khác ngoài sự tăng trưởng. Do đó, các cơ chế vận động và trao đổi khí mới đã phát triển ở những sinh vật ngoài cơ thể có bộ xương ngoài cứng. Để di chuyển nhanh chóng, một con vật có bộ xương ngoài cứng nhắc phải có phần mở rộng cơ thể để có thể điều khiển được bằng cơ. Những phần phụ như vậy đã tiến hóa vào cuối thời kỳ Tiền Cambri, dẫn đến nhánh động vật chân đốt ("chân có khớp"). Các phần phụ của động vật chân đốt tồn tại ở nhiều dạng khác nhau. Chúng phục vụ nhiều chức năng, bao gồm đi bộ và bơi lội, trao đổi khí, thu thập và thao tác thức ăn, giao hợp và nhận thức giác quan. Động vật chân đốt nắm bắt thức ăn bằng miệng và các phần phụ liên quan và tiêu hóa bên trong. Cơ bắp của chúng được gắn vào bên trong bộ xương ngoài. Mỗi đốt có các cơ vận hành đốt đó và các phần phụ gắn liền với nó (Hình 32.4). Bộ xương ngoài của động vật chân đốt đã có ảnh hưởng sâu sắc đến sự tiến hóa của những loài động vật này. Lớp bọc bên trong lớp vỏ cứng giúp hỗ trợ việc đi lại trên đất khô và khả năng chống thấm do chitin cung cấp giúp động vật không bị mất nước trong không khí khô. Vì vậy, nói tóm lại, động vật chân đốt dưới nước là những ứng cử viên xuất sắc để xâm chiếm môi trường trên cạn. Như chúng ta sẽ thấy, họ đã làm như vậy nhiều lần. Giun mũi tên vẫn giữ lại một số đặc điểm phát triển của tổ tiên. Gần như tất cả các nhóm động vật tam bội đều có thể dễ dàng được phân loại thành động vật nguyên sinh hoặc động vật miệng thứ sinh, nhưng mối quan hệ tiến hóa của một nhóm nhỏ, giun mũi tên, đã được tranh luận trong nhiều năm. Mặc dù sự phát triển ban đầu của sâu mũi tên có vẻ giống với sự phát triển của động vật miệng thứ sinh, nhưng hiện tại nó là 32.1 Protostome là gì? 655 biết rằng giun mũi tên chỉ giữ lại những đặc điểm phát triển vốn là tổ tiên của động vật tam bội nói chung. Các nghiên cứu gần đây về trình tự gen xác định rõ ràng giun mũi tên là động vật nguyên sinh. Vẫn còn một số câu hỏi liệu chúng có phải là họ hàng gần nhất của lophotrochozoan hay không (như trong Hình 32.1) hoặc có thể là nhóm chị em của tất cả các động vật nguyên sinh khác. Thân giun mũi tên được chia làm 3 ngăn: đầu, thân và đuôi (Hình 32.5). Cơ thể trong suốt hoặc mờ. Hầu hết giun mũi tên bơi ở biển khơi. Một số loài sống dưới đáy biển. Sự phong phú của chúng dưới dạng hóa thạch cho thấy chúng phổ biến hơn 500 triệu năm trước. Khoảng 180 loài giun mũi tên còn sống có kích thước đủ nhỏ - dài từ 3 mm đến 12 cm - để đáp ứng các yêu cầu trao đổi khí và bài tiết chất thải của chúng bằng cách khuếch tán qua bề mặt cơ thể. Họ thiếu hệ thống tuần hoàn; Chất thải và chất dinh dưỡng được di chuyển khắp cơ thể trong dịch thể, được đẩy đi bởi các lông mao chạy dọc theo thể nang. Giun mũi tên là loài lưỡng tính; nghĩa là mỗi cá thể tạo ra cả giao tử đực và cái. Trứng được thụ tinh bên trong sau quá trình tán tỉnh phức tạp giữa hai cá thể. Những con trưởng thành thu nhỏ nở trực tiếp từ trứng; những động vật này không có giai đoạn ấu trùng riêng biệt. Giun mũi tên được ổn định trong nước nhờ một hoặc hai cặp vây bên và vây đuôi. Chúng là kẻ săn mồi chính của các sinh vật phù du ngoài đại dương, có kích thước từ 32,5. Giun mũi tên Giun mũi tên có tổ chức cơ thể gồm ba phần. Vây và gai bám của chúng là sự thích nghi với lối sống săn mồi. Các cá thể là loài lưỡng tính, sản xuất cả trứng trong buồng trứng và tinh trùng trong tinh hoàn.

656 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh là động vật nguyên sinh nhỏ đến cá con lớn bằng mũi tên tự sâu. Giun mũi tên thường nằm bất động trong nước cho đến khi chuyển động của nước báo hiệu sự tiếp cận của con mồi. Sau đó, sâu mũi tên lao về phía trước và sử dụng những chiếc gai cứng gần miệng để tóm lấy con mồi. TÓM TẮT 32.1 Các đặc điểm chung có nguồn gốc của động vật nguyên sinh bao gồm lỗ phôi phát triển thành miệng, não trước và hệ thần kinh bụng. Một số nhóm lophotrochozoan được đặc trưng bởi cấu trúc ăn lọc được gọi là lophophore hoặc bởi ấu trùng mang lông mao được gọi là trochophores. Ecdysozoans, có lớp

vỏ bọc trên cơ thể được gọi là lớp biểu bì, phải lột xác định kỳ để phát triển. • Lớp phủ cơ thể của động vật ảnh hưởng như thế nào đến cách nó trao đổi khí, thức ăn và di chuyển? Xem trang 654-655 – Những đặc điểm nào khiến động vật chân đốt thích nghi tốt với môi trường sống trên cạn? Xem trang. 655 Trong phần tiếp theo, chúng tôi tiếp tục khảo sát về động vật nguyên sinh với cái nhìn chi tiết hơn về các nhóm lophotrochozoan chính và các dạng cơ thể đa dạng được tìm thấy trong số chúng. Những đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm chính của Lophotrochozoans? Lophotrochozoans có nhiều kích cỡ và hình dạng khác nhau, từ động vật tương đối đơn giản với ruột mù (nghĩa là ruột chỉ có một lỗ) và không có hệ thống vận chuyển bên trong đến động vật có ruột hoàn chỉnh (có lối vào và lối ra riêng biệt) và một hệ thống giao thông nội bộ phức tạp. Chúng bao gồm một số nhóm giàu loài, chẳng hạn như giun dẹp, giun đốt và động vật thân mềm. Một số nhóm này có cơ thể giống giun, nhưng lophotrochozoans có nhiều hình thái khác nhau, bao gồm một số nhóm có vỏ bên ngoài. Một số nhóm lophotrochozoan chỉ mới được các nhà sinh vật học phát hiện gần đây. Hầu hết bryozoans và entoprocts sống thành đàn Hầu hết trong số 5.500 loài bryozoans ("động vật có rêu") và 170 loài entoprocts (có nghĩa là "hậu môn bên trong") là động vật thuộc địa sống trong một "ngôi nhà" được làm bằng chất do thành ngoài của cơ thể tiết ra. Các loài thuộc địa không có cuống, nhưng một số loài sống đơn độc có thể di chuyển chậm trong môi trường của chúng. Hầu hết tất cả các loài bryozoan và entoprocts đều sống ở biển, mặc dù một số loài xuất hiện ở nước ngọt hoặc nước lợ. Một khuẩn lạc bryozoan bao gồm nhiều cá thể nhỏ (1-2 mm) được nối với nhau bằng các sợi mô mà chất dinh dưỡng có thể được di chuyển dọc theo đó (xem Hình 31.12). Các đàn Bryozoan có thể phát triển để chứa hơn 2 triệu cá thể, tất cả đều bắt nguồn từ sự sinh sản vô tính của người sáng lập thuộc địa. Đá ở các vùng ven biển ở nhiều nơi trên thế giới được bao phủ bởi sự phát triển um tùm của loài bryozoan. Một số loài bryozoan tạo ra các rạn san hô thu nhỏ ở vùng nước nông. Ở một số loài, các thành viên thuộc đàn riêng biệt có chuyên môn khác nhau để kiếm ăn, sinh sản, phòng thủ hoặc hỗ trợ. Các cá thể bryozoans trong đàn có thể dao động lophophore của chúng để tăng cường tiếp xúc với con mồi.Họ cũng có thể rút nó vào "ngôi nhà" của mình; (xem Hình 32.2). Bryozoans có thể sinh sản hữu tính bằng cách phóng tinh trùng vào nước, tinh trùng sẽ mang tinh trùng đến các cá thể khác. Trứng được thụ tinh bên trong; phôi đang phát triển được ấp trước khi chúng thoát ra ngoài dưới dạng ấu trùng để tìm kiếm vị trí thích hợp để gắn vào chất nền. Entoprocts cũng có thể sinh sản cả hữu tính và vô tính. Một số loài entoprocts thả trứng không được thụ tinh vào nước để thụ tinh, trong khi các loài khác ấp con non đang phát triển của chúng như bryozoans. Bryozoans và entoprocts khác nhau ở vị trí của hậu môn. Ở động vật bryozoan, hậu môn nằm bên ngoài vòng xúc tu tạo nên lophophore, trong khi hậu môn của entoprocts nằm ở trung tâm của vòng này. Các tế bào sinh dưỡng của hai nhóm cũng có chức năng khác nhau: các hạt thức ăn được vận chuyển từ đầu đến gốc của các xúc tu ở động vật bryozoan, nhưng từ gốc đến đầu các xúc tu ở entoprocts. Entoprocts thiếu một khoang, trong khi bryozoans có một khoang gồm ba phần. Giun dẹp, luân trùng và dạ dày là những họ hàng đa dạng về cấu trúc Giun dẹp, luân trùng, dạ dày và họ hàng gần của chúng là một nhóm sinh vật đa dạng về cấu trúc mà mối quan hệ với nhau chỉ mới được đưa ra giả thuyết gần đây. Nếu các nghiên cứu về gen gần đây được chứng minh là đúng thì nhóm lophotrochozoan đơn ngành này bao gồm cả phân nhóm acoelomate (ví dụ, giun dẹp) và phân nhóm pseudocoelomate (ví dụ, luân trùng và gastrotrichs), đồng thời là họ hàng gần nhất của nhóm này - bryozoans và entoprocts. ” lần lượt là coelomate và acoelomate. Do đó, nhóm này cung cấp một ví dụ về sự hội tụ tiến hóa ở dạng khoang cơ thể mà chúng tôi đã mô tả trong Phần 32.1. Giun dẹp Giun dẹp thiếu các cơ quan chuyên biệt để vận chuyển oxy đến các mô bên trong. Trong trường hợp không có hệ thống vận chuyển khí, mỗi tế bào phải ở gần bề mặt cơ thể, một yêu cầu được đáp ứng bởi dạng cơ thể dẹt theo hướng lưng bụng, điều này khiến những loài động vật này có tên chung. Đường tiêu hóa của giun dẹp bao gồm một miệng mở vào ruột mù. Ruột thường phân nhánh cao, tạo thành các mô hình phức tạp làm tăng diện tích bề mặt có sẵn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Một số loài giun dẹp nhỏ sống tự do bị nhiễm cehalized, vớitrong khi hậu môn của entoprocts lại nằm ở trung tâm của vòng này. Các tế bào sinh dưỡng của hai nhóm cũng có chức năng khác nhau: các hạt thức ăn được vận chuyển từ đầu đến gốc của các xúc tu ở động vật bryozoan, nhưng từ gốc đến đầu các xúc tu ở entoprocts. Entoprocts thiếu một khoang, trong khi bryozoans có một khoang gồm ba phần. Giun dẹp, luân trùng và dạ dày là những họ hàng đa dạng về cấu trúc Giun dẹp, luân trùng, dạ dày và họ hàng gần của chúng là một nhóm sinh vật đa dạng về cấu trúc mà mối quan hệ với nhau chỉ mới được đưa ra giả thuyết gần đây. Nếu các nghiên cứu về gen gần đây được chứng minh là đúng thì nhóm lophotrochozoan đơn ngành này bao gồm cả phân nhóm

acoelomate (ví dụ, giun dẹp) và phân nhóm pseudocoelomate (ví dụ, luân trùng và gastrotrichs), đồng thời là họ hàng gần nhất của nhóm này - bryozoans và entoprocts. ” lần lượt là coelomate và acoelomate. Do đó, nhóm này cung cấp một ví dụ về sự hội tụ tiến hóa ở dạng khoang cơ thể mà chúng tôi đã mô tả trong Phần 32.1. Giun dẹp Giun dẹp thiếu các cơ quan chuyên biệt để vận chuyển oxy đến các mô bên trong. Trong trường hợp không có hệ thống vận chuyển khí, mỗi tế bào phải ở gần bề mặt cơ thể, một yêu cầu được đáp ứng bởi dạng cơ thể dẹt theo hướng lưng bụng, điều này khiến những loài động vật này có tên chung. Đường tiêu hóa của giun dẹp bao gồm một miệng mở vào ruột mù. Ruột thường phân nhánh cao, tạo thành các mô hình phức tạp làm tăng diện tích bề mặt có sẵn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Một số loài giun dẹp nhỏ sống tự do bị nhiễm cehalized, vớitrong khi hậu môn của entoprocts lại nằm ở trung tâm của vòng này. Các tế bào sinh dưỡng của hai nhóm cũng có chức năng khác nhau: các hạt thức ăn được vận chuyển từ đầu đến gốc của các xúc tu ở động vật bryozoan, nhưng từ gốc đến đầu các xúc tu ở entoprocts. Entoprocts thiếu một khoang, trong khi bryozoans có một khoang gồm ba phần. Giun dẹp, luân trùng và dạ dày là những họ hàng đa dạng về cấu trúc Giun dẹp, luân trùng, dạ dày và họ hàng gần của chúng là một nhóm sinh vật đa dạng về cấu trúc mà mối quan hệ với nhau chỉ mới được đưa ra giả thuyết gần đây. Nếu các nghiên cứu về gen gần đây được chứng minh là đúng thì nhóm lophotrochozoan đơn ngành này bao gồm cả phân nhóm acoelomate (ví dụ, giun dẹp) và phân nhóm pseudocoelomate (ví dụ, luân trùng và gastrotrichs), đồng thời là họ hàng gần nhất của nhóm này - bryozoans và entoprocts. ” lần lượt là coelomate và acoelomate. Do đó, nhóm này cung cấp một ví dụ về sự hội tụ tiến hóa ở dạng khoang cơ thể mà chúng tôi đã mô tả trong Phần 32.1. Giun dẹp Giun dẹp thiếu các cơ quan chuyên biệt để vận chuyển oxy đến các mô bên trong. Trong trường hợp không có hệ thống vận chuyển khí, mỗi tế bào phải ở gần bề mặt cơ thể, một yêu cầu được đáp ứng bởi dạng cơ thể dẹt theo hướng lưng bụng, điều này khiến những loài động vật này có tên chung. Đường tiêu hóa của giun dẹp bao gồm một miệng mở vào ruột mù. Ruột thường phân nhánh cao, tạo thành các mô hình phức tạp làm tăng diện tích bề mặt có sẵn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Một số loài giun dẹp nhỏ sống tự do bị nhiễm cehalized, vớiRuột thường phân nhánh cao, tạo thành các mô hình phức tạp làm tăng diện tích bề mặt có sẵn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Một số loài giun dẹp nhỏ sống tự do bị nhiễm cehalized, vớiRuột thường phân nhánh cao, tạo thành các mô hình phức tạp làm tăng diện tích bề mặt có sẵn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Một số loài giun dẹp nhỏ sống tự do bị nhiễm cehalized, với

32.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Lophotrochozoan chính? 657 (A) Eurylepta californiaica, một loài giun dẹp sống tự do (B) Sơ đồ về một loài giun dẹp ký sinh điển hình. Cơ thể của loài giun dẹp ký sinh này chủ yếu chứa đầy các cơ quan sinh dục. Anterior 32.6 Giun dẹp bao gồm cả ký sinh trùng và dạng sống tự do (A) Một số loài giun dẹp, chẳng hạn như loài giun dẹp biển Thái Bình Dương này, sống tự do. (B) Sán lá được mô tả ở đây sống nội ký sinh trong ruột của nhím biển và là loài điển hình của giun dẹp nội ký sinh. Bởi vì vật chủ của chúng cung cấp tất cả các chất dinh dưỡng cần thiết nên những ký sinh trùng bên trong này không cần cơ quan cho ăn hoặc tiêu hóa phức tạp và có thể dành phần lớn cơ thể của chúng cho nơi chứa tinh dịch Buồng trứng Âm đạo Cửa họng Ruột có một lỗ duy nhất hướng ra bên ngoài, đóng vai trò như cả hai miệng và hậu môn. Sinh sản sau. đầu mang cơ quan thụ cảm hóa học, hai mắt đơn giản và một bộ não nhỏ bao gồm các dây thần kinh dọc phía trước dày lên. Giun dẹp sống tự do lướt trên các bề mặt, được hỗ trợ bởi các dải lông mao rộng (Hình 32. 6A). Mặc dù nhiều loài giun dẹp sống tự do nhưng hầu hết các loài giun dẹp đều là ký sinh trùng. Trong số các loài ký sinh, hầu hết là loài nội ký sinh. Ngoài ra còn có giun dẹp ăn bên ngoài các mô động vật (sống hoặc chết) và một số ăn cỏ trên thực vật. Một quá trình chuyển đổi tiến hóa có thể xảy ra là từ ăn các sinh vật chết sang ăn trên bề mặt cơ thể của vật chủ sắp chết đến xâm chiếm và tiêu thụ các bộ phận của vật chủ khỏe mạnh. Hầu hết trong số 30.000 loài giun dẹp còn sống là sán dây và sán; thành viên của hai nhóm này là nội ký sinh, đặc biệt là động vật có xương sống (Hình 32. 6B). Bởi vì chúng hấp thụ thức ăn đã tiêu hóa từ đường tiêu hóa của vật chủ nên nhiều loài giun dẹp nội ký sinh không có đường tiêu hóa riêng. Một số gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người, chẳng hạn như bệnh sán máng, phổ biến ở một số vùng ở Châu Á, Châu Phi và Nam Mỹ. Loài gây ra căn bệnh tàn khốc này có vòng đời phức tạp, liên quan đến cả ốc nước ngọt và động vật có vú làm vật chủ. Các thành viên của một nhóm giun dẹp khác, loài monogeneans, là loài ngoại ký sinh của cá và các động vật có xương sống dưới nước khác. Turbellarians bao gồm hầu hết các loài sống tự do. Luân trùng Hầu hết các loài luân trùng đều rất nhỏ (dài 50-500 chiều) - nhỏ hơn một số sinh vật

nguyên sinh có lông - nhưng chúng có các cơ quan nội tạng chuyên biệt (Hình 32. 7A và B). Ruột hoàn chỉnh đi từ miệng trước đến hậu môn sau; khoang cơ thể là một giả hành có chức năng như một bộ xương thủy tĩnh. Luân trùng thường tự di chuyển trong nước bằng các lông mao đập nhanh hơn là bằng sự co cơ. Cơ quan đặc biệt nhất của luân trùng là một cơ quan có lông chuyển dễ thấy được gọi là vành, nằm phía trên đầu của nhiều loài. Hoạt động phối hợp của lông mao sẽ quét các hạt chất hữu cơ từ nước vào miệng động vật và xuống một cấu trúc phức tạp gọi là mastax, trong đó thức ăn được nghiền thành từng miếng nhỏ.Bằng cách co các cơ xung quanh pseudocoel, một số loài luân trùng săn mồi các sinh vật nguyên sinh và động vật nhỏ có thể nhô mastax qua miệng và tóm lấy các vật thể nhỏ bằng nó. 0350 Tới Media Clip 32.3 Vòng đời ăn luân trùng 0e.com/mc32.3 Hầu hết các loài luân trùng được biết đến đều sống ở nước ngọt. Một số loài nằm trên bề mặt rêu hoặc địa y ở trạng thái khô héo, không hoạt động cho đến khi trời mưa. Khi mưa rơi, chúng hấp thụ nước và trở nên di động, ăn những màng nước tạm thời che phủ cây trồng. Hầu hết luân trùng sống không quá một vài tuần. Cả con đực và con cái đều được tìm thấy ở một số loài luân trùng, nhưng chỉ có con cái được biết đến trong số luân trùng bdelloid (chữ b trong "bdelloid" là im lặng). Các nhà sinh vật học đã kết luận rằng luân trùng bdelloid có thể đã tồn tại hàng chục triệu năm mà không sinh sản hữu tính thường xuyên. Thiếu tái tổ hợp di truyền thường dẫn đến sự tích tụ các đột biến có hại, do đó sinh sản vô tính trong thời gian dài thường dẫn đến tuyệt chủng (xem Phần 21.4). Tuy nhiên, các nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng luân trùng bdelloid có thể tránh được vấn đề này bằng cách thu thập các đoạn gen từ môi trường của chúng trong chu trình khử nước, cho phép tái tổ hợp di truyền giữa các cá thể trong trường hợp không có trao đổi giới tính trực tiếp. Một số dòng dõi có mức độ suy giảm cao dường như có nguồn gốc từ luân trùng sống tự do. Giun đầu gai là loài ký sinh có vòng đời phức tạp, thường ký sinh trên nhiều vật chủ (Hình 32.7C). Giun hàm là những sinh vật biển nhỏ bé lướt giữa các hạt cát trong môi trường biển nông. Mặc dù giun đầu gai và giun hàm làMột số dòng dõi có mức độ suy giảm cao dường như có nguồn gốc từ luân trùng sống tự do. Giun đầu gai là loài ký sinh có vòng đời phức tạp, thường ký sinh trên nhiều vật chủ (Hình 32.7C). Giun hàm là những sinh vật biển nhỏ bé lướt giữa các hạt cát trong môi trường biển nông. Mặc dù giun đầu gai và giun hàm làMột số dòng dõi có mức độ suy giảm cao dường như có nguồn gốc từ luân trùng sống tự do. Giun đầu gai là loài ký sinh có vòng đời phức tạp, thường ký sinh trên nhiều vật chủ (Hình 32.7C). Giun hàm là những sinh vật biển nhỏ bé lướt giữa các hạt cát trong môi trường biển nông. Mặc dù giun đầu gai và giun hàm là

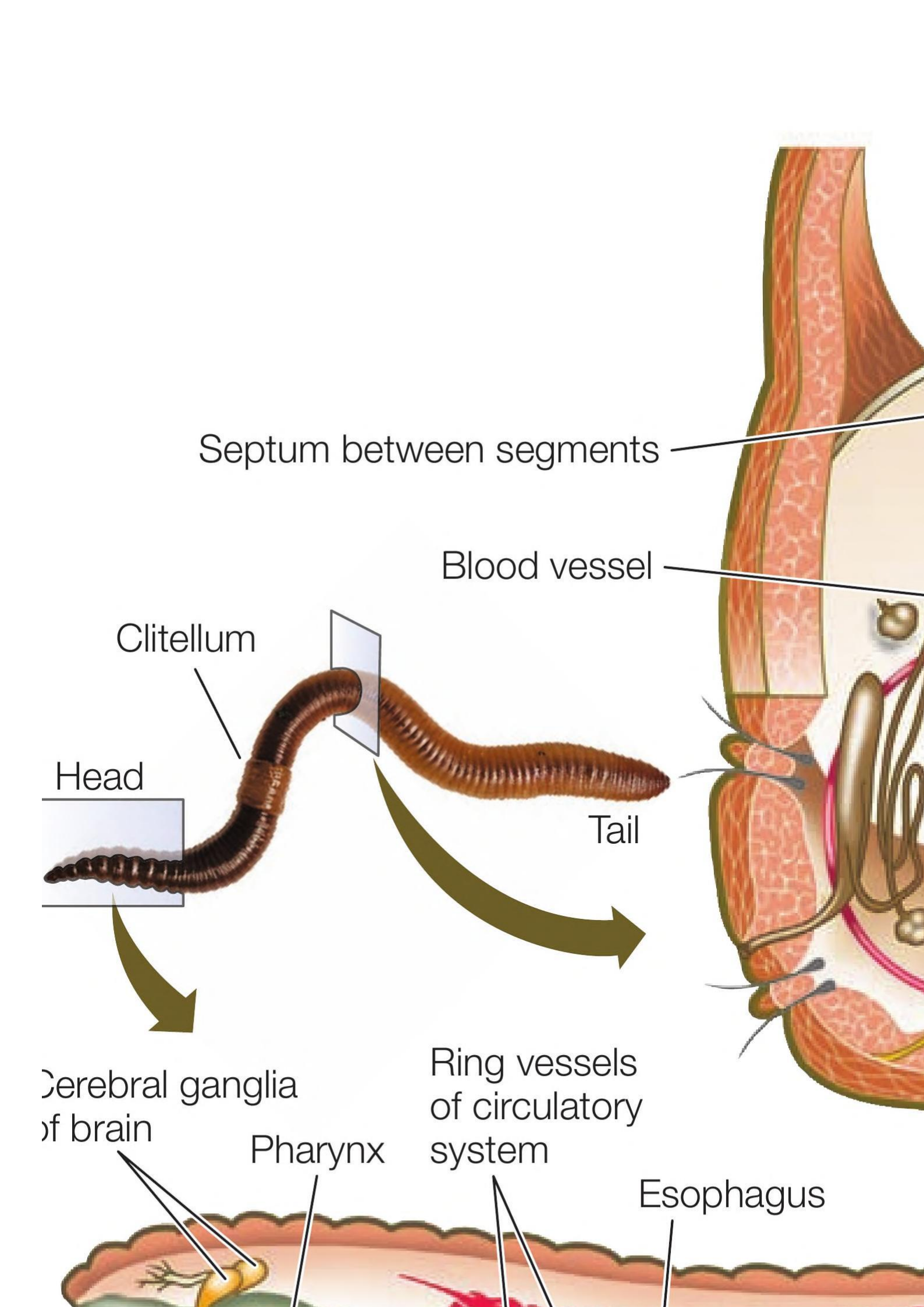
(A) Philodina roseola Miệng trước Mastax Tuyến tiêu hóa Pseudocoel Gonad Dạ dày Toàn bộ ruột đi từ miệng trước đến hậu môn sau. Ruột “Bàn chân” với “ngón chân” Hậu môn Sau (B) Philodina sp. (C) Polymorphus mariiis 100 giờ chiều (D) Lepidodermella sp. 100 giờ chiều Ống dính Ruột Miệng 100 giờ chiều 32.7 Luân trùng và dạ dày (A) Luân trùng được trình bày ở đây phản ánh cấu trúc chung của nhiều luân trùng. (B) Ảnh vi mô cho thấy mức độ phức tạp bên trong của luân trùng cực nhỏ. (C) Giun đầu gai là họ hàng luân trùng ký sinh. Các gai của vòi cố định con vật vào các cơ quan của vật chủ. (D) Dạ dày có bề ngoài giống luân trùng nhưng có bề mặt bụng dẹt được bao phủ bởi lông mao, giống như giun dẹp. về mặt cấu trúc khá khác biệt, các phân tích phân tử đã tiết lộ rằng cả hai nhóm về cơ bản đều là luân trùng biến đổi cao. GAstrotrichs 800 loài gastrotrichs (còn gọi là "lưng lông") là những động vật nhỏ bé, phong phú (0,05-3 mm) sống trong trầm tích biển, nước ngọt và trong màng nước bao quanh các hạt đất. Cơ thể trong suốt của chúng có bề mặt bụng phẳng được bao phủ bởi lông mao (Hình 32.7 D). Hầu hết các loài là loài lưỡng tính đồng thời, có cả cơ quan sinh sản nam và nữ, mặc dù cơ quan sinh sản nam đã bị giảm hoặc mất đi rất nhiều ở một số loài sinh sản vô tính. Giun ruy băng có cơ quan kiếm ăn dài và nhô ra. Giun ruy băng (nemertea) có hệ thần kinh và bài tiết đơn giản tương tự như giun dẹp. Tuy nhiên, không giống như giun dẹp, chúng có đường tiêu hóa hoàn chỉnh với miệng ở một đầu và hậu môn ở đầu kia. Những con giun ruy băng nhỏ di chuyển chậm bằng cách đập vào lông mao của chúng. Những loài lớn hơn sử dụng các sóng co cơ để di chuyển trên bề mặt trầm tích hoặc đào sâu vào chúng. Trong cơ thể của gần như tất cả 1.200 loài giun ruy băng có một khoang chứa đầy chất lỏng gọi là rhynchocoel, trong đó có một vòi rỗng, cơ bắp. Vòi, là cơ quan kiếm ăn của giun, có thể kéo dài gần hết chiều dài cơ thể. Sự co lại của các cơ xung quanh rhynchocoel làm cho vòi con bật ra một cách bùng nổ qua lỗ chân lông phía trước (Hình 32.8A). Vòi có thể được trang bị kim nhọn để đâm vào con mồi và thải chất độc gây tê liệt vào vết thương. gGo to Media Clip 32.4 Vụ nổ đùn vòi giun ruy băng Lifel 0e.com/mc32.4 Hầu hết các loài giun ruy băng đều sống ở biển, mặc dù có những loài sống ở nước ngọt hoặc

trên cạn. Hầu hết các loài đều dài dưới 20 cm, nhưng cá thể của một số loài đạt tới 20 mét trở lên. Một số loài có đặc điểm chi là dễ thấy và có màu sắc rực rỡ (Hình 32. 8B). Các phân tích phân tử gần đây cho thấy giun ruy băng có thể có quan hệ gần gũi nhất với động vật tay cuộn và phoronid. Động vật chân tay và động vật phoronid sử dụng lophophores để lấy thức ăn từ nước Hãy nhớ lại rằng các loài bryozoans và entoprocts sử dụng lophophore để kiếm ăn.Động vật tay cuộn và động vật phoronid cũng kiếm ăn bằng cách sử dụng lophophore, nhưng cấu trúc này có thể đã tiến hóa riêng biệt trong các nhóm này. Mặc dù cả động vật tay cuộn và động vật phoronid đều không có nhiều loài sống, nhưng động vật tay cuộn (có lớp vỏ cứng bên ngoài và do đó để lại một hình dáng tuyệt vời).

32.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Lophotrochozoan chính? 659 (B) Trước (miệng) Sau (hậu môn) 32.8 Giun ruy băng (A) Vòi là cơ quan kiếm ăn của giun ruy băng. (B) Loài nemertean biển lớn này được tìm thấy ở các bến cảng và vịnh dọc theo Bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ. Vòi của nó không bị bật ra trong bức ảnh này. mẫu hóa thạch) được biết là có nhiều hơn trong quá khứ. BRACHIOPODS Brachiopod (vỏ đèn) là động vật biển sống đơn độc. Chúng có lớp vỏ cứng được chia thành hai phần nối với nhau bằng dây chằng (Hình 32.9). Hai nửa có thể được kéo lại để bảo vệ phần thân mềm mại. Động vật chân tay có bề ngoài giống với động vật thân mềm hai mảnh vỏ, nhưng vỏ đã tiến hóa độc lập ở hai nhóm. Hai nửa vỏ của động vật tay cuộn là lưng và bụng, chứ không phải ở bên như ở động vật hai mảnh vỏ. Lophophore nằm bên trong vỏ. Sự đập của lông mao trên lophophore sẽ hút nước vào lớp vỏ hơi hé mở. Thức ăn bị mắc kẹt trong lophophore và hướng đến một đường gờ, dọc theo đó nó được chuyển vào miệng. Hầu hết các loài động vật tay cuộn đều dài từ 4 đến 6 cm. Chúng sống gắn liền với chất nền rắn hoặc nhúng trong trầm tích mềm. Hầu hết các loài được gắn vào bằng một cuống ngắn, linh hoạt để giữ con vật ở phía trên chất nền. Khí được trao đổi trên các bề mặt cơ thể, đặc biệt là các xúc tu của lophophore. Hầu hết các loài động vật tay cuộn giải phóng giao tử của chúng vào nước, nơi chúng được thụ tinh. Ấu trùng chỉ ở trong sinh vật phù du vài ngày trước khi chúng định cư và phát triển thành con trưởng thành. 32.9 Lophophore của Brachiopod Lophophore của loài brachiopod Bắc Thái Bình Dương này có thể được nhìn thấy giữa các van trên vỏ của nó. Động vật tay cuộn đạt đến mức độ phong phú và đa dạng cao nhất vào thời đại Cổ Sinh và Trung Sinh. Hơn 26.000 loài hóa thạch đã được mô tả. Chỉ có khoảng 450 loài sống sót nhưng chúng vẫn phổ biến ở một số môi trường biển. PHORONIDS Mười loài phoronid đã biết là những loài giun nhỏ (dài 5-25 cm), không cuống sống trong các trầm tích bùn hoặc cát hoặc bám vào nền đá. Phoronid được tìm thấy ở vùng nước biển từ vùng thủy triều đến độ sâu khoảng 400 mét. Chúng tiết ra các ống làm bằng chi thiếc để sống trong đó và có ruột hình chữ U với hậu môn nằm bên ngoài cơ quan sinh dục (Hình 32.10). Lông mao của chúng đẩy nước vào đỉnh của lophophore và nước thoát ra qua khoảng trống giữa các xúc tu. Các mảnh thức ăn lơ lửng được giữ lại và vận chuyển vào miệng bằng hoạt động của cơ thể. Một số loài thả trứng vào nước, nơi chúng được thụ tinh, nhưng các loài khác tạo ra những quả trứng lớn được thụ tinh bên trong và giữ lại trong cơ thể bố mẹ, nơi chúng được ấp cho đến khi nở. Giun đốt có cơ thể phân đốt. Cơ thể giống giun đốt được phân đốt rõ ràng. Như được mô tả trong Phần 31.2, việc phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau trên cơ thể một cách độc lập, giúp nó kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Những con sâu phân đoạn sớm nhất,được bảo tồn dưới dạng hóa thạch từ giữa kỷ Cambri, đang đào hang cho các loài annelids biển. Ở hầu hết các loài giun đốt lớn, màng đốt ở mỗi đốt được phân lập với các đốt ở các đốt khác (Hình 32.1 1). Một trung tâm thần kinh riêng biệt được gọi là hạch (hạch số nhiều) điều khiển từng đoạn; dây thần kinh kết nối các hạch phối hợp chúng

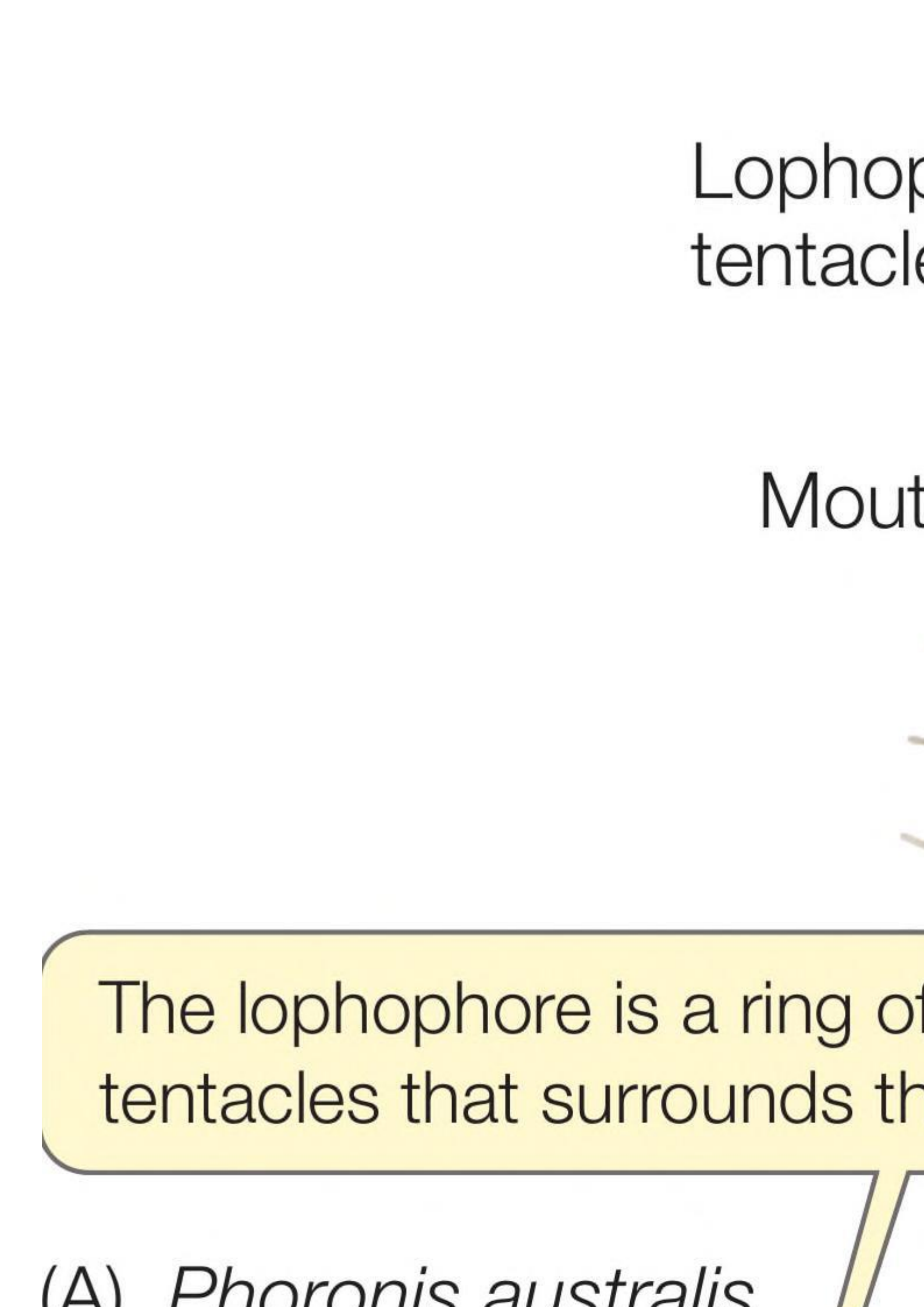
660 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh (B) Chức năng trước. Hầu hết các loài giun đốt đều thiếu lớp vỏ bảo vệ cứng bên ngoài; thay vào đó chúng có một thành cơ thể mỏng, dễ thấm, đóng vai trò là bề mặt chung để trao đổi khí. Do đó, hầu hết các loài giun đốt bị hạn chế ở môi trường ẩm ướt vì chúng mất nước trong cơ thể nhanh chóng trong không khí khô. Khoảng 19.000 loài được mô tả sống ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn ẩm ướt. POLYCHAETES Hơn một nửa số loài giun đốt thường được gọi là polychaetes ("nhiều lông"), mặc dù đây là thuật ngữ mô tả chứ không phải là tên của một nhánh đơn lẻ. Các nghiên cứu phân tử gần đây chỉ ra rằng giun nhiều tơ là cận ngành so với các loài giun đốt còn lại. Hầu hết các loài giun nhiều tơ đều sống ở biển và nhiều loài sống trong hang trong lớp trầm tích mềm. Hầu hết chúng có một hoặc nhiều cặp mắt và một hoặc nhiều cặp xúc tu để bắt con mồi hoặc lọc thức ăn từ vùng nước xung quanh, ở đầu trước của cơ thể

(Hình 32.1 2A; xem thêm Hình 31. 6A) . Ở một số loài, thành cơ thể của hầu hết các đốt đều kéo dài về phía bên dưới dạng một loạt các phần phát triển mỏng gọi là parapodia. Chức năng parapodia trong trao đổi khí và một số loài sử dụng chúng để di chuyển. Những sợi lông cứng gọi là setae nhô ra từ mỗi parapodium, tạo thành sự tiếp xúc tạm thời với hạch não của não Pharynx Mạch vành của hệ tuần hoàn Ruột Dây thần kinh Phần Sagittal Dây thần kinh bụng với các hạch phân đoạn Nơi chứa tinh hoàn Tinh hoàn và túi tinh trùng Cắt Mề ruột 32.11 Annelids có nhiều đoạn cơ thể The cấu trúc phân đoạn của giun đốt như loài giun đất này được thể hiện rõ ràng cả bên ngoài lẫn bên trong. Nhiều cơ quan được lặp đi lặp lại nối tiếp. Vách ngăn giữa các đoạn Mạch máu Clitellum UnoH là chất nền và ngăn không cho động vật trượt về phía sau khi cơ co lại. Các thành viên của một nhánh polychaete, pogonophorans, tiết ra các ống làm từ chitin và các chất khác mà chúng sống trong đó (Hình 32.1 2 B). Pogonophorans đã mất đường tiêu hóa (chúng không có miệng và ruột). Vậy làm thế nào để chúng có được dinh dưỡng? Một phần của câu trả lời là pogonophorans có thể hấp thụ chất hữu cơ hòa tan trực tiếp từ trầm tích nơi chúng sinh sống hoặc từ vùng nước xung quanh. Tuy nhiên, phần lớn dinh dưỡng của chúng được cung cấp bởi vi khuẩn nội cộng sinh mà pogonophoran cư trú trong một cơ quan chuyên biệt được gọi là thể tư dưỡng. Những vi khuẩn này oxy hóa hydro sunfua và các hợp chất chứa lưu huỳnh khác, cố định carbon từ metan trong quá trình này. Sự hấp thu hydro sunfua, metan và oxy mà vi khuẩn sử dụng được tạo điều kiện thuận lợi nhờ huyết sắc tố trong pogonophorans. xúc tu. Chính huyết sắc tố này đã tạo nên màu đỏ cho các xúc tu. Pogonophoran mãi đến đầu thế kỷ XX mới được phát hiện, khi loài đầu tiên được phát hiện dưới đáy biển ở độ sâu lên tới vài trăm mét. Trong những thập kỷ gần đây, các nhà thám hiểm vùng biển sâu đã tìm thấy chúng sống ở độ sâu hàng nghìn mét dưới bề mặt đại dương.Trong các trầm tích đại dương sâu này, chúng có thể đạt mật độ hàng nghìn con trên mỗi mặt cắt ngang Cơ quan bài tiết Phân đoạn Cơ tròn Cơ dọc Setae (lông) Xúc tu Ruột Sau 32.10 Phoronids (A) Các xúc tu của lophophore phoronid này tạo thành hình xoắn ốc. (B) Ruột phoronid có hình chữ U, như được thấy trong sơ đồ tổng quát này. Xúc tu Lophophore Miệng Hậu môn Lớp phủ bên ngoài (ống kitin) Hậu môn nằm ngoài vòng xúc tu. Lophophore là một vòng xúc tu bao quanh miệng (A) Phoronis australis


Septum between segments
Blood vessel
Clitellum
Head
Tail
Cerebral ganglia of brain
Pharynx
Ring vessels of circulatory system
Esophagus

Lophop
tentacle

Mout



The lophophore is a ring of
tentacles that surrounds th

(A) *Phoronis australis*

32.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Lophotrochozoan chính? 661 (A) Spirographis spallanzanii (B) Riftia sp. 32.12 Sự đa dạng giữa các loài giun đốt (A) "Sâu quạt" hoặc "sâu lau bụi lông" là những loài giun nhiều tơ sống ở biển, phát triển thành từng đám, lọc thức ăn trong nước bằng các xúc tu của chúng. Cá thể này đã được loại bỏ khỏi ống chitinous của nó. (B) Pogonophorans sống xung quanh các miệng phun thủy nhiệt sâu trong đại dương. Các xúc tu của chúng có thể được nhìn thấy nhô ra từ các ống kitin. (C) Giun đất, giống như tất cả các loài oligochaetes, là loài lưỡng tính; khi giao hợp, mỗi cá thể sẽ hiến và nhận tinh trùng. (D) Đỉa làm thuốc đã là công cụ của các bác sĩ và người chữa bệnh trong nhiều thế kỷ. Thậm chí ngày nay, đỉa còn được sử dụng trong thực hành lâm sàng. (C) Lumbricus terrestris (D) Hirudo drugis mét vuông. Khoảng 160 loài đã được mô tả. Các loài pogonophoran lớn nhất và đáng chú ý nhất có chiều dài từ 2 mét trở lên và sống gần các miệng phun thủy nhiệt dưới biển sâu - các miệng núi lửa dưới đáy biển nơi nước nóng, giàu sunfua đổ vào. Khí metan và hydro sunfua từ các miệng phun này cung cấp nguyên liệu thô cho quá trình cố định carbon của pogonophorans. vi khuẩn nội cộng sinh. CLITELLATES Khoảng 3.000 loài clitellates đã được mô tả, tạo thành một nhánh được hỗ trợ tốt trong các loài giun đốt, được tìm thấy trong môi trường nước ngọt, biển và trên cạn. Các âm vật dường như được lồng vào nhau về mặt phát sinh chủng loại giữa các nhóm nhiều tơ khác nhau, mặc dù mối quan hệ chính xác vẫn chưa rõ ràng. Có hai nhóm âm vật chính là oligochaetes và đỉa. Oligochaetes ('Tew hairs') không có parapodia, mắt hoặc xúc tu phía trước và chúng chỉ có bốn cặp bó setae trên mỗi đoạn. Giun đất - loài oligochaetes quen thuộc nhất - đào hang và ăn đất, từ đó chúng lấy ra các mảnh thức ăn. Tất cả các oligochaetes đều lưỡng tính. Tinh trùng được trao đổi đồng thời giữa hai cá thể giao phối (Hình 32.1 2C). Trứng và tinh trùng được gửi vào một cái kén bên ngoài cơ thể con trưởng thành. Quá trình thụ tinh xảy ra trong kén sau khi kén rụng và khi quá trình phát triển hoàn tất, những con giun nhỏ xuất hiện và ngay lập tức bắt đầu cuộc sống độc lập. Đỉa, giống như oligochaetes, thiếu parapodia và xúc tu. Bụng của đỉa không được chia thành các ngăn; khoang thể tích phần lớn được lấp đầy bởi các mô chưa phân hóa. Các nhóm đoạn ở mỗi đầu của cơ thể được biến đổi để tạo thành các giác hút, đóng vai trò là điểm neo tạm thời giúp con đỉa di chuyển. Với giác hút phía sau được gắn vào một chất nền, con đỉa mở rộng cơ thể bằng cách co các cơ tròn. Sau đó, giác hút phía trước được gắn vào, giác hút sau tách ra và con đỉa tự rút ngắn cơ thể bằng cách co các cơ dọc của nó. Đỉa sống ở môi trường nước ngọt hoặc trên cạn. Hầu hết đỉa là loài ký sinh trùng, kiếm ăn bằng cách rạch một đường trên vật chủ, từ đó máu chảy ra.Một con đỉa có thể hút rất nhiều máu trong một lần ăn đến nỗi cơ thể của nó có thể to lên gấp nhiều lần. Con đỉa tiết ra chất chống đông máu vào vết thương giúp máu của vật chủ lưu thông. Trong nhiều thế kỷ, các thầy thuốc đã sử dụng đỉa để lấy máu để điều trị những căn bệnh mà họ tin rằng nguyên nhân là do lượng máu dư thừa hoặc do "máu xấu". Mặc dù hầu hết các phương pháp đỉa (chẳng hạn như nhét đỉa vào cổ họng của một người để làm giảm sưng amidan) đã bị bãi bỏ, Hirudo drugis (đỉa làm thuốc; Hình 32.1 2D) ngày nay được sử dụng để giảm áp suất chất lỏng và ngăn ngừa

662 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh Máu đông trong các mô bị tổn thương, để loại bỏ các vũng máu đông và ngăn ngừa sẹo. Thuốc chống đông máu của một số loài đỉa khác cũng chứa thuốc gây mê và thuốc làm giãn mạch máu và đang được nghiên cứu để sử dụng trong y tế. Bốn nhánh chính của động vật thân mềm còn sống là chiton, động vật chân bụng, động vật hai mảnh vỏ và động vật thân mềm. Mỗi nhóm này đều có thể dễ dàng nhận dạng và phân biệt, mặc dù chúng có những khác biệt về sơ đồ cơ thể chung. Đi tới Media Clip 32.5 Đỉa ăn máu Lifel 0e.com/mc32.5 Động vật thân mềm đã trải qua một quá trình tiến hóa mạnh mẽ Động vật thân mềm là nhóm lophotrochozoans đa dạng nhất, cả về số lượng loài và môi trường mà chúng chiếm giữ. Mặc dù các nhóm động vật thân mềm chính khác nhau đáng kể về hình thái nhưng chúng đều có chung ba thành phần cơ thể chính: bàn chân, khối nội tạng và lớp áo (Hình 32.1 3A). “Bàn chân của động vật thân mềm là một cấu trúc cơ bắp lớn, ban đầu vừa là cơ quan vận động vừa là chỗ dựa cho các cơ quan nội tạng. Ở mực và bạch tuộc, bàn chân đã được biến đổi để tạo thành các cánh tay và xúc tu mọc trên đầu với các cơ quan cảm giác phức tạp. Ở các nhóm khác, chẳng hạn như trai, bàn chân là cơ quan đào hang. Ở một số nhóm, bàn chân bị giảm đi rất nhiều. “Tim và các cơ quan tiêu hóa, bài tiết và sinh sản tập trung ở một khối nội tạng tập trung bên trong. “Lớp phủ là một nếp mô bao phủ các cơ quan của khối nội tạng. Lớp áo tiết ra lớp vỏ cứng như đá vôi đặc trưng của nhiều loài nhuyễn thể. Ở hầu hết các loài nhuyễn thể, lớp áo vượt ra ngoài khối nội tạng để tạo thành khoang áo. Trong khoang này có mang được sử dụng để trao đổi khí. Khi

lông mao trên mang đập, chúng tạo ra dòng nước. Mô của mang có nhiều mạch máu (chứa nhiều mạch máu), lấy oxy từ nước và thải ra carbon dioxide. Nhiều loài nhuyễn thể sử dụng mang của chúng làm thiết bị lọc thức ăn, trong khi những loài khác kiếm ăn bằng cách sử dụng cấu trúc cào được gọi là radula để cạo tảo khỏi đá. Ở một số động vật thân mềm, chẳng hạn như ốc nón biển, radula đã được biến đổi thành mũi khoan hoặc phi tiêu độc. Ở tất cả các loài nhuyễn thể ngoại trừ động vật chân đầu, các mạch máu không tạo thành một hệ thống khép kín. Máu và các chất lỏng khác đổ vào một thể máu lớn chứa đầy chất lỏng, qua đó chất lỏng di chuyển và cung cấp oxy đến các cơ quan nội tạng. Cuối cùng, chất lỏng quay trở lại mạch máu và được tim chuyển động. Monoplacophorans là loài động vật thân mềm phong phú nhất trong kỷ Cambri, 500 triệu năm trước, nhưng chỉ có một số loài còn tồn tại cho đến ngày nay. Ở monoplacophorans, trái ngược với tất cả các loài nhuyễn thể sống khác, các cơ quan trao đổi khí, cơ và lỗ bài tiết được lặp lại dọc theo chiều dài cơ thể. CHITONS Tám tấm đá vôi chồng lên nhau, được bao quanh bởi một cấu trúc gọi là đai, bảo vệ các cơ quan nội tạng và chân cơ của chiton (Hình 32.1 3B).Cơ thể chiton đối xứng hai bên và các cơ quan nội tạng, đặc biệt là hệ tiêu hóa và thần kinh, tương đối đơn giản. Hầu hết các loài chiton là loài ăn tạp ở biển có khả năng cạo tảo, bryozoans và các sinh vật khác khỏi đá bằng một lưỡi dao sắc nhọn. Chiton trưởng thành dành phần lớn cuộc đời của mình để bám chặt vào bề mặt đá bằng bàn chân to lớn, cơ bắp và phủ đầy chất nhầy. Nó di chuyển chậm rãi bằng các làn sóng co cơ ở bàn chân. Sự thụ tinh ở hầu hết các chiton diễn ra trong nước, nhưng ở một số loài thì quá trình thụ tinh diễn ra bên trong và phôi được ấp trong cơ thể. Có khoảng 1.000 loài chiton còn sống. GASTROPODS Động vật chân bụng (Hình 32.1 3C) là loài động vật thân mềm có số lượng loài phong phú nhất và phân bố rộng rãi, với khoảng 85.000 loài còn sống. Ốc sên, ốc sên, loài khập khiễng, sên, sên biển (sên biển) và bào ngư đều là động vật chân bụng. Hầu hết các loài di chuyển bằng cách lướt trên bàn chân cơ bắp, nhưng ở một số loài - bướm biển và động vật chân đốt - bàn chân là một cơ quan bơi lội giúp động vật di chuyển qua vùng nước biển rộng mở. Hải sâm biển và sên trên cạn là loài chân bụng đã mất lớp vỏ bảo vệ trong quá trình tiến hóa (Hình 32.1 4). Không có vỏ, những nhóm này dựa vào các hình thức bảo vệ khác khỏi bị săn mồi. Màu sắc của nhiều loài hải sâm có màu sắc khác thường, có nghĩa là nó dùng để cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng về độc tính. Các loài sên biển khác và hầu hết các loài sên trên cạn đều có màu sắc ngụy trang. Động vật chân bụng có vỏ có vỏ một mảnh. Động vật thân mềm duy nhất sống trong môi trường trên cạn - ốc sên và sên - là động vật chân bụng. Ở những loài sống trên cạn này, mô áo được biến đổi thành phổi có nhiều mạch máu. Hai mảnh vỏ Nghêu, sò, sò điệp và trai đều là những loài hai mảnh vỏ quen thuộc. Khoảng 30.000 loài được tìm thấy ở cả môi trường biển và nước ngọt. Động vật hai mảnh vỏ có vỏ gồm hai phần có bản lề, kéo dài ra hai bên cơ thể cũng như phần trên (Hình 32.1 3D). Nhiều con trai dùng chân để chui xuống bùn và cát. Động vật hai mảnh vỏ kiếm ăn bằng cách hút nước qua một lỗ gọi là ống hút dòng chảy và lọc thức ăn từ nước bằng mang lớn, đây cũng là nơi trao đổi khí chính. Nước và giao tử thoát ra ngoài qua ống hút hiện tại. Sự thụ tinh diễn ra ở vùng nước mở ở hầu hết các loài. CEPHALOPODS Các loài động vật chân đầu - mực, mực, bạch tuộc và ốc anh vũ - xuất hiện lần đầu tiên vào gần đầu kỷ Cambri. Vào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thànhNó di chuyển chậm rãi bằng các làn sóng co cơ ở bàn chân. Sự thụ tinh ở hầu hết các chiton diễn ra trong nước, nhưng ở một số loài thì quá trình thụ tinh diễn ra bên trong và phôi được ấp trong cơ thể. Có khoảng 1.000 loài chiton còn sống. GASTROPODS Động vật chân bụng (Hình 32.1 3C) là loài động vật thân mềm có số lượng loài phong phú nhất và phân bố rộng rãi, với khoảng 85.000 loài còn sống. Ốc sên, ốc sên, loài khập khiễng, sên, sên biển (sên biển) và bào ngư đều là động vật chân bụng. Hầu hết các loài di chuyển bằng cách lướt trên bàn chân cơ bắp, nhưng ở một số loài - bướm biển và động vật chân đốt - bàn chân là một cơ quan bơi lội giúp động vật di chuyển qua vùng nước biển rộng mở. Hải sâm biển và sên trên cạn là loài chân bụng đã mất lớp vỏ bảo vệ trong quá trình tiến hóa (Hình 32.1 4). Không có vỏ, những nhóm này dựa vào các hình thức bảo vệ khác khỏi bị săn mồi. Màu sắc của nhiều loài hải sâm có màu sắc khác thường, có nghĩa là nó dùng để cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng về độc tính. Các loài sên biển khác và hầu hết các loài sên trên cạn đều có màu sắc ngụy trang. Động vật chân bụng có vỏ có vỏ một mảnh. Động vật thân mềm duy nhất sống trong môi trường trên cạn - ốc sên và sên - là động vật chân bụng. Ở những loài sống trên cạn này, mô áo được biến đổi thành phổi có nhiều mạch máu. Hai mảnh vỏ Nghêu, sò, sò điệp và trai đều là những loài hai mảnh vỏ quen thuộc. Khoảng 30.000 loài được tìm thấy ở cả môi trường biển và nước ngọt. Động vật hai mảnh vỏ có vỏ gồm hai phần có bản lề, kéo dài ra hai

bên cơ thể cũng như phần trên (Hình 32.1 3D). Nhiều con trai dùng chân để chui xuống bùn và cát. Động vật hai mảnh vỏ kiếm ăn bằng cách hút nước qua một lỗ gọi là ống hút dòng chảy và lọc thức ăn từ nước bằng mang lớn, đây cũng là nơi trao đổi khí chính. Nước và giao tử thoát ra ngoài qua ống hút hiện tại. Sự thụ tinh diễn ra ở vùng nước thoáng ở hầu hết các loài. CEPHALOPODS Các loài động vật chân đầu - mực, mực, bạch tuộc và ốc anh vũ - xuất hiện lần đầu tiên vào gần đầu kỷ Cambri. Vào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thànhNó di chuyển chậm rãi bằng các làn sóng co cơ ở bàn chân. Sự thụ tinh ở hầu hết các chiton diễn ra trong nước, nhưng ở một số loài thì quá trình thụ tinh diễn ra bên trong và phôi được ấp trong cơ thể. Có khoảng 1.000 loài chiton còn sống. GASTROPODS Động vật chân bụng (Hình 32.1 3C) là loài động vật thân mềm có số lượng loài phong phú nhất và phân bố rộng rãi, với khoảng 85.000 loài còn sống. Ốc sên, ốc sên, loài khập khiễng, sên, sên biển (sên biển) và bào ngư đều là động vật chân bụng. Hầu hết các loài di chuyển bằng cách lướt trên bàn chân cơ bắp, nhưng ở một số loài - bướm biển và động vật chân đốt - bàn chân là một cơ quan bơi lội giúp động vật di chuyển qua vùng nước biển rộng mở. Hải sâm biển và sên trên cạn là loài chân bụng đã mất lớp vỏ bảo vệ trong quá trình tiến hóa (Hình 32.1 4). Không có vỏ, những nhóm này dựa vào các hình thức bảo vệ khác khỏi bị săn mồi. Màu sắc của nhiều loài hải sâm có màu sắc khác thường, có nghĩa là nó dùng để cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng về độc tính. Các loài sên biển khác và hầu hết các loài sên trên cạn đều có màu sắc ngụy trang. Động vật chân bụng có vỏ có vỏ một mảnh. Động vật thân mềm duy nhất sống trong môi trường trên cạn - ốc sên và sên - là động vật chân bụng. Ở những loài sống trên cạn này, mô áo được biến đổi thành phổi có nhiều mạch máu. Hai mảnh vỏ Nghêu, sò, sò điệp và trai đều là những loài hai mảnh vỏ quen thuộc. Khoảng 30.000 loài được tìm thấy ở cả môi trường biển và nước ngọt. Động vật hai mảnh vỏ có vỏ gồm hai phần có bản lề, kéo dài ra hai bên cơ thể cũng như phần trên (Hình 32.1 3D). Nhiều con trai dùng chân để chui xuống bùn và cát. Động vật hai mảnh vỏ kiếm ăn bằng cách hút nước qua một lỗ gọi là ống hút dòng chảy và lọc thức ăn từ nước bằng mang lớn, đây cũng là nơi trao đổi khí chính. Nước và giao tử thoát ra ngoài qua ống hút hiện tại. Sự thụ tinh diễn ra ở vùng nước mở ở hầu hết các loài. CEPHALOPODS Các loài động vật chân đầu - mực, mực, bạch tuộc và ốc anh vũ - xuất hiện lần đầu tiên vào gần đầu kỷ Cambri. Vào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thànhHải sâm biển và sên trên cạn là loài chân bụng đã mất lớp vỏ bảo vệ trong quá trình tiến hóa (Hình 32.1 4). Không có vỏ, những nhóm này dựa vào các hình thức bảo vệ khác khỏi bị săn mồi. Màu sắc của nhiều loài hải sâm có màu sắc khác thường, có nghĩa là nó dùng để cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng về độc tính. Các loài sên biển khác và hầu hết các loài sên trên cạn đều có màu sắc ngụy trang. Động vật chân bụng có vỏ có vỏ một mảnh. Động vật thân mềm duy nhất sống trong môi trường trên cạn - ốc sên và sên - là động vật chân bụng. Ở những loài sống trên cạn này, mô áo được biến đổi thành phổi có nhiều mạch máu. Hai mảnh vỏ Nghêu, sò, sò điệp và trai đều là những loài hai mảnh vỏ quen thuộc. Khoảng 30.000 loài được tìm thấy ở cả môi trường biển và nước ngọt. Động vật hai mảnh vỏ có vỏ gồm hai phần có bản lề, kéo dài ra hai bên cơ thể cũng như phần trên (Hình 32.1 3D). Nhiều con trai dùng chân để chui xuống bùn và cát. Động vật hai mảnh vỏ kiếm ăn bằng cách hút nước qua một lỗ gọi là ống hút dòng chảy và lọc thức ăn từ nước bằng mang lớn, đây cũng là nơi trao đổi khí chính. Nước và giao tử thoát ra ngoài qua ống hút hiện tại. Sự thụ tinh diễn ra ở vùng nước mở ở hầu hết các loài. CEPHALOPODS Các loài động vật chân đầu - mực, mực, bạch tuộc và ốc anh vũ - xuất hiện lần đầu tiên vào gần đầu kỷ Cambri. Vào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thànhHải sâm biển và sên trên cạn là loài chân bụng đã mất lớp vỏ bảo vệ trong quá trình tiến hóa (Hình 32.1 4). Không có vỏ, những nhóm này dựa vào các hình thức bảo vệ khác khỏi bị săn mồi. Màu sắc của nhiều loài hải sâm có màu sắc khác thường, có nghĩa là nó dùng để cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng về độc tính. Các loài sên biển khác và hầu hết các loài sên trên cạn đều có màu sắc ngụy trang. Động vật chân bụng có vỏ có vỏ một mảnh. Động vật thân mềm duy nhất sống trong môi trường trên cạn - ốc sên và sên - là động vật chân bụng. Ở những loài sống trên cạn này, mô áo được biến đổi thành phổi có nhiều mạch máu. Hai mảnh vỏ Nghêu, sò, sò điệp và trai đều là những loài hai mảnh vỏ quen thuộc. Khoảng 30.000 loài được tìm thấy ở cả môi trường biển và nước ngọt. Động vật hai mảnh vỏ có vỏ gồm hai phần có bản lề, kéo dài ra hai bên cơ thể cũng như phần trên (Hình 32.1 3D). Nhiều con trai dùng chân để chui xuống bùn và cát. Động vật hai mảnh vỏ kiếm ăn bằng cách hút nước qua một lỗ

gọi là ống hút dòng chảy và lọc thức ăn từ nước bằng mang lớn, đây cũng là nơi trao đổi khí chính. Nước và giao tử thoát ra ngoài qua ống hút hiện tại. Sự thụ tinh diễn ra ở vùng nước mở ở hầu hết các loài. CEPHALOPODS Các loài động vật chân đầu - mực, mực, bạch tuộc và ốc anh vũ - xuất hiện lần đầu tiên vào gần đầu kỷ Cambri. Vào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thànhVào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thànhVào thời Ordovician, nhiều loại đã có mặt. Ngày nay có khoảng 800 loài sống. Ở những động vật thân mềm này, ống hút thoát ra được biến đổi thành

32.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Lophotrochozoan chính? 663 (A) Sơ đồ cơ thể tổng quát của động vật thân mềm Trong tất cả các dòng động vật thân mềm, lớp áo bao phủ 32.13 Tổ chức và tính đa dạng của các cơ quan thân mềm (A) Các nhóm động vật thân mềm chính biểu hiện các biến thể khác nhau trên sơ đồ cơ thể bao gồm ba thành phần chính: bàn chân, khối nội tạng của các cơ quan nội tạng và một lớp áo. Ở nhiều loài, lớp áo tiết ra một lớp vỏ chứa canxi. (B) Chiton có tám tấm đá vôi chồng lên nhau được bao quanh bởi một đai. (C) Hầu hết các loài chân bụng đều có một vỏ lưng duy nhất, chúng có thể rút lui vào đó để bảo vệ. (D) Động vật hai mảnh vỏ lấy tên từ hai lớp vỏ có bản lề, có thể đóng chặt. (E) Động vật chân đầu là loài săn mồi tích cực; chúng sử dụng cánh tay và xúc tu để bắt con mồi. Loài mực này có lớp vỏ bên trong nhưng không có lớp vỏ bên ngoài. (B) Chitons (\ Bàn chân to, cơ bắp được sử dụng để vận động ở nhiều loài. Chaetopleura angulata Ruột Dạ dày Tấm vỏ teed ^adula Miệng Tuyến tiêu hóa us Bàn chân Mang trong khoang màng áo (C) Động vật chân bụng Ruột x Mantle Xiphon Xúc tu đầu Miệng Đầu Miệng Mantle khoang Vỏ Tim Tuyến nước bọt Radula là một cấu trúc nuôi dưỡng động vật thân mềm độc đáo được biến đổi để cạo (D) Hai mảnh vỏ Tuyến tiêu hóa Dạ dày Miệng Mang Lớp áo của vỏ dưới Lớp áo (bao phủ bên trong vỏ) Chân Vỏ Tim Ruột Hậu môn Xi phông (E) Động vật chân đầu Ở thân mềm cephalod , bàn chân được biến đổi thành cánh tay và xúc tu.V _ _ _ / Argopecten iradians



Sepia sp.



664 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh (A) Flabellina ioda 32.14 Động vật thân mềm ở một số nhóm đã mất vỏ (A) Hải sâm ("mang trần"), còn được gọi là sên biển, là loài động vật chân bụng không có vỏ. Loài này có màu sắc rực rỡ, cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng về độc tính của nó. (B) Sên chuối là loài động vật chân bụng không có vỏ sống trên cạn, ăn thực vật đang phân hủy trên nền rừng ẩm ướt. (C) Bạch tuộc không có lớp vỏ bên ngoài cũng như bên trong, điều này cho phép những loài động vật thân mềm này có thể chui qua những không gian chật hẹp. cho phép động vật kiểm soát hàm lượng nước trong khoang màng áo (Hình 32.1 3 E). Việc biến lớp áo choàng thành một thiết bị đẩy nước ra khỏi khoang qua ống hút cho phép những động vật này di chuyển nhanh chóng trong nước bằng "động cơ phản lực". Với khả năng di chuyển được nâng cao đáng kể, động vật chân đầu trở thành loài săn mồi chính ở vùng biển rộng lớn của đại dương Devonian. Ngày nay chúng vẫn là loài săn mồi biển quan trọng. Là điển hình của những loài săn mồi năng động, di chuyển nhanh, động vật chân đầu có đầu với các cơ quan cảm giác phức tạp - đáng chú ý nhất là đôi mắt có thể so sánh với mắt của động vật có xương sống về khả năng phân giải hình ảnh (xem Hình 46.14). Đầu được liên kết chặt chẽ với một bàn chân lớn, có nhiều nhánh mang cánh tay và/hoặc các xúc tu và một ống hút. Các cánh tay được phân biệt bằng sự hiện diện của các giác hút dọc theo hầu hết chiều dài của chúng. Ngược lại, các xúc tu chỉ có mút ở gần đầu hoặc hoàn toàn không có mút. Bạch tuộc thường có tám cánh tay và không có xúc tu, trong khi mực và mực nang có tám cánh tay cộng với hai xúc tu. Động vật chân đầu sử dụng cánh tay và xúc tu để bắt và khuất phục con mồi; bạch tuộc cũng sử dụng cánh tay của mình để di chuyển trên bề mặt. Lớp phủ cơ bắp lớn cung cấp một cấu trúc hỗ trợ bên ngoài vững chắc. Mang treo trong khoang áo. Nhiều loài động vật chân đầu đầu tiên có lớp vỏ ngăn bên ngoài được chia thành các vách ngăn. Loài động vật chân đầu duy nhất còn sống sót có vỏ như vậy là ốc anh vũ (chi Nautilus). Các khoang bên trong vỏ ốc anh vũ được nối với nhau bằng một sợi mô chạy qua các ống dẫn trong các vách ngăn. Máu trong mô này mang nước từ các khoang và khí vào các khoang, do đó mang lại sức nổi. Hầu hết các loài động vật thân mềm đều có lớp vỏ bên trong có chức năng hỗ trợ bên trong và ở một số loài, lớp vỏ này cũng có dạng ngăn và nổi. Bạch tuộc đã mất hoàn toàn lớp vỏ, điều này cho phép chúng nén cơ thể qua những khe hở rất nhỏ. (B) Ariolimax columbianus (C) Octopus macropus Đi tới Media Clip 32.6 Bạch tuộc có thể đi qua các khe hở nhỏ Lifel 0e.com/mc32.6 RECAP 32.2 Lophotrochozoans bao gồm các loài động vật có kiểu cơ thể đa dạng. Các dạng giống giun bao gồm một số loài giun dẹp, giun ruy băng, phoronid và annelids. Đã có sự tiến hóa hội tụ của các loài lophophores (ở động vật chân tay và động vật entoproct so với động vật tay cuộn và động vật phoronid) và của lớp vỏ hai phần bên ngoài (ở động vật tay cuộn so với động vật thân mềm hai mảnh vỏ).â€¢ Làm thế nào giun dẹp có thể tồn tại nếu không có hệ thống vận chuyển bên trong? Xem trang 656-657 và Hình 32.6 â€¢ Tại sao hầu hết giun đốt chỉ sống trong môi trường ẩm ướt? Xem trang. 660 â€¢Mô tả ngắn gọn cách tổ chức cơ thể cơ bản của động vật thân mềm đã được biến đổi để tạo ra nhiều dạng cơ thể khác nhau. Xem trang 662-664 và Hình 32.13 Nhánh thứ hai trong hai nhánh nguyên sinh chính, nhánh ecdysozoan, chứa phần lớn các loài động vật trên Trái đất. Những đổi mới tiến hóa nào đã dẫn đến sự đa dạng to lớn này?

32.3 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Ecdysozoi chính? 665 32 3 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Ecdysozoi chính? Nhiều loài ecdysozoan có hình dạng giống giun, mặc dù những loài khác - động vật chân đốt, onychophorans và tardigrades - có các chi. Trong phần này, chúng ta sẽ xem xét hai nhánh sinh vật ngoài da giống giun: priapulids, kinorhynchs và loriciferans trong một nhánh và nhóm kia là tuyến trùng và giun lông ngựa. Phần 32.4 sẽ được dành cho các loài động vật sinh dục đa dạng nhất - động vật chân đốt và họ hàng của chúng - cũng như nhiều dạng mà các phần phụ của chúng có. Một số nhóm sinh vật biển có tương đối ít loài. Các thành viên của một số nhóm sinh vật biển giống giun nghèo loài - priapulids, kinorhynchs và loriciferans - có lớp biểu bì tương đối mỏng được lột xác định kỳ khi động vật phát triển đến kích thước đầy đủ. Năm 2004, phôi của một loài hóa thạch có liên quan đến loài sinh vật này được phát hiện trong trầm tích ở Trung Quốc khoảng 500 triệu năm trước. Khám phá đáng chú ý này cho thấy tổ tiên của những loài động vật này đã phát triển trực tiếp từ trứng đến dạng trưởng thành, giống như hầu hết con cháu hiện đại của chúng. 20 loài priapulids là những động vật hình trụ, không phân đốt, giống giun với sơ đồ cơ thể gồm ba phần bao gồm vòi, thân và phần phụ ở đuôi ("Đuôi"). Nhìn bề ngoài có thể thấy rõ tại sao chúng được đặt theo tên vị thần sinh sản Priapus của Hy Lạp (Hình 32.1 5A). Priapulids có chiều dài từ 0,5 mm đến 20 cm. Chúng sống trong hang trong các trầm tích biển mịn và săn mồi các động vật không xương sống thân mềm như giun nhiều tơ,

chúng bắt chúng bằng hầu họng có răng và cơ bắp mà chúng chui qua miệng rồi rút vào cơ thể cùng với con mồi đã tóm được. Sự thụ tinh là bên ngoài và hầu hết các loài đều có dạng ấu trùng cũng sống trong bùn. Khoảng 180 loài kinorhynchs đã được mô tả. Chúng sống trong cát và bùn biển và hầu như có kích thước cực nhỏ; không có kinorhynch nào dài hơn 1 mm. Cơ thể của chúng được chia thành 13 đốt, mỗi đốt được bao phủ bởi một tấm biểu bì riêng biệt (Hình 32.1 5B). Những tấm này được lột xác định kỳ trong quá trình tăng trưởng. Kinorhynchs kiếm ăn bằng cách ăn trầm tích thông qua một vòi có thể thu vào (tên nhóm có nghĩa là "mõm có thể di chuyển"). Sau đó, chúng tiêu hóa vật chất hữu cơ có trong trầm tích, có thể bao gồm tảo sống cũng như vật chất chết. Kinorhynchs không có giai đoạn ấu trùng riêng biệt; trứng được thụ tinh phát triển trực tiếp thành con non, chúng nở ra từ vỏ trứng với 11 trong số 13 đoạn cơ thể đã được hình thành. Loriciferan cũng là loài động vật nhỏ có chiều dài dưới 1 mm. Chúng không được phát hiện cho đến năm 1983. Khoảng 100 loài còn sống được biết là còn tồn tại, mặc dù cho đến nay chỉ có khoảng 30 loài trong số này được mô tả chính thức. Cơ thể được chia thành đầu, cổ, ngực và bụng và được bao phủ bởi sáu tấm, từ đó loài loriciferan có tên (tiếng Latin lorica,(A) Priapulus caudatus Phần phụ của vòi đuôi (â€œtailâ€) (B) Pycnophyes kielensis (C) Nanaloricus mysticus > Các tấm biểu bì thân 32.15 Các loài Ecdysozoan biển giống giun Các thành viên của ba nhóm ecdysozoan là những cư dân sống ở đáy biển. (A) Hầu hết các loài priapulid sống trong hang dưới đáy đại dương, mở rộng vòi để kiếm ăn. (B) Kinorhynchs hầu như rất nhỏ. Các tấm biểu bì bao phủ cơ thể chúng được lột xác định kỳ. (C) Sáu tấm biểu bì tạo thành một "áo nịt ngực" xung quanh cơ thể loriciferan phút. Các tấm biểu bì gai vòi

666 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh Tuyến trùng rụng lớp biểu bì bốn lần. Biểu bì Dây thần kinh lưng Ruột lớn (màu xanh) và tinh hoàn (màu cam) chiếm phần lớn cơ thể của giun Trichinella xoắn ốc đực. 32.16 Tuyến trùng (A) Sơ đồ cơ thể của Trichinellaspiralis gây bệnh trichinosis là điển hình của tuyến trùng ký sinh. (B) Ảnh vi mô ánh sáng phân cực này cho thấy một nang T. Spiralis trong mô cơ của vật chủ. (C) Tuyến trùng sống tự do này sống ở môi trường nước ngọt. "áo nịt ngực"). Các tấm xung quanh gốc cổ có gai hướng về phía trước không rõ chức năng (Hình 32.1 5C). Loriciferans sống trong trầm tích biển thô. Người ta biết rất ít về những gì chúng ăn, nhưng một số loài dường như ăn vi khuẩn. Tuyến trùng và họ hàng của chúng rất phong phú và đa dạng. Tuyến trùng (giun tròn) có lớp biểu bì dày, nhiều lớp tạo nên hình dạng cơ thể không phân đốt của chúng (Hình 32.1 6). Khi tuyến trùng phát triển, lớp biểu bì của nó bong ra bốn lần. Tuyến trùng trao đổi oxy và chất dinh dưỡng với môi trường thông qua cả lớp biểu bì và thành ruột, chỉ dày một lớp tế bào. Vật liệu được di chuyển qua ruột bằng sự co bóp nhịp nhàng của hầu họng có cơ bắp cao. Tuyến trùng di chuyển bằng cách co các cơ dọc của chúng. Tuyến trùng có lẽ là loài phong phú nhất và phân bố rộng rãi nhất trong tất cả các nhóm động vật. Nhiều tuyến trùng có kích thước cực nhỏ; loài giun tròn lớn nhất được biết đến, dài tới 9 mét, là loài ký sinh trong nhau thai của cá nhà táng. Khoảng 25.000 loài đã được mô tả, nhưng số lượng loài còn sống thực tế có thể lên tới hơn 1 triệu. Vô số tuyến trùng sống như những loài ăn xác thối ở các tầng trên của đất, dưới đáy hồ, suối và trong trầm tích biển. Lớp đất mặt của đất nông nghiệp trù phú có thể chứa từ 3 đến 9 tỷ tuyến trùng trên một mẫu Anh. Một quả táo thối có thể chứa tới 90.000 cá thể. Một loại tuyến trùng sống trong đất, Caenorhaloditis elegans, đóng vai trò là sinh vật mẫu trong phòng thí nghiệm của các nhà di truyền học và nhà sinh học phát triển. Nó rất lý tưởng cho những nghiên cứu như vậy vì nó dễ trồng, trưởng thành trong 3 ngày và có số lượng tế bào cơ thể cố định. Bộ gen của nó đã được giải mã hoàn toàn. Nhiều tuyến trùng là loài săn mồi, ăn sinh vật nguyên sinh và động vật nhỏ (kể cả các loài giun tròn khác). Tuy nhiên, điều quan trọng nhất đối với con người là có nhiều loài ký sinh trên thực vật và động vật. Các loại tuyến trùng ký sinh trên người (gây ra các bệnh nghiêm trọng như bệnh trichinosis và bệnh chân voi), vật nuôi và các loài thực vật có giá trị kinh tế đã được nghiên cứu chuyên sâu nhằm tìm cách kiểm soát chúng. Cấu trúc của tuyến trùng ký sinh tương tự như cấu trúc của các loài sống tự do, nhưng vòng đời của nhiều loài ký sinh có những giai đoạn đặc biệt tạo điều kiện thuận lợi cho việc truyền các cá thể giữa các vật chủ. Trichinella xoắn ốc, loài gây bệnh trichinosis ở người, có vòng đời tương đối đơn giản.Một người có thể bị nhiễm bệnh do ăn thịt động vật (thường là lợn) có ấu trùng Trichinella bám trong cơ (xem Hình 32.16B). Ấu trùng được kích hoạt trong đường tiêu hóa của con người, thoát ra khỏi nang và bám vào thành ruột, nơi chúng kiếm ăn. Sau đó, chúng xuyên qua thành ruột và theo máu đến các cơ, nơi chúng hình thành các u nang mới. Nếu xuất hiện với số lượng lớn, những u nang này có thể gây đau đớn dữ dội hoặc tử vong. Khoảng 350

loài giun lông ngựa không phân đốt đã được mô tả. Đúng như tên gọi của chúng, những loài động vật này có đường kính cực kỳ mỏng; Giun lông ngựa có chiều dài từ vài mm đến 1 mét. Hầu hết giun trưởng thành sống ở nước ngọt, giữa các thảm lá và thảm tảo gần bờ suối, ao hồ. Một số loài sống ở đất ẩm. Ấu trùng giun lông ngựa là ký sinh trùng của tôm càng nước ngọt, côn trùng trên cạn và dưới nước (Hình 32.1 7). Giun lông ngựa trưởng thành không có miệng, ruột của nó bị teo đi rất nhiều và có thể không còn hoạt động nữa. Một số loài chỉ có thể ăn ở dạng ấu trùng, hấp thụ chất dinh dưỡng từ vật chủ qua thành cơ thể. Nhưng các loài khác tiếp tục bong lớp biểu bì và phát triển sau khi chúng rời khỏi vật chủ, cho thấy giun trưởng thành cũng có thể hấp thụ chất dinh dưỡng từ môi trường của chúng. TÓM TẮT 32.3 Priapulids, kinorhynchs và loriciferans là những nhóm sinh vật biển giống giun tương đối nhỏ, ít được biết đến. Tuyến trùng và giun lông ngựa có cơ thể giống giun không phân đốt. Tuyến trùng có lẽ là nhóm động vật phong phú và phổ biến nhất. â€¢Mô tả ít nhất ba cách khác nhau mà tuyến trùng có tác động đáng kể đến con người. Xem trang. 666các nhóm sinh vật biển giống giun ít được biết đến. Tuyến trùng và giun lông ngựa có cơ thể giống giun không phân đốt. Tuyến trùng có lẽ là nhóm động vật phong phú và phổ biến nhất. â€¢Mô tả ít nhất ba cách khác nhau mà tuyến trùng có tác động đáng kể đến con người. Xem trang. 666các nhóm sinh vật biển giống giun ít được biết đến. Tuyến trùng và giun lông ngựa có cơ thể giống giun không phân đốt. Tuyến trùng có lẽ là nhóm động vật phong phú và phổ biến nhất. â€¢Mô tả ít nhất ba cách khác nhau mà tuyến trùng có tác động đáng kể đến con người. Xem trang. 666

32.17 Ấu trùng giun lông ngựa là loài ký sinh Ấu trùng của loài giun lông ngựa này (Paragordius tricuspidatus) có thể điều khiển hành vi của vật chủ. Giun nở khiến dế nhảy xuống nước, tại đây giun chui ra khỏi cơ thể côn trùng để tiếp tục vòng đời khi trưởng thành sống tự do. Con dế sau khi đã mang gánh nặng ký sinh của nó sẽ chết đuối. Tiếp theo chúng ta sẽ chuyển sang các loài động vật không chỉ thống trị nhánh ecdysozoan mà còn tạo thành nhóm động vật đa dạng nhất trên Trái đất. Tại sao động vật chân đốt rất đa dạng? Động vật chân đốt và họ hàng của chúng là động vật ngoài cơ thể có các phần phụ theo cặp. Động vật chân đốt là nhóm động vật đa dạng nhất về số lượng loài (hơn 1,2 triệu loài đã được mô tả và còn nhiều loài khác vẫn chưa được khám phá). Hơn nữa, số lượng động vật chân đốt riêng lẻ còn sống tại một thời điểm được ước tính là khoảng 1018, hay 1 tỷ tỷ. Trong số các loài động vật, chỉ có tuyến trùng được cho là tồn tại với số lượng lớn hơn. Một số đặc điểm chính đã góp phần vào sự thành công của ngành động vật chân đốt. Như chúng ta đã thấy, cơ của chúng được gắn vào bên trong bộ xương ngoài cứng nhắc. Cơ thể của chúng được chia thành từng đốt và mỗi đốt có các cơ vận hành đốt đó và các phần phụ có khớp gắn vào nó (xem Hình 32.4). Các phần phụ có khớp cho phép cử động phức tạp và các phần phụ khác nhau được chuyên biệt hóa cho các chức năng khác nhau. Việc bao bọc cơ thể trong một bộ xương ngoài cứng giúp động vật hỗ trợ khi đi lại dưới nước hoặc trên cạn và mang lại một số biện pháp bảo vệ chống lại kẻ săn mồi. Khả năng chống thấm do chitin cung cấp giúp động vật không bị mất nước trong không khí khô. Bốn nhóm động vật chân đốt chính còn sống ngày nay đều có nhiều loài phong phú: động vật chelicerates (bao gồm cả loài nhện - nhện, bọ cạp, ve và họ hàng của chúng), động vật nhiều chân (động vật nhiều chân và rết), động vật giáp xác (bao gồm tôm, cua và hà), và sáu loài (côn trùng và họ hàng không cánh của chúng). Ba nhóm sau cùng được gọi là hàm dưới. Các phần phụ có khớp nối của động vật chân đốt đã đặt tên cho nhánh này, từ các từ tiếng Hy Lạp arthron, "khớp" và podos, "chân" 32.4 Tại sao động vật chân đốt lại đa dạng? 667 hoặc "chi." Động vật chân đốt tiến hóa từ tổ tiên với các phần phụ đơn giản, không có khớp. Hình dạng chính xác của những tổ tiên đó vẫn chưa được biết, nhưng một số họ hàng động vật chân đốt với cơ thể phân đốt và các phần phụ không có khớp vẫn tồn tại cho đến ngày nay. Trước khi mô tả các loài động vật chân đốt hiện đại, chúng ta sẽ thảo luận về những họ hàng động vật chân đốt đó, cũng như một nhánh ban đầu đã tuyệt chủng nhưng để lại một mẫu hóa thạch quan trọng. Họ hàng của động vật chân đốt có các phần phụ nhiều thịt, không có khớp. Hai nhóm sống có quan hệ gần gũi nhất với động vật chân đốt cung cấp cho chúng ta manh mối về khả năng xuất hiện của các phần phụ của động vật chân đốt tổ tiên. Tardigrades (gấu nước) có chân nhiều thịt, không có khớp và sử dụng các khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng làm bộ xương thủy tĩnh (Hình 32.1 8A). Tardigrades rất nhỏ (0,5-1 .dài 5 mm) và thiếu cả hệ tuần hoàn và cơ quan trao đổi khí. 1.200 loài còn tồn tại được biết đến sống trong cát biển và trên màng nước tạm thời trên thực vật. Khi những lớp màng này khô đi, các loài động vật cũng bị mất nước và co lại thành những vật thể nhỏ hình thùng có thể tồn tại ít nhất một thập kỷ ở (A)

Echiniscus sp. 50 giờ chiều (B) Macroperipatus torquatus 1 cm 32,18 Họ hàng của động vật chân khớp có phần phụ không có khớp (A) Tardigrades ("gấu nước") có thể sinh sôi nảy nở trên bề mặt ẩm ướt của rêu và thực vật cũng như trong các hồ nước tạm thời. (B) Onychophorans ("sâu nhung") có các chân không có khớp và sử dụng khoang cơ thể như một bộ xương thủy tĩnh. Đôi khi chúng được gọi là "hóa thạch sống" có nghĩa là họ là một nhóm cổ xưa đã thay đổi rất ít qua hàng thiên niên kỷ.

668 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh ở trạng thái không hoạt động. Tardigrades đã được tìm thấy với mật độ lên tới 2 triệu con trên một mét vuông rêu. Cho đến khá gần đây, các nhà sinh vật học vẫn tranh luận về việc liệu onychophorans (sâu nhung) có liên quan chặt chẽ hơn với giun đốt hay động vật chân đốt, nhưng bằng chứng phân tử rõ ràng liên kết chúng với loài sau. Thật vậy, với các chân mềm, nhiều thịt, không khớp, có móng vuốt và thân hình thon dài, onychophoran có thể có hình dáng tương tự tổ tiên của động vật chân đốt (Hình 32.1 8B). 180 loài onychophoran sống trong đám lá ở môi trường nhiệt đới ẩm ướt. Chúng có cơ thể mềm mại, phân đoạn được bao phủ bởi lớp biểu bì mỏng, dẻo có chứa chitin. Giống như loài tardigrades, chúng sử dụng các khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng làm bộ xương thủy tĩnh. Sự thụ tinh diễn ra bên trong và những quả trứng lớn, có lòng đỏ được ấp trong cơ thể con cái. Các phần phụ có khớp xuất hiện ở bọ ba thùy. Bọ ba thùy phát triển mạnh ở vùng biển Cambri và Ordovician, nhưng chúng biến mất trong cuộc tuyệt chủng lớn kỷ Permi vào cuối kỷ Paleozoi (251 my a). Bởi vì chúng có bộ xương ngoài nặng dễ bị hóa thạch nên chúng đã để lại nhiều dấu tích về sự tồn tại của mình (Hình 32.19). Khoảng 10.000 loài đã được mô tả. Bọ ba thùy là loài động vật chân đốt sớm nhất được biết đến có các phần phụ có khớp. Sự phân chia cơ thể và các phần phụ của bọ ba thùy tuân theo một kế hoạch tương đối đơn giản, lặp đi lặp lại, nhưng một số phần phụ của chúng đã được sửa đổi để phục vụ các chức năng khác nhau. Sự chuyên môn hóa các phần phụ này là một chủ đề trong quá trình tiến hóa liên tục của động vật chân đốt. Chelicerates có phần miệng nhọn, không nhai. Ở Chelicerates, đầu mang hai cặp phần phụ nhọn được biến đổi để tạo thành phần miệng, gọi là chelicerae, đó là (A) Endeis sp. (B) Limulus polyphemus 32.20 Hai nhóm Chelicerate nhỏ (A) Mặc dù chúng không phải là nhện nhưng thật dễ dàng để thấy nhện biển có tên chung như thế nào. (B) Sự tập hợp sinh sản của cua móng ngựa. Cua móng ngựa, giống như loài onychophoran (xem Hình 32.1 8B), là một ví dụ về "hóa thạch sống." Cheirurus ingricus 32.19 Hóa thạch bọ ba thùy Các phân đoạn tương đối đơn giản, lặp đi lặp lại của loài bọ ba thùy hiện đã tuyệt chủng được minh họa bằng một hóa thạch bọ ba thùy từ các vùng biển nông thuộc kỷ Ordovician, khoảng 450 triệu năm trước. được sử dụng để nắm bắt (chứ không phải nhai) con mồi. Chelicerates thường có sơ đồ cơ thể gồm hai phần, với các phần trước hợp nhất để tạo thành cephalothorax và các phần phía sau hợp nhất để tạo thành bụng. Ở một số nhóm, chẳng hạn như ve và ve, không có sự phân biệt rõ ràng giữa hai bộ phận cơ thể này. Hầu hết các chelicerates đều có bốn cặp chân đi lại. 114.000 loài được mô tả được nhóm thành ba nhánh chính: pycnogonids, cua móng ngựa và nhện. Các pycnogonids, hay nhện biển, tạo thành một nhóm ít được biết đến gồm khoảng 1.000 loài sinh vật biển (Hình 32.20A). Hầu hết đều nhỏ, sải chân dưới 1 cm, nhưng một số loài sống ở vùng biển sâu có sải chân lên tới 60 cm.Một số loài pycnogonids ăn tảo, nhưng hầu hết là loài ăn thịt, ăn nhiều loại động vật không xương sống nhỏ. Chỉ có bốn loài cua móng ngựa còn sống nhưng nhiều loài họ hàng gần được biết đến từ hóa thạch. Cua móng ngựa, loài có rất ít thay đổi về mặt hình thái trong suốt lịch sử lâu dài của chúng, có phần lớn hình móng ngựa bao phủ hầu hết cơ thể. Chúng phổ biến ở vùng nước nông dọc theo bờ biển phía đông của Bắc Mỹ và bờ biển phía nam và phía đông châu Á, nơi chúng nhặt rác và săn mồi ở những loài sống ở đáy.





32.4 Tại sao động vật chân đốt lại đa dạng? 669 (A) Poecilotheria metallica (C) Leiobunum rotundum 32.21 Đa dạng loài nhện (A) Tarantulas bao gồm hàng trăm loài nhện có lông sống trên mặt đất, một số loài trong số đó có thể phát triển bằng kích thước của một chiếc đĩa ăn tối. Vết cắn có nọc độc của chúng tuy gây đau đớn nhưng thường không gây nguy hiểm cho con người. (B) Bọ cạp là loài săn mồi về đêm. (C) Những người thu hoạch, còn được gọi là những người đi nhặt rác, là những người nhặt rác. (D) Ve bao gồm nhiều loài sống tự do cũng như các loài ngoại ký sinh hút máu. động vật. Định kỳ chúng bò vào vùng bãi triều với số lượng lớn để giao phối và đẻ trứng (Hình 3 2.20 B). Loài nhện có nhiều trong môi trường trên cạn. Hầu hết các loài nhện đều có vòng đời đơn giản, trong đó những con trưởng thành thu nhỏ nở ra từ những quả trứng được thụ tinh bên trong và bắt đầu cuộc sống độc lập gần như ngay lập tức. Một số loài nhện giữ lại trứng trong quá trình phát triển và sinh con. Các loài nhện phong phú và phong phú nhất về loài là nhện, bọ cạp, thợ thu hoạch, bọ ve và bọ ve (Hình 32.21). Hơn 60.000 loài ve và bọ ve được mô tả sống trong đất, lá rụng, rêu và địa y, dưới vỏ cây và là ký sinh trùng của thực vật và động vật. Ve là vật trung gian truyền virut khảm lúa mì và lúa mạch đen; chúng gây bệnh ghẻ lở ở vật nuôi và kích ứng da ở người. Nhện, trong đó có khoảng 50.000 loài đã được mô tả, là loài săn mồi quan trọng trên cạn với các chelicerae rỗng, chúng dùng để tiêm nọc độc vào con mồi. Một số có tầm nhìn tuyệt vời cho phép chúng đuổi theo và tóm bắt con mồi. (D) Brevipalpus phoenicis (B) Pseudouroctonus minimus Những loài khác quay những mạng lưới phức tạp làm từ các sợi protein để bẫy con mồi. Các sợi này được tạo ra bởi các phần phụ ở bụng đã được sửa đổi nối với các tuyến bên trong tiết ra các protein, chúng sẽ đông cứng lại khi tiếp xúc với không khí. Mạng của các nhóm nhện khác nhau rất đa dạng và sự biến đổi này cho phép nhện đặt bẫy ở nhiều môi trường khác nhau cho nhiều loại con mồi khác nhau. Hàm dưới và râu đặc trưng cho các nhóm động vật chân đốt còn lại Ba nhóm động vật chân đốt còn lại - myriapod, giáp xác và hexapod - có phần miệng là hàm dưới, chứ không phải là chelicerae, vì vậy chúng được gọi chung là hàm dưới. Hàm dưới có thể được sử dụng để nhai cũng như để cắn và giữ thức ăn. Một đặc điểm khác biệt của xương hàm dưới là sự hiện diện của các râu cảm giác trên đầu. MYRIAPODS Các loài myriapod bao gồm rết, động vật nhiều chân và họ hàng gần của chúng. Rết và động vật nhiều chân có một cái đầu hình dáng đẹp mang đặc điểm của hàm dưới và râu của hàm dưới. Đặc điểm nổi bật của chúng là thân cây dài, linh hoạt, chia nhiều đốt và có nhiều đôi chân. Rết, có một đôi chân trên mỗi đoạn (Hình 32.22A), săn côn trùng và các động vật nhỏ khác. TRONG



670 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh 32.22 Myriapod (A) Rết có các phần phụ được biến đổi có chức năng như những chiếc răng nanh độc để bắt con mồi đang hoạt động. Chúng có một đôi chân trên mỗi đốt. (B) Cuốn chiếu là loài ăn xác thối và ăn thực vật; chúng có hàm và chân nhỏ hơn rết và chúng có hai cặp chân trên mỗi đốt. cuốn chiếu, hai đốt liền kề nhau được hợp nhất sao cho mỗi đốt hợp nhất có hai cặp chân (Hình

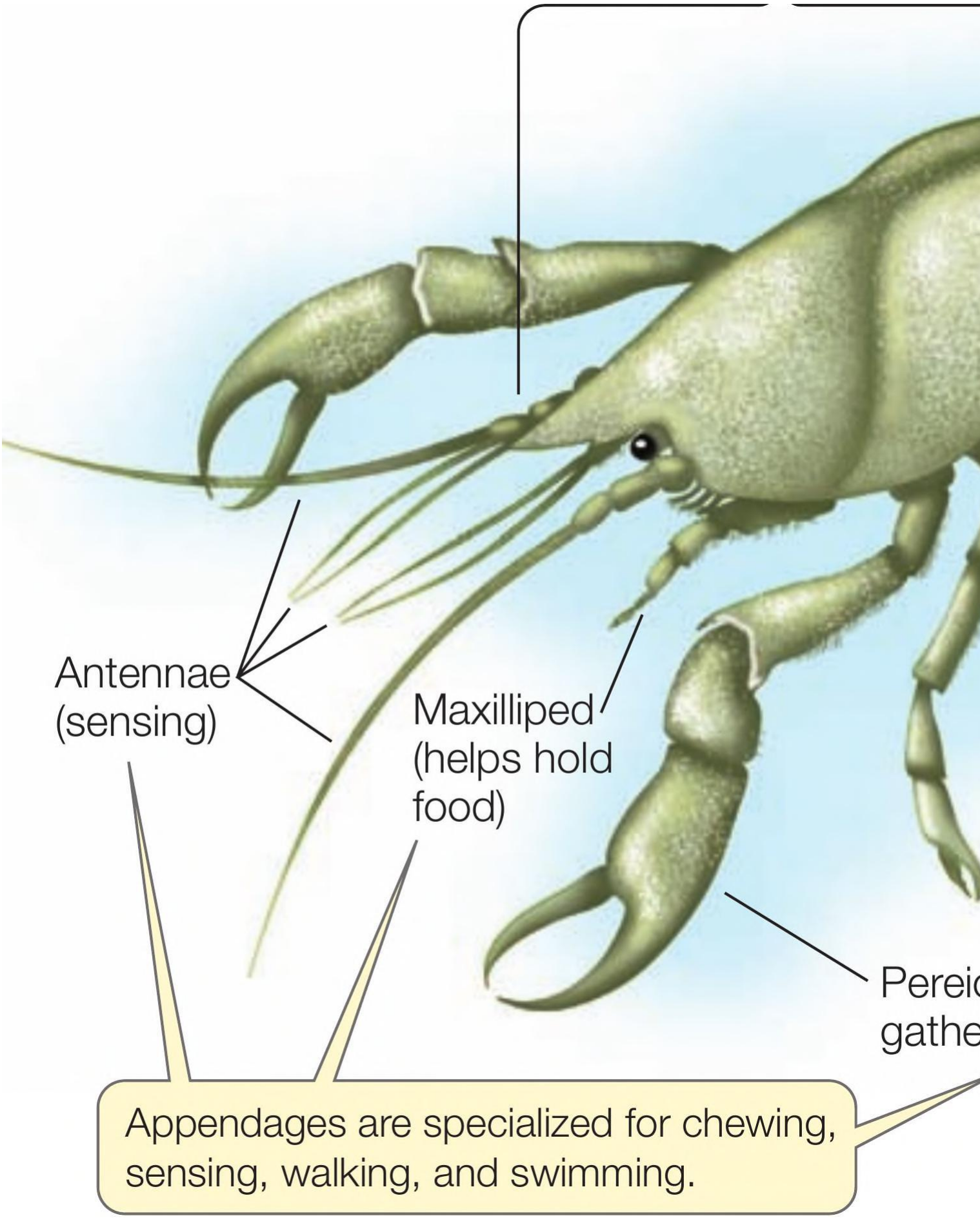
32.22B). Millipedes nhặt rác và ăn thực vật. Hơn 3.000 loài rết và 9.000 loài cuốn chiếu đã được mô tả; nhiều loài khác có lẽ vẫn chưa được biết đến. Mặc dù hầu hết các loài myriapod đều dài chưa đến vài cm nhưng một số loài nhiệt đới lại có kích thước gấp 10 lần. Giáp xác Động vật giáp xác là loài động vật chân khớp chiếm ưu thế ở biển ngày nay và chúng cũng phổ biến ở nước ngọt và một số môi trường trên cạn. Các loài giáp xác quen thuộc nhất là tôm, tôm hùm, tôm càng và cua (tất cả các loài giáp xác; Hình 32.23A) và bọ xít lợn (đậu chân; Hình 32.23B). Các nhóm giàu loài khác bao gồm các loài giáp xác, giáp xác, chân cành (Hình 32.23C) và chân chèo (Hình 32.23D), tất cả đều được tìm thấy trong môi trường nước ngọt và biển. Hàu là loài giáp xác bất thường không có cuống khi trưởng thành (Hình 32.23E). Hàu trưởng thành trông giống động vật thân mềm hơn là các loài giáp xác khác, nhưng theo nhà động vật học Louis Agassiz (A) Scolopendra hardwicki (B) Sigmoria trimaculata (E) Lepas pectinata (A) Randallia ornata (C) Triops longicaudatus 32.23 Sự đa dạng của loài giáp xác (A) Loài decapod này giáp xác là loài cua cát tím còn được gọi là “cua cầu”; dựa trên hình dạng cơ thể của nó. (B) Con bọ thuốc này, một loài côn trùng sống trên cạn, có thể cuộn thành một quả bóng chặt khi bị đe dọa. (C) Loài tôm nòng nọc này, một loài giáp xác, thường sống ở các hồ theo mùa ở Tây Nam Hoa Kỳ. (D) Loài giáp xác nhỏ này ở ao nước ngọt đang ấp trứng. (E) Hàu cổ ngỗng bám vào chất nền bằng thân cơ bắp của chúng và kiếm ăn bằng cách nhô ra và rút lại các phần phụ kiếm ăn của chúng. (B) Armadillidium Vulgare (D) Copepoid Cyclopoid



(A) *Randallia ornata*

Mai bao phủ đầu và ngực A Bụng A 32.24 Sơ đồ cơ thể giáp xác Cơ thể của động vật giáp xác được chia thành ba vùng: đầu, ngực và bụng. Mỗi vùng cơ thể đều có các phần phụ chuyên biệt. Một lớp mai giống như vỏ sò bao phủ đầu và ngực. đã nhận xét cách đây hơn một thế kỷ, hàu "chẳng khác gì một con vật nhỏ giống con tôm, đứng lộn đầu trong một ngôi nhà bằng đá vôi và đá thức ăn vào miệng". Tới Media Clip 32.7 Barnacles Feeding Lifel 0e.com/mc32.7 Hầu hết trong số 67.000 loài giáp xác được mô tả có cơ thể được chia thành ba vùng: đầu, ngực và bụng (Hình 32.24). Các phần của đầu được hợp nhất với nhau và đầu mang năm cặp phần phụ. Mỗi đoạn ngực và bụng thường mang một cặp phần phụ. Các phần phụ trên các bộ phận khác nhau của cơ thể được chuyên môn hóa cho các chức năng khác nhau, chẳng hạn như trao đổi khí, nhai, bắt thức ăn, cảm giác, đi lại và bơi lội. Ở nhiều loài, một nếp gấp của bộ xương ngoài, tức mai, kéo dài về phía lưng và ngang từ đầu để che phủ và bảo vệ một số đoạn khác. Trứng được thụ tinh của hầu hết các loài giáp xác được gắn vào bên ngoài cơ thể con cái, nơi chúng tồn tại trong suốt quá trình phát triển ban đầu (xem Hình 32.23D). Khi mới nở, con non của một số loài được thả ra dưới dạng ấu trùng; những loài khác được thả ra khi còn non có hình dạng tương tự như con trưởng thành. Vẫn còn những loài khác thả trứng xuống nước hoặc gắn chúng vào một vật thể trong môi trường. Hơn một nửa số loài được mô tả là côn trùng. Trong kỷ

Devon, hơn 400 triệu năm trước, một số loài bắt buộc đã xâm chiếm môi trường trên cạn. Trong số một số nhóm (bao gồm một số loài giáp xác chân đều và giáp xác) đã xâm chiếm thành công vùng đất này, ngày nay không có nhóm nào nổi bật hơn loài sáu chân sáu chân, bao gồm côn trùng và họ hàng không cánh của chúng. 32.4 Tại sao động vật chân đốt lại đa dạng? 671 Họ hàng không cánh của côn trùng – bọ đuôi bật, đuôi cứng hai nhánh và proturans – có lẽ là những dạng sống giống nhất với tổ tiên côn trùng (Hình 32.25). Những con sáu chân này có vòng đời đơn giản: chúng nở ra từ trứng khi trưởng thành thu nhỏ. Chúng khác với côn trùng ở chỗ có phần miệng bên trong. Bọ đuôi bật có thể cực kỳ phong phú (lên tới 200.000 con trên m2) trong đất, lá rụng và trên thảm thực vật và là loài sáu chân có nhiều nhất trên thế giới xét về số lượng cá thể (trái ngược với số lượng loài). Như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này, hơn 1 triệu trong số 1,8 triệu loài sống được mô tả trên Trái đất là côn trùng. Giống như động vật giáp xác, côn trùng có cơ thể gồm 3 phần: đầu, ngực và bụng. Chúng có một cặp râu duy nhất trên đầu và ba đôi chân gắn vào ngực. Ở hầu hết các nhóm côn trùng, ngực cũng có hai đôi cánh. Không giống như các loài động vật chân đốt khác,côn trùng không có phần phụ phát triển từ phần bụng của chúng (Hình 32.26). Côn trùng được phân biệt với bọ đuôi bật và các loài sáu chân khác nhờ phần miệng bên ngoài và râu chứa cơ quan thụ cảm nhạy cảm với chuyển động được gọi là cơ quan Johnston. Ngoài ra, côn trùng còn có một cơ chế bắt nguồn để trao đổi khí trong không khí: một hệ thống các túi khí và kênh hình ống gọi là khí quản (khí quản đơn) kéo dài từ các lỗ bên ngoài gọi là lỗ thở vào trong các mô khắp cơ thể (xem Hình 49.4). Bảng 32.2 liệt kê các nhóm côn trùng chính. Hai nhóm - cá đuôi gai nhảy và cá bạc - không có cánh và có vòng đời đơn giản, giống như cá đuôi bật và các loài sáu chi không côn trùng khác. Các nhóm còn lại đều là côn trùng pterygote. Pterygote có hai cặp cánh, ngoại trừ một số nhóm trong đó một hoặc cả hai cặp cánh đã bị mất lần thứ hai. Những nhóm không cánh thứ cấp này bao gồm rận và bọ chét ký sinh, một số loài bọ cánh cứng và các cá thể thợ của nhiều loài kiến. Những con mộng du mới nở trông không giống con trưởng thành; chúng trải qua những thay đổi đáng kể ở mỗi lần lột xác. Giai đoạn chưa trưởng thành của côn trùng giữa các lần lột xác được gọi là giai đoạn instars. Một thay đổi đáng kể là Tomocerus nhỏ l\H 0,5 mm 32,25 Các loài sáu chi không cánh, chẳng hạn như loài đuôi bật này, có vòng đời đơn giản. Chúng nở ra trông giống như những con trưởng thành thu nhỏ, sau đó lớn lên bằng cách lột xác liên tiếp ở lớp biểu bì.


Antennae
(sensing)
Maxilliped
(helps hold
food)
Perei
gathe
Appendages are specialized for chewing, sensing, walking, and swimming.

672 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh Râu Râu Bụng Buồng trứng Não â– Thùng đựng tinh dịch j Ruột Tiêu hóa bụng . 'Buồng trứng | dây thần kinh manh tràng 32.26 Sơ đồ cơ thể côn trùng Giống như động vật giáp xác, cơ thể côn trùng được chia thành ba vùng: đầu, ngực và bụng. Tuy nhiên, ở côn trùng, ngực có ba đôi chân và ở hầu hết các nhóm có hai đôi cánh. Không giống như các loài động vật chân đốt khác, côn trùng không có phần phụ phát triển từ phần bụng của chúng. xảy ra giữa giai đoạn phát triển này với giai đoạn phát triển khác được gọi là biến thái. Nếu sự thay đổi giữa các giai đoạn diễn ra từ từ thì côn trùng được coi là biến thái không hoàn toàn. Nếu sự thay đổi giữa ít nhất một số giai đoạn là đáng kể thì côn trùng được cho là đã biến thái hoàn toàn. Ở nhiều loài côn trùng biến thái hoàn toàn, các giai đoạn khác nhau được chuyên biệt hóa cho các chức năng khác nhau và sử dụng các nguồn thức ăn khác nhau. Ở nhiều loài, ấu trùng chuyên về kiếm ăn và phát triển, trong khi con trưởng thành chuyên về sinh sản và phát tán. Đi tới Media Clip 32.8 Biến thái hoàn toàn Lifel 0e.com/mc32.8 Con trưởng thành của hầu hết các loài côn trùng bay đều có hai đôi cánh dạng màng cứng gắn vào ngực. Tuy nhiên, ruồi thật có một đôi cánh và một cặp chất ổn định gọi là dây buộc. Ở loài bọ có cánh, một cặp cánh - cánh trước - tạo thành những lớp vỏ cánh nặng và cứng. Hai nhóm mộng du và chuồn chuồn (Hình 32.27A), không thể gập cánh vào cơ thể. Đây là tình trạng tổ tiên của côn trùng pterygote, phù du và chuồn chuồn không có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau. Các thành viên của cả hai nhóm đều có ấu trùng thủy sinh ăn thịt hoặc ăn cỏ biến thành con trưởng thành biết bay sau khi bò lên khỏi mặt nước. Chuồn chuồn (và họ hàng của chúng là chuồn chuồn kim) là những kẻ săn mồi tích cực khi trưởng thành. Ngược lại, phù du trưởng thành thiếu đường tiêu hóa chức năng. Phù du chỉ sống khoảng một ngày, đủ lâu để giao phối và đẻ trứng. Tất cả các loài côn trùng pterygote khác - loài neopterans - có thể thu đôi cánh của chúng ra khỏi đường đi khi hạ cánh và bò vào các kẽ hở cũng như những nơi chật hẹp khác. Một số nhóm neopteran trải qua quá trình biến thái không hoàn toàn, do đó số con non của những loài côn trùng này là đủ. Nhóm côn trùng chính9 Nhóm Số lượng gần đúng của các loài còn sống được mô tả Cá đuôi gai nhảy (Archaeognatha) 515 Cá bạc (Thysanura) 560 CÔN TRÙNG PTERYGOTE (CÁNH) (PTERYGOTA) Ruồi phù du (Ephemeroptera) 3.250 Chuồn chuồn và chuồn kim (Odonata) 5.900 Neopterans (Neoptera)b Ice-crawlers (Grylloblattodea) 35 Gladiators (Mantophasmatodea) 15 Stonefly (Plecoptera) 3.750 Webspinners (Embioptera) 465 Thiên thần côn trùng (Zoraptera) 40 Earwigs (Dermaptera) 2.000 Châu chấu và dế (Orthoptera) 24.000 Côn trùng dính (Phasmida) 3.000 Gián (Blattodea) 4.650 Mối (Isoptera) 2.700 Bọ ngựa (Mantodea) 2.400 Rận sách và chấy vỏ cây (Psocoptera) 5.750 Bọ trĩ (Thysanoptera) 6.000 Chấy (Phthiraptera) 5.100 Bọ thật, ve sầu, rệp ds, rầy (Hemiptera) 104,000 Neopterans chuyển hóa toàn phần (Holometabola)c Kiến, ong, ong bắp cày (Hymenoptera) 117.000 Bọ cánh cứng (Coleoptera) 388.000 Strepsipterans (Strepsiptera) 610 Lacewings, kiến sư tử và bọ ngựa (Neuroptera) 5.900 Dobsonfly, alderfly và Fishfly (Megaloptera) 350 Rắn ruồi (Raphidoptera) 250 Bọ cạp (Mecoptera) 760 Bọ chét (Siphonaptera) 2.100 Ruồi thật (Diptera) 155.000 Bọ cạp (Trichoptera) 14.300 Bướm và bướm đêm (Lepidoptera) 158.000 aHọ hàng sáu chân của côn trùng bao gồm bọ đuôi bật (Collembola; 3.000 spp.), loài đuôi cứng hai ngạnh (Diplura; 600 spp.) và proturans (Protura; 10 spp.). Tất cả đều không có cánh và có phần miệng bên trong. b Côn trùng Neopteran có thể thu đôi cánh của chúng lại gần cơ thể. Côn trùng chuyển hóa chất là những loài neopterans trải qua quá trình biến thái hoàn toàn.

32.4 Tại sao động vật chân đốt lại đa dạng? 673 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Có bao nhiêu loài côn trùng tồn tại trên trái đất? Giấy tờ gốc Erwin, T. L. 1988. Tán rừng nhiệt đới: Trung tâm của sự đa dạng sinh học, In E. O. Wilson, ed., Đa dạng sinh học, 123-129. Nhà xuất bản Học viện Quốc gia, Washington, D.C., Erwin, T. L. 1997. Đa dạng sinh học ở mức tối đa: Bọ cánh cứng rừng nhiệt đới. Trong M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson, và E. O. Wilson, biên tập, Đa dạng sinh học II, 27-40. Joseph Henry Press, Washington, D.C. Phân tích dữ liệu Dữ liệu trong bảng được nhà côn trùng học Terry Erwin sử dụng để ước tính sự đa dạng chưa được mô tả của côn trùng. Xem lại thiết kế thí nghiệm của Erwin trong câu chuyện mở đầu chương này. Sau đó sử dụng dữ liệu của Erwin để trả lời các câu hỏi. CÂU HỎI 1 Từ số liệu trong bảng, hãy ước tính số lượng loài côn trùng trên một ha rừng Panama trung bình. Giả sử rằng dữ liệu về bọ cánh cứng trên L. seemannii là đại diện cho các loài cây khác và tất cả các loài bọ cánh cứng không phải là vật chủ cụ thể đều được thu thập trong mẫu ban đầu. Hãy nhớ tính tổng ước tính của bạn về số lượng (a) loài bọ cánh cứng đặc trưng cho vật chủ trong tán rừng; (b) các loài bọ cánh cứng không có ký chủ cụ thể trong tán rừng; (c) các loài bọ cánh cứng

trên nền rừng; và (d) các loài côn trùng trừ bọ cánh cứng. CÂU HỎI 2 Có khoảng 50.000 loài cây rừng nhiệt đới. Giả sử rằng dữ liệu về bọ cánh cứng trên L seemannii là đại diện cho các loài cây nhiệt đới khác và tính toán số lượng bọ cánh cứng ký chủ cụ thể được tìm thấy trên những cây này. Ước tính có thêm khoảng 1 triệu loài bọ cánh cứng không đặc hiệu trên các loài cây khác nhau (bao gồm cả những loài ở vùng ôn đới). Ước tính số lượng loài bọ cánh cứng sống trên mặt đất dựa vào tỷ lệ phần trăm được sử dụng ở Câu hỏi 1. Bây giờ hãy sử dụng thông tin này để ước tính số lượng loài côn trùng trên Trái đất, dựa trên tỷ lệ bọ cánh cứng trong số tất cả các loài côn trùng. Số lượng loài bọ cánh cứng ước tính 1.200 loài được thu thập từ cây Luehea seemannii Số lượng loài bọ cánh cứng cụ thể ước tính trong 163 mẫu này Số loài cây trên mỗi ha của 70 rừng Panama Phần trăm loài bọ cánh cứng sống trong tán cây 75% (ngược lại với các loài sống trên mặt đất) Tỷ lệ bọ cánh cứng trong số tất cả các loài côn trùng 40% Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU tương tự như ở dạng trưởng thành để có thể nhận biết được. Các ví dụ bao gồm châu chấu (Hình 32.27B), gián, bọ ngựa, côn trùng dính, mối, ruồi đá, sâu tai, bọ trĩ, bọ thật (Hình 32.27C), rệp, ve sầu và rầy. Những nhóm này có được hệ thống cơ quan trưởng thành, chẳng hạn như cánh và mắt kép, dần dần qua một số giai đoạn non. Hơn 80 phần trăm tất cả các loài côn trùng thuộc về một phân nhóm của neopterans được gọi là côn trùng chuyển hóa toàn thể (xem Bảng 32.2), trải qua quá trình biến thái hoàn toàn (Hình 32.27D). Nhiều loài bọ cánh cứng chiếm gần một nửa nhóm này (Hình 32.27E).Cũng bao gồm các loài chim cánh ren và họ hàng của chúng; đom đóm; bướm đêm (Hình 32.27F); đom đóm; ruồi thật (Hình 32.27G); và ong, ong bắp cày và kiến, một số loài thể hiện các hành vi xã hội độc đáo và có tính chuyên môn cao (Hình 32.27H). Dữ liệu phân tử cho thấy côn trùng bắt đầu đa dạng hóa khoảng 450 triệu năm trước, khoảng thời gian xuất hiện của những loài thực vật đầu tiên trên cạn. Những con sáu chân đầu tiên này tiến hóa trong môi trường trên cạn không có bất kỳ sinh vật tương tự nào khác, điều này một phần tạo nên thành công vượt trội của chúng. Nhưng sự thành công của loài côn trùng còn nhờ vào đôi cánh của chúng. Côn trùng Pterygote là loài động vật đầu tiên trong lịch sử tiến hóa đạt được khả năng bay. Các gen tương đồng kiểm soát sự phát triển của cánh côn trùng và các phần phụ của giáp xác, cho thấy cánh côn trùng đã tiến hóa từ một nhánh lưng của một chi giống giáp xác (Hình 32.28). Nhánh chi sau của động vật giáp xác được dùng để trao đổi khí. Do đó, cánh côn trùng có lẽ đã tiến hóa từ một cấu trúc giống mang có chức năng trao đổi khí. Chuyến bay đã mở ra nhiều lối sống mới và cơ hội kiếm ăn mà chỉ côn trùng mới có thể khai thác, chẳng hạn như sự thụ phấn (và đồng tiến hóa với) thực vật có hoa. Chuyến bay gần như chắc chắn là một trong những lý do tạo ra số lượng đáng chú ý của cả các loài côn trùng và từng loài côn trùng, cũng như sự thành công tiến hóa vô song của chúng. TÓM TẮT Tất cả các loài động vật chân đốt đều có cơ thể phân đốt. Các cơ ở mỗi đoạn vận hành đoạn đó và các phần phụ gắn liền với nó. Các phần phụ chuyên biệt, có khớp nối cho phép các kiểu di chuyển phức tạp, bao gồm cả khả năng bay ở côn trùng. Với chuyến bay, côn trùng đã tận dụng các cơ hội kiếm ăn và lối sống mới, góp phần vào sự thành công tiến hóa vô song của nhóm này. â€¢ Những đặc điểm nào đã góp phần đưa động vật chân đốt trở thành một trong những loài động vật phong phú nhất trên Trái đất, cả về số lượng loài và số lượng cá thể? Xem trang. 667 – Hãy mô tả sự khác biệt giữa biến thái không hoàn toàn và biến thái hoàn toàn. Xem trang 671-672 Tổng quan về sự tiến hóa của Protostome Các protostomes bao gồm một số lượng đáng kinh ngạc các dạng cơ thể và lối sống khác nhau. Các khía cạnh sau đây của quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh đã góp phần tạo nên sự đa dạng to lớn này: • Sự tiến hóa về phân chia cho phép một số nhóm động vật nguyên sinh có thể di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập với nhau. Các loài trong một số nhóm dần dần phát triển khả năng di chuyển nhanh chóng trên và xuyên qua chất nền, qua nước và qua không khí.điều này một phần tạo nên thành công vượt trội của họ. Nhưng sự thành công của loài côn trùng còn nhờ vào đôi cánh của chúng. Côn trùng Pterygote là loài động vật đầu tiên trong lịch sử tiến hóa đạt được khả năng bay. Các gen tương đồng kiểm soát sự phát triển của cánh côn trùng và các phần phụ của giáp xác, cho thấy cánh côn trùng đã tiến hóa từ một nhánh lưng của một chi giống giáp xác (Hình 32.28). Nhánh chi sau của động vật giáp xác được dùng để trao đổi khí. Do đó, cánh côn trùng có lẽ đã tiến hóa từ một cấu trúc giống mang có chức năng trao đổi khí. Chuyến bay đã mở ra nhiều lối sống mới và cơ hội kiếm ăn mà chỉ côn trùng mới có thể khai thác, chẳng hạn như sự thụ phấn (và đồng tiến hóa với) thực vật có hoa. Chuyến bay gần như chắc chắn là một trong những lý do tạo ra số lượng đáng chú ý của cả các loài côn trùng và từng loài côn trùng, cũng như sự thành công tiến hóa vô song của chúng. TÓM TẮT Tất cả các loài động vật chân đốt đều có cơ thể phân đốt. Các cơ ở mỗi đoạn vận hành đoạn

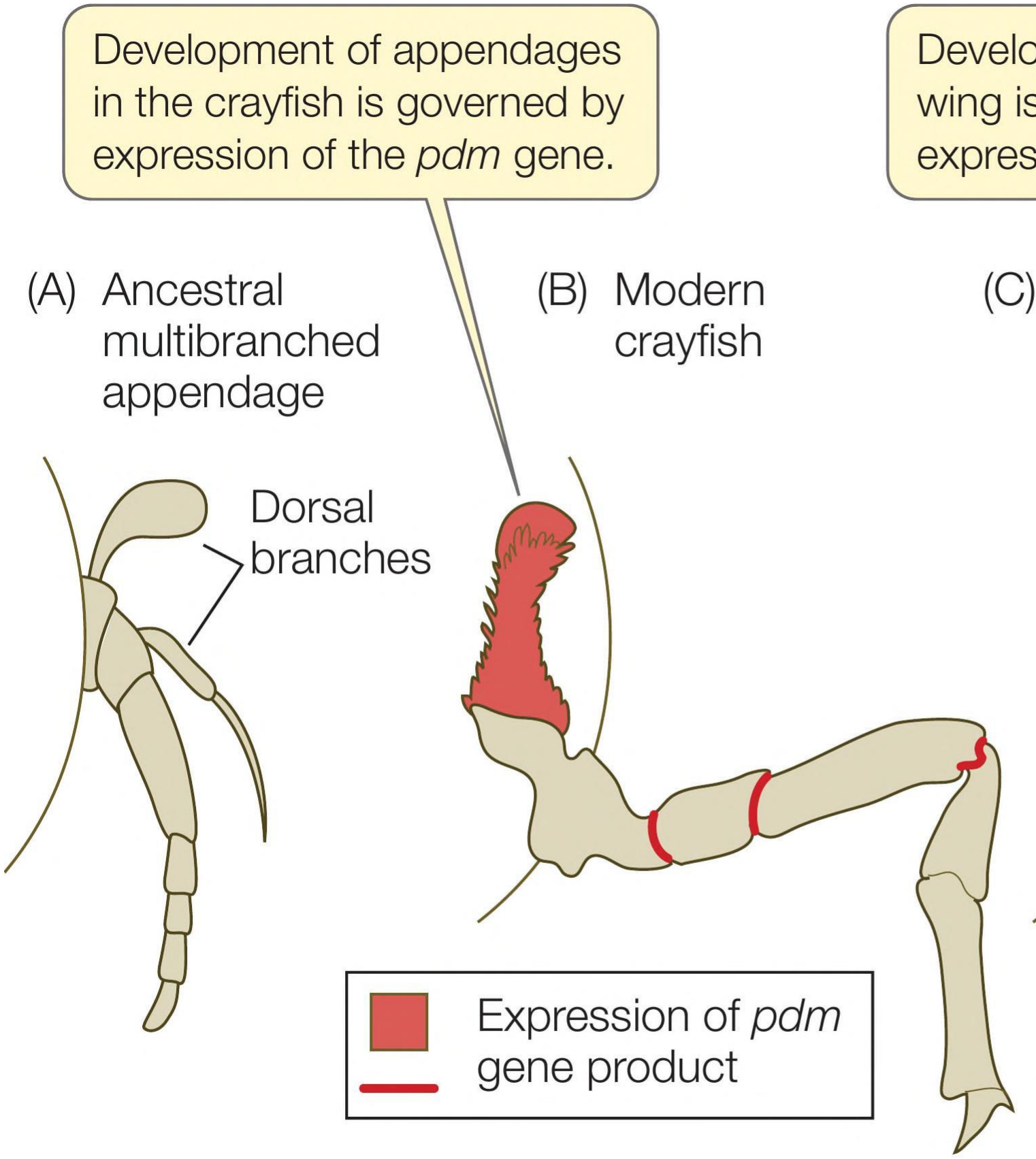
đó và các phần phụ gắn liền với nó. Các phần phụ chuyên biệt, có khớp nối cho phép các kiểu di chuyển phức tạp, bao gồm cả khả năng bay ở côn trùng. Với chuyến bay, côn trùng đã tận dụng các cơ hội kiếm ăn và lối sống mới, góp phần vào sự thành công tiến hóa vô song của nhóm này. â€¢ Những đặc điểm nào đã góp phần đưa động vật chân đốt trở thành một trong những loài động vật phong phú nhất trên Trái đất, cả về số lượng loài và số lượng cá thể? Xem trang. 667 – Hãy mô tả sự khác biệt giữa biến thái không hoàn toàn và biến thái hoàn toàn. Xem trang 671-672 Tổng quan về sự tiến hóa của Protostome Các protostomes bao gồm một số lượng đáng kinh ngạc các dạng cơ thể và lối sống khác nhau. Các khía cạnh sau đây của quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh đã góp phần tạo nên sự đa dạng to lớn này: • Sự tiến hóa về phân chia cho phép một số nhóm động vật nguyên sinh có thể di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập với nhau. Các loài trong một số nhóm dần dần phát triển khả năng di chuyển nhanh chóng trên và xuyên qua chất nền, qua nước và qua không khí.điều này một phần tạo nên thành công vượt trội của họ. Nhưng sự thành công của loài côn trùng còn nhờ vào đôi cánh của chúng. Côn trùng Pterygote là loài động vật đầu tiên trong lịch sử tiến hóa đạt được khả năng bay. Các gen tương đồng kiểm soát sự phát triển của cánh côn trùng và các phần phụ của giáp xác, cho thấy cánh côn trùng đã tiến hóa từ một nhánh lưng của một chi giống giáp xác (Hình 32.28). Nhánh chi sau của động vật giáp xác được dùng để trao đổi khí. Do đó, cánh côn trùng có lẽ đã tiến hóa từ một cấu trúc giống mang có chức năng trao đổi khí. Chuyến bay đã mở ra nhiều lối sống mới và cơ hội kiếm ăn mà chỉ côn trùng mới có thể khai thác, chẳng hạn như sự thụ phấn (và đồng tiến hóa với) thực vật có hoa. Chuyến bay gần như chắc chắn là một trong những lý do tạo ra số lượng đáng chú ý của cả các loài côn trùng và từng loài côn trùng, cũng như sự thành công tiến hóa vô song của chúng. TÓM TẮT Tất cả các loài động vật chân đốt đều có cơ thể phân đốt. Các cơ ở mỗi đoạn vận hành đoạn đó và các phần phụ gắn liền với nó. Các phần phụ chuyên biệt, có khớp nối cho phép các kiểu di chuyển phức tạp, bao gồm cả khả năng bay ở côn trùng. Với chuyến bay, côn trùng đã tận dụng các cơ hội kiếm ăn và lối sống mới, góp phần vào sự thành công tiến hóa vô song của nhóm này. â€¢ Những đặc điểm nào đã góp phần đưa động vật chân đốt trở thành một trong những loài động vật phong phú nhất trên Trái đất, cả về số lượng loài và số lượng cá thể? Xem trang. 667 – Hãy mô tả sự khác biệt giữa biến thái không hoàn toàn và biến thái hoàn toàn. Xem trang 671-672 Tổng quan về sự tiến hóa của Protostome Các protostomes bao gồm một số lượng đáng kinh ngạc các dạng cơ thể và lối sống khác nhau. Các khía cạnh sau đây của quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh đã góp phần tạo nên sự đa dạng to lớn này: • Sự tiến hóa về phân chia cho phép một số nhóm động vật nguyên sinh có thể di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập với nhau. Các loài trong một số nhóm dần dần phát triển khả năng di chuyển nhanh chóng trên và xuyên qua chất nền, qua nước và qua không khí.Các phần phụ chuyên biệt, có khớp nối cho phép các kiểu di chuyển phức tạp, bao gồm cả khả năng bay ở côn trùng. Với chuyến bay, côn trùng đã tận dụng các cơ hội kiếm ăn và lối sống mới, góp phần vào sự thành công tiến hóa vô song của nhóm này. â€¢ Những đặc điểm nào đã góp phần đưa động vật chân đốt trở thành một trong những loài động vật phong phú nhất trên Trái đất, cả về số lượng loài và số lượng cá thể? Xem trang. 667 – Hãy mô tả sự khác biệt giữa biến thái không hoàn toàn và biến thái hoàn toàn. Xem trang 671-672 Tổng quan về sự tiến hóa của Protostome Các protostomes bao gồm một số lượng đáng kinh ngạc các dạng cơ thể và lối sống khác nhau. Các khía cạnh sau đây của quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh đã góp phần tạo nên sự đa dạng to lớn này: • Sự tiến hóa về phân chia cho phép một số nhóm động vật nguyên sinh có thể di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập với nhau. Các loài trong một số nhóm dần dần phát triển khả năng di chuyển nhanh chóng trên và xuyên qua chất nền, qua nước và qua không khí.Các phần phụ chuyên biệt, có khớp nối cho phép các kiểu di chuyển phức tạp, bao gồm cả khả năng bay ở côn trùng. Với chuyến bay, côn trùng đã tận dụng các cơ hội kiếm ăn và lối sống mới, góp phần vào sự thành công tiến hóa vô song của nhóm này. â€¢ Những đặc điểm nào đã góp phần đưa động vật chân đốt trở thành một trong những loài động vật phong phú nhất trên Trái đất, cả về số lượng loài và số lượng cá thể? Xem trang. 667 – Hãy mô tả sự khác biệt giữa biến thái không hoàn toàn và biến thái hoàn toàn. Xem trang 671-672 Tổng quan về sự tiến hóa của Protostome Các protostomes bao gồm một số lượng đáng kinh ngạc các dạng cơ thể và lối sống khác nhau. Các khía cạnh sau đây của quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh đã góp phần tạo nên sự đa dạng to lớn này: • Sự tiến hóa về phân chia cho phép một số nhóm động vật nguyên sinh có thể di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập với nhau. Các loài trong một số

nhóm dần dần phát triển khả năng di chuyển nhanh chóng trên và xuyên qua chất nền, qua nước và qua không khí.

674 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh (A) Libellula quadrimaculata (B) Phymateus morbillosus (C) coquerelia ventralis (D) Limnephilus sp. (ấu trùng) (E) Eupholus magnificus (F) Argema mittrei (G) Lucilia caesar (H) Polistes nympha 32.27 Pterygotes đa dạng (A) Không giống như hầu hết các loài côn trùng bay, chuồn chuồn không thể gập cánh qua lưng. (B) Côn trùng orthopteran như châu chấu có biến thái không hoàn toàn: chúng trải qua nhiều lần lột xác, nhưng giai đoạn non giống với những con trưởng thành nhỏ (biến thái không hoàn toàn). (C) Các loài bọ cánh cứng như loài bọ khiên Madagascan này được gọi là "đúng" lỗi. (D-H) Côn trùng chuyển hóa toàn thể trải qua quá trình biến thái hoàn toàn. (D) Một ấu trùng ruồi caddisfly (phải) chui ra từ vỏ nhộng tối màu của nó. (E) Bọ cánh cứng (Coleoptera) là nhóm côn trùng lớn nhất; những loài bọ cánh cứng như loài mọt New Guinea này chiếm hơn một nửa số loài chuyển hóa hoàn toàn. (F) Bướm và bướm đêm là loài cánh vẩy, có các giai đoạn biến thái hoàn toàn quen thuộc với nhiều người (xem Hình 31 .9). (G) Đom đóm nằm trong số những loài "thật sự" ruồi, loài Dipterans. Đom đóm trưởng thành ăn phấn hoa hoặc mật hoa, nhưng đẻ trứng trên xác thối, nơi ấu trùng ăn. (H) Những con ong giấy này là loài màng trinh, một nhóm trong đó hầu hết các thành viên đều thể hiện các hành vi xã hội. • Các vòng đời phức tạp với những thay đổi đáng kể về hình thức giữa giai đoạn này và giai đoạn khác cho phép các cá thể ở các giai đoạn khác nhau chuyên môn hóa vào các nguồn tài nguyên khác nhau. â € ¢ Chủ nghĩa ký sinh đã phát triển nhiều lần và nhiều nhóm động vật nguyên sinh ký sinh trên thực vật và động vật. â€¢ Sự phát triển của cơ cấu kiếm ăn đa dạng cho phép động vật nguyên sinh chuyên về nhiều nguồn thực phẩm khác nhau. Sự chuyên môn hóa về nguồn thực phẩm chắc chắn đã góp phần vào việc cách ly sinh sản và đa dạng hóa hơn nữa. Sự săn mồi là áp lực chọn lọc chủ yếu tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của các lớp phủ cứng bên ngoài cơ thể (bộ xương ngoài và

từ một phần phụ của tổ tiên tương tự như động vật giáp xác hiện đại. (A) Sơ đồ chi của động vật chân đốt nhiều nhánh, tổ tiên. Nhánh lưng trên cùng có thể được sử dụng để trao đổi khí. (B, C) Gen pdm, một gen Hox, được biểu hiện khắp nhánh chi lưng và chân đi của chi ngực của tôm càng (B) và ở cánh và chân của Drosophila (C). vỏ). Những lớp phủ như vậy tiến hóa độc lập ở nhiều nhóm lophotrochozoan và ecdysozoan. Ngoài việc bảo vệ, những lớp phủ này còn trở thành yếu tố then chốt trong việc phát triển các hệ thống vận động mới. “Sự vận động tốt hơn cho phép con mồi thoát khỏi kẻ săn mồi, nhưng cũng cho phép kẻ săn mồi truy đuổi con mồi hiệu quả hơn. Do đó, quá trình tiến hóa của động vật đã và đang tiếp tục là một cuộc "chạy đua vũ trang" phức tạp; giữa kẻ săn mồi và con mồi. BgEE Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 32.1 Tổng quan về Protostomes Lifel 0e.com/at32. 1 Tại sao động vật chân đốt rất đa dạng? 675 Nhiều xu hướng tiến hóa chính giữa các động vật nguyên sinh được chia sẻ bởi động vật miệng thứ sinh, bao gồm động vật có dây sống, nhóm mà con người thuộc về. Chúng ta chuyển sang động vật miệng thứ sinh trong chương tiếp theo. Nhóm động vật nguyên sinh nào được cho là chứa nhiều loài chưa được khám phá nhất? TRẢ LỜI Có lẽ dễ dàng hơn khi liệt kê các nhóm động vật nguyên sinh đã được kiểm kê gần như đầy đủ các loài còn sống hơn là liệt kê tất cả các nhóm mà nhiều loài mới vẫn chưa được mô tả. Trong số các loài côn trùng, nhóm được nghiên cứu nhiều nhất xét về loài là loài bướm, được thu thập và nghiên cứu rộng rãi. Tuy nhiên, vẫn còn nhiều loài thuộc bộ cánh vẩy khác (chẳng hạn như bướm đêm) vẫn chưa được khám phá. Hầu hết các nhóm côn trùng chính khác đều chứa nhiều loài chưa được mô tả. Tỷ lệ phát hiện và mô tả loài mới vẫn ở mức cao đối với hầu hết các nhóm động vật nguyên sinh chính khác. Đứng thứ hai sau côn trùng, và thậm chí có thể cạnh tranh với các loài côn trùng về sự đa dạng chưa được khám phá, là tuyến trùng. Mặc dù sự đa dạng của tuyến trùng được biết đến chỉ bằng khoảng 1/40 mức độ đa dạng của côn trùng đã biết (về số lượng loài được mô tả), việc phân loại tuyến trùng ít được nghiên cứu hơn nhiều so với côn trùng. Một số nhà sinh vật học cho rằng có khả năng có loài tuyến trùng ký sinh đặc trưng cho hầu hết các loài sinh vật đa bào khác. Nếu vậy thì số lượng loài tuyến trùng có thể bằng số lượng thực vật, nấm và các động vật khác cộng lại. Hầu hết các nhóm động vật nguyên sinh đa dạng khác cũng chứa nhiều loài chưa được phát hiện, dựa trên tỷ lệ mô tả loài mới. Đặc biệt, giun dẹp (đặc biệt là sán ký sinh và sán dây), giun đốt biển, động vật thân mềm, động vật giáp xác, myriapod và chelicerates đều chứa một số lượng lớn các loài chưa được mô tả. Protostome là gì? ™ Protostomes

("miệng trước") là động vật đối xứng hai bên với não trước bao quanh lối vào đường tiêu hóa và hệ thần kinh bụng.Phôi phôi của động vật nguyên sinh phát triển thành miệng. â€¢ Có hai nhánh động vật nguyên sinh chính là lophotrochozoans và ecdysozoans. Ôn lại Hình 32.1, Bảng 32.1, HOẠT ĐỘNG 32.1, 32.2, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 32.1 â€¢ Lophotrochozoans có nhiều dạng cơ thể khác nhau. Trong nhóm này, lophophores (cơ quan phức hợp thu thập thức ăn và trao đổi khí), ấu trùng trochophore sống tự do và sự phân chia xoắn ốc đã tiến hóa. Một số đặc điểm này sau đó đã bị mất ở một số dòng dõi (hoặc tiến hóa hội tụ). â€¢ Ecdysozoans có lớp vỏ bọc trên cơ thể được gọi là lớp biểu bì, chúng phải lột xác để phát triển. Một số loài sinh vật ngoài da có lớp biểu bì tương đối mỏng. Những loài khác, đặc biệt là động vật chân đốt, có lớp biểu bì cứng được gia cố bằng chitin có chức năng như một bộ xương ngoài. Ôn lại Hình 32.4 CHƯƠNG TÓM TẮT â€¢ Giun mũi tên có thể có quan hệ gần gũi nhất với lophotrochozoans, hoặc chúng có thể là nhóm chị em của tất cả các động vật nguyên sinh khác. Xem lại Hình 32.5 Đặc điểm phân biệt các nhóm Lophotrochozoan chính? â € ¢ Lophotrochozoans bao gồm từ động vật có ruột mù và không có hệ thống vận chuyển bên trong đến động vật có đường tiêu hóa hoàn chỉnh và hệ thống vận chuyển bên trong phức tạp. Ôn lại Hình 32.6 â€¢ Hầu hết các loài bryozoans và entoprocts sống thành từng tập đoàn được hình thành thông qua sinh sản vô tính. Các cá thể của cả hai nhóm kiếm ăn bằng cách sử dụng lophophore. ™ Giun dẹp, luân trùng, dạ dày và họ hàng gần của chúng tạo thành một nhóm lophotrochozoans có lông chuyển có cấu trúc đa dạng. Xem lại Hình 32.7 â€¢ Giun ruy băng ăn bằng vòi dài và nhô ra. Xem lại Hình 32.8 tiếp theovà họ hàng gần của chúng tạo thành một nhóm lophotrochozoan có lông chuyển có cấu trúc đa dạng. Xem lại Hình 32.7 â€¢ Giun ruy băng ăn bằng vòi dài và nhô ra. Xem lại Hình 32.8 tiếp theovà họ hàng gần của chúng tạo thành một nhóm lophotrochozoan có lông chuyển có cấu trúc đa dạng. Xem lại Hình 32.7 â€¢ Giun ruy băng ăn bằng vòi dài và nhô ra. Xem lại Hình 32.8 tiếp theo



32.28 The Origin of Insect Wings?

Insect w

676 CHƯƠNG 32 Động vật nguyên sinh â€¢ Động vật tay cuộn có vỏ và phoronid giống giun sử dụng cơ quan sinh dục để kiếm ăn; lophophore này có thể đã tiến hóa độc lập với lophophore ở bryozoans và entoprocts. Ôn lại Hình 32.9, 32.10 â€¢ Giun đốt là nhóm giun đốt đa dạng sống ở môi trường trên cạn và dưới nước ẩm ướt. Ôn lại Hình 32.11 â€¢ Động vật thân mềm trải qua một quá trình tiến hóa mạnh mẽ dựa trên sơ đồ cơ thể bao gồm ba thành phần chính: bàn chân, lớp áo và khối nội tạng. Bốn nhánh thân mềm sống chính - chiton, hai mảnh vỏ, dạ dày và động vật chân đầu - chứng minh sự đa dạng đã phát triển từ sơ đồ cơ thể ba phần này. Xem lại Hình 32.13 Đặc điểm nào giúp phân biệt các nhóm Ecdysozoi chính? • Các thành viên của một số nhóm sinh vật biển giống giun nghèo loài – priapulids, kinorhynchs và loriciferans – có lớp biểu bì mỏng. ™ Tuyến trùng có lớp biểu bì dày, nhiều lớp. Tuyến trùng là một trong những nhóm động vật phong phú nhất và phân bố phổ biến nhất. Ôn lại Hình 32.16 â€¢ Giun lông ngựa cực kỳ mỏng; nhiều loài là nội ký sinh dưới dạng ấu trùng. Tại sao động vật chân đốt rất đa dạng? â € ¢ Một nhánh sinh vật chính, động vật chân đốt, đã phát triển các phần phụ có khớp nối, có nhiều chức năng đa dạng. Nói chung, động vật chân đốt là động vật chiếm ưu thế trên Trái đất về số lượng loài được mô tả và là một trong những loài có số lượng cá thể phong phú nhất. “Việc bao bọc bên trong một bộ xương ngoài cứng nhắc giúp động vật chân đốt hỗ trợ cho việc đi lại cũng như một số biện pháp bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi. Khả năng chống thấm do chitin cung cấp giúp động vật chân đốt không bị mất nước trong không khí khô. • Các phần phụ có khớp cho phép thực hiện các kiểu chuyển động phức tạp. Mỗi đoạn động vật chân đốt có các cơ gắn vào bên trong bộ xương ngoài vận hành đoạn đó và các phần phụ gắn liền với nó. â€¢ Onychophorans và tardigrades là họ hàng của động vật chân đốt có các phần phụ đơn giản, không có khớp. Bọ ba thùy, loài động vật chân đốt đầu tiên được biết có các phần phụ có khớp, đã biến mất trong đợt tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi. ™ Chelicerates có cơ thể gồm hai phần và phần miệng nhọn để tóm lấy con mồi; hầu hết các chelicerates đều có bốn cặp chân đi lại. • Hàm dưới và râu là những từ đồng nghĩa của hàm dưới, bao gồm nhiều chân, động vật giáp xác và sáu chân. Cơ thể của động vật nhiều chân có hai vùng: đầu có hàm dưới và râu, thân có nhiều đốt và mang nhiều đôi chân. â € ¢ Động vật giáp xác có cơ thể phân đốt được chia thành ba vùng - đầu, ngực và bụng - với các bộ phận phụ chuyên biệt, khác nhau ở mỗi vùng. Ôn lại Hình 32.24 â€¢ Hexapod – côn trùng và họ hàng của chúng – là động vật chân đốt chiếm ưu thế trên cạn. Chúng có ba vùng cơ thể giống như động vật giáp xác, nhưng không có phần phụ nào hình thành ở phần bụng. Ôn lại Hình 32.26, Bảng 32.2 â€¢ Đôi cánh và khả năng bay được tiến hóa đầu tiên ở loài côn trùng mộng du, cho phép chúng khai thác lối sống mới.Xem lại Hình 32.28 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is32 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Điều nào sau đây không phải là một phần của sơ đồ cơ thể của động vật thân mềm? Một. Lớp phủ b. Chân c. Radula d. Khối lượng nội tạng e. Các phần phụ có khớp 2. Lớp vỏ ngoài của động vật sinh dục a. luôn cứng nhắc và cứng nhắc. b. luôn mỏng và dẻo. c. cứng và cứng ở ấu trùng nhưng mỏng ở con trưởng thành. d. từ rất mỏng đến cứng và cứng, tùy thuộc vào loài. đ. phát triển trong suốt cuộc đời để phù hợp với cơ thể đang phát triển. 3. Những nhóm nào là họ hàng của động vật chân khớp có chân không có khớp? Một. Bọ ba thùy và onychophoran b. Onychophorans và tardigrades c. Bọ ba thùy và gấu nước d. Onychophorans và chelicerates e. Tardigrades và chelicerates 4. Sơ đồ cơ thể của côn trùng bao gồm ba vùng nào sau đây? Một. Đầu, bụng và khí quản b. Đầu, bụng và đầu ngực c. Đầu ngực, bụng và khí quản d. Đầu, ngực, bụng e. Bụng, khí quản và lớp áo 5. Những loài côn trùng có hình dáng giống với con trưởng thành để có thể nhận biết được được cho là có a. instars. b. sự phát triển tân sinh. c. tăng tốc phát triển. d. biến thái không hoàn toàn. đ. biến thái hoàn toàn. 6. Các yếu tố có thể góp phần vào sự thành công tiến hóa đáng chú ý của côn trùng bao gồm a. việc thiếu bất kỳ sinh vật tương tự nào khác trong môi trường trên cạn do côn trùng xâm chiếm. b. khả năng bay. c. biến thái hoàn toàn. d. một cơ chế mới để cung cấp oxy đến các mô bên trong của chúng. đ. Tất cả những điều trênviệc thiếu bất kỳ sinh vật tương tự nào khác trong môi trường trên cạn do côn trùng xâm chiếm. b. khả năng bay. c. biến thái hoàn toàn. d. một cơ chế mới để cung cấp oxy đến các mô bên trong của chúng. đ. Tất cả những điều trênviệc thiếu bất kỳ sinh vật tương tự nào khác trong môi trường trên cạn do côn trùng xâm chiếm. b. khả năng bay. c. biến thái hoàn toàn. d. một cơ chế mới để cung cấp oxy đến các mô bên trong của chúng. đ. Tất cả những điều trên

Tóm Tắt Chương 677 HIỂU & ÁP DỤNG 7. Sự phân đoạn hoặc đã xuất hiện nhiều lần trong quá trình tiến hóa của động vật, hoặc xuất hiện sớm trong quá trình tiến hóa của động vật và sau đó bị mất đi nhiều lần. Việc

phân khúc mang lại những lợi ích gì? Với những lợi thế này, tại sao một số động vật có thể mất đi khả năng phân chia của chúng? 8. Những điểm mới lạ về cấu trúc chủ yếu hiếm khi xuất hiện trong quá trình tiến hóa. Bạn nghĩ đặc điểm nào của động vật nguyên sinh là những điểm mới lạ trong quá trình tiến hóa? Đặc điểm nào trong số này có thể đã dẫn đến các bức xạ tiến hóa lớn? 9. Có nhiều loài côn trùng được mô tả và đặt tên hơn tất cả các loài khác trên Trái đất cộng lại. Tuy nhiên, chỉ có một số rất ít loài côn trùng sống trong môi trường biển và những loài này bị giới hạn ở vùng bãi triều hoặc bề mặt đại dương. Những yếu tố nào có thể đã góp phần khiến côn trùng? thiếu thành công trong các đại dương? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Trong bài tập Làm việc với dữ liệu ở trang 673, bạn được yêu cầu đưa ra nhiều giả định để ước tính số lượng loài côn trùng trên Trái đất. Bạn có nghĩ những giả định này là hợp lý? Tại sao hoặc tại sao không? Bạn có tranh luận về một loạt giả định khác không? Bạn nghĩ những thay đổi trong giả định này sẽ ảnh hưởng đến tính toán của bạn như thế nào? Bạn có thể nghĩ ra cách nào để kiểm tra những giả định này không? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Động vật miệng thứ hai CHƯƠNG 32.1 Động vật miệng thứ hai là gì? 33.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt động vật da gai, động vật có dây sống và họ hàng của chúng? 33.3 Những tính năng mới nào được phát triển trong Hợp âm? 33.4 Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất liền như thế nào? 33.5 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? TẠI SAO ẾCH SẼ nuốt con của mình? Điều đó nghe có vẻ không phải là một kỹ năng nuôi dạy con cái tốt, nhưng loài ếch ấp dạ dày cái đã tuyệt chủng ở Australia. Trong hình thức mang thai độc đáo này, trứng nở và nòng nọc phát triển trong môi trường được bảo vệ trong dạ dày mẹ. con cái mang nòng nọc đi khắp nơi trên lưng hoặc thậm chí trong túi ấp đặc biệt. Con đực cũng thường cung cấp sự chăm sóc của cha mẹ. Con đực của nhiều loài ếch bảo vệ khối trứng hoặc mang con non, đôi khi theo những cách khác thường. Ví dụ, ở loài ếch Darwin ở Nam Mỹ, nòng nọc phát triển trong túi thanh âm của con đực. Sự chăm sóc của cha mẹ có thể mở rộng ra ngoài việc bảo vệ việc nuôi dưỡng con non. Một số loài ếch độc ở vùng nhiệt đới châu Mỹ mang từng con nòng nọc của chúng đến một trong nhiều vũng nước nhỏ tích tụ trong những cây dứa dại mọc trên cây. Sau đó, con cái quay trở lại từng "ao" bromeliad; và đẻ những quả trứng không được thụ tinh làm thức ăn cho một con nòng nọc đang phát triển ở đó. Ếch và các động vật có xương sống khác tạo thành một trong những nhóm động vật miệng thứ sinh chính. Động vật miệng thứ sinh được các nhà sinh vật học đặc biệt quan tâm không chỉ vì hành vi thường phức tạp, tầm quan trọng của chúng trong nhiều hệ sinh thái và việc sử dụng rộng rãi chúng làm mô hình trong sinh học phát triển và di truyền học, mà bởi vì chúng ta là động vật miệng thứ sinh. Ếch Úc đã tắt hệ thống tiêu hóa để ấp nòng nọc trong bụng. Chiến lược này cung cấp cho nòng nọc một nơi trú ẩn an toàn khỏi những kẻ săn mồi, khiến chúng có nhiều khả năng sống sót sau quá trình biến thái. Đó là trường hợp ít nhất cho đến khi ếch ấp dạ dày bị tuyệt chủng vào đầu những năm 1980, sau khi con người đưa nấm gây bệnh vào phạm vi bản địa của chúng. Không phải tất cả ếch trưởng thành đều tham gia vào việc nuôi con non. Ví dụ, ễnh ương cái đẻ hàng nghìn quả trứng mỗi năm và không có sự chăm sóc của cha mẹ nào cho con cái của chúng. Trứng được thụ tinh bởi ếch đực và để chúng tự phát triển. Trứng nở thành nòng nọc, rồi biến thành những con ếch nhỏ - nếu chúng không bị động vật ăn thịt dưới nước ăn thịt trước. Trong số hàng chục nghìn con nòng nọc mà một con ếch ễnh ương trưởng thành sinh ra trong đời, trung bình chỉ có hai con ếch con sống sót để sinh sản. Trong số các loài ếch khác, những hành vi phức tạp liên quan đến sự chăm sóc của cha mẹ đã thay đổi những tỷ lệ lâu dài này. Thay vì sinh ra số lượng lớn con cái, mỗi con có cơ hội sống sót tối thiểu, một số loài ếch đầu tư nhiều năng lượng hơn vào từng con non và chăm sóc con non khi chúng lớn lên. Chiến lược này làm tăng cơ hội cho bất kỳ con cái nào sống sót và sinh sản - nhưng nó cũng có nghĩa là có thể tạo ra ít con cái hơn rất nhiều.Ếch' chiến lược chăm sóc cha mẹ bao gồm nhiều hành vi ngoài việc ấp trứng trong dạ dày. Con cái của nhiều loài bảo vệ trứng của chúng cho đến khi chúng nở. Dòng chảy khác có sự phát triển của các hành vi phức tạp ảnh hưởng đến sự đa dạng hóa của một số nhóm động vật miệng thứ sinh chính? Xem câu trả lời ở trang 705.



33.1 Một miệng thứ hai là gì? 679 Tổ tiên chung (đối xứng hai bên, có khe hầu) Đối xứng xuyên tâm khi trưởng thành, tấm bên trong bị vôi hóa, mất khe hầu. Ấu trùng có lông và Da gai Hemichordates Dây sống, dây thần kinh rỗng lưng, đuôi sau hậu môn Cột sống não lớn, bụng tim sọ trước, Động vật có xương sống 33.1 Phát sinh loài của động vật miệng thứ sinh Ba nhóm chính của động vật miệng thứ sinh là động vật da gai, động vật có dây sống và động vật có dây sống, bao gồm các lưỡi mác, động vật có vỏ và động vật có xương

sống. Động vật da gai và động vật có xương sống chứa hầu hết các loài được mô tả. Đi tới Hoạt động 33.1 Phylogeny Phylogeny Lifel 0e.com/ac33. 1 Deuterostome là gì? Bạn có thể ngạc nhiên khi biết rằng cả bạn và nhím biển đều là động vật miệng thứ sinh. Sao biển trưởng thành, nhím biển và hải sâm - những loài da gai quen thuộc nhất - trông rất khác so với động vật có xương sống trưởng thành (cá, ếch, thằn lằn, chim và động vật có vú) đến mức khó có thể tin rằng tất cả những loài động vật này đều có quan hệ gần gũi với nhau. có liên quan. Bằng chứng cho thấy tất cả các động vật miệng thứ sinh có chung một tổ tiên chung không có chung với các động vật nguyên sinh bao gồm các mô hình phát triển ban đầu và phân tích phát sinh gen về trình tự gen, các yếu tố không rõ ràng ở dạng động vật trưởng thành. Các động vật miệng thứ sinh có chung các mô hình phát triển ban đầu Trong lịch sử, các động vật miệng thứ sinh được phân biệt bằng ba mô hình phát triển ban đầu: “Sự phân chia theo hướng xuyên tâm” Sự phát triển của phôi bào vào hậu môn và sự hình thành miệng ở đầu đối diện của phôi với phôi bào (mô hình). tạo nên tên gọi cho động vật miệng thứ sinh) Sự phát triển của một khoang bụng từ các túi trung bì nảy ra từ khoang của dạ dày chứ không phải bằng cách phân tách trung bì, như xảy ra ở các động vật nguyên sinh. Tuy nhiên, những khác biệt này không phải là bằng chứng mạnh mẽ nhất cho đơn ngành của động vật miệng thứ sinh. Sự phân tách xuyên tâm không chỉ dành riêng cho động vật miệng thứ sinh, và như đã lưu ý trong Phần 31.1, hiện nay nó được cho là tình trạng tổ tiên của tất cả các loài song bào. Trên thực tế, một số nhóm ngày nay được gọi là động vật nguyên sinh từng được cho là động vật miệng thứ sinh vì mô hình phát triển của chúng tương tự như mô hình phát triển của động vật da gai và hợp âm. Sự phát triển của phôi bào thành hậu môn đặc trưng cho động vật miệng thứ hai, nhưng nó có thể là tình trạng tổ tiên của động vật song bào chứ không phải là một đặc điểm phái sinh của động vật miệng thứ hai. Ngày nay, sự hỗ trợ mạnh mẽ nhất cho mối quan hệ tiến hóa chung của động vật miệng thứ sinh đến từ các phân tích phát sinh loài về trình tự DNA của nhiều gen khác nhau. Có ba động vật miệng thứ sinh chính. Tất cả các động vật miệng thứ hai đều là động vật tam bội, cùng loài (xem Hình 31. 5C). Các yếu tố xương, nếu có, là ở bên trong chứ không phải ở bên ngoài. Một số loài có cơ thể phân đốt, nhưng các phân đoạn ít rõ ràng hơn so với các đốt đốt và động vật chân đốt. Mặc dù có ít loài động vật miệng thứ sinh hơn nhiều so với động vật miệng nguyên sinh (xem Bảng 31.1),chúng tôi có mối quan tâm đặc biệt đến động vật miệng thứ sinh vì chúng tôi là thành viên của nhánh đó. Động vật miệng thứ sinh cũng được quan tâm vì chúng bao gồm nhiều loài động vật lớn có ảnh hưởng mạnh mẽ đến đặc điểm của hệ sinh thái. Nhiều loài động vật miệng thứ sinh đã được nghiên cứu chuyên sâu trong mọi lĩnh vực sinh học. Những hành vi phức tạp, chẳng hạn như hành vi nuôi dạy con cái được mô tả ở phần mở đầu của chương này, được phát triển đặc biệt tốt ở một số động vật miệng thứ sinh. Các nhóm chính của động vật miệng thứ sinh sống bao gồm ba nhánh riêng biệt (Hình 33.1): â€¢ Động vật da gai: sao biển (sao biển), nhím biển và họ hàng của chúng â€¢ Hemichordates: sâu trứng và pterbranchs â€¢ Hợp âm: mực biển, lancelets Ngoài ra, một số phân tích bộ gen gần đây cho thấy rằng hai nhóm ít được biết đến là xenoturbellid và acoel cũng có thể là động vật miệng thứ sinh. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 33.1 Tổng quan về Deuterostomes Lifel 0e.com/at33. 1 Hóa thạch làm sáng tỏ tổ tiên của động vật miệng thứ sinh Các nhà khoa học đang tìm hiểu nhiều về tổ tiên của động vật miệng thứ sinh hiện đại từ những hóa thạch được phát hiện gần đây trong những tảng đá 520 triệu năm tuổi ở Trung Quốc. Một số động vật miệng thứ sinh đầu tiên này có bộ xương tương tự như động vật da gai nhưng không giống như động vật da gai trưởng thành hiện đại, chúng có sự đối xứng hai bên và hầu họng có các khe để nước chảy qua. Một nhóm động vật miệng thứ sinh sớm khác, động vật vân nano, được phát hiện ở tỉnh Vân Nam, Trung Quốc. Các hóa thạch được bảo quản tốt cho thấy các loài động vật có miệng lớn, sáu cặp mang ngoài và phần thân sau phân đốt có lớp biểu bì nhẹ (Hình 33.2). Đặc điểm của những động vật hóa thạch này, cùng vớiđược phát hiện ở tỉnh Vân Nam, Trung Quốc. Các hóa thạch được bảo quản tốt cho thấy các loài động vật có miệng lớn, sáu cặp mang ngoài và phần thân sau phân đốt có lớp biểu bì nhẹ (Hình 33.2). Đặc điểm của những động vật hóa thạch này, cùng vớiđược phát hiện ở tỉnh Vân Nam, Trung Quốc. Các hóa thạch được bảo quản tốt cho thấy các loài động vật có miệng lớn, sáu cặp mang ngoài và phần thân sau phân đốt có lớp biểu bì nhẹ (Hình 33.2). Đặc điểm của những động vật hóa thạch này, cùng với

680 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ sinh Yunnanozoon lividum Miệng Thực quản Mang ngoài Các đoạn 33.2 Động vật miệng thứ sinh tổ tiên có mang ngoài Các động vật vân vân đã tuyệt chủng có thể là động vật miệng thứ sinh tổ tiên. Hóa thạch này có niên đại từ kỷ Cambri, cho thấy sáu cặp mang ngoài và phần thân

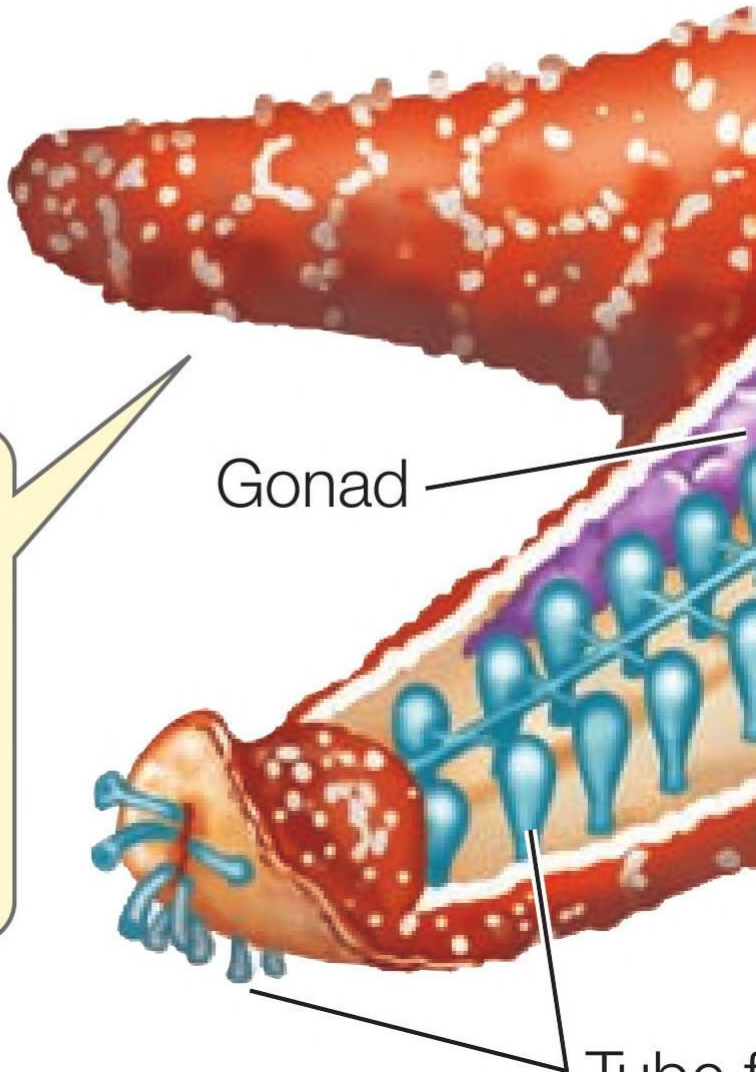
sau phân đốt đặc trưng cho loài động vật này. những phát hiện từ các phân tích phát sinh loài của các loài sống, cho thấy rằng động vật miệng thứ hai sớm nhất là các động vật phân đoạn, đối xứng hai bên với các khe hầu. Các dạng trưởng thành của động vật da gai sống với tính đối xứng độc đáo của chúng (trong đó các bộ phận cơ thể được sắp xếp dọc theo năm trục xuyên tâm) tiến hóa muộn hơn nhiều. Các động vật miệng thứ sinh khác vẫn giữ được tính đối xứng hai bên của tổ tiên. Ba nhánh chính của động vật miệng thứ sinh là động vật da gai, động vật có dây sống và động vật có dây sống. Tổ tiên chung của các nhóm này được hỗ trợ bởi những điểm tương đồng về phát triển ban đầu và bởi các phân tích phát sinh gen của trình tự DNA. “Tại sao sự phân tách xuyên tâm không còn được coi là bằng chứng cho sự đơn ngành của động vật miệng thứ hai? Xem trang. 679 – Động vật miệng thứ sinh sớm nhất có ba đặc điểm chung nào? Xem trang 679-680. Chúng ta sẽ bắt đầu cuộc khảo sát về động vật miệng thứ sinh với động vật da gai và động vật có dây sống, những họ hàng xa nhất của chúng ta trong nhánh đó. RECAP 33.1 Những đặc điểm nào giúp phân biệt động vật da gai, động vật có dây sống và họ hàng của chúng? Khoảng 13.000 loài da gai thuộc 23 nhóm chính đã được mô tả từ di tích hóa thạch của chúng. Chúng có lẽ chỉ là một phần nhỏ trong số các loài da gai đã từng sống. Chỉ có 6 trong số 23 nhóm chính được biết đến từ hóa thạch là những loài còn tồn tại đến ngày nay; nhiều nhánh đã bị mất trong các đợt tuyệt chủng hàng loạt định kỳ xảy ra trong suốt lịch sử Trái đất. Gần như tất cả 7.500 loài da gai còn tồn tại đều sống trong môi trường biển. Có ít loài động vật có dây sống còn sống hơn rất nhiều (khoảng 120 loài đã được biết đến). Động vật da gai và động vật có dây sống (cùng được gọi là động vật cấp cứu) có ấu trùng có lông chuyển đối xứng hai bên (Hình 3 3. 3 A). Hemichordate trưởng thành cũng đối xứng hai bên. Tuy nhiên, động vật da gai trải qua một sự thay đổi căn bản về hình dạng khi chúng phát triển thành con trưởng thành (Hình 33.3 B), thay đổi từ ấu trùng đối xứng hai bên thành con trưởng thành có đối xứng năm góc (đối xứng theo năm hoặc bội số của năm). Là điển hình của động vật có đối xứng xuyên tâm, động vật da gai không có đầu và chúng di chuyển chậm và đều theo nhiều hướng. Thay vì có cấu trúc cơ thể trước-sau (đầu-đuôi) và lưng-bụng (bụng sau), hầu hết động vật da gai đều có một bên miệng chứa miệng và một bên đối diện chứa hậu môn. Các phân tích bộ gen gần đây cho thấy hai nhóm sinh vật biển thân mềm, nhỏ, có số lượng giảm cao, xenoturbellids và acoel, là nhóm chị em của xe cứu thương.Hai loài xenoturbellids được biết đến là những sinh vật giống giun dài tới 4 cm ăn hoặc ký sinh động vật thân mềm ở phía bắc Đại Tây Dương. Chúng có sơ đồ cơ thể rất đơn giản, hầu như không có hệ thống cơ quan rõ ràng. Các acoels chủ yếu có kích thước nhỏ (<2 mm) cũng là những sinh vật giống giun có mức độ khử cao, sống dưới dạng sinh vật phù du, giữa các hạt trầm tích hoặc trên các sinh vật khác như san hô (Hình 33.4). Chúng là một trong những loài động vật song sinh đơn giản nhất, không có ruột, hệ tuần hoàn, hệ hô hấp, tuyến sinh dục hoặc hệ bài tiết. Chúng kiếm ăn bằng cách hình thành một không bào xung quanh những đồ ăn nhỏ. Chúng là loài lưỡng tính và giao tử của chúng lấp đầy cơ thể giữa lớp biểu bì và không bào tiêu hóa. Có khoảng 400 loài acoels được biết đến. Da gai có đặc điểm riêng â– â– mm â– â– u ||U< đặc điểm cấu trúc T Hemichordates | Ngoài sự đối xứng năm trục, động vật da gai trưởng thành còn có hai đặc điểm cấu trúc độc đáo. Một là hệ thống các tấm bên trong bị vôi hóa được bao phủ bởi các lớp da mỏng và một số cơ. Các tấm vôi hóa của hầu hết các loài động vật da gai đều dày và chúng hợp nhất bên trong toàn bộ cơ thể, tạo thành một bộ xương bên trong. Đặc điểm độc đáo khác của nhóm này là hệ thống mạch nước, một mạng lưới các kênh chứa đầy nước dẫn đến phần mở rộng gọi là chân ống (xem Hình 33. 3B). Hệ thống này có chức năng trao đổi khí, vận động và cho ăn. Nước biển xâm nhập vào hệ thống thông qua cấu trúc đục lỗ gọi là madreporite. Một ống bị vôi hóa dẫn từ madreporite đến ống nhẫn bao quanh thực quản (ống dẫn từ miệng đến dạ dày). Các ống xuyên tâm phân nhánh từ ống vòng, kéo dài qua các cánh tay (ở những loài có cánh tay) và nối với các chân ống. Những đổi mới về cấu trúc này đã được sửa đổi theo nhiều cách, tạo ra một loạt các loài động vật rất khác nhau. Các thành viên của một nhánh da gai chính còn tồn tại, loài huệ biển (hoa loa kèn biển và sao lông vũ), cách đây 300 đến 500 triệu năm có số lượng loài phong phú hơn và phong phú hơn so với ngày nay. Có khoảng 80 loài hoa loa kèn biển còn sống được mô tả, hầu hết trong số đó làMột là hệ thống các tấm bên trong bị vôi hóa được bao phủ bởi các lớp da mỏng và một số cơ. Các tấm vôi hóa của hầu hết các loài động vật da gai đều dày và chúng hợp nhất bên trong toàn bộ cơ thể, tạo thành một bộ xương bên trong. Đặc điểm độc đáo khác của nhóm này là hệ thống mạch nước, một mạng lưới các kênh chứa đầy nước dẫn đến phần mở rộng gọi là chân ống (xem Hình 33. 3B). Hệ thống này có chức năng trao đổi khí, vận động và cho ăn. Nước biển xâm nhập vào hệ thống thông qua cấu trúc đục lỗ gọi là madreporite. Một ống bị vôi hóa dẫn từ madreporite đến ống

nhẫn bao quanh thực quản (ống dẫn từ miệng đến dạ dày). Các ống xuyên tâm phân nhánh từ ống vòng, kéo dài qua các cánh tay (ở những loài có cánh tay) và nối với các chân ống. Những đổi mới về cấu trúc này đã được sửa đổi theo nhiều cách, tạo ra một loạt các loài động vật rất khác nhau. Các thành viên của một nhánh da gai chính còn tồn tại, loài huệ biển (hoa loa kèn biển và sao lông vũ), cách đây 300 đến 500 triệu năm có số lượng loài phong phú hơn và phong phú hơn so với ngày nay. Có khoảng 80 loài hoa loa kèn biển còn sống được mô tả, hầu hết trong số đó làMột là hệ thống các tấm bên trong bị vôi hóa được bao phủ bởi các lớp da mỏng và một số cơ. Các tấm vôi hóa của hầu hết các loài động vật da gai đều dày và chúng hợp nhất bên trong toàn bộ cơ thể, tạo thành một bộ xương bên trong. Đặc điểm độc đáo khác của nhóm này là hệ thống mạch nước, một mạng lưới các kênh chứa đầy nước dẫn đến phần mở rộng gọi là chân ống (xem Hình 33. 3B). Hệ thống này có chức năng trao đổi khí, vận động và cho ăn. Nước biển xâm nhập vào hệ thống thông qua cấu trúc đục lỗ gọi là madreporite. Một ống bị vôi hóa dẫn từ madreporite đến ống nhẫn bao quanh thực quản (ống dẫn từ miệng đến dạ dày). Các ống xuyên tâm phân nhánh từ ống vòng, kéo dài qua các cánh tay (ở những loài có cánh tay) và nối với các chân ống. Những đổi mới về cấu trúc này đã được sửa đổi theo nhiều cách, tạo ra một loạt các loài động vật rất khác nhau. Các thành viên của một nhánh da gai chính còn tồn tại, loài huệ biển (hoa loa kèn biển và sao lông vũ), cách đây 300 đến 500 triệu năm có số lượng loài phong phú hơn và phong phú hơn so với ngày nay. Có khoảng 80 loài hoa loa kèn biển còn sống được mô tả, hầu hết trong số đó là

33.2 Đặc điểm nào giúp phân biệt động vật da gai, động vật có dây sống và họ hàng của chúng? 681 (A) Ấu trùng sao biển (đối xứng hai bên) (B) Sao biển trưởng thành (đối xứng ngũ giác) Hậu môn nằm trên bề mặt aboral (mặt trên). Da Mang Coelom Tuyến tiêu hóa Gonad Ampulla Cốc hút Tấm canxi Ống nước Mỗi cánh tay có đầy đủ các cơ quan. Cánh tay này được vẽ với các tuyến tiêu hóa đã được cắt bỏ để hiển thị các cơ quan nằm bên dưới. J Chân ống Miệng nằm trên bề mặt miệng, hướng xuống đáy biển. 33.3 Da gai có đối xứng hai bên như ấu trùng nhưng đối xứng hoàn toàn khi trưởng thành (A) Ấu trùng có lông của sao biển có đối xứng hai bên. Hemichordates có dạng ấu trùng tương tự. (B) Một con sao biển trưởng thành thể hiện sự đối xứng năm góc của động vật da gai trưởng thành. Các ống và chân ống của hệ thống mạch nước, cũng như bộ xương bên trong bị vôi hóa, được thể hiện trong sơ đồ này. Định hướng của cơ thể là miệng-aboral hơn là trước-sau. Wamionoa sp. 33.4 Acoels có mức độ suy giảm cao có lẽ là họ hàng của Acoels Ambulacrarian (màu vàng) được nhìn thấy ở đây sống trên san hô bong bóng (màu trắng). Acoels ("không có coelom") kiếm ăn bằng cách bao bọc các hạt thức ăn trong một không bào trong đó chất dinh dưỡng được tiêu hóa. Những động vật lưỡng tính này có thể sinh sản nhanh chóng và có thể trở thành vấn đề trong bể cá nước mặn. sinh vật không cuống bám vào chất nền bằng thân cây. Các ngôi sao lông vũ (Hình 33. 5A) bám vào chất nền bằng các phần phụ linh hoạt chuyên dụng cho phép hạn chế chuyển động. Khoảng 600 loài sao lông vũ còn sống đã được mô tả. Không giống như các loài huệ biển chủ yếu không cuống, hầu hết các loài da gai còn sống sót đều có khả năng vận động. Hai nhóm động vật da gai di động chính là động vật da gai (nhím biển và hải sâm) và asterozoans (sao biển và sao giòn). Nhím biển có hình bán cầu và không có tay (Hình 33. 5B). Chúng được bao phủ bởi các gai được gắn vào bộ xương bên dưới bằng các khớp nối bóng và ổ cắm. Những khớp này cho phép các gai di chuyển để chúng có thể hội tụ về một điểm đã được chạm vào. Các gai, có kích thước và hình dạng khác nhau giữa các loài, có thể được sử dụng để vận động; một số ít tạo ra chất độc hại. Chúng cung cấp sự bảo vệ hiệu quả cho nhím, như nhiều thợ lặn đã tìm ra một cách khó khăn. Đô la cát là họ hàng dẹt, hình đĩa của nhím biển. Hải sâm cũng không có cánh tay và cơ thể của chúng có định hướng không điển hình đối với động vật da gai (Hình 33.5C). Miệng ở phía trước và hậu môn ở phía sau (phía trước và phía sau), trái ngược với hướng miệng-aboral (trên và dưới) của các loài da gai khác. Hải sâm có thể sử dụng hầu hết các chân ống của mình để di chuyển, nhưng chúng chủ yếu sử dụng chúng để bám vào chất nền. Sao biển, thường được gọi là sao biển, là loài da gai quen thuộc nhất (Hình 33.5 D). Tuyến sinh dục và cơ quan tiêu hóa của chúng nằm ở cánh tay, như trong Hình 33.3B. Bàn chân ống của chúng đóng vai trò là cơ quan vận động, trao đổi khí và gắn kết.Mỗi chân ống của sao biển bao gồm một ống bên trong được nối bằng một ống cơ với một giác hút bên ngoài có thể dính vào chất nền. Chân ống được di chuyển nhờ sự giãn nở và co lại của các cơ tròn và cơ dọc của ống. Sao giòn có cấu trúc tương tự sao biển, nhưng cánh tay linh hoạt của chúng được cấu tạo từ các tấm cứng có khớp nối (Hình 33. 5E).



Ciliated arms



Gonad

Each arm has a full complement of organs. This arm has been drawn with the digestive glands removed to show the organs lying below.

682 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ sinh (C) Synaptula sp. (B) Sphaerechinus granaris (A) Oxycomanthus bennetti 33,5 Đa dạng Echinoderm (A) Có thể nhìn thấy rõ các cánh tay linh hoạt của ngôi sao lông vàng này (một loài crinoid). (B) Nhím biển là loài ăn tảo quan trọng ở các vùng thủy triều của các đại dương trên thế giới. (C) Hải sâm là loài duy nhất trong số các loài động vật da gai có định hướng trước-sau, thay vì định hướng miệng và hậu môn. (D) Sao biển là loài săn mồi quan trọng đối với động vật thân mềm hai mảnh vỏ như trai và trai. Đầu hút ở chân ống của nó cho phép sao biển nắm lấy cả hai vỏ của động vật hai mảnh vỏ và kéo chúng mở ra. (E) Cánh tay của ngôi sao giòn bao gồm các tấm cứng nhưng có khớp nối. Da gai sử dụng bàn chân hình ống của mình theo nhiều cách khác nhau để bắt con mồi. Ví dụ, hoa loa kèn biển kiếm ăn bằng cách hướng cánh tay của chúng theo dòng nước chảy qua. Các mảnh thức ăn sau đó va vào và dính vào chân ống, được bao phủ bởi các tuyến tiết chất nhầy. Các chân dạng ống chuyển các hạt này đến các rãnh ở cánh tay, nơi hoạt động của lông mi mang thức ăn đến miệng. Hầu hết nhím biển bắt thực vật phù du bằng chân ống hoặc cạo tảo khỏi đá có cấu trúc cào phức tạp. Hải sâm bắt thức ăn bằng các chân hình ống phía trước, chúng được biến đổi thành các xúc tu lớn, có lông, dính và có thể nhô ra khỏi miệng. Theo định kỳ, hải sâm sẽ rút các xúc tu, lau sạch vật chất bám vào chúng và tiêu hóa nó. Nhiều ngôi sao biển sử dụng chân ống của chúng để bắt những con mồi lớn như giun nhiều tơ, động vật chân bụng và động vật thân mềm hai mảnh vỏ, động vật giáp xác nhỏ như cua và cá. Với hàng trăm bàn chân ống hoạt động đồng thời, sao biển có thể nắm lấy một loài hai mảnh vỏ trong cánh tay của nó, neo cánh tay bằng các bàn chân ống của nó và bằng cách co đều đặn các cơ ở cánh tay, dần dần làm cạn kiệt các cơ mà loài hai mảnh vỏ này sử dụng để giữ vỏ đóng lại. (xem Hình 33.5D). Để ăn loài hai mảnh vỏ, sao biển có thể đẩy dạ dày ra ngoài qua miệng rồi qua khoảng trống hẹp giữa hai nửa vỏ của loài hai mảnh vỏ. Dạ dày của sao biển sau đó tiết ra enzym tiêu hóa con mồi. Đi tới Media Clip 33.1 Sao biển ăn động vật hai mảnh vỏ 0e.com/mc33. 1 Hầu hết trong số 2.000 loài sao giòn ăn các hạt từ các lớp trầm tích phía trên và đồng hóa vật chất hữu cơ từ chúng, mặc dù một số loài lọc các hạt thức ăn lơ lửng trong nước và một số khác bắt các động vật nhỏ. Hemichordates là động vật da gai giống giun | động vật miệng thứ sinh biển ^â€œC Hemichordates Hemichordates — sâu acorn và — _ _ — , , , , , Hợp âm | pterobrannch - có cơ thể giống giun, đối xứng hai bên, được tổ chức thành ba phần chính: vòi, cổ (có miệng) và thân (chứa các bộ phận cơ thể khác). 90 loài giun trứng đã biết có chiều dài lên tới 2 mét (Hình 3 3. 6 A). Chúng sống trong hang ở các trầm tích biển có bùn và cát.Đường tiêu hóa của sâu acorn bao gồm một cái miệng, phía sau là hầu họng và ruột. Họng mở ra bên ngoài qua một số khe hầu để nước có thể thoát ra ngoài. Mô có nhiều mạch máu bao quanh khe hầu đóng vai trò như một bộ máy trao đổi khí. Giun Acorn hô hấp bằng cách bơm nước vào miệng và thoát ra ngoài qua các khe hầu. Chúng bắt con mồi bằng vòi lớn, được phủ một lớp chất nhầy dính để các sinh vật nhỏ trong trầm tích bám vào. Chất nhầy và con mồi kèm theo của nó được lông mao chuyển đến miệng. Trong thực quản, chất nhầy chứa đầy thức ăn được nén lại thành một khối giống như sợi dây và được di chuyển qua đường tiêu hóa bằng hoạt động của lông mi. 30 loài pterbranch còn sống là động vật biển ít vận động dài tới 12 mm sống trong một ống tiết ra

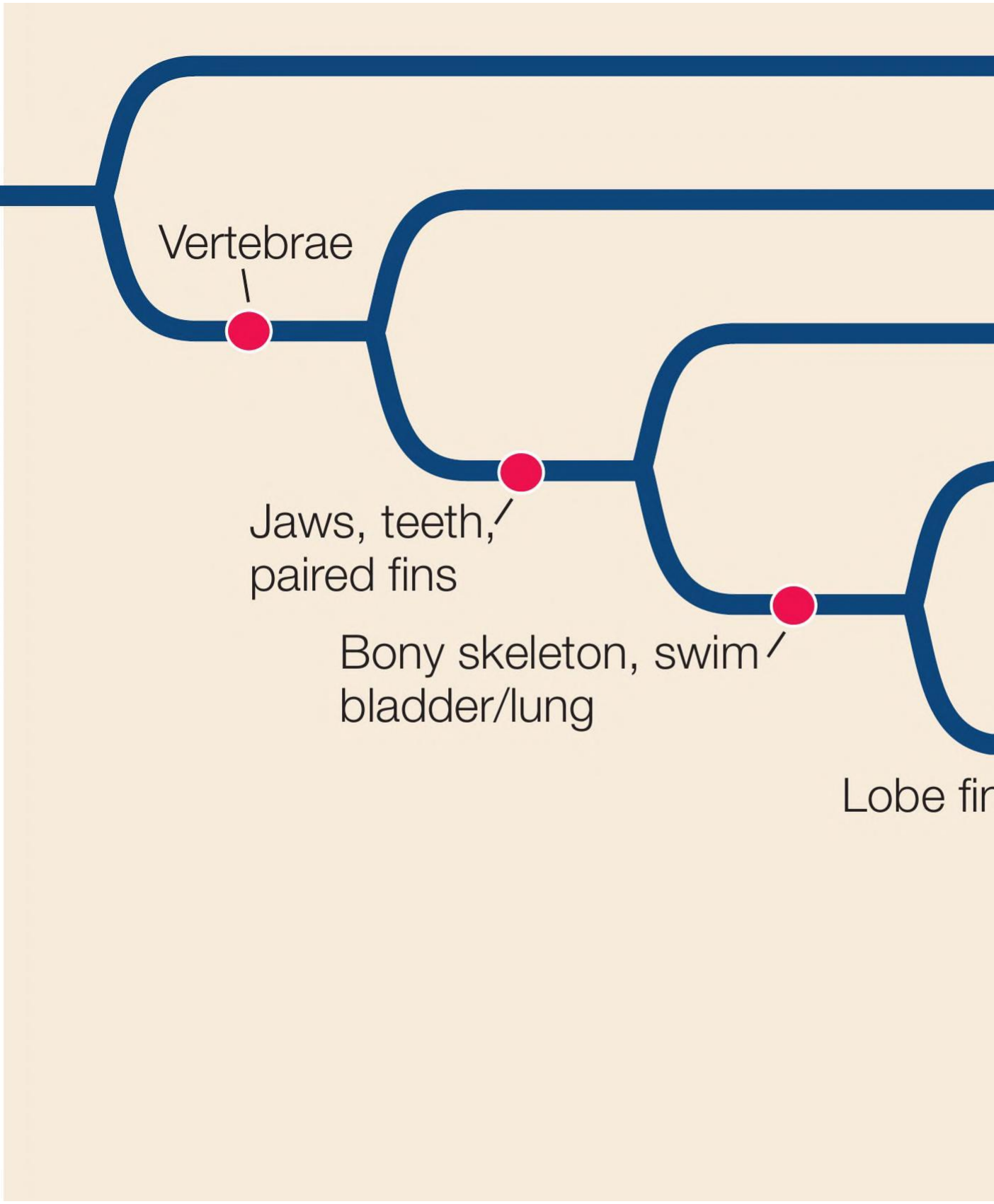
(A) Vòi cổ thân 33.3 Saccoglossus kowalevskii (B) Xúc tu Động vật rút lại & Mô kết nối các thành viên thuộc đàn 33.6 Hemichordates (A) Vòi của sâu trứng cá được biến đổi để đào hang. (B) Một số loài pterbranch hình thành các khuẩn lạc. bằng vòi con. Một số loài sống đơn độc; một số khác tạo thành các tập đoàn gồm các cá thể liên kết với nhau (Hình 33. 6B). Phía sau vòi là một chiếc vòng cổ có từ một đến chín đôi tay. Cánh tay mang những xúc tu dài để bắt con mồi và thực hiện chức năng trao đổi khí. RECAP (33.2 Da gai được đặc trưng bởi sự đối xứng năm trục, bộ xương bên trong gồm các mảng vôi hóa và hệ thống mạch nước độc đáo. Hemichordates có cơ thể đối xứng hai bên được chia thành ba phần: vòi, cổ và thân. â€¢ Cơ thể hình thành như thế nào của ấu trùng da gai khác với ấu trùng trưởng thành? Xem trang 681 và Hình 33.3 â€¢ Mô tả một số cách mà động vật da gai sử dụng chân hình ống của chúng để kiếm thức ăn. Xem trang 682 â€¢ Giải thích cách thức động vật da gai lấy thức ăn. Xem trang 1. 682 Sau khi đã mô tả các nhóm động vật miệng thứ sinh có quan hệ họ hàng xa nhất với chúng ta, tiếp theo chúng ta sẽ chú ý đến các đặc điểm độc đáo đã tiến hóa ở các động vật có dây sống, một nhánh do động vật có xương sống thống trị. Như chúng ta đã thấy, qua việc kiểm tra động vật trưởng thành, không thể thấy rõ rằng động vật da gai và động vật có dây sống có chung một tổ tiên. Các đặc điểm tiết lộ tất cả các mối quan hệ tiến hóa này được thấy chủ yếu ở ấu trùng - nói cách khác, chính trong giai đoạn phát triển ban đầu mà những mối quan hệ tiến hóa này được thể hiện rõ ràng. Có ba

nhánh dây sống chính: lưỡi mác (còn gọi là cephalochordates), động vật có vỏ (còn gọi là urochordate) và động vật có xương sống (xem Hình 33.1). Các dây sống trưởng thành có hình dạng khác nhau rất nhiều, nhưng tất cả các dây sống đều biểu hiện các cấu trúc phái sinh sau đây ở một giai đoạn nào đó trong quá trình phát triển của chúng (Hình 33.7): â€¢ Một dây thần kinh rỗng ở lưng - Vòi vòi â€¢ Một cái đuôi kéo dài ra ngoài hậu môn â€¢ A thanh đỡ lưng, dây sống 1 -Cổ (A) Ấu trùng mực biển có tất cả các đặc điểm dây sống quan trọng, một số đặc điểm đó bị mất ở con trưởng thành. Ciona sp. -Stalk và Hầu họng - khe (B) Branchiostoma lanceolatum Một con liềm trưởng thành vẫn giữ lại tất cả các đặc điểm quan trọng của dây chằng. 33.7 Các đặc điểm chính có thể rõ ràng nhất trong giai đoạn phát triển ban đầu (A) Ấu trùng mực biển (nhưng không phải con trưởng thành) có tất cả ba đặc điểm chính của dây sống: dây thần kinh rỗng ở lưng, đuôi sau hậu môn và dây sống. (B) Tất cả ba hình thái đồng nghĩa hợp âm đều được giữ lại ở lưỡi liềm trưởng thành.

684 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ hai Dây sống là đặc điểm dây sống có nguồn gốc đặc biệt nhất. Nó bao gồm một lõi gồm các tế bào lớn với các không bào chứa đầy chất lỏng trương lên, làm cho nó cứng nhưng linh hoạt. Ở động vật có vỏ, dây sống bị mất trong quá trình biến thái đến giai đoạn trưởng thành. Ở hầu hết các loài động vật có xương sống, nó được thay thế trong quá trình phát triển bằng các cấu trúc xương giúp hỗ trợ cơ thể. Các khe hầu được tìm thấy ở tổ tiên chung của động vật miệng thứ sinh hiện diện ở một số giai đoạn phát triển ở tất cả các loài có dây sống nhưng thường bị mất hoặc bị biến đổi nhiều ở người trưởng thành. Ở dạng dây sống, các khe hầu được ngăn cách và hỗ trợ bởi các thành phần cấu trúc được gọi là vòm họng. Ở động vật có vỏ và lưỡi mác, hầu họng có chức năng như một thiết bị lọc để lọc các hạt thức ăn nhỏ. Ở cá và động vật lưỡng cư ấu trùng, một số vòm họng phát triển thành vòm mang, hỗ trợ mang hô hấp và thường được sử dụng làm cơ quan kiếm ăn. Về mặt phát triển, một số vòm họng cũng phát triển thành các bộ phận của hàm của động vật có xương sống, cũng như các bộ phận của lưỡi, thanh quản, khí quản và tai giữa của động vật bốn chân (động vật có xương sống bốn chân). Một số khe hầu được biến đổi ở động vật bốn chân để tạo thành ống eustachian và buồng tai giữa. Con trưởng thành của hầu hết các loài lăng quăng và động vật có áo dài đều ít vận động. 35 loài lăng quăng, còn được gọi là cephalochordate, là những động vật nhỏ hiếm khi dài quá 5 cm. Dây sống, có nhiệm vụ hỗ trợ cơ thể, kéo dài toàn bộ chiều dài của cơ thể trong suốt cuộc đời của động vật (xem Hình 33. 7B). Lancelets được tìm thấy ở vùng biển nông và nước lợ trên toàn thế giới. Hầu hết thời gian chúng nằm phủ đầy cát với đầu nhô lên trên lớp trầm tích, nhưng chúng có thể bơi. Hầu họng đã được mở rộng và sửa đổi để tạo thành một cấu trúc gọi là giỏ hầu, trong đó lưỡi liềm lọc con mồi khỏi nước. Trong mùa sinh sản, tuyến sinh dục của nam và nữ phát triển rất nhiều. Khi sinh sản, thành của tuyến sinh dục vỡ ra, giải phóng trứng và tinh trùng vào cột nước, nơi diễn ra quá trình thụ tinh. Tất cả các thành viên của ba nhóm động vật có bao chính - mực biển (còn gọi là ascidians), thaliaceans và ấu trùng - đều là động vật biển. Hơn 90% trong số 2.800 loài động vật có áo dài được biết đến là mực biển. Mực biển riêng lẻ có chiều dài từ dưới 1 mm đến 60 cm. Một số loài mực biển hình thành các đàn bằng cách nảy chồi vô tính từ một cá thể sáng lập duy nhất. Các thuộc địa có thể có chiều ngang vài mét. Cơ thể giống như chiếc túi của mực biển trưởng thành được bao bọc trong một chiếc áo dài cứng cáp, chính là cơ sở cho cái tên "tunicate". (Hình 3 3. 8A). Áo dài bao gồm các protein và một loại polysacarit phức tạp được tiết ra bởi các tế bào biểu bì. Hầu họng mực biển được mở rộng thành một giỏ hầu lọc con mồi khỏi nước đi qua nó. Ngoài các khe hầu họng của nó,ấu trùng mực biển có dây thần kinh rỗng ở lưng và dây sống chủ yếu giới hạn ở vùng đuôi (xem Hình 33. 7A). Các dải cơ bao quanh dây sống cung cấp sự hỗ trợ cho cơ thể. (A) Clavelina dellavallei 1 cm (B) Pegea sp. ' tôi Cm ' 33.8 Cá có áo dài trưởng thành (A) Áo dài trong suốt và giỏ hầu có thể nhìn thấy rõ ràng ở loài mực biển này. (B) Một đàn thaliaceans (salps) dạng chuỗi trôi nổi ở vùng biển nhiệt đới. Sau một thời gian ngắn bơi trong sinh vật phù du, ấu trùng của hầu hết các loài đều định cư dưới đáy biển và biến thành những con trưởng thành không có cuống. Ấu trùng giống nòng nọc đang bơi lội cho thấy mối quan hệ tiến hóa chặt chẽ giữa động vật có vỏ và động vật có xương sống (xem Hình 22.6). Thaliaceans (salps và họ hàng của chúng) là loài có áo dài có thể sống đơn lẻ hoặc thành từng đàn dài tới vài mét (Hình 33. 8B). Chúng trôi nổi trong các đại dương nhiệt đới và cận nhiệt đới ở độ sâu tới 1.500 mét. Ấu trùng là động vật phù du đơn độc, giữ lại dây sống và dây thần kinh rỗng ở lưng trong suốt cuộc đời của chúng. Hầu hết các loài ấu trùng đều dài dưới 5 mm, nhưng một số loài sống gần đáy nước biển sâu tạo ra những lớp vỏ mỏng manh

bằng chất nhầy có thể rộng hơn một mét. Chúng bẫy các hạt hữu cơ chìm (nguồn thức ăn chính của chúng) bằng các bộ lọc phức tạp được tích hợp trong "ngôi nhà" chất nhầy của chúng; Khi "ngôi nhà" cũ; bị tắc nghẽn bởi những mảnh vụn dư thừa, con vật sẽ xây dựng một cái mới. Cấu trúc hỗ trợ lưng thay thế dây sống ở động vật có xương sống Trong một nhóm động vật có xương sống, một cấu trúc hỗ trợ lưng mới đã phát triển. Nhóm này lấy tên từ cột sống lưng có khớp nối, thay thế dây sống trong quá trình phát triển ban đầu làm cấu trúc hỗ trợ chính. Các phần tử riêng lẻ trong cột sống được gọi là đốt sống. Bốn đặc điểm chính khác cũng đặc trưng cho động vật có xương sống (Hình 33.9):nhưng một số loài sống gần đáy nước biển sâu tạo ra những lớp chất nhầy mỏng manh có thể rộng hơn một mét. Chúng bẫy các hạt hữu cơ chìm (nguồn thức ăn chính của chúng) bằng các bộ lọc phức tạp được tích hợp trong "ngôi nhà" chất nhầy của chúng; Khi "ngôi nhà" cũ; bị tắc nghẽn bởi những mảnh vụn dư thừa, con vật sẽ xây dựng một cái mới. Cấu trúc hỗ trợ lưng thay thế dây sống ở động vật có xương sống Trong một nhóm động vật có xương sống, một cấu trúc hỗ trợ lưng mới đã phát triển. Nhóm này lấy tên từ cột sống lưng có khớp, thay thế dây sống trong quá trình phát triển ban đầu làm cấu trúc hỗ trợ chính. Các phần tử riêng lẻ trong cột sống được gọi là đốt sống. Bốn đặc điểm chính khác cũng đặc trưng cho động vật có xương sống (Hình 33.9):nhưng một số loài sống gần đáy nước biển sâu tạo ra những lớp chất nhầy mỏng manh có thể rộng hơn một mét. Chúng bẫy các hạt hữu cơ chìm (nguồn thức ăn chính của chúng) bằng các bộ lọc phức tạp được tích hợp trong "ngôi nhà" chất nhầy của chúng; Khi "ngôi nhà" cũ; bị tắc nghẽn bởi những mảnh vụn dư thừa, con vật sẽ xây dựng một cái mới. Cấu trúc hỗ trợ lưng thay thế dây sống ở động vật có xương sống Trong một nhóm động vật có xương sống, một cấu trúc hỗ trợ lưng mới đã phát triển. Nhóm này lấy tên từ cột sống lưng có khớp nối, thay thế dây sống trong quá trình phát triển ban đầu làm cấu trúc hỗ trợ chính. Các phần tử riêng lẻ trong cột sống được gọi là đốt sống. Bốn đặc điểm chính khác cũng đặc trưng cho động vật có xương sống (Hình 33.9):

Mặt cắt ngang (\ Hộp sọ trước của động vật có xương sống chứa não và nhiều 33.9 Sơ đồ cơ thể của động vật có xương sống. Ở đây, loài cá vây tia được sử dụng để minh họa một số thành phần cấu trúc chung cho tất cả các loài động vật có xương sống. Ngoài cặp vây bụng, những loài cá này còn có cặp vây ngực ở hai bên cơ thể (không thấy trong hình cắt rời này). Cơ đốt sống Phúc mạc ...và các cơ quan nội tạng lơ lửng trong một thể nang lớn. Thận Gonad Coelom Động vật có xương sống có bộ xương bên trong, được hỗ trợ bởi cột sống... V _ _ _ â€¢ Hộp sọ phía trước bao quanh một bộ não lớn â€¢ Một bộ xương bên trong cứng nhắc được hỗ trợ bởi cột sống â€¢ Các cơ quan nội tạng lơ lửng trong một khoang xương â€¢ Một hệ thống tuần hoàn phát triển tốt, được điều khiển bởi sự co bóp của một cơ tim bụng Những đặc điểm cấu trúc này có thể hỗ trợ các động vật lớn, năng động.Bộ xương bên trong cung cấp hỗ trợ cho một hệ thống cơ bắp rộng lớn, nhận oxy từ hệ tuần hoàn và được điều khiển bởi hệ thống thần kinh trung ương. Sự tiến hóa của những đặc điểm này cho phép nhiều loài động vật có xương sống trở thành những loài săn mồi lớn và tích cực, từ đó cho phép các loài động vật có xương sống đa dạng hóa rộng rãi (Hình 33.10). Tất cả các động vật miệng thứ sinh không có xương sống (acoels và xenoturbellids, da gai, hemichordates, lancelets và tunicates) đều sống trong môi trường biển. Dòng dõi dẫn đến động vật có xương sống cũng được cho là đã tiến hóa ở các đại dương, mặc dù có thể là ở môi trường cửa sông (nơi nước ngọt gặp nước mặn). Động vật có xương sống đầu tiên xuất hiện vào kỷ Cambri; kể từ đó chúng đã tỏa ra các môi trường biển, nước ngọt, trên cạn và trên không trên toàn thế giới. Có khoảng 65.000 loài động vật có xương sống còn sống. 33.10 Phát sinh loài của động vật có xương sống Cây phát sinh chủng loại này cho thấy sự tiến hóa của một số đổi mới quan trọng giữa các nhóm động vật có xương sống chính.



686 CHƯƠNG 33 Động vật Deuterostome (A) Eptatretus stoutii Petromyzon marinus 33.11 Các loài cá không hàm hiện đại (A) Hagfishes đào hang trong bùn đại dương, từ đó chúng bắt được những con mồi nhỏ. Họ cũng nhặt rác trên cá chết hoặc sắp chết. Cá Hagfish có đôi mắt bị thoái hóa, điều này dẫn đến việc chúng

được gọi (không chính xác) là "lươn mù". (B) Cá mút đá biển là loài ký sinh trùng bám vào cơ thể cá sống và sử dụng cái miệng lớn không hàm của chúng để hút máu và thịt. Chúng có thể tồn tại ở cả nước ngọt và nước mặn, như cách cá thể này bám vào cá hồi khi quay trở lại nơi sinh sản của nó sẽ làm được. với ba trái tim phụ nhỏ (chứ không phải một trái tim lớn); một phần hộp sọ hoặc hộp sọ (chứa một bộ não không có não hoặc tiểu não, hai vùng chính đặc trưng cho bộ não của các động vật có xương sống khác); và không có hàm hay dạ dày. Chúng cũng thiếu các đốt sống khớp riêng biệt và có bộ xương bao gồm một chất liệu chắc chắn nhưng dẻo gọi là sụn. Do đó, một số nhà sinh vật học không coi cá hagfish là động vật có xương sống và thay vào đó sử dụng thuật ngữ "craniates" để gọi chung là cá hagfish và động vật có xương sống. Tuy nhiên, một số phân tích về trình tự gen gợi ý rằng cá hagfish có thể là nhóm chị em của cá mút đá (Hình 33.1 1 B); trong cách sắp xếp phát sinh chủng loại này, cá hagfish và cá mút đá được gọi chung là cyclostomes ("miệng tròn"). Nếu trên thực tế, cá hagfish và cá mút đá tạo thành một nhóm đơn ngành thì cá hagfish chắc chắn đã mất đi nhiều đặc điểm hình thái chính của động vật có xương sống trong quá trình tiến hóa của chúng. 80 loài cá hagfish được biết đến là những loài động vật biển khác thường tiết ra rất nhiều chất nhầy để tự vệ. Chúng gần như bị mù và chủ yếu dựa vào bốn cặp xúc tu cảm giác xung quanh miệng để phát hiện thức ăn. Mặc dù không có hàm nhưng cá hagfish có cấu trúc giống như lưỡi được trang bị những chiếc răng cưa giống như răng mà chúng dùng để xé xác sinh vật chết và bắt con mồi chính là giun nhiều tơ. Hagfishes có sự phát triển trực tiếp (không có ấu trùng) và các cá thể thực sự có thể thay đổi giới tính từ năm này sang năm khác (từ nam sang nữ và ngược lại). EEkE Si Go to Media Clip 33.2 Hagfish Slime Lifel 0e.com/mc33.2 Mặc dù cá mút đá và cá hagfish có thể trông bề ngoài giống nhau (với thân hình thon dài giống lươn và không có vây ghép đôi), nhưng chúng khác nhau rất nhiều về mặt sinh học. Cá mút đá có hộp sọ hoàn chỉnh và các đốt sống riêng biệt và riêng biệt (mặc dù còn thô sơ), tất cả đều là sụn chứ không phải xương. Cá mút đá trải qua quá trình biến thái hoàn toàn từ ấu trùng ăn lọc, được gọi là ammocoetes, có hình thái tương tự như ấu trùng trưởng thành. Những con trưởng thành của nhiều loài cá mút đá là loài ký sinh, mặc dù một số dòng cá mút đá đã tiến hóa để trở nên không ăn uống khi trưởng thành. Những con trưởng thành không ăn uống này chỉ tồn tại được vài tuần sau khi biến thái - đủ lâu để sinh sản. Ở những loài ký sinh khi trưởng thành,miệng tròn là cơ quan hút và cào dùng để bám vào con mồi và cào vào thịt (xem Hình 33.11B). Gần 50 loài cá mút đá sống thường xuyên ở nước ngọt hoặc không sống ở vùng nước mặn - nghĩa là chúng sống ở vùng nước mặn ven biển và di chuyển vào vùng nước ngọt để sinh sản. Một số loài cá mút đá đang bị đe dọa nghiêm trọng do những thay đổi và mất mát môi trường sống gần đây. Hàm và răng cải thiện hiệu quả cho ăn Nhiều loại cá không hàm được tìm thấy ở biển, cửa sông và vùng nước ngọt thuộc thời kỳ Ordovician, Silurian và Devonian, nhưng cá hagfish và cá mút đá là những loài cá không hàm duy nhất sống sót sau kỷ Devon. Vào cuối kỷ Ordovic, một số loài cá đã tiến hóa hàm thông qua việc sửa đổi các vòm xương hỗ trợ mang (Hình 33.1 2A). Những loài cá này và con cháu của chúng được gọi là gnathostomes (tiếng Hy Lạp, "miệng hàm"). Hàm cải thiện đáng kể hiệu quả kiếm ăn, vì động vật có hàm có thể tóm, khuất phục và nuốt chửng con mồi lớn. Các loài cá có hàm nhanh chóng đa dạng hóa trong kỷ Devon, cuối cùng thay thế các loài cá không hàm chiếm ưu thế ở biển. Những hàm đầu tiên rất đơn giản, nhưng sự tiến hóa của răng khiến việc ăn uống thậm chí còn hiệu quả hơn (Hình 33.1 2 B). Ở động vật ăn thịt, răng có chức năng chủ yếu trong việc nắm bắt và bẻ gãy con mồi. Ở cả động vật ăn thịt và động vật ăn cỏ, răng cho phép động vật nhai cả phần cơ thể mềm và cứng của sinh vật thức ăn của chúng. Việc nhai cũng hỗ trợ quá trình tiêu hóa hóa học và cải thiện khả năng của động vật trong việc lấy chất dinh dưỡng từ thức ăn, như chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 51. Động vật có xương sống đặc biệt ở sự đa dạng của hàm và răng của chúng. Vây và bong bóng bơi cải thiện độ ổn định và khả năng kiểm soát vận động. Hầu hết các loài cá có hàm đều có một cặp vây ngực ngay sau khe mang và một cặp vây bụng ở phía trước hậu môn (xemỞ động vật ăn thịt, răng có chức năng chủ yếu trong việc nắm bắt và bẻ gãy con mồi. Ở cả động vật ăn thịt và động vật ăn cỏ, răng cho phép động vật nhai cả phần cơ thể mềm và cứng của sinh vật thức ăn của chúng. Việc nhai cũng hỗ trợ quá trình tiêu hóa hóa học và cải thiện khả năng của động vật trong việc lấy chất dinh dưỡng từ thức ăn, như chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 51. Động vật có xương sống đặc biệt ở sự đa dạng của hàm và răng của chúng. Vây và bong bóng bơi cải thiện độ ổn định và khả năng kiểm soát vận động. Hầu hết các loài cá có hàm đều có một cặp vây ngực ngay sau khe mang và một cặp vây bụng ở phía trước hậu môn (xemỞ động vật ăn thịt, răng có chức năng chủ yếu trong việc nắm bắt và bẻ gãy con mồi. Ở cả động vật ăn thịt và động vật ăn cỏ, răng cho phép động vật nhai cả phần cơ thể mềm và cứng của sinh vật thức ăn

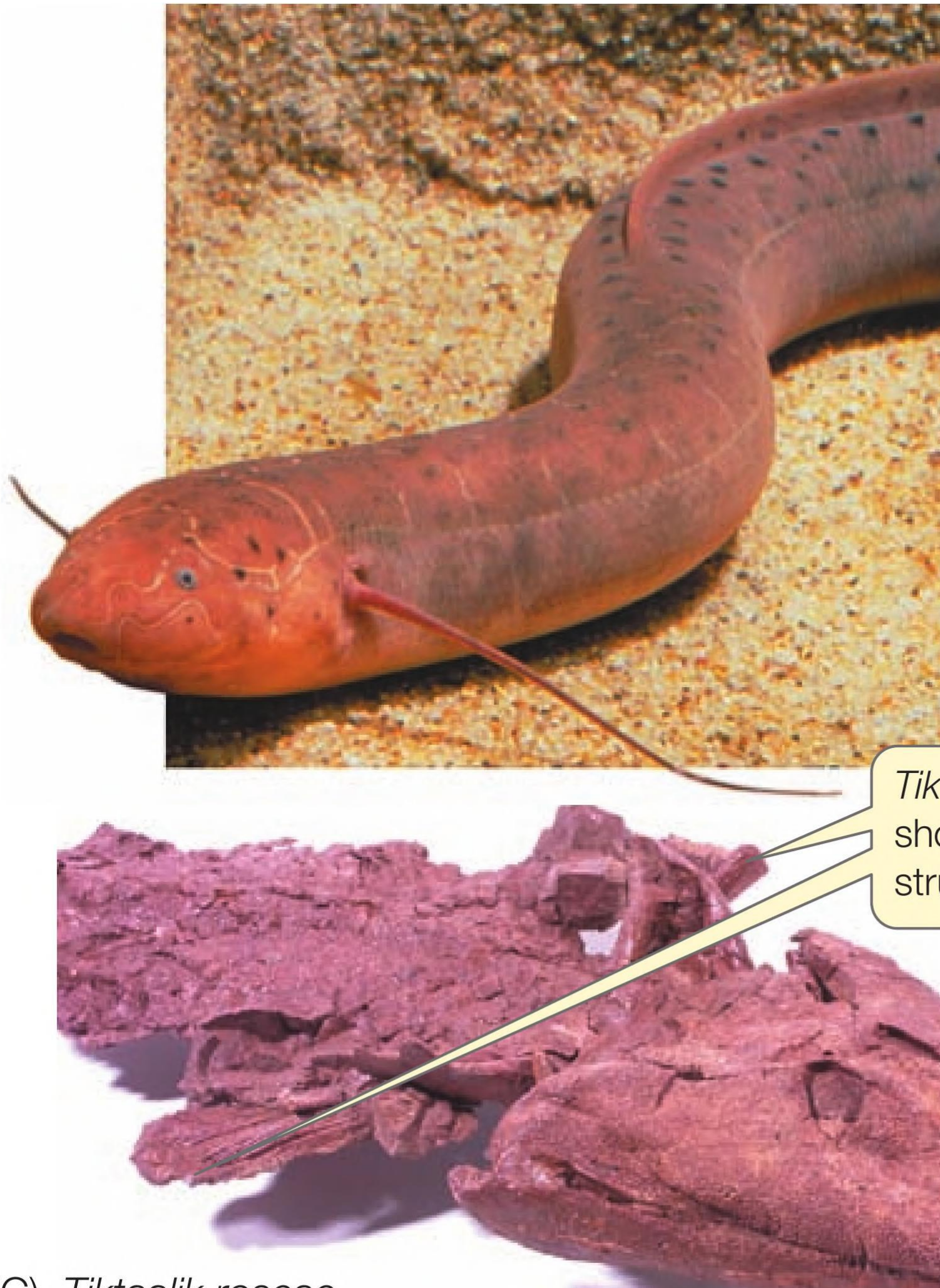
của chúng. Việc nhai cũng hỗ trợ quá trình tiêu hóa hóa học và cải thiện khả năng của động vật trong việc lấy chất dinh dưỡng từ thức ăn, như chúng tôi sẽ mô tả trong Chương 51. Động vật có xương sống đặc biệt ở sự đa dạng của hàm và răng của chúng. Vây và bong bóng bơi cải thiện độ ổn định và khả năng kiểm soát vận động. Hầu hết các loài cá có hàm đều có một cặp vây ngực ngay sau khe mang và một cặp vây bụng ở phía trước hậu môn (xem

33.3 Những tính năng mới nào được phát triển trong Hợp âm? 687 (A) Cá không hàm Sọ (sụn) Khe mang Vòm mang làm bằng sụn đỡ mang. Vòm mang Các loài cá có hàm thời kỳ đầu (động vật giả da, hiện đã tuyệt chủng) a ; ; | Một số cung mang trước đã được biến đổi để tạo thành hàm, lúc đầu không có răng. \ _ y Cá hàm hiện đại (cá sụn và cá vây tia) / ; ^ Các vòm mang bổ sung giúp hỗ trợ các hàm nặng hơn, hiệu quả hơn, từ đó hỗ trợ răng, v _ _ _ v (B) 33.12 Hàm và Răng Tăng hiệu quả ăn uống (A) Các sơ đồ này minh họa một kịch bản có thể xảy ra đối với sự tiến hóa của hàm từ vòm mang trước của cá không hàm. (B) Hàm của loài cá mập khổng lồ đã tuyệt chủng Carcharodon megalodon lộ ra những chiếc răng cho thấy lối sống săn mồi cực đoan. Hình 33.9 và 33.13A). Những cặp vây này giúp ổn định vị trí của cá trong nước (và trong một số trường hợp, giúp đẩy cá đi). Vây lưng và vây hậu môn ở giữa cũng giúp ổn định cá hoặc có thể được sử dụng làm lực đẩy ở một số loài. Ở nhiều loài cá, vây đuôi (đuôi) giúp đẩy con vật và giúp nó quay đầu nhanh chóng. Một số nhóm cá hàm trở nên phong phú trong kỷ Devon. Trong số đó có loài chondrichthyans - cá mập, cá đuối và cá đuối (khoảng 1.000 loài còn sống) và chimaera (40 loài còn sống). Giống như cá hagfish và cá mút đá, những loài cá này có bộ xương được làm hoàn toàn bằng sụn. Da của chúng rất dẻo và giống như da, đôi khi có vảy tạo nên độ đặc của giấy nhám. Cá mập di chuyển về phía trước bằng các đường gợn sóng ngang (từ bên này sang bên kia) của thân và vây đuôi (Hình 33.1 3A). Cá đuối và cá đuối tự di chuyển nhờ các chuyển động gợn sóng theo chiều dọc của vây ngực rất to (Hình 33.1 3B). Hầu hết cá mập là loài săn mồi, nhưng một số loài kiếm ăn bằng cách lọc sinh vật phù du ra khỏi nước. Hầu hết cá đuối và cá đuối sống ở đáy đại dương, nơi chúng ăn động vật thân mềm và các động vật khác bị chôn vùi trong lớp trầm tích. Gần như tất cả các loài chondrichthyan đều sống ở đại dương, nhưng một số ít sống ở cửa sông hoặc di cư vào hồ và sông. Một nhóm cá đuối gai độc được tìm thấy ở các hệ thống sông ở Nam Mỹ. Các chimaera ít quen thuộc hơn (Hình 33.1 3C) sống ở vùng biển sâu hoặc vùng nước lạnh. Một dòng giun đầu gai sống dưới nước đã tạo ra các loài động vật có xương sống bằng xương, sau đó chúng sớm chia thành hai dòng chính – cá vây tia và động vật có xương sống có chi thùy. Động vật có xương sống có xương có bộ xương bên trong bằng xương cứng, bị vôi hóa hơn là sụn linh hoạt. Ở động vật có xương sống thời kỳ đầu, các túi chứa đầy khí bổ sung chức năng trao đổi khí của mang bằng cách giúp động vật tiếp cận với oxy trong khí quyển. Những đặc điểm này cho phép những loài cá này sống ở nơi thường xuyên thiếu oxy, như thường thấy ở môi trường nước ngọt. Ở các loài cá vây tia, những túi giống phổi này tiến hóa thành bong bóng bơi, là cơ quan nổi. Bằng cách điều chỉnh lượng khí trong bong bóng bơi của nó,cá vây tia có thể kiểm soát độ sâu mà nó lơ lửng trong nước trong khi tiêu tốn rất ít năng lượng để duy trì vị trí của mình. Bề mặt bên ngoài cơ thể của hầu hết các loài cá vây tia được bao phủ bởi các vảy mỏng, phẳng, nhẹ giúp bảo vệ hoặc tăng cường khả năng di chuyển trong nước. Mang mở ra một ngăn duy nhất được bao phủ bởi một nắp cứng, gọi là nắp mang. Sự chuyển động của nắp mang làm tăng dòng nước chảy qua mang, nơi diễn ra quá trình trao đổi khí. Các loài cá vây tia bắt đầu đa dạng hóa trong kỷ Mesozoi và tiếp tục phát triển rộng rãi trong suốt kỷ Đệ tam. Ngày nay có khoảng 32.000 loài còn sống được biết đến, bao gồm nhiều kích cỡ, hình dạng và lối sống khác nhau (Hình 33.14). Loại nhỏ nhất có chiều dài dưới 1 cm; chiếc lớn nhất nặng tới 900 kg. Cá vây tia khai thác gần như tất cả các loại nguồn thức ăn thủy sản. Trong các đại dương, chúng lọc sinh vật phù du khỏi nước, vớt tảo từ đá, ăn san hô và các động vật thuộc địa thân mềm khác, đào bới động vật từ trầm tích mềm và săn hầu như tất cả các loại cá khác. Ở nước ngọt, chúng ăn sinh vật phù du, ăn côn trùng, ăn trái cây rơi xuống nước và săn các động vật có xương sống dưới nước khác và đôi khi.

33.13 Chondrichthyans (A) Hầu hết cá mập là loài săn mồi tích cực ở biển, điển hình là loài cá mập trắng lớn được thấy ở đây. (B) Giày trượt và cá đuối, được biểu thị ở đây bằng cá đuối đại bàng, ăn ở đáy đại dương. Vây ngực đã được sửa đổi của chúng được sử dụng để đẩy; các vây khác của chúng bị giảm đi rất nhiều. (C) Chimaera, hay cá chuột. Nhiều loài cá biển sâu này có vây lưng bị biến đổi có chứa chất độc. Vây lưng 33.14

Sự đa dạng của các loài cá vây tia (A) Các loài cá chình như loài cá moray này có hàm răng lớn và bộ hàm khỏe đặc trưng của các loài cá săn mồi. (B) Có hơn 500 loài cá bàng bàng được mô tả. Nhiều loài, chẳng hạn như loài cá bàng chài lửa này, sinh sống ở các rạn san hô. (C) Một nhánh cá đuối lớn khác, serranid, bao gồm cá vược và cá mú. Những loài cá mú báo như thế này đang bị đe dọa do mất môi trường sống ở rạn san hô Thái Bình Dương. (D) Một cấu trúc độc đáo giống như mồi câu cá đã phát triển ở loài cá câu. Những loài cá câu cá biển sâu như loài này sống dưới mức độ xuyên thấu của ánh sáng; mồi của chúng có khả năng phát quang sinh học. (B) Myliobatis australis Vây ngực (C) Hydrolagus colliei Vây ngực (A) Gymnothorax meleagris (B) Cirrhilabrus jordani (C) Cromileptes altivelis (D) Gigantactis vanhoeffeni dụ con mồi

33.4 Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất liền như thế nào? 689 loài động vật có xương sống trên cạn. Nhiều loài cá vây tia sống đơn độc, nhưng ở vùng nước thoáng, những loài khác tạo thành các tập hợp lớn gọi là trường học. Nhiều loài thực hiện những hành vi phức tạp để duy trì trường học, xây tổ, tán tỉnh bạn tình và chăm sóc con non. Mặc dù cá vây tia có thể dễ dàng kiểm soát vị trí của chúng ở vùng nước mở bằng vây và bong bóng bơi, nhưng trứng của chúng có xu hướng chìm. Một số loài sinh ra những quả trứng nhỏ đủ nổi để hoàn thành quá trình phát triển của chúng ở vùng nước mở, nhưng nhiều loài cá biển di chuyển đến vùng nước nông giàu thức ăn để đẻ trứng. Đó là lý do tại sao vùng nước ven biển và cửa sông rất quan trọng trong vòng đời của nhiều loài cá biển. Một số loài cá vây tia, chẳng hạn như cá hồi, là loài di chuyển từ đại dương đến vùng nước ngọt nơi chúng sinh sản. Hợp âm RECAP có đặc điểm là dây thần kinh rỗng ở lưng, đuôi sau hậu môn và một thanh hỗ trợ ở mặt lưng được gọi là dây sống tại một thời điểm nào đó trong vòng đời. Các cấu trúc chuyên biệt để hỗ trợ (cột sống), vận động (như vây) và kiếm ăn (hàm và răng) đã phát triển ở các loài động vật có xương sống. â€¢ Những đặc điểm đồng hình nào tương ứng đặc trưng cho động vật có dây sống và động vật có xương sống? Xem trang 683-685 và Hình 33.7 và 33.9. Cá hagfish khác với cá mút đá như thế nào về hình thái và lịch sử cuộc sống? Tại sao một số nhà sinh vật học cho rằng cá hagfish không phải là động vật có xương sống? Xem trang 685-686 Ở động vật có xương sống có chi thùy, các túi chứa đầy khí tạo ra bong bóng bơi ở cá vây tia đã trở thành chuyên biệt cho một mục đích khác: hít thở không khí. Sự thích nghi đó tạo tiền đề cho các loài động vật có xương sống di chuyển lên đất liền. Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất đai như thế nào? Sự tiến hóa của các túi giống như phổi ở cá tạo tiền đề cho sự xâm chiếm đất liền của động vật có xương sống. Một số loài cá vây tia thời kỳ đầu có lẽ đã sử dụng những túi này để bổ sung mang khi lượng oxy trong nước thấp, giống như nhiều nhóm cá vây tia ngày nay. Nhưng với những chiếc vây không có khớp nối, những con cá đó chỉ có thể vùng vẫy khi ra khỏi nước. Những thay đổi trong cấu trúc của vây trước tiên cho phép các loài động vật có xương sống có chi thùy hỗ trợ bản thân tốt hơn ở vùng nước nông và sau đó di chuyển tốt hơn trên cạn. Các chi có khớp giúp tăng cường khả năng hỗ trợ và vận động trên cạn Ở động vật có xương sống có chi thùy, cặp vây bụng và vây ngực phát triển thành các vây cơ bắp hơn được nối với cơ thể bằng một xương mở rộng. Các đại diện hiện đại của các loài động vật có xương sống có chi thùy này bao gồm cá vây tay, cá phổi và động vật bốn chân. Cá vây tay phát triển mạnh mẽ từ kỷ Devon cho đến khoảng 65 triệu năm trước, khi chúng được cho là đã tuyệt chủng. Nhưng vào năm 1938, một ngư dân thương mại đã bắt được một con cá vây tay còn sống ngoài khơi Nam Phi. Kể từ thời điểm đó, hàng trăm cá thể của loài cá đặc biệt này, Latimeria chalumnae, đã được thu thập. Loài thứ hai, L. menadoensis, được phát hiện vào năm 1998 ngoài khơi đảo Sulawesi của Indonesia. Latimeria, kẻ săn mồi của các loài cá khác,đạt chiều dài khoảng 1,8 mét và nặng tới 82 kg (Hình 33.1 5A). Bộ xương của nó bao gồm chủ yếu là sụn chứ không phải xương. (A) Latimeria chalumnae 33.15 Họ hàng gần nhất của động vật bốn chân (A) Cá vây tay, được phát hiện ở vùng nước sâu của Ấn Độ Dương ngoài khơi bờ biển Nam Phi, đại diện cho một trong hai loài còn sống sót của một nhóm từng được cho là đã tuyệt chủng. (B) Tất cả các loài cá phổi còn sống sót, chẳng hạn như loài cá phổi châu Phi này, đều sống ở Nam bán cầu. (C) Tiktaalik, một hóa thạch của động vật có xương sống có chi thùy từ kỷ Devon, được cho là đại diện cho loài chuyển tiếp trung gian giữa cá vây và động vật bốn chân có chi. (B) Protopterus annectens



(C) *Tiktaalik* roseae

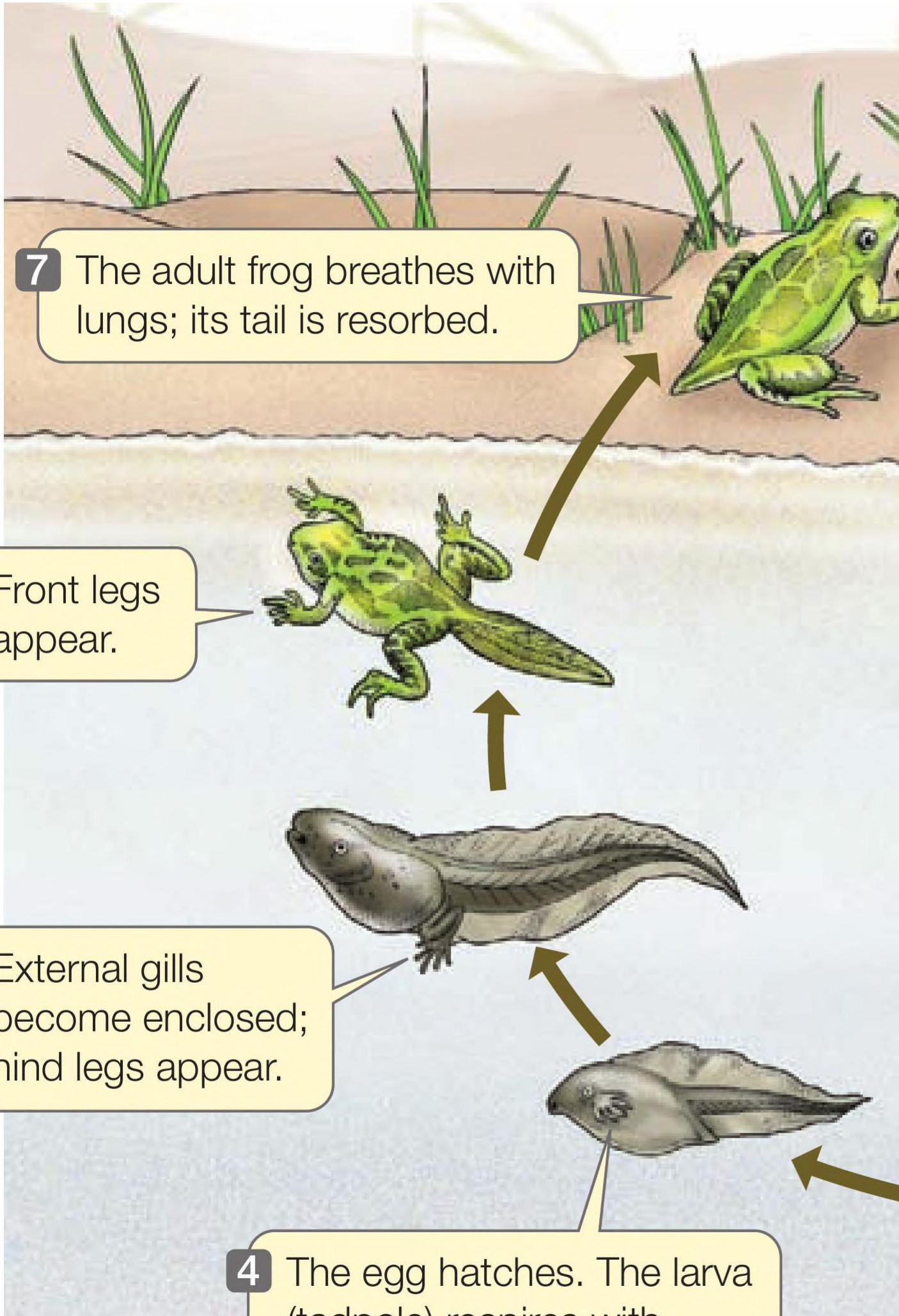
690 CHƯƠNG 33 Bộ xương sụn của động vật miệng thứ sinh là một đặc điểm bắt nguồn từ nhánh này vì nó có tổ tiên bằng xương. SGo to Media Clip 33.3 Cá vây tay ở biển sâu Lifel 0e.com/mc33.3 Cá phổi là loài săn mồi quan trọng trong môi trường nước nông ở kỷ Devon, nhưng hầu hết các dòng dõi đều đã tuyệt chủng. Sáu loài còn sống sót sống ở các vùng đầm lầy tù đọng và vùng nước bùn ở Nam Mỹ, Châu Phi và Úc (Hình 33.1 5 B). Cá phổi có phổi có nguồn gốc từ các túi giống như phổi của tổ tiên chúng cũng như từ mang. Khi ao cạn nước, các cá thể của hầu hết các loài có thể đào sâu xuống bùn và tồn tại trong nhiều tháng ở trạng thái không hoạt động và hít thở không khí. Người ta tin rằng một số loài động vật có xương sống có chi thùy thủy sinh ban đầu đã bắt đầu sử dụng nguồn thức ăn trên cạn, thích nghi hoàn toàn hơn với cuộc sống trên cạn và cuối cùng tiến hóa để trở thành động vật bốn chân tổ tiên ("bốn chân"). Quá trình chuyển đổi từ động vật bơi dưới nước sang động vật đi trên cạn được thực hiện như thế nào? Đầu năm 2006, các nhà khoa học báo cáo phát hiện một loài động vật có xương sống có thùy hóa thạch thuộc kỷ Devon, từ đó được đặt tên là Tiktaalik, loài này sở hữu các phần phụ trung gian giữa vây cá và các chi của động vật bốn chân trên cạn (Hình 33.1 5 C). Có vẻ như các chi có khả năng chống đỡ một con cá lớn và thực hiện các chuyển động từ trước ra sau cần thiết cho việc đi lại đã tiến hóa khi những loài động vật này vẫn còn sống ở dưới nước. Những chi này dường như có chức năng giữ động vật đứng thẳng ở vùng nước nông, thậm chí có thể cho phép chúng ngẩng đầu lên trên mặt nước. Sau đó, những cấu trúc tương tự này được sử dụng để di chuyển trên đất liền, lúc đầu có thể là để kiếm ăn trong những chuyến đi ngắn trên mặt nước. Trong số các loài động vật có xương sống có chi thùy, các chi có khả năng di chuyển trên cạn tiến hóa từ các vây ngắn, cơ bắp của tổ tiên thủy sinh (Hình 33.16). Bốn nhánh trên mặt đất tạo thành tên của chúng. Các thành phần xương cơ bản của các chi đó có thể được tìm thấy thông qua những thay đổi lớn về hình dạng và chức năng của chi ở các động vật có xương sống trên cạn. Sự phân chia sớm ở cây bốn chân đã dẫn đến hai nhóm động vật có xương sống trên cạn chính: động vật lưỡng cư, hầu hết vẫn gắn liền với môi trường ẩm ướt; và màng ối, nhiều loại trong số đó thích nghi với điều kiện khô hơn nhiều. Cá phổi | -Lrâ€" Nước ối | Động vật lưỡng cư thường yêu cầu môi trường ẩm ướt. Hầu hết các loài lưỡng cư hiện đại đều bị giới hạn trong môi trường ẩm ướt vì chúng mất nước nhanh chóng qua da khi tiếp xúc với không khí khô. Ngoài ra, trứng của chúng được bọc trong những lớp màng mỏng manh không thể ngăn cản sự mất nước trong điều kiện khô ráo. Ở một số loài lưỡng cư, trưởng thành chủ yếu sống trên cạn nhưng lại quay về nước ngọt để đẻ và thụ tinh cho trứng (Hình 33.17). Trứng được thụ tinh sẽ phát triển thành ấu trùng sống trong nước cho đến khi chúng trải qua quá trình biến thái để trở thành trưởng thành trên cạn. Tuy nhiên, nhiều loài lưỡng cư (đặc biệt là những loài ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới) đã phát triển thêm nhiều phương thức sinh sản và hình thức chăm sóc của cha mẹ,như đã mô tả ở phần mở đầu của chương này. Ví dụ, quá trình thụ tinh bên trong đã tiến hóa 33.16 Các chi bốn chân là các vây đã được biến đổi Các thành phần xương chính của chi bốn chân đã có mặt ở các loài cá có chi thùy thủy sinh khoảng 380 triệu năm trước. Kích thước và vị trí tương đối của các yếu tố này thay đổi khi động vật có xương sống có chi thùy di chuyển đến môi trường trên cạn, nơi cần có các chi để hỗ trợ và di chuyển cơ thể động vật trên cạn. nhiều lần ở các loài lưỡng cư. Nhiều loài phát triển trực tiếp thành dạng trưởng thành từ trứng được thụ tinh đẻ trên đất hoặc do bố mẹ mang theo. Các loài lưỡng cư khác hoàn toàn sống dưới nước, không bao giờ rời khỏi nước ở bất kỳ giai đoạn nào trong cuộc đời và nhiều loài trong số này vẫn giữ được hình thái giống ấu trùng. Hơn 7.000 loài lưỡng cư được biết đến ngày nay thuộc về ba nhóm chính: giun, không chân, nhiệt đới, đào hang hoặc thủy sinh (Hình 33.1 8A), ếch và cóc không đuôi (gọi chung là anurans; Hình 33.1 8B), và kỳ giông đuôi (Hình 33.1 8C và D). Người Anurans đa dạng nhất ở vùng nhiệt đới ẩm và ôn đới ấm áp, mặc dù một số ít được tìm thấy ở vĩ độ rất cao. Có nhiều loài Anurans hơn bất kỳ loài lưỡng cư nào khác, với hơn 6.000 loài được mô tả và nhiều loài khác được phát hiện mỗi năm. Một số người Anurans có làn da cứng cáp và những khả năng thích nghi khác giúp họ có thể sống lâu dài trên sa mạc, trong khi những người khác sống trong môi trường ẩm ướt trên cạn và trên cây. Một số loài sống hoàn toàn dưới nước khi trưởng thành. Tất cả người Anurans đều có cột sống ngắn và vùng xương chậuMột số người Anurans có làn da cứng cáp và những khả năng thích nghi khác giúp họ có thể sống lâu dài trên sa mạc, trong khi những người khác sống trong môi trường ẩm ướt trên cạn và trên cây. Một số loài sống hoàn toàn dưới nước khi trưởng thành. Tất cả người Anurans đều có cột sống ngắn và vùng xương chậuMột số người Anurans có làn da cứng cáp và những khả năng thích nghi khác giúp họ có thể sống lâu dài trên sa mạc, trong khi những người khác sống trong môi

trường ẩm ướt trên cạn và trên cây. Một số loài sống hoàn toàn dưới nước khi trưởng thành. Tất cả người Anurans đều có cột sống ngắn và vùng xương chậu



Eusthenopteron
380 mya
Fully aquatic; lobed fins

33.4 Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất liền như thế nào? 691 Q Quả trứng nở. Ấu trùng (nòng nọc) hô hấp bằng mang ngoài. 33.17 Trong và ngoài nước Nhiều loài lưỡng cư có vòng đời giống như sơ đồ ở đây, trong đó giai đoạn đầu diễn ra trong nước và nòng nọc dưới nước biến đổi thành con trưởng thành trên cạn thông qua quá trình biến thái. Tuy nhiên, một số loài lưỡng cư có sự phát triển trực tiếp (không có giai đoạn ấu trùng dưới nước) và những loài khác sống dưới nước trong suốt cuộc đời. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 33.2 Vòng đời của ếch 0e.com/at33.2 (A) Siphonops annulatus (B) Bufo periglenes (C) Ambystoma mavortium (D) Eurycea Waterlooensis 33.18 Sự đa dạng giữa các loài lưỡng cư (A) Các loài giun chỉ đào hang nhìn bề ngoài giống giun hơn là động vật lưỡng cư. (B) Những con cóc vàng đực trong khu rừng mây ở Monteverde, Costa Rica. Loài này gần đây đã tuyệt chủng và là một trong nhiều loài lưỡng cư tuyệt chủng trong vài thập kỷ qua. (C) Một con kỳ nhông hổ trưởng thành. (D) Vòng đời của loài kỳ nhông mù Austin này hoàn toàn là dưới nước; nó không có giai đoạn trưởng thành trên cạn. Đôi mắt của cư dân hang động này đã trở nên suy giảm rất nhiều.


7 The adult frog breathes with lungs; its tail is resorbed.
6 Front legs appear.
5 External gills become enclosed; hind legs appear.
4 The egg hatches. The larva

692 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ 33.19 Trứng ối (A) Sự tiến hóa của trứng ối, với lớp vỏ giữ nước, bốn màng ngoài phôi và lòng đỏ nuôi dưỡng phôi, là một bước quan trọng trong quá trình thích nghi với môi trường trên cạn. Một quả trứng gà được hiển thị ở đây. (B) Ở động vật có vú, phôi đang phát triển được giữ lại bên trong cơ thể mẹ để trao đổi chất dinh dưỡng và chất thải qua nhau thai. Lưu ý sự tương ứng giữa các màng khác nhau trong (A) và (B). Đi tới Hoạt động 33.2 Vòng đời trứng ối 0e.com/ac33. 2 (A) (B) Màng ngoài phôi: Túi noãn hoàng Màng đệm Allantois Amnion Phần nhau thai của mẹ Khoang ối Phôi Phôi Khoang ối Phần nhau thai của thai nhi Dây rốn được biến đổi để nhảy, nhảy hoặc đẩy cơ thể trong nước bằng cách đá vào hai chân sau. Hơn 600 loài kỳ nhông được mô tả đa dạng nhất ở các vùng ôn đới ở Bắc bán cầu và trong môi trường mát mẻ, ẩm ướt ở vùng núi Trung Mỹ, mặc dù một số loài xâm nhập vào các vùng nhiệt đới. Nhiều loài kỳ nhông sống trong những khúc gỗ mục nát hoặc đất ẩm. Một nhóm lớn đã bị mất phổi và những loài này trao đổi khí hoàn toàn qua da và niêm mạc miệng - những bộ phận cơ thể mà tất cả các loài lưỡng cư đều sử dụng, ngoài phổi, để trao đổi khí. Lối sống hoàn toàn dưới nước đã phát triển nhiều lần ở loài kỳ nhông (xem Hình 33.18D). Những loài thủy sinh này đã phát sinh thông qua một quá trình phát triển được gọi là neoteny, hoặc việc duy trì các đặc điểm chưa trưởng thành (trong trường hợp này là mang) do sự phát triển cơ thể bị trì hoãn. Hầu hết các loài kỳ nhông đều có quá trình thụ tinh bên trong, điều này thường đạt được thông qua việc chuyển một viên nang nhỏ, giống như thạch, chứa tinh trùng được gọi là tế bào sinh tinh. Nhiều loài lưỡng cư có hành vi xã hội phức tạp. Hầu hết các Anurans đực đều thốt ra những tiếng kêu to, đặc trưng cho từng loài để thu hút con cái cùng loài (và đôi khi để bảo vệ lãnh thổ sinh sản) và chúng cạnh tranh để tiếp cận những con cái đến địa điểm sinh sản. Nhiều loài lưỡng cư đẻ một số lượng lớn trứng và chúng sẽ bỏ đi sau khi được đẻ và thụ tinh. Tuy nhiên, như đã mô tả ở phần mở đầu của chương này, các loài lưỡng cư khác chỉ đẻ một số trứng, sau đó được thụ tinh và chăm sóc. Một số loài ếch, kỳ nhông và giun đũa là loài sinh sản, nghĩa là chúng sinh ra những con non phát triển tốt và nhận được dinh dưỡng từ con cái trong quá trình mang thai. 0EKE Chuyển đến Clip truyền thông 33.4 Trả lời cuộc gọi giao phối Lifel 0e.com/mc33.4 Động vật lưỡng cư là tâm điểm chú ý ngày nay vì quần thể của nhiều loài đang suy giảm nhanh chóng, đặc biệt là ở các vùng núi phía Tây Bắc Mỹ, Trung và Nam Mỹ, và đông bắc nước Úc. Trên toàn thế giới, khoảng một phần ba các loài lưỡng cư hiện đang bị đe dọa tuyệt chủng hoặc biến mất hoàn toàn trong vài thập kỷ qua (như đã xảy ra với loài ếch ấp dạ dày được mô tả ở phần mở đầu của chương này).Các nhà khoa học đang nghiên cứu một số giả thuyết giải thích cho sự suy giảm quần thể này, như được mô tả trong Chương 1 và 30. Nước ối xâm chiếm môi trường khô. Một số cải tiến quan trọng trong việc bảo tồn nước đã góp phần vào khả năng của nước ối có thể khai thác nhiều môi trường sống trên cạn. Trứng ối (đặt tên cho nhóm này) tương đối không thấm nước và cho phép phôi phát triển trong môi trường chứa nước (Hình 33.1 9A). Lớp vỏ tẩm canxi bằng da hoặc giòn của nó làm chậm sự bay hơi của chất lỏng bên trong nhưng cho phép oxy và carbon dioxide đi qua. Trứng ối cũng dự trữ một lượng lớn thức ăn dưới dạng lòng đỏ, cho phép phôi đạt được trạng thái phát triển tương đối cao trước khi nở. Bên trong vỏ là các màng ngoài phôi bảo vệ phôi khỏi bị hút ẩm và hỗ trợ trao đổi khí cũng như bài tiết các chất thải chứa nitơ trong quá trình trao đổi chất. Ở một số nhóm nước ối khác nhau, sự biến đổi của trứng ối cho phép phôi phát triển bên trong (và trao đổi chất dinh dưỡng và chất thải với) cơ thể mẹ (Hình 33.1 9 B). Ở hầu hết các loài động vật có vú, trứng mất hoàn toàn vỏ trong khi các chức năng của màng ngoài phôi vẫn được giữ lại và mở rộng; chúng ta sẽ xem xét vai trò của các màng này một cách chi tiết trong Phần 44.5. Những đổi mới khác phát triển trong các cơ quan của người trưởng thành trên cạn. Một lớp da cứng, không thấm nước, được bao phủ bởi các vảy hoặc các dạng biến đổi của vảy như tóc và lông, làm giảm đáng kể tình trạng mất nước. Sự thích nghi của cơ quan bài tiết ở động vật có xương sống, gọi là thận, cho phép nước ối bài tiết nước tiểu đậm đặc, loại bỏ chất thải chứa nitơ ra khỏi cơ thể mà không làm mất đi một lượng lớn nước trong quá trình này (xem Chương 52). Trong kỷ Than đá, động vật có màng ối chia thành hai nhóm chính: bò sát và dòng dõi mà cuối cùng dẫn đến động vật có vú (Hình 33.20).những biến đổi của trứng ối cho phép phôi phát triển bên trong (và trao đổi chất dinh dưỡng và chất thải với) cơ thể mẹ (Hình 33.1 9 B). Ở hầu hết các loài động vật có vú, trứng mất hoàn toàn vỏ trong khi các chức năng của màng ngoài phôi vẫn được giữ lại và mở rộng; chúng ta sẽ xem xét vai trò của các màng này một cách chi tiết trong Phần 44.5. Những đổi mới khác phát triển trong các cơ quan của người trưởng thành trên cạn. Một lớp da cứng, không thấm nước, được bao phủ bởi các vảy hoặc các dạng biến đổi của vảy như tóc và lông, làm giảm đáng kể tình trạng mất nước. Sự thích nghi của cơ quan bài tiết ở động vật có xương

sống, gọi là thận, cho phép nước ối bài tiết nước tiểu đậm đặc, loại bỏ chất thải chứa nitơ ra khỏi cơ thể mà không làm mất đi một lượng lớn nước trong quá trình này (xem Chương 52). Trong kỷ Than đá, động vật có màng ối chia thành hai nhóm chính: bò sát và dòng dõi mà cuối cùng dẫn đến động vật có vú (Hình 33.20).những biến đổi của trứng ối cho phép phôi phát triển bên trong (và trao đổi chất dinh dưỡng và chất thải với) cơ thể mẹ (Hình 33.1 9 B). Ở hầu hết các loài động vật có vú, trứng mất hoàn toàn vỏ trong khi các chức năng của màng ngoài phôi vẫn được giữ lại và mở rộng; chúng ta sẽ xem xét vai trò của các màng này một cách chi tiết trong Phần 44.5. Những đổi mới khác phát triển trong các cơ quan của người trưởng thành trên cạn. Một lớp da cứng, không thấm nước, được bao phủ bởi các vảy hoặc các dạng biến đổi của vảy như tóc và lông, giúp giảm đáng kể tình trạng mất nước. Sự thích nghi của cơ quan bài tiết ở động vật có xương sống, gọi là thận, cho phép nước ối bài tiết nước tiểu đậm đặc, loại bỏ chất thải chứa nitơ ra khỏi cơ thể mà không làm mất đi một lượng lớn nước trong quá trình này (xem Chương 52). Trong kỷ Than đá, động vật có màng ối chia thành hai nhóm chính: bò sát và dòng dõi mà cuối cùng dẫn đến động vật có vú (Hình 33.20).

33.4 Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất liền như thế nào? 693 Tổ tiên của màng ối BÒ BÒ 33.20 Phylogeny của động vật có màng ối Cây mối quan hệ giữa ối này cho thấy sự phân chia cơ bản giữa động vật có vú và bò sát. Phần bò sát của cây cho thấy rằng một dòng dõi dẫn đến loài yêu tinh (rắn, thằn lằn và tuataras), một dòng khác dẫn đến rùa và dòng thứ ba dẫn đến loài thằn lằn chúa (cá sấu, một số nhóm đã tuyệt chủng và các loài chim). > Archosaurs J Loài bò sát thích nghi với cuộc sống ở nhiều môi trường sống Dòng dõi dẫn đến loài bò sát hiện đại bắt đầu tách ra khỏi các loài có màng ối khác hơn 300 triệu năm trước. Ngày nay có hơn 19.000 loài bò sát, hơn một nửa trong số đó là chim. Chim là đại diện sống duy nhất của loài khủng long đã tuyệt chủng, loài săn mồi trên cạn thống trị của Đại Trung Sinh. Lepidosaur tạo thành nhóm bò sát sống có số lượng loài phong phú thứ hai. Nhóm này bao gồm các loài bò sát có vảy (thằn lằn, rắn và lưỡng cư - nhóm cuối cùng gồm các loài bò sát đào hang, giống giun, không có chân với đôi mắt bị thu nhỏ lại nhiều) và tuatara, bề ngoài giống thằn lằn nhưng khác với chúng ở cách gắn răng và một số đặc điểm giải phẫu bên trong. Nhiều loài liên quan đến tuatara sống trong thời đại Trung sinh, nhưng ngày nay chỉ có hai loài còn tồn tại (Hình 33.21 A), và những loài này bị giới hạn ở một số hòn đảo ngoài khơi New Zealand. Da của lepidosaur được bao phủ bởi vảy sừng giúp giảm đáng kể lượng nước mất đi trên bề mặt cơ thể. Tuy nhiên, những vảy này làm cho da không còn khả năng làm cơ quan trao đổi khí. Khí được trao đổi gần như hoàn toàn qua phổi, phổi có diện tích bề mặt lớn hơn nhiều so với phổi của động vật lưỡng cư. Lepidosaur đẩy không khí vào và ra khỏi phổi bằng những chuyển động giống như ống thổi của xương sườn. Trái tim của loài yêu tinh ba ngăn tách một phần máu đã được oxy hóa khỏi phổi khỏi máu đã khử oxy trở về từ cơ thể. Với loại tim này, loài yêu tinh có thể tạo ra huyết áp cao và có thể duy trì quá trình trao đổi chất tương đối cao. Hầu hết thằn lằn là loài ăn côn trùng, mặc dù một số là động vật ăn cỏ và một số ít ăn động vật có xương sống khác. Hầu hết các loài thằn lằn đều đi bằng bốn chi (Hình 33.21 B), mặc dù tình trạng không có chi đã tiến hóa nhiều lần ở các loài thằn lằn, đặc biệt là ở các loài thằn lằn đào hang và đồng cỏ. Loài thằn lằn lớn nhất là loài rồng Komodo ăn thịt ở Đông Ấn, cao tới 3 mét và có thể nặng hơn 150 kg. Đến Media Clip 33.5 Rồng Komodo hạ gục con mồi Lifel 0e.com/mc33.5 Nhóm có vảy không chi chủ yếu là rắn (Hình 33.21 C). Tất cả các loài rắn đều là động vật ăn thịt và nhiều loài có thể nuốt những vật thể lớn hơn chúng rất nhiều. Một số nhóm rắn đã tiến hóa tuyến nọc độc và khả năng tiêm nọc độc nhanh chóng vào con mồi. Rùa bao gồm một nhóm bò sát có sự thay đổi tương đối ít kể từ thời kỳ Trung Sinh đầu tiên. Ở những loài bò sát này, các tấm xương lưng và bụng tạo thành một lớp vỏ mà ở nhiều loài có thể rút đầu và các chi vào đó (Hình 33.21D). Vỏ lưng là sự biến đổi của xương sườn. Điều bí ẩn là làm thế nào mà các đai ngực lại tiến hóa để nằm bên trong xương sườn của rùa, khiến chúng không giống bất kỳ loài động vật có xương sống nào khác. Hầu hết các loài rùa sống trong môi trường dưới nước, nhưng một số nhóm như rùa cạn và rùa hộp lại sống trên cạn. Rùa biển dành toàn bộ cuộc sống của chúng trên biển trừ khi chúng lên bờ để đẻ trứng. Việc con người khai thác rùa biển và trứng của chúng đã dẫn đến sự suy giảm số lượng các loài này trên toàn thế giới, tất cả chúng hiện đang có nguy cơ tuyệt chủng. Một số loài rùa là động vật ăn cỏ hoặc ăn thịt nghiêm ngặt, nhưng hầu hết các loài là loài ăn tạp ăn nhiều loại thực vật và động vật dưới nước và trên cạn. Cá sấu và chim có chung tổ tiên với khủng long. Một nhánh bò sát khác, Archosaurs, bao gồm cá sấu, thằn lằn bay, khủng long và chim. Ngày

nay chỉ có cá sấu và chim là đại diện cho các loài còn sống. Cá sấu hiện đại - cá sấu, caimans, cá sấu Ấn Độ và cá sấu Mỹ - là

694 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ sinh (A) Sphenodon punctatus (B) Eublepharis macularius 33.21 Đa dạng loài bò sát (A) Loài tuatara này đại diện cho một trong hai loài duy nhất còn sống sót trong dòng dõi của nó. (B) Tắc kè báo, một loài thằn lằn sống ở sa mạc có nguồn gốc từ Afghanistan, Pakistan và tây bắc Ấn Độ. (C) Rắn chuông ở Bắc Mỹ không có nọc độc. Nó chỉ giới hạn ở môi trường nhiệt đới và ôn đới ấm áp (Hình 3 3. 2 2 A). Tất cả cá sấu đều là loài ăn thịt; chúng ăn tất cả các loại động vật có xương sống, kể cả động vật có vú lớn. Cá sấu dành phần lớn thời gian ở dưới nước, nhưng chúng đẻ trứng trong tổ chúng xây trên đất liền hoặc trên các thảm thực vật nổi. Trứng được làm ấm bằng nhiệt sinh ra do chất hữu cơ phân hủy mà con cái đặt trong tổ. Con cái cũng cung cấp các hình thức chăm sóc cha mẹ khác: thông thường, nó bảo vệ trứng cho đến khi chúng nở, và ở một số loài, nó tiếp tục bảo vệ và giao tiếp với con cái sau khi chúng nở. Khủng long nổi lên khoảng 215 triệu năm trước và thống trị môi trường trên cạn trong khoảng 150 triệu năm. Tuy nhiên, chỉ có một nhóm khủng long là loài chim sống sót sau cuộc tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Phấn trắng. Trong thời kỳ Mesozoi, hầu hết các loài động vật trên cạn dài hơn một mét đều là khủng long. Nhiều người nhanh nhẹn và có thể chạy nhanh; họ có những cơ đặc biệt giúp phổi được lấp đầy và làm trống trong khi tay chân cử động. Chúng ta có thể suy ra sự tồn tại của các cơ như vậy ở khủng long từ cấu trúc của cột sống trong hóa thạch. Một số loài khủng long lớn nhất nặng tới 70.000 kg. Các nhà sinh học từ lâu đã chấp nhận vị trí phát sinh loài của loài chim trong số các loài bò sát, mặc dù rõ ràng loài chim có nhiều (D) Chelonoidis nigra abingdonii cuộn đuôi để lộ phần bụng màu cam sáng, giúp đánh lạc hướng những kẻ săn mồi tiềm năng khỏi vùng đầu quan trọng. (D) Rùa Galapagos là loài rùa lớn nhất và là một trong những loài bò sát lớn nhất. Chúng đã được ghi nhận là sống hơn 100 năm trong tự nhiên. những đặc điểm hình thái độc đáo, có nguồn gốc. Ngoài bằng chứng hình thái mạnh mẽ cho vị trí này, dữ liệu hóa thạch và phân tử xuất hiện trong vài thập kỷ qua đã cung cấp bằng chứng hỗ trợ rõ ràng. Chim là một nhóm khủng long ăn thịt chuyên biệt, một nhóm khủng long săn mồi có những đặc điểm như thế đứng bằng hai chân, xương rỗng, lông ("xương đòn"), xương bàn chân thon dài với bàn chân có ba ngón, chi trước thon dài có ba ngón và một xương chậu hướng về phía sau. Các loài chim hiện đại có tính thu nhiệt, nghĩa là chúng điều chỉnh nhiệt độ cơ thể bằng cách sản xuất và giữ nhiệt trao đổi chất, thay vì hấp thụ nhiệt từ môi trường bên ngoài (xem Phần 40.5). Mặc dù chúng ta không thể đánh giá trực tiếp đặc điểm sinh lý này ở các loài đã tuyệt chủng, nhưng nhiều loài khủng long chân thú hóa thạch có chung những đặc điểm hình thái cho thấy chúng cũng có thể là loài thu nhiệt.Các loài chim còn sống được chia thành hai nhóm chính tách ra từ tổ tiên biết bay khoảng 80 đến 90 triệu năm trước. Một số ít hậu duệ hiện đại của một dòng dõi bao gồm một nhóm các loài chim không biết bay thứ cấp và bay yếu, một số trong đó rất lớn. Nhóm này, được gọi là palaeognaths, bao gồm tinamous Nam và Trung Mỹ cùng một số loài chim lớn không biết bay của các lục địa phía nam - rheas, emu, kiwi, cassowaries và loài chim lớn nhất thế giới, đà điểu (Hình 33.22) B). Các

(A) Crocodylus porosus (B) Struthio camelus 33.22 Archosaurs Hai nhóm Archosaurs còn sống sót rất khác nhau. (A) Cá sấu sống ở vùng khí hậu nhiệt đới và ôn đới ấm áp. Loài cá sấu này sống ở môi trường nước mặn và cửa sông dọc bờ biển Australia. (B) Chim là nhóm thằn lằn chúa còn sống duy nhất, đại diện ở đây là loài đà điểu có cánh nhưng không biết bay. Dòng dõi thứ hai, Neognaths, đã để lại số lượng hậu duệ lớn hơn nhiều, hầu hết trong số đó vẫn giữ được khả năng bay. Lông vũ cho phép chim bay Các loài khủng long ăn thịt hóa thạch được phát hiện gần đây ở các trầm tích đầu kỷ Phấn trắng ở tỉnh Liêu Ninh, phía đông bắc Trung Quốc, cho thấy vảy của một số loài khủng long săn mồi nhỏ đã được biến đổi nhiều để tạo thành lông vũ. Ban đầu những chiếc lông vũ này chỉ đơn giản là một lớp phủ cơ thể có thể giúp cách nhiệt và tăng cường màu sắc. Nhưng lông của một số loài khủng long sau này, chẳng hạn như Microraptor gui, có cấu trúc tương tự như lông của các loài chim hiện đại (Hình 33.23A). Một loài chân thú khác thậm chí còn có quan hệ gần gũi hơn với các loài chim hiện đại. Archaeopteryx, sống cách đây khoảng 150 triệu năm. Archaeopteryx có răng (không giống như các loài chim hiện đại), nhưng nó được bao phủ bởi lông gần giống với lông của các loài chim (Hình 33.23B). Nó cũng có đôi cánh phát triển tốt, một cái đuôi dài và một cái lông có thể gắn vào một số cơ bay. Archaeopteryx có những ngón tay có móng vuốt ở chi trước, nhưng nó cũng có những móng

vuốt chim đậu điển hình ở chi sau. Nó có lẽ sống trên cây và bụi rậm và sử dụng các ngón tay để hỗ trợ nó trèo qua cành cây. Có lẽ nó đã lướt hoặc bay yếu ớt. Hậu duệ của Archaeopteryx và các loài khủng long chân thú Mesozoi tương tự là các loài chim hiện đại, hầu hết chúng đều là những loài bay giỏi. 33.4 Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất liền như thế nào? 695 Đi tới Media Clip 33.6 Chim ưng trong cuộc sống bay 0e.com/mc33.6 Sự tiến hóa và chuyên môn hóa của lông vũ là động lực chính cho sự đa dạng hóa. Lông vũ có trọng lượng nhẹ nhưng chúng chắc chắn và có cấu trúc phức tạp (Hình 33.24). Trục trung tâm cứng của lông bay trên cánh chim phát sinh từ da của chi trước để tạo ra các bề mặt bay. Những chiếc lông khỏe khác mọc ra như chiếc quạt từ chiếc đuôi ngắn lại và đóng vai trò là chất ổn định trong suốt chuyến bay. Những chiếc lông bao phủ cơ thể, cùng với một lớp lông tơ bên dưới, mang lại cho loài chim khả năng cách nhiệt giúp chúng tồn tại ở hầu hết các vùng khí hậu trên Trái đất. Xương của khủng long chân thú, bao gồm cả chim, rỗng với các thanh chống bên trong giúp tăng sức mạnh. Xương rỗng có thể làm cho các loài khủng long chân thú thời kỳ đầu nhẹ hơn và cơ động hơn; sau này chúng đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của chuyến bay. Xương ức (xương ức) của loài chim bay tạo thành một sống lưng lớn, thẳng đứng để gắn các cơ bay vào đó. Chuyến bay rất tốn kém về mặt trao đổi chất. Một con chim bay tiêu thụ năng lượng với tốc độ nhanh hơn khoảng 15 đến 20 lần so với một con thằn lằn đang chạy có cùng trọng lượng. Bởi vì loài chim có tỷ lệ trao đổi chất cao như vậy,chúng tạo ra một lượng nhiệt lớn. Chúng kiểm soát tốc độ mất nhiệt bằng cách sử dụng lông vũ, chúng có thể được giữ sát cơ thể hoặc nâng lên để thay đổi mức độ cách nhiệt mà chúng cung cấp. Phổi của chim cho phép không khí lưu thông một chiều thay vì bơm không khí vào và ra (xem Phần 49.2). Dấu vết mờ nhạt của lông vũ có thể được nhìn thấy xung quanh các bộ xương hóa thạch. 33.23 Họ hàng của chim Mesozoi Hóa thạch hỗ trợ sự tiến hóa của các loài chim từ các loài khủng long chân thú khác. (A) Microraptor gui là một loài khủng long chân thú có lông vũ sống vào đầu kỷ Phấn trắng (khoảng 140 Ma). (B) Archaeopteryx thậm chí còn có quan hệ gần gũi hơn với các loài chim hiện đại.





33.24 Giải phẫu lông vũ Lông bay của chim được gắn vào da cánh bằng phần rỗng hoặc lông vũ của trục cứng ở giữa. Các trục là phần rắn của trục mà từ đó tỏa ra các nhánh nhỏ (cánh) với các móc và xà ngang lồng vào nhau. Nhìn chung, cấu trúc này thể hiện một sự đổi mới tiến hóa lớn: bề mặt chắc chắn, nhẹ cho phép bay. Cấu trúc dòng chảy của phổi làm tăng hiệu quả trao đổi khí và do đó hỗ trợ tốc độ trao đổi chất cao. Có khoảng 10.000 loài chim còn sống, có kích thước đa dạng từ đà điểu nặng 150 kg đến chim ruồi nhỏ chỉ nặng 2 gam (Hình 33.25). Những chiếc răng nổi bật so với các loài khủng long khác đã bị mất đi lần thứ hai ở loài chim tổ tiên, nhưng loài chim vẫn ăn hầu hết các loại động vật và thực vật. Côn trùng và trái cây là nguồn thức ăn quan trọng nhất của các loài sống trên cạn. Chim cũng ăn hạt, mật hoa và phấn hoa, lá và chồi, xác thối và các động vật có xương sống khác. Bằng cách ăn trái cây và hạt của cây, chim đóng vai trò là tác nhân chính phát tán hạt. Động vật có vú tỏa ra sau sự tuyệt chủng của khủng long không phải chim. Các loài động vật có vú cỡ nhỏ và vừa cùng tồn tại với các loài khủng long lớn trong hầu hết thời kỳ Đại Trung sinh, và hầu hết các nhóm động vật có vú chính còn sống ngày nay đều xuất hiện ở kỷ Phấn trắng. Sau khi các loài khủng long không phải chim biến mất trong cuộc tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Phấn trắng, các loài động vật có vú đã tăng lên đáng kể về số lượng, sự đa dạng và kích thước. Ngày nay, động vật có vú có kích thước đa dạng, từ chuột chù và dơi nhỏ chỉ nặng khoảng 2 gam cho đến cá voi xanh, loài động vật lớn nhất trên Trái đất, có kích thước lên tới 33 (A) Bombycilla cedrorum (B) Trichoglossus haematodus (C) Tyto alba 33,25 Sự đa dạng giữa các loài Các loài chim (A) Chim đậu, hoặc dạng passeriform, các loài chim như loài chim sáp tuyết tùng này tạo thành loài phong phú nhất trong tất cả các nhóm chim. (B) Khoảng 375 loài vẹt, vẹt đuôi dài, vẹt đuôi dài và vẹt lorikeet như loài được hiển thị ở đây là một nhóm chim lớn khác. (C) Cú lợn là loài săn mồi vào ban đêm có thể tìm thấy con mồi bằng cách sử dụng thính giác nhạy cảm của nó là "sóng siêu âm" hệ thống. (D) Cò quăm đỏ tươi ở Nam Mỹ và Caribe là một trong nhiều loài chim lội nước. (D) Cao su Eudocimus

CHAPTER 33



33.4 Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất liền như thế nào? Dài 697 mét và có thể nặng tới 160.000 kg. Động vật có vú có ít răng hơn nhưng có độ khác biệt cao hơn so với cá, động vật lưỡng cư hoặc bò sát. Sự khác biệt giữa các loài động vật có vú về số lượng, loại và cách sắp xếp răng phản ánh chế độ ăn đa dạng của chúng (xem Hình 51.6). Bốn đặc điểm chính giúp phân biệt động vật có vú: Tuyến mồ hôi tiết ra mồ hôi bay hơi và do đó làm mát động vật Tuyến vú ở con cái tiết ra chất lỏng dinh dưỡng (sữa) để con cái mới sinh ăn. cung cấp một lớp vỏ bảo vệ và cách nhiệt. Một trái tim bốn ngăn tách biệt hoàn toàn máu đã được oxy hóa từ phổi với máu đã khử oxy trở về từ cơ thể (đặc điểm cuối cùng này hội tụ ở các loài khủng long, bao gồm cả các loài chim và cá sấu hiện đại) Trứng của động vật có vú được thụ tinh trong cơ thể con cái, và ở hầu hết các nhóm động vật có vú, phôi được tạo ra sẽ trải qua một giai đoạn phát triển bên trong cơ thể con cái trong một cơ quan gọi là tử cung. Trong tử cung, phôi được chứa trong một túi ối tương đồng với một trong ba màng được tìm thấy trong trứng ối (xem Hình 33.19). Phôi được nối với thành tử cung bằng một cơ quan gọi là nhau thai. Nhau thai cho phép trao đổi chất dinh dưỡng và khí cũng như loại bỏ chất thải từ phôi đang phát triển thông qua hệ thống tuần hoàn của phụ nữ. Hầu hết các loài động vật có vú đều phát triển lớp lông (lông) rậm rạp ở một số loài nhưng giảm đi đáng kể ở những loài khác, bao gồm cả động vật biển có vú (cá voi và cá heo) và con người. Các lớp mỡ cách nhiệt dày (mỡ) thay thế lông làm cơ chế giữ nhiệt ở động vật giáp xác; con người học cách sử dụng quần áo cho mục đích này khi họ rời khỏi các vùng nhiệt đới ấm áp. Khoảng 5.700 loài động vật có vú còn sống được chia thành hai nhóm chính: nhóm nguyên sinh và nhóm therian (Bảng 33.1). Các thành viên của nhánh therian lại được chia thành thú có túi và thú eutherian. NGƯỜI PROTOTHERIANS Chỉ có năm loài prototherians được biết đến và chúng chỉ được tìm thấy ở Úc và New Guinea. Những loài động vật có vú này, thú mỏ vịt và bốn loài thú lông nhím, khác với các loài động vật có vú khác ở chỗ đẻ trứng có vỏ và có chân dang rộng (Hình 33.26). Những người nguyên thủy cung cấp sữa cho con non nhưng chúng không có núm vú trên tuyến vú; sữa chỉ chảy ra và bị con non liếm ra khỏi lông. THÚ CƯỢC Con cái của hầu hết các loài thú có túi đều có túi bụng để chúng mang và nuôi con cái (xem Hình 33.27A). Quá trình mang thai (mang thai) ở thú có túi diễn ra trong thời gian ngắn; những con non được sinh ra rất nhỏ nhưng có chi trước phát triển tốt, nhờ đó chúng có thể leo lên túi. Chúng bám vào núm vú nhưng không thể mút được. Chim mẹ phun sữa vào con non cho đến khi nó đủ lớn để bú. Một khi con cái của nó đã rời khỏi tử cung, thú có túi cái có thể trở lại khả năng tiếp nhận tình dục.Sau đó, nó có thể mang trứng đã thụ tinh có khả năng (B) Ornithorhynchus anatinus 33.26 Prototherians (A) Thú lông nhím mỏ ngắn là một trong bốn loài thú lông nhím còn sống sót. (B) Thú mỏ vịt sống ở các dòng suối nước ngọt ở miền đông nước Úc. bắt đầu quá trình phát triển để thay thế con non trong túi nếu có điều gì đó xảy ra với chúng. Có một thời, thú có túi được tìm thấy ở khắp các lục địa, nhưng hiện nay khoảng 350 loài còn sống chỉ còn ở Châu Úc (Hình 33.27A và B) và Châu Mỹ (đặc biệt là Nam Mỹ; Hình 33.27C). Trong số bảy nhóm thú có túi chính được trình bày trong Bảng 33.1, chỉ có thú có túi ở Tân Thế giới, chuột chù có túi và monito del monte nhỏ bé được tìm thấy ở châu Mỹ. Chỉ có một loài duy nhất, loài Virginia opossum, được tìm thấy ở Bắc Mỹ phía bắc Mexico. Thú có túi phát triển thành động vật ăn cỏ, ăn côn trùng và ăn thịt, nhưng không có loài thú có túi nào sống ở đại dương. Không ai có thể bay, mặc dù một số loài thú có túi sống trên cây có khả năng lượn. Loài thú có túi lớn nhất còn sống là chuột túi của Úc, chúng có thể nặng tới 90 kg. Những loài thú có túi lớn hơn nhiều đã tồn tại ở Úc cho đến khi con người tiêu diệt chúng ngay sau khi đến lục địa đó khoảng 40.000 năm trước. NGƯỜI EUTHERIAN Phần lớn các loài động vật có vú là người eutherian (therian "thực sự"). Eutherians đôi khi được gọi là động vật có vú có nhau thai, nhưng tên này không phù hợp vì một số loài thú có túi cũng có nhau thai. Eutherian khi mới sinh phát triển hơn thú có túi; không có túi bên ngoài nào chứa chúng sau khi chúng được sinh ra. Hơn 5.300 loài Eutheria còn sống được chia thành 20 nhóm chính (xem Bảng 33.1). Mối quan hệ của các nhóm này với nhau rất khó xác định vì hầu hết các nhóm chính đều phân tách trong một thời gian ngắn trong quá trình bức xạ thích nghi bùng nổ. Tuy nhiên, các phân tích gen hiện đại đã làm sáng tỏ những mối quan hệ này (Hìnhcó thể nặng tới 90 kg. Những loài thú có túi lớn hơn nhiều đã tồn tại ở Úc cho đến khi con người tiêu diệt chúng ngay sau khi đến lục địa đó khoảng 40.000 năm trước. NGƯỜI EUTHERIAN Phần lớn các loài động vật có vú là người eutherian (therian "thực sự"). Eutherians đôi khi được gọi là động vật có vú có nhau thai, nhưng tên này không phù hợp vì một số loài thú có túi cũng có nhau thai. Eutherian khi mới sinh phát triển hơn thú có túi; không có túi bên ngoài nào chứa chúng sau khi chúng được sinh ra. Hơn 5.300 loài Eutheria còn sống được chia thành 20 nhóm chính (xem Bảng 33.1). Mối quan

hệ của các nhóm này với nhau rất khó xác định vì hầu hết các nhóm chính đều phân tách trong một thời gian ngắn trong quá trình bức xạ thích nghi bùng nổ. Tuy nhiên, các phân tích gen hiện đại đã làm sáng tỏ những mối quan hệ này (Hìnhcó thể nặng tới 90 kg. Những loài thú có túi lớn hơn nhiều đã tồn tại ở Úc cho đến khi con người tiêu diệt chúng ngay sau khi đến lục địa đó khoảng 40.000 năm trước. NGƯỜI EUTHERIAN Phần lớn các loài động vật có vú là người eutherian (therian "thực sự"). Eutherians đôi khi được gọi là động vật có vú có nhau thai, nhưng tên này không phù hợp vì một số loài thú có túi cũng có nhau thai. Eutherian khi mới sinh phát triển hơn thú có túi; không có túi bên ngoài nào chứa chúng sau khi chúng được sinh ra. Hơn 5.300 loài Eutheria còn sống được chia thành 20 nhóm chính (xem Bảng 33.1). Mối quan hệ của các nhóm này với nhau rất khó xác định vì hầu hết các nhóm chính đều phân tách trong một thời gian ngắn trong quá trình bức xạ thích nghi bùng nổ. Tuy nhiên, các phân tích gen hiện đại đã làm sáng tỏ những mối quan hệ này (Hình



(A) *Tachyglossus aculeatus*

698 CHƯƠNG 33 Động vật Deuterostome BẢNG 33.1 Các nhóm động vật có vú chính còn sống Nhóm Số loài được mô tả Ví dụ PROTOTHERIANS Monotremes (Monotremata) 5 Echidnas, thú mỏ vịt THERIANS Marsupials Diprotodonts (Diprotodontia) 146 Kangaroos, wallabies, possums, koala, tử cung New World opossums (Didelphimorphia) 93 Thú có túi ăn thịt (Dasyuromorphia) 72 Quolls, dunnarts, tê tê, Quỷ Tasmania Thú có túi ăn tạp (Peramelemorphia) 22 Bandicoots và song song Chuột chù chuột túi (Paucituberculata) 7 Chuột túi Andean Chuột chũi Marsupial (Notoryctemorphia) 2 Chuột chũi có túi phía Nam và phía Bắc Micro sinh học (Microbiotherea) 1 Monito del monte Eutherians Loài gặm nhấm (Rodentia) 2.337 Chuột cống, chuột nhắt, sóc, chuột chũi, sóc đất, hải ly, capybara Dơi (Chiroptera) 1.171 Dơi ăn quả, dơi định vị tiếng vang Động vật có vú có móng chẵn và động vật giáp xác (Cetartiodactyla) 469 Hươu , cừu, dê, gia súc, linh dương, hươu cao cổ, lạc đà, lợn, hà mã, cá voi, cá heo Chuột chù, chuột chũi và họ hàng (Soricomorpha) 428 Chuột chù, chuột chũi, động vật chân đốt Linh trưởng (Linh trưởng) 396 Vượn cáo, khỉ, vượn, con người Động vật ăn thịt (Carnivora)) 284 Sói, chó, gấu, mèo, chồn, pinnipeds (hải cẩu, sư tử biển, hải mã) Thỏ và họ hàng (Lagomorpha) 92 Thỏ, thỏ rừng, pikas Động vật ăn côn trùng châu Phi (Afrosoricida) 50 Tenrecs, nốt ruồi vàng Nhím (Erinaceomorpha) 24 Nhím châu Âu Armadillos (Cingulata) 21 Armadillo khổng lồ, tatu chín sọc Chuột chù cây (Scandentia) 20 Chuột chù cây lùn, chuột chù cây đuôi bút Động vật có vú có móng lẻ (Perissodactyla) 16 Ngựa, ngựa vằn, heo vòi, tê giác Chuột chù voi (Macroscelidea) 15 Voi chuột chù, chuột chù nhảy, sengis Thú ăn kiến, con lười (Pilosa) 10 Thú ăn kiến, tamanduas, con lười hai và ba ngón Tê tê (Pholidota) 8 Tê tê châu Á và châu Phi Hyraxes và họ hàng (Hyracoidea) 5 Hyraxes, dassies Sirenians (Sirenia) 4 Manatees, dugong Voi (Proboscidea) 3 Voi châu Phi và Ấn Độ Colugos (Dermoptera) 2 Vượn cáo bay Aardvark (Tubulidentata) 1 Aardvark 33.28). Những nghiên cứu này đã tiết lộ rằng sự phân chia sớm trong các dòng dõi Eutherian có liên quan chặt chẽ với sự phân tách của các lục địa trong Đại Trung Sinh (xem Hình 25.14), sau đó các nhóm động vật có vú chính phát tán độc lập ở Laurasia, Châu Phi và Nam Mỹ. Sự kết nối lại giữa Nam Mỹ và Bắc Mỹ thông qua cầu đất liền Panama khoảng 3 triệu năm trước đã dẫn đến sự trao đổi hệ động vật khổng lồ giữa các lục địa đó, điều này đặc biệt rõ ràng ở các loài động vật có vú. Các nhóm Nam Mỹ như tatu di chuyển về phía bắc vào Bắc Mỹ, và các nhóm Laurasian như động vật ăn thịt và động vật có móng lẻ và thậm chí di chuyển về phía nam vào Nam Mỹ.

Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất đai như thế nào? 699 33.27 Sự đa dạng của các loài thú có túi (A) Chuột túi xám phía đông Australia là một trong những loài thú có túi lớn nhất còn sống. Con cái này mang con non của mình trong chiếc túi có túi đặc trưng. (B) Bilby lớn hơn ở các vùng khô cằn của Úc là loài ăn tạp về đêm. Bilby không cần nước uống, lấy được độ ẩm cần thiết từ các loại thực phẩm khác nhau của nó. (C) Opossum Bắc Mỹ là loài thú có túi duy nhất được tìm thấy ở phía bắc Mexico. (A) Macropus giganteus (C) Didelphis virginiana Eutherian rất đa dạng về hình dạng và hệ sinh thái (Hình 33.29). Sự tuyệt chủng của các loài khủng long không phải chim vào cuối kỷ Phấn trắng có thể đã khiến chúng có khả năng đa dạng hóa và phát triển thành một phạm vi rộng lớn các hốc sinh thái. Nhiều loài eutheria đã phát triển lớn mạnh và một số đảm nhận vai trò của những kẻ săn mồi thống trị trên cạn trước đây do loài khủng long lớn chiếm giữ. Trong số những kẻ săn mồi này, hành vi săn mồi theo bầy đàn đã phát triển ở một số loài, bao gồm cả các thành viên của nhóm động vật ăn thịt và linh trưởng. Hai nhóm thực vật đa dạng nhất là loài gặm nhấm và dơi, cùng nhau chiếm khoảng 2/3 số loài. Loài gặm nhấm được xác định theo truyền thống bởi hình thái răng độc đáo của chúng, chúng thích nghi với việc gặm các chất như gỗ. Loài dơi có lẽ có phần lớn trong số 33.28 Nhóm chính của loài Eutherian Đa dạng hóa khi các lục địa trôi dạt Cây phát sinh chủng loài này cho thấy mối quan hệ giữa hầu hết các nhóm Eutherian chính trên cạn, vị trí của các hóa thạch sớm nhất được tìm thấy cho mỗi nhóm (cũng được chỉ ra trong phần phân biệt màu sắc). của các nhánh khác nhau) và sự phân bố hiện tại của các nhóm. Những sự phân chia chính trong quá trình tiến hóa Eutherian phần lớn tương ứng với lịch sử kiến tạo của các lục địa lớn (xem Hình 25.14 và 54.12). Bản địa sớm nhất hiện tại Nhóm hóa thạch phân bố Động vật ăn côn trùng châu Phi Châu Phi Madagascar, Châu Phi Động vật ăn côn trùng mũi dài Châu Phi Châu Phi Aardvarks Châu Phi Voi Châu Phi Châu Phi, Châu Á Hyraxes Châu Phi Châu Phi, Trung Đông Armadillos Nam Mỹ Bắc, Nam Mỹ Colugos (“vượn cáo bay” SE Châu Á) SE Châu Á Cây Đông Nam Á chuột chù Đông Nam Á Đông Nam Á Linh trưởng Châu Âu nguyên thủy Vùng nhiệt đới châu Phi, châu Mỹ, châu Á Thỏ và pikas nguyên châu Âu Bắc Mỹ, loài gặm nhấm Á-Âu Toàn cầu Chuột chũi, chuột chũi và họ hàng Laurasia

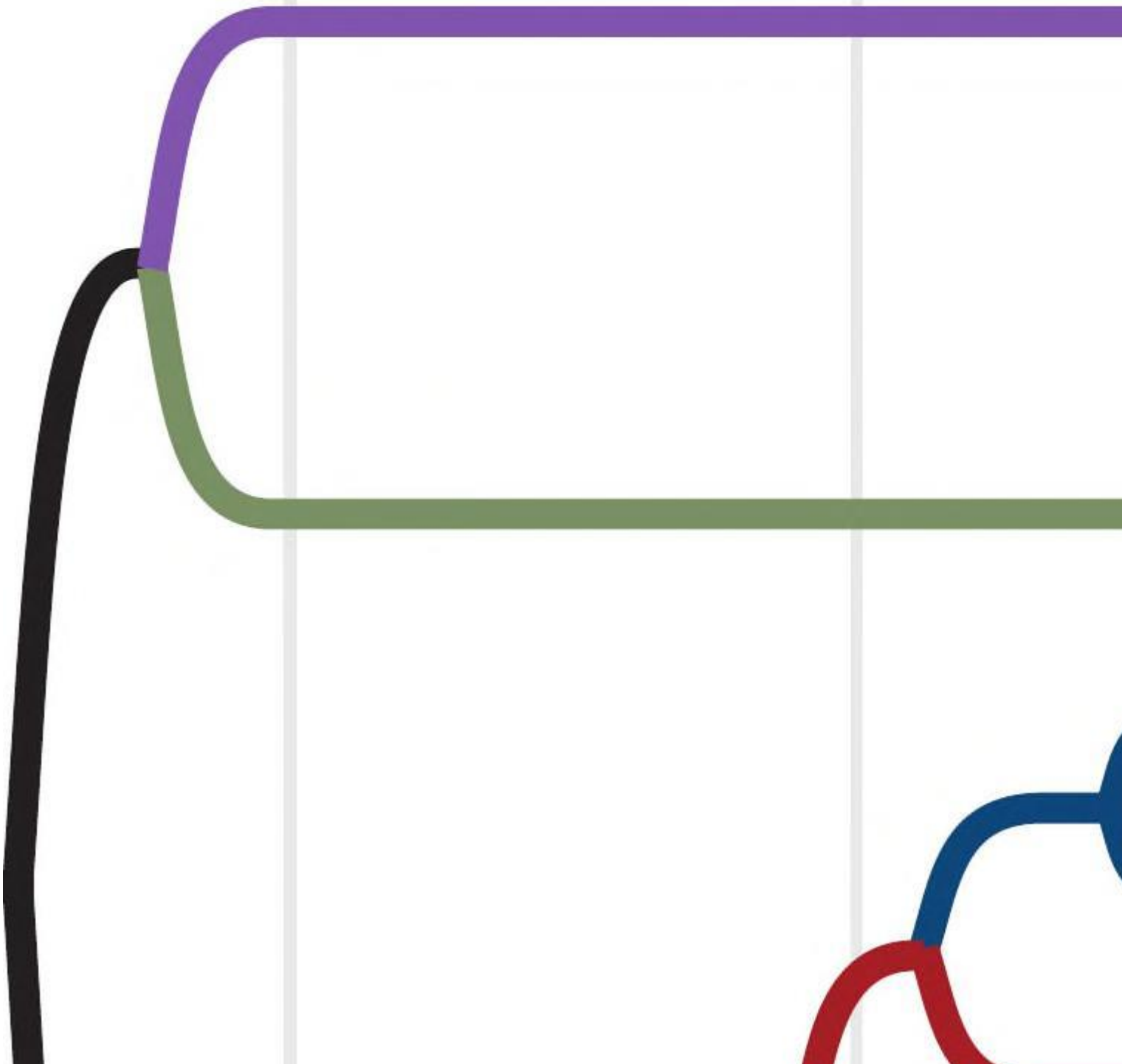
Toàn cầu ngoại trừ Australasia Carnivora Laurasia Toàn cầu ngoại trừ Tê tê Australasia Laurasia Châu Phi, Nam Á Động vật có vú có móng lẻ Laurasia Toàn cầu ngoại trừ Australasia Động vật có vú có móng chẵn Laurasia Toàn cầu ngoại trừ Dơi Australasia Laurasia Toàn cầu j 110 100 90 80 Triệu năm trước 70 -*â€”//60 Hiện tại



(B) *Mac*



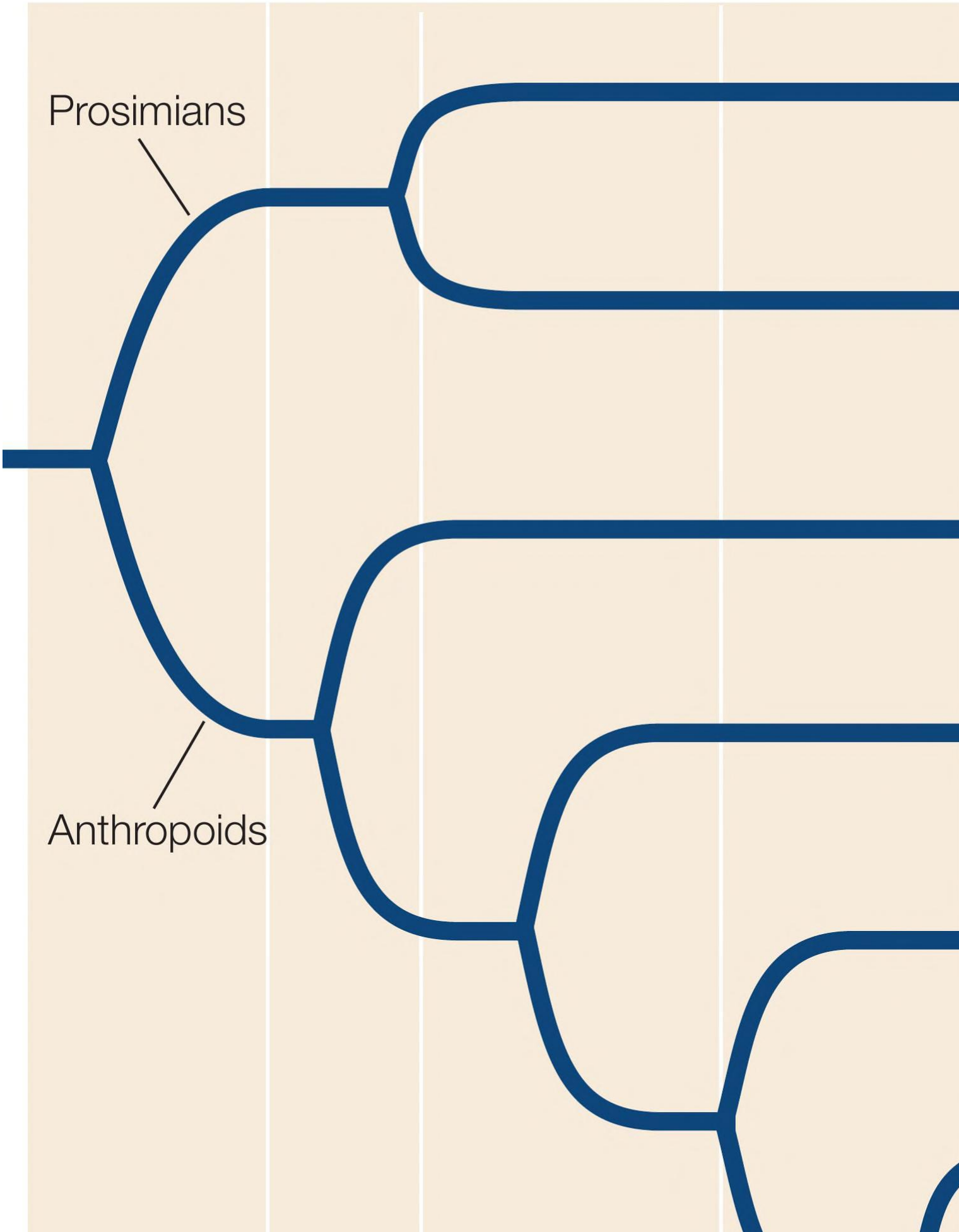
ıerian groups, the loca-
group (also indicated in



700 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ sinh (A) Castor canadensis (C) Rangifer tarandus (B) Macroderma gigas (D) Stenella longirostris 33.29 Sự đa dạng giữa các loài Eutherians (A) Hải ly Bắc Mỹ có hàm răng gặm nhấm đặc trưng của loài gặm nhấm. Gần một nửa số người Eutherian là loài gặm nhấm. (B) Chuyến bay phát triển từ tổ tiên của loài dơi. Loài dơi ma này là loài đặc hữu của Úc; dơi và loài gặm nhấm là nhóm eutherian duy nhất có nguồn gốc từ lục địa đó. (C) Động vật có vú có móng guốc lớn như tuần lộc là động vật ăn cỏ quan trọng trong môi trường trên cạn. Mặc dù con bò đực này đang chăn thả một mình nhưng tuần lộc thường được tìm thấy theo đàn lớn. (D) Cá heo quay là loài giáp xác, một nhóm cetartiodactyl đã quay trở lại môi trường biển. thành công trong quá trình phát triển khả năng bay, cho phép chúng khai thác nhiều nguồn thức ăn khác nhau và xâm chiếm các địa điểm xa xôi một cách tương đối dễ dàng. Đi tới Media Clip 33.7 Việc cho dơi ăn trong cuộc sống bay 0e.com/mc33.7 Việc các thành viên của một số nhóm eutheria chăn thả và tìm kiếm đã giúp biến đổi cảnh quan trên cạn. Những đàn động vật ăn cỏ ăn cỏ trên đồng cỏ rộng mở, trong khi những đàn chim ăn cỏ và cây cối. Tác động của những động vật ăn cỏ này lên đời sống thực vật đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự tiến hóa của gai, lá cứng và các dạng sinh trưởng khó ăn ở nhiều loài thực vật. Đổi lại, sự thích nghi ở răng và hệ tiêu hóa của nhiều dòng động vật ăn cỏ đã cho phép những loài này tiêu thụ nhiều thực vật bất chấp sự phòng vệ như vậy - một ví dụ nổi bật về sự đồng tiến hóa. Một động vật lớn có thể tồn tại nhờ thức ăn có chất lượng thấp hơn động vật nhỏ, và kích thước lớn đã tiến hóa ở một số nhóm động vật có vú ăn cỏ và săn mồi (xem Hình 33.29C). Ngược lại, sự tiến hóa của các loài động vật ăn cỏ lớn lại tạo điều kiện thuận lợi cho sự tiến hóa của những loài ăn thịt lớn có khả năng tấn công và chế ngự chúng. Một số dòng dõi của loài Eutherian trên cạn sau đó đã quay trở lại môi trường nước mà tổ tiên của chúng đã để lại (xem Hình 33.29D). Các loài giáp xác hoàn toàn sống dưới nước - cá voi và cá heo - tiến hóa từ tổ tiên có móng chẵn (cá voi có quan hệ họ hàng gần gũi với hà mã). Hải cẩu, sư tử biển và hải mã cũng quay trở lại môi trường biển và các chi của chúng biến đổi thành chân chèo. Rái cá giống chồn vẫn giữ được tứ chi nhưng cũng đã quay trở lại môi trường nước, xâm chiếm cả nước ngọt và nước mặn. Lợn biển và bò biển xâm chiếm các cửa sông và vùng biển nông. TÓM TẮT 33.4 Sự xâm chiếm ban đầu của động vật có xương sống trên đất khô được tạo điều kiện thuận lợi nhờ sự tiến hóa của các túi giống như phổi và các chi có khớp. Các màng ối đã tiến hóa lớp phủ cơ thể không thấm nước, thận hoạt động hiệu quả và trứng có màng ối có khả năng chống lại sự hút ẩm. â€¢ Điểm giống và khác nhau giữa trứng có màng ối do loài bò sát đẻ ra và túi ối còn sót lại của động vật có vú là gì? Xem trang. 692 và Hình 33.19 â€¢ Sự đa dạng hóa của động vật có vú bị ảnh hưởng như thế nào bởi các sự kiện tuyệt chủng hàng loạt và sự trôi dạt lục địa? Xem trang 697-698 và Hình 33.28 Sinh học của một nhóm Eutherian - loài linh trưởng - đã là chủ đề của nghiên cứu sâu rộng. Hành vi, sinh thái.

33.5 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? Sinh lý học và sinh học phân tử của loài linh trưởng được chúng ta đặc biệt quan tâm vì dòng dõi này bao gồm cả con người. 33.5 Prosimians Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? Một dòng dõi các loài thực vật nhỏ, sống trên cây, ăn côn trùng đã trải qua quá trình tiến hóa sâu rộng để trở thành loài linh trưởng (Hình 33.30). Một hóa thạch gần như hoàn chỉnh của loài linh trưởng sơ khai, Carpolestes, được tìm thấy ở Wyoming, có niên đại 56 triệu năm trước; nó có bàn chân nắm chặt bằng ngón chân cái đối diện và có móng chứ không phải móng vuốt. Khả năng nắm các chi bằng các ngón đối diện nhau, một sự thích nghi với đời sống trên cây, là một trong những đặc điểm chính giúp phân biệt loài linh trưởng với các loài động vật có vú khác. Hai dòng linh trưởng chính phân chia vào cuối kỷ Phấn trắng Khoảng 90 triệu năm trước, vào cuối kỷ Phấn trắng, các loài linh trưởng phân chia thành hai nhánh: nhóm bán thân và họ vượn. Prosimians - vượn cáo, cu li và thiên hà - từng sống trên tất cả các châu lục, nhưng ngày nay chúng chỉ giới hạn ở Châu Phi, Madagascar và Châu Á nhiệt đới. Tất cả các loài prosimian đại lục đều sống trên cây và sống về đêm. Tuy nhiên, trên đảo Madagascar, nơi có sự phát triển đáng chú ý của vượn cáo, cũng có các loài sống trên cạn và ban ngày (Hình 33.31). Tarsiers cũng từng được coi là loài bán thân, mặc dù ngày nay chúng ta biết rằng chúng có quan hệ họ hàng gần gũi với khỉ và vượn hơn là vượn cáo, cu li và thiên hà. Dòng linh trưởng thứ hai, loài người - khỉ lùn. Khỉ thế giới mới. Khỉ và vượn Cựu Thế giới bắt đầu đa dạng hóa ngay sau sự kiện tuyệt chủng hàng loạt vào cuối kỷ Phấn trắng ở Châu Phi hoặc Châu Á. Khỉ Tân Thế giới tách ra khỏi khỉ và vượn Cựu Thế giới muộn hơn một chút, nhưng đủ sớm để chúng có thể có nguồn gốc từ Châu Phi và đến Nam Mỹ khi hai lục địa này vẫn còn gần nhau. Khỉ Tân Thế giới hiện chỉ sống ở Nam và Trung Mỹ, và tất cả chúng đều sống trên cây (Hình 3 3. 3 2 A). Nhiều người

trong số họ có một cái đuôi dài và có khả năng cầm nắm mà chúng có thể bám chặt vào cành cây. Nhiều loài khỉ Cựu Thế giới cũng sống trên cây, nhưng một số loài sống trên cạn (Hình 33.32B). Không có con khỉ Cựu Thế giới nào có đuôi có thể cầm nắm được. Khoảng 35 triệu năm trước, một dòng dõi dẫn đến loài vượn hiện đại đã tách khỏi loài khỉ Cựu Thế giới. Từ 22 đến 5,5 triệu năm trước, hàng chục loài vượn sống ở Châu Âu, Châu Á và Châu Phi. Thế Paleocene Oligocene từ giữa đến cuối kỷ Phấn trắng â– -Pleistocene -Pliocene 33.30 Phát sinh loài của loài linh trưởng Phát sinh loài của loài linh trưởng là một trong những nghiên cứu tốt nhất về bất kỳ nhóm động vật có vú chính nào. Cây này dựa trên bằng chứng từ nhiều gen, hình thái và hóa thạch. Propithecus diadema 33.31 A Prosimian Sifaka vương miện là một trong nhiều loài vượn cáo được tìm thấy ở Madagascar, nơi nó là một phần của tập hợp động thực vật đặc hữu. Sifakas sống theo nhóm lên tới hàng chục loài động vật và bảo vệ lãnh thổ của chúng.

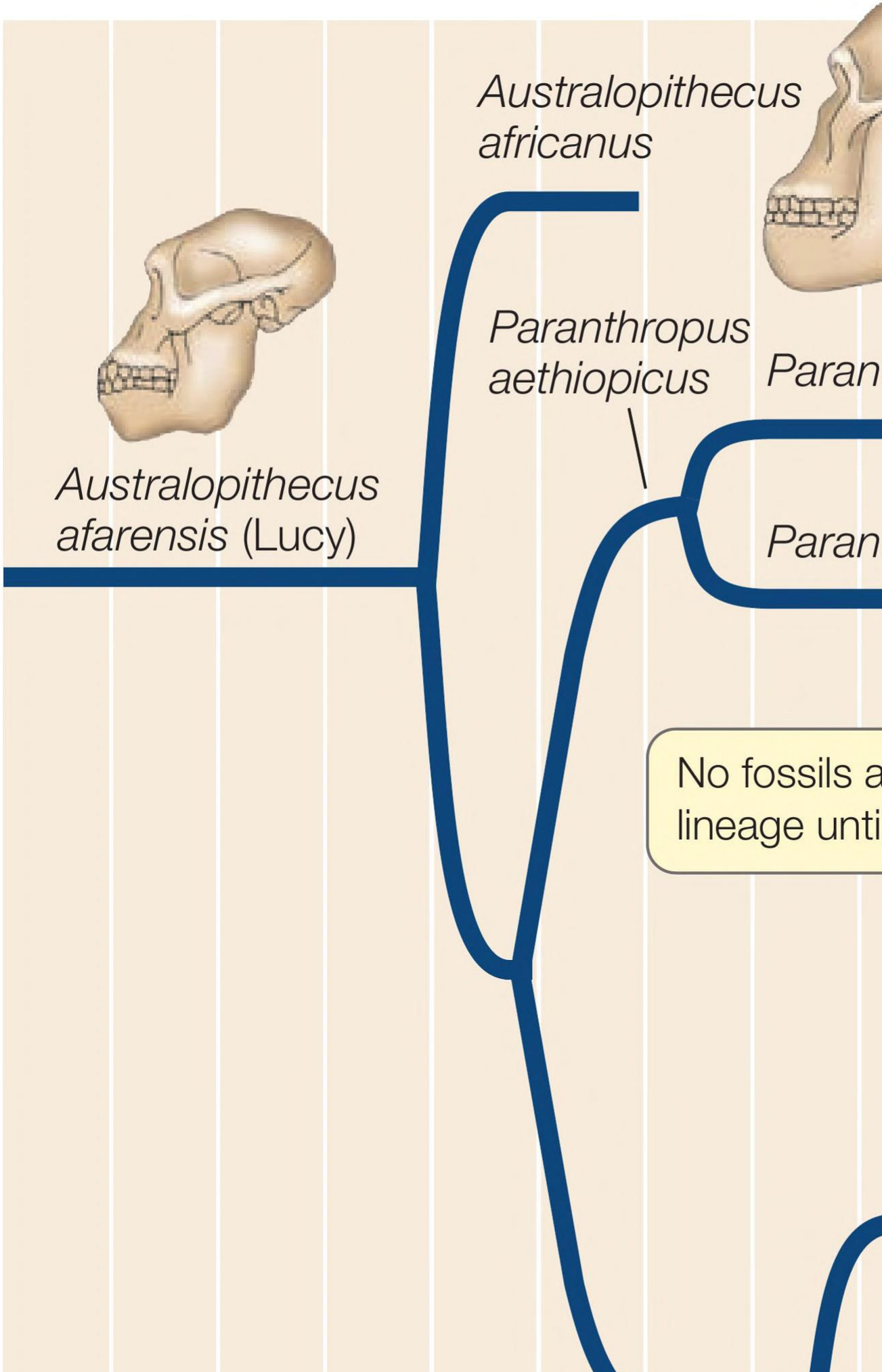

Prosimians
Anthropoids

702 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ sinh (A) Ateles geoffroyi (B) Nhân sư Mandrillus 33.32 Khỉ (A) Khỉ nhện ở Trung Mỹ là điển hình của loài khỉ Tân Thế giới, tất cả đều sống trên cây. Lưu ý phần đuôi có khả năng cầm nắm (kẹp). (B) Mặc dù nhiều loài khỉ Cựu Thế giới sống trên cây nhưng không loài nào có đuôi có thể cầm được. Nhiều loài khỉ Cựu Thế giới, giống như loài khỉ mặt khỉ này, hoàn toàn sống trên cạn. Loài vượn châu Á – vượn và đười ươi (Hình 33.33A và B) – có nguồn gốc từ hai dòng dõi vượn này. Đười ươi là nhóm chị em còn sống gần nhất với loài vượn châu Phi hiện đại: khỉ đột (Hình 33.33C), tinh tinh (Hình 33.33D) và con người. Sự vận động bằng hai chân đã phát triển ở tổ tiên loài người Khoảng 6 triệu năm trước ở Châu Phi, một sự phân chia dòng dõi đã xảy ra dẫn đến một bên là loài tinh tinh và một bên là dòng họ hominin, bao gồm con người hiện đại và họ hàng gần gũi đã tuyệt chủng của chúng. Các protohominin sớm nhất, được gọi là ardipithecines, có sự thích nghi hình thái khác biệt đối với khả năng vận động bằng hai chân (đi bằng hai chân). Vận động bằng hai chân giúp chi trước tự do để thao tác với đồ vật và mang chúng khi đi bộ. Nó cũng nâng cao tầm mắt, cho phép con vật nhìn qua thảm thực vật cao để phát hiện kẻ săn mồi và con mồi. Vận động bằng hai chân cũng tiết kiệm năng lượng hơn (A) Hylobates lar (B) Pongo pygmaeus (C) Gorilla gorilla 33.33 Apes (A) Một số chi vượn đều có kích thước nhỏ hơn các loài vượn khác. Vượn được tìm thấy trên khắp Đông Nam Á. (B) Đười ươi cũng có nguồn gốc từ châu Á, sống trong các khu rừng ở Sumatra và Borneo. (C) Khỉ đột - loài vượn lớn nhất - bị giới hạn ở các khu rừng ẩm ướt ở châu Phi. Con đực này là một con khỉ đột vùng đất thấp. (D) Tinh tinh, họ hàng gần nhất của chúng ta, được tìm thấy ở các vùng rừng ở Châu Phi. (D) Pan troglodytes



33.5 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? 703 Tổ tiên của người Ardipithecine 2,0 triệu năm trước 33,34 Cây phát sinh loài của người Hominin Trong quá khứ, có nhiều hơn một loài người thuộc họ người sống trên Trái đất cùng một lúc. Có nguồn gốc từ Châu Phi, hominin lan sang Châu Âu và Châu Á nhiều lần. Tất cả đều có mặt ngoại trừ một trong những loài đó hiện đã tuyệt chủng, nhưng loài đó, Homo sapiens hiện đại, đã xâm chiếm gần như mọi nơi trên hành tinh. vận động bốn chân (đi bằng bốn chân). Cả ba lợi thế này có lẽ đều quan trọng đối với loài ardipithecus và hậu duệ của chúng, loài australopithecus (Hình 33.34). Hộp sọ của loài Australopithecine đầu tiên được tìm thấy ở Nam Phi vào năm 1924. Kể từ đó, hóa thạch của loài Australopithecine đã được tìm thấy ở nhiều địa điểm ở Châu Phi. Bộ xương hóa thạch hoàn chỉnh nhất từng được phát hiện ở Ethiopia vào năm 1974. Bộ xương có niên đại khoảng 3,5 triệu năm tuổi là của một cô gái trẻ được cả thế giới biết đến với cái tên "Lucy". Lucy được xếp vào loài Australopithecus afarensis. Dấu tích hóa thạch của hơn 100 cá thể A. afarensis đã được phát hiện kể từ đó, và gần đây cũng có những khám phá về hóa thạch của các loài australopithecine khác sống ở Châu Phi từ 4 đến 5 triệu năm trước. Các chuyên gia không thống nhất về số lượng loài được đại diện bởi hóa thạch australopithecine, nhưng rõ ràng là nhiều loài vượn nhân hình đã sống cùng nhau trên hầu hết miền đông châu Phi vài triệu năm trước. Một dòng dõi gồm các loài lớn hơn (nặng khoảng 40 kg) được đại diện bởi Paranthropus Robustus và P. boisei, cả hai đều tuyệt chủng từ 1 đến 1,5 triệu năm trước. Một dòng Australopithecus nhỏ hơn đã hình thành nên chi Homo. Những thành viên đầu tiên của chi Homo sống cùng thời với Paranthropus ở Châu Phi trong khoảng một triệu năm. Một số hóa thạch 2 triệu năm tuổi của loài H habilis đã tuyệt chủng được phát hiện ở Hẻm núi Olduvai, Tanzania. Các hóa thạch khác của H. habilis đã được tìm thấy ở Kenya và Ethiopia. Gắn liền với những hóa thạch này là những công cụ mà những giống người đầu tiên này sử dụng để kiếm thức ăn. Một loài hominin khác đã tuyệt chủng. Homo erectus xuất hiện ở Châu Phi khoảng 1,6 triệu năm trước. Ngay sau đó nó đã lan rộng đến tận Đông Á, trở thành giống người đầu tiên rời khỏi Châu Phi. Các thành viên của H. erectus có kích thước gần bằng người hiện đại nhưng bộ não của họ nhỏ hơn và có hộp sọ tương đối dày. Hộp sọ, có thành xương dày, có thể là một cơ chế thích nghi để bảo vệ não, tai và mắt khỏi những tác động do ngã hoặc bị một vật cùn gây ra. Điều gì sẽ là nguồn gốc của những cú đánh như vậy? Chiến đấu với các cá thể H. erectus khác là một giải pháp khả dĩ. Người Homo erectus sử dụng lửa để nấu nướng và săn bắt những động vật lớn, đồng thời chế tạo ra những công cụ bằng đá đặc trưng đã được tìm thấy ở nhiều nơi ở Châu Phi và Châu Á. Quần thể H. erectus tồn tại cho đến ít nhất 250.000 năm trước, mặc dù những hóa thạch gần đây hơn cũng có thể là do loài này.Năm 2004, người ta đã tìm thấy di tích hóa thạch 18.000 năm tuổi của một người Homo nhỏ.

hecine
:ors


Australopithecus africanus
Paranthropus aethiopicus
Paran
Australopithecus afarensis (Lucy)
Paran
No fossils a
lineage unti

704 CHƯƠNG 33 Động vật miệng thứ sinh 33.35 Thời kỳ mới phát triển của con người Hộp sọ và đầu của tinh tinh con và con người ban đầu có hình dạng tương đối giống nhau. Lưới trên hộp sọ cho thấy các thành phần xương khác nhau thay đổi như thế nào theo tỷ lệ tương đối của chúng trong quá trình trưởng thành. Hộp sọ của người trưởng thành vẫn giữ được hình dạng gần giống với hình dạng của trẻ vị thành niên, dẫn đến bộ não lớn hơn nhiều so với các bộ phận khác của hộp sọ (đặc biệt là hàm). Hộp sọ của tinh tinh con và con người khá giống nhau. Người đồng tính C " \ Hộp sọ của tinh tinh trải qua quá trình phát triển thay đổi mạnh mẽ hơn nhiều so với hộp sọ của con người, v _ _ _ / đảo Flores ở Indonesia. Kể từ đó, nhiều hóa thạch bổ sung của giống người nhỏ bé này đã được tìm thấy ở Flores, có niên đại từ 95.000 đến 17.000 năm trước. Nhiều nhà nhân chủng học cho rằng loài nhỏ này, có tên là H. floresiensis, có quan hệ họ hàng gần gũi nhất với H. erectus. Bộ não con người trở nên lớn hơn khi hàm trở nên nhỏ hơn. Trong một dòng họ hominin khác tách ra từ H. erectus và H. floresiensis, bộ não tăng kích thước nhanh chóng và cơ hàm, vốn to và khỏe ở các vượn nhân hình trước đó, lại giảm kích thước đáng kể. Hai thay đổi này diễn ra đồng thời, điều này cho thấy chúng có thể có mối liên hệ về mặt phát triển. Những thay đổi này là một ví dụ khác về quá trình tiến hóa bằng neoteny (bạn có thể nhớ lại điều này từ cuộc thảo luận của chúng ta về động vật lưỡng cư, đó là việc duy trì các đặc điểm chưa trưởng thành thông qua quá trình phát triển cơ thể bị trì hoãn). Hộp sọ của con người và tinh tinh có hình dạng tương tự nhau khi mới sinh, nhưng hộp sọ của tinh tinh trải qua sự thay đổi đáng kể về hình dạng khi động vật trưởng thành (Hình 33.35). Đặc biệt, xương hàm phát triển đáng kể so với vỏ não. Khi hộp sọ của con người phát triển, tỷ lệ tương đối gần với tỷ lệ của hộp sọ trẻ vị thành niên được giữ lại, dẫn đến hộp sọ lớn và hàm nhỏ so với tinh tinh. Một đột biến ở gen điều hòa chỉ biểu hiện ở đầu có thể đã loại bỏ rào cản trước đây ngăn cản quá trình tái cấu trúc hộp sọ của con người. Sự mở rộng đáng kinh ngạc của bộ não so với kích thước cơ thể ở dòng dõi hominin có lẽ được ưa chuộng bởi đời sống xã hội ngày càng phức tạp. Bất kỳ đặc điểm nào cho phép các thành viên trong nhóm giao tiếp hiệu quả hơn với nhau sẽ có giá trị trong việc săn bắt và hái lượm hợp tác cũng như cải thiện địa vị của một người trong các tương tác xã hội phức tạp vốn là đặc trưng của xã hội loài người sơ khai, giống như họ đã làm. của chúng ta ngày hôm nay. Một số loài Homo cùng tồn tại trong thời kỳ giữa thế Pleistocene, từ khoảng 1,5 triệu năm đến khoảng 250.000 năm trước. Tất cả đều là những thợ săn lành nghề của động vật có vú lớn, nhưng thực vật cũng là thành phần quan trọng trong chế độ ăn của họ. Trong thời kỳ này, một đặc điểm khác của con người đã xuất hiện: các nghi lễ và quan niệm về cuộc sống sau khi chết. Những người đã chết được chôn cất cùng với dụng cụ và quần áo, những vật dụng cho sự tồn tại được cho là của họ ở thế giới tiếp theo. Mot loai.Homo neanderthalensis, phổ biến ở châu Âu và châu Á trong khoảng 500.000 đến 28.000 năm trước. Người Neanderthal thấp, chắc nịch và có cơ thể khỏe mạnh. Hộp sọ khổng lồ của họ chứa một bộ não lớn hơn chúng ta một chút. Họ chế tạo nhiều loại công cụ và săn bắt các loài động vật có vú lớn, có lẽ họ đã phục kích và khuất phục trong các trận cận chiến. Con người hiện đại ban đầu (H. sapiens) đã mở rộng ra khỏi Châu Phi từ 70.000 đến 60.000 năm trước. Sau đó, khoảng 35.000 năm trước, H. sapiens đã di chuyển vào phạm vi phân bố của H. neanderthalensis ở Châu Âu và Tây Á, nên hai loài này chắc chắn đã có sự tương tác với nhau. Người Neanderthal đột ngột biến mất khoảng 28.000 năm trước. Nhiều nhà nhân chủng học tin rằng người Neanderthal đã bị tiêu diệt bởi những người hiện đại đầu tiên. Các nhà khoa học đã có thể phân lập phần lớn bộ gen của H. neanderthalensis từ các hóa thạch gần đây và so sánh nó với bộ gen của chúng ta. Những nghiên cứu này cho thấy có sự giao phối hạn chế giữa hai loài khi chúng sống trong cùng một phạm vi. Kết quả là, ở những người có tổ tiên Á-Âu, 1 đến 4% gen trong bộ gen của họ có thể có nguồn gốc từ tổ tiên người Neanderthal.

33.5 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? 705 Con người hiện đại thời kỳ đầu đã chế tạo và sử dụng nhiều công cụ phức tạp. Họ đã tạo ra những bức tranh đáng chú ý về các loài động vật có vú lớn, nhiều bức vẽ cảnh săn mồi được tìm thấy trong các hang động ở châu Âu. Những loài động vật mà họ miêu tả là đặc trưng của những thảo nguyên và đồng cỏ lạnh giá chiếm phần lớn châu Âu trong thời kỳ băng hà mở rộng. Con người hiện đại thời kỳ đầu cũng lan rộng khắp châu Á, đến Bắc Mỹ có lẽ sớm nhất là 20.000 năm trước, mặc dù ngày họ đến châu Mỹ vẫn chưa chắc chắn. Trong vòng vài nghìn năm, chúng đã lan rộng về phía nam qua Bắc Mỹ đến cực nam của Nam Mỹ. Con người phát triển ngôn ngữ và văn hóa phức tạp Khi tổ tiên chúng ta tiến hóa bộ não lớn hơn, khả năng hành vi của họ cũng tăng lên, đặc biệt là khả năng ngôn ngữ. Hầu hết

giao tiếp của động vật bao gồm một số lượng tín hiệu hạn chế, chủ yếu đề cập đến các tình huống tức thời và có liên quan đến các trạng thái cảm xúc tích cực do những tình huống đó gây ra. Ngôn ngữ của con người có tính biểu tượng phong phú hơn nhiều so với các cách phát âm khác của động vật. Lời nói của chúng ta có thể ám chỉ đến quá khứ, tương lai và đến những nơi xa xôi. Chúng ta có khả năng học hàng nghìn từ, nhiều từ trong số đó đề cập đến các khái niệm trừu tượng. Chúng ta có thể sắp xếp lại các từ để tạo thành câu có nghĩa phức tạp. Khả năng trí tuệ mở rộng của con người cho phép phát triển một nền văn hóa phức tạp, trong đó kiến thức và truyền thống được truyền từ thế hệ này sang thế hệ khác bằng cách giảng dạy và quan sát. Các nền văn hóa có thể thay đổi nhanh chóng vì những thay đổi di truyền là không cần thiết để một đặc điểm văn hóa có thể lan truyền trong quần thể. Tuy nhiên, các chuẩn mực văn hóa không được chuyển giao một cách tự động mà phải được dạy dỗ một cách có chủ ý cho từng thế hệ. Đi tới Media Clip 33.8 Con người phát triển các hành vi xã hội phức tạp Lifel 0e.com/mc33.8 Sự truyền tải văn hóa đã tạo điều kiện thuận lợi rất nhiều cho việc thuần hóa thực vật và động vật và dẫn đến sự chuyển đổi của hầu hết các xã hội loài người từ những xã hội có được thức ăn bằng săn bắn và hái lượm sang những xã hội ở đó chủ nghĩa chăn nuôi (chăn nuôi động vật lớn) và nông nghiệp cung cấp phần lớn lương thực. Sự phát triển của nông nghiệp dẫn đến cuộc sống ngày càng ít vận động, sự phát triển của các thành phố, nguồn cung cấp lương thực được mở rộng đáng kể, dân số tăng nhanh và xuất hiện các chuyên ngành nghề nghiệp như nghệ nhân, pháp sư và giáo viên. RECAP Việc nắm các chi bằng các ngón đối diện giúp phân biệt linh trưởng với các động vật có vú khác. Sự vận động bằng hai chân và bộ não lớn đã tiến hóa từ tổ tiên linh trưởng dẫn đến con người. â€¢Mô tả sự khác biệt giữa khỉ Thế giới cũ và khỉ Thế giới mới. Xem trang. 701 và Hình 33.32 và 33.33 â€¢ Giải thích tại sao tuổi trẻ lại dẫn đến sự phát triển của con người với bộ não tương đối lớn và hàm nhỏ. Xem trang. 704 và Hình 33.35 - Â © - Sự tiến hóa của các hành vi phức tạp đã ảnh hưởng như thế nào đến sự đa dạng hóa của một số nhóm động vật miệng thứ sinh chính? TRẢ LỜI Sự hình thành loài ở nhiều nhóm động vật có xương sống có liên quan chặt chẽ với sự đa dạng hóa các hành vi được sử dụng để nhận biết bạn tình hoặc lựa chọn bạn tình. Những biểu hiện hành vi này có thể là thị giác, khứu giác hoặc thính giác. Nhiều loài động vật có xương sống có những màn tán tỉnh phức tạp và rập khuôn, thường do con đực thực hiện. Trong một số trường hợp, những màn trình diễn này liên quan đến cuộc chiến giữa nam với nam và bạn tình nam chiến thắng với bất kỳ phụ nữ nào tham dự. Trong các trường hợp khác, con cái có thể xem màn trình diễn của một số con đực khác nhau và chọn bạn tình dựa trên nhận thức của cô ấy về chất lượng màn trình diễn. Một số loài động vật có xương sống, bao gồm hầu hết các loài động vật có vú, dựa vào các tín hiệu khứu giác để xác định khả năng tiếp nhận bạn tình và chọn bạn tình. Con người có khứu giác suy giảm đáng kể so với hầu hết các loài động vật có vú khác, mặc dù nghiên cứu đã chỉ ra rằng chúng ta sử dụng nhiều tín hiệu khứu giác hơn chúng ta nhận ra khi lựa chọn bạn tình tiềm năng. Đây là cơ sở cho ngành công nghiệp nước hoa trị giá 27,5 tỷ USD mỗi năm, ngành cố gắng tạo ra mùi hương mà người khác sẽ thấy hấp dẫn về mặt tình dục. Ở các nhóm động vật có xương sống khác, chẳng hạn như ếch, tiếng kêu giao phối đóng vai trò chính trong việc lựa chọn bạn tình. Tiếng kêu mang tính đặc trưng của loài, nhưng thường có một số biến thể trong loài trong cách gọi. Ở nhiều loài ếch, con cái có thể sử dụng cao độ của tiếng kêu để chọn những con đực lớn hơn, lớn tuổi hơn làm bạn tình. Những con đực lớn tuổi hơn đã chứng minh rằng chúng có sự kết hợp thành công của các gen cho phép chúng tồn tại và phát triển trong môi trường địa phương. Cho dù việc lựa chọn bạn đời dựa trên tín hiệu thính giác, thị giác hay khứu giác, thì sự khác biệt trong hệ thống tín hiệu có thể dẫn đến sự hình thành loài nhanh chóng. Các loài ếch có quan hệ gần gũi có thể trông rất giống nhau nhưng có cách gọi khác nhau rõ rệt. Vì con cái sử dụng tiếng kêu để chọn bạn tình thích hợp cùng loài, nên sự phát triển về sự khác biệt trong cách gọi giữa các quần thể khác nhau có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản và hình thành loài nhanh chóng.cố gắng tạo ra mùi mà người khác sẽ thấy hấp dẫn về mặt tình dục. Ở các nhóm động vật có xương sống khác, chẳng hạn như ếch, tiếng kêu giao phối đóng vai trò chính trong việc lựa chọn bạn tình. Tiếng kêu mang tính đặc trưng của loài, nhưng thường có một số biến thể trong loài trong cách gọi. Ở nhiều loài ếch, con cái có thể sử dụng cao độ của tiếng kêu để chọn những con đực lớn hơn, lớn tuổi hơn làm bạn tình. Những con đực lớn tuổi hơn đã chứng minh rằng chúng có sự kết hợp thành công của các gen cho phép chúng tồn tại và phát triển trong môi trường địa phương. Cho dù việc lựa chọn bạn đời dựa trên tín hiệu thính giác, thị giác hay khứu giác, thì sự khác biệt trong hệ thống tín hiệu có thể dẫn đến sự hình thành loài nhanh chóng. Các loài ếch có quan hệ gần gũi có thể trông rất giống nhau nhưng có cách gọi khác nhau rõ rệt. Vì con cái sử dụng tiếng kêu để chọn bạn

tình thích hợp cùng loài, nên sự phát triển về sự khác biệt trong cách gọi giữa các quần thể khác nhau có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản và hình thành loài nhanh chóng.cố gắng tạo ra mùi mà người khác sẽ thấy hấp dẫn về mặt tình dục. Ở các nhóm động vật có xương sống khác, chẳng hạn như ếch, tiếng kêu giao phối đóng vai trò chính trong việc lựa chọn bạn tình. Tiếng kêu mang tính đặc trưng của loài, nhưng thường có một số biến thể trong loài trong cách gọi. Ở nhiều loài ếch, con cái có thể sử dụng cao độ của tiếng kêu để chọn những con đực lớn hơn, lớn tuổi hơn làm bạn tình. Những con đực lớn tuổi hơn đã chứng minh rằng chúng có sự kết hợp thành công của các gen cho phép chúng tồn tại và phát triển trong môi trường địa phương. Cho dù việc lựa chọn bạn đời dựa trên tín hiệu thính giác, thị giác hay khứu giác, thì sự khác biệt trong hệ thống tín hiệu có thể dẫn đến sự hình thành loài nhanh chóng. Các loài ếch có quan hệ gần gũi có thể trông rất giống nhau nhưng có cách gọi khác nhau rõ rệt. Vì con cái sử dụng tiếng kêu để chọn bạn tình thích hợp cùng loài, nên sự phát triển về sự khác biệt trong cách gọi giữa các quần thể khác nhau có thể dẫn đến sự phân lập sinh sản và hình thành loài nhanh chóng.

706 CHƯƠNG 33 Động vật răng thứ hai Động vật miệng thứ hai là gì? Các động vật miệng thứ sinh rất khác nhau ở dạng trưởng thành, nhưng dựa trên các mô hình phát triển ban đầu đặc biệt mà chúng có chung và dựa trên các phân tích phát sinh gen về trình tự gen của chúng, chúng được đánh giá là đơn ngành. â € ¢ Có ít loài động vật miệng thứ sinh hơn nhiều so với động vật miệng thứ sinh, nhưng nhiều loài động vật miệng thứ sinh rất lớn và quan trọng về mặt sinh thái. â € ¢ Động vật miệng thứ sinh bao gồm ba nhánh chính: động vật da gai, động vật có dây sống và động vật có dây sống. Ôn lại Hình 33.1, HOẠT ĐỘNG 33.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 33.1 Đặc điểm nào giúp phân biệt động vật da gai, động vật có dây sống và họ hàng của chúng? Động vật da gai và động vật có dây sống, cùng được gọi là động vật cấp cứu, có ấu trùng có lông chuyển, đối xứng hai bên. Động vật da gai trưởng thành có tính đối xứng năm trục và hướng cơ thể bằng miệng-bào bụng. Ôn lại Hình 33.3 â€¢ Xenoturbellids và acoel là những động vật biển giống giun có thân mềm, giảm thiểu và có ít hệ cơ quan riêng biệt. Mối quan hệ của họ không chắc chắn, nhưng các phân tích gần đây cho thấy họ có thể là nhóm chị em với xe cứu thương. Động vật da gai có bộ xương bên trong gồm các mảng vôi hóa và một hệ thống mạch nước độc đáo nối với các phần mở rộng gọi là chân ống. Ôn lại Hình 33.3 â€¢ Hemichordates có tính đối xứng hai bên và có cơ thể gồm ba phần được chia thành vòi, cổ và thân. Xem lại Hình 33.6 Những tính năng mới nào được phát triển trong Hợp âm? Các loài hợp âm được chia thành ba nhóm chính: lưỡi mác, động vật có áo dài và động vật có xương sống. Ở một giai đoạn phát triển nào đó, tất cả các dây sống đều có dây thần kinh rỗng ở lưng, đuôi sau hậu môn và dây sống. Lancelets có tất cả ba đặc điểm hợp âm chính khi trưởng thành. Động vật có vỏ có những đặc điểm này khi còn là ấu trùng nhưng mất đi khi trưởng thành. Ôn lại Hình 33.7 â€¢ Cơ thể của động vật có xương sống được đặc trưng bởi một bộ xương bên trong, được hỗ trợ bởi một cột sống thay thế cho dây sống. Nó cũng được đặc trưng bởi các cơ quan nội tạng lơ lửng trong khoang bụng, tim bụng và hộp sọ phía trước bao quanh một bộ não lớn. Ôn lại Hình 33.9 â€¢ Từ tổ tiên ở cửa sông, động vật có xương sống đã đa dạng hóa thành nhiều dòng cá biển và cá nước ngọt. Một trong những dòng dõi này, động vật có xương sống có chi thùy, sau này đã lan tỏa vào môi trường trên cạn. Ôn lại Hình 33.10 â€¢ Ở giun đầu gai, hàm tiến hóa từ cung mang. Hàm giúp những động vật có xương sống này có thể tóm được con mồi lớn và cùng với răng, cho phép chúng cắt thức ăn thành những miếng nhỏ. Ôn tập Fiqure 33.12 CHƯƠNG TÓM TẮT 33 â€¢ Chondrichthyans có bộ xương sụn; hầu hết các loài đều sống ở biển. Bộ xương của cá vây tia được làm bằng xương; những loài cá này đã xâm chiếm tất cả các môi trường nước. Động vật có xương sống đã xâm chiếm đất đai như thế nào? “Phổi và các phần phụ có khớp đã cho phép một dòng động vật có xương sống có chi thùy xâm chiếm đất liền. Dòng dõi này đã sinh ra loài động vật bốn chân. Ôn lại Hình 33.16 â€¢ Sự phân chia sớm nhất trong cây bốn chân là giữa động vật lưỡng cư và động vật có màng ối (bò sát và động vật có vú).“Hầu hết các loài lưỡng cư hiện đại đều bị giam giữ trong môi trường ẩm ướt vì cơ thể và trứng của chúng mất nước nhanh chóng. Ôn lại Hình 33.1 7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 33.2 â€¢ Một làn da không thấm nước, thận hoạt động hiệu quả và một quả trứng có màng ối có thể chống lại sự hút ẩm đã tiến hóa trong màng ối. Ôn lại Hình 33.1 9f HOẠT ĐỘNG 33.2 â€¢ Các nhóm bò sát sống chính là loài yêu tinh (tuataras, cùng với loài có vảy, bao gồm thằn lằn, rắn và lưỡng cư), rùa và thằn lằn chúa (cá sấu và chim). Ôn lại Hình 33.20 â€¢ Các loài chim tiến hóa từ một nhóm khủng long săn mồi năng động được gọi là theropod. Lông vũ xuất hiện ở các loài chân thú, ban đầu để cách nhiệt và tăng cường màu sắc, nhưng

cuối cùng đã phát triển thành sự thích nghi cho chuyến bay ở loài chim. Ôn lại Hình 33.23# 33.24 â€¢ Động vật có vú là loài động vật duy nhất cung cấp cho con non chất dịch dinh dưỡng (sữa) do tuyến vú tiết ra. Có hai nhánh động vật có vú chính: nhóm nguyên sinh (trong đó chỉ có năm loài) và nhóm therian giàu loài. Nhánh therian lại được chia thành nhóm thú có túi và nhóm eutherian. Ôn lại Bảng 33.1 â€¢ Phát sinh loài động vật có vú có liên quan chặt chẽ với sự tan rã của các lục địa lớn trong Đại Trung Sinh. Các dòng dõi chính của người Eutheria đa dạng ở Laurasia, Châu Phi và Nam Mỹ. Ôn lại Hình 33.28 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? â€¢ Việc nắm chặt các chi bằng các ngón đối lập nhau giúp phân biệt linh trưởng với các động vật có vú khác. Nhánh Prosimian bao gồm vượn cáo, cu li và thiên hà; nhánh hình người bao gồm khỉ lùn, khỉ và vượn. Ôn lại Hình 33.30 â€¢ Tổ tiên của vượn người là loài vượn trên cạn đã phát triển khả năng vận động bằng hai chân hiệu quả. Ôn lại Hình 33.34 â€¢ Trong dòng dõi dẫn đến Homo, bộ não trở nên lớn hơn khi hàm trở nên nhỏ hơn; hai sự kiện này dường như có mối liên hệ về mặt phát triển và là một ví dụ về quá trình tiến hóa thông qua thời kỳ neoteny. Ôn lại Hình 33.35 Xem HOẠT ĐỘNG 33.3 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is3324 â € ¢ Động vật có vú là loài động vật duy nhất trong số các loài động vật cung cấp cho con non chất dinh dưỡng (sữa) do tuyến vú tiết ra. Có hai nhánh động vật có vú chính: nhóm nguyên sinh (trong đó chỉ có năm loài) và nhóm therian giàu loài. Nhánh therian lại được chia thành nhóm thú có túi và nhóm eutherian. Ôn lại Bảng 33.1 â€¢ Phát sinh loài động vật có vú có liên quan chặt chẽ với sự tan rã của các lục địa lớn trong Đại Trung Sinh. Các dòng dõi chính của người Eutheria đa dạng ở Laurasia, Châu Phi và Nam Mỹ. Ôn lại Hình 33.28 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? â€¢ Việc nắm chặt các chi bằng các ngón đối lập nhau giúp phân biệt linh trưởng với các động vật có vú khác. Nhánh Prosimian bao gồm vượn cáo, cu li và thiên hà; nhánh hình người bao gồm khỉ lùn, khỉ và vượn. Ôn lại Hình 33.30 â€¢ Tổ tiên của vượn người là loài vượn trên cạn đã phát triển khả năng vận động bằng hai chân hiệu quả. Ôn lại Hình 33.34 â€¢ Trong dòng dõi dẫn đến Homo, bộ não trở nên lớn hơn khi hàm trở nên nhỏ hơn; hai sự kiện này dường như có mối liên hệ về mặt phát triển và là một ví dụ về quá trình tiến hóa thông qua thời kỳ neoteny. Ôn lại Hình 33.35 Xem HOẠT ĐỘNG 33.3 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is3324 â € ¢ Động vật có vú là loài động vật duy nhất trong số các loài động vật cung cấp cho con non chất dinh dưỡng (sữa) do tuyến vú tiết ra. Có hai nhánh động vật có vú chính: nhóm nguyên sinh (trong đó chỉ có năm loài) và nhóm therian giàu loài. Nhánh therian lại được chia thành nhóm thú có túi và nhóm eutherian. Ôn lại Bảng 33.1 â€¢ Phát sinh loài động vật có vú có liên quan chặt chẽ với sự tan rã của các lục địa lớn trong Đại Trung Sinh. Các dòng dõi chính của người Eutheria đa dạng ở Laurasia, Châu Phi và Nam Mỹ. Ôn lại Hình 33.28 Những đặc điểm nào đặc trưng cho loài linh trưởng? â€¢ Việc nắm chặt các chi bằng các ngón đối lập nhau giúp phân biệt linh trưởng với các động vật có vú khác. Nhánh Prosimian bao gồm vượn cáo, cu li và thiên hà; nhánh hình người bao gồm khỉ lùn, khỉ và vượn. Ôn lại Hình 33.30 â€¢ Tổ tiên của vượn người là loài vượn trên cạn đã phát triển khả năng vận động bằng hai chân hiệu quả. Ôn lại Hình 33.34 â€¢ Trong dòng dõi dẫn đến Homo, bộ não trở nên lớn hơn khi hàm trở nên nhỏ hơn; hai sự kiện này dường như có mối liên hệ về mặt phát triển và là một ví dụ về quá trình tiến hóa thông qua thời kỳ neoteny. Ôn lại Hình 33.35 Xem HOẠT ĐỘNG 33.3 để ôn lại khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is33

Tóm tắt chương 707 ÔN LẠI CHƯƠNG NHỚ 1. Cái nào sau đây không phải là động vật miệng thứ hai? Một. Giun sồi b. Sao biển c. Áo dài d. Động vật chân tay e. Lancelets 2. Cấu trúc được sử dụng bởi động vật có vỏ trưởng thành để bắt thức ăn là a. giỏ họng. b. vòi con. c. lophophore. d. lưới nhầy. đ. radula. 3. Ở hầu hết các loài cá vây tia, các túi giống phổi tiến hóa thành a. khe mang hầu họng. b. phổi thật. c. khoang coelomic. d. bong bóng bơi. đ. không có điều nào ở trên 4. Các vảy sừng bao phủ da của loài bò sát ngăn cản chúng a. sử dụng da của họ như một cơ quan trao đổi khí. b. duy trì mức độ cao của hoạt động trao đổi chất. c. đẻ trứng trong nước. d. đang bay. đ. bò vào không gian nhỏ. 5. Câu nào nói về lông chim là không đúng? Một. Chúng là vảy bò sát được biến đổi cao. b. Chúng cung cấp vật liệu cách nhiệt cho cơ thể. c. Chúng tồn tại trong hai lớp. d. Chúng giúp chim bay. đ. Chúng là nơi trao đổi khí quan trọng. 6. Vỏ não tương đối lớn và hàm nhỏ của con người so với tinh tinh là một ví dụ về a. trôi dạt di truyền. b. tân sinh. c. sự tiến hóa đồng bộ. d. chuyển

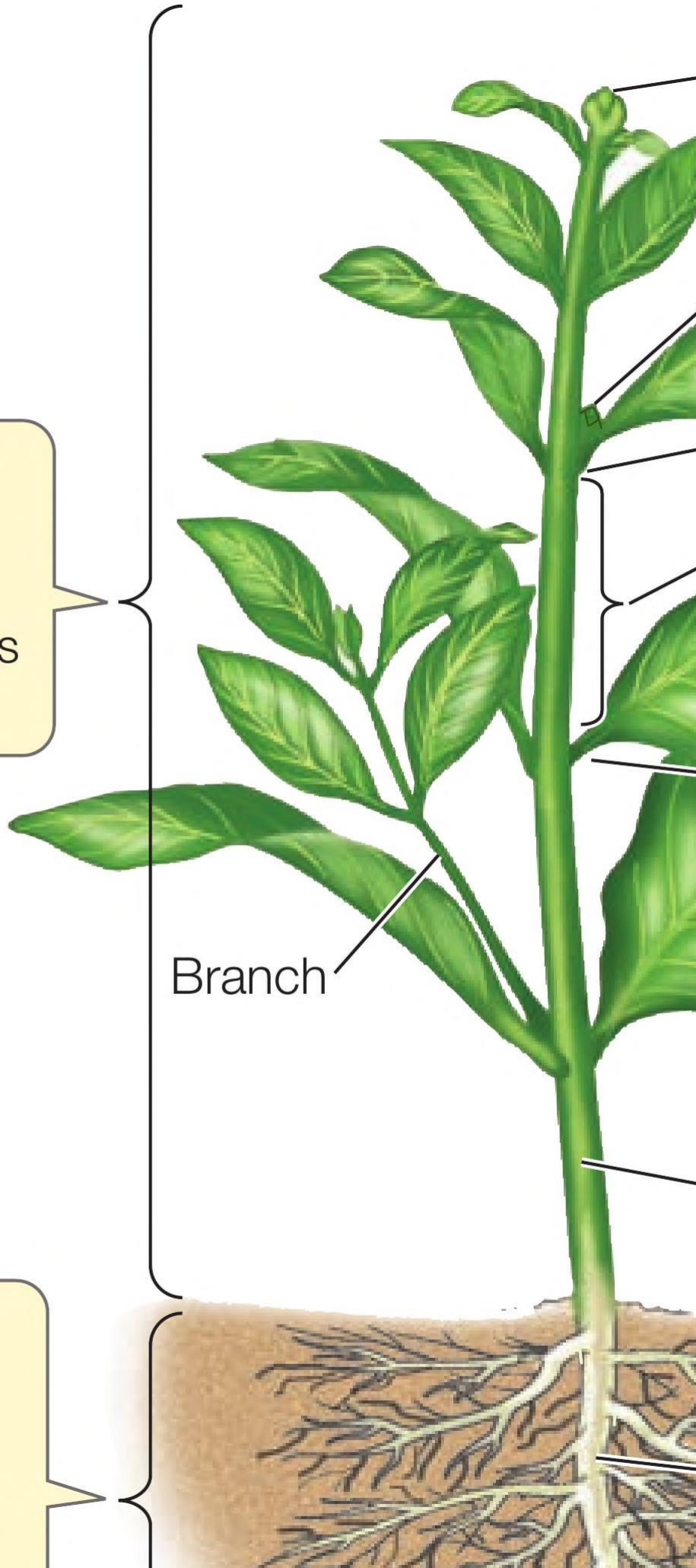
giao văn hóa. đ. không có điều nào ở trên HIỂU & ÁP DỤNG 7. Sơ đồ cơ thể của hầu hết các loài động vật có xương sống đều dựa trên bốn phần phụ. Những phần phụ này có những hình thức đa dạng nào và chúng được sử dụng như thế nào? Dòng dõi nào có hai hoặc nhiều phần phụ bị mất? 8. Động vật lưỡng cư đã tồn tại và phát triển thịnh vượng trong hàng triệu năm, nhưng ngày nay nhiều loài đang biến mất và quần thể của các loài khác đang suy giảm nghiêm trọng. Những đặc điểm nào trong lịch sử cuộc sống của chúng có thể khiến động vật lưỡng cư đặc biệt dễ bị tổn thương trước những thay đổi môi trường đang diễn ra trên Trái đất? 9. Trong quá khứ không xa, ý tưởng cho rằng chim là loài bò sát đã vấp phải sự hoài nghi. Giải thích tại sao các hóa thạch, hình thái học và bằng chứng phân tử hiện nay chứng minh vị trí của loài chim trong số các loài bò sát. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Trên cây phát sinh gen của động vật có màng ối (bên dưới), hãy lập sơ đồ nguồn gốc tiến hóa của các đặc điểm sau: nội nhiệt, tóc và lông. Những đặc điểm nào sau đây dường như đã tiến hóa đồng đều ở nhiều dòng dõi? Mối quan hệ chức năng có thể xảy ra giữa những đặc điểm này là gì? Một số lý do khiến nhiều nhà cổ sinh vật học cho rằng nhiều loài khủng long chân thú đã tuyệt chủng là loài thu nhiệt? REPTILES Tổ tiên của màng ối Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về đường cong học tập, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

PHẦN TÁM Thực vật có hoa: Hình thức và chức năng Cơ thể thực vật CHƯƠNG NỘI DUNG 34.1 Sơ đồ cơ thể cơ bản của thực vật là gì? 34.2 Các mô chính của thực vật là gì? 34.3 Làm thế nào để mô phân sinh tạo nên một cây phát triển liên tục? 34.4 Việc thuần hóa đã làm thay đổi hình thái thực vật như thế nào? ĐỐI VỚI NGƯỜI BẮC MỸ VÀ CHÂU ÂU, đó là bột sắn. Đối với người Trung và Nam Mỹ, đó là yuca. Đối với người châu Phi, đó là sắn hoặc bananku. Rễ của cây sắn, loài Manihot esculents, rất quan trọng trong khẩu phần ăn của hơn 800 triệu người. Sắn được trồng chủ yếu bởi các gia đình nông dân để tiêu dùng. Rễ cây là nơi dự trữ tinh bột, tinh bột có thể được thủy phân và cây sử dụng khi thân và lá phát triển. Các loại cây trồng khác như lúa gạo và lúa mì phân bổ khoảng 35% tổng lượng carbon cố định trong quá trình quang hợp vào cơ quan dự trữ (ngũ cốc), trong khi sắn là một "nhà máy sản xuất tinh bột". phân bổ đáng kinh ngạc 80% tổng lượng quang hợp của cây vào rễ. Đối với con người, đây là nguồn năng lượng thực phẩm tiện lợi và tập trung. Quả thực, sắn đã được mệnh danh là “bánh mì của vùng nhiệt đới”; bởi vì, giống như bánh mì là thực phẩm giàu tinh bột chính ở thế giới phương Tây, sắn cung cấp tinh bột ở các vùng nhiệt đới. Hầu hết cây sắn đều là cây nhân bản. Cây có khả năng thích nghi rộng và phát triển tốt trên đất khô, ở cả vùng khí hậu nóng và mát. Thông thường, người nông dân bẻ một số cành và trồng chúng. Một số tế bào gốc phân biệt và hình thành rễ, trong khi một số khác trở thành chồi đang phát triển. Một cây hoàn toàn mới phát triển và rễ sẵn sàng để ăn sau 6 tháng đến 2 năm. Đó là một quá trình khá dễ dàng, đơn giản hơn nhiều so với công việc cần thiết để trồng lúa chẳng hạn. Như chúng tôi đã chỉ ra ở Chương 19, tính toàn năng là một đặc tính đáng chú ý của tế bào thực vật, giúp phân biệt chúng với tế bào động vật. Có vô số công thức chế biến sắn làm thực phẩm. Tuy nhiên, sắn không cung cấp dinh dưỡng đầy đủ. Mặc dù giàu carbohydrate nhưng sắn là một loại sắn. Rễ của loại cây này cung cấp năng lượng thực phẩm cho hàng trăm triệu người. nguồn protein tương đối nghèo, một yêu cầu cho chế độ ăn uống của con người. Chế độ ăn kiêng dựa trên sắn cũng gây ra những khó khăn khác. Rễ và lá sắn có chứa các hợp chất cyanogen, được chuyển đổi thành xyanua bởi các enzyme tiêu hóa và hệ thực vật đường ruột. Cyanide có độc tính cao và có khả năng gây tử vong vì nó ngăn chặn sự vận chuyển điện tử trong ty thể. Vì vậy, điều cần thiết là phải ngâm, nấu hoặc lên men sắn để phá vỡ các hợp chất cyanogen và loại bỏ xyanua trước khi có thể ăn nó một cách an toàn. Trong mọi khả năng, nhà máy sử dụng việc sản xuất xyanua như một biện pháp bảo vệ chống lại những kẻ săn mồi ăn nó. Chúng tôi mở đầu bằng chủ đề về sắn vì nó cung cấp bản xem trước của một loạt các nghiên cứu liên quan đến ngành sinh lý học thực vật. Sinh lý thực vật là một môn học rộng, bao gồm quang hợp, vận chuyển, dinh dưỡng thực vật, điều hòa sinh trưởng và phát triển, sinh sản,và sự tương tác giữa thực vật và môi trường của chúng. m Làm thế nào các nhà sinh lý học thực vật có thể cải tiến cây sắn để con người sử dụng? Xem câu trả lời ở trang 724.



34.1 Sơ đồ cơ thể cơ bản của thực vật là gì? 709 Sơ đồ cơ thể cơ bản của thực vật là gì? Thực vật sống bằng cách thu năng lượng từ ánh sáng mặt trời và thu thập nước và chất dinh dưỡng khoáng từ không khí và đất. Bởi vì những nguồn tài nguyên này đôi khi có hạn nên thực vật phải thu thập chúng từ những khu vực rộng lớn, cả trên và dưới mặt đất. Nhà máy còn gặp nhiều thách thức hơn do không thể di chuyển; Ví dụ, một cái cây không thể di chuyển từ nơi khô ráo, râm mát đến nơi ẩm ướt và có nắng. Sơ đồ cơ thể thực vật cho phép thực vật ứng phó với những thách thức này: “Thân, lá và rễ giúp cây bám chặt vào một chỗ để thu thập các nguồn tài nguyên khan hiếm một cách hiệu quả, cả trên và dưới mặt đất. “Thực vật có thể phát triển trong suốt vòng đời của chúng, giúp chúng phản ứng với các tín hiệu môi trường. Cây có thể chuyển hướng phát triển của mình để khai thác các cơ hội trong môi trường trực tiếp của nó; ví dụ, nó có thể vươn rễ về phía nguồn cung cấp nước. Trong Chương 28 và 29, chúng ta đã thấy thực vật hiện đại phát sinh từ tổ tiên thủy sinh như thế nào, phát triển thành thực vật đơn giản trên cạn và sau đó là thực vật có mạch. Mặc dù có sự khác biệt rõ ràng về kích thước và hình dạng, nhưng về cơ bản tất cả các thực vật có mạch đều có cùng một tổ chức cấu trúc đơn giản. Chương này mô tả cấu trúc cơ bản của nhóm thực vật có mạch lớn nhất, thực vật hạt kín (thực vật có hoa), và cho thấy mức độ đa dạng có thể phát triển từ một dạng cơ bản, đơn giản như vậy. Như chúng ta thấy trong Hình 29.1, thực vật hạt kín xuất hiện lần đầu tiên vào khoảng 145 triệu năm trước. Chúng bức xạ bùng nổ trong khoảng thời gian khoảng 60 triệu năm và cuối cùng trở thành dạng thực vật thống trị trên Trái đất. Ngày nay có hơn 250.000 loài thực vật hạt kín. Hoa là đặc điểm phân biệt chính của thực vật hạt kín; chúng bao gồm các lá và thân đã được biến đổi và mang các cơ quan sinh sản hữu tính. Chúng ta sẽ xem xét cấu trúc và chức năng của hoa một cách chi tiết trong Phần 38.1. Trong chương này chúng ta sẽ tập trung vào ba loại cơ quan sinh dưỡng (không có giới tính) mà thực vật hạt kín sở hữu: rễ, thân và lá. Mỗi cơ quan sinh dưỡng này có thể được hiểu theo cấu trúc của nó. Khi nói đến cấu trúc, chúng tôi muốn nói đến cả hình dạng tổng thể của cơ quan (hình thái của nó) lẫn sự sắp xếp của các tế bào và mô của nó (giải phẫu của nó). Các cơ quan của thực vật được tổ chức thành hai hệ thống (Hình 34.1): â€¢ Hệ thống rễ giữ cây tại chỗ, hấp thụ nước và khoáng chất hòa tan, đồng thời lưu trữ các sản phẩm quang hợp từ hệ thống chồi. Sự phân nhánh mạnh mẽ của rễ cây và tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích cao cho phép chúng hấp thụ nước và chất dinh dưỡng khoáng từ đất một cách hiệu quả. “Hệ thống chồi của cây bao gồm thân, lá và hoa. Nói rộng ra, lá là cơ quan chính của quá trình quang hợp. Thân cây giữ và phơi lá dưới ánh nắng mặt trời và tạo ra các kết nối để vận chuyển vật liệu giữa rễ và lá. Eudicot 34.1 Các cơ quan và hệ thống sinh dưỡng Sơ đồ cơ thể thực vật cơ bản, với hệ thống rễ và chồi,và các cơ quan sinh dưỡng chính. Chồi và rễ bao gồm các mô đun lặp đi lặp lại được gọi là phytomer. Mỗi phytomer trong chồi bao gồm một nút mang một hoặc nhiều lá; một nút liên, là khoảng gốc giữa hai nút; và một hoặc nhiều chồi nách, mỗi chồi hình thành ở góc (nách) nơi lá gặp thân. Chồi là một chồi chưa phát triển, có thể phát triển thêm để tạo ra một chiếc lá khác, một phytomer, một bông hoa hoặc một thân hoa. Các chồi nách (còn gọi là chồi bên) được phân biệt với chồi ở đầu thân hoặc cành, gọi là chồi cuối. Nếu nó hoạt động, chồi nách có thể phát triển thành một nhánh mới hoặc một phần mở rộng của hệ thống chồi. Sự sắp xếp của các lá dọc theo thân (gọi là phyllotaxy) là đặc điểm của loài thực vật. Rễ cây cũng có cấu trúc mô-đun. Trong rễ, mỗi phytomer bao gồm một đoạn rễ nằm giữa hai nhánh. Hầu hết các thực vật hạt kín là thực vật một lá mầm hoặc thực vật hai lá mầm. Như chúng ta đã thấy ở Phần 29.3, hầu hết thực vật hạt kín thuộc về một trong hai nhánh chính. Monocots nói chung là thực vật có hoa lá hẹp như cỏ, hoa huệ, hoa lan và lòng bàn tay. Eudicots là thực vật có hoa lá rộng như đậu nành, hoa hồng, hoa hướng dương và cây phong. Hai nhánh này, chiếm 97% số loài thực vật có hoa, khác nhau ở một số đặc điểm cơ bản: “Cây một lá mầm có một lá mầm (lá trong phôi), trong khi cây hai lá mầm có hai lá mầm.

The **shoot system** consists of stems and leaves, in which photosynthesis takes place.



The **root system** anchors the plant and provides water and nutrients for the

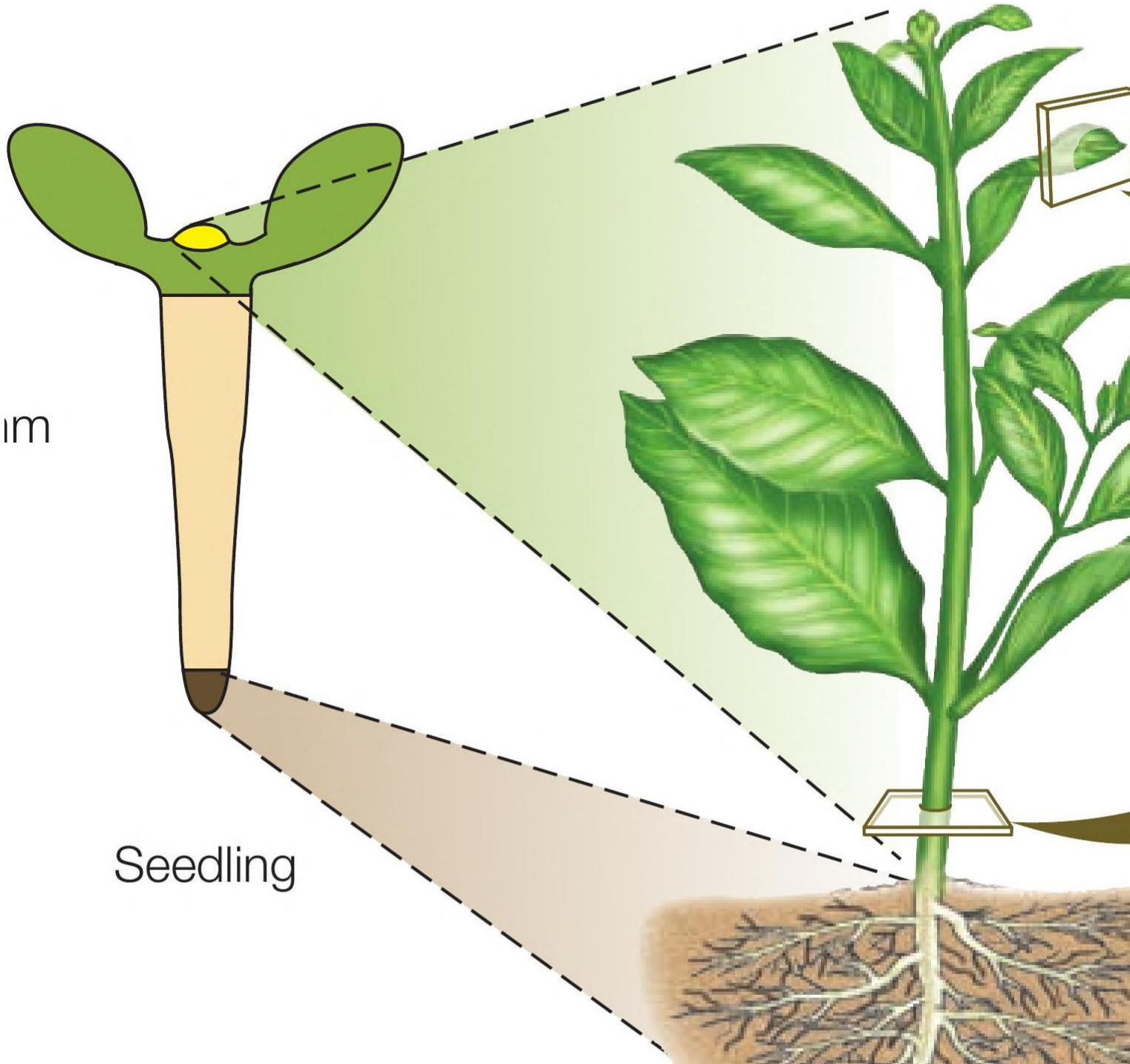
710 CHƯƠNG 34 Cơ thể thực vật â€¢ Ở thực vật hai lá mầm, các bó mạch ở thân được sắp xếp thành các vòng tròn đồng tâm; trong monocot chúng nằm rải rác. â€¢ Ở cây một lá mầm, các gân lá chính thường song song; ở thực vật hai lá mầm chúng có dạng lưới, nghĩa là chúng tạo thành một mạng lưới. â€¢ Cây Eudicot thường có hệ thống rễ cái; monocots có hệ thống rễ dạng sợi. • Hoa một lá mầm có các bộ phận (cánh hoa và lá đài) xếp thành ba phần; thực vật hai lá mầm có các bộ phận hoa mọc thành bốn hoặc năm. â€¢ Mỗi hạt phấn hoa một lá mầm đều có một rãnh hoặc lỗ chân lông; hạt phấn eudicot có ba. Chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn về một số khác biệt này trong Phần 34.3. Thực vật phát triển khác với động vật Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 19, bốn quá trình chi phối sự phát triển ở mọi sinh vật đa bào là sự quyết tâm (sự cam kết của tế bào với số phận cuối cùng của chúng); biệt hóa (chuyên biệt hóa tế bào); hình thái học (tổ chức tế bào thành các mô và cơ quan); và tăng trưởng (tăng kích thước cơ thể). Các quá trình này chi phối sự phát triển của thực vật cũng như sự phát triển của động vật, nhưng chúng bị ảnh hưởng bởi bốn đặc tính độc đáo của thực vật: mô phân sinh đỉnh, tính toàn năng, không bào và thành tế bào. MÔI SINH CỤC Động vật có tế bào gốc để thay thế các mô bị mất do tổn thương hoặc chết theo chương trình. Thực vật có mô phân sinh: khu vực của các tế bào không phân biệt, nơi xảy ra sự phân chia tế bào. Mô phân sinh đỉnh được tìm thấy ở đầu chồi và rễ và cho phép cây tiếp tục phát triển trong suốt cuộc đời của chúng. Chúng ta sẽ thảo luận về mô phân sinh đỉnh chi tiết hơn dưới đây. TOTIPOTENCY Trong quá trình phát triển bình thường của động vật, chỉ có các tế bào phôi giai đoạn đầu là có khả năng toàn năng: chúng có thể biệt hóa thành bất kỳ loại tế bào nào trong cơ thể (xem Phần 19.1). Ngược lại, một số tế bào thực vật đã biệt hóa có thể biệt hóa và trở thành toàn năng (xem Hình 19.16). Điều này có nghĩa là thực vật có thể dễ dàng sửa chữa những thiệt hại do môi trường hoặc động vật ăn cỏ gây ra. VACUOLES Tế bào thực vật trưởng thành thường chứa một không bào trung tâm duy nhất, có thể chiếm tới 90% thể tích tế bào (xem Hình 5.13). Không bào là một túi nước chứa nồng độ cao các chất hòa tan, bao gồm enzyme, axit amin và đường được tạo ra trong quá trình quang hợp. Nhiều chất hòa tan này được bơm vào không bào nhờ các protein vận chuyển nằm trong màng tế bào, màng không bào. Sự tích lũy tích cực các chất hòa tan này tạo ra lực thẩm thấu để hấp thu nước vào không bào, như chúng ta sẽ thấy ở Phần 35.1. Khi không bào giãn ra, nó tạo áp lực trương lên thành tế bào (xem Chương 6). Áp suất Turgor giữ cho cây đứng thẳng và rất cần thiết cho sự phát triển của cây. Những mặt phẳng phân chia tế bào này dẫn đến sự gia tăng độ dày (mở rộng xuyên tâm). Trục đỉnh-cơ bản Mặt phẳng phân chia tế bào này dẫn đến sự gia tăng chiều dài. 34.2 Vận động tế bào và hình thái Mặt phẳng phân chia tế bào có thể xác định mô hình phát triển của các cơ quan của thực vật, như trong phần này của chồi. plasmodesmata (xem Phần 5.4).Ma trận ngoại bào cứng nhắc này khiến các tế bào không thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác như trong quá trình phát triển của động vật. Thay vào đó, sự hình thành hình thái thực vật được kiểm soát bởi các mặt phẳng phân chia tế bào, xác định hướng mà một mảnh mô sẽ phát triển (Hình 34.2). Ngoài ra, sự phân chia tế bào không đồng đều có thể xảy ra khi tế bào chất chứa các tín hiệu biệt hóa tập trung ở một phần của tế bào (xem Phần 19.2). Quá trình phân bào thực vật (sự phân chia tế bào chất) xảy ra dọc theo một tấm tế bào được đặt bởi các túi màng được tạo ra bởi bộ máy Golgi (xem Hình 11.13B). Không giống như tế bào động vật, trong đó vị trí của tế bào chất phụ thuộc vào vị trí giữa trục phân bào, vị trí của tấm tế bào thực vật được xác định sớm hơn - sớm nhất là ở kỳ đầu phân bào. Một trong những cách chính mà thực vật phát triển là bằng cách mở rộng tế bào. Một số tế bào có thể tăng thể tích từ 100.000 đến 1.000.000 lần! Khi tế bào thực vật đang phát triển hấp thụ nước, nó sẽ tạo áp lực trương lên thành tế bào, ngăn cản sự phát triển của tế bào. Để ô mở rộng, bức tường cũng phải mở rộng. Các protein được gọi là expansin cư trú trong thành tế bào và giúp nới lỏng nó bằng cách phá vỡ các liên kết không cộng hóa trị giữa các vi sợi cellulose và các polysacarit khác trong thành tế bào. Tiếp theo là sự lắp ráp các polysaccharide và microfibrils mới, cho phép thành tế bào phát triển: TƯỜNG TẾ BÀO Mỗi tế bào thực vật được bao quanh bởi một thành tế bào, thành tế bào của tế bào thực vật đang phát triển được gọi là tế bào sơ cấp bị gián đoạn bởi các lớp lót màng các kênh tế bào chất gọi là tường. Khi sự phát triển của tế bào dừng lại, một số loại tế bào thực vậtVách tế bào Mỗi tế bào thực vật được bao quanh bởi một thành tế bào. Thành của tế bào thực vật đang phát triển được gọi là tế bào sơ cấp, bị gián đoạn bởi các kênh tế bào chất có màng lót gọi là thành. Khi sự phát triển của tế bào dừng lại, một số loại tế bào thực vậtVách tế bào Mỗi tế bào thực vật được bao quanh bởi một thành tế bào. Thành của tế bào thực vật đang phát triển được gọi là tế bào sơ cấp, bị gián đoạn bởi các kênh tế bào chất có màng lót gọi là thành. Khi sự phát triển của tế bào dừng lại, một số loại tế bào thực vật

34.1 Sơ đồ cơ thể cơ bản của thực vật là gì? 711 lắng đọng một hoặc nhiều lớp xenlulo bổ sung để tạo thành thành tế bào thứ cấp dày, cứng bên trong thành tế bào sơ cấp: Khi tế bào nở ra, thành tế bào sơ cấp mỏng đi. Vách thứ cấp / j h Khi quá trình giãn nở dừng lại, các tế bào có thể lắng đọng các vách thứ cấp. Thành tế bào thứ cấp không thể mở rộng. Thay vào đó, chúng cung cấp sự hỗ trợ cơ học cho phép một số cây tạo ra thân lớn. Thành thứ cấp chứa các lớp vi sợi cellulose có trật tự được gắn vào một chất đáng chú ý gọi là lignin. Lignin là thành phần chính của gỗ; nó là một polyme phức tạp chứa carbon tạo thành một ma trận kỵ nước. Chất nền này bền, không thấm nước và có khả năng chống lại sự tiêu hóa của động vật. Sau cellulose, lignin là loại polyme sinh học phổ biến nhất trên Trái đất, chiếm từ 20 đến 35% trọng lượng khô của gỗ. Phân cực đỉnh-cơ bản và đối xứng xuyên tâm là đặc điểm của cơ thể thực vật Hai kiểu cơ bản được hình thành sớm trong quá trình tạo phôi thực vật (hình thành phôi) (Hình 34.3): â€¢ Trục đỉnh-cơ bản: sự sắp xếp của các tế bào và mô dọc theo trục chính từ gốc đến chồi. Trục xuyên tâm: sự sắp xếp đồng tâm của các hệ thống mô. (mà chúng tôi sẽ mô tả trong Phần 34.2) Cả hai trục đều được hiểu rõ nhất theo thuật ngữ phát triển. Ở đây chúng ta sẽ tập trung vào quá trình tạo phôi ở cây Arabidopsis thaliana. Như chúng ta đã thấy trong các chương trước, Arabidopsis là một thực vật hai lá mầm mẫu â– Rễ (cơ bản) Biểu bì (da) Mặt đất â– Mạch máu Mô hình đáy-đỉnh Hình ảnh xuyên tâm 34.3 Hai mô hình hình thành hình thái thực vật (A) Mô hình đỉnh-cơ bản là sự sắp xếp của các mô dọc theo trục chính từ rễ đến chồi. (B) Kiểu xuyên tâm xác định sự sắp xếp đồng tâm của các mô khi các cơ quan phát triển về độ dày. đã được nghiên cứu rộng rãi bởi các nhà sinh lý học thực vật và di truyền học. Bước đầu tiên trong quá trình hình thành phôi Arabidopsis là sự phân chia hợp tử để tạo ra hai tế bào con (Hình 34.4, Bước 1). Mặt phẳng phân chia tế bào không đối xứng dẫn đến sự phân bố tế bào chất không đồng đều giữa hai tế bào này và điều này quyết định số phận khác nhau của chúng. Các tín hiệu ở tế bào con phía trên, nhỏ hơn khiến nó tạo ra phôi thích hợp, và tế bào con lớn hơn, tạo ra một cấu trúc hỗ trợ được gọi là cơ quan treo (Hình 34.4, Bước 2). Sự phân chia này không chỉ thiết lập trục đỉnh-cơ bản của cây mới mà còn xác định tính phân cực của nó (đầu nào là chóp hay đỉnh và đầu nào là gốc). Một dây treo dài, mỏng và phôi hình cầu hoặc hình cầu hơn có thể được phân biệt chỉ sau bốn lần phân bào (xem Hình 19.1). Dây treo sẽ sớm ngừng kéo dài. Ở các thực vật hai lá mầm như Arabidopsis, phôi hình cầu ban đầu phát triển thành giai đoạn tim đặc trưng khi các lá mầm bắt đầu phát triển (Hình 34.4, Bước 3).Sự kéo dài hơn nữa của các lá mầm và trục chính của phôi sẽ tạo ra tế bào con đỉnh. Tế bào con cơ bản Lá mầm nguyên thủy Giai đoạn tim Giai đoạn ngư lôi 34.4 Quá trình tạo phôi thực vật Cây cơ thể cơ bản của mô hình eudicot Arabidopsis thaliana được thiết lập qua một số bước. Ở giai đoạn tim, ba hệ thống mô được thiết lập: hệ thống mô da (vàng), nền (xanh nhạt) và mạch máu (xanh lam).

712 CHƯƠNG 34 Giai đoạn cơ thể thực vật ngư lôi, trong đó một số mô bên trong bắt đầu biệt hóa (Hình 34.4, Bước 4). Giữa các lá mầm là mô phân sinh đỉnh chồi; ở đầu kia của trục là mô phân sinh đỉnh rễ. Mỗi mô phân sinh này chứa các tế bào chưa phân hóa sẽ tiếp tục phân chia để hình thành các cơ quan sẽ phát triển trong suốt vòng đời của cây. Như được trình bày ở Bước 2 của Hình 34.4, phôi thực vật đầu tiên là hình cầu và sau đó là hình trụ. Rễ và thân giữ nguyên dạng hình trụ này trong suốt vòng đời của cây. Bạn có thể nhận thấy điều này dễ dàng nhất ở thân cây (thân trưởng thành) của cây. Vào cuối quá trình tạo phôi, tính đối xứng xuyên tâm của cây đã được thiết lập (xem Hình 34.3). Cây phôi chứa ba hệ thống mô được sắp xếp đồng tâm sẽ hình thành các mô của cơ thể thực vật trưởng thành. Chúng ta sẽ thảo luận về các hệ thống mô này trong phần tiếp theo. TÓM TẮT 34.1 Cơ thể thực vật bao gồm hệ thống rễ và hệ thống chồi. Cơ thể thực vật có tính mô-đun, được tạo thành từ các đơn vị lặp đi lặp lại gọi là phytomer. Tế bào thực vật được đặc trưng bởi mô phân sinh đỉnh, tính toàn năng, không bào và thành tế bào. Thực vật có mô hình đỉnh-cơ bản và xuyên tâm. Hầu hết các thực vật hạt kín là thực vật một lá mầm hoặc thực vật hai lá mầm, chúng khác nhau ở một số điểm cơ bản. â€¢ Làm thế nào để thực vật khám phá môi trường của chúng để tìm tài nguyên mặc dù chúng không thể di chuyển? Xem trang. 709 – Sự phát triển của thực vật khác với sự phát triển của động vật như thế nào? Xem trang 710-711 â€¢ Các mô hình đỉnh-cơ bản và xuyên tâm phát triển như thế nào? Xem trang 711-712 và Hình 34.3 và 34.4 tập trung vào phôi và hình thành các mô của cơ thể thực vật trưởng thành. Đổi lại, các mô này tạo thành các cơ quan sinh dưỡng chính của thực vật: rễ, thân và lá. Cơ thể thực vật được cấu tạo từ ba hệ thống mô. Mô là một nhóm tế bào có tổ chức, có những đặc điểm chung và hoạt động cùng nhau như một đơn vị cấu trúc và chức năng. Các mô thực vật được nhóm thành ba hệ thống mô: da, đất và mạch máu.

Được hình thành trong quá trình tạo phôi, ba hệ thống mô này cuối cùng mở rộng khắp cơ thể thực vật theo sự sắp xếp đồng tâm (Hình 34.5). Mỗi hệ thống mô có chức năng riêng biệt và bao gồm các hỗn hợp khác nhau của các loại tế bào. HỆ THỐNG MÔ DA Hệ thống mô da tạo thành lớp biểu bì (lớp phủ bên ngoài) của cây và thường bao gồm một lớp tế bào. Thân và rễ của cây gỗ phát triển một mô da gọi là lớp biểu bì. Trong quá trình phát triển của thực vật, lớp biểu bì phát triển để bao phủ cơ thể thực vật đang phát triển. Các tế bào của biểu bì ban đầu nhỏ và tròn và thường có không bào trung tâm nhỏ hoặc không có không bào nào cả. Khi sự phân chia tế bào ngừng lại ở lớp biểu bì của một cơ quan, các tế bào biểu bì sẽ mở rộng. Một số tế bào biểu bì biệt hóa để tạo thành một trong ba cấu trúc chuyên biệt: – Tế bào bảo vệ khí khổng,hình thành khí khổng (lỗ chân lông) để trao đổi khí ở lá. Hệ thống mô mạch dẫn nước và các chất hòa tan đi khắp cây. 34.5 Ba hệ thống mô trải dài khắp cơ thể thực vật Sự sắp xếp được trình bày ở đây là điển hình của thực vật hai lá mầm, nhưng ba hệ thống mô này liên tục trong cơ thể của tất cả các thực vật có mạch. Sự khác biệt đáng kể giữa sơ đồ cơ thể thực vật và động vật không có gì đáng ngạc nhiên vì các dạng đa bào của thực vật và động vật tiến hóa độc lập với tổ tiên nguyên sinh hoàn toàn khác biệt (xem Hình 1.7). Trong hai phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn các đặc điểm độc đáo của cơ thể thực vật bằng cách theo dõi quá trình phát triển của nó từ hợp tử thành trưởng thành. Các mô chính của thực vật là gì? Vào cuối quá trình tạo phôi, trục xuyên tâm của cây đã được thiết lập. Không giống như các động vật phức tạp có thể có hàng chục mô khác nhau (ví dụ, ở người chỉ có ba loại mô cơ), thực vật chỉ có ba hệ thống mô chính, mỗi hệ thống có các tế bào chuyên biệt. Ba hệ thống mô này được sắp xếp 34, Thân da Mặt đất mạch máu Gốc da Mặt đất mạch máu Hệ thống mô da là lớp phủ bên ngoài của cây. Hệ thống mô đất thực hiện quá trình quang hợp, lưu trữ các sản phẩm quang hợp và giúp hỗ trợ cây trồng. Cây giống lá 5mm

The **dermal tissue system** is the outer covering of the plant.



34.2 Các mô chính của thực vật là gì? 713 (A) Tế bào nhu mô Tế bào nhu mô Thành tế bào sơ cấp 50 |jm (C) Sợi Sợi Thành tế bào thứ cấp 50 |jm 34.6 Các loại tế bào mô đất (A) Tế bào nhu mô ở cuống lá của Coleus. Lưu ý các thành tế bào mỏng và đồng đều. (B) Tế bào nhu mô tạo nên các lớp tế bào bên ngoài của gân lá rau bina này. Thành của chúng dày ở các góc của tế bào và mỏng ở những nơi khác. (C) Sclerenchyma: sợi trong thân cây hướng dương (Helianthus). Các tế bào nhu mô dày (B) Tế bào nhu mô Tế bào nhu mô Thành tế bào sơ cấp St 50 giờ chiều (D) Sclereids Sclereids Thành tế bào thứ cấp 50 (jm Thành thứ cấp có màu đỏ. (D) Sclerenchyma: sclereids. Các thành thứ cấp cực kỳ dày của sclereids được đặt trong Chúng cung cấp sự hỗ trợ và kết cấu cứng cho các cấu trúc như các loại hạt và hạt. nhiều bề mặt hơn để hấp thu nước và các chất dinh dưỡng khoáng Các tế bào biểu bì trên mặt đất tiết ra một lớp ngoại bào bảo vệ gọi là lớp biểu bì. Lớp biểu bì được tạo thành từ cutin (một loại polymer bao gồm các chuỗi axit béo dài), một hỗn hợp phức tạp của sáp và tế bào. polysaccharides thành. Lớp biểu bì hạn chế mất nước, phản xạ bức xạ mặt trời có khả năng gây hại và đóng vai trò như một rào cản chống lại mầm bệnh.HỆ THỐNG MÔ ĐẤT Hầu như tất cả các mô nằm giữa mô da và mô mạch ở cả chồi và rễ đều là một phần của mô đất hệ thống. Do đó, các mô đất chiếm phần lớn cơ thể thực vật. Các mô đất có chức năng chủ yếu là lưu trữ, hỗ trợ và quang hợp. Để thực hiện các chức năng đa dạng này, mô đất chứa ba loại tế bào được phân loại theo cấu trúc thành tế bào của chúng: nhu mô, nhu mô và củng mạc. Loại tế bào phổ biến nhất ở thực vật là tế bào nhu mô (Hình 34.6A). Các tế bào nhu mô có không bào lớn và thành mỏng chỉ bao gồm một thành sơ cấp và tấm giữa chung. Tấm ở giữa là một lớp pectin gắn kết các tế bào thực vật liền kề lại với nhau (xem Hình 5.21). Tế bào nhu mô đóng vai trò quan trọng trong quá trình quang hợp (chủ yếu ở lá); protein, tinh bột, chất béo hoặc dầu có thể được lưu trữ trong các tế bào nhu mô của hạt và/hoặc rễ. Nhiều tế bào vẫn giữ được khả năng phân chia và tạo ra các tế bào mới, giống như khi một vết thương dẫn đến sự tăng sinh tế bào. Tế bào nhu mô giống như tế bào nhu mô đã được sửa đổi để cung cấp sự hỗ trợ linh hoạt. Chúng thường thon dài và thành sơ cấp của chúng dày đặc trưng ở các góc của tế bào (Hình 34.6B). Trong các tế bào này, thành sơ cấp dày lên một phần do sự lắng đọng của pectin, nhưng không có dạng thành thứ cấp. Tế bào nhu mô cung cấp hỗ trợ cho cuống lá, thân non và các cơ quan đang phát triển. Mô được tạo thành từ các tế bào nhu mô rất linh hoạt,cho phép thân và cuống lá đung đưa trong gió mà không bị gãy. Những "dây" quen thuộc; trong cần tây bao gồm chủ yếu là các tế bào nhu mô. Tế bào xơ cứng có thành thứ cấp dày lên cho phép tế bào thực hiện chức năng chính của chúng: hỗ trợ. Nhiều tế bào xơ cứng trải qua quá trình chết tế bào theo chương trình (apoptosis; xem

714 CHƯƠNG 34 Cơ thể thực vật (A) Khí quản (B) Các phần tử mạch (C) Các phần tử ống sàng Thứ cấp 50 Phần tử thành tế bào M111 Đồng hành' tế bào 34.7 Các loại tế bào mô có mạch (A, B) Các thành phần khí quản: (A) Khí quản trong gỗ thông. Các bức tường thứ cấp dày được nhuộm màu đỏ sẫm. (B) Các bộ phận chứa trong thân quả bí. Các bức tường phụ được nhuộm màu đỏ; lưu ý các kiểu dày khác nhau, bao gồm các vòng và hình xoắn ốc. (C) Sàng lọc các phần tử ống và tế bào đồng hành trong thân dưa chuột. Mục 11.6) sau khi phát triển các bức tường thứ cấp được hóa đá và do đó thực hiện chức năng hỗ trợ của chúng khi chết. Có hai loại tế bào xơ cứng: sợi thon dài và các tế bào xơ cứng có hình dạng khác nhau. Các sợi thường được tổ chức thành bó và cung cấp sự hỗ trợ tương đối cứng cho gỗ, vỏ cây và các bộ phận khác của cây (Hình 34.6C). Các vảy cứng có thể tập hợp lại với nhau dày đặc, như trong vỏ hạt hoặc trong một số vỏ hạt (Hình 34.6D). Các khối sclereid riêng biệt, được gọi là tế bào đá, xuất hiện trong quả lê và một số loại trái cây khác và tạo cho chúng kết cấu dạng hạt đặc trưng. HỆ THỐNG MẠCH Hệ thống mô mạch máu là hệ thống ống dẫn nước hoặc hệ thống vận chuyển của thực vật - đặc điểm phân biệt của thực vật có mạch. Hai mô cấu thành của nó, xylem và phloem, phân phối vật liệu khắp cây. Xylem phân phối nước và các ion khoáng được rễ hấp thụ đến tất cả các tế bào của thân và lá. Phloem thực hiện nhiều chức năng khác nhau, bao gồm vận chuyển, hỗ trợ và lưu trữ. Tất cả các tế bào sống của cơ thể thực vật đều cần một nguồn năng lượng và các khối xây dựng hóa học. Phloem đáp ứng những nhu cầu này bằng cách vận chuyển carbohydrate ra khỏi nơi sản xuất, được gọi là nguồn (chủ yếu là lá). Các carbohydrate được vận chuyển đến nơi sử dụng hoặc lưu trữ, được gọi là bể chứa. Các bồn rửa bao gồm các mô đang phát triển, các cơ quan lưu trữ và hoa đang phát triển. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn cấu trúc của các loại tế bào đa dạng tạo nên các mô mạch máu này. Trong Chương 35 chúng ta sẽ thấy chúng vận chuyển nước và các chất đi khắp cơ thể thực vật như thế nào. Các tế bào của xylem vận chuyển nước và các khoáng chất hòa tan Mô xylem chứa các tế bào dẫn điện gọi là các yếu tố khí

quản có thành tế bào thứ cấp và trải qua quá trình apoptosis trước khi đảm nhận chức năng vận chuyển nước và khoáng chất hòa tan. Có hai loại phần tử khí quản: tracheids và phần tử mạch máu. Các khí quản hình trục chính (Hình 34.7 A) có niên đại tiến hóa lâu đời hơn các thành phần mạch và là loại tế bào chính trong gỗ của thực vật hạt trần (xem Phần 29.2). Khi khí quản chết đi, các thành phần bên trong của chúng tan rã và tồn tại các hố giữa các tế bào. Hố là các khoang trong thành tế bào thứ cấp được bao bọc bởi các cấu trúc xốp cho phép nước và khoáng chất di chuyển giữa các khí quản và do đó xuyên qua mô xylem. Thực vật có hoa đã phát triển một hệ thống dẫn nước được tạo thành từ các mạch,được hình thành từ các tế bào riêng lẻ được gọi là các phần tử mạch. Các tế bào này được đặt từ đầu đến cuối. Giống như khí quản, các phần tử mạch có các lỗ trên thành tế bào của chúng, nhưng các lỗ của chúng thường có đường kính lớn hơn đường kính của khí quản. Trước khi chúng trải qua quá trình apoptosis, thành cuối của các thành phần mạch bị phá vỡ một phần, tạo thành một ống rỗng liên tục có chức năng như một đường ống hở để dẫn nước (Hình 34.7B). Trong quá trình tiến hóa của thực vật hạt kín, các thành phần mạch trở nên ngắn hơn và rộng hơn, và thành cuối của chúng trở nên ít xiên hơn và ít bị cản trở hơn. Những sự thích ứng này có lẽ đã làm tăng hiệu quả vận chuyển nước qua các tàu. Xylem của nhiều thực vật hạt kín bao gồm cả khí quản và mạch. Các tế bào của phloem vận chuyển các sản phẩm của quá trình quang hợp. Các tế bào vận chuyển của phloem, không giống như các tế bào của xylem trưởng thành, là các tế bào sống. Ở thực vật có hoa, các tế bào đặc trưng của phloem được gọi là các phần tử ống rây (Hình 34.7C). Giống như các phần tử mạch, các tế bào này gặp nhau từ đầu đến cuối. Chúng tạo thành các ống sàng dài, vận chuyển carbohydrate và nhiều vật liệu khác từ nguồn của chúng (thường là lá) đến các mô tiêu thụ hoặc lưu trữ chúng (ví dụ: rễ). Không giống như các phần tử mạch phá vỡ thành cuối của chúng, thành cuối của phần tử ống sàng chứa plasmodesmata, chúng phóng to để tạo thành các lỗ. Hình dáng và chức năng của các bức tường cuối

34.3 Làm thế nào để mô phân sinh tạo nên một cây phát triển liên tục? 715 giống như sàng và do đó được gọi là tấm sàng. Mặc dù các phần tử ống sàng vẫn còn sống nhưng một số thành phần của chúng, bao gồm nhân, ribosome và không bào, bị phá vỡ trong quá trình phát triển. Tuy nhiên, các phần tử ống sàng được kết nối chặt chẽ thông qua các tế bào liên hợp với các tế bào đồng hành - các tế bào nhu mô chuyên biệt giữ lại tất cả các bào quan của chúng và hoạt động như "hệ thống hỗ trợ sự sống"; cho các phần tử ống sàng. TÓM TẮT Ba hệ thống mô đồng tâm của phôi thực vật - da, đất và mạch máu - hình thành các mô và cơ quan của cây trưởng thành. Những hệ thống mô này có sự kết hợp độc đáo của các tế bào chuyên biệt thực hiện các chức năng khác nhau cần thiết cho đời sống thực vật. â€¢ Điều gì phân biệt ba hệ thống mô về vị trí và chức năng của chúng? Xem trang 712-714 và Hình 34.5. Sự khác biệt về cấu trúc nào làm cho các mô bao gồm các tế bào nhu mô trở nên linh hoạt hơn so với các mô bao gồm chủ yếu là tế bào xơ cứng? Xem trang 713-714 â€¢ Nêu sự khác biệt giữa khí quản và các phần tử mạch. Xem trang. 714 và Hình 34.6 và 34.7 Sau khi phôi thực vật hình thành, nó được bọc trong vỏ hạt và sẵn sàng nảy mầm. Chúng ta sẽ thảo luận về các khía cạnh của sự nảy mầm của hạt giống trong các chương tiếp theo. Bây giờ chúng ta hãy xem xét quá trình phôi phát triển thành cây trưởng thành. Làm thế nào để mô phân sinh xây dựng một cây phát triển liên tục? Như đã lưu ý ở đầu chương này, thực vật và động vật phát triển và hoạt động khác nhau. Trong khi động vật sử dụng khả năng di chuyển của mình để tìm kiếm thức ăn thì thực vật lại không có cuống (bắt rễ ở một nơi) và phát triển hướng tới nguồn tài nguyên khan hiếm, cả trên và dưới mặt đất. Vì vậy cây phát triển theo hai hướng: chồi phát triển về phía có ánh sáng mặt trời và rễ phát triển về phía nước và các khoáng chất hòa tan trong đất. Ở hầu hết các loài động vật, sự tăng trưởng được xác định rõ ràng: nó chấm dứt khi đạt đến trạng thái trưởng thành. Sự tăng trưởng xác định cũng là đặc điểm của một số cơ quan thực vật, chẳng hạn như lá, hoa và quả. Tuy nhiên, sự phát triển của chồi và rễ là một quá trình suốt đời. Sự tăng trưởng mở như vậy là không xác định. Cây tăng kích thước thông qua sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp Sự sinh trưởng của thực vật có thể xảy ra theo một trong hai cách: • Sinh trưởng sơ cấp được đặc trưng bởi sự phân chia tế bào, sau đó là sự phát triển của tế bào. Nó dẫn đến sự tăng sinh và kéo dài của chồi và rễ. Tất cả các cây có hạt đều có thân thực vật sơ cấp, bao gồm tất cả các bộ phận không phải gỗ của cây. Nhiều loài thực vật thân thảo bao gồm hoàn toàn một cơ thể thực vật sơ cấp. ™ Tăng trưởng thứ cấp làm tăng độ dày của cây. Thực vật thân gỗ, chẳng hạn như cây gỗ và cây bụi, có thân thực vật thứ cấp bao gồm gỗ và vỏ cây. Khi các mô của cơ thể thực vật thứ cấp được hình thành, thân và rễ sẽ dày lên. Một hệ thống phân cấp của mô phân sinh tạo ra cơ thể thực vật Như chúng tôi đã đề cập,mô

phân sinh là những vùng cục bộ của các tế bào chưa biệt hóa, là nguồn gốc của mọi sự phát triển mới ở cây trưởng thành. Ngay cả trước khi hạt nảy mầm, phôi thực vật đã có hai mô phân sinh: mô phân sinh đỉnh chồi ở gần cuối chồi phôi và mô phân sinh đỉnh rễ ở cuối rễ phôi (xem Hình 34.4). Các tế bào mô phân sinh nhỏ và xếp chặt chẽ, có không bào rất nhỏ và thành tế bào sơ cấp mỏng. Chúng không được phân biệt và duy trì khả năng tạo ra các tế bào mới vô thời hạn. Các tế bào duy trì mô phân sinh, được gọi là tế bào gốc, có thể so sánh với tế bào gốc động vật (được thảo luận trong Phần 19.1). Khi các tế bào đầu tiên phân chia, một số tế bào con phát triển thành các tế bào đầu tiên mới và một số biệt hóa thành các tế bào chuyên biệt hơn. Một số loại mô phân sinh góp phần vào sự tăng trưởng và phát triển của cây trưởng thành: • Mô phân sinh đỉnh ở rễ và chồi (Hình 34.8) điều phối sự tăng trưởng sơ cấp, cuối cùng tạo ra mọi tế bào trong cơ thể thực vật sơ cấp. • Khi các tế bào đầu tiên của mô phân sinh đỉnh phân chia, một số tế bào con của chúng sẽ biệt hóa và trở thành mô phân sinh chính. Ba loại mô phân sinh sơ cấp (xem bên dưới) tạo ra ba hệ thống mô chính (da, đất và mạch máu) được mô tả trong Phần 34.2. • Mô phân sinh bên (còn gọi là mô phân sinh thứ cấp) điều phối sự tăng trưởng thứ cấp (xem Hình 34.8). Hai mô phân sinh bên, cambium mạch máu và cambium bần, góp phần tạo nên cơ thể thực vật thứ cấp. Sự tăng trưởng sơ cấp không xác định bắt nguồn từ mô phân sinh đỉnh Bởi vì mô phân sinh đỉnh có thể tự tồn tại vô thời hạn, nên chồi hoặc rễ có thể tiếp tục kéo dài và phát triển vô thời hạn; nói cách khác, sự phát triển của chồi hoặc rễ là không xác định. Tất cả các cơ quan thực vật cuối cùng đều phát sinh từ sự phân chia tế bào ở mô phân sinh đỉnh, sau đó là sự phát triển và biệt hóa tế bào. Một số loại mô phân sinh đỉnh đóng vai trò trong việc hình thành cơ quan: â€¢ Mô phân sinh đỉnh chồi cung cấp tế bào cho lá và thân mới. Ngoài thân chính của cây, mỗi nhánh còn có mô phân sinh đỉnh chồi riêng. Mô phân sinh đỉnh chồi còn được gọi là mô phân sinh thực vật, vì chúng tạo ra các mô sinh dưỡng (lá, thân và rễ). Khi cây sẵn sàng ra hoa, một hoặc nhiều mô phân sinh đỉnh chồi của nó chuyển thành mô phân sinh phát hoa và những mô phân sinh này lần lượt phát triển mô phân sinh hoa. Xem Phần 38.2 để biết thêm về sự phát triển của hoa. • Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.với không bào rất nhỏ và thành tế bào sơ cấp mỏng. Chúng không được phân biệt và duy trì khả năng tạo ra các tế bào mới vô thời hạn. Các tế bào duy trì mô phân sinh, được gọi là tế bào gốc, có thể so sánh với tế bào gốc động vật (được thảo luận trong Phần 19.1). Khi các tế bào đầu tiên phân chia, một số tế bào con phát triển thành các tế bào đầu tiên mới và một số biệt hóa thành các tế bào chuyên biệt hơn. Một số loại mô phân sinh góp phần vào sự tăng trưởng và phát triển của cây trưởng thành: • Mô phân sinh đỉnh ở rễ và chồi (Hình 34.8) điều phối sự tăng trưởng sơ cấp, cuối cùng tạo ra mọi tế bào trong cơ thể thực vật sơ cấp. • Khi các tế bào đầu tiên của mô phân sinh đỉnh phân chia, một số tế bào con của chúng sẽ biệt hóa và trở thành mô phân sinh chính. Ba loại mô phân sinh sơ cấp (xem bên dưới) tạo ra ba hệ thống mô chính (da, đất và mạch máu) được mô tả trong Phần 34.2. • Mô phân sinh bên (còn gọi là mô phân sinh thứ cấp) điều phối sự tăng trưởng thứ cấp (xem Hình 34.8). Hai mô phân sinh bên, cambium mạch máu và cambium bần, góp phần tạo nên cơ thể thực vật thứ cấp. Sự tăng trưởng sơ cấp không xác định bắt nguồn từ mô phân sinh đỉnh Bởi vì mô phân sinh đỉnh có thể tự tồn tại vô thời hạn, nên chồi hoặc rễ có thể tiếp tục kéo dài và phát triển vô thời hạn; nói cách khác, sự phát triển của chồi hoặc rễ là không xác định. Tất cả các cơ quan thực vật cuối cùng đều phát sinh từ sự phân chia tế bào ở mô phân sinh đỉnh, sau đó là sự phát triển và biệt hóa tế bào. Một số loại mô phân sinh đỉnh đóng vai trò trong việc hình thành cơ quan: â€¢ Mô phân sinh đỉnh chồi cung cấp tế bào cho lá và thân mới. Ngoài thân chính của cây, mỗi nhánh còn có mô phân sinh đỉnh chồi riêng. Mô phân sinh đỉnh chồi còn được gọi là mô phân sinh thực vật, vì chúng tạo ra các mô sinh dưỡng (lá, thân và rễ). Khi cây sẵn sàng ra hoa, một hoặc nhiều mô phân sinh đỉnh chồi của nó chuyển thành mô phân sinh phát hoa và những mô phân sinh này lần lượt phát triển mô phân sinh hoa. Xem Phần 38.2 để biết thêm về sự phát triển của hoa. • Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.với không bào rất nhỏ và thành tế bào sơ cấp mỏng. Chúng không được phân biệt và duy trì khả năng tạo ra các tế bào mới vô thời hạn. Các tế bào duy trì mô phân sinh, được gọi là tế bào gốc, có thể so sánh với tế bào gốc động vật (được thảo luận trong Phần 19.1). Khi các tế bào đầu tiên phân chia, một số tế bào con phát triển thành các tế bào đầu tiên mới và một số biệt hóa thành các tế bào chuyên biệt hơn. Một số loại mô phân sinh góp phần vào sự tăng trưởng và phát triển của cây trưởng thành: • Mô phân sinh đỉnh ở rễ và chồi

(Hình 34.8) điều phối sự tăng trưởng sơ cấp, cuối cùng tạo ra mọi tế bào trong cơ thể thực vật sơ cấp. • Khi các tế bào đầu tiên của mô phân sinh đỉnh phân chia, một số tế bào con của chúng sẽ biệt hóa và trở thành mô phân sinh chính. Ba loại mô phân sinh sơ cấp (xem bên dưới) tạo ra ba hệ thống mô chính (da, đất và mạch máu) được mô tả trong Phần 34.2. • Mô phân sinh bên (còn gọi là mô phân sinh thứ cấp) điều phối sự tăng trưởng thứ cấp (xem Hình 34.8). Hai mô phân sinh bên, cambium mạch máu và cambium bần, góp phần tạo nên cơ thể thực vật thứ cấp. Sự tăng trưởng sơ cấp không xác định bắt nguồn từ mô phân sinh đỉnh Bởi vì mô phân sinh đỉnh có thể tự tồn tại vô thời hạn, nên chồi hoặc rễ có thể tiếp tục kéo dài và phát triển vô thời hạn; nói cách khác, sự phát triển của chồi hoặc rễ là không xác định. Tất cả các cơ quan thực vật cuối cùng đều phát sinh từ sự phân chia tế bào ở mô phân sinh đỉnh, sau đó là sự phát triển và biệt hóa tế bào. Một số loại mô phân sinh đỉnh đóng vai trò trong việc hình thành cơ quan: â€¢ Mô phân sinh đỉnh chồi cung cấp tế bào cho lá và thân mới. Ngoài thân chính của cây, mỗi nhánh còn có mô phân sinh đỉnh chồi riêng. Mô phân sinh đỉnh chồi còn được gọi là mô phân sinh thực vật, vì chúng tạo ra các mô sinh dưỡng (lá, thân và rễ). Khi cây sẵn sàng ra hoa, một hoặc nhiều mô phân sinh đỉnh chồi của nó chuyển thành mô phân sinh phát hoa và những mô phân sinh này lần lượt phát triển mô phân sinh hoa. Xem Phần 38.2 để biết thêm về sự phát triển của hoa. • Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.một số tế bào con của chúng biệt hóa và trở thành mô phân sinh sơ cấp. Ba loại mô phân sinh sơ cấp (xem bên dưới) tạo ra ba hệ thống mô chính (da, đất và mạch máu) được mô tả trong Phần 34.2. • Mô phân sinh bên (còn gọi là mô phân sinh thứ cấp) điều phối sự tăng trưởng thứ cấp (xem Hình 34.8). Hai mô phân sinh bên, cambium mạch máu và cambium bần, góp phần tạo nên cơ thể thực vật thứ cấp. Sự tăng trưởng sơ cấp không xác định bắt nguồn từ mô phân sinh đỉnh Bởi vì mô phân sinh đỉnh có thể tự tồn tại vô thời hạn, nên chồi hoặc rễ có thể tiếp tục kéo dài và phát triển vô thời hạn; nói cách khác, sự phát triển của chồi hoặc rễ là không xác định. Tất cả các cơ quan thực vật cuối cùng đều phát sinh từ sự phân chia tế bào ở mô phân sinh đỉnh, sau đó là sự phát triển và biệt hóa tế bào. Một số loại mô phân sinh đỉnh đóng vai trò trong việc hình thành cơ quan: â€¢ Mô phân sinh đỉnh chồi cung cấp tế bào cho lá và thân mới. Ngoài thân chính của cây, mỗi nhánh còn có mô phân sinh đỉnh chồi riêng. Mô phân sinh đỉnh chồi còn được gọi là mô phân sinh thực vật, vì chúng tạo ra các mô sinh dưỡng (lá, thân và rễ). Khi cây sẵn sàng ra hoa, một hoặc nhiều mô phân sinh đỉnh chồi của nó chuyển thành mô phân sinh phát hoa và những mô phân sinh này lần lượt phát triển mô phân sinh hoa. Xem Phần 38.2 để biết thêm về sự phát triển của hoa. • Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.một số tế bào con của chúng biệt hóa và trở thành mô phân sinh sơ cấp. Ba loại mô phân sinh sơ cấp (xem bên dưới) tạo ra ba hệ thống mô chính (da, đất và mạch máu) được mô tả trong Phần 34.2. • Mô phân sinh bên (còn gọi là mô phân sinh thứ cấp) điều phối sự tăng trưởng thứ cấp (xem Hình 34.8). Hai mô phân sinh bên, cambium mạch máu và cambium bần, góp phần tạo nên cơ thể thực vật thứ cấp. Sự tăng trưởng sơ cấp không xác định bắt nguồn từ mô phân sinh đỉnh Bởi vì mô phân sinh đỉnh có thể tự tồn tại vô thời hạn, nên chồi hoặc rễ có thể tiếp tục kéo dài và phát triển vô thời hạn; nói cách khác, sự phát triển của chồi hoặc rễ là không xác định. Tất cả các cơ quan thực vật cuối cùng đều phát sinh từ sự phân chia tế bào ở mô phân sinh đỉnh, sau đó là sự phát triển và biệt hóa tế bào. Một số loại mô phân sinh đỉnh đóng vai trò trong việc hình thành cơ quan: â€¢ Mô phân sinh đỉnh chồi cung cấp tế bào cho lá và thân mới. Ngoài thân chính của cây, mỗi nhánh còn có mô phân sinh đỉnh chồi riêng. Mô phân sinh đỉnh chồi còn được gọi là mô phân sinh thực vật, vì chúng tạo ra các mô sinh dưỡng (lá, thân và rễ). Khi cây sẵn sàng ra hoa, một hoặc nhiều mô phân sinh đỉnh chồi của nó chuyển thành mô phân sinh phát hoa và những mô phân sinh này lần lượt phát triển mô phân sinh hoa. Xem Phần 38.2 để biết thêm về sự phát triển của hoa. • Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.• Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.• Mô phân sinh đỉnh rễ cung cấp cho các tế bào kéo dài rễ, giúp cây có thể xâm nhập và khám phá đất để lấy nước và khoáng chất. Mỗi loại rễ (tức là rễ cái, rễ bên hoặc rễ bất định; xem bên dưới) có mô phân sinh đỉnh rễ riêng.

716 CHƯƠNG 34 Cơ thể thực vật Mỗi chồi cuối chứa một mô phân sinh đỉnh chồi. Bắn mô phân sinh đỉnh 100 giờ chiều Đi tới Media Clip 34.1 Sự phát triển nhanh chóng của Brambles Lifel 0e.com/mc34.1 34.8 Mô phân sinh đỉnh và bên Mô phân sinh đỉnh tạo ra thân thực vật sơ cấp, kéo dài nó; mô phân sinh bên tạo ra thể thực vật thứ cấp, làm dày nó. Lá sơ khai 50 giờ chiều Chồi nách lá nguyên thủy Ở thực vật thân gỗ, phát sinh mạch có mạch và phát sinh bần làm dày thân và rễ. Mô phân sinh bên: Cork cambium Cambium mạch máu Mô phân sinh đỉnh rễ Mô phân sinh đỉnh ở cả chồi và rễ tạo ra một tập hợp các mô phân sinh sơ cấp, tạo ra các mô của cơ thể thực vật sơ cấp. Từ bên ngoài vào bên trong chồi hoặc rễ, các mô phân sinh sơ cấp là tiền mô, mô phân sinh mặt đất và procambium (xem Hình 34.8). Các mô phân sinh này lần lượt tạo ra ba hệ thống mô: Mô phân sinh đỉnh – â–º Mô phân sinh sơ cấp – â–º Hệ thống mô Rễ hoặc chồi của mô phân sinh đỉnh Protoderm - Hệ thống mô da Mô phân sinh đất – â– º Hệ thống mô đất Procambium - Hệ thống mô mạch Vì mô phân sinh có thể tiếp tục tạo ra các cơ quan mới trong suốt vòng đời của cây nên cơ thể thực vật có hình dạng đa dạng hơn nhiều so với cơ thể động vật, cơ quan chỉ tạo ra mỗi cơ quan một lần. Chúng ta hãy xem xét kỹ hơn cách mô phân sinh đỉnh rễ tạo ra hệ thống rễ. Mô phân sinh đỉnh rễ tạo ra chóp rễ và mô phân sinh sơ cấp rễ. Mô phân sinh đỉnh rễ tạo ra tất cả các tế bào góp phần vào sự sinh trưởng và phát triển của rễ (Hình 34.9A). Một số tế bào con từ đầu đỉnh (đầu) của mô phân sinh đỉnh rễ góp phần tạo nên chóp rễ, giúp bảo vệ vùng phát triển mỏng manh của rễ khi nó xuyên qua đất. Mũ rễ tiết ra mucopolysaccharide (chất nhờn) có tác dụng như chất bôi trơn. Mặc dù vậy, các tế bào của chóp rễ thường bị hư hỏng hoặc bị bong tróc và do đó phải được thay thế liên tục. Chỏm rễ cũng là cấu trúc phát hiện lực hấp dẫn và do đó kiểm soát sự phát triển đi xuống của rễ. Ở giữa mô phân sinh đỉnh rễ là một trung tâm không hoạt động, tại đó hiếm khi có sự phân chia tế bào. Trung tâm tĩnh lặng có thể trở nên tích cực hơn khi cần thiết - chẳng hạn như sau chấn thương. Các tế bào con được tạo ra phía trên trung tâm không hoạt động (nghĩa là cách xa chóp rễ) trở thành ba mô phân sinh chính. Mô phân sinh đỉnh và mô phân sinh sơ cấp tạo thành vùng phân chia tế bào, nguồn gốc của tất cả các tế bào trong mô sơ cấp của rễ. Ngay phía trên vùng này là vùng kéo dài tế bào, nơi các tế bào mới hình thành đang kéo dài và do đó đẩy rễ sâu hơn vào đất. Phía trên vùng đó là vùng trưởng thành, nơi các tế bào đang biệt hóa, đảm nhận các hình thức và chức năng chuyên biệt. Ba vùng này hòa vào nhau một cách khó nhận thấy; không có ranh giới đột ngột.Các sản phẩm của mô phân sinh sơ cấp của rễ trở thành mô rễ. Các sản phẩm của ba mô phân sinh sơ cấp (protoderm, ground meristem và Procambium) là hệ thống mô của rễ trưởng thành. Sự sắp xếp khác nhau của ba mô

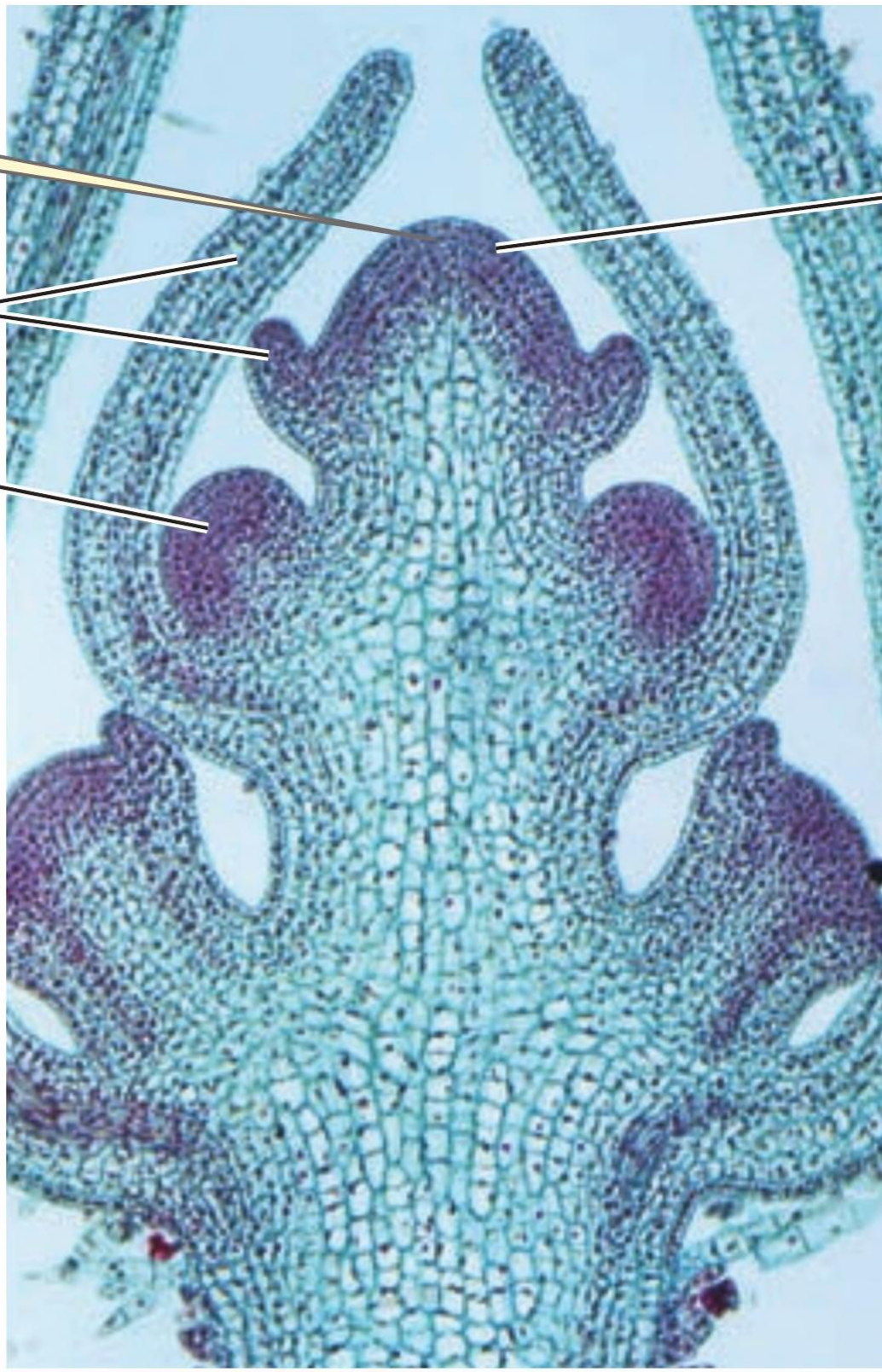
d contains
istem.

Leaf primordia

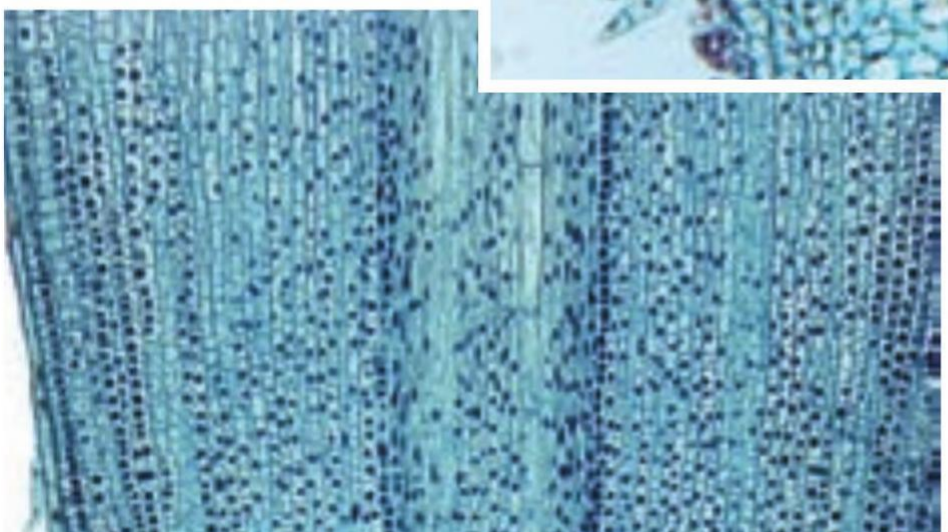
Axillary bud
primordium

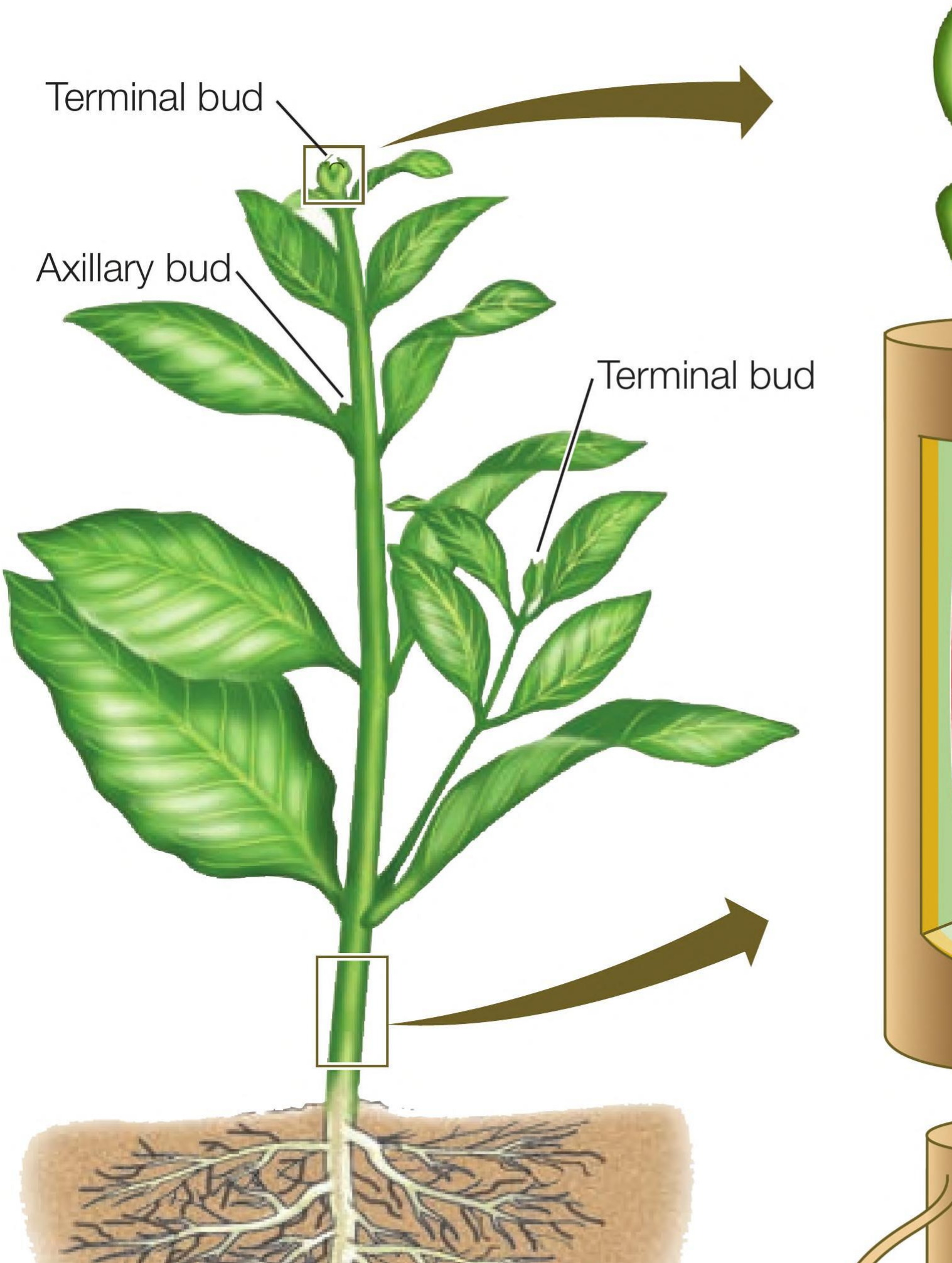
e **vascular**
k cambium
nd root.

s:



100 µ




Terminal bud
Axillary bud
Terminal bud

34.9 Các mô và vùng của chóp rễ (A) Sự phân chia tế bào sâu rộng tạo ra cấu trúc phức tạp của rễ. (B) Lông rễ, nhìn bằng kính hiển vi điện tử quét. hệ thống rễ của cây một lá mầm và cây một lá mầm là một trong những cách phân biệt hai nhánh (Hình 34.10). Lớp tiền bì tạo ra lớp biểu bì, lớp tế bào bên ngoài thích nghi để bảo vệ rễ và hấp thụ các ion khoáng và nước. Nhiều tế bào biểu bì tạo ra các sợi lông rễ dài và mảnh, làm tăng đáng kể diện tích bề mặt của rễ (Hình 34.9B). Lông rễ mọc ra giữa các hạt đất, thăm dò các ngóc ngách và hút nước và khoáng chất. Bên trong lớp biểu bì, mô phân sinh mặt đất tạo ra một vùng mô đất dày nhiều tế bào, gọi là vỏ não. Các tế bào của vỏ não tương đối không chuyên biệt và thường đóng vai trò là kho lưu trữ. Lớp trong cùng của vỏ não là nội bì. Không giống như các tế bào vỏ não khác, tế bào nội bì chứa một chất chống thấm gọi là suberin trong thành tế bào sơ cấp của chúng. Suberin tạo thành một vòng hình trụ bao quanh bên trong nội bì, cho phép các tế bào nội bì kiểm soát sự chuyển động của nước và các ion khoáng hòa tan vào và ra khỏi hệ thống mô mạch máu. Bên trong nội bì là xi lanh mạch máu, hay còn gọi là tấm bia, được tạo ra bởi Procambium. Tấm bia bao gồm ba mô: ba bánh, xylem và phloem. Bánh xe ba bánh bao gồm một hoặc nhiều lớp tế bào tương đối không biệt hóa. Nó có ba chức năng quan trọng: Rễ bên Vùng tế bào i trưởng thành Một số tế bào con trở thành một phần của chóp rễ và liên tục bị xói mòn. Vùng tế bào ^ độ giãn dài Vùng phân chia tế bào Lông rễ Mô phân sinh sơ cấp: Protoderm Mô phân sinh đất Procambium Các tế bào con mới được tạo ra ở mô phân sinh đỉnh rễ. Hầu hết các tế bào con biệt hóa thành các mô sơ cấp của rễ. Trung tâm tĩnh (A) Tấm bia rễ cây một lá mầm (B) Tấm bia rễ một lá mầm â€¢ Đó là mô trong đó các rễ bên phát sinh (Hình 34.11). â€¢ Nó có thể góp phần vào sự tăng trưởng thứ cấp bằng cách tạo ra các mô phân sinh bên làm dày rễ. Các tế bào của nó chứa các protein vận chuyển màng xuất khẩu các ion dinh dưỡng vào các tế bào của xylem. Ở chính giữa rễ của cây hai lá mầm là xylem. Nhìn trong mặt cắt ngang, nó thường có hình dạng của một ngôi sao với số lượng điểm thay đổi (xem Hình 34.10A). Giữa các điểm là các bó phloem. 34.10 Sản phẩm của mô phân sinh sơ cấp của rễ Thân nguyên sinh hình thành nên lớp ngoài cùng (biểu bì). Mô phân sinh mặt đất tạo ra vỏ não, lớp trong cùng là nội bì. Các mô mạch máu chính của rễ được tìm thấy trong tấm bia, là sản phẩm của Procambium. Sự sắp xếp các mô trong tấm bia khác nhau ở rễ của (A) thực vật hai lá mầm và (B) thực vật một lá mầm. Các ảnh chụp vi mô cho thấy các mặt cắt ngang của tấm bia của một loài thực vật hai lá mầm đại diện (cây mao lương,Ranunculus) và một cây một lá mầm đại diện (ngô, Zea mays), cho thấy sự sắp xếp của các mô rễ sơ cấp. Đi tới Hoạt động 34.1 Eudicot Root Lifel 0e.com/ac34. 1 Đi tới Hoạt động 34.2 Monocot Root Lifel 0e.com/ac34. 2 Endodermis Pericycle Cortex Endodermis Phloem Xylem Phloem Xylem Pericycle Pith Cortex

718 CHƯƠNG 34 Biểu bì cơ thể thực vật Phát triển rễ bên Cortex Endodermis Stele 34.11 Giải phẫu rễ bên Mặt cắt ngang qua đầu của rễ bên ở cây liễu. Các tế bào trong ba vòng phân chia và các sản phẩm biệt hóa, tạo thành các mô của rễ bên. Ở thực vật một lá mầm, một vùng tế bào nhu mô gọi là lõi thường nằm ở trung tâm của rễ, được bao quanh bởi xylem và phloem (xem Hình 34.10B). Pith, thường dự trữ carbohydrate, cũng được tìm thấy trong thân của cả thực vật hai lá mầm và thực vật một lá mầm. Hệ thống rễ giữ cây và hấp thụ nước cũng như các khoáng chất hòa tan Nước và khoáng chất xâm nhập vào hầu hết các loại cây thông qua hệ thống rễ nằm trong đất. Vì ánh sáng không xuyên qua được đất nên rễ cây thường không có khả năng quang hợp. Mặc dù bị ẩn khỏi tầm nhìn nhưng hệ thống rễ thường lớn hơn hệ thống chồi có thể nhìn thấy được. Ví dụ, hệ thống rễ của cây lúa mạch đen mùa đông 4 tháng tuổi (Secalegraine) được phát hiện dài hơn tổng cộng 130 lần so với hệ thống chồi. với gần 13 triệu nhánh có tổng chiều dài hơn 500 km! Hệ thống rễ thực vật hạt kín phát triển từ rễ phôi, được gọi là rễ mầm. Từ điểm xuất phát chung này, hệ thống rễ của thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm phát triển khác nhau. Sau khi hạt nảy mầm, rễ của hầu hết các cây hai lá mầm phát triển thành rễ sơ cấp gọi là rễ cái, rễ này kéo dài xuống dưới nhờ sự phát triển của chóp và ra ngoài bằng cách hình thành các rễ bên. Rễ cái và rễ bên tạo thành một hệ thống rễ cái, có thể có nhiều dạng khác nhau. Ví dụ, rễ củ thường có chức năng như một cơ quan dự trữ chất dinh dưỡng, như ở cà rốt (Daucus carota), củ cải đường (Beta Vulgaris) và khoai lang (Ipomoea batatas) (Hình 34.1 2A). Ngược lại, rễ chính của thực vật một lá mầm (và một số thực vật hai lá mầm) có thời gian tồn tại ngắn ngủi. Bởi vì chúng có nguồn gốc từ thân trên mặt đất hoặc ngay bên dưới, nên rễ của cây một lá mầm điển hình được gọi là rễ bất định (“đến từ bên ngoài”) và chúng tạo thành một hệ thống rễ dạng sợi bao gồm nhiều rễ mỏng gần như bằng nhau về kích thước. đường kính (Hình 34.1 2B). Nhiều hệ thống rễ dạng sợi có diện tích bề mặt lớn để hấp thụ nước và khoáng chất. Hệ

thống rễ dạng sợi bám vào đất rất tốt. Ví dụ, hệ thống rễ dạng sợi của cỏ có thể bảo vệ các sườn đồi dốc, nơi nước mưa chảy tràn có thể gây xói mòn. Ở một số cây – ví dụ như cây ngô, cây đa và cây dứa dại – rễ bất định mọc xuống từ trên mặt đất và có chức năng như đạo cụ giúp hỗ trợ hệ thống chồi (Hình 34.1 2C). Những rễ chống này đã tiến hóa vì những lý do khác nhau ở các loài khác nhau. Ví dụ, một số cây một lá mầm có thể phát triển rễ chống vì chúng không thể hỗ trợ sự phát triển trên mặt đất do thân dày lên. Cây dứa dại thường mọc gần các bãi biển ven biển, nơi rễ chống đỡ của chúng giúp hỗ trợ trên đất nhiều cát.Cây đa bắt đầu cuộc sống dưới dạng thực vật biểu sinh (cây mọc trên các cây khác) và sau đó phát triển rễ chống đỡ bằng gỗ, giúp chúng phát triển thành những cây khổng lồ. 34.12 Hệ thống rễ của thực vật một lá mầm và một lá mầm (A) Hệ thống rễ cái của thực vật một lá mầm, chẳng hạn như cà rốt, củ cải đường và khoai lang, tương phản với (B) hệ thống rễ dạng sợi của tỏi tây và (C) rễ chống đỡ bất định của ngô.

(A) Taproots

(B) Fibrous

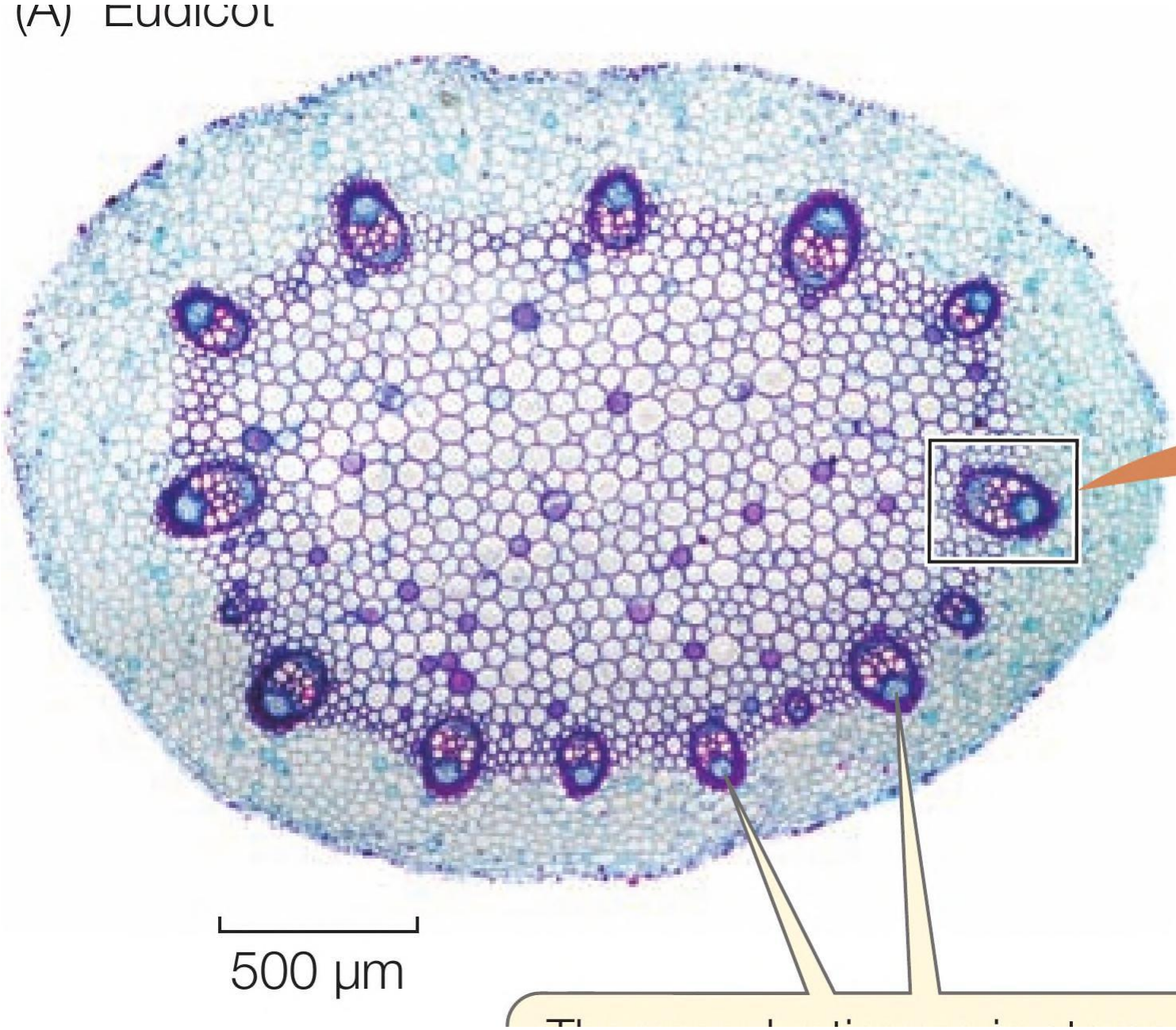


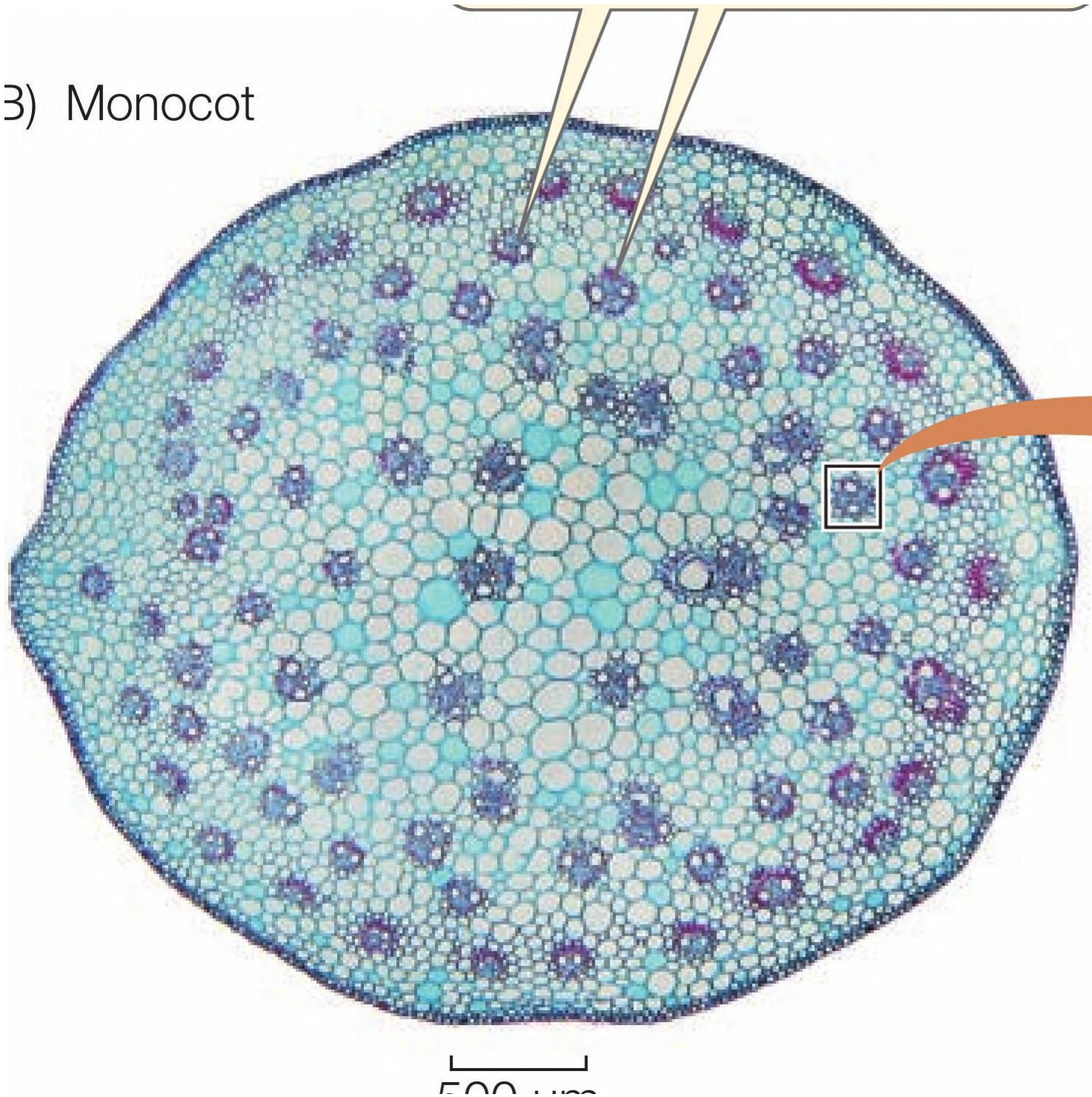


34.3 Làm thế nào để mô phân sinh tạo nên một cây phát triển liên tục? 719 Bó mạch Eudicot Bó mạch monocot i _ 100 pm Phloem 50 pm (A) Eudicot 500 Mm (B) Monocot 500 Mm Các mô mạch trong thân

được tổ chức thành bó. Sợi Xylem Phloem 34.13 Bó mạch ở thân (A) Ở thân cây hai lá mầm thân thảo, các bó mạch được sắp xếp thành hình trụ, với lõi ở giữa và vỏ ở bên ngoài hình trụ. (B) Sự sắp xếp rải rác của các bó mạch là điển hình của thân cây một lá mầm. Đi tới Hoạt động 34.3 Thân cây Eudicot Lifel 0e.com/ac34. 3 Đi tới Hoạt động 34.4 Thân cây một lá mầm Lifel 0e.com/ac34. 4 Các sản phẩm của mô phân sinh sơ cấp của thân trở thành mô thân Hãy nhớ rằng chồi và rễ bao gồm các môđun lặp đi lặp lại được gọi là phytomer. Phytomer trong hệ thống chồi bao gồm một đốt với lá hoặc các lá gắn liền với nó, đốt bên dưới đốt và các chồi nách, mỗi chồi tạo thành góc giữa lá và thân (xem Hình 34.1). Chồi phát triển bằng cách bổ sung thêm phytomer mới. Ban đầu chúng chỉ hình thành trên thân sơ cấp của cây, nhưng nếu chồi nách phát triển thành cành thì nó sẽ làm như vậy bằng cách tạo ra các phytomer mới. Các phytomer mới có nguồn gốc từ các tế bào trong mô phân sinh đỉnh chồi, hiện diện ở các chồi cuối của mỗi nhánh và thân chính. Mô phân sinh đỉnh chồi, giống như mô phân sinh đỉnh rễ, tạo thành ba mô phân sinh chính: protoderm, mô phân sinh đất và Procambium. Những mô phân sinh sơ cấp này lần lượt tạo ra ba hệ thống mô chồi. Khi chồi phát triển và kéo dài, các chỗ phình ra gọi là lá nguyên sinh phát triển ở hai bên của mô phân sinh đỉnh chồi theo các khoảng thời gian đều đặn. Những mô nguyên thủy này được tạo thành từ các mô phân sinh sơ cấp, sau đó phát triển thành các mô trưởng thành của lá. Ngoài ra, mầm non hình thành ở gốc của mầm lá. Chúng có khả năng trở thành mô phân sinh đỉnh mới và tạo ra các chồi mới. Các vị trí hình thành mầm lá trở thành các nút trên thân đang phát triển. Các vùng giữa các nút (các lóng) ban đầu kéo dài thông qua sự phân chia tế bào trong các mô phân sinh sơ cấp, và sau đó bằng sự kéo dài tế bào trong các mô gốc trưởng thành. Thân cây đang phát triển không có cấu trúc bảo vệ tương tự như chóp rễ, nhưng mầm lá có thể đóng vai trò như một lớp phủ bảo vệ cho mô phân sinh đỉnh chồi. Hệ thống mạch máu của thân khác với hệ thống mạch của rễ. Ở rễ, mô mạch nằm sâu bên trong, với xylem ở hoặc gần trung tâm (xem Hình 34.10). Tuy nhiên, mô mạch của thân non được chia thành các bó mạch rời rạc (Hình 34.13). Mỗi bó mạch chứa cả xylem và phloem. Ở thực vật một lá mầm, các bó mạch thường tạo thành hình trụ, trong khi ở thực vật một lá mầm chúng nằm rải rác khắp thân. Ngoài các mô mạch, thân cây còn chứa các mô hỗ trợ và dự trữ quan trọng khác. Ở thực vật hai lá mầm, lõi nằm bên trong vòng bó mạch và cũng kéo dài giữa chúng,hình thành các vùng gọi là tia ruột. Bên ngoài là vỏ não, có thể chứa nhu mô hỗ trợ

(A) Eudicot





720 CHƯƠNG 34 Cơ thể thực vật 34.14 Thân cây biến đổi (A) Khoai tây là một thân cây biến đổi được gọi là củ; những mầm mọc ra từ "mắt" của nó; là chồi chứ không phải rễ. (B) Thân của cây xương rồng thùng này to ra để chứa nước. Những chiếc lá biến đổi cao của nó đóng vai trò là những chiếc gai gai. Hầu hết quá trình quang hợp của loài cây này diễn ra ở thân cây. (C) Thân cây thường xuân trên mặt đất là những thân nằm ngang tạo ra rễ và chồi cách nhau. Các phần rễ của cây có thể sống độc lập nếu thân cây bị cắt. Tế bào dạng củ (thân biến dạng) (thân ngang) có thành dày. Phần lõi và vỏ tạo thành hệ thống mô nền của thân. Lớp tế bào ngoài cùng của thân non là lớp biểu bì. Thân nâng đỡ lá và hoa Chức năng chính của thân là nâng đỡ và hỗ trợ các cơ quan quang hợp (lá) cũng như cơ quan sinh sản (hoa). Nhiều sửa đổi khác nhau của thân cây được nhìn thấy trong tự nhiên. Ví dụ, củ khoai tây - bộ phận của cây mà con người ăn - không phải là rễ mà là thân

ngầm. "Đôi mắt" của củ khoai tây là những chỗ lõm chứa chồi nách - nói cách khác, củ khoai tây đang mọc mầm chỉ là một thân cành phân nhánh (Hình 34.1 4A). Nhiều loài thực vật sa mạc có thân to, giữ nước (Hình 34.1 4B). Thân cây dâu tây là những thân nằm ngang phát triển rễ bất định cách thân chính một khoảng (Hình 34.1 4C); nếu các liên kết giữa các phần rễ bị đứt, các cây độc lập có thể phát triển ở mỗi bên của chỗ đứt - một hình thức sinh sản sinh dưỡng (vô tính) (xem Phần 38.3). Lá là cơ quan xác định được tạo ra bởi mô phân sinh đỉnh chồi. Trong phần lớn cuộc đời của mình, cây tạo ra lá từ mô phân sinh đỉnh. Như chúng tôi đã đề cập trước đó, mô phân sinh đỉnh tạo ra lá được gọi là mô phân sinh thực vật. Lá bắt nguồn từ rìa của mô phân sinh đỉnh là những tế bào ban đầu biệt hóa thành lá nguyên thủy. Một cách rất đơn giản để nghĩ về sự phát triển của một chiếc lá từ mầm lá là tưởng tượng những chiếc lá như những thân dẹt. Tuy nhiên, có hai điểm khác biệt quan trọng: â€¢ Không giống như sự phát triển không xác định của thân, sự phát triển của lá là xác định. “Trong khi các mô của thân được sắp xếp theo kiểu xuyên tâm thì lá, như một cơ quan phẳng, có mặt trên và mặt dưới rõ rệt. Cấu trúc giải phẫu của lá được điều chỉnh đẹp mắt để thực hiện quá trình quang hợp và hỗ trợ quá trình đó bằng cách trao đổi khí 02 và C02 với môi trường, đồng thời hạn chế sự mất nước bay hơi. Hệ thống mạch máu rộng lớn của nó cung cấp cho lá nước và các chất dinh dưỡng khoáng chất, đồng thời xuất khẩu các sản phẩm quang hợp đến phần còn lại của cây. Hình 34.1 5A thể hiện một phần của lá mầm điển hình theo không gian ba chiều. Mô nhu mô quang hợp ở lá được gọi là trung mô (có nghĩa là “giữa lá”). Hầu hết các lá eudicot đều có hai vùng thịt diệp:một lớp tế bào dài phía trên được gọi là trung diệp có vách ngăn, và một lớp phía dưới gồm các tế bào có hình dạng không đều được gọi là trung diệp xốp. Trong thịt lá có rất nhiều không khí mà qua đó C02 có thể khuếch tán đến các tế bào quang hợp. Mô mạch phân nhánh rộng khắp lá, tạo thành mạng lưới gân (Hình 34.1 5B). Thông thường, lá một lá mầm có các gân chính song song; ví dụ, hãy nhìn vào những ngọn cỏ trên bãi cỏ gần đó. Ngược lại, lá dicot có các đường gân chính hình lưới, giống như lá phong hoặc lá sồi. Các gân kéo dài đến một vài đường kính tế bào của tất cả các tế bào của lá, đảm bảo rằng các tế bào trung mô được cung cấp đầy đủ nước và khoáng chất. Các sản phẩm của quá trình quang hợp được đưa vào tĩnh mạch để xuất khẩu đến phần còn lại của cây. Lớp biểu bì bao phủ toàn bộ bề mặt của lá và được tạo thành từ các tế bào không quang hợp. Các tế bào biểu bì tiết ra một lớp biểu bì dạng sáp không thấm nước. Mặc dù khả năng chống thấm này ngăn chặn sự mất nước quá mức nhưng nó cũng gây ra

ly

(A)

Branches



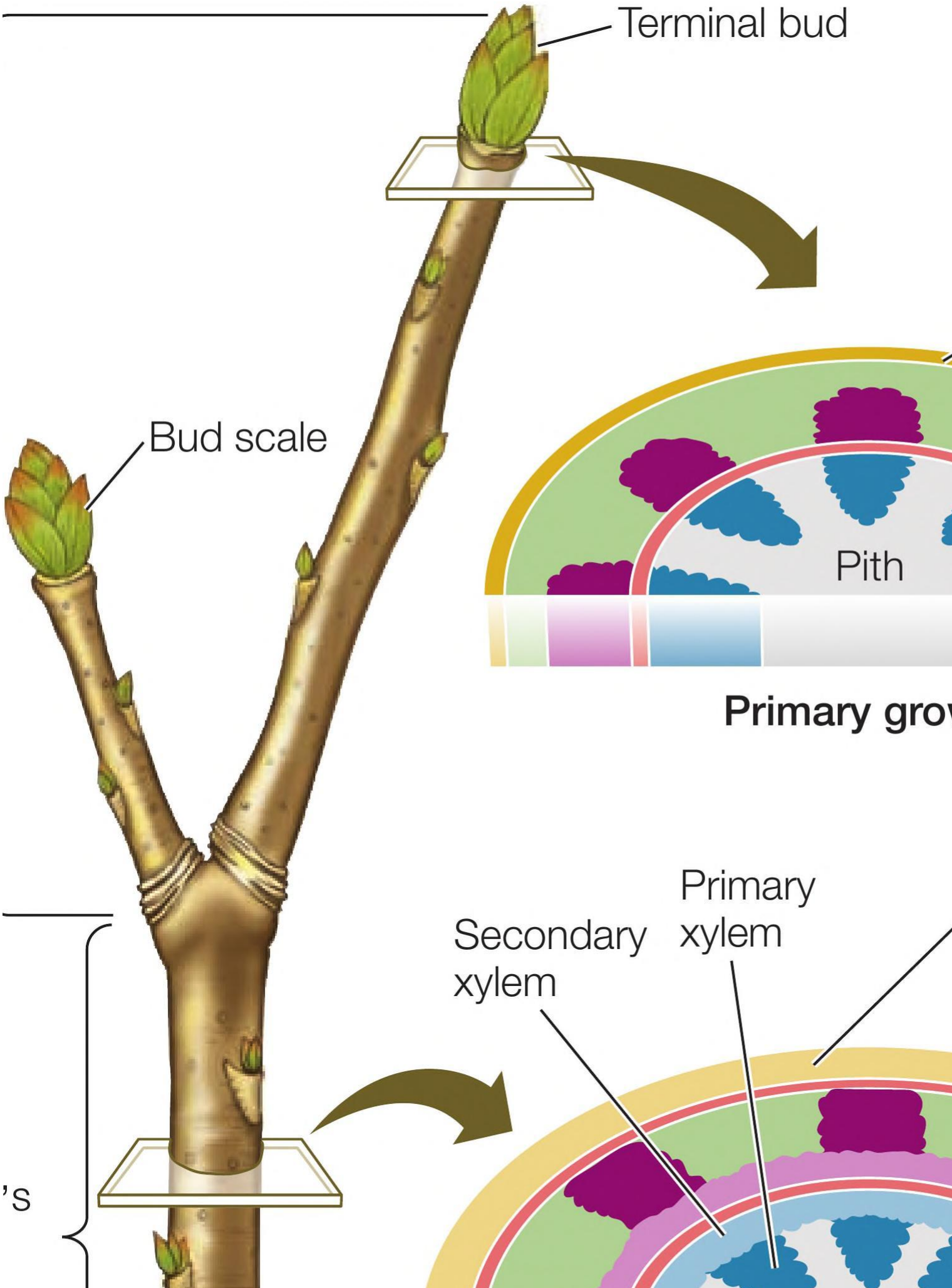
(B)



(C)



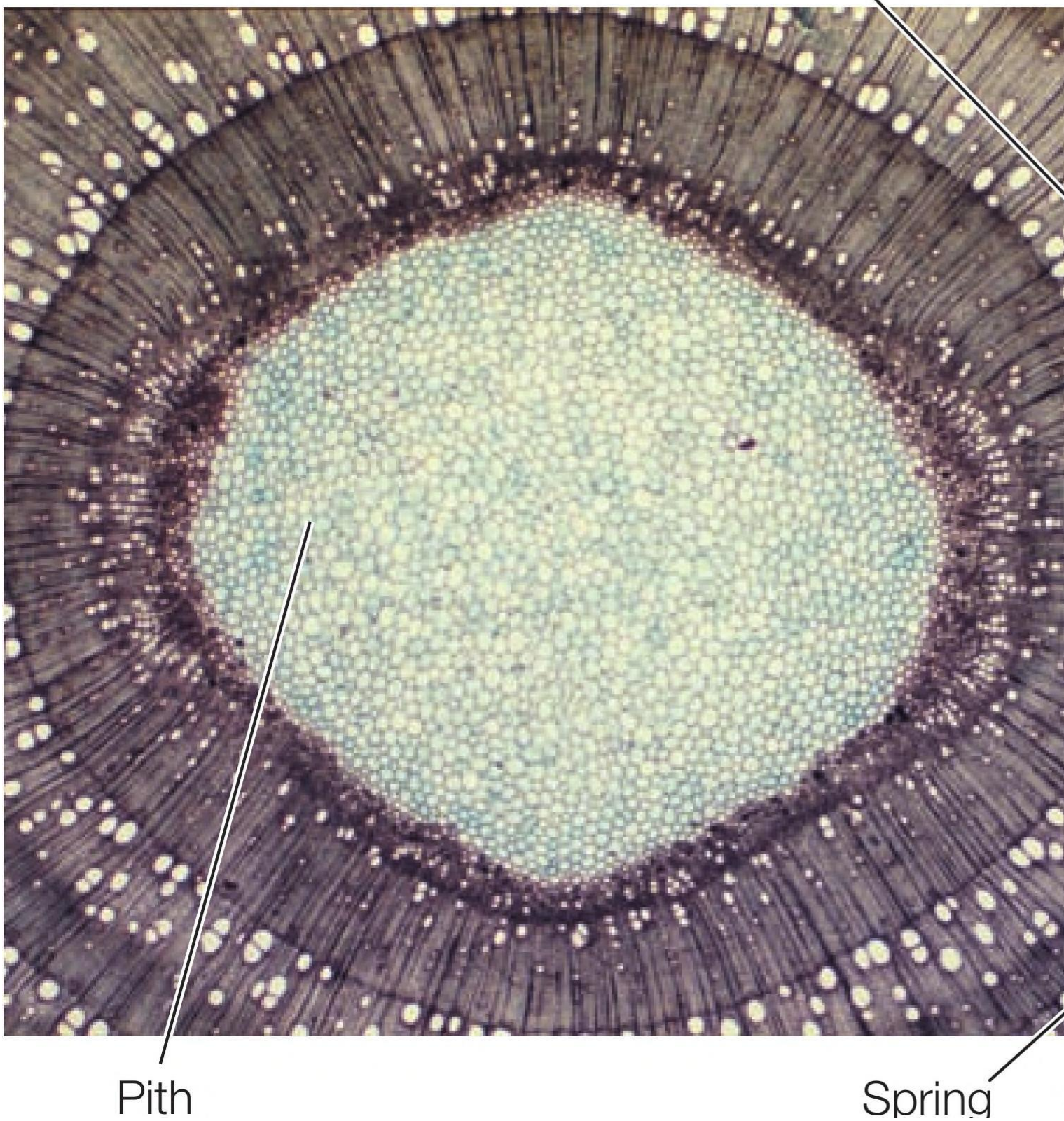
Tĩnh mạch^ Bảo vệ lỗ khí Lớp biểu bì Lớp biểu bì trên Tế bào trung bì Palisade Tế bào vỏ bó Xylem Phloem Biểu bì dưới Tế bào trung bì xốp 34.15 Lá Eudicot (A) Sơ đồ ba chiều này thể hiện một phần của lá eudicot. (B) Mạng lưới các gân nhỏ trong lá phong này dẫn nước đến các tế bào thịt lá và mang các sản phẩm quang hợp ra khỏi chúng. (C) Carbon dioxide xâm nhập vào lá qua khí khổng giống như khí khổng trên lớp biểu bì của lá eudicot. Đi tới Hoạt động 34.5 Lá Eudicot Life10e.com/ac34. 5 Tế bào bảo vệ lỗ khí khổng 10 giờ tối có một vấn đề: trong khi lớp biểu bì giữ nước trong lá, nó cũng ngăn cản C02 - nguyên liệu thô khác của quá trình quang hợp. Vấn đề cân bằng giữa việc giữ nước và lượng carbon dioxide sẵn có được giải quyết bằng một hệ thống quản lý tinh tế sẽ được thảo luận chi tiết hơn trong Phần 35.3. Tế bào bảo vệ khí khổng là những tế bào biểu bì được biến đổi, có thể thay đổi hình dạng, từ đó mở hoặc đóng các lỗ chân lông gọi là khí khổng (khối khí đơn lẻ). Khí khổng đóng vai trò là lối đi giữa môi trường và phần bên trong lá (Hình 34.1 5C). Khi khí khổng mở, carbon dioxide có thể đi vào và oxy có thể rời đi, nhưng nước cũng có thể bị mất đi. Nhiều thân và rễ của cây hai lá mầm trải qua quá trình tăng trưởng thứ cấp Như chúng ta đã thấy, rễ và thân của một số cây hai lá mầm phát triển thành cơ thể thực vật thứ cấp, các mô mà chúng ta thường gọi là gỗ và vỏ cây. Những mô này có nguồn gốc từ sự tăng trưởng thứ cấp từ hai mô phân sinh bên, biểu mô mạch máu và biểu mô nút chai. Cambium mạch máu là một lớp mô hình trụ bao gồm chủ yếu là các tế bào thon dài phân chia thường xuyên. Nó cung cấp các tế bào của xylem thứ cấp và phloem thứ cấp, cuối cùng trở thành gỗ và vỏ cây. Cambium bần tạo ra các tế bào bảo vệ có thành sáp chủ yếu. Nó cung cấp một số tế bào trở thành vỏ cây. Hàng năm, những cây rụng lá rụng lá và trơ trụi cành, cành vào mùa đông (Hình 34.16). Mô phân sinh đỉnh của chồi cuối tăng trưởng sơ cấp Năm nay -< tăng trưởng Biểu bì Cortex Sơ cấp phloem Mạch cambium Sơ cấp xylem Cork Cork cambium Tăng trưởng năm ngoái ^ > Periderm Cortex Phloem sơ cấp Phloem thứ cấp Cambium mạch máu Tăng trưởng thứ cấp Tăng trưởng từ hai năm trước Các vết sẹo do vảy chồi để lại từ năm trước Chồi nách Lá sẹo 34,16 Một cành gỗ có cả sự tăng trưởng sơ cấp và thứ cấp Các mô phân sinh đỉnh ở cành ngủ này sẽ tạo ra sự tăng trưởng sơ cấp vào mùa xuân . Mô phân sinh bên chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng thứ cấp.


Terminal bud
Bud scale
Pith
Primary gro
Primary
xylem
Secondary
xylem
's

722 CHƯƠNG 34 Cơ thể thực vật Trẻ hơn Già hơn Pith Pith Xylem sơ cấp Phloem sơ cấp Xylem thứ cấp Cambium có mạch Cambium thứ cấp Thân gỗ Thân gỗ Các cambium mạch máu làm dày thân cây bằng cách tạo ra xylem thứ cấp và phloem thứ cấp. Khi một tế bào phát sinh mạch máu phân chia, nó tạo ra một tế bào xylem mới ở phía bên trong thân hoặc rễ, hoặc một tế bào phloem mới ở phía bên ngoài. Tế bào mạch gỗ thứ cấp mới Tế bào mạch gỗ thứ cấp mới Tiếp theo Tế bào mạch gỗ thứ cấp mới Tế bào gỗ thứ cấp mới Tăng trưởng ra bên ngoài Tế bào gỗ thứ cấp mới tiếp theo 34.17 Tầng gỗ thứ cấp mới làm dày lên Thân và rễ Thân và rễ phát triển dày hơn vì một lớp tế bào mỏng, tầng gỗ có mạch, vẫn duy trì mô phân sinh. Những hình ảnh mang tính sơ đồ cao này nhấn mạnh mô hình lắng đọng của xylem và phloem thứ cấp bởi tầng phát sinh mạch máu. Bi-SB Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 34.1 Â§ T Tăng trưởng thứ cấp: Cành cây Cambium Lifel 0e.com/at34.1 được bao bọc trong chồi được bảo vệ bởi vảy chồi. Khi chồi bắt đầu mọc vào mùa xuân, các vảy sẽ rụng đi, để lại những vết sẹo cho thấy vị trí của chồi. Những vết sẹo này cho phép chúng tôi xác định được các bộ phận của cành cây theo quá trình phát triển qua từng năm. Cành ngủ trong Hình 34.16 là sản phẩm của cả quá trình sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp. Chỉ có chồi bao gồm hoàn toàn các mô sơ cấp. Cambium mạch máu ban đầu là một lớp tế bào nằm giữa xylem chính và phloem sơ cấp trong các bó mạch. Rễ hoặc thân tăng đường kính khi các tế bào của tầng phát sinh mạch phân chia, tạo ra các tế bào xylem thứ cấp hướng về phía bên trong rễ hoặc thân và tạo ra các tế bào mạch gỗ thứ cấp hướng ra bên ngoài (Hình 34.17). Ở thân, các tế bào ở tia lõi giữa các bó mạch cũng phân chia, tạo thành một hình trụ liên tục gồm các tầng phát sinh mạch chạy dọc theo chiều dài của thân. Ngược lại, hình trụ này tạo ra các hình trụ hoàn chỉnh gồm xylem thứ cấp (gỗ) và phloem thứ cấp, góp phần tạo nên vỏ cây. Nó cũng tạo ra các tia mạch để vận chuyển sang một bên, một cấu trúc không có ở xylem và phloem sơ cấp. Do đó, tầng phát sinh mạch máu tạo ra các thành phần mạch, khí quản và các sợi hỗ trợ trong xylem thứ cấp; và các phần tử ống sàng, tế bào đồng hành, sợi và tế bào nhu mô trong phloem thứ cấp. Khi sự phát triển thứ cấp của thân hoặc rễ tiếp tục, mô mạch máu giãn nở sẽ căng ra và phá vỡ lớp biểu bì cũng như các lớp bên ngoài của vỏ não, cuối cùng sẽ bong ra. Trước khi các mô da này bị phá vỡ, các tế bào nằm gần bề mặt của phloem thứ cấp bắt đầu phân chia, tạo thành một mô hình nút bần. Mô phân sinh này tạo ra các lớp bần, một mô bảo vệ bao gồm các tế bào có thành dày được chống thấm bằng suberin. Nút bần sẽ sớm trở thành mô ngoài cùng của thân hoặc rễ (xem Hình 34.16). Nếu không có hoạt động của biểu mô bần, sự bong tróc của các mô sơ cấp bên ngoài sẽ khiến cây có nguy cơ bị hư hại, chẳng hạn như mất nước quá nhiều hoặc bị vi sinh vật xâm nhập.Đôi khi biểu sinh nút bần tạo ra các tế bào hướng vào bên trong cũng như bên ngoài; những tế bào này tạo thành một mô được gọi là phelloderm. Cambium, bần và phelloderm tạo thành mô da thứ cấp gọi là periderm. Khi tầng bần mạch máu tiếp tục tạo ra mô mạch thứ cấp, các lớp bần này bị mất đi, nhưng sự hình thành liên tục của tầng bần mới trong phloem thứ cấp bên dưới sẽ tạo ra các lớp bần mới. Lớp ngoại bì và phloem thứ cấp - tức là tất cả các mô bên ngoài biểu mô mạch máu - tạo thành vỏ cây. Khi lớp biểu bì hình thành trên thân hoặc rễ, các mô bên dưới vẫn cần giải phóng carbon dioxide và lấy oxy để hô hấp tế bào. Các vùng xốp ở vùng ngoại bì gọi là lenticels cho phép trao đổi khí như vậy (Hình 34.1 8). Mặt cắt ngang của hầu hết các thân cây (thân trưởng thành) của cây trong rừng vùng ôn đới cho thấy các vòng gỗ hàng năm (Hình 34.19), là kết quả của điều kiện môi trường theo mùa. Đậu lăng 34.18 Đậu lăng cho phép trao đổi khí qua vỏ ngoài. Vùng quanh vỏ có vẻ như bị vỡ ra là đậu lăng trên một cành cây cơm cháy (Sambucus) một năm tuổi; lưu ý mô xốp tạo thành đậu lăng.

Chúng ta đã thấy trong chương này rằng một sơ đồ cơ thể thực vật theo mô-đun rất đơn giản làm nền tảng cho sự đa dạng đáng chú ý của các loài thực vật có hoa bao phủ hành tinh của chúng ta. Sự khác biệt về dạng thực vật giữa các loài không có gì đáng ngạc nhiên, do mức độ đa dạng di truyền cao giữa các loài thực vật. Tuy nhiên, các thành viên của cùng một loài cũng có thể thể hiện sự đa dạng đáng chú ý về hình thức. Từ góc độ di truyền, điều này cho thấy những khác biệt nhỏ về hàm lượng gen hoặc sự điều hòa gen có thể là nguyên nhân dẫn đến những khác biệt đáng kể về hình dạng thực vật. Thật khó để tin rằng ngô hiện đại được thuần hóa từ cỏ teosinte hoang dã, loại cỏ này vẫn mọc trên các ngọn đồi ở Mexico (Hình 34.20). Một trong những khác biệt dễ thấy nhất là teosinte, giống như các loại cỏ dại khác, có nhiều nhánh, trong khi ngô thuần hóa chỉ có một chồi. Sự khác biệt về hình thái này phần lớn là do hoạt động của một gen duy nhất gọi là teosinte nhánh 1 (tbl). Sản phẩm protein của tbl điều hòa sự phát triển của chồi nách (xem Hình 34.1). Alen tbl ở ngô thuần hóa ức chế sự phân nhánh, trong khi alen ở teosinte cho phép phân nhánh. Xylem thứ cấp Vỏ cây Cork

cambium Cork Phloem gỗ thứ cấp 34.19 Vòng hàng năm Các vòng của xylem thứ cấp là đặc điểm đáng chú ý nhất của mặt cắt ngang này từ thân cây. Vào mùa xuân, khi lượng nước tương đối dồi dào, các khí quản hoặc các phần tử mạch được tạo ra bởi tầng phát sinh mạch máu có xu hướng có đường kính lớn và thành mỏng. Gỗ như vậy thích nghi tốt để vận chuyển nước và khoáng chất. Khi nguồn nước trở nên ít hơn trong mùa hè, các tế bào hẹp hơn với thành dày hơn được tạo ra, làm cho gỗ mùa hè này có màu sẫm hơn và có lẽ dày đặc hơn gỗ hình thành vào mùa xuân. Vì vậy, mỗi mùa sinh trưởng thường được ghi lại trên thân cây bằng một vòng hàng năm có thể nhìn thấy rõ ràng. Cây ở vùng nhiệt đới ẩm không trải qua quá trình phát triển theo mùa nên chúng không hình thành các vòng đều đặn rõ ràng như vậy. Sự thay đổi về nhiệt độ hoặc nguồn nước có thể dẫn đến sự hình thành nhiều vòng trong một năm, nhưng thông thường nhất là một vòng năm được hình thành. Chỉ các thực vật hạt trần và các thực vật hạt kín không một lá mầm khác, cùng với nhiều thực vật hạt trần, mới có phát sinh mạch và phát sinh bần và do đó trải qua quá trình tăng trưởng thứ cấp. Một số cây một lá mầm hình thành thân dày lên - ví dụ như cây cọ - làm như vậy mà không có sự phát triển thứ cấp. Cây cọ có mô phân sinh đỉnh rất rộng tạo ra thân rộng, và các gốc lá chết làm tăng thêm đường kính của thân. Tất cả các thực vật một lá mầm về cơ bản đều phát triển theo cách này, cũng như các thực vật hạt kín khác không có sự tăng trưởng thứ cấp. Mô phân sinh là vùng phân chia tế bào cục bộ, là nguồn gốc của tất cả các cơ quan mới ở cây trưởng thành. Mô phân sinh đỉnh chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng sơ cấp, gắn liền với sự kéo dài và phân nhánh của chồi và rễ. Mô phân sinh bên làm tăng độ dày của cây và hình thành gỗ và vỏ cây ở nhiều cây hai lá mầm. 34.4 Việc thuần hóa đã làm thay đổi hình thái thực vật như thế nào? 723 Việc xây dựng cơ thể thực vật bằng mô phân sinh cho phép thực vật phản ứng với môi trường bằng cách chuyển hướng sự phát triển của nó. Vì vậy, các cá thể thực vật cùng loài có thể khác nhau rất nhiều về hình dạng. Điều gì làm nền tảng cho sự biến đổi này và con người chúng ta đã sử dụng nó như thế nào để có lợi cho mình? Việc thuần hóa đã thay đổi hình thức thực vật như thế nào? â€¢ Giải thích làm thế nào mô phân sinh đỉnh có thể được duy trì trong nhiều năm trong khi vẫn tiếp tục hình thành lá. Xem trang. 715 và Hình 34.8 â€¢ Những tế bào nào được tạo ra từ mô phân sinh đỉnh rễ và quá trình phát triển chung của rễ là gì? Xem trang 716717 và Hình 34.9 và 34.10 â€¢ Làm thế nào mà phát sinh mạch có thể tạo ra thân và rễ dày hơn? Xem trang 721-722 và Hình 34.16 và 34.17 Teosinte 34.20 Ngô hiện đại được thuần hóa từ cỏ dại Teosinte Mỗi cây teosinte có nhiều nhánh. Bắt đầu từ hơn 8.000 năm trước ở Mexico, nông dân ưa chuộng những loại cây có ít nhánh. Việc giảm số lượng cành dẫn đến số bắp trên mỗi cây ít hơn nhưng cho phép mỗi bắp phát triển lớn hơn và tạo ra nhiều hạt hơn.


(one year's growth)
Pith
Spring



724 CHƯƠNG 34 Cơ thể thực vật Thậm chí còn khó tin hơn nữa là một loài duy nhất, Brassica oleracea (mù tạt dại), lại là tổ tiên của nhiều loại cây trồng quen thuộc và đa dạng về hình thái, bao gồm cải xoăn, bông cải xanh, cải Brussels và bắp cải (xem Hình 21.4). Nhưng mỗi loại rau quen thuộc này đều có sơ đồ cơ thể cơ bản giống nhau. Bắt đầu với các quần thể tổ tiên hoang dã đa dạng về hình thái, con người đã chọn lọc và gieo hạt giống của các biến thể với những đặc điểm mà họ thấy mong muốn. Ví dụ, cây mầm Brussels được chọn vì chồi nách to, cây bắp cải được chọn vì chồi cuối to và đốt ngắn, và cây bông cải xanh và súp lơ được chọn vì cụm nụ hoa lớn. Nhiều thế hệ chọn lọc nhân tạo như vậy đã tạo ra những loại cây trồng lấp đầy khu vực sản phẩm của siêu thị hoặc quầy hàng của nông dân. chợ. Cũng giống như đối với những người nông dân thời xưa, bộ gen của thực vật ngày nay là nguồn tài nguyên vô giá. Biến thể di truyền ở cây trồng và họ hàng hoang dã của chúng có thể được sử dụng để cải thiện cây trồng của chúng ta hoặc giúp chúng thích nghi với các điều kiện thay đổi. Việc cải tiến cây trồng là một công việc đang được tiến hành trong các chương trình nhân giống cây trồng trên toàn thế giới. Trên thực tế, những chương trình này quan trọng hơn bao giờ hết. Hoạt động gia tăng của con người đang làm thay đổi đáng kể hành tinh của chúng ta và dẫn đến sự tuyệt chủng của ngày càng nhiều loài thực vật. Vì lý do này, nhiều tổ chức khác nhau trên thế giới đã phát triển các ngân hàng hạt giống, nơi lưu trữ hạt giống của các loài khác nhau và các biến thể trong loài. RECAP Quá trình thuần hóa cây trồng bao gồm chọn lọc nhân tạo những đặc điểm mong muốn nhất định được tìm thấy trong quần thể thực vật hoang dã. Bằng cách hiểu sơ đồ cơ thể cơ bản của thực vật, người ta có thể dễ dàng hiểu được mối quan hệ hình thái giữa cây trồng và họ hàng hoang dã của nó. â€¢ Tại sao hạt giống từ họ hàng hoang dã của cây trồng lại có giá trị? Xem trang. 725 Làm thế nào các nhà sinh lý học thực vật có thể cải thiện cây sắn để con người sử dụng? ĐÁP ÁN Nhiều người phụ thuộc vào củ sắn để làm thực phẩm. Tuy nhiên, thật không may, các giống được trồng theo truyền thống lại có hàm lượng protein, sắt và p-carotene không đủ. (Cơ thể con người chuyển đổi p-carotene thành vitamin A.) Hơn nữa, cây sắn có hàm lượng cyanogen cao được chuyển thành xyanua độc hại khi ăn. BioCassava Plus là một tập đoàn quốc tế gồm các nhà khoa học đang sử dụng công nghệ sinh học để phát triển các giống sắn có hàm lượng dinh dưỡng được cải thiện. Một nhóm khác đã phát triển cây sắn có hàm lượng cyanogen giảm. Giải phẫu của cây cũng đang được thay đổi. Sắn đã được lai với một họ hàng giống cây, Manihot glaziovii, và kết quả là cây tạo ra rễ không chỉ có thịt và ăn được mà còn mọc sâu vào đất, nơi chúng có thể tiếp cận nguồn cung cấp nước sâu bên dưới bề mặt ở vùng khí hậu khô. Loại cây trồng này đang được nghiên cứu để sử dụng ở châu Phi cận Sahara.Sơ đồ cơ thể cơ bản của thực vật là gì? “Cơ quan sinh dưỡng của thực vật có hoa là rễ, tạo thành hệ thống rễ, thân và lá, tạo thành hệ thống chồi. Ôn lại Hình 34.1 â€¢ Sự phát triển của thực vật khác với sự phát triển của động vật ở chỗ thực vật có mô phân sinh đỉnh, thành tế bào, không bào và trong một số trường hợp là tế bào toàn năng. â€¢ Thực vật có trục đối xứng đỉnh-cơ bản và hướng tâm. Ôn lại các hình 34.3, 34.4 34.2 Các mô chính của thực vật là gì? • Ba hệ thống mô, được sắp xếp đồng tâm, trải dài khắp cơ thể thực vật: hệ thống mô mạch, mô da và hệ thống mô nền. Ôn lại Hình 34.5 â€¢ Hệ thống mô da bảo vệ bề mặt cơ thể thực vật. Các tế bào da tạo thành lớp biểu bì và ở thực vật thân gỗ là lớp biểu bì. â€¢ Hệ thống mô đất chứa ba loại tế bào. Một số tế bào nhu mô thực hiện quá trình quang hợp; những người khác lưu trữ tinh bột. Tế bào nhu mô cung cấp sự hỗ trợ linh hoạt. Tế bào xơ cứng bao gồm các sợi và màng cứng cung cấp sức mạnh và hỗ trợ cơ học. Ôn lại Hình 34.6, 34.7 CHƯƠNG TÓM TẮT 34 â€¢ Hệ thống mô mạch bao gồm xylem dẫn nước và khoáng chất được rễ hấp thụ và phloem dẫn các sản phẩm quang hợp đi khắp cơ thể thực vật. Các phần tử khí quản bao gồm các phần tử khí quản và các phần tử mạch, là các tế bào dẫn điện của xylem. Các phần tử ống sàng là các tế bào dẫn điện của phloem. Làm thế nào để mô phân sinh xây dựng một cây phát triển liên tục? â€¢ Tất cả các cây có hạt đều có cơ thể thực vật sơ cấp bao gồm các mô không phải gỗ. Thực vật thân gỗ cũng có thân thực vật thứ cấp bao gồm gỗ và vỏ cây. Mô phân sinh đỉnh tạo ra cơ thể thực vật sơ cấp và mô phân sinh bên tạo ra cơ thể thực vật thứ cấp. Ôn lại Hình 34.8 â€¢ Mô phân sinh đỉnh chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng sơ cấp (kéo dài rễ và chồi). Mô phân sinh đỉnh ở đầu thân và rễ tạo ra ba mô phân sinh chính (protoderm, ground meristem và Procambium), từ đó tạo ra ba hệ thống mô của cơ thể thực vật sơ cấp. • Mô phân sinh đỉnh rễ tạo ra chóp rễ và ba mô phân sinh sơ cấp. Đầu rễ có các vùng chồng lên nhau về phân chia tế bào, kéo dài tế bào và trưởng thành của tế bào. Xem lại Hình 34.9 tiếp theoâ€¢ Hệ thống mô đất chứa ba loại tế bào. Một số tế bào nhu mô thực hiện quá trình quang hợp; những người khác lưu trữ tinh bột. Tế bào nhu mô cung cấp sự hỗ trợ linh hoạt. Tế bào xơ cứng bao gồm các sợi và màng cứng cung cấp sức mạnh và hỗ trợ cơ học. Ôn lại Hình 34.6,

34.7 CHƯƠNG TÓM TẮT 34 â€¢ Hệ thống mô mạch bao gồm xylem dẫn nước và khoáng chất được rễ hấp thụ và phloem dẫn các sản phẩm quang hợp đi khắp cơ thể thực vật. Các phần tử khí quản bao gồm các phần tử khí quản và các phần tử mạch, là các tế bào dẫn điện của xylem. Các phần tử ống sàng là các tế bào dẫn điện của phloem. Làm thế nào để mô phân sinh xây dựng một cây phát triển liên tục? â€¢ Tất cả các cây có hạt đều có cơ thể thực vật sơ cấp bao gồm các mô không phải gỗ. Thực vật thân gỗ cũng có thân thực vật thứ cấp bao gồm gỗ và vỏ cây. Mô phân sinh đỉnh tạo ra cơ thể thực vật sơ cấp và mô phân sinh bên tạo ra cơ thể thực vật thứ cấp. Ôn lại Hình 34.8 â€¢ Mô phân sinh đỉnh chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng sơ cấp (kéo dài rễ và chồi). Mô phân sinh đỉnh ở đầu thân và rễ tạo ra ba mô phân sinh chính (protoderm, ground meristem và Procambium), từ đó tạo ra ba hệ thống mô của cơ thể thực vật sơ cấp. • Mô phân sinh đỉnh rễ tạo ra chóp rễ và ba mô phân sinh sơ cấp. Đầu rễ có các vùng chồng lên nhau về phân chia tế bào, kéo dài tế bào và trưởng thành của tế bào. Xem lại Hình 34.9 tiếp theoâ€¢ Hệ thống mô đất chứa ba loại tế bào. Một số tế bào nhu mô thực hiện quá trình quang hợp; những người khác lưu trữ tinh bột. Tế bào nhu mô cung cấp sự hỗ trợ linh hoạt. Tế bào xơ cứng bao gồm các sợi và màng cứng cung cấp sức mạnh và hỗ trợ cơ học. Ôn lại Hình 34.6, 34.7 CHƯƠNG TÓM TẮT 34 â€¢ Hệ thống mô mạch bao gồm xylem dẫn nước và khoáng chất được rễ hấp thụ và phloem dẫn các sản phẩm quang hợp đi khắp cơ thể thực vật. Các phần tử khí quản bao gồm các phần tử khí quản và các phần tử mạch, là các tế bào dẫn điện của xylem. Các phần tử ống sàng là các tế bào dẫn điện của phloem. Làm thế nào để mô phân sinh xây dựng một cây phát triển liên tục? â€¢ Tất cả các cây có hạt đều có cơ thể thực vật sơ cấp bao gồm các mô không phải gỗ. Thực vật thân gỗ cũng có thân thực vật thứ cấp bao gồm gỗ và vỏ cây. Mô phân sinh đỉnh tạo ra cơ thể thực vật sơ cấp và mô phân sinh bên tạo ra cơ thể thực vật thứ cấp. Ôn lại Hình 34.8 â€¢ Mô phân sinh đỉnh chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng sơ cấp (kéo dài rễ và chồi). Mô phân sinh đỉnh ở đầu thân và rễ tạo ra ba mô phân sinh chính (protoderm, ground meristem và Procambium), từ đó tạo ra ba hệ thống mô của cơ thể thực vật sơ cấp. • Mô phân sinh đỉnh rễ tạo ra chóp rễ và ba mô phân sinh sơ cấp. Đầu rễ có các vùng chồng lên nhau về phân chia tế bào, kéo dài tế bào và trưởng thành của tế bào. Xem lại Hình 34.9 tiếp theo

Tóm tắt chương 725 – Mô mạch của rễ được chứa trong tấm bia. Nó được sắp xếp khác nhau ở rễ cây một lá mầm và cây một lá mầm. Ôn lại Hình 34.1 0# 34.1 1# HOẠT ĐỘNG 34.1 , 34.2 â€¢ Ở thân cây không phải gỗ, mô mạch được chia thành các bó mạch, mỗi bó chứa cả xylem và phloem. Ôn lại Hình 34.1 3# HOẠT ĐỘNG 34.3f 34.4 â€¢ Lá Eudicot có hai vùng thịt lá quang hợp được cung cấp nước và khoáng chất nhờ các gân lá. Tĩnh mạch cũng mang các sản phẩm quang hợp đến các bộ phận khác của cơ thể thực vật. Lớp biểu bì dạng sáp hạn chế sự mất nước từ lá. Các tế bào bảo vệ kiểm soát các lỗ hở gọi là khí khổng trên lá cho phép C02 xâm nhập nhưng cũng cho phép một ít nước thoát ra ngoài. Ôn lại Hình 34.1 5f HOẠT ĐỘNG 34.5 â€¢ Hai mô phân sinh bên, biểu mô mạch và biểu mô nút chai, chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng thứ cấp. Cambium mạch máu tạo ra xylem thứ cấp (gỗ) và phloem thứ cấp. Cambium bần tạo ra một mô bảo vệ gọi là bần. Ôn lại Hình 34.1 6f 34.1 7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 34.1 Việc thuần hóa đã làm thay đổi hình thái thực vật như thế nào? â€¢ Sơ đồ cơ thể thực vật rất đơn giản nhưng nó có thể bị thay đổi đáng kể bởi những khác biệt nhỏ về gen, bằng chứng là sự đa dạng tự nhiên của thực vật hoang dã. “Việc thuần hóa cây trồng liên quan đến việc chọn lọc nhân tạo những đặc điểm mong muốn nhất định được tìm thấy ở các quần thể hoang dã. Xem lại Hình 34.20 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu qffPiyjS chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is34 CHƯƠNG NHỚ NHỚ 1. Nguồn gốc a. luôn tạo thành hệ thống rễ dạng sợi có chức năng giữ đất. b. có nắp rễ ở đầu. c. hình thành cành từ chồi nách. d. thường quang hợp. đ. không cho thấy sự tăng trưởng thứ cấp. 2. Phát biểu nào về tế bào nhu mô là không đúng? Một. Họ còn sống khi họ thực hiện chức năng của mình. b. Họ thường thiếu một bức tường thứ cấp. c. Chúng thường có chức năng như kho lưu trữ. d. Chúng là loại tế bào phổ biến nhất trong cơ thể thực vật. đ. Chúng chỉ được tìm thấy trong thân và rễ. 3. Phát biểu nào về mô phân sinh là không đúng? Một. Chúng được hình thành trong quá trình tạo phôi. b. Họ có thành tế bào thứ cấp. c. Tế bào của chúng có không bào trung tâm nhỏ. d. Chúng là những cụm tế bào chưa biệt hóa. đ. Họ duy trì khả năng sản xuất tế bào mới vô thời hạn. 4. Xe ba bánh a. là lớp trong cùng của vỏ não. b. là mô trong đó rễ bên phát sinh. c. bao gồm các tế bào biệt hóa cao. d. tạo thành một cấu trúc hình ngôi sao ở chính giữa rễ. đ. được chống thấm bằng suberin. 5. Phát biểu nào về giải phẫu lá là không đúng? Một. Việc mở khí khổng được điều khiển bởi các tế bào bảo vệ. b. Lớp biểu bì được tiết ra bởi

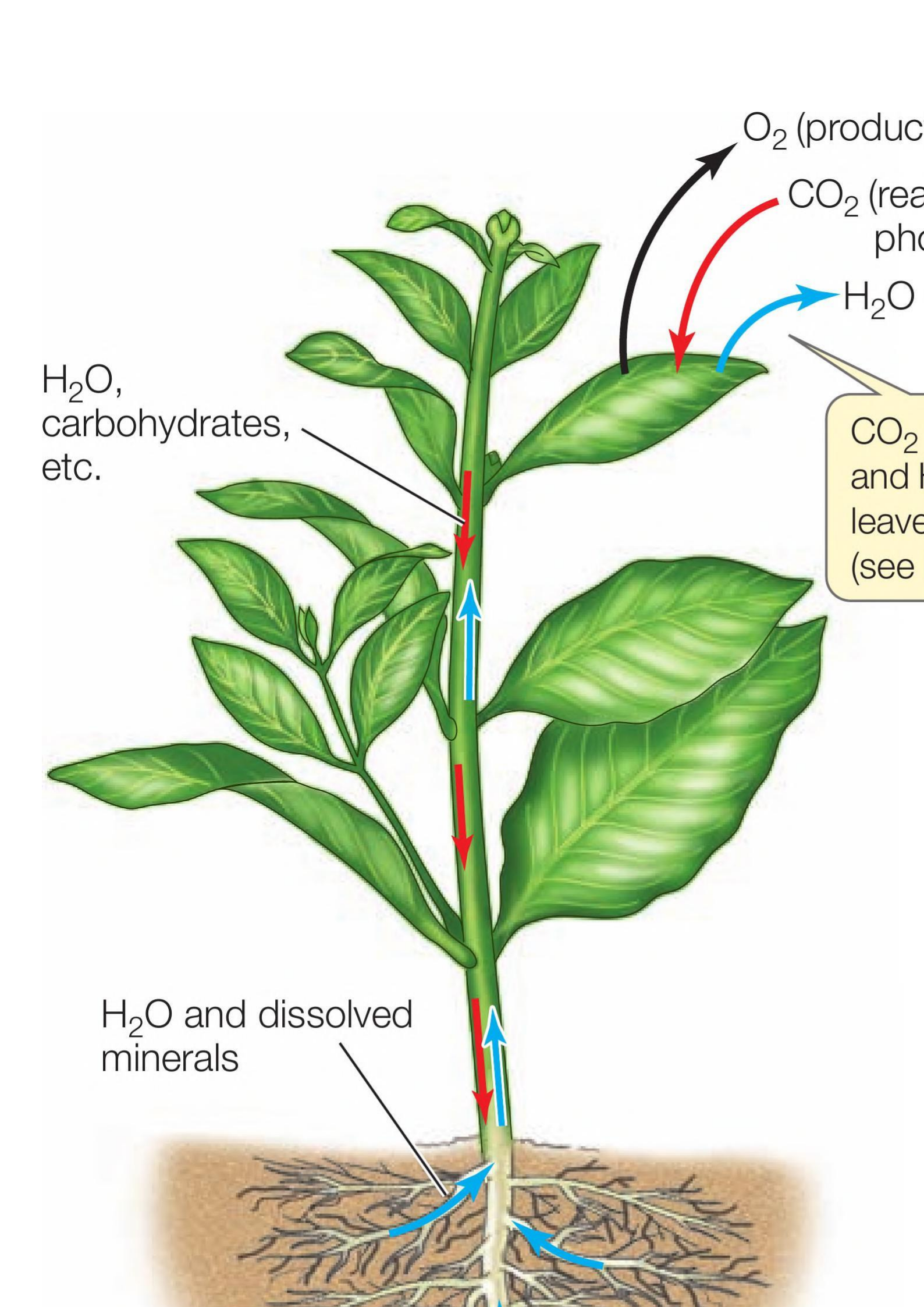
lớp biểu bì. c. Tĩnh mạch chứa xylem và phloem. d. Các tế bào của lá diệp được xếp lại với nhau, giảm thiểu không gian không khí. đ. Các gai của xương rồng thực sự là những chiếc lá đã được biến đổi. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Phát biểu nào sau đây đúng với tăng trưởng thứ cấp nhưng không đúng với tăng trưởng sơ cấp? Một. Nó xảy ra ở thực vật một lá mầm và thực vật một lá mầm. b.Nó liên quan đến sự phát triển của rễ và chồi thông qua việc phân nhánh. c. Nó có nguồn gốc từ biểu mô mạch máu và biểu mô nút chai. d. Nó xảy ra ở lòng bàn tay. đ. Nó bắt nguồn từ mô phân sinh đỉnh chồi. 7. Điều nào sau đây là sự khác biệt giữa thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm? Một. Chỉ có thực vật hai lá mầm mới có phytomer. b. Chỉ có thực vật một lá mầm mới có mô phân sinh đỉnh chồi và rễ. c. Thân cây một lá mầm không trải qua quá trình tăng trưởng thứ cấp. d. Các bó mạch của thân cây một lá mầm thường được sắp xếp thành hình trụ. đ. Phôi Eudicot thường có một lá mầm. 8. So sánh tế bào xơ cứng và tế bào nhu mô về cấu trúc và chức năng. 9. So sánh tăng trưởng sơ cấp và thứ cấp. Có phải tất cả các thực vật hạt kín đều trải qua quá trình tăng trưởng thứ cấp? Giải thích. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Khi một cây sồi non cao 5 mét, một người thiếu suy nghĩ đã khắc tên viết tắt của mình vào thân cây ở độ cao 1,5 mét so với mặt đất. Ngày nay cây đó cao 10 mét. Những chữ cái đầu đó cao bao nhiêu so với mặt đất? Giải thích câu trả lời của bạn về sự phát triển của thực vật. 11. Đi dạo qua một khu nông dân' chợ hoặc khu vực sản xuất của siêu thị. Sử dụng kiến thức của bạn về sự phát triển và hình thành thực vật để tìm ra đặc điểm mong muốn nào đã được chọn để tạo ra một số loại rau trộn yêu thích của bạn. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

35 Vận chuyển ở thực vật CHƯƠNG 35.1 Thực vật hấp thụ nước và chất hòa tan như thế nào? 35.2 Nước và khoáng chất được vận chuyển trong Xylem như thế nào? 35.3 Khí khổng kiểm soát việc mất nước và hấp thu C02 như thế nào? 35.4 Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? RẤT NHIỀU NGƯỜI BIẾT RẰNG CÂY CẦN NƯỚC để phát triển. Tuy nhiên, điều đáng ngạc nhiên là việc trồng trọt tiêu thụ nhiều nước hơn tất cả các hoạt động khác của con người cộng lại. Nhu cầu về nước ngọt trên toàn thế giới đang tăng với tốc độ lớn hơn nguồn cung. Tình huống này buộc chúng ta phải hiểu cách thực vật sử dụng nước để có thể chọn lọc hoặc nhân giống những cây sử dụng nước hiệu quả hơn. Phần lớn khối lượng mà thực vật thu được khi chúng lớn lên là do chúng cố định C02 trong khí quyển thành carbohydrate thông qua quá trình quang hợp. Nhưng cây trồng cần rất nhiều nước để phát triển. Tỷ lệ cố định cacbon quang hợp thực với lượng nước hấp thụ được gọi là hiệu quả sử dụng nước của thực vật. Hạn hán và nguồn cung cấp nước cạn kiệt đang thách thức nông dân trên toàn thế giới. Thật không may, một trong những loại cây trồng ít tiết kiệm nước nhất lại là một trong những loại cây trồng quan trọng nhất của chúng ta: lúa. Cây lúa sử dụng lượng nước nhiều hơn gấp ba lần trên một đơn vị tăng trưởng so với các loại cây trồng như lúa mì và ngô. Sự bấp bênh của việc trồng lúa phụ thuộc nhiều vào nước đã được thể hiện rõ ràng ở miền đông Ấn Độ từ năm 1997 đến năm 2003, khi hạn hán làm giảm sản lượng lúa hơn 5 triệu tấn - một số nông dân mất tới 50% sản lượng lúa. Một giống lúa cần ít nước hơn nhưng vẫn sản xuất được cùng một lượng ngũ cốc sẽ làm cho nguồn cung gạo trên thế giới ít bị ảnh hưởng bởi hạn hán hơn và giúp tiết kiệm nước cho các mục đích sử dụng khác. Một nhóm gồm các nhà sinh học phân tử, nhà sinh lý học thực vật và nhà khoa học cây trồng do Andrew Pereira dẫn đầu tại Đại học Bách khoa Virginia đã bắt đầu tìm kiếm giống lúa như vậy bằng cách nghiên cứu một loại cây hoàn toàn khác – sinh vật mẫu Arabidopsis thaliana (thale cress). Họ tìm kiếm các biến thể di truyền của cây Arabidopsis có hiệu quả sử dụng nước vượt trội. Một biến thể mà họ đã nghiên cứu Lúa khát Trồng lúa, cây lương thực quan trọng nhất ở châu Á, cần một lượng lớn nước. đặc biệt khó nhổ lên khỏi mặt đất vì hệ thống rễ rộng lớn (cho thấy khả năng hút nước cao hơn) và có lá dày với mô quang hợp dồi dào (cho thấy quá trình quang hợp phát triển). Đặc tính phân tử và sinh lý của chủng Arabidopsis này cho thấy rằng việc sử dụng nước được cải thiện có liên quan đến đột biến ở một gen duy nhất mã hóa cho yếu tố phiên mã. Khi gen này (gọi là HARDY) được phân lập và đưa vào cây lúa bằng công nghệ DNA tái tổ hợp, cây lúa biến nạp không chỉ có hiệu quả sử dụng nước cao hơn cây lúa hoang dại mà còn có khả năng chịu đất khô tốt hơn. Nhiều phòng thí nghiệm trên thế giới đang sử dụng cây Arabidopsis để phân lập các gen liên quan đến việc sử dụng nước và các quá trình sinh lý quan trọng khác.Kiến thức thu được từ những nghiên cứu này có thể dẫn đến những cải tiến khác nhau đối với cây trồng. Những phương pháp nào khác được sử dụng để giảm thất thoát nước trong nông nghiệp? Xem câu trả lời ở trang 738.

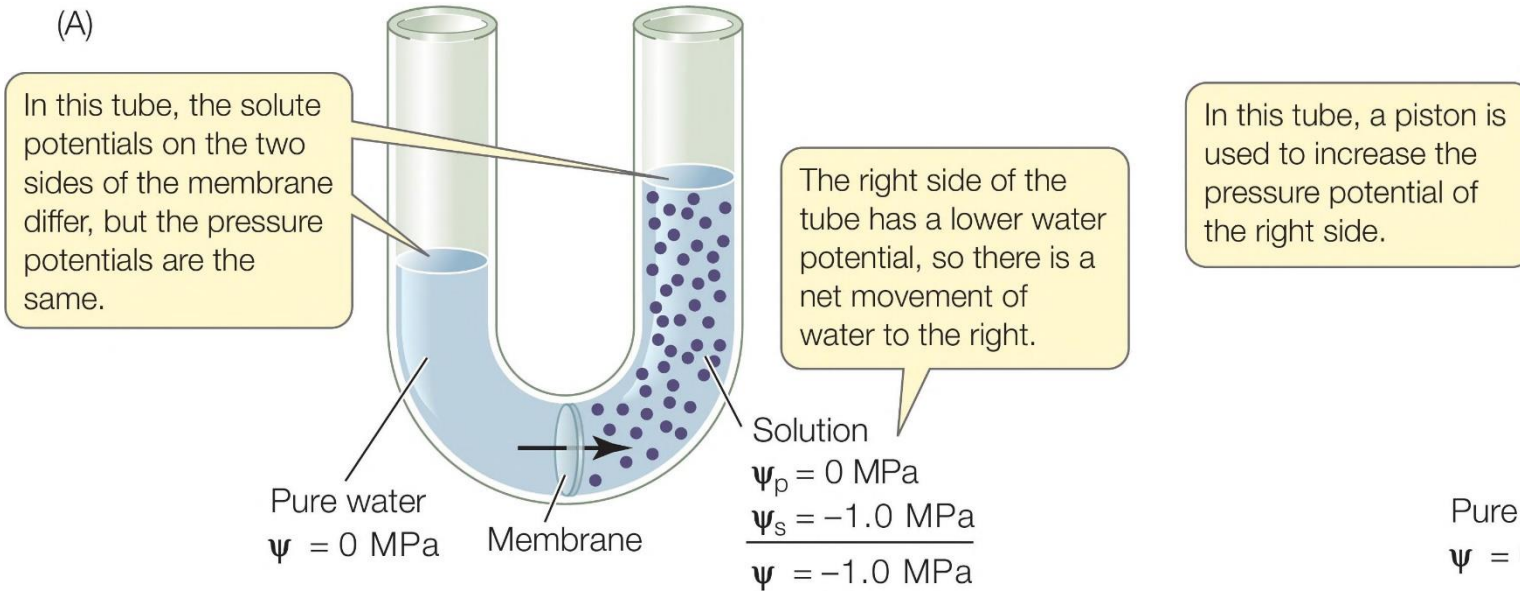


35.1 Cây hấp thụ nước và chất hòa tan như thế nào? 727 35.1 Con đường của nước và các chất hòa tan trong cây Nước di chuyển từ đất vào khí quyển, chỉ một phần nhỏ được sử dụng trong cây. Thực vật hấp thụ nước và chất hòa tan như thế nào? Thực vật trên cạn phải lấy cả nước và chất dinh dưỡng khoáng từ đất, thường là thông qua rễ của chúng. Ngược lại, rễ lấy carbohydrate và các chất quan trọng khác từ lá (Hình 35.1). Nước cần thiết cho quá trình quang hợp ở lá (xem Phần 10.1), để vận chuyển các chất hòa tan giữa các cơ quan thực vật, để làm mát cây và phát triển áp suất bên trong hỗ trợ cơ thể thực vật. Các khoáng chất mà cây cần được vận chuyển cùng với nước. Một số bước trong vận chuyển nước và khoáng sản sẽ được xem xét trong chương này. Trong phần này chúng ta sẽ tập trung vào phần đầu tiên của hành trình - sự hấp thu nước và khoáng chất vào rễ và vận chuyển chúng vào xylem. Sự chênh lệch thế năng nước chi phối hướng chuyển động của nước Để đi vào tế bào rễ, dung dịch phải đi qua màng sinh chất của tế bào. Trong Phần 6.3, chúng tôi đã mô tả sự thẩm thấu, sự di chuyển của nước qua màng thấm chọn lọc từ vùng có nồng độ chất tan thấp hơn (thế năng nước cao hơn) đến vùng có nồng độ chất tan cao hơn (thế năng nước thấp hơn). Các nhà sinh học thực vật định nghĩa thế năng nước (*F, psi) là xu hướng của một dung dịch (nước cộng với các chất hòa tan) hấp thụ nước từ nước tinh khiết qua màng. Theo định nghĩa, thế năng nước của nước tinh khiết bằng không. Bất kỳ dung dịch nào có thế năng nước nhỏ hơn 0 đều có xu hướng lấy nước từ nước tinh khiết. Thế năng nước càng thấp (âm hơn) thì động lực chuyển động của nước qua màng càng lớn. Thế năng nước có hai thành phần chính: • Thế năng chất tan (*KS): Các chất tan ảnh hưởng đến đặc tính thẩm thấu của dung dịch. Thế năng hòa tan của nước tinh khiết bằng 0, vì vậy bất kỳ dung dịch nào cũng sẽ tạo ra thế năng hòa tan âm. Nồng độ chất tan càng lớn thì thế năng nước càng thấp và thế năng chất tan càng thấp (âm hơn). – Thế áp suất 0Fp): Khi tế bào thực vật hấp thụ nước, chúng có xu hướng trương nở. Tuy nhiên, sự hiện diện của thành tế bào giúp chống lại sự trương nở (xem Hình 6.9). Kết quả là sự gia tăng áp suất bên trong tế bào (áp suất trương lực), làm giảm xu hướng tế bào hấp thụ nhiều nước hơn. Vì vậy, thế áp suất bên trong tế bào thực vật thường dương. Thế năng nước của một dung dịch là tổng của thế năng chất tan (âm) (*FS) và thế thế áp suất (thường là dương) của nó (*F): xÂ¥ = xÂ¥ +Y s A p Chúng ta đo thế năng chất tan, thế năng áp suất và thế năng nước tính bằng megapascal (MPa), một đơn vị áp suất. Áp suất khí quyển, "một bầu khí quyển" là khoảng 0,1 MPa, hay 14,7 pound trên inch vuông; áp suất điển hình trong lốp ô tô là khoảng 0,2 MPa. Bất cứ khi nào nước di chuyển nhờ thẩm thấu,áp dụng quy tắc quan trọng sau: nước luôn di chuyển qua màng có tính thấm chọn lọc về phía vùng có thế năng nước thấp hơn (âm hơn). Trong ống bên trái ở Hình 3 5. 2 A, dung dịch có thế âm chất tan và thế áp suất bằng 0 (so với khí quyển), do đó nước di chuyển qua màng vào dung dịch. Ở ống bên phải, một piston được sử dụng để tăng thế áp suất trong dung dịch. Khi thế năng chất tan âm được cân bằng bởi thế áp suất dương thì không có sự chuyển động thực sự của nước qua màng. Trong một tế bào thực vật được ngâm trong nước tinh khiết (Hình 35.2 B), áp suất trương tương đương với thế áp suất do piston tạo ra trong Hình 35.2 A. Nước đi vào tế bào bằng quá trình thẩm thấu cho đến khi thế áp suất cân bằng chính xác giữa thế năng chất tan và thế năng nước. là số không. Tại thời điểm này tế bào trương lên - nghĩa là nó có một thế áp suất dương đáng kể. Các tế bào trong cây không được bao quanh bởi nước tinh khiết và thế năng nước của chúng phụ thuộc vào thế năng nước trong đất. Nhưng vì các tế bào trương lực có điện thế áp suất dương nên không có sự chuyển động thực sự của nước vào chúng. Cấu trúc vật lý của nhiều loài thực vật được duy trì nhờ thế áp suất dương của nước trong tế bào của chúng. Nếu thế áp giảm xuống (ví dụ, nếu cây không có đủ nước) thì cây sẽ héo (Hình 35.3). Trong các mô thực vật sống, sự di chuyển của nước từ tế bào này sang tế bào khác tuân theo một gradient thế năng nước. Trên khoảng cách xa, trong các ống không bị cản trở như bình xylem và ống rây phloem, dòng nước và các chất hòa tan được điều khiển bởi một gradient thế áp chứ không phải một gradient thế năng nước. Sự chuyển động của dung dịch từ vùng có áp suất cao hơnkhông có chuyển động ròng của nước vào chúng. Cấu trúc vật lý của nhiều loài thực vật được duy trì nhờ thế áp suất dương của nước trong tế bào của chúng. Nếu thế áp giảm xuống (ví dụ, nếu cây không có đủ nước) thì cây sẽ héo (Hình 35.3). Trong các mô thực vật sống, sự di chuyển của nước từ tế bào này sang tế bào khác tuân theo một gradient thế năng nước. Trên khoảng cách xa, trong các ống không bị cản trở như bình xylem và ống rây phloem, dòng nước và các chất hòa tan được điều khiển bởi một gradient thế áp chứ không phải một gradient thế năng nước. Sự chuyển động của dung dịch từ vùng có áp suất cao hơnkhông có chuyển động ròng của nước vào chúng. Cấu trúc vật lý của nhiều loài thực vật được duy trì nhờ thế áp suất dương của nước trong tế bào của chúng. Nếu thế áp giảm xuống (ví dụ, nếu cây không có đủ nước) thì cây sẽ héo (Hình 35.3). Trong

các mô thực vật sống, sự di chuyển của nước từ tế bào này sang tế bào khác tuân theo một gradient thế năng nước. Trên khoảng cách xa, trong các ống không bị cản trở như bình xylem và ống rây phloem, dòng nước và các chất hòa tan được điều khiển bởi một gradient thế áp chứ không phải một gradient thế năng nước. Sự chuyển động của dung dịch từ vùng có áp suất cao hơn


O_2 (produc
CO_2 (rea
pho
H_2O
CO_2
and
leave
(see
H_2O,
carbohydrates,
etc.
H_2O and dissolved
minerals

728 CHƯƠNG 35 Vận chuyển trong thực vật Nước tinh khiết Bên trong tế bào có thế năng hòa tan thấp hơn nước xung quanh. Tế bào có tiềm năng áp suất bằng không. Tế bào có thế năng nước thấp hơn nước bên ngoài, do đó có sự chuyển động ròng của nước vào trong tế bào. Tế bào mềm \|f p = 0 MPa \| rQ = -1 .0 MPa \\f = 0 MPa \\f =-1.0 MPa / ^ Tế bào có thế năng chất tan âm, nhưng có thế áp suất dương. v _ > Thế năng áp suất của tế bào cân bằng thế năng chất tan của nó, do đó thế năng nước của tế bào bằng không. Không có chuyển động ròng của nước. r Tế bào xoắn \|/p = +1 .0 MPa Nước tinh khiết \| /s = -1 .0 MPa \|/ = 0 MPa \|f = 0 MPa 35.2 Thế năng nước, thế năng chất tan và thế năng áp suất Một minh họa lý thuyết về thế năng nước. (B) Ảnh hưởng của sự khác biệt về thế năng nước lên tế bào thực vật. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 35.1 Sự hấp thụ nước ở thực vật trong đời sống 0e.com/at35. 1 thế năng đến vùng có thế áp suất thấp hơn được gọi là dòng chảy lớn. Như chúng ta sẽ thấy ở phần sau của chương này, dòng chảy khối trong xylem nằm giữa các vùng có thế áp suất âm (sức căng) khác nhau. Ngược lại, dòng chảy khối trong phloem nằm giữa các vùng có thế áp suất dương khác nhau (áp suất trương lực). thu được và giữ nước, và có thể thay đổi theo điều kiện môi trường. Tính thấm của một số aquaporin cũng có thể được điều chỉnh. Sự thay đổi về độ phong phú và tính thấm của aquaporin làm thay đổi tốc độ thẩm thấu qua màng. Lưu ý rằng chuyển động của nước qua aquaporin luôn là Nước và các ion di chuyển qua màng tế bào gốc. Sự chuyển động của nước và các ion khoáng qua màng tế bào gốc có thể bị cản trở vì hai lý do: â€¢ Màng này kỵ nước, trong khi nước và khoáng chất các ion có cực. • Một số ion khoáng phải được di chuyển ngược với gradient nồng độ của chúng. Tuy nhiên, như chúng ta đã thấy ở Chương 6, các protein màng hỗ trợ sự di chuyển của các chất qua màng: “Aquaporin”. Aquaporin (xem Hình 6.11) nằm trong cả màng sinh chất và tonoplast (màng không bào) của tế bào thực vật. Aquaporin cho phép nước khuếch tán nhanh chóng qua các màng này. Sự phong phú của aquaporin trong một tế bào cụ thể phụ thuộc vào nhu cầu của tế bào đó. Thế năng nước trong tế bào của loài thực vật này bằng 0 vì thế năng hòa tan âm được cân bằng bởi một thế áp suất dương tương đương. Cây đứng thẳng vì tế bào của nó trương lên. 35.3 Cây héo Cây héo khi tiềm năng áp suất trong tế bào của nó (áp suất trương lực) thấp.

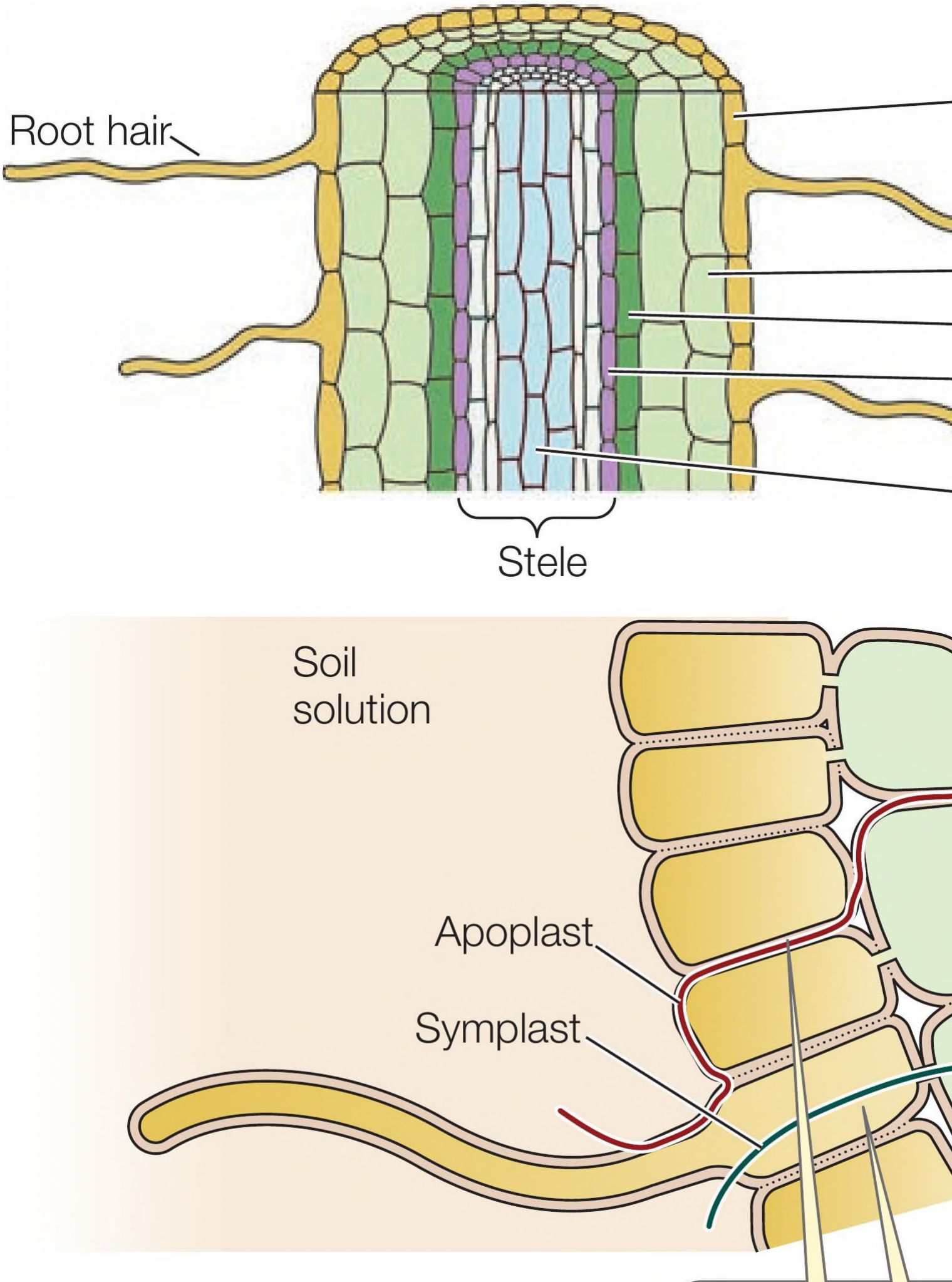


35.1 Cây hấp thụ nước và chất hòa tan như thế nào? 729 |i Bơm proton tạo ra sự khác biệt về nồng độ H+ và điện tích qua màng, v _ 4 , _ J Bên ngoài tế bào H+ jÂ§ Sự khác biệt về điện tích khiến các cation như K+ đi vào tế bào. Symport kết hợp sự khuếch tán của H+ với sự vận chuyển (ngược lại gradient điện hóa) của các anion như CP vào trong tế bào. 35.4 Bơm proton trong vận chuyển K+ và Cl Sự vận chuyển tích cực các ion hydro (H+) ra khỏi tế bào bằng bơm proton (1) thúc đẩy sự chuyển động của cả cation (2) và anion (3) vào trong tế bào. bên trong tế bào âm hơn bên ngoài, các cation (ion tích điện dương) như kali (K+) có thể di chuyển vào trong tế bào bằng cách khuếch tán thuận lợi qua các kênh màng cụ thể (Hình 35.4, bước 2). Ngoài

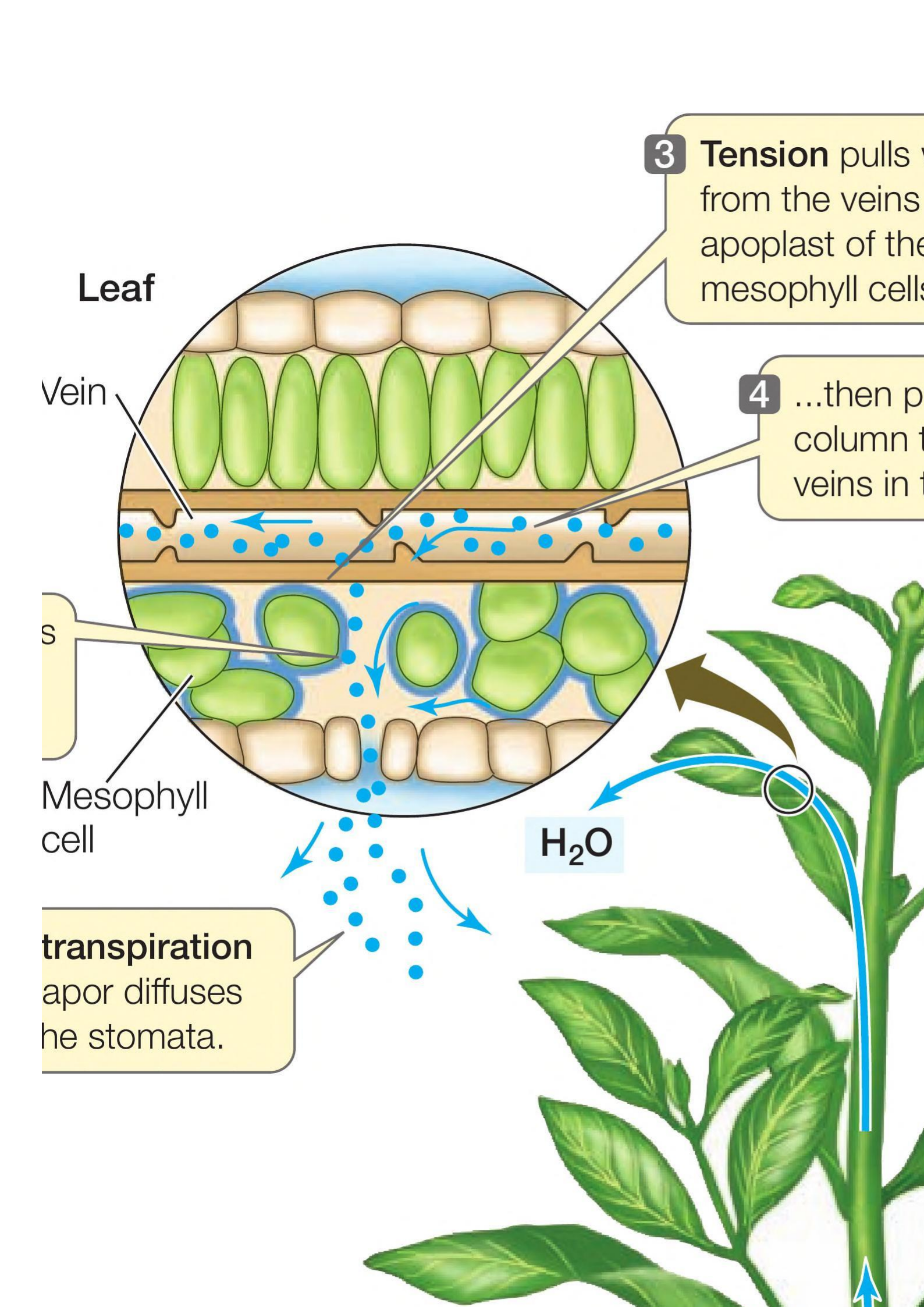
ra, gradient nồng độ proton có thể được khai thác để thúc đẩy sự vận chuyển tích cực thứ cấp, trong đó các anion (ion tích điện âm) như clorua (Clâ€œ) được di chuyển vào trong tế bào. Các ion này có thể di chuyển ngược chiều gradient điện hóa vì các protein cộng hưởng kết hợp chuyển động của chúng với chuyển động của H+ (Hình 35.4, bước 3). Nước và các ion đi vào xylem thông qua apoplast và Symlast. Hành trình từ đất qua rễ đến xylem xảy ra chủ yếu bằng một trong hai con đường, riêng biệt hoặc đồng thời: con đường nhanh (được gọi là apoplast) và con đường chậm (er) làn đường (gọi là Symlast) (Hình 35.5): thụ động: từ vùng có thế năng nước cao hơn đến vùng có thế năng nước thấp hơn. ™ Kênh ion và máy bơm. Khi nồng độ ion tích điện trong đất lớn hơn nồng độ trong cây, các protein vận chuyển có thể di chuyển các ion vào trong cây bằng cách khuếch tán thuận lợi, đây là một quá trình thụ động (xem Phần 6.3). Tuy nhiên, nồng độ của hầu hết các ion trong dung dịch đất thấp hơn nồng độ bên trong cây. Trong những trường hợp này, cây phải tích cực hấp thụ các ion ngược với gradient nồng độ của chúng - một quá trình đòi hỏi năng lượng (Phần 6.4). Sự chênh lệch điện tích cũng đóng một vai trò trong việc hấp thu các ion khoáng. Ví dụ, một ion tích điện âm di chuyển vào ngăn tích điện âm đang di chuyển ngược chiều gradient điện và điều này cần năng lượng. Nồng độ và gradient điện kết hợp để tạo thành gradient điện hóa (xem Phần 45.2). Sự hấp thu ngược lại gradient điện hóa bao gồm sự vận chuyển tích cực, đòi hỏi năng lượng và các protein vận chuyển cụ thể. Không giống như động vật, thực vật không có máy bơm natri-kali (xem Phần 6.4) để điều khiển quá trình vận chuyển tích cực. Đúng hơn, thực vật có một bơm proton, bơm proton sử dụng năng lượng thu được từ ATP để di chuyển proton ra khỏi tế bào ngược với gradient nồng độ proton (Hình 35.4, bước 1). Bởi vì proton (H+) tích điện dương nên sự tích tụ của chúng bên ngoài tế bào dẫn đến hai kết quả: • Tạo ra một gradient điện, với vùng bên ngoài tế bào tích điện dương hơn bên trong. â€¢ Một gradient nồng độ proton phát triển,với nhiều proton bên ngoài tế bào hơn bên trong tế bào. Cả gradient điện và gradient nồng độ đều hỗ trợ sự di chuyển của các ion khác vào trong tế bào. Bởi vì “Apoplast (tiếng Hy Lạp apo, "cách xa" nhựa, "vật liệu sống") bao gồm các thành tế bào nằm bên ngoài màng sinh chất và các khoảng gian bào (khoảng cách giữa các tế bào) thông thường. trong nhiều mô thực vật. Apoplast là một mạng lưới liên tục trong đó nước và các chất hòa tan có thể chảy qua mà không cần phải đi qua màng. Do đó, sự di chuyển của vật liệu qua apoplast không được kiểm soát và nhanh chóng. ™ Symlast (sym trong tiếng Hy Lạp, "cùng với") là tế bào chất liên tục của các tế bào sống, được kết nối bởi plasmodesmata (xem Hình 7.19). Màng sinh chất có tính thấm chọn lọc của tế bào rễ kiểm soát khả năng tiếp cận với chất cộng hưởng, do đó sự di chuyển của nước và các chất hòa tan vào chất cộng hưởng được điều hòa chặt chẽ. Nước và khoáng chất truyền từ dung dịch đất qua apoplast có thể di chuyển đến tận lớp nội bì, màng tế bào trong cùng Plasmodesmata Tế bào chất \ /Thành tế bào Nước và các chất hòa tan có thể di chuyển trong Symlast bằng cách đi qua màng tế bào và truyền [] qua plasmodesmata, Nước và các chất hòa tan có thể di chuyển qua apoplast mà không qua màng tế bào. 35.5 Apoplast và Symplast Thành tế bào thực vật và các khoảng gian bào tạo thành apoplast. Symlast bao gồm các tế bào sống, được kết nối bởi plasmodesmata. Để vào được chất hòa tan, nước và chất hòa tan phải đi qua màng sinh chất. Không có rào cản chọn lọc nào như vậy hạn chế sự di chuyển qua apoplast.5 Apoplast và Symplast Thành tế bào thực vật và các khoảng gian bào tạo thành apoplast. Symlast bao gồm các tế bào sống, được kết nối bởi plasmodesmata. Để vào được chất hòa tan, nước và chất hòa tan phải đi qua màng sinh chất. Không có rào cản chọn lọc nào như vậy hạn chế sự di chuyển qua apoplast.5 Apoplast và Symplast Thành tế bào thực vật và các khoảng gian bào tạo thành apoplast. Symlast bao gồm các tế bào sống, được kết nối bởi plasmodesmata. Để vào được chất hòa tan, nước và chất hòa tan phải đi qua màng sinh chất. Không có rào cản chọn lọc nào như vậy hạn chế sự di chuyển qua apoplast.

730 CHƯƠNG 35 Vận chuyển trong thực vật Dải Casparian ngăn nước và các chất hòa tan trong apoplast đi qua giữa các tế bào nội bì vào tấm bia. “Endodermis Plasmodesmata Nước và các chất hòa tan di chuyển qua Symlast hoặc Apoplast cho đến khi chúng đến được nội bì. Tại dải Casparian, nước và các chất hòa tan trong apoplast phải đi vào Symlast để đi qua nội bì. Bên trong tấm bia, các chất hòa tan được vận chuyển tích cực vào apoplast và nước theo sau một cách thụ động, tạo thành nhựa xylem. 35.6 Con đường dẫn đến rễ Xylem Nước và các chất hòa tan có thể di chuyển vào rễ thông qua chất giao cảm hoặc chất apoplast cho đến khi chúng đến được nội bì (thể hiện bằng màu xanh đậm); ở đó, nước và các chất hòa tan phải đi vào chất hòa tan để vượt qua dải Casparian (màu đỏ), một vùng của thành tế bào nội bì được tẩm chất suberin chống thấm

nước. Bên trong tấm bia, nước và các chất hòa tan đi vào xylem (màu xanh lam). Đi tới Hoạt động 35.1 Apoplast và Symplast of the Root Lifel 0e.com/ac35. 1 TÓM TẮT (35^) Sự khác biệt về thế năng nước chi phối dòng thẩm thấu của nước từ đất vào tấm bia thực vật; đây là một quá trình thụ động. Sự hấp thu các khoáng chất từ đất xảy ra dọc theo gradient điện hóa là một quá trình tích cực đòi hỏi năng lượng và protein vận chuyển màng. Nước và khoáng chất có thể di chuyển vào rễ thông qua apoplast hoặc Symlast, nhưng phải vào và ra qua Symlast để đến được xylem. â€¢ Điều gì phân biệt thế năng nước, thế năng chất tan và thế năng áp suất? Xem trang. 727 và Hình 35.2 của vỏ rễ (Hình 35.6; xem Phần 34.3). Lớp nội bì được phân biệt với phần còn lại của mô đất nhờ sự hiện diện của dải Casparian. Vùng sáp, tẩm suberin này của thành tế bào nội bì tạo thành một vành đai kỵ nước xung quanh mỗi tế bào nội bì nơi nó tiếp xúc với các tế bào nội bì khác. Dải Casparian hoạt động như một lớp bịt kín ngăn nước và các ion di chuyển qua các khoảng trống giữa các tế bào nội bì (xem Hình 35.6). Do đó, tất cả nước và ion phải đi vào chất nhầy để đi qua lớp nội bì vào tấm bia, nơi chứa các mô mạch máu của rễ. Các vật liệu truyền từ tế bào nội bì đến tế bào trong tấm bia thông qua plasmodesmata. Một khi chúng đã vượt qua hàng rào nội bì, nước và khoáng chất sẽ vẫn còn trong chất sụn cho đến khi chúng đến được các tế bào nhu mô trong ba vòng hoặc xylem. Những tế bào này sau đó tích cực xuất khẩu các ion khoáng vào tế bào apoplast của tấm bia. Khi nồng độ các ion khoáng trong apoplast tăng lên, thế năng nước của nó trở nên âm hơn. Do đó, nước di chuyển ra khỏi tế bào và vào tế bào apoplast bằng thẩm thấu. Nói cách khác, các ion được vận chuyển tích cực và nước theo sau một cách thụ động. Kết quả cuối cùng là nước và khoáng chất đi vào xylem, nơi chúng tạo thành nhựa xylem. â€¢ Tại sao thành tế bào lại quan trọng trong việc xác định hướng chuyển động của nước và hình dạng thực vật? Xem trang 727-728 â€¢ Aquaporin là gì,và tại sao chúng lại cần thiết? Xem trang. 728 â€¢ Sự khác biệt giữa apoplast và Symlast là gì? Xem trang. 729 và Hình 35.5 và 35.6 Cho đến nay chúng ta đã mô tả sự chuyển động của nước và khoáng chất vào rễ cây và sự xâm nhập của chúng vào xylem của rễ. Nhựa xylem di chuyển như thế nào khi nó ở trong xylem? Nước và khoáng chất được vận chuyển như thế nào trong Xylem? Nước đã đến xylem - và phải di chuyển "lên dốc" từ đó. Trước khi xem xét sự di chuyển của nước và khoáng chất lên lá, hãy làm quen lại với các tế bào tạo nên mạch gỗ: các khí quản và các thành phần mạch (xem Hình 34.7A và B). Hãy nhớ lại rằng những tế bào xylem này đã chết và thiếu tất cả nội dung của tế bào. Khi hợp nhất từ đầu đến cuối, chúng tạo thành những "ống hút" hình ống dài; thành tế bào được hóa gỗ gọi là mạch xylem. Những bình này cung cấp cả hỗ trợ về cấu trúc và độ cứng cần thiết để duy trì độ dốc áp suất.


Root hair
Stele
Soil
solution
Apoplast
Symplast

3 Nước bay hơi từ thành tế bào thịt lá. BfgfrH Đi tới Media Clip 35.1 Bên trong Xylem Lifel 0e.com/mc35. 1 35.7 Cơ chế thoát hơi nước-kết dính-căng thẳng Sự thoát hơi nước gây ra sự bay hơi từ thành tế bào trung diệp, tạo ra sức căng trên xylem. Sự gắn kết giữa các phân tử nước trong xylem truyền sức căng từ lá đến rễ, làm cho nước chảy trong xylem từ rễ vào khí quyển. 0&JE Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 35.2 Xylem Transport Lifel 0e.com/at35.2 Các phân tử nước tạo thành cột nước gắn kết từ rễ đến lá. Nước di chuyển vào xylem bằng thẩm thấu. ...và sau đó đi lên trong xylem của rễ và thân. Xylem Xylem Tension kéo nước từ các gân lá vào tế bào trung mô của tế bào thịt lá... ...sau đó kéo cột nước qua các gân lá... Nước đi vào rễ từ đất bằng thẩm thấu. ff Trong quá trình thoát hơi nước, hơi nước khuếch tán ra khỏi khí khổng. . . v â€¢;/:V y Hãy xem xét mức độ mà xylem đạt được khi nó vận chuyển một lượng lớn nước qua những khoảng cách rất xa trong cây. Ước tính một cây phong cao 15 mét có khoảng 177.000 lá, với tổng diện tích bề mặt lá là 675 mét vuông - gấp khoảng 1,5 lần diện tích của một sân bóng rổ. Trong một ngày hè, cây đó mất 220 lít nước mỗi giờ vào khí quyển do bốc hơi từ lá. Vì vậy, để tránh bị héo, xylem cần vận chuyển 220 lít nước đi xa tới 15 mét từ rễ đến lá mỗi giờ. (Để so sánh, một cái trống 50 gallon chứa được 189 lít.) Cho đến thế kỷ 20, các nhà khoa học đã đề xuất hai cơ chế khả thi để di chuyển nước qua xylem: áp suất đi lên của tế bào sống và hoạt động mao dẫn. Cả hai khả năng này đều bị các thí nghiệm loại trừ phần lớn: “Một thí nghiệm đơn giản vào năm 1893 đã loại trừ giả thuyết rằng tế bào rễ có thể khởi động cơ chế bơm để đẩy nước lên trên. Một thân cây bị chặt ở gốc và phần đã cưa được đặt vào thùng chứa dung dịch chất độc có tác dụng giết chết tế bào sống. Chất độc dâng lên trong thân cây, giết chết bất kỳ tế bào sống nào nó gặp trên đường đi. Thí nghiệm đã chứng minh rằng không cần thiết phải có một máy bơm sống ở rễ để đẩy nhựa xylem lên cây. Vì không có rễ nên rõ ràng là chúng không tham gia vào chuyển động của xylem. Hơn nữa, khi nhựa độc chạm tới lá, chúng chết và mọi chuyển động đi lên của dung dịch đều dừng lại, chứng tỏ lá sống cần thiết để nước di chuyển trong xylem. • Do sức căng bề mặt (xem Phần 2.4) và lực dính giữa nước và vật chứa nước, nước sẽ di chuyển lên một cột hẹp theo một cơ chế gọi là hiện tượng mao dẫn. Hoạt động mao dẫn đã bị loại trừ như một cơ chế chính để vận chuyển nhựa gỗ đi lên khi các tính toán cho thấy các mạch gỗ (có đường kính 100 micromet) quá rộng để đưa nước lên ngọn cây cao 15 mét theo kiểu này. Trong thực tế,chiều cao tối đa của cột nước được nâng lên chỉ nhờ tác động mao dẫn trong ống 100 micromet sẽ chỉ là 0,15 mét. Cơ chế thoát hơi nước-kết dính-sức căng giải thích cho sự vận chuyển xylem Mô hình vận chuyển xylem hiện nay bao gồm ba quá trình (Hình 35.7): â€¢ Sự thoát hơi nước của các phân tử nước từ lá bằng cách bay hơi â€¢ Sức căng trong nhựa xylem do thoát hơi nước từ lá

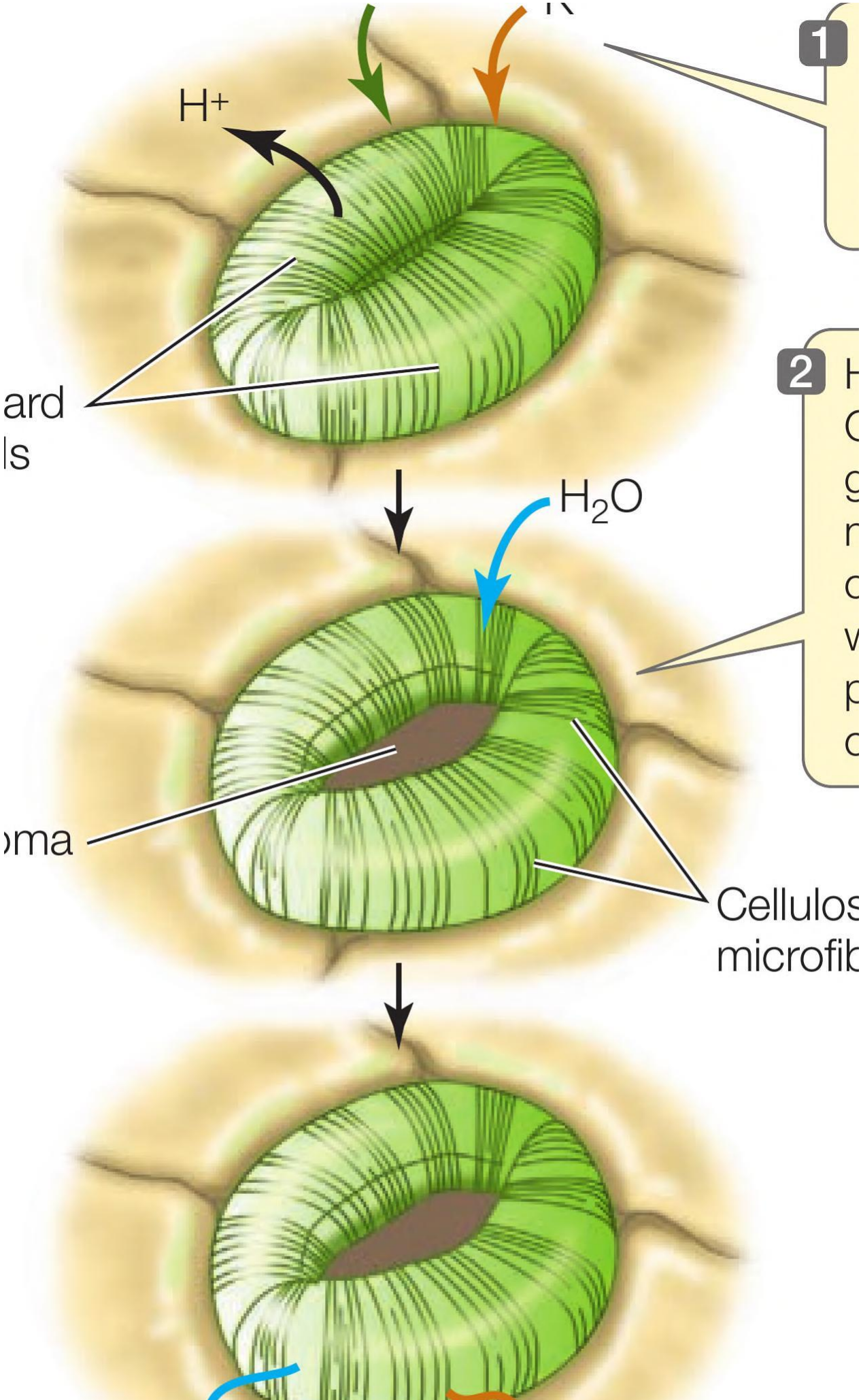

3 Tension pulls
from the veins
apoplast of the
mesophyll cells
Leaf
Vein
4 ...then p
column
veins in
s
Mesophyll
cell
H_2O
transpiration
apor diffuses
he stomata.

732 CHƯƠNG 35 Vận chuyển trong thực vật – Sự gắn kết của các phân tử nước trong nhựa cây, từ lá đến rễ Lượng hơi nước tương đối trong khí quyển thấp hơn lượng hơi nước trong lá. Do sự khác biệt này, hơi nước khuếch tán từ khoảng gian bào của lá ra không khí bên ngoài, trong một quá trình gọi là thoát hơi nước. Bên trong phiến lá, nước bốc hơi từ thành ẩm của tế bào trung diệp và đi vào khoảng gian bào. Khi nước bay hơi khỏi lớp màng nước bao phủ từng tế bào, lớp màng này co lại thành những khoảng trống nhỏ trong thành tế bào, làm tăng độ cong của mặt nước và do đó làm tăng sức căng bề mặt của nó. Sức căng tăng lên (điện thế áp suất âm) trong màng bề mặt sẽ hút nhiều nước hơn vào thành tế bào, thay thế lượng nước đã mất. Sức căng sinh ra trong mô diệp sẽ hút nước từ mạch gỗ của tĩnh mạch gần nhất vào tế bào apoplast bao quanh các tế bào diệp diệp. Ngược lại, việc loại bỏ nước khỏi tĩnh mạch sẽ tạo ra sức căng trên toàn bộ cột nước chứa trong xylem. Sự liên kết giữa các phân tử nước trong cột giúp cột không bị gãy. Vì vậy, ba lực này - sự thoát hơi nước, sức căng và sự gắn kết - hoạt động cùng nhau để hút nước lên xylem, suốt từ rễ đến lá. Mỗi phần của lý thuyết này đều được hỗ trợ bởi bằng chứng: • Sự khác biệt về thế năng nước giữa dung dịch đất và không khí là rất lớn, vào khoảng -100 MPa. Sự chênh lệch này sẽ tạo ra lực căng đủ để kéo một cột nước lên cây. • Có một cột nước liên tục trong xylem, được tạo ra bởi sự gắn kết. CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 35.8 Đo áp suất của nhựa Xylem bằng buồng áp suất Nhựa Xylem bị kéo ra khỏi thân cây bị cắt vì áp suất trong xylem còn nguyên vẹn thấp hơn áp suất của khí quyển. Điện thế áp suất âm ban đầu có trong nhà máy có thể được đo trong buồng áp suất trong đó áp suất có thể tăng lên. Bề mặt cắt vẫn còn bên ngoài buồng. Khi áp suất khí tăng lên, nhựa xylem bị đẩy trở lại bề mặt cắt. Khi nhựa lần đầu tiên xuất hiện trở lại ở bề mặt cắt, áp suất trong buồng được ghi lại. Áp suất này có độ lớn bằng nhau nhưng ngược dấu với lực căng (thế áp suất âm) vốn có trong xylem. Không có áp suất Có áp suất Bằng cách tạo áp suất vừa đủ.. Áp suất khí / ...một nhà khoa học có thể xác định lực căng lên nhựa cây trong thực vật sống. \ \ Đồng hồ đo áp suất Van xả áp \ â€¢ Các phép đo thực tế về áp suất xylem trong thân cây bị cắt cho thấy tiềm năng áp suất âm, cho thấy sức căng đáng kể trong xylem (Hình 35.8). Cơ chế thoát hơi nước-kết dính-căng tạo ra sự chuyển động của nước qua xylem. Các ion khoáng hòa tan được mang theo nước đến tất cả các mô sống của cây, nơi các ion được sử dụng cho các quá trình tế bào khác nhau (xem Chương 36 để biết thêm về dinh dưỡng thực vật).Ngoài việc thúc đẩy việc vận chuyển các khoáng chất, sự thoát hơi nước còn có thêm lợi ích là làm mát lá cây. Sự bay hơi của nước từ tế bào trung diệp tiêu thụ nhiệt, do đó làm giảm nhiệt độ của lá. Người nông dân có thể giữ một chiếc lá bằng ngón cái và ngón trỏ để ước tính nhiệt độ của nó; nếu lá không cảm thấy mát, điều đó có nghĩa là sự thoát hơi nước không xảy ra và đã đến lúc phải tưới nước. RECAP Cơ chế thoát hơi nước-kết dính-căng giải thích sự bay lên của nhựa xylem. Sự thoát hơi nước hút nước ra khỏi lá, dẫn đến sức căng kéo nước ra khỏi xylem. Do sự gắn kết giữa các phân tử nước, nước được kéo thụ động qua các mạch xylem theo các cột liên tục, luôn hướng về vùng có thế áp suất thấp hơn. â€¢ Vai trò của sự thoát hơi nước, sự gắn kết và sức căng trong quá trình vận chuyển xylem là gì? Xem trang 731-732 và Hình 35.7 – Thí nghiệm nào loại trừ vai trò của áp lực từ rễ đối với dòng nước đi lên trong xylem? Xem trang. 731 Mặc dù sự thoát hơi nước cung cấp động lực cho việc vận chuyển nước và khoáng chất trong xylem, nhưng nó cũng làm cây mất đi một lượng lớn nước. Làm thế nào thực vật kiểm soát được sự mất mát này sẽ là chủ đề của phần tiếp theo. Khí khổng kiểm soát việc mất nước và hấp thu C02 như thế nào? Lớp biểu bì của lá và thân tiết ra một lớp biểu bì dạng sáp, không thấm nước và do đó giúp giảm thiểu sự mất nước do thoát hơi nước. Tuy nhiên, lớp biểu bì cũng không thấm được carbon dioxide. Lớp biểu bì đặt ra một vấn đề nan giải: làm thế nào cây có thể cân bằng giữa nhu cầu giữ nước với nhu cầu thu được C02 để quang hợp? Một sự thỏa hiệp tinh tế đã phát triển ở thực vật dưới dạng các lỗ khí gọi là khí khổng (lỗ khí đơn lẻ) ở lớp biểu bì của lá. Một cặp tế bào biểu bì chuyên biệt, được gọi là tế bào bảo vệ, kiểm soát việc đóng và mở mỗi lỗ khí (Hình 3 5. 9 A). Khi khí khổng mở, C02 có thể xâm nhập vào lá bằng cách khuếch tán - nhưng đồng thời hơi nước cũng khuếch tán ra khỏi lá. Khí khổng đóng ngăn chặn sự mất nước nhưng cũng loại trừ CO2 khỏi lá. Hầu hết thực vật chỉ mở khí khổng khi cường độ ánh sáng đủ để duy trì tốc độ quang hợp vừa phải. Tạiâ€¢ Vai trò của sự thoát hơi nước, sự gắn kết và sức căng trong quá trình vận chuyển xylem là gì? Xem trang 731-732 và Hình 35.7 – Thí nghiệm nào loại trừ vai trò của áp lực từ rễ đối với dòng nước đi lên trong xylem? Xem trang. 731 Mặc dù sự thoát hơi nước cung cấp động lực cho việc vận chuyển nước và khoáng chất trong xylem, nhưng nó cũng làm cây mất đi một lượng lớn nước. Làm thế nào thực vật kiểm soát được sự mất mát này sẽ là chủ đề của phần tiếp theo. Khí khổng kiểm soát việc mất nước và hấp thu C02 như thế nào? Lớp biểu bì của lá và thân tiết ra một lớp biểu bì dạng sáp,

không thấm nước và do đó giúp giảm thiểu sự mất nước do thoát hơi nước. Tuy nhiên, lớp biểu bì cũng không thấm được carbon dioxide. Lớp biểu bì đặt ra một vấn đề nan giải: làm thế nào cây có thể cân bằng giữa nhu cầu giữ nước với nhu cầu thu được C02 để quang hợp? Một sự thỏa hiệp tinh tế đã phát triển ở thực vật dưới dạng các lỗ khí gọi là khí khổng (lỗ khí đơn lẻ) ở lớp biểu bì của lá. Một cặp tế bào biểu bì chuyên biệt, được gọi là tế bào bảo vệ, kiểm soát việc đóng và mở mỗi lỗ khí (Hình 3 5. 9 A). Khi khí khổng mở, C02 có thể xâm nhập vào lá bằng cách khuếch tán - nhưng đồng thời hơi nước cũng khuếch tán ra khỏi lá. Khí khổng đóng ngăn chặn sự mất nước nhưng cũng loại trừ CO2 khỏi lá. Hầu hết thực vật chỉ mở khí khổng khi cường độ ánh sáng đủ để duy trì tốc độ quang hợp vừa phải. Tạiâ€¢ Vai trò của sự thoát hơi nước, sự gắn kết và sức căng trong quá trình vận chuyển xylem là gì? Xem trang 731-732 và Hình 35.7 – Thí nghiệm nào loại trừ vai trò của áp lực từ rễ đối với dòng nước đi lên trong xylem? Xem trang. 731 Mặc dù sự thoát hơi nước cung cấp động lực cho việc vận chuyển nước và khoáng chất trong xylem, nhưng nó cũng làm cây mất đi một lượng lớn nước. Làm thế nào thực vật kiểm soát được sự mất mát này sẽ là chủ đề của phần tiếp theo. Khí khổng kiểm soát việc mất nước và hấp thu C02 như thế nào? Lớp biểu bì của lá và thân tiết ra một lớp biểu bì dạng sáp, không thấm nước và do đó giúp giảm thiểu sự mất nước do thoát hơi nước. Tuy nhiên, lớp biểu bì cũng không thấm được carbon dioxide. Lớp biểu bì đặt ra một vấn đề nan giải: làm thế nào cây có thể cân bằng giữa nhu cầu giữ nước với nhu cầu thu được C02 để quang hợp? Một sự thỏa hiệp tinh tế đã phát triển ở thực vật dưới dạng các lỗ khí gọi là khí khổng (lỗ khí đơn lẻ) ở lớp biểu bì của lá. Một cặp tế bào biểu bì chuyên biệt, được gọi là tế bào bảo vệ, kiểm soát việc đóng và mở mỗi lỗ khí (Hình 3 5. 9 A). Khi khí khổng mở, C02 có thể xâm nhập vào lá bằng cách khuếch tán - nhưng đồng thời hơi nước cũng khuếch tán ra khỏi lá. Khí khổng đóng ngăn chặn sự mất nước nhưng cũng loại trừ CO2 khỏi lá. Hầu hết thực vật chỉ mở khí khổng khi cường độ ánh sáng đủ để duy trì tốc độ quang hợp vừa phải. Tại

35.3 Khí khổng kiểm soát việc mất nước và hấp thu C02 như thế nào? Đêm 733, khi bóng tối ngăn cản quá trình quang hợp, khí khổng của chúng đóng lại; không cần C02 và nước được tiết kiệm. Ngay cả vào ban ngày, khí khổng sẽ đóng lại nếu nước bị mất đi với tốc độ quá nhanh. Khí khổng là những cấu trúc cổ xưa; chúng đã được tìm thấy trong các hóa thạch thực vật có niên đại hơn 400 triệu năm tuổi. Vì lý do này, chúng được cho là có trước sự tiến hóa của lá. Khí khổng được tìm thấy ở tất cả các loài thực vật có mạch và ở nhiều loài thực vật không có mạch, kể cả rêu (trừ rêu tản; xem Chương 28). Lỗ khí và tế bào bảo vệ được thấy trong Hình 35. 9A là điển hình của động vật hai lá mầm. Monocots thường có các tế bào biểu bì chuyên biệt liên kết với các tế bào bảo vệ của chúng. Tuy nhiên, nguyên lý hoạt động, mà bây giờ chúng tôi sẽ mô tả chi tiết hơn, là giống nhau đối với cả khí khổng một lá mầm và khí khổng hai lá mầm. Các tế bào bảo vệ kiểm soát kích thước lỗ khí khổng. Việc mở và đóng khí khổng được điều chỉnh bởi một số yếu tố môi trường, bao gồm ánh sáng, nồng độ C02, nhiệt độ và lượng nước sẵn có. Ví dụ, ánh sáng làm cho khí khổng của hầu hết các loài thực vật mở ra, thu nhận C02 để quang hợp. Nồng độ C02 thấp trong khoảng gian bào của lá cũng sẽ kích thích sự mở khí khổng, cho phép hấp thu nhiều C02 hơn. Tuy nhiên, để tiết kiệm nước, thực vật sẽ đóng khí khổng vào những ngày nắng nóng và khi nguồn nước bị hạn chế. Khí khổng có thể phản ứng với những kích thích môi trường này trong vài phút. Làm thế nào mà quá trình sinh học quan trọng này lại diễn ra nhanh chóng đến vậy? Khí khổng mở và đóng nhanh chóng để đáp ứng với những thay đổi về áp suất trương trong các tế bào bảo vệ. Những thay đổi về áp suất trương này phát sinh để đáp ứng với những thay đổi về nồng độ K+ trong các tế bào bảo vệ. Những thay đổi nồng độ này được kích hoạt bởi các tín hiệu môi trường. Dưới ánh sáng mặt trời, sắc tố trong màng tế bào bảo vệ sẽ hấp thụ ánh sáng xanh, kích hoạt bơm proton vận chuyển tích cực H+ ra khỏi tế bào bảo vệ và vào tế bào apoplast của lớp biểu bì xung quanh. Kết quả là gradient điện hóa đẩy K+ vào các tế bào bảo vệ, làm cho thế năng nước của các tế bào bảo vệ trở nên âm hơn (Hình 35. 9B). Các ion clorua tích điện âm và các ion hữu cơ di chuyển vào và ra khỏi tế bào bảo vệ cùng với các ion kali, có chức năng duy trì sự cân bằng điện và góp phần thay đổi thế năng hòa tan của tế bào bảo vệ. Nước xâm nhập bằng thẩm thấu (màng tế bào bảo vệ đặc biệt giàu kênh protein aquaporin), làm tăng khả năng áp suất của tế bào bảo vệ. Các vi sợi cellulose trong thành tế bào bảo vệ được sắp xếp sao cho hình dạng của tế bào thay đổi để đáp ứng với sự gia tăng áp suất tiềm năng, và một khoảng trống - lỗ khí - xuất hiện giữa chúng. Khi không có ánh sáng mặt trời, khí khổng của hầu hết các loài thực vật đều đóng lại. Thiếu ánh sáng xanh, bơm proton trở nên kém hoạt động hơn, các ion kali và clorua khuếch tán thụ động ra khỏi tế bào bảo

vệ,và nước theo sau bằng thẩm thấu (xem Hình 35. 9B, bước 3). Những thay đổi này làm giảm tiềm năng áp suất trong các tế bào bảo vệ để chúng chùng xuống cùng nhau, đóng lỗ khí. Lỗ khí 1 0 Mm (B) Khi không có ánh sáng, K+ và CP khuếch tán thụ động ra khỏi tế bào bảo vệ và nước sẽ thẩm thấu theo sau. Các tế bào bảo vệ co lại và lỗ khí đóng lại, v _ _ _ / Các tế bào bảo vệ Stoma Cellulose microfibrils Nồng độ K+ và CP bên trong cao hơn làm cho các tế bào bảo vệ có thế năng nước âm hơn, khiến chúng hấp thụ nước, tăng áp suất và giãn ra, mở ra lỗ khí. v_ _ J Trong ánh sáng, các tế bào bảo vệ tích cực bơm proton ra ngoài, tạo điều kiện cho K+ và CP xâm nhập. 35.9 Khí khổng (A) Ảnh chụp vi điện tử quét của một lỗ khí mở được hình thành bởi hai tế bào bảo vệ hình xúc xích. (B) Nồng độ ion kali ảnh hưởng đến thế năng nước của các tế bào bảo vệ, kiểm soát việc đóng mở khí khổng. Các ion tích điện âm (ví dụ Cl") đi kèm với K+ duy trì sự cân bằng điện và góp phần làm thay đổi thế năng nước làm đóng và mở khí khổng.

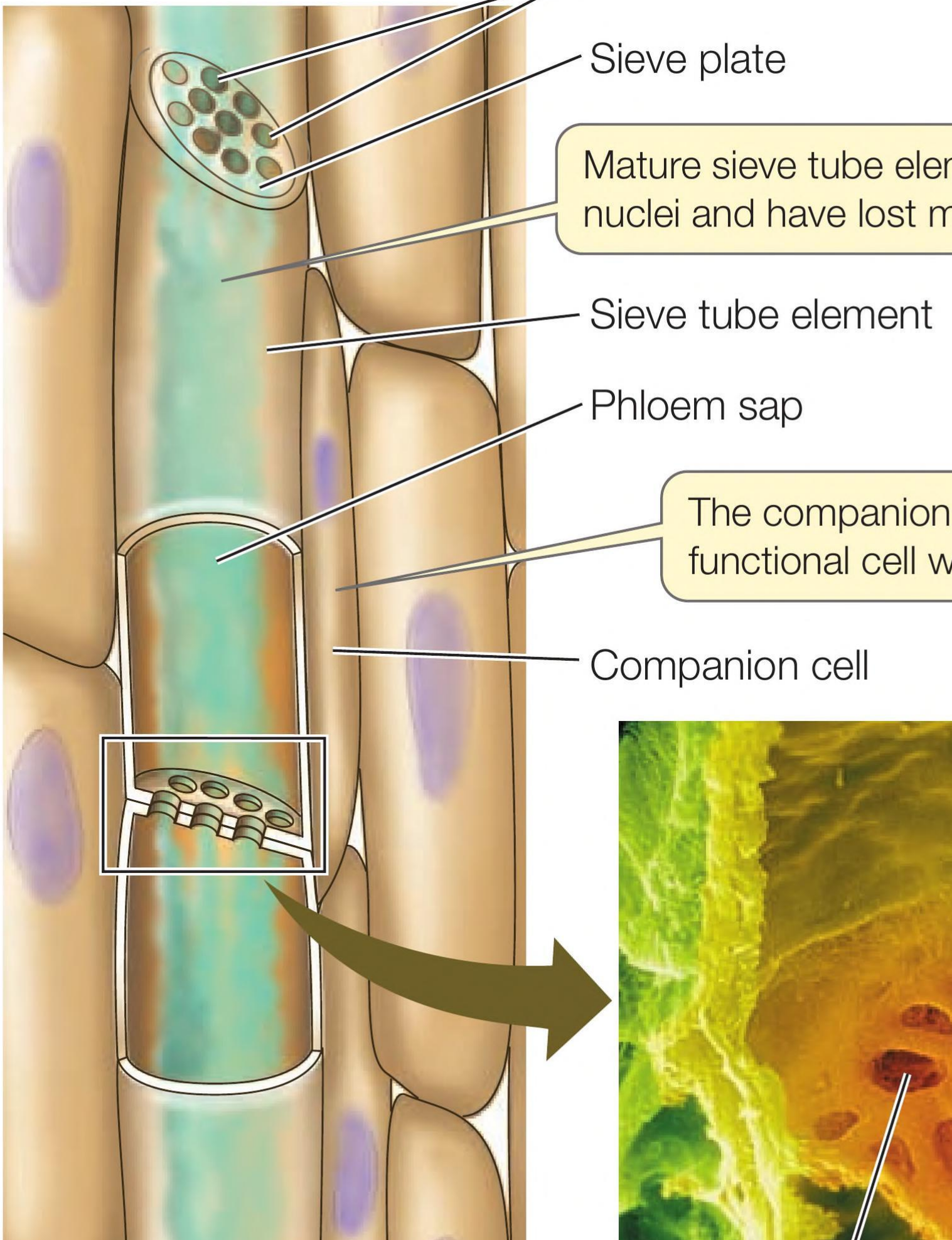

1
H+
ard
ls
2
H
C
g
r
c
v
p
c
H2O
oma
Cellulos
microfib

734 CHƯƠNG 35 Vận chuyển ở thực vật Khí khổng phản ứng không chỉ với ánh sáng mà còn với lượng nước sẵn có. Căng thẳng về nước là một vấn đề thường gặp đối với cây trồng, đặc biệt là vào những ngày nắng nóng, nhiều gió. Vào những ngày khô nóng, thực vật sẽ đóng khí khổng ngay cả khi có ánh nắng mặt trời chiếu vào. Thế năng nước của tế bào thịt lá là tín hiệu cho phản ứng bảo vệ này. Nếu thịt lá bị mất nước quá mức - nghĩa là nếu thế năng nước của nó quá âm - thì tế bào của nó sẽ giải phóng một loại hormone thực vật gọi là axit abscisic. Axit abscisic làm cho các tế bào bảo vệ đóng khí khổng và ngăn lá bị khô thêm. Mặc dù phản ứng bảo vệ này làm giảm tốc độ quang hợp nhưng nó bảo vệ cây khỏi bị héo. Không phải tất cả các loài thực vật đều phản ứng với các tín hiệu môi trường theo cách giống nhau. Thực vật CAM như xương rồng (xem Phần 10.4) thường được tìm thấy ở sa mạc. Để tránh mất nước quá nhiều, những cây này đóng khí khổng vào ban ngày và mở chúng vào ban đêm. Chúng có khả năng thích nghi trao đổi chất cho phép chúng tích lũy C02 vào ban đêm khi khí khổng mở, sau đó giải phóng C02 bên trong cây để quang hợp vào ban ngày. Thực vật có thể kiểm soát tổng số lượng khí khổng. Mỗi khí khổng rất nhỏ nhưng thực vật có thể mất một lượng nước lớn. Một cây ngô có thể mất 2 lít nước mỗi ngày. Sự mất nước của thực vật có thể rất lớn vì có thể có một số lượng lớn khí khổng trên mỗi lá: lên tới 250.000 khí khổng trên mỗi inch vuông bề mặt lá! Thực vật hạn chế mất nước bằng cách kiểm soát khí khổng theo hai cách rất khác nhau: â€¢ Bằng cách điều chỉnh việc đóng và mở khí khổng (đã mô tả ở trên) â€¢ Bằng cách kiểm soát tổng số khí khổng Trong khi đó, quá trình mở và đóng khí khổng có thể xảy ra trong vài phút, như chúng ta đã thấy ở trên, quá trình kiểm soát tổng số khí khổng diễn ra trong nhiều ngày hoặc nhiều tuần. Cây có thể giảm tổng số khí khổng bằng cách rụng một số lá. Các loại cây khác làm giảm số lượng khí khổng trên những chiếc lá mới phát triển trong thời kỳ hạn hán. Mức C02 cũng có thể gây ra những thay đổi về mật độ khí khổng. Nếu cây mô hình Arabidopsis tiếp xúc với lượng C02 cao, các lá mới của nó có ít khí khổng hơn so với trong điều kiện bình thường. Tại sao bạn nghĩ điều này có thể có lợi? RECAP C02, cần thiết cho quá trình quang hợp, xâm nhập vào lá qua các lỗ nhỏ gọi là khí khổng. Khí khổng cũng cho phép mất nước do thoát hơi nước. Các tế bào bảo vệ mở hoặc đóng khí khổng để phản ứng với nhiều tín hiệu môi trường. Thực vật kiểm soát tổng số khí khổng bằng cách rụng lá hoặc thay đổi mật độ khí khổng trên lá mới. • Vai trò của ion K+ trong hoạt động của tế bào bảo vệ là gì? Xem trang. 733 và Hình 35.9 â€¢ Mô tả các tín hiệu môi trường (như nồng độ C02 và lượng nước sẵn có) có thể ảnh hưởng như thế nào đến chức năng và mật độ khí khổng trong suốt vòng đời của cây. Xem trang. 734 Khí khổng thường mở vào ban ngày, cho phép quang hợp - sản xuất carbohydrate từ C02 và nước.Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem các sản phẩm của quá trình quang hợp được vận chuyển đến các bộ phận khác của cây như thế nào để hỗ trợ sự phát triển của cây. Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? Quang hợp xảy ra chủ yếu ở lá (xem Hình 10.1). Các sản phẩm carbohydrate của quá trình quang hợp (chủ yếu là sucrose) khuếch tán đến tĩnh mạch nhỏ gần nhất (bao gồm xylem và phloem), nơi chúng được vận chuyển tích cực vào các phần tử ống sàng của phloem. Sự chuyển động của carbohydrate và các chất hòa tan khác qua phloem được gọi là chuyển vị. Sản phẩm của quá trình quang hợp được gọi là chất quang hợp và thành phần của phloem được gọi là nhựa phloem. Các chất quang hợp và các chất khác được chuyển từ nguồn sang bồn. Nguồn là một cơ quan (chẳng hạn như lá trưởng thành hoặc rễ dự trữ) tạo ra nhiều đường hơn mức cần thiết bằng quá trình quang hợp hoặc tiêu hóa lượng dự trữ dự trữ. – Bồn rửa là một cơ quan (chẳng hạn như rễ, hoa, quả đang phát triển hoặc lá chưa trưởng thành) tiêu thụ đường cho nhu cầu tăng trưởng và dự trữ của cây. Một cơ quan nhất định có lúc có thể là bể chứa và có lúc là nguồn. Một ví dụ là rễ của cây phong, nơi lưu trữ đường được gửi xuống từ lá trong một mùa sinh trưởng, sau đó gửi đường ngược lên trên để hỗ trợ sự xuất hiện của những chiếc lá mới vào mùa xuân năm sau. Sucrose và các chất hòa tan khác được chứa trong phloem Bằng chứng cho thấy phloem mang sucrose và các chất hòa tan khác lần đầu tiên được tìm thấy vào những năm 1600 khi nhà khoa học người Ý Marcello Malpighi loại bỏ một vòng vỏ cây khỏi thân cây - nghĩa là ông " thắt lưng" cái cây. Vỏ cây chứa phloem, trong khi xylem ở phần gỗ bên dưới vẫn còn nguyên vẹn. Theo thời gian, vỏ cây ở vùng phía trên dầm phồng lên: Bóc một vòng vỏ để bọc cây. Malpighi đã kết luận một cách chính xác rằng dung dịch từ những chiếc lá phía trên đai đã bị giữ lại trong vỏ cây. Về sau lớp vỏ bên dưới đai chết đi, có lẽ là do không còn nhận được chất dinh dưỡng từ lá. Cuối cùng là rễ, và sau đóhoặc lá chưa trưởng thành) tiêu thụ đường cho nhu cầu tăng trưởng và dự trữ của cây. Một cơ quan nhất định có lúc có thể là bể chứa và có lúc là nguồn. Một ví dụ là rễ cây phong, nơi lưu trữ đường được gửi xuống từ lá trong một mùa sinh trưởng, sau đó gửi đường ngược lên trên để hỗ trợ sự xuất hiện của những chiếc lá mới vào mùa

xuân năm sau. Sucrose và các chất hòa tan khác được chứa trong phloem Bằng chứng cho thấy phloem mang sucrose và các chất hòa tan khác lần đầu tiên được tìm thấy vào những năm 1600 khi nhà khoa học người Ý Marcello Malpighi loại bỏ một vòng vỏ cây khỏi thân cây - nghĩa là ông " thắt lưng" cái cây. Vỏ cây chứa phloem, trong khi xylem ở phần gỗ bên dưới vẫn còn nguyên vẹn. Theo thời gian, vỏ cây ở vùng phía trên dầm phồng lên: Bóc một vòng vỏ để bọc cây. Malpighi đã kết luận một cách chính xác rằng dung dịch từ những chiếc lá phía trên đai đã bị giữ lại trong vỏ cây. Về sau lớp vỏ bên dưới đai chết đi, có lẽ là do không còn nhận được chất dinh dưỡng từ lá. Cuối cùng là rễ, và sau đóhoặc lá chưa trưởng thành) tiêu thụ đường cho nhu cầu tăng trưởng và dự trữ của cây. Một cơ quan nhất định có lúc có thể là bể chứa và có lúc là nguồn. Một ví dụ là rễ cây phong, nơi lưu trữ đường được gửi xuống từ lá trong một mùa sinh trưởng, sau đó gửi đường ngược lên trên để hỗ trợ sự xuất hiện của những chiếc lá mới vào mùa xuân năm sau. Sucrose và các chất hòa tan khác được chứa trong phloem Bằng chứng cho thấy phloem mang sucrose và các chất hòa tan khác lần đầu tiên được tìm thấy vào những năm 1600 khi nhà khoa học người Ý Marcello Malpighi loại bỏ một vòng vỏ cây khỏi thân cây - nghĩa là ông " thắt lưng" cái cây. Vỏ cây chứa phloem, trong khi xylem ở phần gỗ bên dưới vẫn còn nguyên vẹn. Theo thời gian, vỏ cây ở vùng phía trên dầm phồng lên: Bóc một vòng vỏ để bọc cây. Malpighi đã kết luận một cách chính xác rằng dung dịch từ những chiếc lá phía trên đai đã bị giữ lại trong vỏ cây. Về sau lớp vỏ bên dưới đai chết đi, có lẽ là do không còn nhận được chất dinh dưỡng từ lá. Cuối cùng là rễ, và sau đó

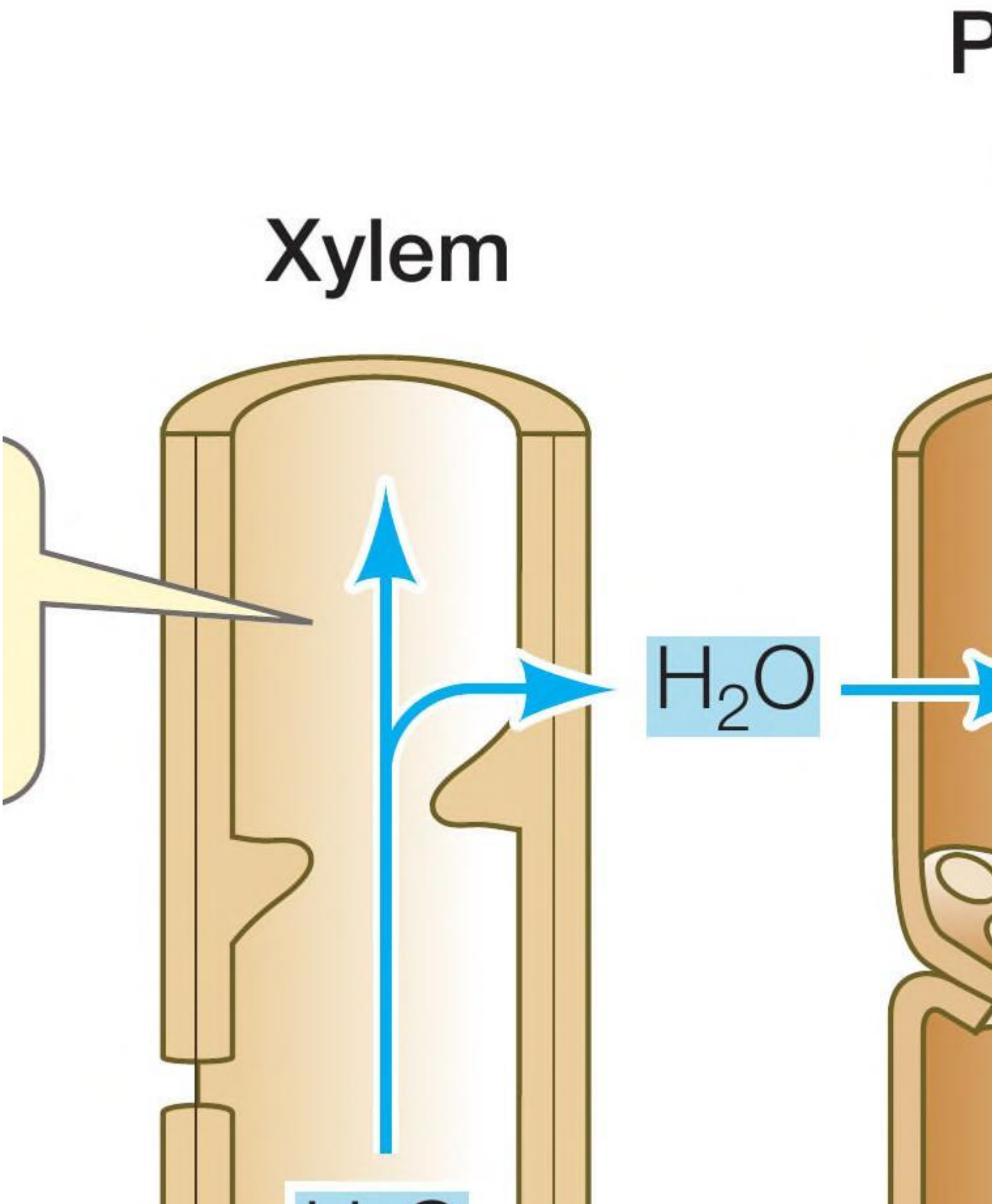
35.4 Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? 735 Lỗ chân lông 35.10 Ống sàng Các phần tử ống sàng riêng lẻ kết hợp với nhau tạo thành các ống dài vận chuyển carbohydrate và các phân tử dinh dưỡng khác đi khắp cơ thể thực vật trong phloem. Các tấm sàng hình thành ở hai đầu của mỗi phần tử ống sàng và nhựa phloem đi qua các lỗ trong tấm sàng. toàn bộ cây đã chết - cho thấy rằng quá trình vận chuyển đường có thể xảy ra trong phloem. Các tế bào tạo nên các ống dẫn của phloem là các phần tử ống sàng (xem Hình 34. 7C). Giống như các phần tử mạch trong xylem, các phần tử ống sàng gặp nhau từ đầu đến cuối. Tuy nhiên, không giống như các phần tử bình có thành cuối bị phá vỡ khi chúng trưởng thành, các phần tử ống sàng vẫn giữ được thành cuối của chúng. Sự liên lạc giữa các phần tử ống sàng được thực hiện nhờ plasmodesmata ở thành cuối của chúng. Trong quá trình phát triển ống sàng, đường kính của các plasmodesmata này tăng lên từ 10 đến 100 lần, tạo ra các lỗ cho phép nhựa phloem chảy giữa các tế bào lân cận. Vì thành cuối của các phần tử ống sàng trông và hoạt động giống như sàng nên chúng được gọi là tấm sàng (Hình 35.10). Điều xảy ra tiếp theo thực sự đáng chú ý và khiến các thành phần ống sàng trở thành một trong những loại tế bào khác thường nhất trong tự nhiên. Khi các lỗ trên tấm sàng mở rộng, phần lớn thành phần tế bào bị mất đi, bao gồm nhân, bộ máy Golgi và hầu hết các ribosome và bộ xương tế bào. Mặc dù vậy, các phần tử ống sàng vẫn tồn tại suốt mùa sinh trưởng ở những cây rụng lá và trong nhiều thập kỷ ở một số cây khác. Làm thế nào các phần tử ống sàng có thể sống lâu như vậy mà không có nhân? Câu trả lời là mỗi phần tử ống sàng có một hoặc nhiều ô đồng hành (xem Hình 35.10). Các tế bào đồng hành được tạo ra dưới dạng tế bào con cùng với các thành phần ống sàng khi tế bào bố mẹ phân chia. Vô số plasmodesmata liên kết một tế bào đồng hành với thành phần ống sàng lân cận của nó. Các tế bào đồng hành giữ lại tất cả các bào quan của chúng và cung cấp tất cả các thành phần cần thiết để duy trì các thành phần ống sàng - chúng có thể được coi là "hệ thống hỗ trợ sự sống" của các phần tử ống sàng. Các nhà sinh học thực vật trong thế kỷ 20 đã sử dụng rệp để phân tích chính xác thành phần của phloem. Rệp là loài côn trùng ăn thực vật bằng cách khoan vào các bộ phận của ống sàng bằng một cơ quan chuyên biệt là stylet. Thế áp suất trong ống sàng cao hơn bên ngoài cây nên hàm lượng phloem bị đẩy qua ống dẫn vào đường tiêu hóa của rệp. Áp lực lớn đến mức một phần chất lỏng bị đẩy qua cơ thể côn trùng và ra khỏi hậu môn của nó. Nếu một con rệp bị đông cứng khi đang kiếm ăn, cơ thể của nó có thể bị chặt ra khỏi thân cây, để lại con mồi còn nguyên vẹn. Nhựa Phloem tiếp tục chảy ra từ ống dẫn trong nhiều giờ và có thể được thu thập để phân tích. Phần tử ống sàng Rệp đã xâm nhập thành công vào ống sàng. Giọt nhựa cây Longistigma caryae (rệp) Stylet Những thí nghiệm này và những thí nghiệm khác đã dẫn đến một số quan sát quan trọng:â€¢ Sucrose chiếm 90% chất hòa tan trong nhựa phloem. Nhựa phloem cũng chứa hormone, các phân tử nhỏ như axit amin, chất dinh dưỡng khoáng và vi rút. â€¢ Tốc độ dòng chảy có thể rất cao, lên tới 100 cm một giờ. • Các phần tử ống sàng khác nhau dẫn chất chứa của chúng theo các hướng khác nhau - ví dụ, lên hoặc xuống thân cây. Do đó chuyển động tổng thể trong phloem là hai chiều. â€¢ Sự chuyển động của nhựa

phloem đòi hỏi các tế bào sống, trái ngược với sự chuyển động trong xylem. Mô hình dòng áp suất dường như giải thích cho sự chuyển vị trong phloem Như đã lưu ý ở trên, nhựa phloem chảy dưới áp suất dương qua các ống sàng. Nó di chuyển theo dòng chảy lớn (tức là từ vùng có tiềm năng áp suất cao hơn đến vùng có tiềm năng áp suất thấp hơn) từ phần tử ống sàng này sang phần tử ống sàng tiếp theo. Chúng ta cần phải


Pores of sieve plate
Sieve plate
Mature sieve tube elem
nuclei and have lost m
Sieve tube element
Phloem sap
The companion
functional cell w
Companion cell

736 CHƯƠNG 35 Vận chuyển trong thực vật 35.11 Mô hình dòng áp suất Sự chênh lệch thế năng nước tạo ra gradient áp suất và dòng chảy lớn của nhựa phloem từ nguồn tới bể. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 35.3 Mô hình dòng áp suất Lifel 0e.com/at35.3 ffr Sự thoát hơi nước kéo nước lên các mạch gỗ. hiểu áp lực này được tạo ra như thế nào để hiểu được sự chuyển vị trong phloem. Hai bước trong quá trình chuyển vị đòi hỏi năng lượng trao đổi chất: • Vận chuyển sucrose và các chất hòa tan khác từ nguồn vào ống sàng; gọi là nạp - Loại bỏ các chất hòa tan từ ống sàng vào bồn rửa; được gọi là dỡ tải Theo mô hình dòng áp suất của sự chuyển vị trong phloem, sucrose được vận chuyển tích cực vào các phần tử ống sàng tại một nguồn, tạo cho các tế bào đó nồng độ sucrose lớn hơn các tế bào xung quanh. Do đó, tế bào phát triển thế năng hòa tan thấp hơn - xÂ¥s âm hơn - tại thời điểm đó nước đi vào các phần tử ống sàng từ mạch xylem bằng thẩm thấu. Sự xâm nhập của nước này gây ra một thế áp suất lớn hơn (áp suất trương lực) ở đầu nguồn của ống sàng, do đó toàn bộ lượng chất lỏng trong ống sàng bị đẩy về phía đầu chìm của ống - nói cách khác, nhựa di chuyển theo dòng chảy lớn để đáp ứng với gradient áp suất (Hình 35.11). Trong bồn chứa, sucrose được dỡ bỏ cả bằng cách vận chuyển thụ động và chủ động, và nước di chuyển trở lại các mạch gỗ. Bằng cách này, độ dốc của thế năng chất tan và thế năng áp suất, cần thiết cho sự di chuyển của nhựa phloem, được duy trì. Đường và các chất hòa tan khác di chuyển từ tế bào trung diệp trong lá đến phloem bằng hai con đường chung: apoplastic và symplastic. Chi tiết chính xác của các tuyến đường này rất khác nhau giữa các loài thực vật. Ở nhiều loại thực vật, đường và các chất hòa tan khác đi theo con đường apoplastic: các chất hòa tan di chuyển ra khỏi tế bào trung diệp và sau đó khuếch tán qua apoplast đến các ống sàng. Các loại đường và axit amin cụ thể sau đó được vận chuyển tích cực vào các phần tử ống sàng. Vận chuyển tích cực qua màng (xem Phần 6.4) cho phép thực vật điều chỉnh những chất cụ thể nào đi vào phloem. Ngược lại, trong con đường cộng hưởng, các chất hòa tan vẫn ở trong chất đối xứng và đi qua plasmodesmata từ tế bào trung mô đến tế bào ống rây. Bởi vì không có màng nào đi qua con đường giao cảm nên các chất hòa tan được nạp vào phloem bằng các cơ chế khác ngoài vận chuyển màng hoạt động. Mô hình dòng áp suất của sự chuyển vị trong phloem tương phản với mô hình thoát hơi nước-kết dính-sức căng của vận chuyển xylem trong Bảng 35.1. Khi đến vùng chìm, các chất hòa tan được vận chuyển tích cực ra khỏi các thành phần ống sàng và vào các mô xung quanh. Việc dỡ tải này phục vụ một số mục đích: nó giúp duy trì độ dốc của thế chất hòa tan và do đó, thế năng áp suất trong các ống sàng; nó cung cấp carbohydrate và axit amin cho các cơ quan đang phát triển,nơi chúng được sử dụng để tăng trưởng; và nó giúp tạo ra nồng độ protein cao và các tế bào Nguồn nạp sucrose vào các ống sàng phloem, làm giảm thế năng nước của chúng... . . .so nước được đưa lên từ các mạch gỗ bằng quá trình thẩm thấu, làm tăng thế áp suất trong các ống sàng. Sự chênh lệch áp suất bên trong đẩy nhựa dọc theo ống sàng đến các tế bào chìm. ...và nước di chuyển trở lại mạch xylem, Sucrose được dỡ xuống tế bào chìm, làm tăng thế năng nước trong ống sàng... carbohydrate trong các cơ quan dự trữ như rễ, quả, hạt. Nhu cầu về carbon cố định có thể rất lớn ở một số mô, chẳng hạn như thân cây đang phát triển nhanh hoặc củ khoai tây đang phát triển. Những mô này nhận được rất nhiều nhựa phloem, trong khi cơ quan đang phát triển chậm nhận được ít hơn. Một thí nghiệm của Lothar Willmitzer và các đồng nghiệp tại Viện Max Planck ở Đức đã chứng minh tầm quan trọng của độ bền chìm trong củ khoai tây (Hình 35.1 2). Sức mạnh chìm là khả năng tương đối của một cơ quan để thu hút quang hợp. Củ khoai tây được hình thành từ thân ngầm có chức năng thay đổi từ vận chuyển sang tổng hợp và dự trữ tinh bột. Bởi vì nguồn glucose để tạo ra loại tinh bột này là sucrose từ phloem nên có nhu cầu cao về việc vận chuyển phloem vào củ khoai tây đang phát triển. Enzym invertase xúc tác quá trình thủy phân sucrose thành glucose và fructose, và fructose nhanh chóng được chuyển hóa thành glucose. Willmitzer và các đồng nghiệp đã biến nạp cây khoai tây bằng cách đưa vào một gen khiến invertase tích tụ trong phần apoplast của mô củ, nơi enzyme tích lũy ở mức cao. Ở những cây này, sucrose được vận chuyển từ phloem vào apoplast sẽ bị thủy phân nhanh chóng. Glucose thu được được các tế bào củ hấp thụ và chuyển hóa thành tinh bột. Hoạt động của invertase trong apoplast làm giảm nồng độ sucrose trong mô khoai tây và dẫn đến tốc độ loại bỏ phloem cao (xem Hình 35.11). Kết quả là, củ khoai tây BẢNG 35.1 Cơ chế của dòng nhựa trong mô mạch thực vật Xylem Phloem Động lực thoát hơi nước từ sự vận chuyển tích cực của dòng khối để lại sucrose tại nguồn và chìm Vị trí của dòng chảy khối Các phần tử mạch không sống và khí quản Các phần tử ống rây sống Áp lực Nguồn âm (kéo từ trên xuống; Nguồn dương (đẩy từ điện thế trong lực căng nhựa); áp suất)chẳng hạn như thân cây đang phát triển nhanh chóng hoặc củ khoai tây đang phát triển. Những mô này nhận được rất nhiều nhựa phloem, trong khi cơ quan đang phát triển chậm nhận được ít hơn. Một thí nghiệm của Lothar

Willmitzer và các đồng nghiệp tại Viện Max Planck ở Đức đã chứng minh tầm quan trọng của độ bền chìm trong củ khoai tây (Hình 35.1 2). Sức mạnh chìm là khả năng tương đối của một cơ quan để thu hút quang hợp. Củ khoai tây được hình thành từ thân ngầm có chức năng thay đổi từ vận chuyển sang tổng hợp và dự trữ tinh bột. Bởi vì nguồn glucose để tạo ra loại tinh bột này là sucrose từ phloem nên có nhu cầu cao về việc vận chuyển phloem vào củ khoai tây đang phát triển. Enzym invertase xúc tác quá trình thủy phân sucrose thành glucose và fructose, và fructose nhanh chóng được chuyển hóa thành glucose. Willmitzer và các đồng nghiệp đã biến nạp cây khoai tây bằng cách đưa vào một gen khiến invertase tích tụ trong phần apoplast của mô củ, nơi enzyme tích lũy ở mức cao. Ở những cây này, sucrose được vận chuyển từ phloem vào apoplast sẽ bị thủy phân nhanh chóng. Glucose thu được được các tế bào củ hấp thụ và chuyển hóa thành tinh bột. Hoạt động của invertase trong apoplast làm giảm nồng độ sucrose trong mô khoai tây và dẫn đến tốc độ loại bỏ phloem cao (xem Hình 35.11). Kết quả là, củ khoai tây BẢNG 35.1 Cơ chế của dòng nhựa trong mô mạch thực vật Xylem Phloem Động lực thoát hơi nước từ sự vận chuyển tích cực của dòng khối để lại sucrose tại nguồn và chìm Vị trí của dòng chảy khối Các phần tử mạch không sống và khí quản Các phần tử ống rây sống Áp lực Nguồn âm (kéo từ trên xuống; Nguồn dương (đẩy từ điện thế trong lực căng nhựa); áp suất)chẳng hạn như thân cây đang phát triển nhanh chóng hoặc củ khoai tây đang phát triển. Những mô này nhận được rất nhiều nhựa phloem, trong khi cơ quan đang phát triển chậm nhận được ít hơn. Một thí nghiệm của Lothar Willmitzer và các đồng nghiệp tại Viện Max Planck ở Đức đã chứng minh tầm quan trọng của độ bền chìm trong củ khoai tây (Hình 35.1 2). Sức mạnh chìm là khả năng tương đối của một cơ quan để thu hút quang hợp. Củ khoai tây được hình thành từ thân ngầm có chức năng thay đổi từ vận chuyển sang tổng hợp và dự trữ tinh bột. Bởi vì nguồn glucose để tạo ra loại tinh bột này là sucrose từ phloem nên có nhu cầu cao về việc vận chuyển phloem vào củ khoai tây đang phát triển. Enzym invertase xúc tác quá trình thủy phân sucrose thành glucose và fructose, và fructose nhanh chóng được chuyển hóa thành glucose. Willmitzer và các đồng nghiệp đã biến nạp cây khoai tây bằng cách đưa vào một gen khiến invertase tích tụ trong phần apoplast của mô củ, nơi enzyme tích lũy ở mức cao. Ở những cây này, sucrose được vận chuyển từ phloem vào apoplast sẽ bị thủy phân nhanh chóng. Glucose thu được được các tế bào củ hấp thụ và chuyển hóa thành tinh bột. Hoạt động của invertase trong apoplast làm giảm nồng độ sucrose trong mô khoai tây và dẫn đến tốc độ loại bỏ phloem cao (xem Hình 35.11). Kết quả là, củ khoai tây BẢNG 35.1 Cơ chế của dòng nhựa trong mô mạch thực vật Xylem Phloem Động lực thoát hơi nước từ sự vận chuyển tích cực của dòng khối để lại sucrose tại nguồn và chìm Vị trí của dòng chảy khối Các phần tử mạch không sống và khí quản Các phần tử ống rây sống Áp suất Nguồn âm (kéo từ trên xuống; Nguồn dương (đẩy từ điện thế trong lực căng nhựa); áp suất)Hoạt động của invertase trong apoplast làm giảm nồng độ sucrose trong mô khoai tây và dẫn đến tốc độ loại bỏ phloem cao (xem Hình 35.11). Kết quả là, củ khoai tây BẢNG 35.1 Cơ chế của dòng nhựa trong mô mạch thực vật Xylem Phloem Động lực thoát hơi nước từ sự vận chuyển tích cực của dòng khối để lại sucrose tại nguồn và chìm Vị trí của dòng chảy khối Các phần tử mạch không sống và khí quản Các phần tử ống rây sống Áp suất Nguồn âm (kéo từ trên xuống; Nguồn dương (đẩy từ điện thế trong lực căng nhựa); áp suất)Hoạt động của invertase trong apoplast làm giảm nồng độ sucrose trong mô khoai tây và dẫn đến tốc độ loại bỏ phloem cao (xem Hình 35.11). Kết quả là, củ khoai tây BẢNG 35.1 Cơ chế của dòng nhựa trong mô mạch thực vật Xylem Phloem Động lực thoát hơi nước từ sự vận chuyển tích cực của dòng khối để lại sucrose tại nguồn và chìm Vị trí của dòng chảy khối Các phần tử mạch không sống và khí quản Các phần tử ống rây sống Áp lực Nguồn âm (kéo từ trên xuống; Nguồn dương (đẩy từ điện thế trong lực căng nhựa); áp suất)


Xylem
H_2O

35.4 Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? 737 NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 35.12 Thao tác vận chuyển Sucrose từ Phloem Liệu sự thay đổi nồng độ sucrose trong mô chìm có ảnh hưởng đến việc dỡ sucrose khỏi phloem không? Lothar Willmitzer và các đồng nghiệp đã biến đổi gen cây khoai tây để sucrose trong củ đang phát triển bị thủy phân ngay lập tức. Điều này làm giảm nồng độ sucrose hiệu quả trong "bồn rửa"; để dỡ bỏ phloem. Sau đó, các nhà nghiên cứu đã kiểm tra xem liệu điều này có ảnh hưởng đến sự phát triển của củ hay không, phản ánh việc loại bỏ sucrose khỏi phloem.3 GIẢ THUYẾT Việc giảm nồng độ sucrose trong cơ quan chìm sẽ làm tăng sự vận chuyển và dỡ bỏ sucrose khỏi phloem. Phương pháp Thực vật được biến nạp gen invertase, một loại enzyme thủy phân sucrose. Cây khoai tây có củ ngầm, thân biến tính chứa tinh bột v_ Kết quả Cây dại Cây chuyển gen Cây dại có hàm lượng sucrose cao trong quá trình phát triển củ. Củ có kích thước và số lượng bình thường. Cây biến đổi gen có hàm lượng sucrose thấp trong quá trình phát triển củ và tạo ra ít khoai tây hơn nhưng có kích thước lớn hơn nhiều. III ooo JJJ KẾT LUẬN Tăng cường độ chìm làm tăng vận chuyển sucrose vào các mô đang phát triển. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aSonnewald, U. và cộng sự. 1997. Công nghệ sinh học tự nhiên 15: 794-797. phát triển trên cây chuyển gen có kích thước lớn hơn cây dại. Thí nghiệm này đã chứng minh rằng việc vận chuyển vào apoplast là một cách hiệu quả để các tế bào phloem thải sucrose và gradient nồng độ sucrose giữa phloem và apoplast ảnh hưởng đến tốc độ dỡ tải. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Thao tác vận chuyển Sucrose từ Giấy gốc Phloem Sonnewald, U., N.-R. Hajirezaei, J. Kossmann, A. Heyer, R. Tretheway và L. Willmitzer. 1997. Tăng kích thước củ khoai tây do biểu hiện apoplastic của men invertase. Công nghệ sinh học tự nhiên 15: 794-797. Phân tích dữ liệu Các mô của thực vật có thể là nhà xuất khẩu (nguồn) hoặc nhà nhập khẩu (chìm) carbohydrate, chủ yếu ở dạng sucrose. Nhiều loại thực phẩm được trồng để tiêu thụ cho con người là khăn giấy chìm; chúng ta ăn cây trồng' carbohydrate, chủ yếu ở dạng tinh bột. Khi củ khoai tây phát triển từ thân ngầm hay còn gọi là thân cây, nó cần rất nhiều carbohydrate mà nó thu được dưới dạng sucrose từ phloem. Lothar Willmitzer và các đồng nghiệp tại Viện Max Planck ở Đức đã đưa ra giả thuyết rằng tốc độ vận chuyển sucrose từ phloem sang củ bị ảnh hưởng bởi sự chênh lệch nồng độ sucrose (độ dốc) giữa phloem và củ đang phát triển. Để kiểm tra giả thuyết của mình, họ đã sử dụng kỹ thuật di truyền để biểu hiện gen invertase của nấm men trong quá trình phát triển tế bào củ (xem Hình 35.12). Cây khoai tây bình thường có invertase nhưng không biểu hiện ở mức độ cao trong củ.Gen invertase của nấm men được sử dụng để biến nạp thực vật được kết hợp với chất kích thích thực vật gây ra biểu hiện cao của enzyme trong củ đang phát triển. Invertase thủy phân sucrose, vì vậy các nhà nghiên cứu dự đoán rằng nồng độ sucrose trong củ của cây chuyển gen (và gradient dốc hơn) so với cây dại. Các thí nghiệm được thực hiện trên cây chuyển gen đã xác nhận rằng việc tăng chênh lệch nồng độ sucrose giữa phloem và củ đã dẫn đến việc tăng lượng sucrose thải ra khỏi phloem. CÂU HỎI 1 Để kiểm tra xem men invertase được đưa vào có tác dụng như dự đoán đối với mức độ sucrose hay không, các nhà nghiên cứu đã đo hoạt tính invertase và lượng đường trong củ của cây dại và cây chuyển gen. Kết quả nằm ở ba hàng đầu tiên của bảng (trung bình Â± độ lệch chuẩn). Nhóm thực vật nào có hoạt tính invertase cao hơn? Thực hiện kiểm tra thống kê để đánh giá kết luận của bạn (xem Phụ lục B). Việc đo hàm lượng đường liên quan đến hoạt động invertase như thế nào? CÂU HỎI 2 Các nhà nghiên cứu ước tính lượng sucrose được dỡ bỏ khỏi phloem bằng cách so sánh kích thước của củ phát triển trên cây bình thường và cây chuyển gen, giả định rằng những củ lớn hơn chắc chắn đã thải ra nhiều sucrose hơn từ phloem. Năng suất củ được thể hiện ở hai hàng cuối của bảng (trung bình Â± độ lệch chuẩn). Bạn có thể kết luận gì về sự phân bố sucrose cho củ đang phát triển? Hoạt tính Invertase chuyển gen loại hoang dã (đơn vị/mg protein) 9 + 4 598 Â± 73 Sucrose (mg/g trọng lượng củ) 15,8 Â±0,7 1,2 Â±0,2 Glucose (mg/g trọng lượng củ) 2,1 Â± 0,4 38,0 Â± 4,3 Củ mỗi cây 6,4 Â± 0,4 2,6 Â±0,1 Trọng lượng củ (g/củ) 18 57,3 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATABạn có thể kết luận gì về sự phân bố sucrose cho củ đang phát triển? Hoạt tính Invertase chuyển gen loại hoang dã (đơn vị/mg protein) 9 + 4 598 Â± 73 Sucrose (mg/g trọng lượng củ) 15,8 Â±0,7 1,2 Â±0,2 Glucose (mg/g trọng lượng củ) 2,1 Â± 0,4 38,0 Â± 4,3 Củ mỗi cây 6,4 Â± 0,4 2,6 Â±0,1 Trọng lượng củ (g/củ) 18 57,3 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATABạn có thể kết luận gì về sự phân bố sucrose cho củ đang phát triển? Hoạt tính Invertase chuyển gen loại hoang dã (đơn vị/mg protein) 9 + 4 598 Â± 73 Sucrose (mg/g trọng lượng củ) 15,8 Â±0,7 1,2 Â±0,2 Glucose (mg/g trọng lượng củ) 2,1 Â± 0,4 38,0 Â± 4,3

Củ mỗi cây 6,4 Â± 0,4 2,6 Â±0,1 Trọng lượng củ (g/củ) 18 57,3 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA

738 CHƯƠNG 35 Vận chuyển trong thực vật Việc kiểm soát sự di chuyển của nhựa phloem từ nguồn tới nơi nhận có tầm quan trọng rất lớn đối với con người. Các bộ phận của thực vật mà chúng ta sử dụng làm thực phẩm, chẳng hạn như hạt giống (ví dụ: hạt gạo trong câu chuyện mở đầu), quả và các cơ quan dự trữ, hầu hết đều là các phần chìm. Việc tăng dòng sucrose vào các cơ quan này khi chúng phát triển có thể làm tăng sản lượng lương thực ở cây trồng. Thí nghiệm trên khoai tây, được mô tả ở trên, là một bước quan trọng hướng tới sự hiểu biết và điều khiển sự vận chuyển phloem. RECAP Carbohydrate được tạo ra bởi quá trình quang hợp được vận chuyển từ nguồn tới chìm qua phloem bằng cơ chế dòng áp suất. • Giải thích sự khác biệt giữa nguồn và bồn. Xem trang. 734 â€¢ Làm thế nào mà việc nạp sucrose tại nguồn lại dẫn đến dòng chảy lớn về phía bồn chứa? Xem trang 735-736 và Hình 35.1 1 Những phương pháp nào khác được sử dụng để giảm thất thoát nước trong nông nghiệp? TRẢ LỜI Sự phát triển tối ưu của cây phụ thuộc vào sự hiện diện của lượng nước thích hợp trong đất gần rễ trong suốt vòng đời của cây. Ngoài việc sử dụng các loại cây tiết kiệm nước hơn, người trồng cây có thể điều chỉnh môi trường để giảm thất thoát nước do bốc hơi và dòng chảy trong đất. Đơn giản chỉ cần đặt một cái chảo ra đồng và đo tốc độ bay hơi có thể là một hướng dẫn về thời điểm cần tăng cường tưới nước. Cảm biến giá rẻ trong đất có thể đo hàm lượng nước và cảnh báo người trồng về tình trạng thiếu hoặc thừa nước. Nông dân có thể sử dụng công nghệ laser để phân loại (tạo hình) ruộng nhằm giảm lượng nước chảy tràn trong quá trình tưới. Thực vật hấp thụ nước và chất hòa tan như thế nào? chương tóm tắt(35) â€¢ Vận chuyển trong xylem là thụ động. Nó không yêu cầu nhà máy tiêu tốn năng lượng. – Nước di chuyển qua màng sinh học bằng thẩm thấu, luôn di chuyển về phía những vùng có thế năng nước âm hơn. Thế năng nước (XF) của tế bào hoặc dung dịch là tổng của thế năng hòa tan (XPS) và thế năng áp suất (XF). Ôn lại Hình 35.2, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 35.1 â€¢ Tế bào thực vật cứng có tiềm năng áp suất dương đáng kể vì thành tế bào cứng sẽ hạn chế sự giãn nở của tế bào. Áp suất dương này (áp suất trương lực) duy trì cấu trúc vật lý của nhiều tế bào thực vật; nếu thế áp giảm thì cây sẽ héo. • Sự chuyển động của dung dịch do sự chênh lệch về thế áp suất giữa hai bộ phận của nhà máy được gọi là dòng chảy khối. – Aquaporin là các protein kênh tạo điều kiện thuận lợi cho sự di chuyển của các phân tử nước qua màng sinh học. • Sự hấp thu khoáng chất cần có protein vận chuyển. Một số khoáng chất xâm nhập vào cây một cách thụ động bằng cách khuếch tán thuận lợi; những người khác xâm nhập bằng vận chuyển tích cực. Bơm proton cung cấp năng lượng cho việc vận chuyển tích cực nhiều ion khoáng qua màng tế bào trong thực vật. Ôn lại Hình 35.4 â€¢ Nước và khoáng chất đi từ đất vào rễ thông qua apoplast và Symlast, nhưng phải đi qua Symlast để đi qua nội bì và đi vào xylem.Dải Casparian trong nội bì ngăn chặn sự di chuyển của nước và khoáng chất qua apoplast. Ôn lại Hình 35.5, 35.6, HOẠT ĐỘNG 35.1 Nước và khoáng chất được vận chuyển trong Xylem như thế nào? Các thí nghiệm đã chứng minh rằng không phải chỉ riêng bơm rễ hay hoạt động mao dẫn mới có thể giải thích được sự dâng lên của nhựa xylem trong cây. • Sự vận chuyển nước trong xylem là kết quả của các tác động tổng hợp của sự thoát hơi nước, sự kết dính và sức căng - cơ chế thoát hơi nước-kết dính-căng thẳng. Sự bay hơi từ lá tạo ra sức căng trong các tế bào trung diệp, kéo một cột nước - được giữ với nhau bằng sự gắn kết - lên qua xylem từ rễ. Xem lại Hình 35.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 35.2 Khí khổng kiểm soát việc mất nước và hấp thu C02 như thế nào? - Lớp biểu bì dạng sáp của biểu bì thực vật không thấm được cả nước và carbon dioxide. Khí khổng cho phép hấp thụ carbon dioxide (khi mở) đồng thời giảm thiểu sự mất nước qua đường hô hấp (khi đóng). • Một cặp tế bào bảo vệ kiểm soát kích thước lỗ khí khổng. Một bơm proton được kích hoạt bằng ánh sáng sẽ di chuyển các proton ra khỏi tế bào bảo vệ đến thành tế bào biểu bì xung quanh, thiết lập một gradient điện hóa thúc đẩy sự vận chuyển các ion kali vào các tế bào bảo vệ. Nước thẩm thấu theo sau, làm phồng lên các tế bào bảo vệ và mở khí khổng. Ôn lại Hình 35.9 â€¢ Khi bị đe dọa mất nước, các tế bào trung diệp giải phóng axit abscisic, khiến các tế bào bảo vệ đóng khí khổng, ngay cả khi có ánh sáng. Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? • Sản phẩm của quá trình quang hợp, cũng như một số khoáng chất, được vận chuyển qua các ống sàng trong phloem nhờ các phần tử ống sàng sống. Ôn lại Hình 35.10 â€¢ Sự chuyển vị trong phloem có thể diễn ra theo cả hai hướng trong thân. Chuyển vị yêu cầu cung cấp ATP. • Sự dịch chuyển trong phloem được giải thích bằng mô hình dòng áp suất: sự khác biệt về nồng độ chất tan giữa nguồn và bể tạo ra sự khác biệt về thế áp suất (dương) dọc theo các ống sàng, dẫn đến dòng chảy

khối. Xem lại Hình 35.11, Bảng 35.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 35.3 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is35 sjjjmKhí khổng cho phép hấp thụ carbon dioxide (khi mở) đồng thời giảm thiểu sự mất nước qua đường hô hấp (khi đóng). • Một cặp tế bào bảo vệ kiểm soát kích thước lỗ khí khổng. Một bơm proton được kích hoạt bằng ánh sáng sẽ di chuyển các proton ra khỏi tế bào bảo vệ đến thành tế bào biểu bì xung quanh, thiết lập một gradient điện hóa thúc đẩy sự vận chuyển các ion kali vào các tế bào bảo vệ. Nước thẩm thấu theo sau, làm phồng lên các tế bào bảo vệ và mở khí khổng. Ôn lại Hình 35.9 â€¢ Khi bị đe dọa mất nước, các tế bào trung diệp giải phóng axit abscisic, khiến các tế bào bảo vệ đóng khí khổng, ngay cả khi có ánh sáng. Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? • Sản phẩm của quá trình quang hợp, cũng như một số khoáng chất, được vận chuyển qua các ống sàng trong phloem nhờ các phần tử ống sàng sống. Ôn lại Hình 35.10 â€¢ Sự chuyển vị trong phloem có thể diễn ra theo cả hai hướng trong thân. Chuyển vị yêu cầu cung cấp ATP. • Sự dịch chuyển trong phloem được giải thích bằng mô hình dòng áp suất: sự khác biệt về nồng độ chất tan giữa nguồn và bể tạo ra sự khác biệt về thế áp suất (dương) dọc theo các ống sàng, dẫn đến dòng chảy khối. Xem lại Hình 35.11, Bảng 35.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 35.3 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is35 sjjjmKhí khổng cho phép hấp thụ carbon dioxide (khi mở) đồng thời giảm thiểu sự mất nước qua đường hô hấp (khi đóng). • Một cặp tế bào bảo vệ kiểm soát kích thước lỗ khí khổng. Một bơm proton được kích hoạt bằng ánh sáng sẽ di chuyển các proton ra khỏi tế bào bảo vệ đến thành tế bào biểu bì xung quanh, thiết lập một gradient điện hóa thúc đẩy sự vận chuyển các ion kali vào các tế bào bảo vệ. Nước thẩm thấu theo sau, làm phồng lên các tế bào bảo vệ và mở khí khổng. Ôn lại Hình 35.9 â€¢ Khi bị đe dọa mất nước, các tế bào trung diệp giải phóng axit abscisic, khiến các tế bào bảo vệ đóng khí khổng, ngay cả khi có ánh sáng. Các chất được chuyển vị trí trong Phloem như thế nào? • Sản phẩm của quá trình quang hợp, cũng như một số khoáng chất, được vận chuyển qua các ống sàng trong phloem nhờ các phần tử ống sàng sống. Ôn lại Hình 35.10 â€¢ Sự chuyển vị trong phloem có thể diễn ra theo cả hai hướng trong thân. Chuyển vị yêu cầu cung cấp ATP. • Sự dịch chuyển trong phloem được giải thích bằng mô hình dòng áp suất: sự khác biệt về nồng độ chất tan giữa nguồn và bể tạo ra sự khác biệt về thế áp suất (dương) dọc theo các ống sàng, dẫn đến dòng chảy khối. Xem lại Hình 35.11, Bảng 35.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 35.3 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is35 sjjjm

Tóm tắt chương 739 ÔN LẠI CHƯƠNG GHI NHỚ 1. Thẩm thấu a. cần ATP. b. dẫn đến sự vỡ vụn của tế bào thực vật được đặt trong nước tinh khiết. c. có thể làm cho tế bào trở nên căng cứng. d. không phụ thuộc vào nồng độ chất tan. đ. tiếp tục cho đến khi thế áp suất bằng thế năng nước. 2. Thế năng nước a. là sự chênh lệch giữa thế năng chất tan và thế năng áp suất. b. tương tự như áp suất không khí trong lốp ô tô. c. là sự chuyển động của nước qua màng. d. quyết định hướng di chuyển của nước giữa các tế bào. đ. được định nghĩa là 1,0 MPa đối với nước tinh khiết dưới áp suất không tác dụng. 3. Phát biểu nào về việc bơm proton qua màng sinh chất của thực vật là không đúng? Một. Nó đòi hỏi ATP. b. Vùng bên trong màng trở nên tích điện dương so với vùng bên ngoài. c. Nó tăng cường sự di chuyển của các ion K+ vào trong tế bào. d. Nó di chuyển các proton ra khỏi tế bào theo gradient nồng độ proton. đ. Nó có thể thúc đẩy sự vận chuyển tích cực thứ cấp của các ion tích điện âm. 4. Câu nào không đúng? Một. Symlast bao gồm tế bào chất liên kết với nhau của các tế bào sống. b. Nước có thể vào bia mà không vào được bản giao hưởng. c. Các dải Casparian ngăn nước di chuyển qua apoplast giữa các tế bào nội bì. d. Nội bì là một lớp tế bào ở vỏ não. đ. Nước có thể di chuyển tự do trong apoplast mà không cần xâm nhập vào tế bào. 5. Bộ phận nào sau đây không thuộc cơ chế thoát hơi nước-kết dính-căng thẳng? Một. Nước bay hơi từ thành tế bào trung mô. b. Việc loại bỏ nước khỏi xylem sẽ tạo ra lực kéo lên cột nước. c. Nước có tính kết dính đáng kể. d. Ống càng rộng thì cột nước của nó có thể chịu được sức căng càng lớn. đ. Ở mỗi bước, nước di chuyển đến vùng có thế năng nước âm mạnh hơn. 6. Phát biểu nào về sự vận chuyển phloem là không đúng? Một. Nó diễn ra trong các ống sàng. b. Nó phụ thuộc vào cơ chế nạp chất tan vào phloem tại nguồn. c. Nó dừng lại nếu phloem bị nhiệt giết chết. d. Một điện thế áp suất cao được duy trì trong các ống sàng. đ. Tại bồn rửa, các chất hòa tan được vận chuyển tích cực vào các phần tử ống sàng. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Bắn tế bào biểu bì bảo vệ chống mất nước quá mức. Họ thực hiện chức năng này như thế nào? Bạn có thể mong đợi tìm thấy sự khác biệt nào trong cấu trúc của lớp biểu bì ở thân, rễ và lá? 8. So sánh nguồn và bồn. Cho ví dụ về mỗi. Sự phân bổ nguồn và bể có thể thay đổi như thế

nào trong một năm? 9. Số lượng màng plasma tối thiểu mà một phân tử nước phải vượt qua để đi từ dung dịch đất vào khí quyển bằng tấm bia là bao nhiêu? Để đi từ dung dịch đất tới tế bào thịt lá của lá? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Trong câu chuyện mở đầu chương này, chúng ta thấy rằng đột biến gen HARDY đã tạo ra cây Arabidopsis có hệ thống rễ rộng hơn và lá dày hơn so với cây dại.Khi gen HARDY được phân lập, người ta thấy nó mã hóa một yếu tố phiên mã kích thích sự biểu hiện của gen nhằm tăng hiệu quả sử dụng nước. Kiểu hình nào do đột biến gen HARDY sẽ khiến cây Arabidopsis sử dụng nước hiệu quả hơn? Bạn sẽ nghiên cứu ảnh hưởng của đột biến HARDY lên khí khổng bằng cách nào? Bạn mong đợi kết quả gì? 11. Dưới đây là số đo thế năng nước ('F) ở một cây cao 100 mét và môi trường xung quanh nó: Vùng Â¥ (MPa) Nước trong đất -0,3 Xylem của rễ -0,6 Xylem của thân cây -1,2 Bên trong lá -2,0 Không khí bên ngoài -58,5 Trọng lực tác dụng lực -0,01 MPa trên một mét độ cao so với mặt đất. Một. Thế năng nước trong lá có đủ thấp để hút nước lên ngọn cây không? b. Sự thoát hơi nước có tiếp tục không nếu thế năng nước trong đất giảm xuống -1,0? c. Bạn mong đợi điều gì sẽ xảy ra với thế năng nước của xylem nếu tất cả các khí khổng đóng lại? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

36 Dinh dưỡng thực vật Cây ngô hút nitơ, chẳng hạn như những cây được bón phân ở đây, chiết xuất rất nhiều hợp chất nitơ từ đất. Lượng nitơ dư thừa mà cây ngô không hấp thụ sẽ bị bỏ lại trong đất và có thể gây ô nhiễm. CHƯƠNG NỘI DUNG 36.1 Cây trồng cần những chất dinh dưỡng gì? 36.2 Cây trồng thu được chất dinh dưỡng bằng cách nào? 36.3 Cấu trúc đất ảnh hưởng đến cây trồng như thế nào? 36.4 Nấm và vi khuẩn làm tăng sự hấp thu chất dinh dưỡng của rễ cây như thế nào? 36.5 Làm thế nào để thực vật ăn thịt và ký sinh có được chế độ ăn uống cân bằng? CÂY TRỒNG NHƯ GẠO, LÚA MÌ VÀ NGÔ cung cấp hơn một nửa khẩu phần ăn của con người. Nhưng giống như các sinh vật khác, bản thân thực vật cũng cần dinh dưỡng tốt để phát triển và sản xuất thức ăn cho chúng ta. Một trong những chất dinh dưỡng thường bị thiếu hụt nhất trong đất là nitơ. Phân bón hoặc phân chuồng có thể được sử dụng để khắc phục tình trạng thiếu hụt này, tạo ra hiệu quả ngoạn mục đối với sự phát triển của cây trồng và sản xuất ngũ cốc. Năng suất sản xuất của nhiều loại cây trồng đã tăng đáng kể trong thế kỷ qua, một phần là do việc sử dụng nhiều phân bón hơn. Nhưng phân đạm đắt tiền theo hai cách. Đầu tiên, quy trình sản xuất amoni từ khí hydro và nitơ kéo dài hàng thế kỷ rất tốn năng lượng; khi giá dầu tăng thì giá phân bón cũng tăng. Năm 2012, nông dân Mỹ tiêu tốn khoảng 8 tỷ USD mỗi năm để rải phân đạm trên 90 triệu mẫu ruộng ngô. Con số này cao gấp ba lần chi phí vào năm 2000. Hãy tưởng tượng điều này có ý nghĩa gì nếu bạn là một nông dân nghèo không có tiền để trả mức giá cao hơn cho phân bón cần thiết cho cây trồng của bạn phát triển. Phân đạm cũng tốn kém về mặt môi trường. Khi trời mưa quá nhiều, phân đạm có thể bị thất thoát khỏi ruộng đồng và trôi vào hồ, sông hoặc nước ngầm. Khi các con sông chứa đầy nitơ đổ ra biển, có thể dẫn đến sự phát triển quá mức của tảo biển. Cuối cùng, tảo chết và các sinh vật phân hủy tảo sử dụng quá nhiều oxy đến mức không còn đủ oxy để hỗ trợ sự sống của động vật. Do đó, dòng chảy phân bón nitơ đã dẫn đến các "vùng chết" rộng lớn; ở vùng biển gần cửa các con sông lớn, bao gồm Đồng bằng sông Mississippi ở Vịnh Mexico. Một chi phí môi trường bổ sung là việc chuyển đổi một số phân bón nitơ thành khí oxit nitơ (N20), góp phần vào sự nóng lên toàn cầu. Các nhà khoa học đang nghiên cứu một số chiến lược để có thể sử dụng phân đạm một cách hiệu quả. Một chiến lược là cải thiện các biện pháp canh tác, áp dụng tỷ lệ nitơ tối ưu cho cây trồng đồng thời giảm tổn thất cho môi trường. Chiến lược khác là thay đổi di truyền của cây trồng để cải thiện sự hấp thu và đồng hóa nitơ của chúng. Một số công ty ở Mỹ đang nghiên cứu biến đổi gen của ngô để tăng hiệu quả sử dụng nitơ. Nhiều quá trình liên quan đến việc cây trồng sử dụng nitơ từ đất, chẳng hạn như hấp thụ vào rễ, vận chuyển đến các cơ quan khác trong hệ thống mạch máu,và kết hợp nitơ vào các phân tử như axit amin và nucleotide. Mỗi quá trình liên quan đến nhiều gen và do đó sự kế thừa rất phức tạp. Tuy nhiên, sự hiểu biết về các quá trình này sẽ mang lại sự cải thiện về hiệu quả sử dụng nitơ. Những tiến bộ nào đã đạt được trong việc nâng cao hiệu quả sử dụng nitơ của ngô? Xem câu trả lời ở trang 753.


MF



36.1 Cây trồng cần những chất dinh dưỡng gì? 741 36.1 Cây trồng cần những chất dinh dưỡng gì? Mọi sinh vật sống - và thực vật cũng không ngoại lệ - đều phải lấy nguyên liệu thô từ môi trường của nó. Những chất

dinh dưỡng này bao gồm các thành phần chính của các đại phân tử: carbon, hydro, oxy và nitơ. Thực vật là sinh vật tự dưỡng và thu được cả carbon và oxy từ carbon dioxide trong khí quyển thông qua các phản ứng quang hợp (xem Chương 10). Hydro chủ yếu đến từ nước nên rất dồi dào khi được cung cấp đủ nước. Nitơ, như bạn sẽ thấy ở phần sau của chương này, xâm nhập vào hầu hết các loại cây trồng từ đất. Hoạt động của vi sinh vật có vai trò quan trọng trong việc chuyển hóa nitơ hữu cơ và khí nitơ thành các dạng vô cơ mà cây trồng có thể sử dụng được. Ngoài nitơ, sinh vật còn cần các chất dinh dưỡng khoáng khác: các nguyên tố vô cơ được sử dụng cho các quá trình tế bào khác nhau. Ví dụ, protein chứa lưu huỳnh (S), axit nucleic chứa phốt pho (P), diệp lục chứa magiê (Mg), cytochrome chứa sắt (Fe) và tín hiệu tế bào có thể liên quan đến canxi (Ca). Hầu hết các loại cây trồng đều lấy được những chất dinh dưỡng này từ đất. Trong đất, các khoáng chất hòa tan trong nước dưới dạng ion, tạo thành dung dịch - gọi là dung dịch đất - tiếp xúc với rễ cây. Tất cả các loại cây trồng đều yêu cầu các chất dinh dưỡng đa lượng và vi lượng cụ thể Chất dinh dưỡng thực vật được gọi là nguyên tố thiết yếu nếu cây không hoàn thành vòng đời hoặc phát triển bất thường khi thiếu hoặc không đủ nguyên tố đó. Ngoài việc cần các nguyên tố phi khoáng cacbon, oxy và hydro, cây trồng còn cần nhiều chất dinh dưỡng khoáng (Bảng 36.1). Các yếu tố thiết yếu được chia thành hai loại – chất dinh dưỡng đa lượng và chất dinh dưỡng vi lượng – dựa trên số lượng mà thực vật yêu cầu. “Cây cần các chất dinh dưỡng đa lượng với nồng độ ít nhất là 1 gam/kg chất khô của cây. â € ¢ Cây cần vi chất dinh dưỡng với nồng độ dưới 100 miligam trên mỗi kg chất khô của cây. Làm thế nào để chúng ta biết cây có nhận đủ chất dinh dưỡng cụ thể hay không? BẢNG 36.1 Các nguyên tố khoáng cần thiết cho thực vật Nguyên tố (Viết tắt; Dạng hấp thụ) Lượng điển hình trong thực vật (g/kg) Chức năng chính Triệu chứng thiếu hụt Chất dinh dưỡng đa lượng Nitơ (N; N03" và NH4+) 15 Trong protein, axit nucleic Những lá già nhất chuyển sang màu vàng và chết sớm; cây bị còi cọc Phốt pho (P; H2P04â€œ và hpo42-) 2 Trong axit nucleic, ATP, phospholipids Cây có màu xanh đậm với các đường gân màu tím và bị còi cọc Kali (K; K+) 10 Hoạt hóa enzyme; Sự cân bằng nước; cân bằng ion; lỗ khí mở Lá già có mép chết Lưu huỳnh (S; SO/-) 1 Trong protein và coenzym Lá non có màu vàng đến trắng với các gân vàng Canxi (Ca; Ca2+) 5 Ảnh hưởng đến khung tế bào, màng,và nhiều enzym; sứ giả thứ hai Điểm tăng trưởng chết đi; lá non màu vàng và nhăn Magie (Mg; Mg2+) 2 Trong diệp lục; được yêu cầu bởi nhiều enzyme; ổn định ribosome Lá già có sọc vàng giữa các gân lá VI CHẤT DINH DƯỠNG Sắt (Fe; Fe2+ và Fe3+) 0,1 Ở vị trí hoạt động của nhiều enzyme oxy hóa khử và chất mang điện tử; tổng hợp diệp lục Lá non có màu trắng hoặc vàng Clo (Cl; CL) 0,1 Quang hợp; cân bằng ion Đầu lá héo; lá chuyển sang màu vàng và chết Mangan (Mn; Mn2+) 0,05 Kích hoạt nhiều enzyme Lá non có màu nhạt với gân xanh Boron [B; B(OH)3] 0,02 Cần thiết cho sự hình thành và mở rộng thành tế bào thích hợp Sự phát triển của lá và rễ kém Kẽm (Zn; Zn2+) 0,02 Kích hoạt enzyme; tổng hợp auxin Lá non nhỏ bất thường; lá già có nhiều điểm chết Đồng (Cu; Cu2+) 0,006 Ở vị trí hoạt động của nhiều enzyme oxi hóa khử và chất mang điện tử Lá mới có màu xanh đậm, có thể có điểm chết Niken (Ni; Ni2+) 0,00005 Kích hoạt enzyme urease Đầu lá chết; thiếu hụt hiếm Molypden (Mo; Mo042_) 0,0001 Giảm nitrat Lá chuyển sang màu vàng giữa các gân lá; lá già chết

742 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật Khỏe mạnh Thiếu sắt Thiếu nitơ 36.1 Triệu chứng thiếu chất dinh dưỡng khoáng Những cây bên trái được trồng với đầy đủ các chất dinh dưỡng thiết yếu. Những cây ở giữa bị thiếu sắt, trong khi những cây ở bên phải bị thiếu nitơ. bạn ơi! Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 36.1 Thiếu hụt nitơ và sắt Lifel 0e.com/at36.1 Các triệu chứng thiếu hụt cho thấy dinh dưỡng không đủ Khi cây bị thiếu một nguyên tố thiết yếu, nó sẽ biểu hiện các triệu chứng thiếu hụt đặc trưng. Bảng 36.1 liệt kê một số triệu chứng này và cây thiếu sắt và nitơ cũng được trình bày trong Hình 36.1. Những triệu chứng như vậy giúp người trồng chẩn đoán tình trạng thiếu hụt chất dinh dưỡng khoáng ở cây trồng. Với chẩn đoán chính xác, (các) chất dinh dưỡng còn thiếu có thể được cung cấp dưới dạng phân bón (một nguồn bổ sung chất dinh dưỡng khoáng). Chúng ta biết rằng các nguyên tố liệt kê trong Bảng 36.1 rất cần thiết cho sự sống của mọi loài thực vật. Làm thế nào các nhà sinh học khám phá ra những yếu tố nào là thiết yếu? Thí nghiệm thủy canh xác định các yếu tố thiết yếu Các yếu tố thiết yếu cho cây trồng được xác định bằng cách trồng cây thủy canh - nghĩa là rễ của chúng lơ lửng trong dung dịch dinh dưỡng thay vì trong đất. Trồng cây theo cách này cho phép kiểm soát lượng dinh dưỡng sẵn có tốt hơn so với khả năng có thể trong một môi trường phức tạp như đất. NVESTIGATINGLIFE^^^^M 36.2 Niken có phải là nguyên tố cần thiết cho sự phát triển của thực vật không? Sử dụng muối có độ tinh khiết cao trong môi trường tăng trưởng, Patrick Brown và các đồng nghiệp đã kiểm

tra xem liệu lúa mạch có thể hoàn thành vòng đời của nó khi không có niken hay không.3 Các nhà điều tra khác cho thấy rằng không có nguyên tố nào khác có thể thay thế cho niken. GIẢ THUYẾT Niken là nguyên tố thiết yếu để cây trồng hoàn thành vòng đời của nó. Phương pháp Kết quả 100 c o ca 30 c 'Â£ o) 60 CD Â§ 40 q5 CL 20 0 50 100 150 200 250 Nồng độ niken trong hạt (ng/g) KẾT LUẬN Hạt lúa mạch cần niken để tồn tại và nảy mầm, và do đó niken là nguyên tố thiết yếu cho dinh dưỡng thực vật. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBrown, P. H., R. M. Welch và E. E. Cary. 1987. Sinh lý thực vật 85: 801-803. Trong các thí nghiệm đầu tiên thuộc loại này, được thực hiện cách đây một thế kỷ rưỡi, thực vật dường như phát triển bình thường trong dung dịch chỉ chứa canxi nitrat [Ca(N03)2], magie sunfat (MgS04) và kali photphat (KH2P04). Một dung dịch thiếu bất kỳ hợp chất nào trong số này sẽ không thể hỗ trợ sự phát triển bình thường. Các thử nghiệm với các hợp chất khác bao gồm sự kết hợp khác nhau của các nguyên tố này đã sớm xác định sự tồn tại của sáu nguyên tố thiết yếu: canxi, nitơ, magie, lưu huỳnh, kali và phốt pho. Hiện nay chúng được gọi là các chất dinh dưỡng đa lượng khoáng chất thiết yếu. Sắt là vi chất dinh dưỡng đầu tiên được xác định rõ ràng là thiết yếu vào những năm 1840. Vi chất dinh dưỡng cuối cùng được liệt kê là thiết yếu là niken vào năm 1983. Thí nghiệm đó được mô tả trong Hình 36.2.Việc xác định các vi chất dinh dưỡng thiết yếu tỏ ra khó khăn hơn việc xác định các chất dinh dưỡng đa lượng vì chúng có hàm lượng rất nhỏ. Lượng vi chất dinh dưỡng vừa đủ có thể có trong môi trường trồng cây hoặc trong chính cây trồng. Một hạt giống có thể chứa đủ vi chất dinh dưỡng để cung cấp cho phôi và toàn bộ cây trong suốt vòng đời của nó. Thậm chí có thể còn sót lại đủ để truyền lại cho thế hệ thứ ba 1. Trồng cây lúa mạch trong 3 thế hệ trong dung dịch dinh dưỡng chứa 0, 0,6 và 1,0 pM NiS04. 2. Thu hoạch hạt giống từ 5-6 cây thế hệ thứ ba trong mỗi nhóm. 3. Xác định hàm lượng niken trong hạt của từng cây. 4. Nảy mầm các hạt khác từ cùng một cây trên môi trường không chứa niken và vẽ sơ đồ thành công của quá trình nảy mầm theo nồng độ niken. Có mối tương quan dương giữa sự nảy mầm của hạt và nồng độ niken trong hạt. Sự nảy mầm ít hơn đáng kể ở nồng độ niken thấp nhất. â€¢ 0 chiều NiS04 â€¢ 0,6 chiều NiS04 â€¢ 1,0 chiều NiS04

36.2 Cây trồng thu được chất dinh dưỡng bằng cách nào? 743 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Niken có phải là nguyên tố cần thiết cho sự phát triển của thực vật không? Giấy gốc Brown, P. H., R. M. Welch và E. E. Cary. 1987. Niken: Vi chất dinh dưỡng cần thiết cho thực vật bậc cao. Sinh lý thực vật 85: 801-803. Phân tích dữ liệu Để một nguyên tố được phân loại là chất dinh dưỡng thiết yếu cho thực vật thì phải đáp ứng hai tiêu chí. Cụ thể, người ta phải chứng minh rằng thực vật không thể hoàn thành vòng đời của nó nếu thiếu yếu tố này và không có yếu tố nào khác có thể thay thế yếu tố thử nghiệm. Để xác định xem niken có phải là nguyên tố thiết yếu cho cây trồng hay không, Patrick Brown và các đồng nghiệp đã kiểm tra xem liệu lúa mạch có thể hoàn thành vòng đời của nó khi không có niken hay không. Các nhà nghiên cứu đã trồng cây lúa mạch trong ba thế hệ trong dung dịch dinh dưỡng chứa 0, 0,6 hoặc 1,0 pM NiS04, sau đó kiểm tra hàm lượng niken và khả năng nảy mầm của hạt. Kết quả cho thấy mối tương quan dương giữa sự nảy mầm của hạt và nồng độ niken (xem Hình 36.2). Điều quan trọng là không quan sát thấy sự nảy mầm ở nồng độ niken thấp nhất. Cùng với kết quả từ một nghiên cứu khác cho thấy không có nguyên tố nào khác có thể thay thế niken, các nhà điều tra kết luận rằng niken là một vi chất dinh dưỡng thiết yếu. Như thể hiện trong Hình 36.2, sự suy giảm Ni làm giảm khả năng nảy mầm của hạt lúa mạch. Điều này có thể được gây ra bởi khả năng tạo ra hạt của cây bố mẹ bị giảm, hoặc nói cách khác là khả năng nảy mầm của chính hạt đó bị giảm. Để nghiên cứu hai khả năng này, Brown và các đồng nghiệp đã đo sản lượng ngũ cốc của 20 cây cho mỗi lần xử lý niken. Kết quả được trình bày trong BẢNG A. CÂU HỎI 1 Sự suy giảm Ni có làm giảm khả năng tạo hạt của cây bố mẹ không? Dữ liệu nào hỗ trợ câu trả lời của bạn? CÂU HỎI 2 Dữ liệu được biểu thị dưới dạng trung bình Â± độ lệch chuẩn. Bạn sẽ thực hiện kiểm tra thống kê nào để xác định xem liệu các giá trị trung bình có khác biệt đáng kể hay không? Có phải họ không? (Tham khảo Phụ lục B nếu cần.) CÂU HỎI 3 Để xác định xem có thể khắc phục khả năng nảy mầm bị suy giảm bằng cách thêm Ni hay không, hạt khô từ ba nhóm trong bảng được ngâm trong nước có hoặc không có thêm 1,0 pM NiS04. Kết quả được trình bày trong BẢNG B. Việc thêm dung dịch Ni vào hạt khô có ảnh hưởng đến sự nảy mầm không? CÂU HỎI 4 Các nhà sinh học thực vật xác định giá trị tới hạn là nồng độ của chất dinh dưỡng khoáng trong mô thực vật làm giảm 1,5% năng suất tối ưu của cây. Sử dụng tỷ lệ nảy mầm tối đa trong biểu đồ ở Hình 36.2 làm năng suất tối ưu, giá trị tới hạn của niken là bao nhiêu?

BẢNG A Ni trong dung dịch dinh dưỡng (pi M) Tổng trọng lượng hạt (g) Số hạt (mỗi cây) 0 7,3 Â± 1,3 175 + 26 0,6 7,5 Â± 0,9 179 Â±35 1,0 8,4 Â± 1,5 195 + 41 BẢNG B Nảy mầm sau khi ngâm hạt cung cấp Ni có hoặc không có niken (%) cây mẹ (pi M) 0 |jM NiSO, 1 pM NiSO, 0 9,1 Â± 10 11,5 + 10,3 0,6 55,2 Â± 17 51,2 + 20,3 1,0 98,2 Â± 6,7 97,1 Â±9.1 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA. Vì những khó khăn như vậy, các thí nghiệm dinh dưỡng phải được thực hiện trong phòng thí nghiệm được kiểm soát chặt chẽ với các bộ lọc không khí đặc biệt giúp loại bỏ các hạt muối cực nhỏ trong không khí và chỉ sử dụng các hóa chất tinh khiết nhất hiện có. RECAP Thực vật là sinh vật tự dưỡng lấy cacbon và oxy bằng quá trình quang hợp, các chất dinh dưỡng khoáng và nước từ đất. Các chất dinh dưỡng cần thiết cho cây trồng được phân loại thành chất dinh dưỡng đa lượng hoặc vi chất dinh dưỡng tùy thuộc vào lượng cần thiết. Các vi chất dinh dưỡng thường cần thiết với số lượng nhỏ đến mức chỉ những thí nghiệm hóa học phức tạp mới có thể xác định được mức độ cần thiết của chúng. â€¢ Một số triệu chứng thiếu khoáng cụ thể ở thực vật là gì? Xem trang 741-742 và Bảng 36.1 â€¢ Tại sao cây trồng cần phốt pho? Tại sao họ cần nitơ? Xem trang. 741 – Vạch ra một phương pháp thí nghiệm để xác định xem một nguyên tố có cần thiết cho cây trồng hay không. Xem Hình 36.2 Như chúng ta đã thấy, tất cả các loại cây trồng đều cần một nhóm chất dinh dưỡng cụ thể để phát triển. Tuy nhiên, không giống như nhiều sinh vật khác, thực vật không thể di chuyển xung quanh để tìm chất dinh dưỡng. Chúng ta hãy xem cách cây tìm và hấp thụ chất dinh dưỡng từ môi trường. Làm thế nào để thực vật thu được chất dinh dưỡng? Nhiều sinh vật có thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác để tìm chất dinh dưỡng cần thiết. Nhưng thực vật không thể thay đổi vị trí của nó (nó không cuống) và do đó phải lấy chất dinh dưỡng từ môi trường trực tiếp của nó. Ngoại trừ carbon và oxy trong C02, việc cung cấp chất dinh dưỡng cho cây trồng hoàn toàn mang tính cục bộ và cây trồng có thể sử dụng hết nước và các chất dinh dưỡng khoáng trong môi trường cục bộ khi nó phát triển. Cây trồng giải quyết vấn đề khan hiếm chất dinh dưỡng như thế nào? Thực vật dựa vào sự tăng trưởng để tìm chất dinh dưỡng Như đã thảo luận ở Chương 34, thực vật khác về cơ bản với động vật ở chỗ chúng phát triển trong suốt vòng đời của mình. Trong thực tế.Làm thế nào để thực vật thu được chất dinh dưỡng? Nhiều sinh vật có thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác để tìm chất dinh dưỡng cần thiết. Nhưng thực vật không thể thay đổi vị trí của nó (nó không cuống) và do đó phải lấy chất dinh dưỡng từ môi trường trực tiếp của nó. Ngoại trừ carbon và oxy trong C02, việc cung cấp chất dinh dưỡng cho cây trồng hoàn toàn mang tính cục bộ và cây trồng có thể sử dụng hết nước và các chất dinh dưỡng khoáng trong môi trường cục bộ khi nó phát triển. Cây trồng giải quyết vấn đề khan hiếm chất dinh dưỡng như thế nào? Thực vật dựa vào sự tăng trưởng để tìm chất dinh dưỡng Như đã thảo luận ở Chương 34, thực vật khác về cơ bản với động vật ở chỗ chúng phát triển trong suốt vòng đời của mình. Trong thực tế.Làm thế nào để thực vật thu được chất dinh dưỡng? Nhiều sinh vật có thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác để tìm chất dinh dưỡng cần thiết. Nhưng thực vật không thể thay đổi vị trí của nó (nó không cuống) và do đó phải lấy chất dinh dưỡng từ môi trường trực tiếp của nó. Ngoại trừ carbon và oxy trong C02, việc cung cấp chất dinh dưỡng cho cây trồng hoàn toàn mang tính cục bộ và cây trồng có thể sử dụng hết nước và các chất dinh dưỡng khoáng trong môi trường cục bộ khi nó phát triển. Cây trồng giải quyết vấn đề khan hiếm chất dinh dưỡng như thế nào? Thực vật dựa vào sự tăng trưởng để tìm chất dinh dưỡng Như đã thảo luận ở Chương 34, thực vật khác về cơ bản với động vật ở chỗ chúng phát triển trong suốt vòng đời của mình. Trong thực tế.

744 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật Rễ phát triển ở nồng độ cao của chất dinh dưỡng khoáng. - - Tế bào biểu bì Tế bào vỏ Phân tử dinh dưỡng Đầu rễ g | Loại và số lượng chất vận chuyển chất dinh dưỡng trong màng tế bào biểu bì được điều hòa bởi nồng độ chất dinh dưỡng bên trong và bên ngoài tế bào, v _ _ _ y 36.3 Thực vật điều hòa dinh dưỡng Rễ cây phân nhánh và phát triển hướng tới chất dinh dưỡng. Các chất dinh dưỡng được hấp thụ nhờ các protein vận chuyển trong màng tế bào biểu bì. Số lượng chất vận chuyển cho một chất dinh dưỡng nhất định có thể được điều chỉnh để đáp ứng với lượng chất dinh dưỡng sẵn có. tăng trưởng là một phiên bản chuyển động của thực vật. Ví dụ, rễ thu được hầu hết các chất dinh dưỡng khoáng mà cây cần. Bằng cách phát triển qua đất, rễ khai thác đất để tìm nguồn dinh dưỡng khoáng và nước mới. Sự phát triển của thân và lá giúp cây thu được ánh sáng và carbon dioxide, từ đó cho phép rễ tiếp tục phát triển trong đất. Sự thiếu hụt nước hoặc các chất dinh dưỡng khoáng cụ thể có thể kích thích cây mọc nhiều rễ hơn, cải thiện khả năng phát triển của cây. cơ hội tìm thấy các chất dinh dưỡng họ cần. Khi lớn lên, một cái cây - hoặc thậm chí một rễ đơn lẻ - phải đối phó với một môi trường luôn thay đổi. Phân động vật tạo ra nồng độ nitơ cục

bộ cao. Một hạt canxi cacbonat có thể làm cho một khu vực nhỏ của đất có tính kiềm, trong khi chất hữu cơ chết có thể làm cho khu vực lân cận có tính axit. Những môi trường vi mô như vậy khuyến khích hoặc ngăn cản sự phát triển của hệ thống rễ và giúp định hướng sự phát triển của nó. Một nỗ lực lớn đang được tiến hành để xác định các tín hiệu trong đất và các con đường truyền tín hiệu trong rễ dẫn đến sự phát triển hướng tới nguồn dinh dưỡng (Hình 36.3). Sự hấp thu và đồng hóa chất dinh dưỡng được điều hòa. Các chất dinh dưỡng phải đi qua màng sinh chất của tế bào để được sử dụng hoặc đồng hóa thành các phân tử lớn hơn. Các phân tử phân cực, bao gồm cả các ion khoáng, đi qua màng thông qua hệ thống vận chuyển chuyên biệt. Trong Chương 35, chúng ta đã thảo luận về sự chuyển động của nước và các ion vào rễ cây thông qua apoplast (thông qua thành tế bào và khoảng gian bào) hoặc Symlast (trực tiếp qua tế bào). Dải Casparian ngăn nước và ion xâm nhập vào mô gỗ của rễ (xem Phần 35.1); do đó các chất dinh dưỡng này phải đi vào chất tổng hợp trước khi chúng có thể được vận chuyển đến các mô khác. Trong hầu hết các trường hợp, các ion được vận chuyển tích cực qua màng plasma của tế bào biểu bì vào chất cộng hưởng vì nồng độ của chúng trong dung dịch đất thường thấp hơn nồng độ của chúng trong tế bào (xem Hình 35.4). Thực vật có hệ thống vận chuyển chuyên biệt để hấp thụ các ion cụ thể (xem Hình 36.3). Ví dụ, Arabidopsis thaliana có hơn 50 gen mã hóa chất vận chuyển nitrat (N03~), 6 gen mã hóa chất vận chuyển amoni (NH4+) và ít nhất 4 gen mã hóa chất vận chuyển phốt phát (P043-). Sự hấp thu chất dinh dưỡng được điều chỉnh chặt chẽ vì mức độ ion bên trong tế bào phải được duy trì ở mức không đổi.Các gen vận chuyển ion được điều hòa ở cấp độ phiên mã bởi số lượng của từng chất dinh dưỡng bên trong tế bào: mức độ dinh dưỡng thấp sẽ kích thích phiên mã, trong khi mức độ cao sẽ ức chế quá trình phiên mã. Ngoài ra, bản thân các protein vận chuyển cũng được điều hòa (ví dụ, bằng quá trình phosphoryl hóa) để kiểm soát hoạt động vận chuyển ion của chúng. Sự đồng hóa các chất dinh dưỡng thành các phân tử phức tạp hơn cũng được điều chỉnh theo nhu cầu của cây. Các enzyme liên quan đến quá trình đồng hóa nitrat và amoni thành axit amin được điều hòa ở cấp độ phiên mã và sau phiên mã để tăng khả năng đồng hóa khi có nhiều nitơ. Sự hấp thu và đồng hóa nitơ cũng được kích thích bởi quá trình quang hợp và điều này đảm bảo rằng trạng thái nitơ trong cây được phối hợp với trạng thái carbon của nó. TÓM TẮT (3^2) Cả sự hấp thu và đồng hóa các chất dinh dưỡng đều được điều hòa theo nhu cầu của cây. • Làm thế nào khả năng phát triển trong suốt vòng đời của chúng cho phép thực vật tìm kiếm chất dinh dưỡng? Xem trang. 744 â€¢ Mô tả cách thực vật kiểm soát sự hấp thu và đồng hóa các chất dinh dưỡng khoáng. Xem Hình 36.3 Thực vật thu được nhiều nguyên tố thiết yếu từ đất. Như chúng ta sẽ thấy trong phần tiếp theo, đất có cấu trúc phức tạp ảnh hưởng đến khả năng cung cấp chất dinh dưỡng cho cây trồng. Cấu trúc đất ảnh hưởng đến cây trồng như thế nào? Hầu hết các loài thực vật trên cạn đều phát triển trong đất. Đất cung cấp: â€¢ Hỗ trợ cơ học â€¢ Chất dinh dưỡng khoáng và nước từ dung dịch đất â€¢ 02 cho quá trình hô hấp của rễ Đất cũng là nơi cư trú của nhiều vi khuẩn và các sinh vật khác; một số trong số này có lợi cho đời sống thực vật, nhưng một số khác lại có hại. Một sốĐất cung cấp: â€¢ Hỗ trợ cơ học â€¢ Chất dinh dưỡng khoáng và nước từ dung dịch đất â€¢ 02 cho quá trình hô hấp của rễ Đất cũng là nơi cư trú của nhiều vi khuẩn và các sinh vật khác; một số trong số này có lợi cho đời sống thực vật, nhưng một số khác lại có hại. Một sốĐất cung cấp: â€¢ Hỗ trợ cơ học â€¢ Chất dinh dưỡng khoáng và nước từ dung dịch đất â€¢ 02 cho quá trình hô hấp của rễ Đất cũng là nơi cư trú của nhiều vi khuẩn và các sinh vật khác; một số trong số này có lợi cho đời sống thực vật, nhưng một số khác lại có hại. Một số



36.3 Cấu trúc đất ảnh hưởng đến cây trồng như thế nào? 745 loại đất chứa hàm lượng độc hại của các ion kim loại như cadmium, crom và chì (xem Phần 39.4). Đất bị biến đổi bởi các hiện tượng tự nhiên như mưa, nhiệt độ khắc nghiệt và các hoạt động của thực vật và động vật. Chúng cũng bị biến đổi bởi các hoạt động của con người, đặc biệt là trong nông nghiệp. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét thành phần, cấu trúc và sự hình thành của đất cũng như vai trò của chúng đối với dinh dưỡng thực vật. Đất có cấu trúc phức tạp Đất có thành phần sống và không sống (Hình 36.4). Các thành phần sống bao gồm rễ cây cũng như quần thể vi khuẩn, nấm, sinh vật nguyên sinh và động vật như giun đất và côn trùng. Phần không sống của đất bao gồm các mảnh đá có kích thước khác nhau, từ đá lớn, cát đến phù sa, và cuối cùng là các hạt đất sét nhỏ có đường kính 2 micromet (pm) hoặc nhỏ hơn. Đất cũng chứa nước và các chất dinh dưỡng khoáng hòa tan, không khí và chất hữu cơ chết. Các không gian không khí trong đất chứa 02. Mặc dù các loại đất rất khác nhau nhưng hầu hết chúng đều có mặt cắt đất bao gồm một số lớp nằm ngang có thể nhận biết được, gọi là tầng, nằm chồng lên nhau. Các nhà khoa học về đất nhận ra ba tầng chính – được gọi là A, B và C – trong đặc điểm của một loại đất điển hình (Hình 36.5). â€¢ Tầng A là lớp đất mặt hỗ trợ nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng. Nó chứa hầu hết các chất hữu cơ sống và chết của đất. â€¢ Tầng B là lớp đất dưới, nơi tích tụ vật liệu từ lớp đất mặt phía trên nó và từ đá mẹ bên dưới. â€¢ Tầng C là đá mẹ, còn gọi là đá gốc, đang trong quá trình phân hủy để hình thành đất. Độ phì của đất là khả năng của đất hỗ trợ sự phát triển của cây trồng. Độ phì nhiêu của lớp đất mặt được quyết định bởi nhiều yếu tố. Lớp đất mặt khác nhau Rễ Giun khoáng Hạt vi khuẩn \ Igi chết (tức là cát) 1 Chất hạt hữu cơ đất sét Nước 36.4 Độ phức tạp của đất Đất thuận lợi cho sự phát triển của thực vật chứa cả đất sét và các hạt khoáng lớn hơn, cũng như nước, không khí và chất hữu cơ. Các sinh vật khác cũng có mặt. Tầng A __ Tầng đất mặt B Tầng đất dưới^ Tầng C Phong hóa ^ đá mẹ 36.5 A Đặc điểm đất Các tầng A, B và C đôi khi có thể được nhìn thấy tại các công trường xây dựng như công trình này ở Massachussets. Tầng trên (chân trời A) là nơi sinh sống của hầu hết các sinh vật sống trong đất. rất nhiều vào tỷ lệ cát, bùn và đất sét và điều này ảnh hưởng đến khả năng hỗ trợ sự phát triển của thực vật. Ví dụ, các chất dinh dưỡng khoáng có xu hướng bị rửa trôi từ tầng đất phía trên - hòa tan trong nước mưa hoặc nước tưới và được đưa đến các tầng sâu hơn, nơi rễ cây không thể sử dụng được. Khoáng chất hòa tan dễ dàng bị rửa trôi khỏi đất cát vì các hạt cát tương đối lớn và không thể giữ nước. Ngược lại, đất sét liên kết nhiều nước hơn cát và bề mặt tích điện của các hạt đất sét liên kết các ion khoáng mà rễ cây cuối cùng sẽ hấp thụ.Nhưng các hạt đất sét rất nhỏ và dính chặt vào nhau, để lại rất ít không gian cho không khí. Đất mùn là loại đất có hỗn hợp tối ưu gồm cát, bùn và đất sét, do đó có đủ lượng không khí, nước và chất dinh dưỡng sẵn có cho cây trồng. Đất mùn cũng thường chứa chất hữu cơ. Hầu hết các loại đất mặt tốt nhất cho nông nghiệp là đất mùn. Ngoài các hạt khoáng chất, đất còn chứa chất hữu cơ chết, phần lớn là từ thực vật. Các sinh vật trong đất phân hủy lá chết và các cơ quan thực vật khác trên mặt đất thành một chất gọi là mùn. Vật liệu này được các vi khuẩn sử dụng làm nguồn thức ăn để phân hủy các phân tử hữu cơ phức tạp và giải phóng các phân tử đơn giản hơn vào dung dịch đất. Đất mùn còn cung cấp không gian không khí làm tăng khả năng sẵn sàng cho rễ cây. Đất hình thành thông qua quá trình phong hóa của đá. Đá bị phân hủy thành các hạt đất – bị phong hóa – theo hai cách. Đầu tiên là phong hóa cơ học, đó là sự phân hủy vật lý của vật liệu bằng cách làm ướt, làm khô và đóng băng. Thứ hai là sự phong hóa hóa học, sự thay đổi tính chất hóa học của vật liệu trong đá. Một số

746 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật Các loại phong hóa hóa học xảy ra, tất cả đều ảnh hưởng đến sự sẵn có của các chất dinh dưỡng khoáng: â€¢ Oxy hóa bởi oxy trong khí quyển â€¢ Thủy phân (phản ứng với nước) â€¢ Phản ứng với axit (đặc biệt là axit cacbonic) Cha mẹ đá và sự phong hóa mà nó trải qua quyết định cấu trúc cơ bản và thành phần hóa học của đất. Tuy nhiên, một đặc điểm quan trọng của đất đối với cây trồng là sự sẵn có của các chất dinh dưỡng cần được hòa tan trong dung dịch đất để cây hấp thụ. Phong hóa hóa học thường dẫn đến các hạt đất sét được bao phủ bởi các nhóm hóa học mang điện tích âm, chúng liên kết các chất dinh dưỡng khoáng mang điện tích dương. Làm thế nào rễ có thể thu được các chất dinh dưỡng khoáng chất này? Đất là nguồn dinh dưỡng thực vật Các hạt mùn và đất sét thường mang điện tích âm. Những hạt này tạo thành các điểm thu hút ion (xem Phần 2.2) với các ion tích điện dương (cation) của nhiều khoáng chất quan trọng đối với dinh dưỡng thực vật, chẳng hạn như kali (K+), magie (Mg2+) và canxi (Ca2+). Để có thể sử dụng được cho thực vật hoặc các sinh vật khác, các cation này phải được tách ra khỏi các hạt đất sét. Hãy nhớ lại rằng bề mặt rễ được bao phủ bởi các tế bào lông rễ (xem Hình 34.8). Các chất vận chuyển trong màng sinh

chất của những tế bào này tích cực bơm proton (H+) ra khỏi tế bào. Ngoài ra, quá trình hô hấp tế bào ở rễ còn giải phóng CO2, chất này hòa tan trong nước trong đất và phản ứng với nó tạo thành axit cacbonic. Axit này ion hóa tạo thành bicarbonate và proton tự do: co2 + h2o – h2co3^h+ + hco3Bơm proton bởi rễ và ion hóa axit carbonic đều có tác dụng làm tăng nồng độ proton (hạ độ pH) trong đất xung quanh rễ. Các proton liên kết với các hạt đất sét mạnh hơn so với các cation khoáng chất; về bản chất, chúng trao đổi vị trí với các cation trong một quá trình gọi là trao đổi cation (Hình 36.6). Trao đổi cation giải phóng các cation quan trọng vào dung dịch đất, nơi rễ cây có thể hấp thụ chúng. Độ phì của đất được xác định một phần bởi khả năng cung cấp chất dinh dưỡng của đất theo cách này. Một số hạt đất, chẳng hạn như các hạt chứa oxit sắt hoặc nhôm, tích điện dương trong điều kiện axit và có thể trao đổi anion trong một quá trình tương tự như trao đổi cation. Tuy nhiên, độ pH của đất hiếm khi đủ thấp để xảy ra trao đổi anion. Kết quả là, các anion quan trọng như nitrat (N03_) và sunfat (S042-) – nguồn trực tiếp của nitơ và lưu huỳnh, tương ứng – có thể thấm nhanh chóng từ tầng A. Như chúng ta vừa thấy, độ phì của đất bị ảnh hưởng bởi độ pH của đất. Nồng độ proton ảnh hưởng đến sự liên kết của cation và anion với các hạt đất và có thể ảnh hưởng đến khả năng hòa tan của các chất dinh dưỡng khác, chẳng hạn như sắt. Ngoài ra, độ pH của đất ảnh hưởng đến sự hấp thụ chất dinh dưỡng của rễ cây. Độ pH của đất phụ thuộc vào hàm lượng khoáng chất và hữu cơ và có thể bị thay đổi bởi nhiều yếu tố khác nhau, bao gồm lượng mưa, thời tiết, sự phát triển của thực vật và sử dụng phân bón.Độ pH đất tối ưu cho hầu hết các loại cây trồng nằm trong khoảng từ 6 đến 7,5, nhưng một số loại cây, chẳng hạn như quả việt quất và quả nam việt quất, thích độ pH từ 4,5 đến 5. Phân bón có thể được sử dụng để bổ sung chất dinh dưỡng cho đất. đất có nhiều chất dinh dưỡng nên cây trồng mới phát triển kém trên đất đó. Độ phì nhiêu của đất có thể được phục hồi hoặc tăng lên theo nhiều cách khác nhau, bao gồm chuyển dịch nông nghiệp sang vị trí khác hoặc bón phân hữu cơ hoặc hóa học. NÔNG NGHIỆP CHUYỂN ĐỔI Trong quá khứ, khi đất không còn đủ khả năng hỗ trợ cây trồng phát triển đủ cho mục đích nông nghiệp, người dân chỉ đơn giản là di chuyển đến nơi khác. Các chất dinh dưỡng trong đất của cánh đồng được bỏ hoang sẽ được bổ sung dần dần thông qua việc bổ sung chất hữu cơ từ sự phát triển và chết đi của thực vật hiện diện trong tự nhiên và do sự phong hóa của đá mẹ. Cả hai quá trình đều mất nhiều thời gian, đây không phải là vấn đề miễn là có nhiều đất. Tuy nhiên, ngày nay, nhu cầu lương thực của một lượng lớn dân số là quá lớn nên đất đai bị bỏ trống trong thời gian dài và người dân không có ý định rời khỏi những ngôi nhà định cư. Do đó, phân bón hóa học hiện nay được sử dụng phổ biến để cải thiện độ phì nhiêu của đất. PHÂN BÓN HỮU CƠ Vi sinh vật trong đất phân hủy các phân tử hữu cơ thành các phân tử nhỏ hơn, đơn giản hơn. Những phân tử đơn giản hơn này có thể hòa tan trong nước trong đất và xâm nhập vào rễ cây. Ví dụ, vi khuẩn đất phân hủy protein trong lá chết và tạo ra các ion amoni (NH4+), sau đó chuyển hóa thành nitrat (N03-). Cả amoni và nitrat đều có thể được cây trồng hấp thụ và sử dụng: Vi khuẩn Vi khuẩn Protein trong lá - > NH,+ - > KHÔNG," Một hạt đất sét mang điện tích âm sẽ liên kết với các cation. Caz+) co2 + h2o -â–º H2C03 T Các cation khoáng được giải phóng vào dung dịch đất. Các cation được trao đổi với các ion hydro thu được từ axit cacbonic (H2C03) hoặc từ chính cây trồng. 36.6 Cây trao đổi cation Cây lấy chất dinh dưỡng khoáng từ đất chủ yếu dưới dạng ion dương; kali (K+) là ví dụ được hiển thị ở đây.đó không phải là vấn đề miễn là có nhiều đất. Tuy nhiên, ngày nay, nhu cầu lương thực của một lượng lớn dân số là quá lớn nên đất đai bị bỏ trống trong thời gian dài và người dân không có ý định rời khỏi những ngôi nhà định cư. Do đó, phân bón hóa học hiện nay được sử dụng phổ biến để cải thiện độ phì nhiêu của đất. PHÂN BÓN HỮU CƠ Vi sinh vật trong đất phân hủy các phân tử hữu cơ thành các phân tử nhỏ hơn, đơn giản hơn. Những phân tử đơn giản hơn này có thể hòa tan trong nước trong đất và xâm nhập vào rễ cây. Ví dụ, vi khuẩn đất phân hủy protein trong lá chết và tạo ra các ion amoni (NH4+), sau đó chuyển hóa thành nitrat (N03-). Cả amoni và nitrat đều có thể được cây trồng hấp thụ và sử dụng: Vi khuẩn Vi khuẩn Protein trong lá - > NH,+ - > KHÔNG," Một hạt đất sét mang điện tích âm sẽ liên kết với các cation. Caz+) co2 + h2o -â–º H2C03 T Các cation khoáng được giải phóng vào dung dịch đất. Các cation được trao đổi với các ion hydro thu được từ axit cacbonic (H2C03) hoặc từ chính cây trồng. 36.6 Cây trao đổi cation Cây lấy chất dinh dưỡng khoáng từ đất chủ yếu dưới dạng ion dương; kali (K+) là ví dụ được hiển thị ở đây.đó không phải là vấn đề miễn là có nhiều đất. Tuy nhiên, ngày nay, nhu cầu lương thực của một lượng lớn dân số là quá lớn nên đất đai bị bỏ trống trong thời gian dài và người dân không có ý định rời khỏi những ngôi nhà định cư. Do đó, phân bón hóa học hiện nay được sử dụng phổ biến để cải thiện độ phì nhiêu của đất. PHÂN BÓN HỮU CƠ Vi sinh vật trong đất phân hủy các phân tử hữu cơ thành các phân tử nhỏ hơn, đơn

giản hơn. Những phân tử đơn giản hơn này có thể hòa tan trong nước trong đất và xâm nhập vào rễ cây. Ví dụ, vi khuẩn đất phân hủy protein trong lá chết và tạo ra các ion amoni (NH4+), sau đó chuyển hóa thành nitrat (N03-). Cả amoni và nitrat đều có thể được cây trồng hấp thụ và sử dụng: Vi khuẩn Vi khuẩn Protein trong lá - > NH,+ - > KHÔNG," Một hạt đất sét mang điện tích âm sẽ liên kết với các cation. Caz+) co2 + h2o -â–º H2C03 T Các cation khoáng được giải phóng vào dung dịch đất. Các cation được trao đổi với các ion hydro thu được từ axit cacbonic (H2C03) hoặc từ chính cây trồng. 36.6 Cây trao đổi cation Cây lấy chất dinh dưỡng khoáng từ đất chủ yếu dưới dạng ion dương; kali (K+) là ví dụ được hiển thị ở đây.

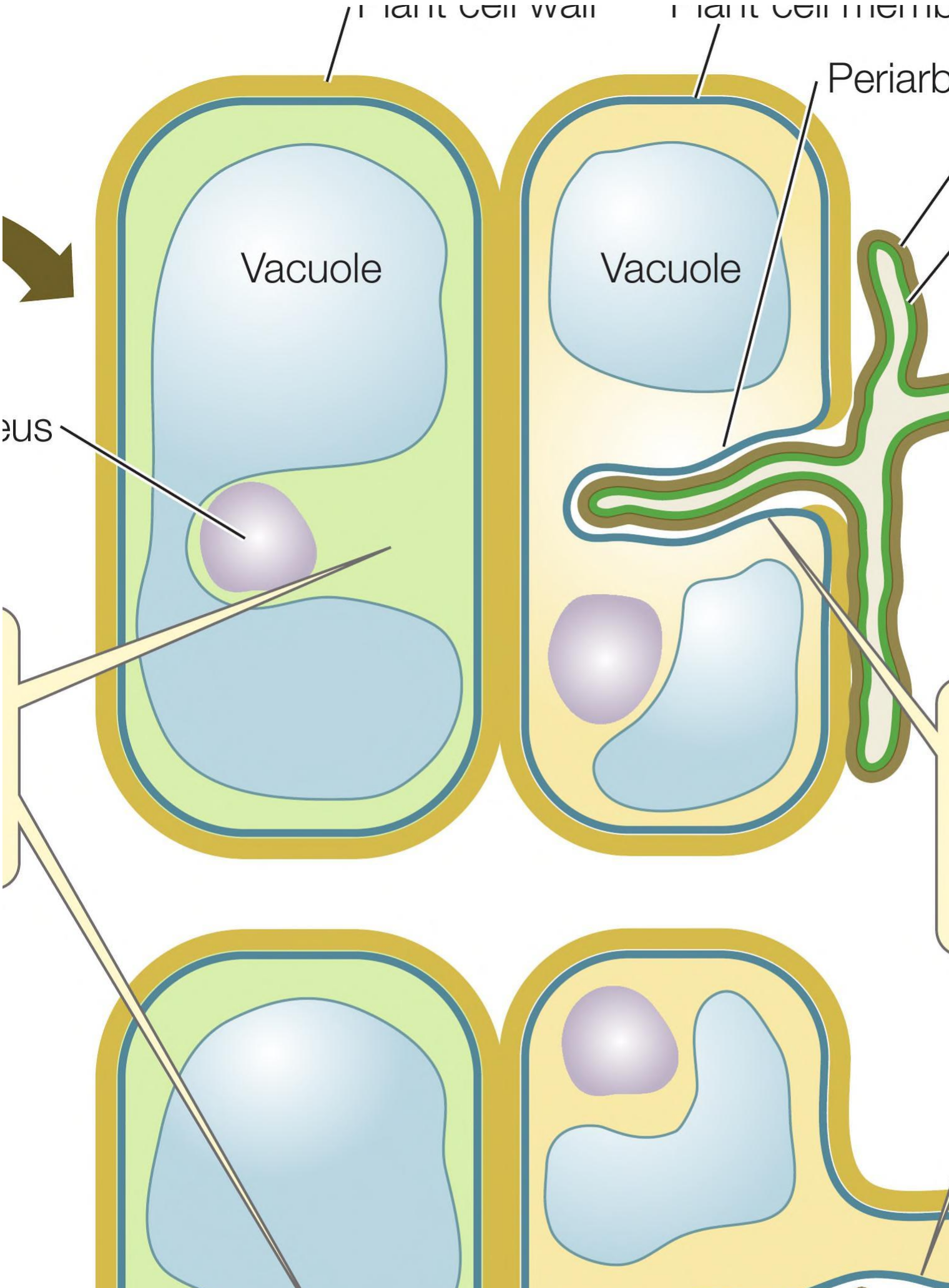
36.4 Nấm và vi khuẩn làm tăng sự hấp thu chất dinh dưỡng của rễ cây như thế nào? 747 Nông dân có thể tăng hàm lượng dinh dưỡng trong đất bằng cách bổ sung các vật liệu hữu cơ như phân hữu cơ (nguyên liệu thực vật bị phân hủy một phần) hoặc phân bón (chất thải từ động vật trang trại). Phân bón là nguồn cung cấp nitơ đặc biệt tốt. Trong cả hai trường hợp, việc bổ sung các loại phân hữu cơ này sẽ bổ sung chất dinh dưỡng cho đất nhanh hơn nhiều so với thời tiết hoặc việc bổ sung dần dần chất hữu cơ từ thảm thực vật tự nhiên. Phân hữu cơ cho phép giải phóng các ion chậm khi vật liệu phân hủy. PHÂN BÓN VÔ CƠ Phân hữu cơ có thể hoạt động quá chậm để khôi phục độ phì nhiêu nếu đất được sử dụng hàng năm. Phân bón vô cơ cung cấp chất dinh dưỡng khoáng ở dạng mà cây trồng có thể hấp thụ ngay lập tức hoặc chuyển đổi nhanh chóng thành dạng có thể sử dụng được trong đất. Phân bón vô cơ dễ dàng vận chuyển và xử lý, đồng thời cho phép nông dân kiểm soát lượng chất dinh dưỡng cụ thể được cung cấp cho từng loại cây trồng. Phân bón đặc biệt được sử dụng với số lượng khác nhau, tùy thuộc vào nhu cầu của cây trồng và loại đất. Ví dụ, lượng nitơ được bón cho ruộng ngô cao hơn nhiều so với ruộng đậu nành. Phân bón vô cơ có nhiều dạng. Các chất phổ biến bao gồm amoniac (NH3), urê (NH2-CO-NH2) và các muối được hình thành từ các ion dương và âm như amoni (NH4+), kali (K+), nitrat (N03~), phốt phát (P043-), và sunfat (S042~). Việc sử dụng phân bón vô cơ trở nên phổ biến ở nhiều nước trong thế kỷ XX. Điều này đã góp phần (cùng với các giống di truyền được cải tiến và những tiến bộ công nghệ khác) vào " cuộc cách mạng xanh" - sự gia tăng lớn về sản lượng lương thực thế giới trong nửa sau của thế kỷ. Tuy nhiên, như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu, việc sử dụng quá nhiều phân bón đã dẫn đến các vấn đề về môi trường. Các nhà khoa học nông nghiệp đang phát triển các phương pháp xác định chính xác lượng chất dinh dưỡng cụ thể mà cây trồng cần và bón phân vào thời điểm tối ưu để tối đa hóa năng suất đồng thời giảm tổn thất cho môi trường. RECAP Thực vật trên cạn sống bám vào đất và lấy nước và chất dinh dưỡng khoáng từ đất. Đất có cấu trúc phức tạp và độ phì nhiêu khác nhau. Nông dân có thể bón thêm phân bón để cải thiện hàm lượng dinh dưỡng trong đất. â€¢ Giải thích cách phong hóa cơ học và hóa học hình thành nên đất từ đá. Xem trang 745-746 “Độ phì nhiêu của đất được tăng cường nhờ quá trình trao đổi cation như thế nào? Xem trang. 746 và Hình 36.6 â€¢ Sự khác biệt giữa phân hữu cơ và vô cơ về mặt dinh dưỡng cây trồng là gì? Xem trang 746-747 Cho đến nay chúng ta đã tập trung vào sự hấp thu chất dinh dưỡng trong đất của rễ cây. Tuy nhiên, sự hiểu biết về cách thực vật thu được chất dinh dưỡng từ đất sẽ không đầy đủ nếu không tính đến sự tham gia của các vi sinh vật trong đất, bao gồm cả nấm và vi khuẩn. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ tập trung vào sự tương tác mật thiết của thực vật với các sinh vật này,là điều cần thiết cho sự thành công của hầu hết các loài thực vật trên cạn. Làm thế nào nấm và vi khuẩn làm tăng sự hấp thu chất dinh dưỡng của rễ cây? Một gram đất có thể chứa 6.000 đến 50.000 loài vi khuẩn và dài tới 200 mét sợi nấm (tế bào phân nhánh dài của nấm), mặc dù cả hai phần lớn đều không thể nhìn thấy được bằng mắt thường. Trong Chương 39, chúng tôi sẽ mô tả các chiến lược thực vật sử dụng để ngăn chặn sự lây nhiễm của các vi khuẩn đất có hại. Nhưng thực vật tích cực khuyến khích một số loài nấm và vi khuẩn lây nhiễm vào rễ của chúng và thậm chí xâm chiếm tế bào rễ. Trong phần này, chúng tôi sẽ mô tả mối quan hệ cùng có lợi trong đó các sản phẩm được trao đổi giữa thực vật và các vi khuẩn đất đặc biệt này. Thực vật gửi tín hiệu cho sự xâm chiếm Trong Chương 30, chúng tôi đã mô tả mycorrhizae, sự kết hợp của nấm với rễ cây - một sự tương tác xảy ra ở hơn 90% thực vật trên cạn. Ví dụ của chúng tôi trong Chương 30 là nấm ngoại cộng sinh, chúng tự quấn quanh rễ cây (xem Hình 30.9). Trong chương này chúng ta sẽ khảo sát mycorrhizae arbuscular, trong đó sợi nấm xâm nhập vào tế bào rễ. Ở đây chúng tôi cũng sẽ mô tả mối liên hệ chặt chẽ giữa rễ của một số cây và rhizobia, một nhóm vi khuẩn cố định đạm (vi khuẩn chuyển đổi N2 trong khí quyển thành dạng hữu ích hơn về mặt sinh học). Chúng ta sẽ thấy rằng các mối liên kết giữa nấm rễ và rhizobium đều được bắt đầu bằng các tín hiệu được gửi từ rễ cây để thu hút các sinh vật trong đất và sự phát triển của các mối liên kết này

liên quan đến các gen và con đường tế bào tương tự nhau. HÌNH THỨC CÁC HỘI ĐỒNG MYCORRHIZAL Các sự kiện trong quá trình hình thành mycorrhizae arbuscular được thể hiện trong Hình 36. 7A. Rễ cây tạo ra các hợp chất gọi là strigolactones có tác dụng kích thích sự phát triển nhanh chóng của sợi nấm về phía rễ. Để đáp lại, nấm tạo ra các tín hiệu kích thích sự biểu hiện của các gen liên quan đến sự cộng sinh ở thực vật. Sản phẩm của một số gen này tạo ra bộ máy tiền thâm nhập (PPA), giúp hướng dẫn sự phát triển của sợi nấm vào vỏ rễ. Vị trí trao đổi chất dinh dưỡng giữa nấm và thực vật là các arbuscules, hình thành trong các tế bào vỏ rễ. Bất chấp sự liên kết chặt chẽ này, tế bào chất của thực vật và nấm không bao giờ trộn lẫn - chúng được ngăn cách bởi hai màng, màng sinh chất của nấm và màng quanh thân cây (PAM), liên tục với màng sinh chất thực vật. HÌNH THÀNH CÁC NỐT CỐ ĐỊNH NI-TRO Một nhóm thực vật được gọi là cây họ đậu (thuộc họ thực vật Fabaceae) có thể hình thành sự cộng sinh với vi khuẩn đất trong một số chi được gọi chung là rhizobia. Rễ cây họ đậu giải phóng flavonoid và các tín hiệu hóa học khác thu hút rhizobia đến vùng lân cận rễ (Hình 36.7B). Các flavonoid cũng kích hoạt quá trình phiên mã các gen nốt sần của vi khuẩn, sản phẩm của chúng tổng hợp các yếu tố nốt sần (nốt sần). Những yếu tố này, khi được vi khuẩn tiết ra, sẽ khiến các tế bào ở vỏ rễ phân chia, dẫn đến hình thành mô phân sinh nốt sần sơ cấp.Mô phân sinh này tạo ra mô thực vật tạo thành nốt sần.

748 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật 36.7 Rễ gửi tín hiệu xâm chiếm Rễ cây gửi tín hiệu hóa học đến nấm rễ cộng sinh (A) và vi khuẩn cố định đạm (B) để kích thích sự xâm chiếm. Strigolactones Biểu bì \ f^Bào tử ' J fÂ§ Rễ cây sản xuất * ~ strigolactones kích thích sự phát triển nhanh chóng của sợi nấm về phía rễ. _ rn tI Tín hiệu sợi nấm I Tín hiệu nấm kích thích cây tạo ra bộ máy tiền thâm nhập (PPA). PPA gj Sợi nấm đi vào PPA và được dẫn đến vỏ rễ thông qua apoplast. Nấm phát triển dọc theo chiều dài rễ. Plyphae gây ra sự hình thành cấu trúc PPA mới bên trong tế bào vỏ não. Plyphae xâm nhập vào PPA và phân nhánh để hình thành các nhánh, nơi các chất dinh dưỡng được trao đổi. Lông rễ của tôi giải phóng flavonoid và các tín hiệu hóa học khác thu hút rhizobia. Rhizobia sinh sôi nảy nở và làm cho chân tóc cong lại và hình thành sợi nhiễm trùng. I Được kích thích bởi yếu tố Nod do vi khuẩn tiết ra, tế bào rễ bắt đầu phân chia. I Sợi lây nhiễm phát triển vào vỏ rễ. 0 Sợi lây nhiễm giải phóng các tế bào vi khuẩn, trở thành vi khuẩn trong tế bào rễ. (s) Các nốt sần hình thành khi tế bào thực vật tiếp tục phân chia và bị nhiễm vi khuẩn. Tế bào vỏ não J â–¡ 1 J u] Tóc rễ Rhizobia I Nhiễm trùng -Một sợi (â€” i \ â€” j 1 â– â€” P S Vo\ H Mô phân sinh nốt sần Vi khuẩn Vi khuẩn xâm nhập vào rễ thông qua sợi nhiễm trùng, tương tự như PPA trong các hiệp hội nấm rễ, và cuối cùng đến các tế bào bên trong nốt sần. Tại đó, vi khuẩn được giải phóng vào tế bào chất của các tế bào nốt sần, được bao bọc trong các túi màng tương tự như PAM. Bên trong các túi, vi khuẩn biệt hóa thành các vi khuẩn " "dạng vi khuẩn có thể cố định nitơ. MỘT CƠ CHẾ CHUNG Ngày càng có nhiều bằng chứng cho thấy sự hình thành nốt sần phụ thuộc vào một số gen và cơ chế giống nhau cho phép mycorrhizae phát triển. Ví dụ. cả hai quá trình đều liên quan đến sự xâm nhập của màng sinh chất để cho phép xâm nhập của sợi nấm hoặc rhizobia.Sự tương đồng trong cấu trúc được hình thành trong quá trình phát triển của mycorrhizae và nốt sần là đặc biệt đáng chú ý, vì sự cộng sinh liên quan đến các thành viên của hai giới khác nhau (nấm và vi khuẩn) (Hình 36.8). Mycorrhizae mở rộng hệ thống rễ Trong nhiều trường hợp, rễ của thực vật có mạch không thể chỉ hỗ trợ dinh dưỡng cho sự phát triển của thực vật - đơn giản là chúng không thể tiếp cận được tất cả các yếu tố cần thiết.

36.4 Nấm và vi khuẩn làm tăng sự hấp thu chất dinh dưỡng của rễ cây như thế nào? 749 Màng sợi nhiễm trùng Rhizobia Nhiễm nấm mycorrhizal Nhiễm trùng hạt nhân Rhizobium Thành tế bào thực vật Màng tế bào thực vật Màng quanh màng tế bào Thành tế bào nấm Màng tế bào nấm Một màng thực vật ngăn cách nấm và rhizobia khỏi tế bào chất của tế bào thực vật. Trong cả hai loại nhiễm trùng, một chuỗi tế bào chất thực vật hình thành trong tế bào tiếp theo để vượt qua, trước sợi nấm hoặc sợi nhiễm trùng. 36.8 Cấu trúc nội bào trong sự cộng sinh giữa nấm thực vật và rhizobium thực vật Một số bước trong quá trình phát triển của mycorrhizae và nốt sần bao gồm các cấu trúc tương tự nhau. chất dinh dưỡng sẵn có trong đất. Mycorrhizae mở rộng diện tích bề mặt rễ gấp 10 lần đến 1.000 lần, làm tăng lượng đất có thể khai thác để lấy chất dinh dưỡng. Ngoài ra, do sợi nấm mịn hơn nhiều so với lông rễ nên chúng có thể xâm nhập vào các lỗ chân lông trong đất mà rễ cây không thể tiếp cận được. Bằng cách này, mycorrhizae thăm dò một lượng lớn chất dinh dưỡng trong đất và

đưa chúng vào các tế bào vỏ rễ. Chất dinh dưỡng chính mà cây thu được từ sự tương tác của nấm rễ là phốt pho. Đổi lại, nấm có được nguồn năng lượng: sản phẩm của quá trình quang hợp. Trên thực tế, có tới 20% lượng quang hợp của thực vật trên cạn được hướng tới và tiêu thụ bởi nấm rễ cộng sinh. Những mối quan hệ như vậy là những ví dụ tuyệt vời về sự tương hỗ, sự tương tác giữa hai loài trong đó cả hai loài đều có lợi (được thảo luận thêm ở Chương 56). Chủ nghĩa tương sinh là một kiểu cộng sinh, trong đó hai loài khác nhau sống tiếp xúc gần gũi trong một phần đáng kể của vòng đời của chúng. Vi khuẩn đất rất cần thiết trong việc đưa nitơ từ không khí vào tế bào thực vật. Chất dinh dưỡng khoáng thiết yếu phổ biến nhất đang bị thiếu hụt, trong cả điều kiện tự nhiên và nông nghiệp, là nitơ. Điều này thật đáng ngạc nhiên vì nguyên tố nitơ (N2) chiếm gần 4/5 bầu khí quyển Trái đất. Tuy nhiên, thực vật không thể sử dụng trực tiếp N2 làm chất dinh dưỡng. Liên kết ba liên kết hai nguyên tử nitơ cực kỳ ổn định và cần rất nhiều năng lượng để phá vỡ nó; do đó N2 là chất có tính khử cao. Một số sinh vật nhân sơ có một enzyme cho phép chúng chuyển đổi N2 thành dạng dễ phản ứng hơn và hữu ích hơn về mặt sinh học bằng một quá trình gọi là cố định đạm: N2 + 6 H -> 2 Chất cố định nitơ NH3, bao gồm cả những chất có trong nốt sần ở rễ, cố định khoảng 170 triệu tấn nitơ mỗi năm. Con người sử dụng các phương pháp công nghiệp để xử lý khoảng 80 triệu tấn mỗi năm. Ngoài ra, khoảng 20 triệu tấn mỗi năm được cố định trong khí quyển bằng các biện pháp phi sinh học như sét, núi lửa phun trào và cháy rừng. Mưa mang những sản phẩm được hình thành trong khí quyển này xuống đất. Hai loại sinh vật có thể cố định đạm: â€¢ Sinh vật sống tự do sống trong đất và nước (ví dụ: vi khuẩn Azotobacter và Nostoc cyanobacteria [đôi khi được gọi là tảo xanh lam]) â€¢ Sinh vật cộng sinh sống trong các sinh vật khác (ví dụ:rhizobia trong rễ cây họ đậu và vi khuẩn lam Anabaena trong dương xỉ thủy sinh) Nitrogenase xúc tác quá trình cố định đạm Cố định nitơ là quá trình khử (xem Phần 9.1) khí nitơ. Nó tiến hành bằng cách bổ sung từng bước ba cặp

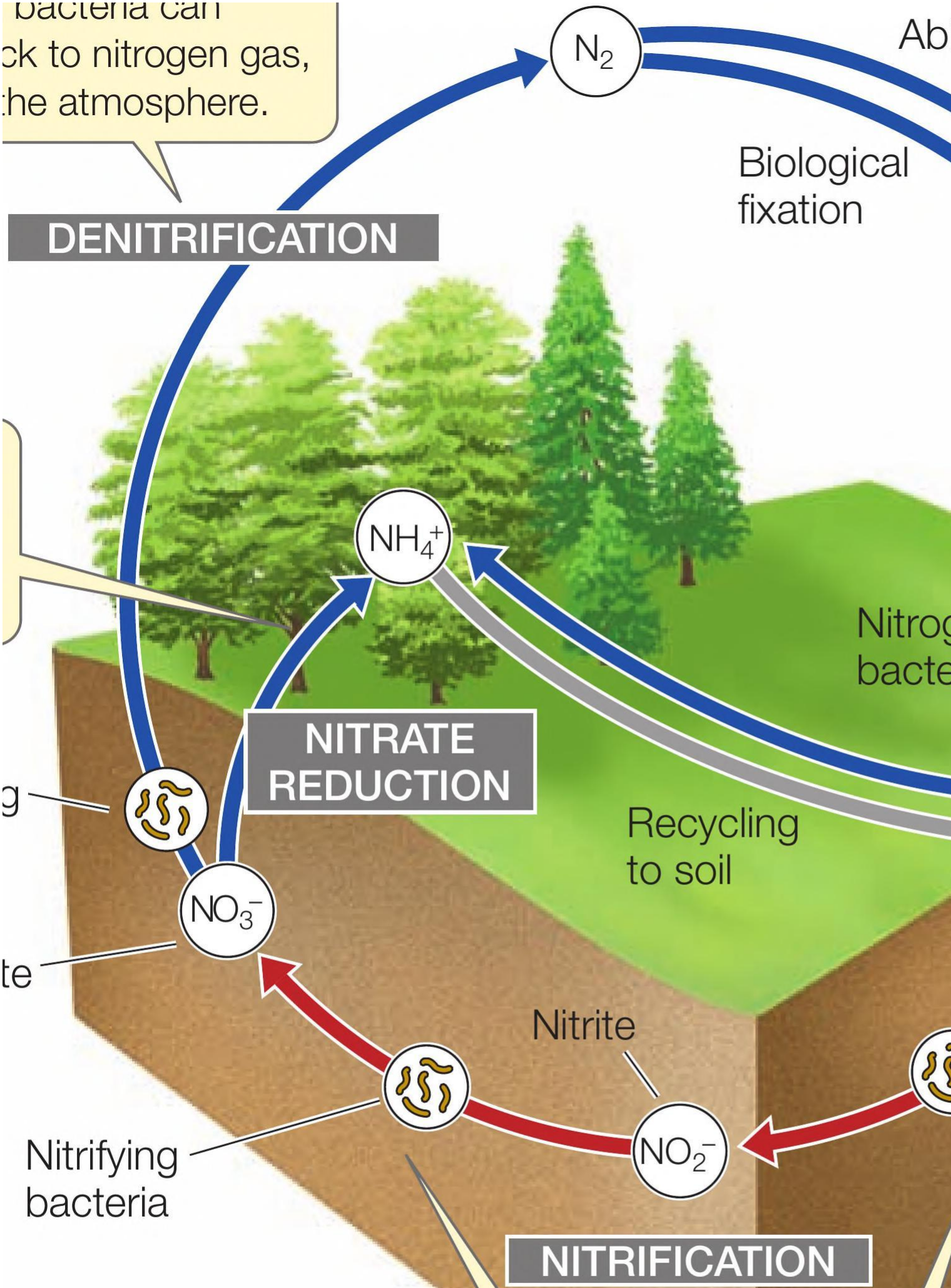

Vacuole
Vacuole
Periarb
eus

750 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật | Enzym nitơase liên kết với một phân tử khí nitơ. Chất khử chuyển i a. Các sản phẩm cuối cùng— hai phân tử \ ba cặp amoniac liên tiếp— được giải phóng, giải phóng các nguyên tử hydro thành No. - n-â¢Â» - , nitơase để liên kết với một phân tử N2 J khác. VJ Cơ chất: Khí nitơ (N2) Enzyme: Nitrogenase Enzyme liên kết với cơ chất H H Sản phẩm: Amoniac (NH3) m Nitrogenase 36.9 Nitrogenase Cố định Nitơ Trong suốt các phản ứng hóa học của quá trình cố định nitơ, các chất phản ứng liên kết với enzyme nitơase. Một chất khử chuyển các nguyên tử hydro thành nitơ và cuối cùng sản phẩm cuối cùng – amoniac – được giải phóng. Phản ứng này đòi hỏi một lượng năng lượng lớn: khoảng 16 ATP được tiêu thụ cho mỗi phản ứng. nguyên tử hydro thành N2 (Hình 36.9). Ngoài N2, các phản ứng này còn cần ba thứ: â€¢ Chất khử mạnh để chuyển các nguyên tử hydro (proton và electron) sang N2 và các sản phẩm trung gian của phản ứng â€¢ Một lượng lớn năng lượng được cung cấp bởi ATP – Enzim nitơase xúc tác phản ứng Tùy thuộc vào loại chất cố định đạm, hô hấp hoặc quang hợp sẽ cung cấp chất khử và ATP cần thiết. Nitrogenase bị ức chế mạnh bởi oxy và nhiều chất cố định đạm là vi khuẩn kỵ khí sống trong môi trường có ít hoặc không có 02. Nhưng rhizobia là loài hiếu khí và cố định đạm ở rễ cây hiếu khí. Làm thế nào nitơase có thể hoạt động trong những trường hợp này? Thực vật thường chứa vi khuẩn cố định đạm trong các nốt sần ở rễ. Trong một nốt sần, 02 được duy trì ở mức thấp đủ để hỗ trợ hô hấp, nhưng không cao đến mức làm bất hoạt nitơase. Điều này có thể thực hiện được vì tế bào chất của các tế bào nốt sần có chứa một loại protein do thực vật sản xuất được gọi là huyết sắc tố chân, là chất mang 02. Leghemoglobin là họ hàng gần của hemoglobin, sắc tố màu đỏ mang oxy của động vật và do đó là một phân tử cổ xưa về mặt tiến hóa. Một số nốt sần của cây chứa đủ chất này để có màu hồng sáng bên trong. Leghemoglobin, với các nhóm heme chứa sắt, vận chuyển đủ oxy đến vi khuẩn cố định đạm để hỗ trợ quá trình hô hấp của chúng, đồng thời giữ nồng độ oxy tự do đủ thấp để bảo vệ nitơase. Việc cố định đạm sinh học không phải lúc nào cũng đáp ứng được nhu cầu nông nghiệp Các hệ thống luân canh cây trồng đã được nhiều nền văn minh nhân loại sử dụng hàng trăm hoặc hàng nghìn năm. Trong các hệ thống này, mỗi cánh đồng được sử dụng để trồng các loại cây trồng khác nhau trong những năm khác nhau, trong đó có các cây họ đậu (như cỏ linh lăng, cỏ ba lá, đậu Hà Lan và đậu) được đưa vào luân canh. Việc luân chuyển cũng có thể bao gồm cả thời gian chăn thả gia súc trong trang trại. Do có sự liên kết với vi khuẩn cố định đạm nên cây họ đậu có thể thay thế toàn bộ hoặc một phần lượng nitơ bị loại bỏ bởi các loại cây ngũ cốc như lúa mì và ngô. Tuy nhiên, ngay cả với những hệ thống này, việc cố định đạm của vi khuẩn không phải lúc nào cũng đủ để đáp ứng nhu cầu của nông nghiệp.Một số nông dân truyền thống thường trồng cá chết cùng với ngô; cá thối rữa giải phóng nitơ mà ngô đang phát triển có thể sử dụng. Ngày nay, nông dân sử dụng phân đạm vô cơ được sản xuất thông qua quá trình cố định đạm công nghiệp để đáp ứng nhu cầu lương thực cho dân số đang tăng nhanh. Hầu hết quá trình cố định nitơ công nghiệp được thực hiện bằng quy trình Haber, tạo ra amoniac (NH3) từ khí metan (CH4) và nitơ phân tử (N2). Quá trình Haber đòi hỏi rất nhiều năng lượng. (Quá trình cố định đạm sinh học cũng tiêu tốn nhiều năng lượng dưới dạng ATP - khoảng 16 ATP trên N cố định.) Hiện tại ở Hoa Kỳ, việc sản xuất phân bón chứa nitơ cần nhiều năng lượng hơn - chủ yếu là khí tự nhiên và thủy điện. - hơn bất kỳ khía cạnh nào khác của sản xuất cây trồng. Chi phí nguồn năng lượng ngày càng tăng đặt ra những câu hỏi nghiêm túc về tính bền vững của phương pháp sản xuất phân bón này. Thực vật và vi khuẩn tham gia vào chu trình nitơ toàn cầu Nitơ di chuyển trong sinh quyển trong chu trình nitơ toàn cầu (Hình 36.1 0), bao gồm bốn bước chính: 1. Cố định N2 trong khí quyển thành NH3 và NH4+ bởi vi khuẩn và bởi các quá trình phi sinh học 2. Quá trình nitrat hóa chuyển các phân tử này thành nitrat bởi vi khuẩn 3. Thực vật khử nitrat 4. Quá trình khử nitrat bởi vi khuẩn trở lại N2, sau đó được giải phóng vào khí quyển để bắt đầu một chu kỳ khác. Cố định nitơ dẫn đến sự hình thành amoniac (NH3), hầu hết trong số đó bị ion hóa nhanh chóng tạo thành amoni (NH4+). Sự cân bằng giữa amoniac và amoni phụ thuộc vào độ pH; mức độ pH trung tính và axit có lợi cho dạng ion. Amoniac có thể gây độc cho cây trồng nhưng ion amoni được hấp thụ một cách an toàn. Vi khuẩn đất được gọi là vi khuẩn nitrat hóa oxy hóa amoniac thành ion nitrat (N03_) – một dạng khác mà thực vật có thể hấp thụ – bằng quá trình nitrat hóa. Độ pH của đất ảnh hưởng đến dạng nitơ nào được thực vật hấp thụ: các ion nitrat được hấp thụ tốt hơn trong các điều kiện cơ bản hơn và amoni.1. Cố định N2 trong khí quyển thành NH3 và NH4+ bởi vi khuẩn và bởi các quá trình phi sinh học 2. Quá trình nitrat hóa các phân tử này thành nitrat bởi vi khuẩn 3. Khử nitrat bởi thực vật 4. Khử nitrat bởi vi khuẩn trở lại N2, sau đó được giải phóng vào khí quyển để bắt đầu một chu kỳ khác Quá trình cố định nitơ dẫn đến sự hình thành amoniac (NH3), phần lớn chúng bị ion hóa

nhanh chóng để tạo thành amoni (NH4+). Sự cân bằng giữa amoniac và amoni phụ thuộc vào độ pH; mức độ pH trung tính và axit có lợi cho dạng ion. Amoniac có thể gây độc cho cây trồng nhưng ion amoni được hấp thụ một cách an toàn. Vi khuẩn đất được gọi là vi khuẩn nitrat hóa oxy hóa amoniac thành ion nitrat (N03_) – một dạng khác mà thực vật có thể hấp thụ – bằng quá trình nitrat hóa. Độ pH của đất ảnh hưởng đến dạng nitơ nào được thực vật hấp thụ: các ion nitrat được hấp thụ tốt hơn trong các điều kiện cơ bản hơn và amoni.1. Cố định N2 trong khí quyển thành NH3 và NH4+ bởi vi khuẩn và bởi các quá trình phi sinh học 2. Quá trình nitrat hóa các phân tử này thành nitrat bởi vi khuẩn 3. Khử nitrat bởi thực vật 4. Khử nitrat bởi vi khuẩn trở lại N2, sau đó được giải phóng vào khí quyển để bắt đầu một chu kỳ khác Quá trình cố định nitơ dẫn đến sự hình thành amoniac (NH3), phần lớn chúng bị ion hóa nhanh chóng để tạo thành amoni (NH4+). Sự cân bằng giữa amoniac và amoni phụ thuộc vào độ pH; mức độ pH trung tính và axit có lợi cho dạng ion. Amoniac có thể gây độc cho cây trồng nhưng ion amoni được hấp thụ một cách an toàn. Vi khuẩn đất được gọi là vi khuẩn nitrat hóa oxy hóa amoniac thành ion nitrat (N03_) – một dạng khác mà thực vật có thể hấp thụ – bằng quá trình nitrat hóa. Độ pH của đất ảnh hưởng đến dạng nitơ nào được thực vật hấp thụ: các ion nitrat được hấp thụ tốt hơn trong các điều kiện cơ bản hơn và amoni.

36.5 Làm thế nào để thực vật ăn thịt và ký sinh có được chế độ ăn uống cân bằng? 751 Cố định sinh học Vi khuẩn cố định đạm Tái chế vào đất GIẢM Nitrit Nitrat Vi khuẩn nitrat hóa oxy hóa amoniac thành ion nitrat, v _ z Một số vi khuẩn khử nitrat có thể khử nitrat trở lại thành khí nitơ, khí này quay trở lại khí quyển. Cố định phi sinh học Thực vật khử các ion nitrat trở lại thành amoni, dạng nitơ được kết hợp thành protein. Vi khuẩn khử Nitrat Vi khuẩn nitrat hóa Cố định nitơ KHAI THÁC nnigBai 36.10 Chu trình nitơ Cố định nitơ, nitrat hóa, khử nitrat và khử nitrat là các thành phần của một chu trình hóa học thiết yếu chuyển đổi khí nitơ trong khí quyển thành các ion amoni và ion nitrat - các dạng nitơ có thể được thực vật hấp thụ và trả lại N2 cho khí quyển. Đi tới Hoạt động 36.1 Vòng đời của chu trình nitơ 0e.com/ac36. 1 BẮT ĐẦU Các quá trình vi khuẩn và phi sinh học cố định N2 trong khí quyển, tạo ra các ion amoniac và amoni. Các ion vi khuẩn nitrat hóa dưới các ion có tính axit hơn. Để sử dụng nitrat, trước tiên cây trồng phải khử nó thành amoni trong một quá trình gọi là khử nitrat, xảy ra theo hai bước có xúc tác enzyme. Đầu tiên, nitrat được chuyển thành nitrit (N02~) trong tế bào chất, sau đó nitrit được chuyển thành amoni trong lạp thể. Cây sử dụng amoni để sản xuất axit amin, từ đó tạo thành protein của cây và tất cả các hợp chất chứa nitơ khác. Động vật không thể khử nitơ và do đó phụ thuộc vào thực vật để cung cấp cho chúng các hợp chất nitơ khử. Chu trình nitơ rất cần thiết cho sự sống trên Trái đất: các hợp chất chứa nitơ chiếm từ 5 đến 30% tổng trọng lượng khô của thực vật. Hàm lượng nitơ trong động vật thậm chí còn cao hơn và tất cả đều đến đó thông qua giới thực vật. TÓM TẮT Hai tương tác tương hỗ với vi khuẩn đất là rất quan trọng đối với sự thành công của thực vật trên cạn. Nấm và thực vật hình thành nên mycorrhizae, làm tăng đáng kể thể tích đất mà rễ có thể lấy chất dinh dưỡng. Vi khuẩn trong đất và các nốt sần ở rễ cố định nitơ trong khí quyển thành các dạng mà thực vật và cuối cùng là động vật có thể sử dụng. Quá trình khử nitrat đưa nitơ từ sinh vật chết và chất thải động vật trở lại khí quyển, hoàn thành chu trình nitơ toàn cầu. â€¢ Sự hình thành nốt sần ở rễ cây họ đậu tương tự như thế nào với sự hình thành nấm rễ nấm arbuscular? Xem trang. 747-749 và Hình 36.7 và 36.8 â€¢ Trao đổi gì giữa thực vật và nấm trong mycorrhizae? Xem trang. 749 â€¢ Ngoài nitơase, cần có chất gì để giảm khí nitơ đến dạng thực vật có thể sử dụng? Xem trang. 750 và Hình 36.9 Bây giờ chúng ta hãy chuyển sang một số cơ chế đặc biệt để thu được các chất dinh dưỡng đã tiến hóa ở các loài thực vật có lối sống khác thường. Làm thế nào để cây ăn thịt và cây ký sinh có được chế độ ăn uống cân bằng? Hầu hết thực vật thu được chất dinh dưỡng khoáng từ dung dịch đất. Thực vật ăn thịt và ký sinh là những ví dụ về thực vật lấy chất dinh dưỡng từ các nguồn khác.Cây ăn thịt bổ sung dinh dưỡng khoáng cho chúng Một số cây tăng cường nguồn cung cấp nitơ bằng cách bắt và tiêu hóa ruồi và các côn trùng khác. Có khoảng 500 loài thực vật ăn thịt này, trong đó nổi tiếng nhất là cây bắt ruồi Venus (chi Dionaea; Hình 36.11 A), cây sundews (chi Drosera; Hình 36.1 1 B), và cây nắp ấm (chi Sarracenia). Thực vật ăn thịt thường được tìm thấy trong môi trường sống lầy lội, thiếu axit và chất dinh dưỡng. Để có thêm nitơ, những cây này bắt động vật, tiêu hóa protein của chúng và hấp thụ axit amin. Cây bình có lá hình bình thu thập một lượng nhỏ nước mưa. Côn trùng và thậm chí cả các loài gặm nhấm nhỏ bị thu hút vào bình bởi màu sắc tươi sáng hoặc mùi hương hấp dẫn và bị ngăn cản bởi những sợi lông cứng, hướng xuống dưới. Cuối cùng, động vật chết và bị tiêu hóa bởi sự kết hợp của enzyme thực vật và vi khuẩn

trong nước. Sundews có lá phủ đầy lông tiết ra chất lỏng dính, có đường. Côn trùng bị dính vào những sợi lông này và nhiều sợi lông cong hơn để bám chặt hơn vào chúng. Enzim do thực vật tiết ra sẽ tiêu hóa côn trùng. Cây bắt ruồi Venus có lá đặc biệt với hai nửa gấp lại với nhau. Khi côn trùng chạm vào những sợi lông đặc biệt gọi là lông cò súng trên


bacteria can
ck to nitrogen gas,
the atmosphere.
DENITRIFICATION
N_2
Ab
Biological
fixation
NH_4^+
Nitrog
bacte
NITRATE
REDUCTION
g
Recycling
to soil
NO_3^-
te
Nitrite
NO_2^-
Nitrifying
bacteria
NITRIFICATION

752 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật (A) Dionaea muscipula 36.11 Cây ăn thịt Một số thực vật đã thích nghi với môi trường nghèo nitơ bằng cách trở thành loài ăn thịt. (A) Cây bẫy ruồi Venus lấy nitơ từ cơ thể côn trùng bị mắc kẹt bên trong cây khi bản lề của nó đóng lại. (B) Sundews bẫy côn trùng trên những sợi lông dính. Enzim tiết ra sẽ tiêu hóa xác thịt từ bên ngoài. Đi tới Media Clip 36.1 A Venus Flytrap "Snaps to It" Chiếc lá Lifel 0e.com/mc36.1, hai nửa của nó dính vào nhau. Các mép gai đan vào nhau và giam cầm côn trùng trước khi nó kịp trốn thoát. Chiếc lá sau đó tiết ra các enzyme tiêu hóa con mồi. Việc khép lá của cây bắt ruồi Venus là một trong những chuyển động nhanh nhất trong thế giới thực vật, chỉ cần 0,1 giây. Để tìm hiểu làm thế nào điều này xảy ra. Tiến sĩ Lakshminarayanan Mahadevan và các đồng nghiệp tại Đại học Harvard đã vẽ các chấm huỳnh quang trên bề mặt lá của bẫy ruồi và sử dụng camera tốc độ cao để ghi lại cảnh bẫy đóng sập lại khi chạm vào lông cò súng. Sau đó, họ sử dụng phân tích máy tính về chuyển động của dấu chấm được ghi lại để tạo ra mô hình toán học giúp giải thích chuyển động. Các nhà nghiên cứu phát hiện ra rằng bước đầu tiên là sự kéo dài của các tế bào ở bề mặt ngoài của lá nhờ sự thẩm thấu. Việc chỉ mở rộng một mặt của chiếc lá khiến nó chuyển từ dạng lồi sang dạng lõm, giống như một chiếc kính áp tròng lật từ trong ra ngoài. Cây ăn thịt quang hợp và hút chất dinh dưỡng trong đất giống như các loại cây khác, nhưng việc ăn côn trùng giúp chúng phát triển nhanh hơn trong môi trường sống tự nhiên. Chúng sử dụng lượng nitơ bổ sung từ côn trùng để tạo ra nhiều protein, chất diệp lục và các hợp chất chứa nitơ khác. Thực vật ký sinh lợi dụng các thực vật khác Khoảng 1% các loài thực vật có hoa lấy được một phần hoặc toàn bộ nước, chất dinh dưỡng khoáng và đôi khi cả quang hợp từ các thực vật khác. Những loài thực vật ký sinh này đã tiến hóa các cơ quan hấp thụ gọi là haustoria, chúng xâm nhập vào vật chủ và xâm nhập vào các mô mạch máu ở rễ hoặc thân. Thực vật ký sinh được chia thành hai loại rộng dựa trên tương tác dinh dưỡng của chúng với vật chủ. Ký sinh trùng Hemi vẫn có thể quang hợp nhưng lấy nước và chất dinh dưỡng khoáng từ cơ thể sống của các cây khác. Có lẽ loài bán ký sinh quen thuộc nhất là một số chi của cây tầm gửi. Cây tầm gửi có màu xanh và thực hiện một số quá trình quang hợp, nhưng chúng ký sinh vào các cây khác để lấy nước và chất dinh dưỡng khoáng và cũng có thể lấy được các sản phẩm quang hợp từ chúng. Cây tầm gửi lùn (Arceuthobium Americanum) là một loại ký sinh trùng nghiêm trọng trong các khu rừng phía Tây Hoa Kỳ, phá hủy hơn 3 tỷ feet ván gỗ mỗi năm. Holoparaites hoàn toàn ký sinh và không thực hiện quá trình quang hợp. Chúng rất đa dạng về mặt phân loại và hình thái (B) Drosera rotundi folia. Một số, chẳng hạn như các thành viên của họ tơ hồng, có hình dạng giống thực vật, có tàn tích lá nhỏ và hoa (Hình 36.1 2).Một số loài holoparaite không có lá hoặc thân vì chúng dành phần lớn vòng đời dưới lòng đất và chỉ trồi lên bề mặt để ra hoa. Một số loài thực vật ký sinh thiếu nhiều gen thường có trong bộ gen lục lạp (do đó chỉ là tàn dư của bộ gen của nội cộng sinh ban đầu mà từ đó lục lạp tiến hóa; xem Phần 5.5 và 27.1). Những gen cần thiết cho quá trình quang hợp này đã bị mất do không có áp lực tiến hóa để giữ lại chúng. Vì vậy, trong khi lối sống ký sinh có thể được coi là một chuyến đi miễn phí, đối với những vết sẹo của Goldenrod từ các vị trí gắn bó trước đó. Nụ hoa tơ hồng Tua tơ hồng Thân cây chủ 36.12 Một cây ký sinh Tua tơ tơ hồng (chi Cuscuta) quấn quanh một cây kim tước (chi Solidago). Tơ hồng ký sinh lấy nước, đường và các chất dinh dưỡng khác thông qua các phần nhô ra giống như rễ nhỏ, xâm nhập vào bề mặt của cây chủ.



36.5 Làm thế nào để thực vật ăn thịt và ký sinh có được chế độ ăn uống cân bằng? 753 một số nhà máy cũng là tấm vé một chiều, không có khả năng quay trở lại tự cung tự cấp. Mối quan hệ thực vật-ký sinh trùng tương tự như các mối quan hệ giữa thực vật-nấm và thực vật-vi khuẩn. Các mối quan hệ giữa thực vật-vi khuẩn và thực vật-nấm đều liên quan đến tín hiệu qua lại giữa hai loài (xem Hình 36.7). Thực vật ký sinh cũng cần phát hiện tín hiệu từ các thực vật gần đó để chúng có thể phát triển về phía chúng và lấy chất dinh dưỡng, nhưng rõ ràng điều này gây bất lợi cho cây chủ tiềm năng. Trong một trường hợp thú vị, một loài thực vật ký sinh đã phát triển khả năng nhận biết các tín hiệu hóa học do thực vật tạo ra để thu hút các loại nấm có lợi. Holoparasite Striga (cây phù thủy) là loài gây hại nghiêm trọng cho cây ngũ cốc ở Châu Phi. Trong Phần 36.4

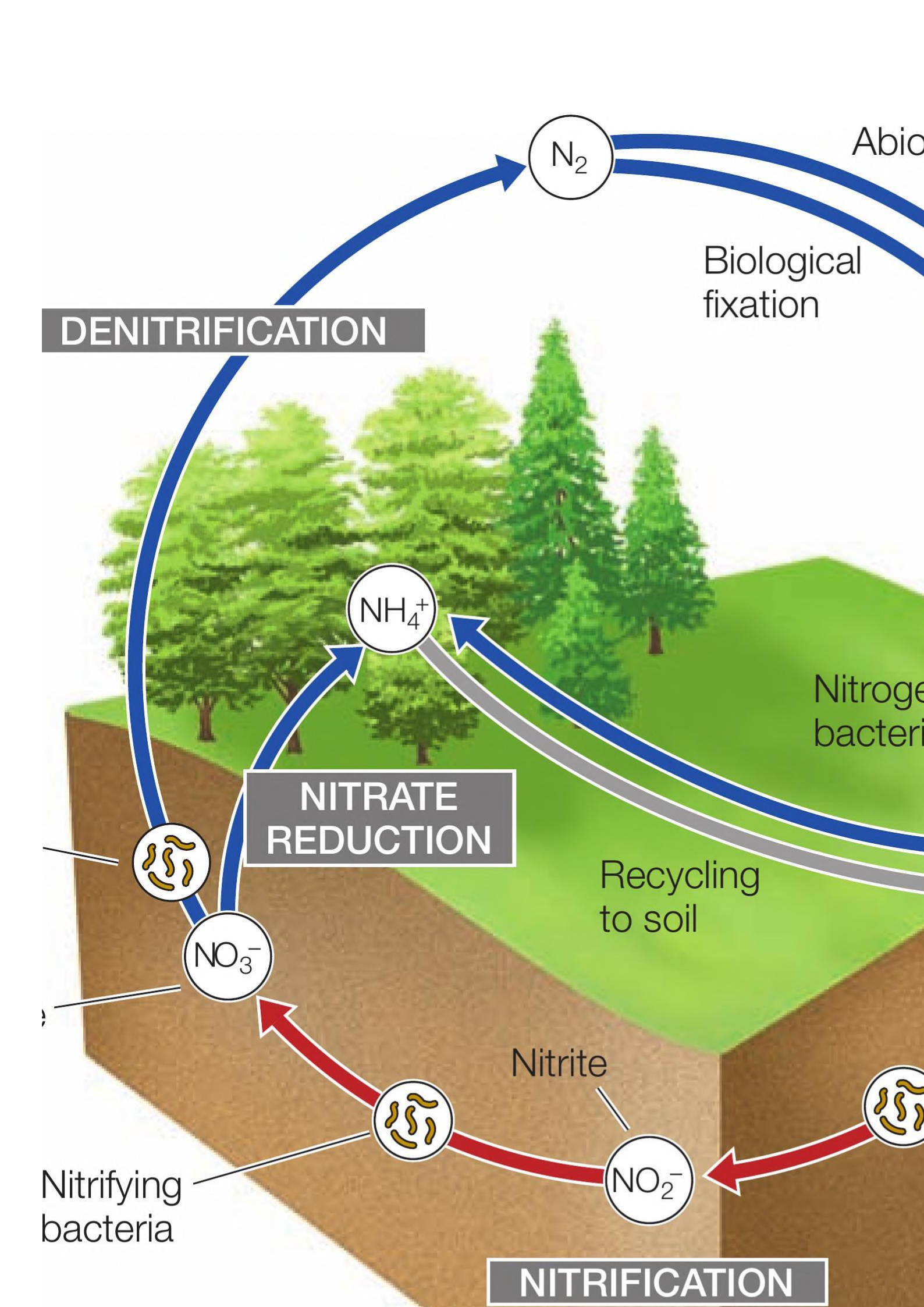
chúng ta đã thấy rằng nấm arbuscular bị thu hút bởi rễ cây bởi các hợp chất gọi là strigolactones. Một trong những phân tử tương tự này kích thích sự nảy mầm của hạt của một số loài thực vật ký sinh, bao gồm cả Striga. Các nhà khoa học hết sức nghi ngờ rằng đây không phải là sự trùng hợp ngẫu nhiên. Sự tương tác của nấm rễ có từ xa xưa (hơn 400 triệu năm tuổi) và có trước quá trình tiến hóa của thực vật ký sinh. Vì lý do này, các nhà khoa học đưa ra giả thuyết rằng tổ tiên của loài Striga hiện đại đã tiến hóa một cơ chế để nhận ra một hợp chất đã được thực vật tạo ra để thu hút vi khuẩn đất. Do đó, ở Striga, chúng tôi tìm thấy một ví dụ về " tiến hóa cơ hội" - nghĩa là tái sử dụng các quy trình có sẵn thay vì phát triển các quy trình mới. Đây không phải là lần đầu tiên chúng ta gặp phải hiện tượng này trong chương này. Hãy nhớ lại rằng sự hình thành các nốt sần do rhizobia sử dụng một số cơ chế tương tự được sử dụng bởi nấm arbuscular để thiết lập nơi cư trú bên trong tế bào thực vật (xem Hình 36.7). Điều này ngụ ý một mối liên hệ tiến hóa giữa hai loài cộng sinh. RECAP 36.5 Cây ăn thịt bổ sung dinh dưỡng bằng cách chiết xuất nguyên liệu từ động vật. Phản xạ nhanh đã phát triển ở một số loài thực vật này để bẫy con mồi. Ngược lại, thực vật ký sinh lấy một phần hoặc toàn bộ nguồn dinh dưỡng từ các thực vật khác. Ký sinh trùng toàn thể không thể hoạt động như sinh vật tự dưỡng vì chúng bị mất các gen lục lạp mã hóa cho bộ máy quang hợp. Ít nhất một cây ký sinh phản ứng với cùng một phân tử tín hiệu mà cây chủ sử dụng để thu hút các loại nấm có ích. » Tại sao cây ăn thịt lại ăn thịt động vật? Xem trang. 752 – Nhu cầu của thực vật ký sinh khác với thực vật ăn thịt như thế nào? Xem trang. 752 – Những đặc điểm nào được chia sẻ giữa các hiệp hội thực vật-ký sinh, thực vật-nấm và thực vật-vi khuẩn? Xem trang. 753 Đã đạt được tiến bộ gì trong việc nâng cao hiệu quả sử dụng nitơ của ngô? TRẢ LỜI Đã có tiến bộ đáng kể trong việc phát triển các giống ngô có hiệu quả sử dụng nitơ được cải thiện, sử dụng cả nhân giống cây trồng thông thường (di truyền) và công nghệ sinh học. Việc công bố trình tự bộ gen của ngô gần đây sẽ cung cấp thông tin hữu ích về các gen liên quan đến việc sử dụng nitơ.Ví dụ, công ty hạt giống Pioneer Hi-Bred đang phát triển một giống ngô tạo ra phiên bản enzyme glutamine synthetase (GS) hiệu quả hơn. GS bổ sung amoniac vào glutamate để tạo thành glutamine và do đó đóng vai trò quan trọng trong quá trình đồng hóa nitơ ở thực vật. Giống ngô mới sử dụng lượng phân bón ít hơn tới 20% để tạo ra năng suất tương đương với các giống ngô khác. Cây trồng cần những chất dinh dưỡng gì? chương tóm tắt(36) Cấu trúc đất ảnh hưởng đến cây trồng như thế nào? â€¢ Thực vật là sinh vật tự dưỡng quang hợp có thể tạo ra tất cả các phân tử hữu cơ từ carbon dioxide, nước và khoáng chất, bao gồm cả nguồn nitơ. ™ Chất dinh dưỡng khoáng được lấy từ dung dịch đất. – Cây trồng cần 14 nguyên tố thiết yếu, trong đó có 6 nguyên tố đa lượng và 8 nguyên tố vi lượng. Các triệu chứng thiếu hụt gợi ý nguyên tố thiết yếu mà cây thiếu. Ôn lại Bảng 36.1, Hình 36.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 36.1 â€¢ Các yếu tố thiết yếu được phát hiện bằng cách trồng cây thủy canh, nghĩa là trong các giải pháp thiếu các yếu tố riêng lẻ. Ôn lại Hình 36.2 36.2 Cây hấp thụ chất dinh dưỡng bằng cách nào? Sự phát triển của rễ cho phép thực vật không cuống tìm kiếm tài nguyên khoáng sản. â€¢ Thực vật có thể điều chỉnh sự hấp thu chất dinh dưỡng bằng cách tăng số lượng hoặc hoạt động của các protein vận chuyển tích cực trong tế bào biểu bì rễ. Ôn lại Hình 36.3 â€¢ Đất chứa nước, không khí, các chất vô cơ và hữu cơ. Đất có các thành phần sống (sinh học) và không sống (phi sinh học). Ôn lại Hình 36.4 â€¢ Một loại đất thường bao gồm hai hoặc ba vùng nằm ngang gọi là tầng. Lớp đất mặt tạo thành tầng trên cùng hoặc tầng A. Lớp đất mặt có xu hướng mất chất dinh dưỡng khoáng thông qua quá trình rửa trôi. Đất mùn là loại đất nông nghiệp tuyệt vời với sự cân bằng tốt giữa cát, bùn, đất sét và chất hữu cơ. Ôn lại Hình 36.5 – Đất được hình thành do phong hóa cơ học và hóa học của đá. Phong hóa hóa học truyền chất dinh dưỡng khoáng cho các hạt đất sét. Rác thực vật và các chất hữu cơ khác phân hủy tạo thành mùn. Thực vật thu được một số chất dinh dưỡng khoáng thông qua trao đổi cation giữa dung dịch đất và bề mặt hạt đất sét. Ôn lại Hình 36.6 â€¢ Nông dân sử dụng phân bón để bù đắp sự thiếu hụt hàm lượng dinh dưỡng khoáng trong đất. tiếp tụcTrong đó có 6 chất dinh dưỡng đa lượng và 8 chất dinh dưỡng vi lượng. Các triệu chứng thiếu hụt gợi ý nguyên tố thiết yếu mà cây thiếu. Ôn lại Bảng 36.1, Hình 36.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 36.1 â€¢ Các yếu tố thiết yếu được phát hiện bằng cách trồng cây thủy canh, nghĩa là trong các giải pháp thiếu các yếu tố riêng lẻ. Ôn lại Hình 36.2 36.2 Cây hấp thụ chất dinh dưỡng bằng cách nào? Sự phát triển của rễ cho phép thực vật không cuống tìm kiếm tài nguyên khoáng sản. â€¢ Thực vật có thể điều chỉnh sự hấp thu chất dinh dưỡng bằng cách tăng số lượng hoặc hoạt động của các protein vận chuyển tích cực trong tế bào biểu bì rễ. Ôn lại Hình 36.3 â€¢ Đất chứa nước, không khí, các chất vô cơ và hữu cơ. Đất có các thành phần sống (sinh học) và không sống (phi sinh học). Ôn lại Hình 36.4 â€¢ Một loại đất thường bao gồm hai hoặc ba vùng nằm ngang gọi là tầng. Lớp

đất mặt tạo thành tầng trên cùng hoặc tầng A. Lớp đất mặt có xu hướng mất chất dinh dưỡng khoáng thông qua quá trình rửa trôi. Đất mùn là loại đất nông nghiệp tuyệt vời với sự cân bằng tốt giữa cát, bùn, đất sét và chất hữu cơ. Ôn lại Hình 36.5 – Đất được hình thành do phong hóa cơ học và hóa học của đá. Phong hóa hóa học truyền chất dinh dưỡng khoáng cho các hạt đất sét. Rác thực vật và các chất hữu cơ khác phân hủy tạo thành mùn. Thực vật thu được một số chất dinh dưỡng khoáng thông qua trao đổi cation giữa dung dịch đất và bề mặt hạt đất sét. Ôn lại Hình 36.6 â€¢ Nông dân sử dụng phân bón để bù đắp sự thiếu hụt hàm lượng dinh dưỡng khoáng trong đất. tiếp tụcTrong đó có 6 chất dinh dưỡng đa lượng và 8 chất dinh dưỡng vi lượng. Các triệu chứng thiếu hụt gợi ý nguyên tố thiết yếu mà cây thiếu. Ôn lại Bảng 36.1, Hình 36.1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 36.1 â€¢ Các yếu tố thiết yếu được phát hiện bằng cách trồng cây thủy canh, nghĩa là trong các giải pháp thiếu các yếu tố riêng lẻ. Ôn lại Hình 36.2 36.2 Cây hấp thụ chất dinh dưỡng bằng cách nào? Sự phát triển của rễ cho phép thực vật không cuống tìm kiếm tài nguyên khoáng sản. â€¢ Thực vật có thể điều chỉnh sự hấp thu chất dinh dưỡng bằng cách tăng số lượng hoặc hoạt động của các protein vận chuyển tích cực trong tế bào biểu bì rễ. Ôn lại Hình 36.3 â€¢ Đất chứa nước, không khí, các chất vô cơ và hữu cơ. Đất có các thành phần sống (sinh học) và không sống (phi sinh học). Ôn lại Hình 36.4 â€¢ Một loại đất thường bao gồm hai hoặc ba vùng nằm ngang gọi là tầng. Lớp đất mặt tạo thành tầng trên cùng hoặc tầng A. Lớp đất mặt có xu hướng mất chất dinh dưỡng khoáng thông qua quá trình rửa trôi. Đất mùn là loại đất nông nghiệp tuyệt vời với sự cân bằng tốt giữa cát, bùn, đất sét và chất hữu cơ. Ôn lại Hình 36.5 – Đất được hình thành do phong hóa cơ học và hóa học của đá. Phong hóa hóa học truyền chất dinh dưỡng khoáng cho các hạt đất sét. Rác thực vật và các chất hữu cơ khác phân hủy tạo thành mùn. Thực vật thu được một số chất dinh dưỡng khoáng thông qua trao đổi cation giữa dung dịch đất và bề mặt hạt đất sét. Ôn lại Hình 36.6 â€¢ Nông dân sử dụng phân bón để bù đắp sự thiếu hụt hàm lượng dinh dưỡng khoáng trong đất. tiếp tục

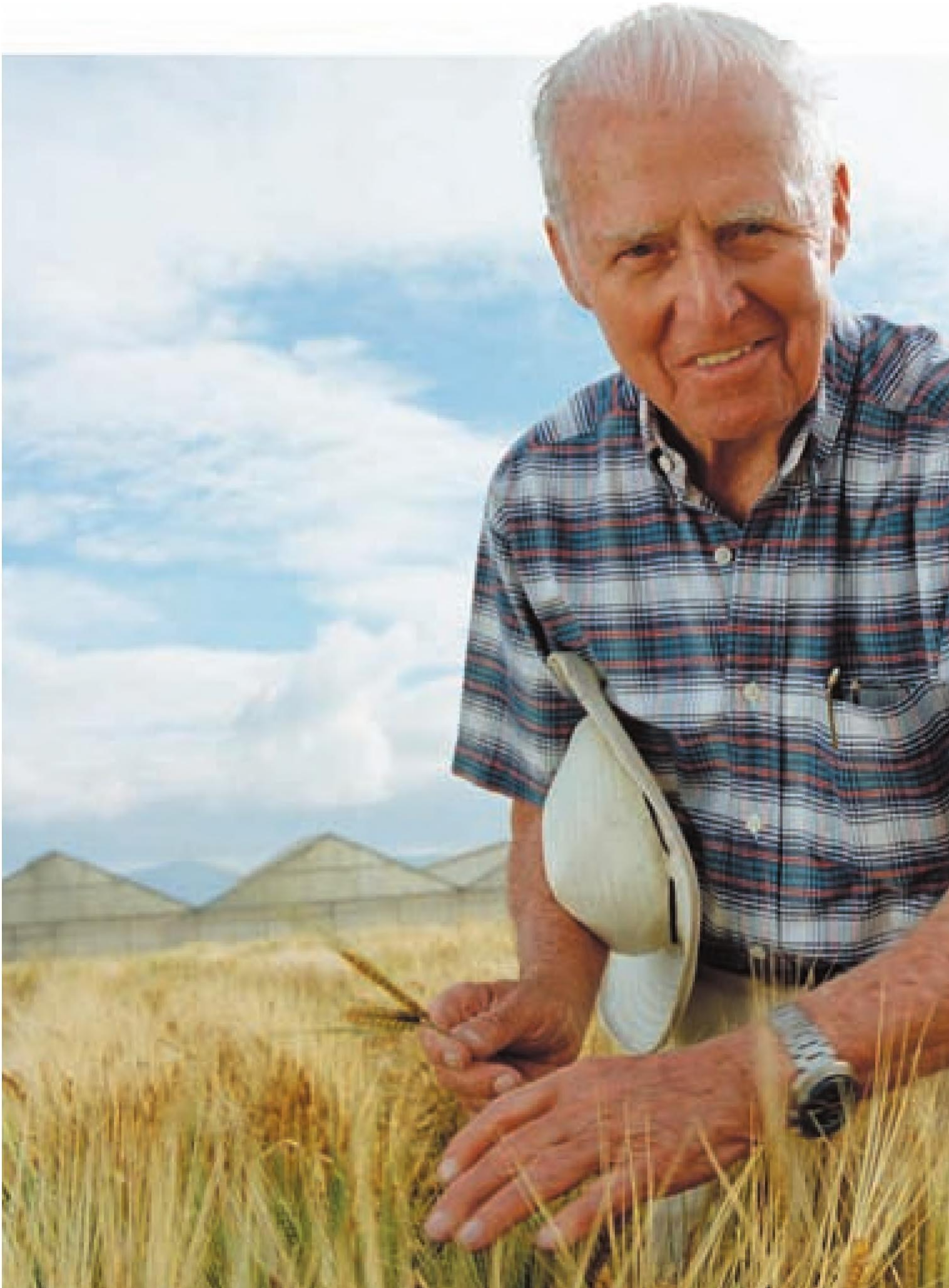
754 CHƯƠNG 36 Dinh dưỡng thực vật Làm thế nào để nấm và vi khuẩn tăng cường hấp thu chất dinh dưỡng ở rễ cây? â € ¢ Mycorrhizae là các hiệp hội nấm rễ cộng sinh làm tăng đáng kể khả năng hấp thụ nước và khoáng chất của cây, đặc biệt là phốt pho. Chúng xuất hiện ở hơn 90% các loài thực vật trên cạn. • Các arbuscules là nơi trao đổi chất dinh dưỡng giữa nấm và thực vật. Ôn lại Hình 36.7 â€¢ Trong giai đoạn đầu của quá trình hình thành nấm rễ, sợi nấm arbuscular phát triển thành strigolacton, hợp chất được tạo ra bởi rễ cây. • Một số chất cố định đạm sống tự do trong đất hoặc nước; một số khác sống cộng sinh dưới dạng vi khuẩn trong rễ cây. Sự hình thành nốt sần ở rễ đòi hỏi sự tương tác giữa hệ thống rễ của cây họ đậu và rhizobia. Ôn lại Hình 36.7 â€¢ Một số bước trong quá trình hình thành nốt sần ở rễ và nhánh là tương tự nhau và có thể liên quan đến một số gen thực vật giống nhau. Ôn lại Hình 36.8 â€¢ Trong quá trình cố định đạm, khí nitơ (N2) bị khử thành amoniac (NH3) hoặc ion amoni (NH4+) trong phản ứng được xúc tác bởi nitơase. Ôn lại Hình 36.9 – Thực vật và vi khuẩn tương tác với nhau trong chu trình nitơ toàn cầu, bao gồm một loạt quá trình khử và oxy hóa các phân tử chứa nitơ. Ôn lại Hình 36.1 0f HOẠT ĐỘNG 36.1 Làm thế nào để thực vật ăn thịt và ký sinh có được chế độ ăn cân bằng? â€¢ Thực vật ăn thịt là loài tự dưỡng bổ sung nguồn cung cấp nitơ thấp bằng cách ăn côn trùng hoặc các động vật nhỏ khác. â€¢ Thực vật ký sinh hút các cây khác để đáp ứng nhu cầu của chúng, có thể bao gồm khoáng chất, nước hoặc sản phẩm của quá trình quang hợp. - Các loài bán ký sinh, chẳng hạn như cây tầm gửi, vẫn có thể quang hợp. Ký sinh trùng toàn thể không thể hoạt động như sinh vật tự dưỡng vì chúng đã mất các gen lục lạp mã hóa các thành phần của bộ máy quang hợp (thứ mà chúng không còn cần nữa). – Một strigolactone – một hợp chất cùng loại với các hợp chất mà thực vật sử dụng để thu hút nấm rễ – cũng kích thích sự nảy mầm của một số cây ký sinh, bao gồm cả Striga. Các nhà khoa học đưa ra giả thuyết rằng một cơ chế đã tiến hóa ở tổ tiên của loài Striga hiện đại để nhận ra một hợp chất đã được thực vật tạo ra để thu hút nấm arbuscular. 0Â£EH] Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình [ifESm Life10e.com/is36 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ 1. Các chất dinh dưỡng đa lượng a. được gọi như vậy vì chúng thiết yếu hơn vi chất dinh dưỡng. b. bao gồm mangan, boron và kẽm, trong số những chất khác. c. có chức năng như chất xúc tác. d. được yêu cầu ở nồng độ ít nhất là 1 gram trên mỗi kg chất khô thực vật. đ. thu được từ quá trình quang hợp. 2. Chất nào sau đây không phải là nguyên tố khoáng thiết yếu cho cây trồng? Một. Kali b. Magie c. Canxi D. Chì e. Phốt pho 3. Phân bón a. luôn có thành phần hóa học xác định. b. không cần thiết nếu cây trồng được loại bỏ đủ thường xuyên. c. phục hồi các chất dinh dưỡng khoáng cần thiết cho đất. d. cần thiết để cung cấp carbon,hydro và oxy

cho cây trồng. đ. cần thiết để tiêu diệt sâu bệnh trong đất. 4. Trong loại đất điển hình, a. lớp đất mặt có xu hướng mất chất dinh dưỡng khoáng do rửa trôi. b. có bốn chân trời trở lên. c. tầng C bao gồm chủ yếu là mùn. d. chất hữu cơ chết và đang phân hủy tập trung ở chân trời B. đ. nhiều đất sét hơn có nghĩa là có nhiều không gian không khí hơn và do đó có nhiều oxy hơn cho rễ. 5. Cố định đạm là a. chỉ được thực hiện bởi thực vật. b. quá trình oxy hóa khí nitơ. c. được xúc tác bởi enzyme nitơase. d. phản ứng hóa học một bước. đ. có thể xảy ra vì N2 là chất có khả năng phản ứng cao. 6. Điều nào sau đây đúng với sự hình thành cả nốt sần và nốt sần ở rễ? Một. Nấm xâm nhập vào rễ cây b. Vi khuẩn xâm nhập vào rễ cây c. Strigolacton do rễ tiết ra được vi khuẩn nhận biết d. Tế bào rễ bị xâm lấn nhưng không có sự tiếp xúc trực tiếp giữa nội dung tế bào thực vật và vi khuẩn e. Tế bào rễ bị xâm lấn và có sự tiếp xúc trực tiếp giữa nội dung tế bào thực vật và vi khuẩn

Tóm Tắt Chương 755 HIỂU & ÁP DỤNG 7. Các phương pháp xác định xem một nguyên tố cụ thể có cần thiết hay không đã được biết đến từ hơn một thế kỷ trước. Vì những phương pháp này đã được thiết lập rất rõ ràng, tại sao tính thiết yếu của một số yếu tố chỉ được phát hiện gần đây? 8. Đất là hệ động lực. Những thay đổi nào có thể xảy ra khi đất được tưới tiêu nhiều cho nông nghiệp sau khi tương đối khô hạn trong nhiều năm? Những thay đổi nào về đất có thể xảy ra khi một khu rừng rụng lá nguyên sinh bị chặt phá và thay thế bằng các loại cây trồng được thu hoạch hàng năm? 9. Sinh quyển trên Trái đất như chúng ta biết phụ thuộc vào sự tồn tại của một số loài sinh vật nhân sơ có khả năng cố định đạm. Bạn nghĩ điều gì sẽ xảy ra nếu một trong những loài này bị tuyệt chủng? Nếu tất cả đều biến mất? (Xem thêm Hình 58.13.) PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Một số cây Arabidopsis đột biến, rất rậm rạp (chồi của chúng phân nhánh cao hơn cây dại) không thể tạo ra strigolactones do đột biến gen cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp strigolactone. Nếu người điều tra bón strigolacton vào cây, chúng sẽ phát triển bình thường. Thí nghiệm này gợi ý gì về vai trò của strigolactones đối với sự phát triển của thực vật? Điều này góp phần thêm vào câu chuyện về strigolactones như là tín hiệu cho cây arbuscules và cây ký sinh như thế nào? 11. Thực vật ký sinh toàn thân đã mất đi nhiều đặc điểm hình thái và di truyền cần thiết cho lối sống tự dưỡng. Từ quan điểm tiến hóa, bạn nghĩ điều này xảy ra như thế nào? (Gợi ý: hãy suy nghĩ về áp lực lựa chọn.) Cố định sinh học Vi khuẩn cố định đạm Tái chế vào đất Vi khuẩn nitrat hóa Nitrite Vi khuẩn nitrat hóa GIẢM NITRATE CỐ ĐỊNH phi sinh học Cố định nitơ Khử Nitơ Cố định Nitơ Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về đường cong học tập, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và xem xét khác.


N_2
Abio
Biological fixation
DENITRIFICATION
NH_4^+
Nitroge bacteri
NITRATE REDUCTION
Recycling to soil
NO_3^-
Nitrite
NO_2^-
Nitrifying bacteria
NITRIFICATION

\ Điều hòa O/ / Tăng trưởng thực vật CHƯƠNG 37.1 Quá trình phát triển của thực vật diễn ra như thế nào? 37.2 Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? 37.3 Tác dụng của Cytokinin, Ethylene và Brassinosteroid là gì? 37.4 Các tế bào cảm quang tham gia vào quá trình điều hòa sinh trưởng thực vật như thế nào? Các nhà khoa học nông nghiệp không ngừng tìm kiếm cách giúp nông dân sản xuất nhiều lương thực hơn cho dân số ngày càng tăng. Một cách là nhân giống cây trồng mà sinh lý học cho phép chúng tạo ra nhiều hạt hơn trên mỗi cây (dẫn đến năng suất cao hơn). Hạn chế của phương pháp này là trọng lượng tuyệt đối của hạt có thể khiến thân cây bị cong. Vấn đề càng trở nên tồi tệ hơn khi phân bón làm cho cây phát triển cao hơn. Việc thu hoạch hạt trên mặt đất rất khó khăn; hãy nghĩ xem việc nhặt từng hạt một sẽ khó khăn biết bao khi một số hạt đã nảy mầm. Trong Thế chiến thứ hai, đảo quốc Nhật Bản bị phong tỏa và không thể nhập khẩu lương thực hay các vật tư khác. Thực phẩm được phân phối theo khẩu phần và nhiều người bị đói, nhưng không có nạn đói lớn nào ở Nhật Bản trong thời kỳ đó. Làm thế nào người Nhật có thể sản xuất đủ ngũ cốc để nuôi sống dân số của họ? Câu trả lời cho câu hỏi này nằm ở các cánh đồng: người Nhật đã nhân giống các giống lúa và lúa mì có tính di truyền với thân ngắn, khỏe có thể mang lại năng suất hạt cao mà không cần cúi xuống. Một cố vấn nông nghiệp cho quân đội Mỹ chiếm đóng đã gửi mẫu ngũ cốc sang Mỹ. Một thập kỷ sau, nhà di truyền học thực vật người Mỹ Norman Borlaug, người đang làm việc ở Mexico vào thời điểm đó, bắt đầu thực hiện các phép lai di truyền giữa lúa mì Nhật Bản và các giống khác có gen. tạo ra sự tăng trưởng nhanh chóng, khả năng thích ứng với các vùng khí hậu khác nhau và khả năng chống lại các bệnh nấm. Kết quả là "bán chiến" giống lúa mì cho năng suất kỷ lục. Norman Borlaug Nhìn thấy ở đây trên một cánh đồng lúa mì nửa lùn, nhà di truyền học thực vật Norman Borlaug đã thực hiện một chương trình lai tạo di truyền để tạo ra các giống có năng suất cao và cứu hàng triệu người khỏi nạn đói. giống được trồng đầu tiên ở Mexico, sau đó ở Ấn Độ và Pakistan trong những năm 1960. Cùng lúc đó và sử dụng chiến lược tương tự, các nhà khoa học ở Philippines đã phát triển giống lúa nửa lùn với kết quả ngoạn mục không kém. Những người từng sống trong tình trạng đói khát giờ đây đã sản xuất đủ lương thực. Các quốc gia từng phụ thuộc vào lương thực từ các quốc gia khác giờ đây đã có thể trồng đủ lượng ngũ cốc và xuất khẩu lượng ngũ cốc dư thừa. Sự phát triển của những loại ngũ cốc bán lùn này đã bắt đầu cái gọi là "Cách mạng Xanh". Borlaug đã được trao giải Nobel Hòa bình cho nghiên cứu về lúa mì, loại lúa mì được ước tính đã cứu sống một tỷ người. Những thay đổi nào trong mô hình tăng trưởng đã làm cho các giống lúa mỳ và lúa gạo mới thành công? Xem câu trả lời ở trang 775.

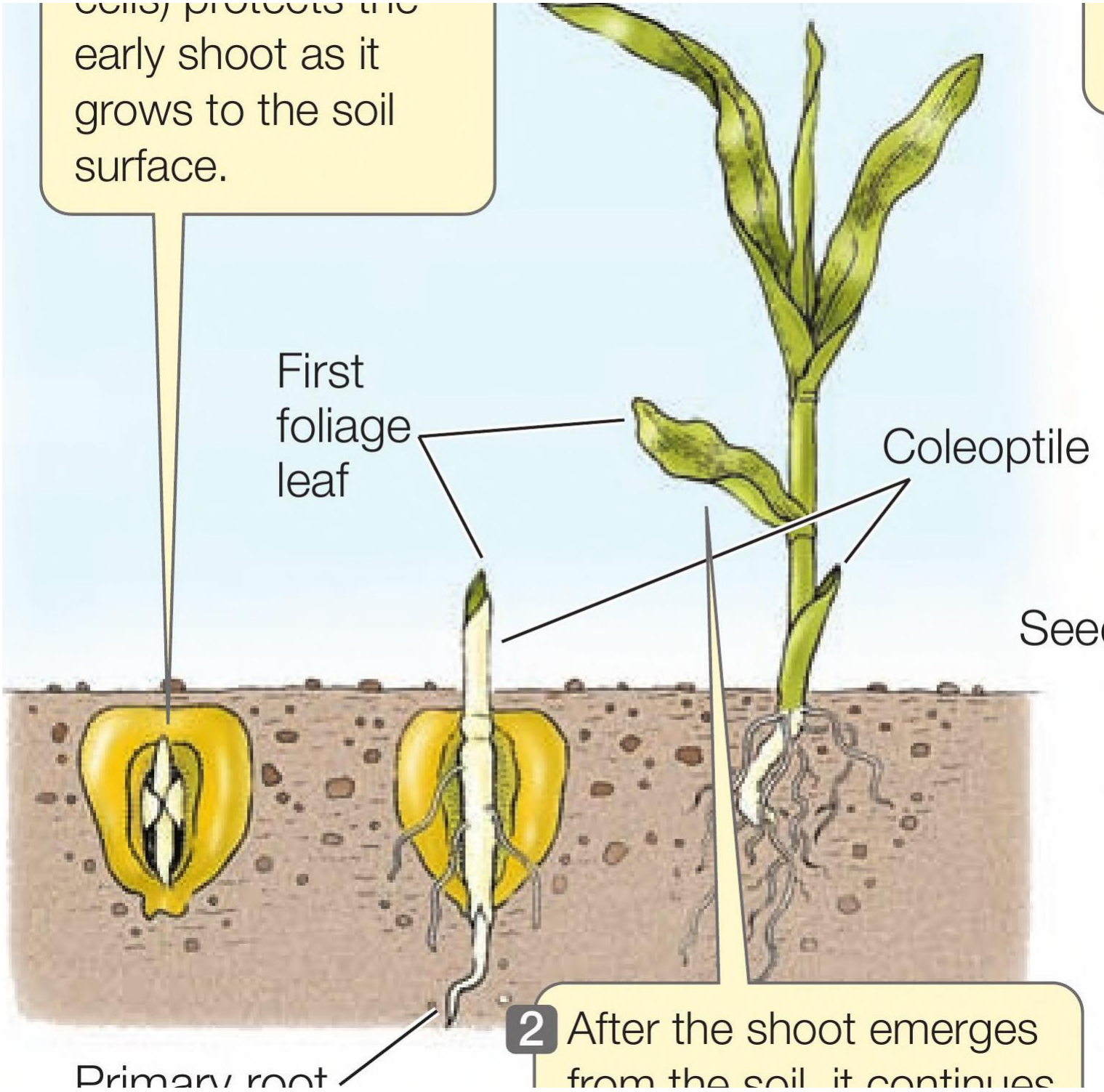


37.1 Quá trình phát triển của cây trồng diễn ra như thế nào? 757 37 -j Quá trình phát triển của cây trồng diễn ra như thế nào? Như đã mô tả ở Chương 34, thực vật là những sinh vật không có cuống phải tìm kiếm nguồn tài nguyên trên và dưới mặt đất. Một số tính năng độc đáo cho phép thực vật có được các nguồn tài nguyên cần thiết để phát triển và sinh sản: ™ Mô phân sinh. Thực vật có bộ sưu tập tế bào gốc vĩnh viễn (tế bào không phân biệt, liên tục phân chia) cho phép chúng tiếp tục phát triển trong suốt vòng đời của chúng (xem Phần 34.3). ™ Sự hình thành cơ quan sau phôi. Không giống như động vật, thực vật có thể bắt đầu phát triển các cơ quan mới như lá và hoa trong suốt vòng đời của chúng. ™ Tăng trưởng khác biệt. Thực vật có thể phân bổ nguồn lực để phát triển nhiều cơ quan có lợi nhất cho chúng - ví dụ, nhiều lá hơn để thu được nhiều ánh sáng mặt trời hơn hoặc nhiều rễ hơn để thu được nhiều nước và chất dinh dưỡng hơn. Thực vật phải liên tục theo dõi môi trường luôn thay đổi và chuyển hướng tăng trưởng một cách thích hợp. Ví dụ, lượng ánh sáng sẵn có thay đổi theo ngày và đêm và theo mùa. Ngoài ra, các loài thực vật khác thường tranh giành ánh sáng và thực vật điều chỉnh sự phát triển của mình để cạnh tranh với những cây hàng xóm về nguồn tài nguyên quý giá này. Như bạn sẽ thấy trong chương này, một số cơ chế đã tiến hóa ở thực vật cho phép chúng cảm nhận được những thay đổi trong môi trường và kích hoạt các phản ứng tăng trưởng thích hợp. Sự phát triển của thực vật - một loạt các thay đổi tiến bộ diễn ra trong suốt vòng đời của nó - được điều hòa theo nhiều cách. Các yếu tố chính liên quan đến việc điều hòa sinh trưởng và phát triển của thực vật là: – Các tín hiệu môi trường, chẳng hạn như độ dài ngày, nguồn nước và các hóa chất khác nhau trong môi trường. và các chất nhận cảm hóa học báo hiệu sự hiện diện của mầm bệnh (xem Chương 39) – Hormon – các tín hiệu hóa học làm trung gian tác động của các tín hiệu môi trường, bao gồm cả những chất được cảm nhận bởi các thụ thể. Chúng ta sẽ khám phá các cơ chế điều tiết này chi tiết hơn ở phần sau của chương này. Nhưng trước tiên, hãy xem xét các bước phát triển ban đầu của cây trồng - từ hạt giống đến cây con - và các loại tín hiệu bên trong và bên ngoài hướng dẫn chúng. Trong giai đoạn phát triển ban đầu, hạt nảy mầm và hình thành cây con đang lớn. Chương 38 sẽ mô tả các quá trình sinh sản và phát triển của cây dẫn đến hình thành hạt. Ở đây chúng ta bắt đầu với hạt giống, cấu trúc chứa phôi ban đầu. Không giống như hầu hết các phôi động vật, hạt giống thực vật có thể được giữ ở trạng thái "lơ lửng". với sự phát triển của phôi bị dừng lại trong thời gian dài. Nếu sự phát triển dừng lại ngay cả khi các điều kiện bên ngoài (chẳng hạn như nguồn nước) đủ cho sự phát triển thì hạt giống được cho là ở trạng thái ngủ. NGUY HIỂM Thời gian ngủ của hạt có thể kéo dài hàng tuần, hàng tháng hoặc hàng năm.Thực vật sử dụng một số cơ chế để duy trì trạng thái ngủ: â€¢ Loại bỏ nước hoặc oxy khỏi phôi bằng vỏ hạt không thấm nước â€¢ Hạn chế cơ học của phôi bằng vỏ hạt cứng â€¢ Ức chế nảy mầm hóa học bởi các chất điều hòa sinh trưởng â€¢ Quang ngủ: một số hạt cần một khoảng thời gian sáng hoặc tối trước khi có thể nảy mầm. Nhiệt ngủ: một số hạt cần nhiệt độ cao hoặc thấp để nảy mầm. Ngủ đông có thể bị phá vỡ bởi các yếu tố khắc phục các cơ chế này. Ví dụ, vỏ hạt có thể bị hư hỏng khi đi qua hệ thống tiêu hóa của động vật, hoặc mưa lớn có thể cuốn trôi các chất ức chế hóa học. Có nhiều phương pháp khác thường để vượt qua tình trạng ngủ đông. Một ví dụ thú vị là sự phá vỡ trạng thái ngủ của các thành phần khói. Emmenanthe penduliflora là một loại cây phổ biến ở vùng chaparral khô cằn phía tây nam Hoa Kỳ, một khu vực dễ xảy ra cháy rừng. f â– 1 ntr vMy ' . / â€˜ i jr * r Hạt Emmenanthe penduliflora nảy mầm sau khi tiếp xúc với khói. y> v _ in i ittft Những cây này nảy mầm nhanh chóng sau một trận hỏa hoạn. John Keeley của trường Cao đẳng Occidental ở Los Angeles phát hiện ra rằng trạng thái ngủ trong hạt của loại cây này bị phá vỡ không phải do nhiệt mà do khói - đặc biệt là do các oxit nitơ có trong khói. Các phân tử khác trong khói đã được xác định có tác dụng điều hòa sự nảy mầm của hạt. Các nhà sinh học thực vật phân biệt giữa trạng thái ngủ của hạt, ngăn cản sự nảy mầm trong những điều kiện thích hợp cho sự phát triển của cây, và trạng thái tĩnh của hạt, xảy ra khi hạt không nảy mầm vì điều kiện không thuận lợi cho sự phát triển. Một số hạt giống có thể vẫn không hoạt động nhưng vẫn tồn tại được trong nhiều thế kỷ: các nhà thực vật học đã nảy mầm một hạt sen 1.300 năm tuổi được thu hồi từ lòng hồ khô ở Trung Quốc. Hạt ngủ và không hoạt động là phổ biến nên chúng phải mang lại lợi thế chọn lọc cho cây trồng. Thời gian ngủ đông đảm bảo hạt sẽ nảy mầm vào thời điểm thích hợp để cây hoàn thành vòng đời. Ví dụ, một số hạt cần tiếp xúc với thời kỳ lạnh kéo dài (mùa đông) trước khi chúng nảy mầm vào mùa xuân; điều này đảm bảo rằng cây có toàn bộ mùa sinh trưởng để trưởng thành và tạo ra hạt mới. Trạng thái ngủ và tĩnh lặng cũng giúp hạt giống sống sót sau hạn hán hoặc phát tán đường dài, cho phép thực vật xâm chiếm lãnh thổ mới.Emmenanthe penduliflora là một loại cây phổ biến ở vùng chaparral khô cằn phía tây nam Hoa Kỳ, một khu vực dễ xảy ra cháy rừng. f â– 1 ntr vMy ' . / â€˜

i jr * r Hạt Emmenanthe penduliflora nảy mầm sau khi tiếp xúc với khói. y> v _ in i ittft Những cây này nảy mầm nhanh chóng sau một trận hỏa hoạn. John Keeley của trường Cao đẳng Occidental ở Los Angeles phát hiện ra rằng trạng thái ngủ trong hạt của loại cây này bị phá vỡ không phải do nhiệt mà do khói - đặc biệt là do các oxit nitơ có trong khói. Các phân tử khác trong khói đã được xác định có tác dụng điều hòa sự nảy mầm của hạt. Các nhà sinh học thực vật phân biệt giữa trạng thái ngủ của hạt, ngăn cản sự nảy mầm trong những điều kiện thích hợp cho sự phát triển của cây, và trạng thái tĩnh của hạt, xảy ra khi hạt không nảy mầm vì điều kiện không thuận lợi cho sự phát triển. Một số hạt giống có thể vẫn không hoạt động nhưng vẫn tồn tại được trong nhiều thế kỷ: các nhà thực vật học đã nảy mầm một hạt sen 1.300 năm tuổi được thu hồi từ lòng hồ khô ở Trung Quốc. Hạt ngủ và không hoạt động là phổ biến nên chúng phải mang lại lợi thế chọn lọc cho cây trồng. Thời gian ngủ đông đảm bảo hạt sẽ nảy mầm vào thời điểm thích hợp để cây hoàn thành vòng đời. Ví dụ, một số hạt cần tiếp xúc với thời kỳ lạnh kéo dài (mùa đông) trước khi chúng nảy mầm vào mùa xuân; điều này đảm bảo rằng cây có toàn bộ mùa sinh trưởng để trưởng thành và tạo ra hạt mới. Trạng thái ngủ và tĩnh lặng cũng giúp hạt giống sống sót sau hạn hán hoặc phát tán đường dài, cho phép thực vật xâm chiếm lãnh thổ mới.Emmenanthe penduliflora là một loại cây phổ biến ở vùng chaparral khô cằn phía tây nam Hoa Kỳ, một khu vực dễ xảy ra cháy rừng. f â– 1 ntr vMy ' . / â€˜ i jr * r Hạt Emmenanthe penduliflora nảy mầm sau khi tiếp xúc với khói. y> v _ in i ittft Những cây này nảy mầm nhanh chóng sau một trận hỏa hoạn. John Keeley của trường Cao đẳng Occidental ở Los Angeles phát hiện ra rằng trạng thái ngủ trong hạt của loại cây này bị phá vỡ không phải do nhiệt mà do khói - đặc biệt là do các oxit nitơ có trong khói. Các phân tử khác trong khói đã được xác định có tác dụng điều hòa sự nảy mầm của hạt. Các nhà sinh học thực vật phân biệt giữa trạng thái ngủ của hạt, ngăn cản sự nảy mầm trong những điều kiện thích hợp cho sự phát triển của cây, và trạng thái tĩnh của hạt, xảy ra khi hạt không nảy mầm vì điều kiện không thuận lợi cho sự phát triển. Một số hạt giống có thể vẫn không hoạt động nhưng vẫn tồn tại được trong nhiều thế kỷ: các nhà thực vật học đã nảy mầm một hạt sen 1.300 năm tuổi được thu hồi từ lòng hồ khô ở Trung Quốc. Hạt ngủ và không hoạt động là phổ biến nên chúng phải mang lại lợi thế chọn lọc cho cây trồng. Thời gian ngủ đông đảm bảo hạt sẽ nảy mầm vào thời điểm thích hợp để cây hoàn thành vòng đời. Ví dụ, một số hạt cần tiếp xúc với thời kỳ lạnh kéo dài (mùa đông) trước khi chúng nảy mầm vào mùa xuân; điều này đảm bảo rằng cây có toàn bộ mùa sinh trưởng để trưởng thành và tạo ra hạt mới. Trạng thái ngủ và tĩnh lặng cũng giúp hạt giống sống sót sau hạn hán hoặc phát tán đường dài, cho phép thực vật xâm chiếm lãnh thổ mới.

758 CHƯƠNG 37 Điều hòa sinh trưởng thực vật (A) Monocot (ngô) i^Acoleoptile (vỏ tế bào hình trụ) bảo vệ chồi non khi nó mọc lên trên bề mặt đất. Rễ sơ cấp 37.1 Các mô hình phát triển chồi sớm (A) Ở cỏ và một số cây một lá mầm khác, chồi đang phát triển được bảo vệ bởi lá mầm cho đến khi chúng chạm tới bề mặt đất. (B) Ở hầu hết các thực vật hai lá mầm, điểm phát triển của chồi được bảo vệ bên trong lá mầm. Đi tới Hoạt động 37.1 Cuộc sống phát triển chồi cây một lá mầm 0e.com/ac37. 1 Đi tới Hoạt động 37.2 Cuộc sống phát triển chồi Eudicot 0e.com/ac37. 2 Nảy mầm Hạt bắt đầu nảy mầm hoặc nảy mầm khi trạng thái ngủ bị phá vỡ và điều kiện môi trường đạt yêu cầu. Bước đầu tiên trong quá trình nảy mầm là sự hấp thụ nước, được gọi là sự hấp thụ (từ thấm, "uống vào"). Trước khi nảy mầm, hạt chứa rất ít nước: chỉ 5 đến 15% trọng lượng của nó là nước, so với 80 đến 95% ở hầu hết các bộ phận khác của cây. Hạt cũng chứa các đại phân tử phân cực, chẳng hạn như cellulose và tinh bột, có tác dụng thu hút và liên kết các phân tử nước phân cực. Do đó, hạt giống có thế năng nước rất âm (xem Chương 35) và sẽ hút nước nếu vỏ hạt thấm nước. Lực tác dụng bằng cách hấp thụ hạt giống, làm nở thể tích lên gấp nhiều lần, thể hiện độ lớn của thế năng nước của chúng; ví dụ, việc hấp thụ hạt sò có thể tạo ra áp suất lên tới 1.000 atm. Khi hạt hút nước, nó trải qua những thay đổi trao đổi chất: enzyme được kích hoạt khi hydrat hóa, RNA và sau đó protein được tổng hợp, tốc độ hô hấp tế bào tăng lên và các con đường trao đổi chất khác được kích hoạt. Ở nhiều hạt, sự phân chia tế bào không được bắt đầu trong giai đoạn đầu của quá trình nảy mầm. Thay vào đó, sự tăng trưởng chỉ là kết quả của sự phát triển của các tế bào nhỏ được tạo hình sẵn. Khi quá trình nảy mầm diễn ra, tinh bột, protein và lipid dự trữ trong hạt sẽ bị thủy phân để cung cấp năng lượng trao đổi chất và các khối xây dựng hóa học - carbohydrate, axit amin và monome lipid - cho phôi đang phát triển. Những nguồn dự trữ này được lưu trữ trong lá mầm (lá hoặc những lá đầu tiên của phôi) hoặc trong nội nhũ (mô lưu trữ phi phôi của hạt). Quá trình nảy mầm hoàn tất khi mầm (rễ phôi) nhô ra khỏi vỏ hạt. Cây sau đó được gọi là cây con. Nếu hạt nảy mầm dưới lòng đất, cây con

mới phải dài ra nhanh chóng (theo đúng hướng!) và đối phó với thời kỳ sống trong bóng tối hoặc ánh sáng mờ. Các tế bào cảm quang cảm nhận được ánh sáng và các tế bào chuyên biệt cảm nhận được trọng lực sẽ điều khiển giai đoạn phát triển này và chuẩn bị cho cây con phát triển trong ánh sáng. Kiểu phát triển chồi sớm khác nhau giữa các loài thực vật có hoa. Hình 37.1 thể hiện mô hình phát triển chồi của cây một lá mầm và cây hai lá mầm. Ở thực vật một lá mầm, (B) Eudicot (đậu) đang phát triển I ^ Đỉnh chồi của hầu hết các thực vật hai lá mầm được bảo vệ bởi các lá mầm khi phần trên của cây được kéo lên trên bề mặt đất. Khi chồi kéo dài ra,những chiếc lá đầu tiên xuất hiện. | Sau khi chồi nhô ra khỏi đất, nó tiếp tục dài ra và xuất hiện những chiếc lá. Rễ sơ cấp Chồi rễ thứ cấp được bảo vệ bởi một lớp tế bào gọi là lá mầm khi nó xuyên qua đất. Ở cây hai lá mầm, chồi được bảo vệ bởi lá mầm. Một số hormone và cơ quan cảm quang giúp điều chỉnh sự phát triển của thực vật. Mô tả ở trên về các giai đoạn đầu phát triển của thực vật minh họa một số tín hiệu môi trường ảnh hưởng đến sự phát triển của thực vật. Phản ứng của thực vật đối với những tín hiệu này liên quan đến con đường truyền tín hiệu. Thực vật sử dụng nhiều cơ chế khác nhau để cảm nhận những thay đổi trong môi trường và những cơ chế này kích hoạt các con đường truyền tín hiệu dẫn đến sự tổng hợp và kích hoạt các hormone thực vật cụ thể. Đổi lại, những hormone này hoạt động như những tín hiệu kích hoạt các con đường dẫn đến những thay đổi trong sự phát triển của thực vật. Trong một số trường hợp, những thay đổi này liên quan đến sự thay đổi trong biểu hiện của các gen cụ thể. Hormon là các tín hiệu hóa học hoạt động ở nồng độ rất thấp tại các vị trí thường cách xa nơi chúng được sản xuất. Hầu hết các hormone thực vật đều rất khác so với các hormone ở động vật (Bảng 37.1). Mỗi hormone thực vật đóng nhiều vai trò BẢNG37.1 So sánh các hormone thực vật và động vật Các hormone thực vật đặc trưng Kích thước, hóa học Các phân tử hữu cơ nhỏ Peptide, protein, các phân tử nhỏ Vị trí tổng hợp Nhiều vị trí trong thực vật Các tuyến hoặc tế bào chuyên biệt Vị trí tác động Địa phương hoặc xa Xa , vận chuyển Tác dụng Thường đa dạng Thường cụ thể Điều hòa Bằng phản hồi sinh hóa Bằng phản hồi và bằng hệ thần kinh trung ươngcác phân tử nhỏ Vị trí tổng hợp Nhiều vị trí trong thực vật Các tuyến hoặc tế bào chuyên biệt Vị trí tác động Tại chỗ hoặc ở xa Vận chuyển xa Tác dụng Thường đa dạng Thường cụ thể Điều hòa Bằng phản hồi sinh hóa Bằng phản hồi và bởi hệ thần kinh trung ươngcác phân tử nhỏ Vị trí tổng hợp Nhiều vị trí trong thực vật Các tuyến hoặc tế bào chuyên biệt Vị trí tác động Tại chỗ hoặc ở xa Vận chuyển xa Tác dụng Thường đa dạng Thường cụ thể Điều hòa Bằng phản hồi sinh hóa Bằng phản hồi và bởi hệ thần kinh trung ương



37.1 Quá trình phát triển của cây trồng diễn ra như thế nào? 759 BẢNG37.2 Hormon tăng trưởng thực vật Cấu trúc hormone Hoạt động tiêu biểu Auxin (chủ yếu là axit indole-3-acetic) Brassinosteroid Cytokinin Duy trì trạng thái ngủ của hạt; đóng khí khổng Thúc đẩy sự kéo dài của thân, sự hình thành rễ bất định và sự phát triển của quả; ức chế sự phát triển của chồi nách, rụng lá và kéo dài rễ Thúc đẩy sự kéo dài của thân và ống phấn; thúc đẩy sự biệt hóa mô mạch máu Ức chế sự lão hóa của lá; thúc đẩy sự phân chia tế bào và phát triển chồi nách; ảnh hưởng đến sự phát triển của rễ Ethylene H H >c=c(H H Thúc đẩy quá trình chín của quả và rụng lá; ức chế sự kéo dài thân và hướng trọng lực Gibberellins (ví dụ, axit gibberellic) CH, CÂ°2H Thúc đẩy sự nảy mầm của hạt, tăng trưởng thân, phát triển noãn và quả; phá vỡ ngủ đông, huy động nguồn dinh dưỡng dự trữ trong hạt cỏ *Xem Chương 38. Vai trò điều tiết và sự tương tác giữa chúng có thể phức tạp Một số

hormone điều hòa sự sinh trưởng và phát triển của cây từ cây con đến trưởng thành (Bảng 37.2) Các hormone khác (ví dụ, jasmonic) axit và axit salicylic) tham gia vào cơ chế phòng vệ của thực vật chống lại động vật ăn cỏ và vi sinh vật, như chúng ta sẽ thảo luận trong Chương 39. Có lẽ tín hiệu môi trường quan trọng nhất đối với thực vật là ánh sáng: nguồn năng lượng cho quá trình quang hợp. sự phong phú của các tế bào cảm quang giúp phát hiện những thay đổi về chất lượng và hướng của ánh sáng cũng như thời gian có ánh sáng (độ dài ngày). Các tế bào cảm quang thường là các protein liên kết với sắc tố. Ánh sáng tác động trực tiếp lên các tế bào cảm quang, từ đó điều chỉnh các quá trình phát triển cần thiết phản ứng với ánh sáng, chẳng hạn như nhiều thay đổi xảy ra khi cây con mọc lên từ đất. Sàng lọc di truyền đã nâng cao hiểu biết của chúng ta về sự truyền tín hiệu ở thực vật. Trong Chương 19, chúng tôi đã mô tả cách sử dụng các nghiên cứu di truyền để xác định các bước trong quá trình phát triển. Lý do đằng sau những thí nghiệm này là nếu một đột biến ở một gen cụ thể làm gián đoạn quá trình phát triển thì sản phẩm của gen đó phải tham gia vào quá trình đó. Tương tự, các nghiên cứu di truyền có thể được sử dụng để phân tích các con đường kích hoạt thụ thể và truyền tín hiệu ở thực vật: nếu tín hiệu thích hợp không xảy ra ở cây đột biến thì gen đột biến phải tham gia vào quá trình truyền tín hiệu. Lập bản đồ gen đột biến và xác định chức năng của nó là điểm khởi đầu để hiểu được con đường truyền tín hiệu. Arabidopsis thaliana là sinh vật mẫu chính cho các nhà sinh học thực vật nghiên cứu sự truyền tín hiệu. Một kỹ thuật để xác định các gen liên quan đến quá trình truyền tín hiệu ở thực vật được minh họa trong Hình 37.2. Kỹ thuật này, được gọi là sàng lọc di truyền, bao gồm việc tạo ra một bộ sưu tập lớn, ngẫu nhiên các cây đột biến và xác định những cá thể có khả năng có khiếm khuyết trong con đường quan tâm. Gen thực vật có thể bị đột biến ngẫu nhiên theo nhiều cách khác nhau,bao gồm việc xử lý bằng chất gây đột biến hóa học hoặc chèn các transposon (xem Phần 17.2) một cách ngẫu nhiên vào bộ gen. Sau khi xử lý, cây được trồng và sau đó được kiểm tra kiểu hình cụ thể, thường là đặc điểm bị ảnh hưởng bởi con đường quan tâm. Sau khi chọn được cây đột biến, kiểu gen của chúng được so sánh với kiểu gen của cây dại. Các đột biến của Arabidopsis với mô hình phát triển bị thay đổi đã cung cấp rất nhiều thông tin mới về cơ chế hoạt động của hormone và thụ thể (đặc biệt là tế bào cảm quang). RECAP 37.1 Sự phát triển của thực vật chịu sự kiểm soát của các tín hiệu bên ngoài trong môi trường và được điều hòa bởi các hormone. Những tín hiệu này kích hoạt các con đường có thể dẫn đến những thay đổi trong biểu hiện gen. Sàng lọc di truyền rất hữu ích trong việc mô tả các con đường truyền tín hiệu ở cây mô hình Arabidopsis thaliana. Thời gian ngủ của hạt thường xảy ra trước khi hạt nảy mầm. â€¢ Trong trường hợp nào thì hạt giống ngủ có lợi? Xem trang. 757 â€¢ Hãy mô tả sự khác nhau giữa thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm trong quá trình phát triển ban đầu. Xem trang. 758 và Hình 37.1 â€¢ Sàng lọc di truyền là gì và nó có thể được sử dụng như thế nào để phân tích sự điều hòa phát triển của thực vật? Xem trang 759-760 và Hình 37.2

760 CHƯƠNG 37 Quy định về tăng trưởng thực vật CÁC CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 37.2 Sàng lọc di truyền Di truyền của cây mô hình Arabidopsis thaliana có thể được sử dụng để xác định các bước của quá trình truyền tín hiệu. Nếu một chủng đột biến không phản ứng với một hormone (trong trường hợp này là ethylene), thì gen kiểu dại tương ứng phải cần thiết cho con đường này (trong trường hợp này là phản ứng ethylene). Phương pháp này là công cụ giúp các nhà khoa học hiểu được sự điều hòa sinh trưởng của thực vật. d Một kiểu hình quan tâm được chọn, trong trường hợp này là phản ứng với ethylene. Sự phát triển của cây con hoang dã trong bóng tối bị ức chế bởi ethylene (phải). Không có ethylene Thêm vào Ethylene f Hạt giống được xử lý bằng chất gây đột biến và sau đó được trồng d Những cây bị đột biến được sàng lọc sau khi trồng chúng trong bóng tối và tiếp xúc với ethylene. Một đột biến thể hiện sự không nhạy cảm với hormone (tăng trưởng không bị hạn chế). f Gen liên quan đến tín hiệu ethylene \ được lập bản đồ, nhân bản và nghiên cứu. Nhiều hạt lơ lửng trong chất lỏng trong ống nghiệm Cây đột biến không nhạy cảm với Ethylene (loại hoang dã) nhạy cảm với Ethylene nghiên cứu cơ chế phát triển của thực vật. Gibberellin (có một số dạng hoạt động) và auxin (có một số dạng, nhưng một dạng chiếm ưu thế) là những hormone thực vật đầu tiên được phát hiện vào đầu thế kỷ XX. Ban đầu, những khám phá này đến từ việc quan sát các hiện tượng tự nhiên: â € ¢ Gibberellins: Ở cây lúa, một căn bệnh do nấm Gibber ella fujikori gây ra khiến cây phát triển quá cao và khẳng khiu. â€¢ Auxin : Các nhà sinh vật học và người làm vườn trong nhà lưu ý rằng cây con sẽ uốn cong về phía ánh sáng khi được đặt gần nguồn sáng. Sau đó, người ta đã phân lập được một chất hóa học có thể gây ra từng hiện tượng: – Axit Gibberellic (xem Bảng 37.2) do nấm G. fujikori tạo ra khiến cây lúa phát triển quá

mức. Sau đó người ta phát hiện ra rằng thực vật cũng tạo ra axit gibberellic và việc bón nó vào thực vật sẽ gây ra sự tăng trưởng. • Axit indole-3-acetic (xem Bảng 37.2) được bôi không đối xứng lên ngọn cây con đang phát triển đã gây ra sự kéo dài tế bào về phía xa ánh sáng, dẫn đến chồi bị uốn cong về phía ánh sáng. Cuối cùng, cây đột biến không tạo ra mỗi loại hormone biểu hiện một kiểu hình như mong đợi khi không có hormone đó, và việc bổ sung hormone sẽ làm đảo ngược kiểu hình đó (Hình 37.3): • Cây cà chua không tạo ra axit gibberellic thì rất thấp; cung cấp cho chúng hormone sẽ giúp chúng phát triển bình thường. â€¢ Các cá thể Arabidopsis thaliana không tạo ra auxin cũng thấp; cung cấp cho chúng loại hormone đó sẽ đảo ngược kiểu hình đó. / Gen cần thiết cho phản ứng ethylene Bây giờ bạn đã thấy các giai đoạn đầu của quá trình phát triển và tăng trưởng của thực vật cũng như môi trường ảnh hưởng như thế nào đến các quá trình này. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang chủ đề về hormone thực vật, là chất trung tâm trong việc điều hòa sự phát triển bên trong. Chúng tôi sẽ mô tả cách các hormone được phát hiện và tác dụng sinh lý của chúng đối với thực vật.Chúng tôi sẽ nhấn mạnh việc sàng lọc di truyền và các phương pháp khác đã dẫn đến sự hiểu biết sâu sắc hơn về mặt phân tử về hoạt động của các hormone thực vật như thế nào. Lưu ý rằng kiểu hình liên quan - tầm vóc thấp bé, hay bệnh lùn - giống nhau ở cả hai cây đột biến. Quan sát này minh họa cho một khái niệm quan trọng cần ghi nhớ khi nghiên cứu hormone thực vật: hành động của chúng không phải là duy nhất và cụ thể, như trường hợp hormone động vật (xem Bảng 37.1). Các phương pháp được nêu ở trên – quan sát, phân lập hormone, xử lý hormone và phân tích các đột biến – chỉ là một số phương pháp được sử dụng để xác định hormone thực vật và hiểu vai trò của chúng trong sự phát triển của thực vật. Các nhà sinh học thực vật cũng đã nghiên cứu các hormone bằng cách sử dụng các chất ức chế hóa học và sử dụng các thí nghiệm biến đổi gen ở thực vật để làm thay đổi mức độ hormone hoặc thực vật. phản ứng với hormone. Gibberellin có nhiều tác dụng đối với sinh trưởng và phát triển của cây trồng 37, Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? Việc phát hiện ra hai loại hormone thực vật quan trọng minh họa cho các phương pháp thử nghiệm mà các nhà sinh học thực vật đã sử dụng. Chức năng của gibberellin có thể được suy ra từ tác động của việc giảm gibberellin trong thực nghiệm hoặc ngăn chặn hoạt động của chúng ở các điểm khác nhau trong quá trình phát triển của thực vật. Những thí nghiệm như vậy cho thấy gibberellin có nhiều vai trò trong việc điều hòa sự phát triển của thực vật.

37.2 Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? 761 37.3 Nội tiết tố đảo ngược kiểu hình đột biến (A) Hai cây cà chua lùn đột biến (B) trong bức ảnh này có cùng kích thước khi cây bên phải được xử lý bằng dung dịch gibberellin. (B) Kiểu hình ngắn của cây đột biến Arabidopsis này đã bị đảo ngược ở cây bên phải bằng cách cung cấp auxin. KÉO DÀI THÂN Tác dụng của gibberellin đối với thực vật hoang dã không ấn tượng như tác động thấy ở thực vật lùn. Tuy nhiên, gibberellin thực sự có tác dụng ở thực vật hoang dại vì chất ức chế tổng hợp gibberellin làm giảm độ dài của thân. Các chất ức chế như vậy có thể được đưa vào sử dụng thực tế. Ví dụ, những cây như hoa cúc được trồng trong nhà kính có xu hướng cao nhưng những cây nhiều chân lại không hấp dẫn người tiêu dùng. Người trồng hoa phun thuốc ức chế tổng hợp gibberellin cho những cây như vậy để kiểm soát chiều cao của chúng. Một số cây lúa mì cũng được phun thuốc tương tự để giữ cho chúng ngắn lại, để chúng không bị đổ khi tạo hạt; kết quả là các giống bán lùn được tạo ra bằng phương pháp hóa học tương tự như các giống được tạo ra bằng di truyền được mô tả trong câu chuyện mở đầu của chương này. Ở một số loại cây, chẳng hạn như bắp cải, thói quen sinh trưởng bình thường là thân cây ngồi xổm, có lá gần mặt đất. Tuy nhiên, khi các tín hiệu môi trường phù hợp, cây sẽ "bắt vít"; nhanh chóng tạo ra một thân cây cao có hoa - một phản ứng có thể được thực hiện thông qua gibberellin. TĂNG TRƯỞNG TRÁI CÂY Gibberellin và các hormone khác điều hòa sự phát triển của quả. Những cây nho sản xuất nho không hạt sẽ phát triển quả nhỏ hơn so với những giống nho sản xuất nho có hạt. Các nhà sinh học muốn giải thích hiện tượng này đã loại bỏ hạt khỏi những quả nho có hạt chưa trưởng thành và phát hiện ra rằng điều này ngăn cản sự phát triển bình thường của quả, cho thấy hạt giống là nguồn điều hòa sinh trưởng. Các nghiên cứu sinh hóa cho thấy hạt đang phát triển tạo ra gibberellin, chất này khuếch tán vào mô quả non. Phun nho không hạt bằng dung dịch gibberellin khiến chúng phát triển lớn như những quả đã có hạt và đây hiện là một phương pháp thương mại tiêu chuẩn (Hình 37.4). HUY ĐỘNG DỰ TRỮ HẠT GIỐNG Trong giai đoạn đầu của hạt nảy mầm, các enzyme thủy phân được sản xuất để phá vỡ lượng tinh bột, protein và lipid dự trữ. Ngay sau khi hấp thụ hạt nảy mầm của lúa mạch và các loại ngũ cốc khác, phôi sẽ tiết ra gibberellin. Các hormone khuếch tán qua nội

nhũ đến mô xung quanh gọi là lớp aleurone, nằm bên dưới vỏ hạt. Gibberellin kích hoạt một loạt các sự kiện trong lớp aleurone, khiến nó tổng hợp và tiết ra các enzyme thủy phân protein và tinh bột được lưu trữ trong nội nhũ (Hình 37.5). Những quan sát này có tầm quan trọng thực tế: trong ngành sản xuất bia, gibberellin được sử dụng để tăng cường quá trình "làm mạch nha" (sự nảy mầm) của lúa mạch và sự phân hủy nội nhũ của nó, tạo ra đường được lên men thành rượu. 37.4 Gibberellins và sự tăng trưởng của quả Phun gibberellins phát triển nho không hạt (phải) làm tăng kích thước của chúng so với quả chưa được xử lý (trái).

762 CHƯƠNG 37 Điều hòa sự tăng trưởng của thực vật Vỏ quả và vỏ hạt Aleuron|jSg_ Lớp nội nhũ phôi (có dự trữ dự trữ) Enzyme Chất dinh dưỡng (monomer) fÂ§ Phôi f i Phôi tiết ra gibberellin {cj Tổng hợp các enzyme thủy phân Các enzyme thủy phân protein và hấp thụ H20 khuếch tán vào lớp aleurone từ các axit amin. Những enzym này, tinh bột ở nội nhũ, giải phóng các monome và trương nở. nơi chúng kích hoạt quá trình tiêu hóa cùng với các enzyme khác mà phôi đang phát triển sử dụng để tạo năng lượng cho protein VJ đến axit amin. V _ J aleurone, di chuyển vào nội nhũ, y _ _ y và tập hợp các tế bào mới. y _ __ _ J 37.5 Phôi huy động nguồn dự trữ của chúng Trong quá trình nảy mầm của hạt ở cỏ ngũ cốc, gibberellin kích hoạt một loạt các sự kiện dẫn đến việc chuyển đổi lượng tinh bột và protein dự trữ thành các đơn phân mà phôi đang phát triển có thể sử dụng. Đi tới Hoạt động 37.3 Sự kiện nảy mầm của hạt giống Lifel 0e.com/ac37. 3 Một hormone khác, axit abscisic (ABA) (xem Bảng 37.2) đóng vai trò đối kháng với gibberellin trong quá trình ngủ và nảy mầm của hạt. Như chúng tôi sẽ mô tả trong Phần 38.1, hàm lượng ABA cao trong hạt ngủ và rơi ra trong quá trình nảy mầm. Do đó, ABA đóng vai trò duy trì trạng thái ngủ của hạt, trong khi gibberellin có chức năng phá vỡ trạng thái ngủ và thúc đẩy quá trình nảy mầm. Auxin đóng vai trò trong sự phát triển khác biệt của thực vật Auxin lần đầu tiên được phát hiện vì vai trò của nó trong việc làm cây uốn cong về phía ánh sáng. Nghiên cứu sau đó đã chỉ ra rằng auxin có liên quan đến nhiều khía cạnh khác của sự sinh trưởng và phát triển của thực vật. XÁC ĐỊNH AuxIN VÀ VẬN CHUYỂN CỦA NÓ Auxin (từ tiếng Latin "tăng lên") được phát hiện trong bối cảnh của hiện tượng hướng quang: một phản ứng với ánh sáng trong đó thân cây uốn cong về phía nguồn sáng. Đây là quan sát quen thuộc của các nhà sinh vật học và những người làm vườn tại nhà khi Charles Darwin và con trai ông là Francis luôn tò mò nghiên cứu hiện tượng này và kết luận rằng một tín hiệu được tạo ra ở đỉnh chồi và khuếch tán xuống chồi theo kiểu cực (một chiều), kích thích tế bào. sự kéo dài. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 37.1 Tropisms E - Lifel 0e.com/at37. 1 Người Darwin làm việc với cây con canarygrass (Phalaris canariensis) được trồng trong bóng tối. Khi ở dưới lòng đất, cây cỏ non được bảo vệ bởi quần thể coeptile (xem Hình 37.1). Các lá mầm của cỏ có tính hướng ánh sáng - chúng phát triển về phía có ánh sáng. Để tìm ra vùng tiếp nhận ánh sáng của coleoptile, Darwins "bịt mắt" các lá mầm của cây con hoàng yến mọc sẵm màu ở nhiều nơi khác nhau và sau đó chiếu sáng chúng từ một phía (Hình 37.6). Coleoptile phát triển về phía ánh sáng bất cứ khi nào đầu của nó lộ ra. Tuy nhiên, nếu milimet trên cùng hoặc nhiều hơn của lá mầm bị che phủ thì lá mầm không biểu hiện phản ứng hướng quang. Darwins kết luận rằng đầu nhọn có chứa cơ quan cảm quang phản ứng với ánh sáng. Tuy nhiên, sự uốn cong thực sự về phía ánh sáng diễn ra ở vùng đang phát triển cách đỉnh vài mm. Vì thế,Darwins lý luận, một số loại tín hiệu phải truyền từ đầu lá mầm đến vùng đang phát triển. Những người khác cho thấy rằng việc đặt đầu lá mầm (nguồn tín hiệu tăng trưởng) trên một lá mầm đã bị cắt đầu sẽ dẫn đến hiện tượng uốn cong, ngay cả khi một khối gelatin tách rời đầu lá mầm và lá mầm. Vẫn có thể còn gốc cây Trong các thí nghiệm này, tín hiệu tăng trưởng di chuyển từ đầu lá mầm vào trong gelatin và sau đó đi xuống lá mầm đã bị cắt đầu; sau đó tín hiệu tăng trưởng được phân lập từ các khối gelatin như vậy và được xác định là axit indole-3-acetic (xem Bảng 37.2), dạng chính của auxin. 0!ft0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 37.2 Cuộc sống thử nghiệm của bạn 0e.com/at37. 2

37.2 Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? 763 ĐẦU TƯ CUỘC SỐNG ^^^ ^^^ 37.6 Nhà Darwin' Thí nghiệm hướng quang Charles Darwin và con trai ông là Francis muốn biết thực vật uốn cong về phía ánh sáng như thế nào. Họ trồng cây giống cỏ hoàng yến (coleoptiles) trong bóng tối. Để khám phá phần nào của lá mầm phản ứng với ánh sáng, họ che ("bịt mắt") các vùng khác nhau của mỗi lá mầm và sau đó cho cây con tiếp xúc với ánh sáng từ một phía. Darwins phát hiện ra rằng phần ngọn của cây con cảm nhận được ánh sáng và sự phát triển diễn ra bên dưới phần ngọn. Những quan sát của họ khiến họ đưa ra giả thuyết về sự tồn tại của tín hiệu thúc đẩy tăng trưởng do đầu lá mầm tạo ra.3 GIẢ THUYẾT Chỉ một phần của lá mầm cảm nhận được ánh

sáng gây ra hiện tượng hướng quang. KẾT LUẬN Ánh sáng Phần cảm nhận ánh sáng nằm ở đầu lá mầm và nó sẽ gửi tín hiệu từ đầu lá mầm đến vùng đang phát triển. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aDarwin, C. R. 1880. Sức mạnh của sự chuyển động ở thực vật. Luân Đôn, John Murray. CƠ CHẾ VẬN CHUYỂN AuxIN Sự di chuyển của auxin xuống lá mầm là một ví dụ về vận chuyển cực (từ đỉnh đến đáy). Sự vận chuyển phân cực của auxin (Hình 37.7) phụ thuộc vào bốn quá trình sinh hóa có thể quen thuộc ở các chương trước: • Khuếch tán qua màng sinh chất. Các phân tử phân cực (theo nghĩa hóa học) khuếch tán qua màng sinh chất ít dễ dàng hơn các phân tử không phân cực (xem Chương 6). - Sự bất đối xứng của protein màng. Các chất mang vận chuyển tích cực (xem Chương 6) đối với auxin chỉ nằm ở phần màng sinh chất ở đầu đáy (phía dưới) của tế bào. ™ Bơm proton/ 'thẩm thấu hóa học. Một bơm proton (xem Chương 36) di chuyển H+ từ tế bào chất vào thành tế bào, do đó làm tăng độ pH nội bào và giảm độ pH ở thành tế bào. Việc bơm proton cũng thiết lập một gradient điện hóa, cung cấp thế năng để thúc đẩy sự vận chuyển auxin bởi các chất mang nêu trên (xem Chương 9). ■ Ion hóa axit yếu. Dạng chính của auxin, axit indole3-acetic, là một axit yếu: A- + H+ HA Khi độ pH thấp, phản ứng này được đẩy về bên phải và HA (auxin không ion hóa) là dạng chiếm ưu thế. Khi độ pH cao hơn thì có nhiều A- (auxin ion hóa hơn). Trong khi vận chuyển auxin cực phân phối hormone dọc theo trục dọc của cây, thì phân phối lại theo chiều ngang (từ bên này sang bên kia) Hướng vận chuyển Màng huyết tương Auxin xâm nhập vào tế bào bằng cách khuếch tán thụ động dưới dạng axit không tích điện (HA). Bơm proton trong màng plasma duy trì thành tế bào ở độ pH axit và thiết lập gradient hóa thẩm thấu để thúc đẩy sự vận chuyển HA. A- chiếm ưu thế trong bào tương, nơi có độ pH trung tính. A- thoát ra khỏi tế bào thông qua các chất mang dòng anion auxin tập trung ở đầu đáy của mỗi tế bào. Ở thành tế bào, pH thấp hơn khiến Ato trở thành HA, khuếch tán sang tế bào tiếp theo. 37.7 Vận chuyển cực của Auxin Bơm proton thiết lập một gradient hóa thẩm thấu hướng auxin bị ion hóa (A-) về phía các chất mang vận chuyển tích cực được đặt ở đáy cho auxin, dẫn đến một chuyển động ròng của auxin theo hướng cơ bản.

LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Darwins' Bài báo gốc về Thí nghiệm hướng quang Darwin, C. R. 1880. Sức mạnh của sự chuyển động ở thực vật. Chương IX: Độ nhạy cảm của thực vật với ánh sáng: Tác dụng truyền của nó. Luân Đôn, John Murray. Phân tích dữ liệu Bị thu hút bởi các thí nghiệm cho thấy rằng ánh sáng khiến thực vật uốn cong về phía nó và điều này là do sự tăng trưởng ngày càng tăng ở "mặt tối" về thân cây, Charles Darwin và con trai ông là Francis đã thực hiện các thí nghiệm để tìm hiểu thêm về cách thực vật phản ứng với ánh sáng. Thí nghiệm của họ được thực hiện trên cây con canarygrass (Phalaris canariensis) được trồng trong bóng tối để mô phỏng các sự kiện xảy ra khi hạt nảy mầm trong đất. Những cây con này có một lớp vỏ - lá mầm - bao phủ chiếc lá đang phát triển. Khi đặt vào hộp có lỗ mở ở cửa sổ (ánh sáng một chiều), cây con sẽ cong về phía nguồn sáng. Sự uốn cong này dường như được dẫn dắt bởi chính phần đầu của lá mầm, và Darwin đưa ra giả thuyết rằng cơ chế cảm nhận ánh sáng có thể nằm trong lá bao lá, trong khi sự phát triển xảy ra ở mô bên dưới đầu lá mầm. Giả thuyết của họ đã được xác nhận khi họ lặp lại thí nghiệm với đầu lá mầm bị cắt: hiện tượng uốn cong không xảy ra. Bởi vì có thể những cây bị cắt không bị uốn cong vì chúng đã bị hư hại không thể phục hồi theo một cách nào đó, nên vợ chồng Darwin đã lặp lại thí nghiệm ban đầu của họ với những cây con không bị hư hại có đầu lá mầm được bao phủ bởi một nắp ống thủy tinh mỏng được bôi đen bằng mực Ấn Độ. Trong trường hợp này cây không uốn cong. Nhà Darwin' kết luận rằng đầu của đại tràng cảm nhận được ánh sáng và truyền thông điệp đến mô bên dưới đầu để phát triển ban đầu còn gây tranh cãi nhưng cuối cùng đã dẫn đến việc xác định được auxin, hormone tăng trưởng thực vật đầu tiên. CÂU HỎI 1 Hình vẽ là một bức vẽ của Darwins' cuốn sách về sự uốn cong của lá mầm sau 8 giờ tiếp xúc với ánh sáng. Ánh sáng chiếu từ hướng nào? Hình 181. CÂU HỎI 2 Người Darwin báo cáo: "Bảy lá mầm [Lưu ý: Người Darwin sử dụng thuật ngữ "lá mầm" đối với cái mà ngày nay được gọi là coleoptile.] đã bị cắt các đầu của chúng với các chiều dài khác nhau trong khoảng từ 0,1 đến 0,1 6 inch, và những phần này, khi để lộ cả ngày dưới ánh sáng ngang, vẫn đứng thẳng. Trong một bộ 7 lá mầm khác, các đầu lá mầm bị cắt đi chỉ có chiều dài khoảng 0,05 inch (1,27 mm) và chúng cúi xuống về phía ánh sáng bên, nhưng gần như không quá nhiều như nhiều cây con khác trong cùng một khu vực. chậu." Những dữ liệu này chỉ ra điều gì về vai trò có thể có của đầu nhọn và về khả năng chấn thương khi cắt sẽ cản trở phản ứng uốn? CÂU HỎI 3 Người Darwin mô tả các thí nghiệm tiếp theo của họ: "Phần đỉnh của chín lá mầm, hơi khác nhau về chiều cao, được bao bọc gần bằng

một nửa chiều dài của chúng trong các ống không màu hoặc trong suốt; và những thứ này sau đó được phơi trước cửa sổ hướng Tây Nam vào một ngày tươi sáng trong 8 giờ. Tất cả chúng đều trở nên cong mạnh về phía ánh sáng,ở mức độ tương tự như nhiều cây con tự do khác trong cùng một chậu; sao cho ống thủy tinh chắc chắn không ngăn được lá mầm uốn cong về phía có ánh sáng. Đồng thời, 19 lá mầm khác cũng được bao bọc tương tự trong các ống sơn dày bằng mực Ấn Độ. Trên năm trong số chúng, lớp sơn, trước sự ngạc nhiên của chúng tôi, co lại sau khi tiếp xúc với ánh sáng mặt trời, và hình thành các vết nứt rất hẹp, qua đó một ít ánh sáng lọt vào; và năm trường hợp này đã bị từ chối. Trong số 14 lá mầm còn lại, nửa dưới của chúng đã được tiếp xúc hoàn toàn với ánh sáng trong suốt thời gian qua, 7 lá mầm tiếp tục khá thẳng và thẳng đứng; 1 chiếc hơi cong về phía ánh sáng, và 6 chiếc hơi cong, nhưng hầu hết chúng đều có phần đế gần như thẳng hoặc khá thẳng." Những dữ liệu này cho biết gì về vai trò của tiền boa? Bạn có thể giải thích tại sao có sự uốn cong nhẹ ở 6 lá mầm được phủ bằng ống sơn không? CÂU HỎI 4 Người Darwin quan sát thấy lá của cây bắt ruồi Venus ăn côn trùng không uốn cong về phía ánh sáng. Tại sao phản ứng này không quan trọng đối với cây ăn côn trùng? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU của auxin chịu trách nhiệm định hướng sự phát triển của cây trồng. Điều này đã được thể hiện trong các thí nghiệm đầu tiên theo sau thuyết Darwin. khi một đầu lá mầm có chứa hormone tăng trưởng được đặt không đối xứng trên lá mầm đã bị cắt đầu. Sự phân bố không đối xứng của hormone tăng trưởng dọc theo lá mầm dẫn đến sự tăng trưởng quá mức ở phía đó và bị lệch ra khỏi nó, ngay cả khi không có ánh sáng: gốc cây lá mầm một kích thích ánh sáng đơn phương Sự phân phối lại auxin sang một bên được thực hiện bởi các protein vận chuyển auxin di chuyển từ đáy tế bào sang một bên; do đó, auxin chỉ thoát ra khỏi tế bào ở phía bên kia của tế bào chứ không phải ở đáy và di chuyển sang một bên trong mô. Chuyển động ngang này của auxin giải thích sự uốn cong của cây hoàng yến về phía ánh sáng mà người Darwin đã quan sát thấy. Khi ánh sáng chiếu vào một bên của lá mầm canarygrass, auxin ở đầu sẽ di chuyển theo chiều ngang về phía bóng mờ. Do đó, sự bất đối xứng được thiết lập được duy trì khi vận chuyển cực di chuyển auxin xuống lá mầm, do đó ở vùng đang phát triển bên dưới, nồng độ auxin cao nhất ở phía bóng mờ. Do đó, quá trình kéo dài tế bào được tăng tốc ở phía bên đó, làm cho lá mầm bị uốn cong về phía ánh sáng (Hình 3 7. 8 A). Ánh sáng không phải là tín hiệu duy nhất có thể gây ra sự phân phối lại auxin. Auxin di chuyển xuống phía dưới của chồi đã đượcnửa dưới của chúng đã được phơi sáng hoàn toàn trong suốt thời gian đó, 7 phần tiếp tục khá thẳng và thẳng đứng; 1 chiếc hơi cong về phía ánh sáng, và 6 chiếc hơi cong, nhưng hầu hết chúng đều có phần đế gần như thẳng hoặc khá thẳng." Những dữ liệu này cho biết gì về vai trò của tiền boa? Bạn có thể giải thích tại sao có sự uốn cong nhẹ ở 6 lá mầm được phủ bằng ống sơn không? CÂU HỎI 4 Người Darwin quan sát thấy lá của cây bắt ruồi Venus ăn côn trùng không uốn cong về phía ánh sáng. Tại sao phản ứng này không quan trọng đối với cây ăn côn trùng? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU của auxin chịu trách nhiệm định hướng sự phát triển của cây trồng. Điều này đã được thể hiện trong các thí nghiệm đầu tiên theo sau thuyết Darwin. khi một đầu lá mầm có chứa hormone tăng trưởng được đặt không đối xứng trên lá mầm đã bị cắt đầu. Sự phân bố không đối xứng của hormone tăng trưởng dọc theo lá mầm dẫn đến sự tăng trưởng quá mức ở phía đó và bị lệch ra khỏi nó, ngay cả khi không có ánh sáng: gốc cây lá mầm một kích thích ánh sáng đơn phương Sự phân phối lại auxin sang một bên được thực hiện bởi các protein vận chuyển auxin di chuyển từ đáy tế bào sang một bên; do đó, auxin chỉ thoát ra khỏi tế bào ở phía bên kia của tế bào chứ không phải ở đáy và di chuyển sang một bên trong mô. Chuyển động ngang này của auxin giải thích sự uốn cong của cây hoàng yến về phía ánh sáng mà người Darwin đã quan sát thấy. Khi ánh sáng chiếu vào một bên của lá mầm canarygrass, auxin ở đầu sẽ di chuyển theo chiều ngang về phía bóng mờ. Do đó, sự bất đối xứng được thiết lập được duy trì khi vận chuyển cực di chuyển auxin xuống lá mầm, do đó ở vùng đang phát triển bên dưới, nồng độ auxin cao nhất ở phía bóng mờ. Do đó, quá trình kéo dài tế bào được tăng tốc ở phía bên đó, làm cho lá mầm bị uốn cong về phía ánh sáng (Hình 3 7. 8 A). Ánh sáng không phải là tín hiệu duy nhất có thể gây ra sự phân phối lại auxin. Auxin di chuyển xuống phía dưới của chồi đã đượcnửa dưới của chúng đã được phơi sáng hoàn toàn trong suốt thời gian đó, 7 phần tiếp tục khá thẳng và thẳng đứng; 1 chiếc hơi cong về phía ánh sáng, và 6 chiếc hơi cong, nhưng hầu hết chúng đều có phần đế gần như thẳng hoặc khá thẳng." Những dữ liệu này cho biết gì về vai trò của tiền boa? Bạn có thể giải thích tại sao có sự uốn cong nhẹ ở 6 lá mầm được phủ bằng ống sơn không? CÂU HỎI 4 Người Darwin quan sát thấy lá của cây bắt ruồi Venus ăn côn trùng không uốn cong về phía ánh sáng. Tại sao phản ứng này không quan trọng đối với cây ăn côn

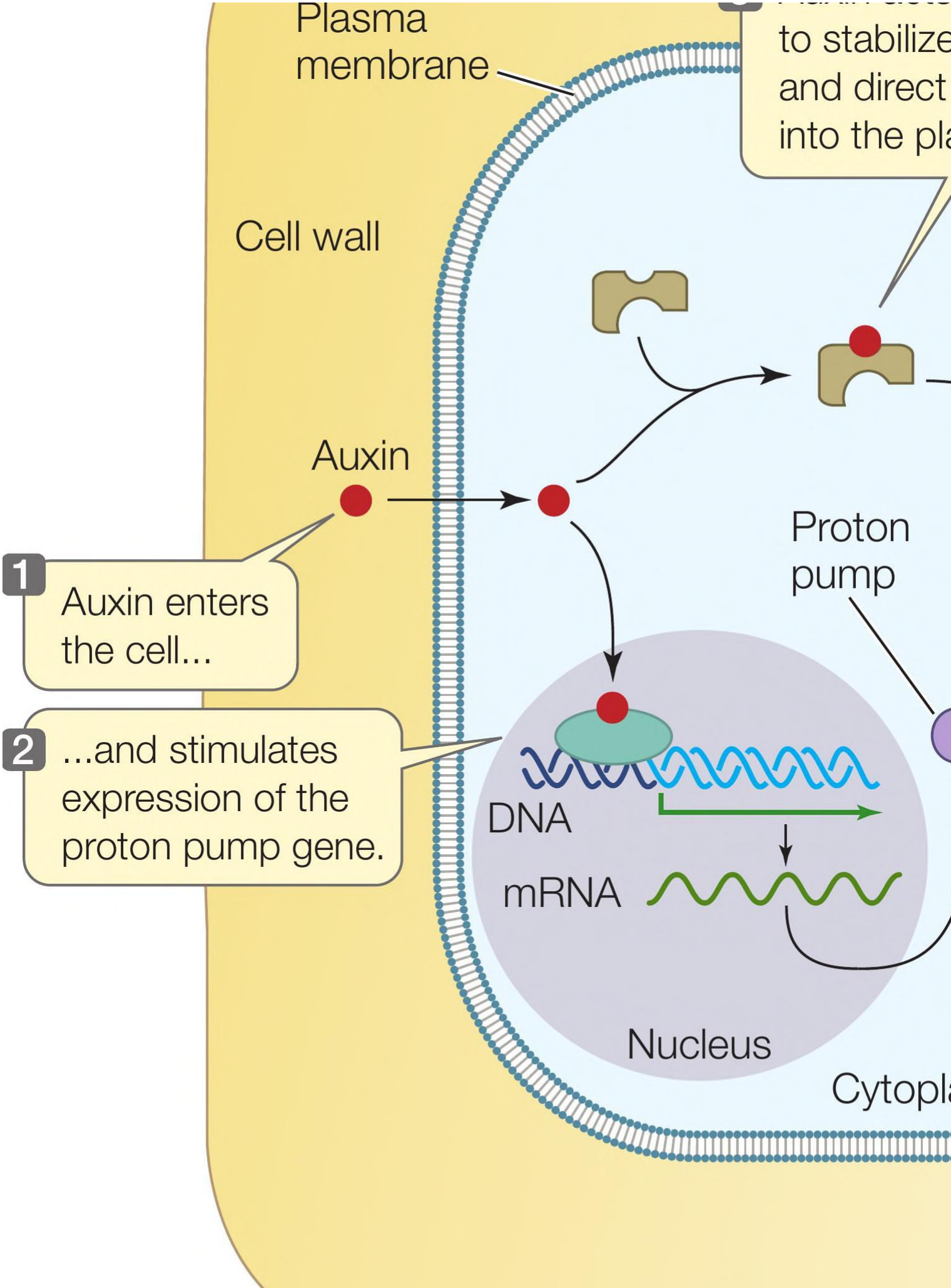
trùng? Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU của auxin chịu trách nhiệm định hướng sự phát triển của cây trồng. Điều này đã được thể hiện trong các thí nghiệm đầu tiên theo sau thuyết Darwin. khi một đầu lá mầm có chứa hormone tăng trưởng được đặt không đối xứng trên lá mầm đã bị cắt đầu. Sự phân bố không đối xứng của hormone tăng trưởng dọc theo lá mầm dẫn đến sự tăng trưởng quá mức ở phía đó và bị lệch ra khỏi nó, ngay cả khi không có ánh sáng: gốc cây lá mầm một kích thích ánh sáng đơn phương Sự phân phối lại auxin sang một bên được thực hiện bởi các protein vận chuyển auxin di chuyển từ đáy tế bào sang một bên; do đó, auxin chỉ thoát ra khỏi tế bào ở phía bên kia của tế bào chứ không phải ở đáy và di chuyển sang một bên trong mô. Chuyển động ngang này của auxin giải thích sự uốn cong của cây hoàng yến về phía ánh sáng mà người Darwin đã quan sát thấy. Khi ánh sáng chiếu vào một bên của lá mầm canarygrass, auxin ở đầu sẽ di chuyển theo chiều ngang về phía bóng mờ. Do đó, sự bất đối xứng được thiết lập được duy trì khi vận chuyển cực di chuyển auxin xuống lá mầm, do đó ở vùng đang phát triển bên dưới, nồng độ auxin cao nhất ở phía bóng mờ. Do đó, quá trình kéo dài tế bào được tăng tốc ở phía bên đó, làm cho lá mầm bị uốn cong về phía ánh sáng (Hình 3 7. 8 A). Ánh sáng không phải là tín hiệu duy nhất có thể gây ra sự phân phối lại auxin. Auxin di chuyển xuống phía dưới của chồi đã đượcSự phân bố không đối xứng của hormone tăng trưởng dọc theo lá mầm dẫn đến sự tăng trưởng quá mức ở phía đó và bị lệch ra khỏi nó, ngay cả khi không có ánh sáng: gốc cây lá mầm một kích thích ánh sáng đơn phương Sự phân phối lại auxin sang một bên được thực hiện bởi các protein vận chuyển auxin di chuyển từ đáy tế bào sang một bên; do đó, auxin chỉ thoát ra khỏi tế bào ở phía bên kia của tế bào chứ không phải ở đáy và di chuyển sang một bên trong mô. Chuyển động ngang này của auxin giải thích sự uốn cong của cây hoàng yến về phía ánh sáng mà người Darwin đã quan sát thấy. Khi ánh sáng chiếu vào một bên của lá mầm canarygrass, auxin ở đầu sẽ di chuyển theo chiều ngang về phía bóng mờ. Do đó, sự bất đối xứng được thiết lập được duy trì khi vận chuyển cực di chuyển auxin xuống lá mầm, do đó ở vùng đang phát triển bên dưới, nồng độ auxin cao nhất ở phía bóng mờ. Do đó, quá trình kéo dài tế bào được tăng tốc ở phía bên đó, làm cho lá mầm bị uốn cong về phía ánh sáng (Hình 3 7. 8 A). Ánh sáng không phải là tín hiệu duy nhất có thể gây ra sự phân phối lại auxin. Auxin di chuyển xuống phía dưới của chồi đã đượcSự phân bố không đối xứng của hormone tăng trưởng dọc theo lá mầm dẫn đến sự tăng trưởng quá mức ở phía đó và bị lệch ra khỏi nó, ngay cả khi không có ánh sáng: gốc cây lá mầm một kích thích ánh sáng đơn phương Sự phân phối lại auxin sang một bên được thực hiện bởi các protein vận chuyển auxin di chuyển từ đáy tế bào sang một bên; do đó, auxin chỉ thoát ra khỏi tế bào ở phía bên kia của tế bào chứ không phải ở đáy và di chuyển sang một bên trong mô. Chuyển động ngang này của auxin giải thích sự uốn cong của cây hoàng yến về phía ánh sáng mà người Darwin đã quan sát thấy. Khi ánh sáng chiếu vào một bên của lá mầm canarygrass, auxin ở đầu sẽ di chuyển theo chiều ngang về phía bóng mờ. Do đó, sự bất đối xứng được thiết lập được duy trì khi vận chuyển cực di chuyển auxin xuống lá mầm, do đó ở vùng đang phát triển bên dưới, nồng độ auxin cao nhất ở phía bóng mờ. Do đó, quá trình kéo dài tế bào được tăng tốc ở phía bên đó, làm cho lá mầm bị uốn cong về phía ánh sáng (Hình 3 7. 8 A). Ánh sáng không phải là tín hiệu duy nhất có thể gây ra sự phân phối lại auxin. Auxin di chuyển xuống phía dưới của chồi đã được

37.2 Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? 765 (A) Phototropism I Auxin di chuyển về phía bóng mờ trong đầu. 0 Auxin được phân phối lại sẽ di chuyển xuống lá mầm. fc| Nồng độ auxin cao hơn sẽ khiến cây phát triển nhanh hơn ở phía bóng mờ. Đầu cong về phía ánh sáng. (B) Tính hướng trọng lực âm của chồi 37.8 Thực vật phản ứng với ánh sáng và trọng lực Tính hướng quang (A) và tính hướng trọng lực (B) xảy ra ở đỉnh chồi để phản ứng với sự phân phối lại của auxin. nghiêng sang một bên, khiến chồi phát triển nhanh hơn ở phía dưới và do đó chồi bị uốn cong lên trên. Sự phát triển như vậy theo hướng được xác định bởi trọng lực được gọi là lực hấp dẫn (Hình 37. 8 B). Phản ứng hướng trọng lực hướng lên của chồi được định nghĩa là hướng trọng lực âm; rễ cây uốn cong xuống dưới là lực hấp dẫn dương. Tính hướng trọng lực ở rễ cũng liên quan đến sự phát triển khác biệt do sự chuyển động ngang của auxin, nhưng chi tiết về cơ chế này khác nhau giữa rễ và chồi. Auxin ảnh hưởng đến sự phát triển của thực vật theo nhiều cách Giống như gibberellin, auxin có nhiều vai trò trong sự phát triển của thực vật. Nó ảnh hưởng đến sự phát triển sinh dưỡng và sinh sản của thực vật theo nhiều cách. BẮT ĐẦU Rễ Cành cắt từ chồi của một số cây có thể tạo ra rễ và phát triển thành toàn bộ cây mới. Để điều này xảy ra, một số tế bào chưa biệt hóa nhất định ở bên trong chồi, ban đầu chỉ có

chức năng dự trữ thức ăn, phải bắt đầu một nhiệm vụ mới: chúng phải thay đổi số phận tế bào của mình và được tổ chức thành mô phân sinh đỉnh của rễ mới. Những thay đổi này 37.9 Những thay đổi xảy ra khi lá sắp rụng Sự phá vỡ các tế bào ở vùng cắt bỏ của cuống lá làm cho lá rụng. tương tự như những gì xảy ra trong chu vi của rễ khi rễ bên hình thành (xem Hình 34.10). Có thể tạo cành giâm của nhiều loài để phát triển rễ bằng cách nhúng bề mặt vết cắt vào dung dịch auxin. Những quan sát này cho thấy rằng ở một cây còn nguyên vẹn, auxin của chính cây đó đóng vai trò trong việc hình thành các rễ bên. Các chế phẩm thương mại giúp tăng cường khả năng ra rễ của cành giâm cây thường chứa auxin tổng hợp. TRỤC LÁ Ngược lại với tác dụng kích thích sự hình thành rễ, auxin ức chế sự tách lá già ra khỏi thân. Quá trình tách rời này, được gọi là sự rụng lá, là nguyên nhân khiến lá rụng vào mùa thu. Nhiều lá gồm có phiến và cuống lá gắn phiến vào thân. Sự rụng tóc là kết quả của sự phân hủy một phần cụ thể của cuống lá, vùng rụng tóc (Hình 37.9). Nếu phiến lá bị cắt đi, cuống lá sẽ rụng khỏi cây nhanh hơn so với khi lá còn nguyên. Tuy nhiên, nếu bề mặt vết cắt được xử lý bằng dung dịch auxin thì cuống lá vẫn còn dính vào cây, thường dài hơn lá còn nguyên vẹn. Thời điểm rụng lá trong tự nhiên dường như được xác định một phần bởi sự giảm chuyển động qua cuống lá của auxin được tạo ra trong phiến lá. SỰ ƯU ĐÃI Ở ĐỈNH Auxin giúp duy trì sự thống trị ở đỉnh,hiện tượng chồi ngọn ức chế sự phát triển của chồi nách (xem Hình 34.1), dẫn đến sự phát triển của một thân chính duy nhất với mức phân nhánh tối thiểu. Ưu thế ngọn có thể được chứng minh bằng thí nghiệm với cây con. Nếu cây còn nguyên vẹn thì thân dài ra và các chồi nách không hoạt động. Việc loại bỏ chồi đỉnh - nơi sản xuất auxin chính - dẫn đến sự phát triển của chồi nách. Tuy nhiên, nếu bề mặt cắt của thân được xử lý bằng auxin thì chồi nách sẽ không phát triển. Các chồi đỉnh của cành cũng phát huy ưu thế ở đỉnh: các chồi nách trên cành không hoạt động trừ khi đỉnh của cành bị loại bỏ. Đó là lý do tại sao người làm vườn tỉa cây bụi để khuyến khích phân nhánh.

766 CHƯƠNG 37 Điều hòa sinh trưởng thực vật| Auxin tác động với protein 37.10 Auxin ảnh hưởng đến thành tế bào như thế nào Thành tế bào thực vật là một mạng lưới rộng lớn các polyme liên kết ngang. Auxin gây ra sự nới lỏng thành tế bào bằng cách kích hoạt bơm proton làm giảm độ pH trong thành tế bào. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 37.3 Auxin ảnh hưởng đến thành tế bào Lifel 0e.com/at37.3 ' Expansin -Cellulose microfibrils - Polyme liên kết ngang Độ pH giảm kích hoạt expansin, làm gián đoạn sự tương tác giữa các polyme thành tế bào. 0Thành tế bào được nới lỏng để cho phép tế bào mở rộng. Trong các thí nghiệm trên lá và thân vừa thảo luận, việc loại bỏ một phần cụ thể của cây sẽ tạo ra phản ứng - rụng hoặc mất ưu thế ở đỉnh - và phản ứng đó được ngăn chặn bằng cách xử lý bằng auxin. Những kết quả này phù hợp với các dữ liệu khác cho thấy phần bị cắt bỏ của lá hoặc thân là nguồn auxin và auxin trong cây còn nguyên vẹn làm chậm quá trình rụng lá và giúp duy trì ưu thế ngọn. PHÁT TRIỂN TRÁI CÂY Sự phát triển của quả thường phụ thuộc vào sự thụ tinh trước đó của noãn (trứng), nhưng ở nhiều loài, việc xử lý bầu nhụy không được thụ tinh bằng auxin hoặc gibberellin gây ra hiện tượng parthenocarpy - hình thành quả mà không cần thụ tinh. Quả parthenocarpic hình thành một cách tự nhiên ở một số giống cây trồng, bao gồm nho không hạt, chuối và một số loại dưa chuột. PHÁT TRIỂN TẾ BÀO Sự phân chia tế bào sau đó là sự phát triển của tế bào là nguyên nhân gây ra sự phát triển của thực vật. Vì thành tế bào thực vật thường ngăn cản sự giãn nở của các chất bên trong màng sinh chất (xem Phần 34.1), nên thành tế bào đóng vai trò then chốt trong việc kiểm soát tốc độ và hướng phát triển của tế bào thực vật. Auxin tác động lên thành tế bào để điều chỉnh quá trình này. Sự phát triển của tế bào thực vật chủ yếu được thúc đẩy bởi sự hấp thu nước, nước đi vào tế bào chất của tế bào và tích tụ trong không bào trung tâm của nó (xem Phần 35.1). Sự tăng trưởng của không bào góp phần làm tăng thể tích của một tế bào đang phát triển và không bào thường chiếm hơn 90% thể tích của một tế bào trưởng thành. Khi không bào nở ra, nó ép tế bào chất vào thành tế bào và thành tế bào chống lại lực này (cơ sở của áp suất trương). Thành tế bào là một mạng lưới liên kết chéo rộng rãi gồm các polysaccharide và protein, chủ yếu là các vi sợi cellulose. Nếu ô muốn mở rộng, một số điều chỉnh phải được thực hiện trong cấu trúc tường để cho phép tường "nhường"; dưới áp lực turgor. Hãy nghĩ đến một quả bóng bay (tế bào được bao quanh bởi màng) bên trong một chiếc hộp (thành tế bào). Thành tế bào "hộp" nới lỏng để cho phép mở rộng? Giả thuyết tăng trưởng axit giải thích sự giãn nở tế bào do auxin gây ra (Hình 37.1 0). Giả thuyết cho rằng proton (H+) được bơm từ tế bào chất vào thành tế bào, làm giảm độ pH của thành tế bào và kích hoạt các enzyme gọi là expansin xúc tác những thay đổi trong cấu trúc thành tế bào sao cho các polysaccharide liên kết với nhau ít

mạnh hơn. Điều này làm lỏng vách tế bào,làm cho nó dễ dàng kéo dài hơn khi tế bào mở rộng. Auxin có hai vai trò trong quá trình này: tăng khả năng tổng hợp proton


Plasma membrane
to stabilize
and direct
into the pla
Cell wall
Auxin
Proton pump
1
Auxin enters the cell...
2
...and stimulates expression of the proton pump gene.
DNA
mRNA
Nucleus
Cytopla

Hạt nhân 37.2 Gibberellin và Auxin có tác dụng gì? 767 Máy đàn áp. Yếu tố phiên mã DNA Gibberellin hoặc auxin Khi không có hormone, chất ức chế sẽ ức chế quá trình phiên mã của các gen kích thích tăng trưởng. Tế bào chất Vỏ hạt nhân n Hormon liên kết với protein thụ thể và phức hợp đi vào nhân. Phức hợp thụ thể hormone liên kết với chất ức chế. Yếu tố phiên mã J7 e) Sự liên kết kích thích việc bổ sung ubiquitin vào chất ức chế. v J DNA H|1 Chất ức chế bị phá vỡ trong proteasome. Các gen kích thích tăng trưởng hiện được phiên mã Proteasome .*Â»âœ“ (wmm. i Phiên mã mRNA AAAAAA 37.11 Gibberellins và Auxin có con đường truyền tín hiệu tương tự nhau. Mặc dù các protein cụ thể liên quan là khác nhau, cả hai loại hormone này đều có tác dụng kích thích phiên mã gen bằng cách làm bất hoạt một protein ức chế. SeKE Đi tới Media Clip 37.1 Gibberellin liên kết với thụ thể Lifel 0e.com/mc37.1 máy bơm và hướng dẫn chúng đưa chúng vào màng sinh chất. Auxin cũng có thể làm tăng hoạt động của các protein bơm proton đã có trong màng sinh chất. Một số dòng bằng chứng ủng hộ giả thuyết tăng trưởng axit. Ví dụ, thêm axit vào thành tế bào để giảm độ pH sẽ kích thích sự mở rộng của tế bào ngay cả khi không có auxin. Ngược lại, khi chất đệm được sử dụng để ngăn thành tế bào trở nên có tính axit hơn, sự giãn nở của tế bào do auxin gây ra Giả thuyết tăng trưởng axit có giá trị ít nhiều tùy thuộc vào loài, ở một số thực vật, auxin kích thích tiết ra các thành phần thành tế bào mới đủ nhanh để giải thích cho những thay đổi thậm chí nhanh chóng về tốc độ tăng trưởng. Ở cấp độ phân tử, auxin và gibberellin hoạt động tương tự nhau. Các cơ chế phân tử làm cơ sở cho hoạt động của cả auxin và gibberellin đã được thực hiện với sự trợ giúp của sàng lọc di truyền (xem Hình 37.2). Các nhà sinh học bắt đầu bằng cách xác định những cây đột biến có sự sinh trưởng và phát triển không nhạy cảm với các hormone - nghĩa là những cây không bị ảnh hưởng bởi hormone được thêm vào. Những đột biến như vậy rơi vào hai loại chung: • Cây quá cao. Những cây này giống với những cây dại được cung cấp quá nhiều hormone và không phát triển cao hơn khi được bổ sung thêm hormone. Chúng phát triển chiều cao ngay cả khi được điều trị bằng chất ức chế tổng hợp hormone. Phản ứng hormone của họ luôn ở trạng thái "bật" ngay cả khi không có hormone. Trong những trường hợp như vậy, người ta cho rằng alen bình thường của gen đột biến mã hóa cho chất ức chế con đường truyền tín hiệu hormone. Ở thực vật hoang dã, con đường đó "tắt"; nhưng ở thực vật đột biến, con đường này vẫn "bật"; và cây mọc cao. ™ Cây lùn. Những cây này giống như những cây lùn thiếu khả năng tổng hợp hormone (xem Hình 37.3), nhưng chúng không phản ứng với lượng hormone được bổ sung. Ở những đột biến này, phản ứng hormone luôn "tắt". bất kể sự hiện diện của hormone. Đáng chú ý là một số đột biến của cả hai loại lại ảnh hưởng đến cùng một loại protein,hóa ra lại là chất ức chế yếu tố phiên mã kích thích sự biểu hiện của các gen thúc đẩy tăng trưởng. Protein ức chế có hai miền quan trọng, điều này giải thích tại sao các đột biến trong cùng một protein có thể có những tác động dường như trái ngược nhau: “Một vùng của protein ức chế liên kết với phức hợp phiên mã để ức chế quá trình phiên mã của các gen thúc đẩy tăng trưởng. Đây là vùng bị đột biến ở những cây quá cao: các gen thúc đẩy tăng trưởng luôn “bật”; vì chất ức chế không gắn vào phức hợp phiên mã. • Một vùng khác của protein ức chế khiến nó bị loại khỏi phức hợp phiên mã. Đây là vùng bị đột biến ở cây lùn: các gen kích thích sinh trưởng luôn bị “tắt”; bởi vì kẻ ức chế luôn bị ràng buộc với sự phức tạp. Những quan sát này cho phép các nhà sinh vật học tìm ra cách hoạt động của auxin và gibberellin ở thực vật hoang dã. Tất nhiên, các protein ức chế liên quan đến việc đáp ứng với hai hormone là khác nhau, nhưng hoạt động của cả hai hormone đều giống nhau: chúng hoạt động bằng cách loại bỏ chất ức chế khỏi phức hợp phiên mã (Hình 37.1 1). Các hormone thực hiện điều này bằng cách liên kết với một protein thụ thể, từ đó protein này liên kết với chất ức chế. Sự gắn kết của phức hợp hormone-thụ thể sẽ kích thích sự đa bào hóa của chất ức chế, nhắm vào nó để phân hủy proteasome (xem Hình 16.25). Các thụ thể chứa hoặc liên kết với một vùng gọi là hộp F tạo điều kiện thuận lợi cho các tương tác protein-protein cần thiết để gây ra hiện tượng đa phổ hóa của protein mục tiêu. Trong khi bộ gen động vật có ít protein chứa F-box thì bộ gen thực vật có hàng trăm, một dấu hiệu cho thấy kiểu điều hòa gen này phổ biến ở thực vật.nhắm mục tiêu nó để phân tích trong proteasome (xem Hình 16.25). Các thụ thể chứa hoặc liên kết với một vùng gọi là hộp F tạo điều kiện thuận lợi cho các tương tác protein-protein cần thiết để gây ra hiện tượng đa phổ hóa của protein mục tiêu. Trong khi bộ gen động vật có ít protein chứa F-box thì bộ gen thực vật có hàng trăm, một dấu hiệu cho thấy kiểu điều hòa gen này phổ biến ở thực vật.nhắm mục tiêu nó để phân tích trong proteasome (xem Hình 16.25). Các thụ thể chứa hoặc liên kết với một vùng gọi là hộp F tạo điều kiện thuận lợi cho các tương tác protein-protein cần thiết để gây ra hiện tượng đa phổ hóa của protein mục tiêu. Trong

khi bộ gen động vật có ít protein chứa F-box thì bộ gen thực vật có hàng trăm, một dấu hiệu cho thấy kiểu điều hòa gen này phổ biến ở thực vật.

768 CHƯƠNG 37 Điều hòa sinh trưởng thực vật TÓM TẮT Gibberellin là các hormone thực vật ảnh hưởng đến sự phát triển của thân, kích thước quả, sự nảy mầm của hạt và nhiều khía cạnh khác trong quá trình phát triển của thực vật; tác dụng khác nhau tùy theo loài. Auxin điều chỉnh sự mở rộng của tế bào và do đó làm trung gian cho hiện tượng hướng ánh sáng và hướng trọng lực; nó cũng đóng vai trò trong sự thống trị ngọn, rụng lá, phát triển quả và hình thành rễ. Giả thuyết tăng trưởng axit giải thích sự lỏng lẻo của thành tế bào do auxin gây ra. Các cơ chế phân tử tương tự giải thích tác động của auxin và gibberellin lên sự biểu hiện gen. â€¢ Làm thế nào gibberellin và auxin được chứng minh là hormone thực vật? Xem trang. 760 â€¢ Gibberellin góp phần vào sự nảy mầm của hạt lúa mạch như thế nào? Xem Hình 37.5 – Bằng chứng nào cho thấy sự vận chuyển phân cực của auxin và nó xảy ra như thế nào? Xem trang 762-763 và Hình 37.6 và 37.7 â€¢ Giải thích tại sao, mặc dù auxin di chuyển ra xa phía được chiếu sáng của đầu lá bao lá, nhưng lá bao lá lại uốn cong về phía có ánh sáng. Xem trang. 764 và Hình 37.8 â€¢ Auxin làm cho thành tế bào bị bong ra như thế nào? Xem trang. 766 và Hình 37.10 â€¢ Con đường truyền tín hiệu chung của auxin và gibberellin là gì? Xem trang. 767 và Hình 37.11 Làm thế nào mà một loại hormone đơn lẻ, chẳng hạn như auxin hoặc gibberellin, lại có thể có nhiều tác dụng đến vậy? Như chúng ta đã thấy, một con đường truyền tín hiệu đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến nhiều gen. Chúng ta sẽ tìm hiểu về các hormone thực vật quan trọng khác trong phần tiếp theo và chúng cũng có nhiều tác dụng. Tác dụng của Cytokinin, Ethylene và Brassinosteroids là gì? Giống như tế bào động vật, tế bào thực vật biệt hóa sau khi hình thành từ tế bào gốc chưa biệt hóa (gọi là tế bào mô phân sinh ở thực vật). Nhưng không giống như tế bào động vật thường không phân chia sau khi biệt hóa, tế bào thực vật vẫn giữ được khả năng phân chia. Ví dụ, trong hiện tượng rụng lá (xem Hình 37.9) các tế bào nhu mô biệt hóa ở cuống lá lại tiếp tục phân chia, tạo thành một lớp tế bào chuyên biệt, yếu. Ngoài ra, các tế bào của phloem và vỏ não có thể tiếp tục phân chia và hình thành mô phân sinh thứ cấp. Điều gì kích thích các tế bào này phân chia? Câu trả lời đến từ những nghiên cứu về tế bào được phân lập từ thực vật và nuôi cấy trong phòng thí nghiệm. Cytokinin hoạt động từ hạt đến khi già Giống như vi khuẩn và nấm men, các tế bào thực vật như tế bào nhu mô có thể được nuôi cấy trong môi trường phát triển lỏng hoặc rắn có chứa đường và muối. Các tế bào sẽ phân chia liên tục cho đến khi cạn kiệt chất dinh dưỡng. Trong những ngày đầu nuôi cấy tế bào thực vật, các nhà khoa học đã thử nghiệm nhiều chất bổ sung để xác định môi trường hóa học tối ưu cho sự phát triển. Chất bổ sung tốt nhất là nước cốt dừa, chất lỏng bao quanh phôi đang phát triển trong quả dừa. Các nhà điều tra nghi ngờ rằng một phân tử trong chất lỏng phải kích thích sự phân chia tế bào thực vật. Manh mối để nhận dạng phân tử này xuất hiện khi Folke Skoog tại Đại học Wisconsin thử nghiệm nhiều chất tinh khiết khác nhau có thể thay thế nước cốt dừa. DNA nằm trong số những chất được thử nghiệm và nó không hoạt động; Tuy nhiên,làm nóng DNA ở áp suất cao trong nồi hấp sẽ tạo ra hỗn hợp thúc đẩy mạnh mẽ quá trình phân chia tế bào thực vật. Một dẫn xuất của adenine gọi là kinetin được xác định là thành phần hoạt chất. Bởi vì nó kích thích sự phân chia tế bào (cytokinesis) nên nó được gọi là cytokinin. Kinetin không tồn tại trong tế bào, nhưng nó gợi ý cho các nhà khoa học về loại phân tử nào có thể là thành phần hoạt chất trong nước cốt dừa. Năm 1963, một dẫn xuất adenine gọi là zeatin đã được chiết xuất từ nội nhũ ngô. Kể từ đó, hơn 150 loại cytokinin khác nhau đã được phân lập và hầu hết là dẫn xuất của adenine. Cytokinin (xem Bảng 37.2) có một số tác dụng khác nhau, trong nhiều trường hợp tương tác với auxin: • Thêm sự kết hợp thích hợp giữa auxin và cytokinin vào môi trường tăng trưởng sẽ tạo ra sự tăng sinh nhanh chóng của tế bào thực vật nuôi cấy. ™ Cytokinin có thể khiến một số hạt cần ánh sáng nảy mầm ngay cả khi được giữ trong bóng tối liên tục. â€¢ Trong nuôi cấy mô thực vật, tỷ lệ cytokinin-auxin cao sẽ thúc đẩy sự hình thành chồi; tỷ lệ thấp thúc đẩy sự hình thành rễ. Cytokinin thường ức chế sự kéo dài của thân, nhưng chúng gây sưng tấy một bên thân và rễ (rễ thịt của củ cải là một ví dụ điển hình). ™ Cytokinin kích thích chồi nách phát triển thành cành; tỷ lệ auxin-to-cytokinin kiểm soát mức độ phân nhánh (độ rậm rạp) của cây. ™ Cytokinin làm chậm quá trình lão hóa của lá. Nếu phiến lá được tách ra khỏi cây và đặt vào nước hoặc dung dịch dinh dưỡng, chúng sẽ nhanh chóng chuyển sang màu vàng và có các dấu hiệu lão hóa khác. Thay vào đó, nếu chúng được đặt trong dung dịch chứa cytokinin, chúng vẫn giữ được màu xanh và lão hóa chậm hơn nhiều. Rễ chứa nhiều cytokinin và việc vận chuyển cytokinin đến lá làm chậm quá trình lão hóa. Tín hiệu Cytokinin dường như hoạt động thông qua

con đường hai thành phần (một loại con đường truyền tín hiệu phổ biến ở vi khuẩn): Một thụ thể có thể hoạt động như một protein kinase, tự phosphoryl hóa cũng như một protein mục tiêu.tỷ lệ cytokinin-auxin cao thúc đẩy sự hình thành chồi; tỷ lệ thấp thúc đẩy sự hình thành rễ. Cytokinin thường ức chế sự kéo dài của thân, nhưng chúng gây sưng tấy một bên thân và rễ (rễ thịt của củ cải là một ví dụ điển hình). ™ Cytokinin kích thích chồi nách phát triển thành cành; tỷ lệ auxin-to-cytokinin kiểm soát mức độ phân nhánh (độ rậm rạp) của cây. ™ Cytokinin làm chậm quá trình lão hóa của lá. Nếu phiến lá được tách ra khỏi cây và đặt vào nước hoặc dung dịch dinh dưỡng, chúng sẽ nhanh chóng chuyển sang màu vàng và có các dấu hiệu lão hóa khác. Thay vào đó, nếu chúng được đặt trong dung dịch chứa cytokinin, chúng vẫn giữ được màu xanh và lão hóa chậm hơn nhiều. Rễ chứa nhiều cytokinin và việc vận chuyển cytokinin đến lá làm chậm quá trình lão hóa. Tín hiệu Cytokinin dường như hoạt động thông qua con đường hai thành phần (một loại con đường truyền tín hiệu phổ biến ở vi khuẩn): Một thụ thể có thể hoạt động như một protein kinase, tự phosphoryl hóa cũng như một protein mục tiêu.tỷ lệ cytokinin-auxin cao thúc đẩy sự hình thành chồi; tỷ lệ thấp thúc đẩy sự hình thành rễ. Cytokinin thường ức chế sự kéo dài của thân, nhưng chúng gây sưng tấy một bên thân và rễ (rễ thịt của củ cải là một ví dụ điển hình). ™ Cytokinin kích thích chồi nách phát triển thành cành; tỷ lệ auxin-to-cytokinin kiểm soát mức độ phân nhánh (độ rậm rạp) của cây. ™ Cytokinin làm chậm quá trình lão hóa của lá. Nếu phiến lá được tách ra khỏi cây và đặt vào nước hoặc dung dịch dinh dưỡng, chúng sẽ nhanh chóng chuyển sang màu vàng và có các dấu hiệu lão hóa khác. Thay vào đó, nếu chúng được đặt trong dung dịch chứa cytokinin, chúng vẫn giữ được màu xanh và lão hóa chậm hơn nhiều. Rễ chứa nhiều cytokinin và việc vận chuyển cytokinin đến lá làm chậm quá trình lão hóa. Tín hiệu Cytokinin dường như hoạt động thông qua con đường hai thành phần (một loại con đường truyền tín hiệu phổ biến ở vi khuẩn): Một thụ thể có thể hoạt động như một protein kinase, tự phosphoryl hóa cũng như một protein mục tiêu.

37.3 Tác dụng của Cytokinin, Ethylene và Brassinosteroid là gì? 769 – Một protein mục tiêu, thường là yếu tố phiên mã, có thể hoạt động như một tác nhân sàng lọc di truyền ở cây Arabidopsis để phát hiện các khiếm khuyết trong phản ứng với cytokinin đã xác định được thụ thể (AHK; Arabidopsis /zistidine /dnase) và tác nhân đích (ARR; Arabidopsis) chất điều hòa phản ứng), chất sau đóng vai trò là yếu tố phiên mã khi được phosphoryl hóa. Con đường truyền tín hiệu cũng bao gồm protein thứ ba (AHP; Arabidopsis/zistidine phosphotransfer protein), protein này chuyển photphat từ thụ thể đến tác nhân (Hình 37.1 2). Bộ gen của cây Arabidopsis có hơn 20 gen được biểu hiện để đáp ứng với con đường truyền tín hiệu này. Ethylene là một hormone dạng khí làm tăng tốc độ lão hóa của lá và quả chín. Trong khi cytokinin làm chậm quá trình lão hóa, một loại hormone thực vật khác thúc đẩy quá trình này: khí ethylene (xem Bảng 37.2), đôi khi được gọi là hormone lão hóa. Ethylene có thể được sản xuất bởi tất cả các bộ phận của cây, và giống như tất cả các hormone thực vật, nó có một số tác dụng. Trở lại thời mà đường phố được chiếu sáng bằng gas chứ không phải bằng điện, lá trên cây gần đèn đường rụng sớm hơn lá trên cây ở xa đèn hơn. Bây giờ chúng ta đã biết tại sao: ethylene, một sản phẩm cháy của khí chiếu sáng, đã gây ra hiện tượng rụng sớm. Trong khi auxin làm chậm quá trình rụng lá thì ethylene thúc đẩy mạnh mẽ quá trình này; do đó sự cân bằng của auxin và ethylene kiểm soát sự rụng lá. TRÁI CÂY CHÍN Bằng cách thúc đẩy quá trình lão hóa, ethylene cũng làm tăng tốc độ chín của trái cây. Khi quả chín, nó mất chất diệp lục và thành tế bào bị phá vỡ; ethylene thúc đẩy cả hai quá trình này. Ethylene cũng gây ra sự gia tăng sản xuất của chính nó. Do đó, khi quá trình chín bắt đầu, ngày càng có nhiều ethylene hình thành và vì nó là chất khí nên nó dễ dàng khuếch tán khắp quả và thậm chí đến các quả lân cận trên cùng một cây hoặc các cây khác. Người xưa có câu “một quả táo thối làm hỏng cả thùng”; là đúng. Quả táo thối đó là nguồn giàu ethylene, giúp đẩy nhanh quá trình chín và thối rữa của quả khác trong thùng hoặc không gian hạn chế khác. Nông dân thường chọc lỗ trên quả sung để chúng chín nhanh hơn. Bây giờ chúng ta biết rằng vết thương gây ra sự gia tăng sản xuất ethylene trong trái cây và mức độ ethylene tăng lên sẽ thúc đẩy quá trình chín ở nhiều loại trái cây, bao gồm táo, chuối, dưa, mơ và cà chua. Ngày nay, các chủ hàng thương mại và người lưu trữ những loại trái cây này đang đẩy nhanh quá trình chín bằng cách thêm ethylene vào buồng bảo quản. Việc sử dụng ethylene này là ứng dụng quan trọng nhất của một loại hormone thực vật tự nhiên trong nông nghiệp và thương mại. Các gen phản ứng với cytokinin _ _ A _ DNA Promoter / i f ... Các gen phản ứng với cytokinin không được biểu hiện. Bên ngoài thụ thể Cytokinin của tế bào, sự liên kết của cytokinin với thụ thể của nó gây ra sự thay đổi về hình dạng làm lộ ra vị trí hoạt

động của miền protein kinase của thụ thể. Tế bào chất ^ ' /^'\ Q Protein f trung gian (AHP) là j [phosphoryl hóa... ARR) ARR ...đi vào nhân và phosphoryl hóa một yếu tố phiên mã (ARR). mRNA /WWW t 3 Yếu tố phiên mã được phosphoryl hóa liên kết với các yếu tố thúc đẩy của hơn 20 gen phản ứng cytokinin, bắt đầu quá trình phiên mã của chúng. 37.12 Con đường phản ứng Cytokinin Tế bào thực vật phản ứng với cytokinin bằng cách sử dụng con đường truyền tín hiệu liên quan đến thụ thể và protein tác động.

770 CHƯƠNG 37 Điều hòa tăng trưởng thực vật Móc đỉnh 37.13 Móc đỉnh của cây Eudicot Sự sản xuất auxin không đối xứng, được kiểm soát bởi ethylene, là nguyên nhân tạo ra móc đỉnh của cây đậu này. Nồng độ ethylene cao nhất ở bên phải, do đó sự phát triển nhanh hơn ở bên trái đã gây ra và duy trì lưỡi câu. Quá trình chín cũng có thể bị trì hoãn do sử dụng "máy chà sàn" và các chất hấp phụ loại bỏ ethylene khỏi khí quyển trong buồng bảo quản trái cây. Chiến lược này thậm chí có thể được sử dụng trong nhà. Nhiều siêu thị bán túi nhựa được thiết kế để giữ trái cây tươi; các túi được tẩm chất liên kết ethylene. Khi hoa già đi, cánh hoa của chúng có thể bị rụng, làm giảm giá trị của chúng trong ngành cắt hoa. Người trồng và người bán hoa thường ngâm những cành hoa nhạy cảm với ethylene trong dung dịch bạc thiosulfate loãng trước khi bán. Muối bạc ức chế hoạt động của ethylene bằng cách tương tác trực tiếp với thụ thể ethylene - do đó chúng làm chậm quá trình lão hóa, giữ cho hoa luôn "tươi". lâu hơn. Một sản phẩm thay thế, được sử dụng để trì hoãn quá trình chín của trái cây và bảo quản hoa đã cắt, là 1-methylcyclopropene, một loại khí cũng liên kết với các thụ thể ethylene và ngăn chặn chức năng của chúng. (A) Không có ethylene (B) Có ethylene | Không có ethylene, thụ thể ethylene, A, sẽ kích hoạt kinase B. O Ethylene liên kết và làm bất hoạt thụ thể của nó, A. . . Màng tế bào chất ER/kinase B được kích hoạt giữ cho protein màng C không hoạt động. Không có C hoạt động, yếu tố phiên mã D không hoạt động và... / | _ | Promoter 37.14 Con đường truyền tín hiệu cho Ethylene Sơ đồ này cho thấy vai trò của bốn protein (A, B, C và D) trong con đường truyền tín hiệu mà qua đó ethylene phát huy nhiều tác dụng của nó. TĂNG TRƯỞNG THÂN Mặc dù chủ yếu liên quan đến quá trình lão hóa, ethylene cũng hoạt động ở các giai đoạn phát triển khác của cây. Tác dụng của nó đối với sự phát triển của cây con minh họa cho sự tương tác xảy ra giữa các hormone thực vật. Trụ dưới lá mầm của nhiều cây giống eudicot tạo thành một móc đỉnh để bảo vệ đỉnh chồi mỏng manh trong khi thân cây mọc xuyên qua đất (Hình 37.13). Giống như trong các phản ứng hướng quang và hướng trọng lực, móc đỉnh được duy trì thông qua gradient auxin, giúp thúc đẩy sự kéo dài của các tế bào trên bề mặt bên ngoài của móc. Khi cây con xuyên qua bề mặt đất và tiếp xúc với ánh sáng, hàm lượng auxin ở bên trong móc tăng lên và móc mở ra, nâng đỉnh chồi lên và các lá nở ra đón nắng. Có bằng chứng cho thấy ethylene kiểm soát sự hình thành gradient auxin trong quá trình phát triển cây con. Việc xử lý cây con mọc sẵm màu của một số loài bằng ethylene dẫn đến cái gọi là "phản ứng ba": sự phóng đại của móc đỉnh và sự dày lên và ngắn lại của trụ dưới lá mầm và rễ (phản ứng này đã được khai thác trong quá trình sàng lọc di truyền đối với ethylene đột biến phản ứng, xem Hình 37.2).Người ta đã chứng minh rằng ethylene ảnh hưởng đến cả quá trình tổng hợp và vận chuyển auxin trong quá trình phát triển móc đỉnh. CON ĐƯỜNG TRUYỀN TÍN HIỆU ETYLENE Cơ chế hoạt động của ethylene đã được nghiên cứu bằng cách phân tích các đột biến Arabidopsis có khiếm khuyết liên quan đến ethylene. Một số đột biến này không phản ứng với ethylene được áp dụng, và những đột biến khác hoạt động như thể chúng đã tiếp xúc với ethylene mặc dù thực tế là không. Các nhà nghiên cứu đã nghiên cứu các gen đột biến và so sánh các sản phẩm protein của chúng với các protein đã biết khác; do đó họ đã tìm ra một số chi tiết về con đường truyền tín hiệu mà qua đó ethylene hoạt động (Hình 37.14). Con đường này bao gồm hai protein màng trong mạng lưới nội chất. Đầu tiên là thụ thể ethylene (được dán nhãn A trong hình) và thứ hai là protein giống kênh (C). Khi không có ethylene, thụ thể A sẽ kích hoạt protein kinase (B) khiến C không hoạt động bằng quá trình phosphoryl hóa. Khi thụ thể A liên kết với ethylene, nó sẽ ngừng kích hoạt B. Nếu không có B để làm bất hoạt nó, C sẽ kích hoạt

37.4 Các tế bào cảm quang tham gia vào quá trình điều hòa sinh trưởng thực vật như thế nào? 771 một yếu tố phiên mã (D), sau đó di chuyển vào nhân, nơi nó kích hoạt các gen tạo ra tác dụng của ethylene trong tế bào. Nói cách khác, ethylene tắt nút "tắt" tín hiệu. Brassinosteroid là các hormone steroid thực vật Ở động vật, các hormone steroid như cortisol và estrogen được hình thành từ cholesterol (xem Hình 41.2). Ban đầu, các nhà sinh học đã phân lập được một loại hormone steroid thực vật từ phấn hoa của cây cải dầu, một thành viên của

họ Brassicaceae (họ mù tạt). Khi áp dụng cho các mô thực vật khác nhau, Brassinosteroid này (xem Bảng 37.2) kích thích sự kéo dài tế bào, sự kéo dài ống phấn và sự biệt hóa mô mạch máu, nhưng nó lại ức chế sự kéo dài của rễ. Kể từ đó, hàng chục loại hợp chất hóa học có ảnh hưởng đến sự tăng trưởng đã được tìm thấy ở hầu hết các loại thực vật. Các cây đột biến không tạo ra các đồng thau hoặc có khiếm khuyết trong việc tiếp nhận và truyền tín hiệu đồng thau thường lùn, vô sinh và chậm phát triển. Những tác dụng này có thể được đảo ngược bằng cách thêm một lượng nhỏ đồng thau, cho thấy rằng đồng thau là hormone thực sự. Những hormone này có tác dụng đa dạng, khác nhau giữa các loại thực vật. Brassinosteroid có thể: â€¢ thúc đẩy sự biệt hóa xylem â€¢ thúc đẩy sự phát triển của ống phấn trong quá trình sinh sản â€¢ thúc đẩy sự nảy mầm của hạt â€¢ thúc đẩy ưu thế đỉnh và sự lão hóa của lá â€¢ tăng cường sự kéo dài tế bào và phân chia tế bào trong chồi Con đường truyền tín hiệu cho những điều này steroid thực vật khác biệt rõ rệt so với steroid của hormone steroid ở động vật. Ở động vật, steroid khuếch tán qua màng sinh chất và liên kết với các thụ thể trong tế bào chất. Ngược lại, thụ thể của Brassinosteroid là một protein không thể thiếu trong màng sinh chất. RECAP Cytokinin, ethylene và Brassinosteroid phối hợp với auxin và gibberellin để điều hòa sự phát triển của thực vật. Con đường truyền tín hiệu của chúng thay đổi từ hệ thống tác động thụ thể hai thành phần đơn giản (cytokinin) đến ức chế chất ức chế tác động (ethylene). • Làm thế nào để cytokinin tương tác với auxin để điều hòa sự phát triển của cây? Xem trang. 768 â€¢ Vai trò của ethylene trong quá trình chín của quả là gì? Kiến thức này được sử dụng như thế nào trong thương mại? Xem trang. 769 – Con đường truyền tín hiệu của cytokinin và ethylene khác nhau như thế nào? Xem trang 769-770 và Hình 37.12 và 37.14 Phản ứng của thực vật với ánh sáng - nguồn năng lượng cho quá trình quang hợp - là rất quan trọng cho sự tồn tại của nó. Chúng tôi đã thấy nhà Darwins' những cuộc điều tra tiên phong về thuyết hướng quang đã dẫn đến việc phát hiện ra auxin. Bây giờ chúng ta hãy xem xét kỹ hơn cách thực vật cảm nhận và phản ứng với ánh sáng. Làm thế nào để các tế bào cảm quang tham gia vào quá trình điều hòa sinh trưởng thực vật? Như chúng tôi đã chỉ ra ở Phần 37.1, thực vật phản ứng với nhiều tín hiệu môi trường khác nhau và ánh sáng có thể là tín hiệu quan trọng nhất trong số những tín hiệu này. Người ta đã tìm hiểu được nhiều điều về cơ quan thụ cảm mà thực vật sử dụng để cảm nhận ánh sáng, và chúng ta sẽ tập trung vào những cơ quan thụ cảm đó ở đây. Thực vật phản ứng với hai khía cạnh của ánh sáng:(1) chất lượng của nó - nghĩa là các bước sóng ánh sáng có thể được hấp thụ bởi các phân tử trong thực vật; và (2) số lượng của nó - tức là cường độ và thời gian tiếp xúc với ánh sáng. Chương 10 mô tả quá trình quang hợp: chất diệp lục và các sắc tố khác hấp thụ ánh sáng ở các bước sóng (chất lượng) nhất định như thế nào và cường độ ánh sáng ảnh hưởng đến tốc độ quang hợp (số lượng) như thế nào. Ở đây chúng ta sẽ xem xét ánh sáng ảnh hưởng như thế nào đến sự phát triển của cây. Ở phần trước của chương này, chúng ta đã mô tả tính hướng quang và cách thức auxin điều hòa thân cây uốn cong về phía ánh sáng. Ngoài tính hướng quang, ánh sáng còn ảnh hưởng đến sự nảy mầm của hạt, sự kéo dài của chồi, sự ra hoa và nhiều khía cạnh quan trọng khác trong quá trình phát triển của cây. Một số tế bào cảm quang tham gia vào các quá trình này. Ba hoặc nhiều loại thụ thể ánh sáng xanh làm trung gian tác động của ánh sáng xanh cường độ cao hơn và phytochrome làm trung gian tác động của ánh sáng đỏ. Phototropin, cryptochromes và zeaxanthin là những thụ thể ánh sáng xanh. Charles và Francis Darwin đã chỉ ra rằng đỉnh đỉnh của một lá mầm đang phát triển nhận ánh sáng dưới dạng tín hiệu và sau đó phân phối lại auxin để kích thích sự kéo dài của tế bào bên dưới chóp ở phía bóng mờ. Bạn có thể nhớ lại trong Chương 10 rằng quang phổ hoạt động liên quan đến việc cho thực vật tiếp xúc với các bước sóng ánh sáng khác nhau để xác định bước sóng nào hiệu quả nhất trong việc thúc đẩy một quá trình nhất định (ví dụ: quang hợp). Đối với quá trình quang hợp, những nghiên cứu như vậy cho thấy rằng các bước sóng hiệu quả nhất là những bước sóng được hấp thụ bởi chất diệp lục (xem Hình 10.5). Khi thu được quang phổ hoạt động đối với tính hướng quang của lá bao tử, ánh sáng xanh (cực đại 436 nm) được cho là có hiệu quả nhất trong việc làm cho lá bao lá cong lại (Hình 37.1 5). Cơ quan thụ cảm/sắc tố hấp thụ ánh sáng xanh là gì? Các nhà sinh học đã sử dụng phương pháp di truyền để trả lời câu hỏi này, một lần nữa sử dụng cây mô hình Arabidopsis. Các nhà nghiên cứu đã phục hồi các đột biến Arabidopsis không nhạy cảm với ánh sáng xanh từ màn hình di truyền và xác định gen của protein thụ thể ánh sáng xanh nằm trong màng plasma gọi là phototropin. Protein phototropin có một mononucleotide flavin liên kết với nó để hấp thụ ánh sáng xanh, dẫn đến sự thay đổi hình dạng của protein. Sự thay đổi này làm lộ ra một vị trí hoạt động của protein kinase, từ đó khởi động một tầng truyền tín hiệu mà cuối cùng dẫn đến sự kích thích kéo dài tế bào bằng auxin.sự bắt đầu ra hoa và nhiều khía cạnh quan trọng khác của sự phát

triển của cây. Một số tế bào cảm quang tham gia vào các quá trình này. Ba hoặc nhiều loại thụ thể ánh sáng xanh làm trung gian tác động của ánh sáng xanh cường độ cao hơn và phytochrome làm trung gian tác động của ánh sáng đỏ. Phototropin, cryptochromes và zeaxanthin là những thụ thể ánh sáng xanh. Charles và Francis Darwin đã chỉ ra rằng đỉnh đỉnh của một lá mầm đang phát triển nhận ánh sáng dưới dạng tín hiệu và sau đó phân phối lại auxin để kích thích sự kéo dài của tế bào bên dưới chóp ở phía bóng mờ. Bạn có thể nhớ lại trong Chương 10 rằng quang phổ hoạt động liên quan đến việc cho thực vật tiếp xúc với các bước sóng ánh sáng khác nhau để xác định bước sóng nào hiệu quả nhất trong việc thúc đẩy một quá trình nhất định (ví dụ: quang hợp). Đối với quá trình quang hợp, những nghiên cứu như vậy cho thấy rằng các bước sóng hiệu quả nhất là những bước sóng được hấp thụ bởi chất diệp lục (xem Hình 10.5). Khi thu được quang phổ hoạt động đối với tính hướng quang của lá bao tử, ánh sáng xanh (cực đại 436 nm) được cho là có hiệu quả nhất trong việc làm cho lá bao lá cong lại (Hình 37.1 5). Cơ quan thụ cảm/sắc tố hấp thụ ánh sáng xanh là gì? Các nhà sinh học đã sử dụng phương pháp di truyền để trả lời câu hỏi này, một lần nữa sử dụng cây mô hình Arabidopsis. Các nhà nghiên cứu đã phục hồi các đột biến Arabidopsis không nhạy cảm với ánh sáng xanh từ màn hình di truyền và xác định gen của protein thụ thể ánh sáng xanh nằm trong màng plasma gọi là phototropin. Protein phototropin có một mononucleotide flavin liên kết với nó để hấp thụ ánh sáng xanh, dẫn đến sự thay đổi hình dạng của protein. Sự thay đổi này làm lộ ra một vị trí hoạt động của protein kinase, từ đó khởi động một tầng truyền tín hiệu mà cuối cùng dẫn đến sự kích thích kéo dài tế bào bằng auxin.sự bắt đầu ra hoa và nhiều khía cạnh quan trọng khác của sự phát triển của cây. Một số tế bào cảm quang tham gia vào các quá trình này. Ba hoặc nhiều loại thụ thể ánh sáng xanh làm trung gian tác động của ánh sáng xanh cường độ cao hơn và phytochrome làm trung gian tác động của ánh sáng đỏ. Phototropin, cryptochromes và zeaxanthin là các thụ thể ánh sáng xanh. Charles và Francis Darwin đã chỉ ra rằng đỉnh đỉnh của một lá mầm đang phát triển nhận ánh sáng dưới dạng tín hiệu và sau đó phân phối lại auxin để kích thích sự kéo dài của tế bào bên dưới chóp ở phía bóng mờ. Bạn có thể nhớ lại trong Chương 10 rằng quang phổ hoạt động liên quan đến việc cho thực vật tiếp xúc với các bước sóng ánh sáng khác nhau để xác định bước sóng nào hiệu quả nhất trong việc thúc đẩy một quá trình nhất định (ví dụ: quang hợp). Đối với quá trình quang hợp, những nghiên cứu như vậy cho thấy rằng các bước sóng hiệu quả nhất là những bước sóng được hấp thụ bởi chất diệp lục (xem Hình 10.5). Khi thu được quang phổ hoạt động đối với tính hướng quang của lá bao tử, ánh sáng xanh (cực đại 436 nm) được cho là có hiệu quả nhất trong việc làm cho lá bao lá cong lại (Hình 37.1 5). Cơ quan thụ cảm/sắc tố hấp thụ ánh sáng xanh là gì? Các nhà sinh học đã sử dụng phương pháp di truyền để trả lời câu hỏi này, một lần nữa sử dụng cây mô hình Arabidopsis. Các nhà nghiên cứu đã phục hồi các đột biến Arabidopsis không nhạy cảm với ánh sáng xanh từ màn hình di truyền và xác định gen của protein thụ thể ánh sáng xanh nằm trong màng plasma gọi là phototropin. Protein phototropin có một mononucleotide flavin liên kết với nó để hấp thụ ánh sáng xanh, dẫn đến sự thay đổi hình dạng của protein. Sự thay đổi này làm lộ ra một vị trí hoạt động của protein kinase, từ đó khởi động một tầng truyền tín hiệu mà cuối cùng dẫn đến sự kích thích kéo dài tế bào bằng auxin.một lần nữa sử dụng cây mô hình Arabidopsis. Các nhà nghiên cứu đã phục hồi các đột biến Arabidopsis không nhạy cảm với ánh sáng xanh từ màn hình di truyền và xác định gen của protein thụ thể ánh sáng xanh nằm trong màng plasma gọi là phototropin. Protein phototropin có một mononucleotide flavin liên kết với nó để hấp thụ ánh sáng xanh, dẫn đến sự thay đổi hình dạng của protein. Sự thay đổi này làm lộ ra một vị trí hoạt động của protein kinase, từ đó khởi động một tầng truyền tín hiệu mà cuối cùng dẫn đến sự kích thích kéo dài tế bào bằng auxin.một lần nữa sử dụng cây mô hình Arabidopsis. Các nhà nghiên cứu đã phục hồi các đột biến Arabidopsis không nhạy cảm với ánh sáng xanh từ màn hình di truyền và xác định gen của protein thụ thể ánh sáng xanh nằm trong màng plasma gọi là phototropin. Protein phototropin có một mononucleotide flavin liên kết với nó để hấp thụ ánh sáng xanh, dẫn đến sự thay đổi hình dạng của protein. Sự thay đổi này làm lộ ra một vị trí hoạt động của protein kinase, từ đó khởi động một tầng truyền tín hiệu mà cuối cùng dẫn đến sự kích thích kéo dài tế bào bằng auxin.

Kích thích quang hướng 436 nm / (A) 400 450 500 550 600 650 700 Bước sóng (nm) Thời gian ánh sáng = 0 phút \ Thời gian = 90 phút 37,15 Phổ hành động cho quang hướng (A) Phổ hoạt động uốn cong của một lá mầm về phía ánh sáng là tương tự đến phổ hấp thụ của thụ thể phototropin. (B) Sau 90 phút, chỉ có lá mầm tiếp xúc với ánh sáng xanh mới bị uốn cong. – Hạt rau diếp rải trên đất sẽ chỉ nảy mầm khi có ánh sáng. Thậm

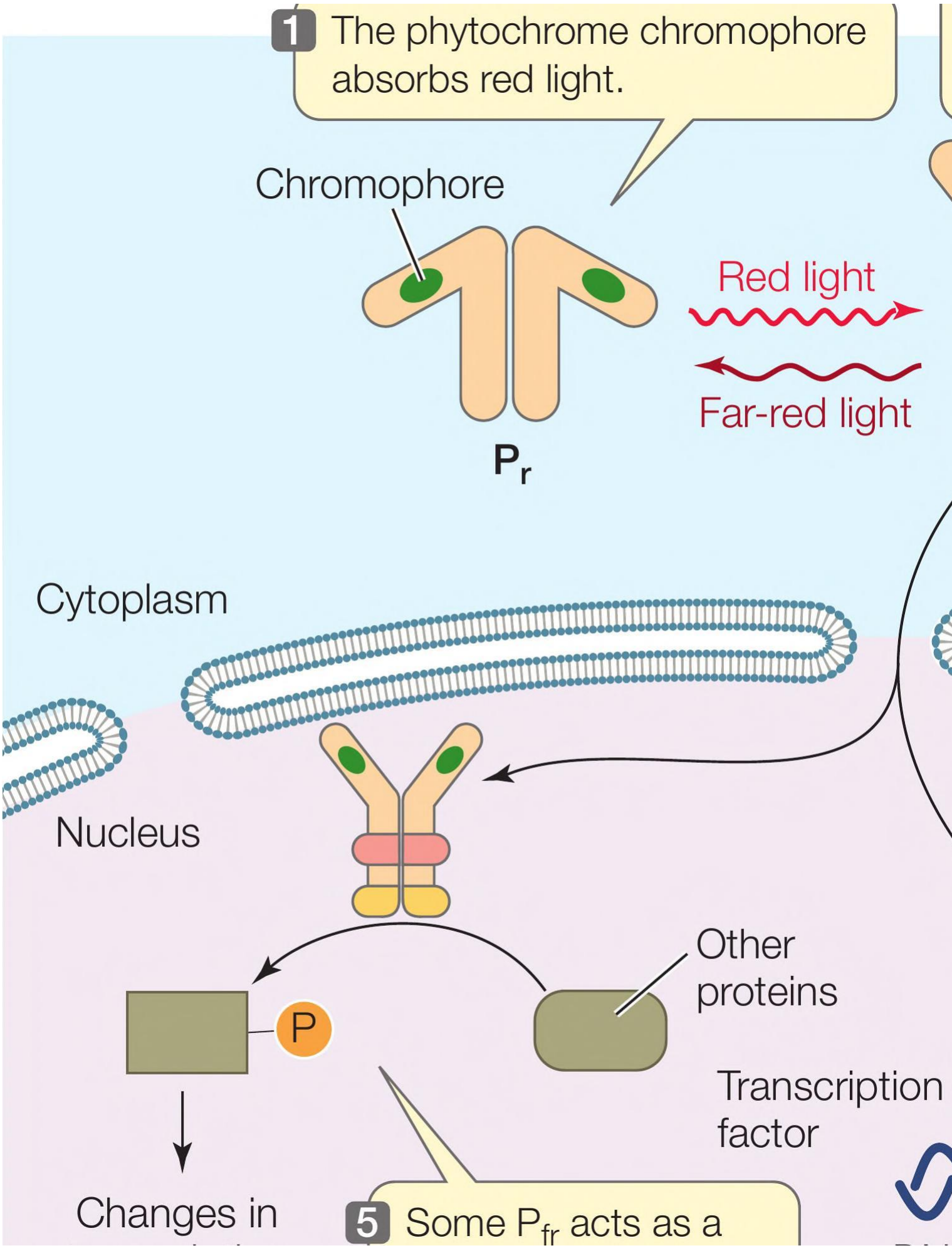
chí chỉ cần một tia sáng mờ cũng đủ. â€¢ Cây sò biển trưởng thành ra hoa khi chúng tiếp xúc với đêm dài. Nếu có một tia sáng lóe lên vào lúc nửa đêm thì chúng sẽ không nở hoa. Phổ hoạt động của các quá trình trên cho thấy chúng được gây ra bởi ánh sáng đỏ (650-680 nm). Điều này chỉ ra rằng thực vật phải có sắc tố cảm quang để hấp thụ ánh sáng đỏ và bắt đầu quá trình quang hóa. Điều đặc biệt đáng chú ý về những phản ứng ánh sáng đỏ này là chúng có thể bị đảo ngược bởi ánh sáng đỏ xa (710-740 nm). Ví dụ, nếu hạt rau diếp được tiếp xúc với ánh sáng đỏ và đỏ xa trong thời gian ngắn, xen kẽ nhau, chúng chỉ phản ứng ở lần tiếp xúc cuối cùng. Nếu nó có màu đỏ thì chúng nảy mầm; nếu nó có màu đỏ xa thì chúng vẫn không hoạt động (Hình 37.16). Tính thuận nghịch của tác động của ánh sáng đỏ và đỏ xa này điều chỉnh nhiều khía cạnh khác trong quá trình phát triển của thực vật, bao gồm cả sự ra hoa và sự phát triển của cây con. Cơ sở cho tác động của ánh sáng đỏ và đỏ xa nằm ở protein sắc tố cảm quang màu xanh lam trong bào tương của thực vật được gọi là phytochrome. Phytochrome tồn tại trong hai Phototropin cũng tham gia vào quá trình di chuyển của lục lạp liên quan đến ánh sáng và tham gia với một loại thụ thể ánh sáng xanh khác là sắc tố plastid zeaxanthin trong quá trình mở khí khổng do ánh sáng gây ra (xem Hình 35.8). Một loại thụ thể ánh sáng xanh khác là cryptochromes, có khả năng hấp thụ ánh sáng xanh và tia cực tím. Những sắc tố màu vàng này nằm chủ yếu trong nhân tế bào thực vật và ảnh hưởng đến sự phát triển và ra hoa của cây con. Cơ chế hoạt động chính xác của cryptochrome vẫn chưa được biết rõ. Ánh sáng xanh mạnh ức chế sự kéo dài của tế bào thông qua hoạt động của cryptochromes, mặc dù phản ứng nhanh nhất được thực hiện qua trung gian phototropin. Phytochromes làm trung gian tác động của ánh sáng đỏ và đỏ xa. Quang hình đề cập đến một số sự kiện sinh lý và phát triển ở thực vật được điều khiển bởi ánh sáng. Ví dụ: – Cây đậu nảy mầm dưới mặt đất có thân thon dài, lá gấp nếp màu vàng nhạt và có móc bảo vệ những lá đầu tiên (xem Hình 37.1 và 37.13) – nó bị rụng rễ. Khi cây con chạm tới bề mặt đất, nó trải qua một số thay đổi do ánh sáng gây ra: móc trên đỉnh thẳng ra, các lá thô sơ mở ra và chất diệp lục được tạo ra để quá trình quang hợp có thể bắt đầu. Ngay cả ánh sáng rất mờ cũng sẽ gây ra những thay đổi này. NVESTIGATINGLIFE 37.16 Độ nhạy cảm của hạt với ánh sáng đỏ và đỏ xa Hạt rau diếp sẽ nảy mầm nếu tiếp xúc với ánh sáng trong thời gian ngắn.Quang phổ tác động chỉ ra rằng ánh sáng đỏ có hiệu quả nhất trong việc thúc đẩy quá trình nảy mầm, nhưng ánh sáng đỏ xa sẽ đảo ngược sự kích thích nếu xuất hiện ngay sau tia sáng đỏ. Harry Borthwick và các đồng nghiệp của ông đã hỏi tác dụng của việc lặp đi lặp lại các tia sáng đỏ và đỏ xa sẽ là gì. Trong mỗi trường hợp, mức phơi nhiễm cuối cùng xác định phản ứng nảy mầm.3 Quan sát này dẫn đến kết luận rằng có liên quan đến một phân tử đơn lẻ có khả năng đảo ngược ánh sáng. Phân tử đó hóa ra là phytochrome. GIẢ THUYẾT Ảnh hưởng của ánh sáng đỏ và đỏ xa đến sự nảy mầm của hạt rau diếp là hai chiều. Phương pháp â–¡ Cho hạt rau diếp tiếp xúc với ánh sáng đỏ Q xen kẽ trong 1 phút và ánh sáng đỏ xa Qj] trong 4 phút. â–¡133 Kết quả Hầu hết các hạt đều nảy mầm nếu tiếp xúc cuối cùng với màu đỏ 0 . . . ...và hầu hết vẫn không hoạt động nếu tiếp xúc cuối cùng với ánh sáng đỏ xa Hầu hết nảy mầm Ít nảy mầm Hầu hết nảy mầm Ít nảy mầm KẾT LUẬN Ánh sáng đỏ và ánh sáng đỏ xa tác động lẫn nhau. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBorthwick, H. A. và cộng sự. 1952. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 38: 662-666.

37.4 Các tế bào cảm quang tham gia vào quá trình điều hòa sinh trưởng thực vật như thế nào? 773 "đồng phân" có thể chuyển đổi được hoặc các tiểu bang. Phân tử trải qua một sự thay đổi về hình dạng khi hấp thụ ánh sáng ở các bước sóng cụ thể. Giá trị mặc định hoặc "nền" trạng thái hấp thụ chủ yếu ánh sáng đỏ được gọi là Pr. Khi Pr hấp thụ một photon ánh sáng đỏ, nó chuyển thành Pfr. Pfr là dạng hoạt động của phytochrome - dạng kích hoạt các quá trình sinh học quan trọng ở nhiều loại thực vật khác nhau. Ánh sáng đỏ (A) Chromophore A Phytochrome (Pr) hấp thụ ánh sáng đỏ và chuyển thành Pfr. Phytochrome (Pfr) hấp thụ ánh sáng đỏ xa và chuyển thành Pr. Phần phytochrome hấp thụ ánh sáng đỏ và đỏ xa là sắc tố liên kết cộng hóa trị được gọi là nhiễm sắc thể (Hình 37.1 7A). Nhóm nhiễm sắc Pr hấp thụ tốt nhất ánh sáng đỏ; khi làm như vậy, nó sẽ thay đổi cấu hình và phytochrome được chuyển thành dạng Pfr. Khi nhiễm sắc thể của Pfr hấp thụ ánh sáng đỏ xa, phytochrome được chuyển trở lại dạng Pr. Nếu bạn biết về hóa học hữu cơ thì phản ứng này là phản ứng đồng phân hóa cis-trans quen thuộc. Phổ hấp thụ của Pr và Pfr tương quan với phổ hoạt động của chúng (Hình 37.1 7B). Như chúng ta (B) đã thấy, các quá trình này bao gồm sự nảy mầm của hạt, sự phát triển của chồi sau khi rụng lá và ra hoa. Ở loài Ambidopsis có một họ gen mã hóa năm loại phytochrome hơi

khác nhau, mỗi loại thực hiện các phản ứng quang hóa khác nhau. Đối với thực vật trong tự nhiên, tỷ lệ ánh sáng đỏ và đỏ xa quyết định liệu phản ứng qua trung gian phytochrome có xảy ra hay không. Ví dụ, vào ban ngày tỷ lệ này là khoảng 1,2:1; bởi vì có nhiều màu đỏ hơn ánh sáng xa nên dạng Pfr chiếm ưu thế. Nhưng đối với cây trồng trong bóng râm của cây khác, tỷ lệ này thấp tới mức 0,13:1 và phytochrome hầu hết ở dạng Pr. Tỷ lệ ánh sáng đỏ và đỏ xa trong bóng râm thấp là do chất diệp lục hấp thụ ánh sáng đỏ ở các lá phía trên, do đó, ít ánh sáng đỏ xuyên qua các cây bên dưới hơn. Các loài không chịu được bóng râm phản ứng bằng cách kích thích sự kéo dài tế bào ở thân cây và do đó phát triển cao hơn để thoát khỏi bóng râm. Bóng râm do các cây khác tạo ra cũng ngăn cản sự nảy mầm của những hạt cần ánh sáng đỏ để nảy mầm (xem Hình 37.16). Đặc tính phản chiếu của đất cũng có thể ảnh hưởng đến tỷ lệ màu đỏ và đỏ xa - và do đó ảnh hưởng đến hành vi của thực vật. Ví dụ, cây bông phát triển chậm hơn trên đất (chẳng hạn như đất sét) phản chiếu nhiều màu đỏ hơn ánh sáng đỏ xa. 0,5 0,4 0) g 0,3 03 -Q b Â £ 0,2 0,1 Q. o CL Đèn đỏ I chuyển đổi cis thành trans H NL hK /A 0 cis đồng phân _yt Vn jf XH đồng phân trans Dạng Pr của phytochrome hấp thụ ánh sáng đỏ. Dạng Pfr của phytochrome hấp thụ ánh sáng đỏ xa. N ^668 F / \ 730n J XT mm PyX > 1 0 i _ i 1 El 1 1 1_ L L 360 400 440 480 520 560 600 Bước sóng (nm) 640 680 720 760 37.17 Phytochrome Tồn tại ở hai dạng Phổ hấp thụ của phytochrome bộc lộ hai dạng có thể chuyển hóa lẫn nhau. (A) Các đồng phân c/s và trans của nhiễm sắc thể phytochrome.(B) Prfomn hấp thụ ánh sáng đỏ; Pfrfomn hấp thụ ánh sáng đỏ xa. Phytochrome kích thích phiên mã gen Phytochrome, hay cụ thể hơn là Pfr, hoạt động như thế nào? Phytochrome có hai tiểu đơn vị (Hình 37.1 8), mỗi tiểu đơn vị bao gồm một chuỗi protein và một nhiễm sắc thể. Phiên mã gen được kích thích khi Pr được chuyển đổi thành đồng dạng Pfr. Khi Pr hấp thụ ánh sáng đỏ và nhiễm sắc thể thay đổi hình dạng (xem Hình 37.17A), điều này dẫn đến sự thay đổi cấu hình của chính protein, từ dạng Pr sang dạng Pfr. Việc chuyển đổi sang dạng Pfr làm lộ ra hai vùng quan trọng của protein phytochrome (xem Hình 37.18), cả hai vùng này đều ảnh hưởng đến hoạt động phiên mã:

774 CHƯƠNG 37 Điều hòa sinh trưởng thực vật 37.18 Phytochrome kích thích phiên mã gen Phytochrome bao gồm hai chuỗi polypeptide, mỗi chuỗi có một nhiễm sắc thể. Cặp polypeptide này trải qua sự thay đổi về hình dạng khi hấp thụ ánh sáng. Khi phytochrome hấp thụ ánh sáng đỏ, nó chuyển sang dạng Pfr, kích hoạt phiên mã các gen phản ứng với phytochrome. | Nhiễm sắc thể phytochrome hấp thụ ánh sáng đỏ. n Những thay đổi về hình dạng của nhiễm sắc thể gây ra những thay đổi về hình dạng của protein phytochrome, làm lộ ra chuỗi tín hiệu định vị hạt nhân và miền protein kinase. Một số Pfr tương tác trực tiếp với các yếu tố phiên mã để thay đổi quá trình phiên mã. Những thay đổi trong quá trình phiên mã I Một số Pfr hoạt động như một protein kinase, phosphoryl hóa các protein khác, từ đó ảnh hưởng đến quá trình phiên mã. DNA Thay đổi trong quá trình phiên mã – Sự tiếp xúc của trình tự định vị hạt nhân (xem Hình 14.19) dẫn đến sự di chuyển Pfr từ bào tương đến nhân. Khi ở trong nhân, Pfr liên kết với các yếu tố phiên mã và do đó kích thích sự biểu hiện của các gen liên quan đến quá trình tạo hình quang. • Việc tiếp xúc với miền protein kinase khiến protein Pfr tự phosphoryl hóa và các protein khác liên quan đến việc truyền tín hiệu đèn đỏ, dẫn đến những thay đổi trong hoạt động của các yếu tố phiên mã. Tác động của việc kích hoạt các yếu tố phiên mã này là khá lớn: ở cây Arabidopsis, phytochrome ảnh hưởng đến 2.500 gen đáng kinh ngạc (10% toàn bộ bộ gen!) bằng cách tăng hoặc giảm biểu hiện của chúng. Một số gen này có liên quan đến hormone. Ví dụ, khi Pfr được hình thành trong quá trình nảy mầm của hạt, các gen tổng hợp gibberellin được kích hoạt và các gen phân hủy gibberellin bị ức chế. Kết quả là gibberellin tích lũy và nguồn dự trữ hạt giống được huy động. Nhịp sinh học bị ảnh hưởng bởi sự tiếp nhận ánh sáng. Thời gian và thời gian của các hoạt động sinh học trong cơ thể sống được điều chỉnh ở tất cả các sinh vật nhân chuẩn và một số sinh vật nhân sơ bởi cái thường được gọi là "đồng hồ sinh học". - một bộ dao động trong các ô luân phiên qua lại giữa hai trạng thái trong khoảng thời gian khoảng 12 giờ. Những biểu hiện chính bên ngoài của chiếc đồng hồ này được gọi là nhịp sinh học (tiếng Latin circa, "about"; die, "day"). Hãy nghĩ về cuộc sống của chính bạn: rất có thể bạn ngủ vào ban đêm và thức vào ban ngày. Nhịp sinh học của động vật được thảo luận trong Phần 53.3. Ở thực vật, nhịp sinh học ảnh hưởng đến sự mở (vào ban ngày) và đóng (vào ban đêm) của khí khổng ở cây Arabidopsis, và sự nâng lên về phía mặt trời (vào ban ngày) và hạ thấp (vào ban đêm) của lá ở cây đậu. . Từ hai ví dụ này, rõ ràng nhịp sinh học là sự thích nghi hữu ích về mặt sinh thái, ở chỗ chúng liên hệ sinh lý của thực vật với môi trường của nó. Hai đặc điểm đặc trưng của nhịp sinh học cũng như các chu kỳ sinh học thông thường khác: thời gian là độ dài

của một chu kỳ,và biên độ là độ lớn của sự thay đổi trong suốt một chu kỳ. Nhịp sinh học của thực vật có một số đặc điểm đáng chú ý: • Khoảng thời gian của nhịp sinh học đặc biệt không nhạy cảm với nhiệt độ, mặc dù việc giảm nhiệt độ có thể làm giảm đáng kể biên độ. â€¢ Nhịp sinh học rất dai dẳng; chúng có thể tiếp tục trong nhiều ngày, ngay cả khi không có tín hiệu môi trường, chẳng hạn như khoảng thời gian sáng-tối. “Nhịp sinh học có thể bị ràng buộc trong giới hạn bởi các chu kỳ sáng-tối không tương ứng chính xác với 24 giờ. Nghĩa là, chu kỳ của một nhịp điệu có thể được tạo ra trùng khớp (trong giới hạn) với chu kỳ sáng-tối mà cơ thể tiếp xúc. Hãy xem điều gì sẽ xảy ra khi một người đột ngột di chuyển qua nhiều múi giờ: đêm trở thành ngày và dần dần nhịp sinh học ngủ-thức của người đó cuốn theo các tín hiệu môi trường mới. Sự cuốn theo tương tự xảy ra ở thực vật thích nghi với độ dài ngày khi các mùa trong năm diễn ra. Phổ hoạt động đối với sự xâm nhập của thực vật chỉ ra rằng phytochrome (và ở mức độ thấp hơn là các thụ thể ánh sáng xanh) rất có thể có liên quan. Vào lúc mặt trời lặn, phytochrome hầu hết ở dạng Pfr hoạt động. Nhưng khi màn đêm buông xuống, Pfr dần dần được chuyển trở lại dạng Pr không hoạt động. Vào lúc bình minh, phytochrome chủ yếu ở trạng thái Pr, nhưng khi ánh sáng ban ngày bắt đầu.


1 The phytochrome chromophore absorbs red light.
Chromophore
Red light
Far-red light
P_r
Cytoplasm
Nucleus
Other proteins
P
Transcription factor
Changes in
5 Some P_{fr} acts as a

Tóm tắt Chương 775 nó nhanh chóng chuyển đổi thành Pfr. Việc chuyển sang trạng thái Pfr sẽ đặt lại đồng hồ sinh học của cây. Dù đêm có dài thế nào thì đồng hồ vẫn được chỉnh lại vào lúc bình minh hàng ngày. Do đó, trong khi tổng thời gian được đo bằng đồng hồ là nhất quán, đồng hồ sẽ điều chỉnh theo những thay đổi về độ dài ngày trong suốt cả năm. RECAP Ánh sáng kiểm soát một số sự kiện sinh lý và phát triển ở thực vật, một quá trình được gọi là quá trình tạo hình quang học. Các chất cảm quang sắc tố như phototropin, cryptochromes và phytochrome làm trung gian tác động của ánh sáng lên sự sinh trưởng và phát triển của thực vật. Phytochrome tồn tại ở hai trạng thái có thể chuyển đổi lẫn nhau; sự chuyển đổi từ trạng thái này sang trạng thái khác được kiểm soát bởi tỷ lệ giữa ánh sáng đỏ và ánh sáng xa. Nhịp sinh học bị ảnh hưởng bởi sự tiếp nhận ánh sáng. â€¢ Đưa ra bằng chứng về cơ quan tiếp nhận ánh sáng xanh ở thực vật. Xem trang 771-772 và Hình 37.15 â€¢ Tại sao ánh sáng đỏ ảnh hưởng đến sự nảy mầm của hạt giống khác với ánh sáng đỏ xa? Xem trang 772-773 và Hình 37.16 – Nhịp sinh học là gì và chúng liên quan như thế nào đến khả năng tiếp nhận ánh sáng? Xem trang. 774 Các tế bào cảm quang cũng đóng vai trò điều tiết sự ra hoa. Ngoài ánh sáng, một tín hiệu môi trường khác - nhiệt độ - điều hòa sự ra hoa. Chúng ta sẽ xem xét những chủ đề này và những chủ đề khác trong chương tiếp theo, tập trung vào quá trình sinh sản ở thực vật có hoa. Những thay đổi nào trong mô hình tăng trưởng đã làm cho các giống lúa mỳ và lúa gạo mới thành công? ĐÁP ÁN Ở cây lúa mì bình thường, gibberellin kích thích sự kéo dài thân. Nhưng ở thực vật bán lùn, một đột biến ảnh hưởng đến cơ chế truyền tín hiệu của gibberellin khiến tế bào gốc không phản ứng với nó và tốc độ tăng trưởng bị giảm. Ở cây lúa, đột biến xảy ra ở gen mã hóa một enzyme trong quá trình sinh hóa tổng hợp gibberellin. Không có hormone, thân cây không dài ra được. Mạng sống của vô số người đã được cứu nhờ sự cố ý làm gián đoạn tín hiệu hormone. Quá trình phát triển của cây trồng diễn ra như thế nào? â€¢ Là sinh vật không có cuống, thực vật phát huy tối đa khả năng phát triển của mình bằng cách sử dụng mô phân sinh, hình thành các cơ quan mới và phát triển trong suốt cuộc đời. “Môi trường, cơ quan cảm quang, hormone và bộ gen của thực vật đều điều chỉnh sự phát triển của thực vật. • Trạng thái ngủ của hạt, có ưu điểm thích nghi, được duy trì bằng nhiều cơ chế khác nhau. Trong tự nhiên, trạng thái ngủ bị phá vỡ, chẳng hạn như mài mòn, cháy, lọc và nhiệt độ thấp. Khi thời gian ngủ kết thúc và hạt hút nước, nó nảy mầm và phát triển thành cây con. Ôn tập Hình 37.1, HOẠT ĐỘNG 37.1, 37.2 â€¢ Hoocmon thực vật khác nhau về cấu trúc và sinh lý so với hoocmon động vật. Ôn lại Bảng 37.1 â€¢ Thực vật có một số hormone, mỗi loại hormone điều chỉnh nhiều khía cạnh của sự phát triển. Sự tương tác giữa các hormone này thường phức tạp. Bảng đánh giá 37.2 – Sàng lọc di truyền sử dụng sinh vật mẫu Arabidopsis thaliana đã góp phần rất lớn vào sự hiểu biết của chúng ta về tín hiệu ở thực vật. Xem lại Hình 37.2 Gibberellin và Auxin làm gì? â€¢ Cả gibberellin và auxin đều có thể kích thích sự tăng trưởng ở thực vật nếu không sẽ bị coi là lùn về mặt di truyền. Ôn lại Hình 37.3 – Gibberellin có nhiều tác dụng khác nhau giữa các loại cây khác nhau, bao gồm kéo dài tế bào, làm chín quả và huy động các polyme lưu trữ hạt giống. Ôn lại Hình 37.3-37.5, HOẠT ĐỘNG 37.3 tóm tắt chương(37) â€¢ Auxin được phát hiện trong bối cảnh sinh trưởng của thân và lá mầm, đặc biệt là tính hướng quang. Trong chồi, nó được tạo ra ở ngọn đang phát triển và được vận chuyển xuống dưới để kích thích sự kéo dài của tế bào. Ôn lại Hình 37.6, 37.7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 37.1, 37.2 â€¢ Theo giả thuyết tăng trưởng axit, auxin kích thích sự kéo dài tế bào thông qua việc giải phóng proton vào thành tế bào (axit hóa thành tế bào). Xem lại Hình 37.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 37.3 â€¢ Cả auxin và gibberellin đều hoạt động thông qua sự phá vỡ các chất ức chế phiên mã. Tác dụng của Cytokinin, Ethylene và Brassinosteroids là gì? ™ Cytokinin là dẫn xuất adenine có tác dụng thúc đẩy sự phân chia tế bào thực vật, thúc đẩy sự nảy mầm của hạt ở một số loài, ức chế sự kéo dài của thân, thúc đẩy sự phồng lên của thân và rễ, kích thích sự phát triển của chồi nách, thúc đẩy sự phát triển của mô lá và làm chậm quá trình lão hóa của lá. . • Sự cân bằng giữa auxin và ethylene kiểm soát hiện tượng rụng lá. Ethylene thúc đẩy quá trình lão hóa và chín của quả. Nó gián tiếp gây ra sự hình thành móc đỉnh bảo vệ ở cây con hai lá mầm. Ở thân cây, nó ức chế sự kéo dài, thúc đẩy sự trương nở bên và gây mất độ nhạy trọng trường. • Ethylene tác động lên tế bào bằng con đường protein kinase nằm trong mạng lưới nội chất. Ôn lại Hình 37.14 â€¢ Hàng chục loại Brassinosteroid khác nhau ảnh hưởng đến sự kéo dài tế bào, sự kéo dài ống phấn, sự biệt hóa mô mạch và sự kéo dài rễ. Những steroid này hoạt động tại một thụ thể màng plasma. tiếp tụckích thích sự phát triển của chồi nách, thúc đẩy sự phát triển của mô lá và làm chậm quá trình lão hóa của lá. • Sự cân bằng giữa auxin và ethylene kiểm soát hiện tượng rụng lá. Ethylene thúc đẩy quá trình lão hóa và chín của quả. Nó gián tiếp gây ra sự hình thành móc đỉnh bảo vệ ở cây con hai lá mầm. Ở thân cây,

nó ức chế sự kéo dài, thúc đẩy sự trương nở bên và gây mất độ nhạy trọng trường. • Ethylene tác động lên tế bào bằng con đường protein kinase nằm trong mạng lưới nội chất. Ôn lại Hình 37.14 â€¢ Hàng chục loại Brassinosteroid khác nhau ảnh hưởng đến sự kéo dài tế bào, sự kéo dài ống phấn, sự biệt hóa mô mạch và sự kéo dài rễ. Những steroid này hoạt động tại một thụ thể màng plasma. tiếp tụckích thích sự phát triển của chồi nách, thúc đẩy sự phát triển của mô lá, làm chậm quá trình lão hóa của lá. • Sự cân bằng giữa auxin và ethylene kiểm soát hiện tượng rụng lá. Ethylene thúc đẩy quá trình lão hóa và chín của quả. Nó gián tiếp gây ra sự hình thành móc đỉnh bảo vệ ở cây con hai lá mầm. Ở thân cây, nó ức chế sự kéo dài, thúc đẩy sự phồng lên ở bên và gây mất tính nhạy cảm với trọng lực. • Ethylene tác động lên tế bào bằng con đường protein kinase nằm trong mạng lưới nội chất. Ôn lại Hình 37.14 â€¢ Hàng chục loại Brassinosteroid khác nhau ảnh hưởng đến sự kéo dài tế bào, sự kéo dài ống phấn, sự biệt hóa mô mạch và sự kéo dài rễ. Những steroid này hoạt động tại một thụ thể màng plasma. tiếp tục

776 CHƯƠNG 37 Điều hòa sinh trưởng thực vật Các tế bào cảm quang tham gia vào điều hòa sinh trưởng thực vật như thế nào? Phototropin là chất cảm quang ánh sáng xanh cho quá trình quang hướng và chuyển động của lục lạp. Zeaxanthin hoạt động kết hợp với các phototropin để điều hòa sự mở khí khổng do ánh sáng gây ra. Cryptochromes là các tế bào cảm quang ánh sáng xanh kiểm soát sự phát triển của cây con, độ dài của thân và sự ra hoa. • Phytochrome tồn tại trong bào tương ở hai dạng có thể chuyển hóa được là Pr và Pfr. Lượng tương đối của hai dạng này là hàm của tỷ lệ giữa ánh sáng đỏ và ánh sáng đỏ xa. Phytochrome ảnh hưởng đến sự phát triển, ra hoa và phân nhánh của cây con. Ôn lại Hình 37.16 â€¢ Con đường truyền tín hiệu phytochrome ảnh hưởng đến quá trình phiên mã theo hai cách khác nhau; Pfrfomn tương tác trực tiếp với một số yếu tố phiên mã và ảnh hưởng gián tiếp đến quá trình phiên mã thông qua tương tác với protein kinase. Ôn lại Hình 37.18 â€¢ Nhịp sinh học là những hoạt động diễn ra theo chu kỳ gần 24 giờ. Ánh sáng có thể lôi kéo các hoạt động này thông qua các cơ quan cảm quang như phytochrome. m^fil Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is37 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Điều nào sau đây không phải là lợi thế của hạt giống ngủ? Một. Nó làm cho hạt giống dễ bị tiêu hóa hơn bởi các loài chim phát tán nó. b. Nó phản ánh tác động của sự thay đổi hàng năm trong môi trường. c. Nó làm tăng khả năng hạt giống nảy mầm đúng chỗ. d. Nó ủng hộ sự phát tán của hạt giống. đ. Nó có thể dẫn đến sự nảy mầm vào thời điểm thuận lợi trong năm. 2. Gibberellin a. chịu trách nhiệm về tính hướng quang và tính hướng trọng lực. b. là chất khí ở nhiệt độ phòng. c. chỉ được sản xuất bởi nấm. d. gây ra sự ra hoa ở thực vật. đ. ức chế sự tổng hợp enzyme tiêu hóa của hạt lúa mạch. 3. Trong mô lá mầm, auxin a. được vận chuyển từ gốc tới ngọn. b. được vận chuyển từ đầu tới chân. c. có thể được vận chuyển về phía đỉnh hoặc đáy, tùy thuộc vào hướng của lá mầm so với trọng lực. d. được vận chuyển bằng cách khuếch tán đơn giản, không có hướng ưu tiên. đ. không được vận chuyển vì auxin được sử dụng ở nơi nó được tạo ra. 4. Sự truyền tín hiệu của cả auxin và gibberellin đều bao gồm a. liên kết của hormone với một thụ thể hạt nhân. b. suy thoái chất ức chế phiên mã gen. c. sản xuất chất truyền tin thứ hai phân tử nhỏ. d. hấp thụ ánh sáng sau đó là những thay đổi hóa học. đ. sự phân hủy của hormone. 5. Etylen a. gây ra phản ứng gấp ba ở cây con mọc dưới lòng đất. b. là chất lỏng ở nhiệt độ phòng. c. làm chậm quá trình chín của quả. d. thường thúc đẩy sự kéo dài của thân. đ. ức chế sự sưng tấy của thân cây, chống lại tác dụng của cytokinin. 6. Phytocrom a. là sắc tố cảm quang duy nhất ở thực vật. b. tồn tại ở hai dạng có thể chuyển đổi lẫn nhau bởi ánh sáng. c. là một sắc tố có màu đỏ hoặc đỏ xa. d. là một cơ quan tiếp nhận ánh sáng xanh. đ.là cơ quan cảm quang cho tính hướng quang ở các lá mầm. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Hãy mô tả những trường hợp thuận lợi cho một loài khi hạt đang ngủ bị phá hủy do lửa đốt. 8. Quả Cocklebur chứa hai hạt, mỗi hạt được giữ ở trạng thái ngủ bằng hai cơ chế khác nhau. Tại sao việc có hai cơ chế ngủ đông lại có lợi cho sò biển? 9. Siêu thị bán túi nilon tẩm than hoạt tính có tác dụng liên kết khí. Các túi được thiết kế để giữ cho trái cây tươi. Họ làm việc như thế nào?

Tóm tắt chương 777 PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Bệnh còi cọc ở ngô (một loại vi khuẩn) làm giảm đáng kể tốc độ sinh trưởng của cây ngô bị nhiễm bệnh. Cây bị bệnh có hình dạng lùn. Vì bề ngoài của chúng gợi nhớ đến ngô lùn về mặt di truyền, bạn nghi ngờ rằng vi khuẩn này có thể ức chế quá trình tổng hợp gibberellin ở cây ngô. Mô tả hai thí nghiệm bạn có thể tiến hành để kiểm tra giả thuyết này, chỉ một trong số đó cần phải đo hóa học. Một cây ngô bị nhiễm bệnh xoắn khuẩn còi cọc ở ngô 11. Các cây lúa mì và lúa nửa lùn dẫn đến

Cách mạng Xanh được mô tả ở phần mở đầu chương có những đột biến trong con đường truyền tín hiệu cho gibberellin. Bạn muốn sử dụng kỹ thuật di truyền để tạo ra cây ngô bán lùn. Một. Bạn sẽ thực hiện sàng lọc di truyền như thế nào để xác định các gen trong ngô liên quan đến việc truyền tín hiệu gibberellin? b. Giả sử rằng đường dẫn truyền tín hiệu tương tự như ở cây Arabidopsis, bạn sẽ chọn gen nào để bất hoạt? c. Ngoài tầm vóc thấp bé, bạn mong đợi những tác động nào khác đối với chủng đột biến truyền tín hiệu? Bạn sẽ sử dụng các hormone khác như thế nào để vượt qua chúng? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

4JQ \ Sinh sản ở OO) Thực vật có hoa CHƯƠNG 38.1 Thực vật hạt kín sinh sản hữu tính như thế nào? 38.2 Điều gì quyết định quá trình chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái nở hoa? 38.3 Thực vật hạt kín sinh sản vô tính như thế nào? BẠN CÓ THỂ KHÔNG XÉT MỘT NHÀ THỰC VẬT chuyên về nhân giống thực vật là "ngầu"; nhưng Arthur Hemmings, một nhà sinh học thực vật hư cấu tại Vườn Bách thảo Kew nổi tiếng ở London, có thể sẽ thay đổi suy nghĩ của bạn. Ngoài vai trò là một nhà sinh vật học thực vật, Hemmings còn là đặc vụ ngầm của Văn phòng An ninh Lương thực Anh. Hemmings là nhân vật chính trong cuốn tiểu thuyết gần đây Day of the Dandelion của Paul Pringle. Vụ trộm một gói hạt giống từ phòng thí nghiệm của một nhà di truyền học Đại học Oxford, cùng với sự biến mất của nhà khoa học và trợ lý phòng thí nghiệm của ông, đã khiến chính phủ giao Hemmings phụ trách vụ án. Những hạt giống bị đánh cắp là bất thường và có giá trị cao. Hạt giống sẽ là giống lai giữa ngô (Zea mays) và gamagrass họ hàng gần của nó (Tr/psacum dactyloides), có năng suất hạt cao và đặc tính kháng bệnh của ngô hiện đại và khả năng sinh sản vô tính theo phương pháp gọi là apomixis (cảm ơn với gen từ gamagrass). Cuộc chạy đua tìm kiếm quốc gia (Trung Quốc? Nga?) hay công ty (một tập đoàn đa quốc gia muốn thống trị nguồn cung cấp thực phẩm?) đã đánh cắp hạt giống đã đưa chàng nhà khoa học-điệp viên hư cấu đi khắp thế giới. Đó là một câu chuyện thú vị, có cơ sở thực tế vì các nhà khoa học tại Bộ Nông nghiệp Hoa Kỳ thực sự đã nhân giống một giống ngô lai -Tripsacum có biểu hiện bệnh apomixis, mặc dù năng suất của nó thấp. Như chúng tôi đã mô tả trong Chương 12, những người nông dân hiện đại thường trồng ngô lai, được tạo ra bởi các công ty hạt giống từ việc lai giữa các dòng cận huyết đồng hợp tử. Con cái dị hợp tử của những con lai này cho thấy sức sống lai, với những đặc điểm có giá trị như sản lượng hạt cao. Tuy nhiên, nếu người nông dân cho phép những cây này tự sinh sản với nhau thì kết quả sẽ là một tập hợp các cây có một số đồng hợp tử và một số dị hợp tử (hãy nghĩ đến kết quả từ phép lai này: AaBbCc x AaBbCc), và sức sống lai sẽ bị mất. Vì vậy, lai Bồ công anh Cây này có thể sinh sản bằng cách hình thành hạt mà không cần quan hệ tình dục. giữa các dòng cận huyết phải được thực hiện mỗi khi cần hạt giống lai. Một số loài thực vật, chẳng hạn như bồ công anh, quả mâm xôi và cỏ gama, có gen gây rụng trứng, giúp ngăn ngừa bệnh teo cơ trong các tế bào hình thành giao tử cái trong quá trình sinh sản hữu tính. Thay vì hình thành tế bào trứng đơn bội, những cây này có thể hình thành tế bào trứng lưỡng bội không cần phải thụ tinh bởi giao tử đực. Các tế bào trứng tiếp tục hình thành các cây con lưỡng bội: những cây có gen giống hệt cây mẹ. Đối với những loài thực vật này, apomixis mang lại lợi thế tiến hóa ở chỗ nó cho phép sinh sản mà không cần thụ phấn và nhân giống các kiểu gen thích nghi tốt. Tuy nhiên, nhược điểm là biến thể di truyền do sinh sản hữu tính bị mất.Đối với nhà nhân giống cây trồng, apomixis có thể là một lợi ích. Apomixis sẽ cho phép nhân giống nhanh chóng các cây lai mà không cần phải lai và tái tạo các cây lai mỗi khi chúng được trồng. Lợi nhuận tiềm năng thật đáng kinh ngạc - do đó sự phấn khích của Ngày Bồ công anh. m Sự vô sinh được tạo ra bằng cơ chế di truyền nào? Xem câu trả lời ở trang 794.



38.1 Thực vật hạt kín sinh sản hữu tính như thế nào? 779 Làm thế nào thực vật hạt kín sinh sản hữu tính? Hầu hết các thực vật hạt kín (thực vật có hoa) đã tiến hóa để sinh sản hữu tính vì chiến lược này có lợi thế chọn lọc

là tạo ra sự đa dạng di truyền là nguyên liệu thô cho quá trình tiến hóa. Sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín bao gồm nguyên phân, giảm phân và sự xen kẽ của thế hệ đơn bội và lưỡng bội (xem Hình 11.15). Có một số khác biệt quan trọng giữa sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín và ở động vật có xương sống (động vật có xương sống cũng được thảo luận ở Chương 43): • Giảm phân ở thực vật tạo ra bào tử, sau đó nguyên phân tạo ra giao tử; ở động vật, giảm phân thường trực tiếp tạo ra giao tử. • Ở hầu hết thực vật, có các giai đoạn sống lưỡng bội (bào tử) và đơn bội (giao tử) (xen kẽ các thế hệ); ở động vật không có giai đoạn đơn bội đa bào. â€¢ Ở thực vật, các tế bào hình thành giao tử được xác định ở cơ thể trưởng thành, thường là để đáp ứng với các điều kiện môi trường; ở động vật, tế bào mầm được xác định trước khi sinh. Hoa là cấu trúc của thực vật hạt kín để sinh sản hữu tính Vòng đời thực vật thường bao gồm sự xen kẽ của các thế hệ đơn bội và lưỡng bội (xem Chương 11): Giao tử bào tử / Giảm phân HAPLOID (n) \ Sự thụ tinh Trong thực vật hạt kín, thực vật mà chúng ta thấy trong tự nhiên là thể bào tử, và giao tử đực và/hoặc giao tử cái được chứa trong hoa (xem Phần 29.3 để biết mô tả về các bộ phận của hoa và sự tiến hóa của hoa). Một bông hoa hoàn chỉnh bao gồm bốn nhóm cơ quan đồng tâm phát sinh từ những chiếc lá đã được biến đổi: lá noãn, nhị hoa, cánh hoa và lá đài. Các bộ phận của hoa thường mọc ở đầu cuống và bắt nguồn từ mô phân sinh. â € ¢ Lá noãn là cơ quan sinh dục cái chứa các giao tử cái đang phát triển. â € ¢ Nhị hoa là cơ quan sinh dục nam chứa các giao tử đực đang phát triển. Sự phân biệt mô phân sinh thành các cơ quan khác nhau của hoa được kiểm soát bởi các yếu tố phiên mã cụ thể (xem Hình 19.9). Hầu hết các loài thực vật hạt kín là loài lưỡng tính và có hoa với cả nhị hoa và lá noãn; những bông hoa như vậy được gọi là hoàn hảo (Hình 38.1 A). Ngược lại, những bông hoa không hoàn hảo là những bông hoa chỉ có cơ quan sinh dục nam hoặc chỉ có hoa cái. Hoa đực có nhị nhưng không có nhụy, hoa cái có nhụy nhưng không có nhị. Một số cây, chẳng hạn như ngô, có cả hoa đực và hoa cái trên một cây riêng lẻ; những loài như vậy được gọi là đơn tính ("một nhà") (Hình 38.1 B). Ở các loài khác gốc, các cây riêng lẻ chỉ có hoa đực hoặc hoa cái; một ví dụ là cây nhựa ruồi Mỹ (Hình 38.1 C). Thực vật có hoa có các giao tử cực nhỏ Hình 38.2 cung cấp một cái nhìn chi tiết về các thể giao tử trung tâm trong quá trình sinh sản của thực vật hạt kín. Các giao tử đơn bội - các cấu trúc tạo giao tử - phát triển từ các bào tử đơn bội trong hoa: â€¢ Mỗi giao tử cái (megagametophyte) được gọi là túi phôi,và nó phát triển bên trong một noãn. Một hoặc nhiều noãn được chứa trong buồng trứng, là phần dưới của lá noãn. Các giao tử đực (microgametophytes), được gọi là hạt phấn hoa, phát triển bên trong bao phấn, một phần của nhị hoa. GAMETOPHYTE NỮ Trong số bốn đại bào tử đơn bội do giảm phân, ba đại bào tử trải qua quá trình apoptosis (chết tế bào theo chương trình). Các megaspore còn lại trải qua ba lần phân chia phân bào mà không có tế bào, tạo ra tám nhân đơn bội, tất cả ban đầu được chứa trong một tế bào duy nhất - ba nhân ở một đầu, ba nhân ở đầu kia và hai nhân ở giữa. Sự hình thành thành tế bào sau đó dẫn đến một megagametophyte bảy tế bào hình elip với tổng số tám nhân: “Ở một đầu của megagametophyte là ba tế bào nhỏ: tế bào trứng và hai tế bào được gọi là synergids. Tế bào trứng là giao tử cái và các thể phối hợp tham gia thụ tinh bằng cách thu hút ống phấn hoa. Ống phấn hoa đi vào một trong các chất tổng hợp trước khi tế bào tinh trùng được giải phóng để thụ tinh. “Ở đầu đối diện của megagametophyte là ba tế bào đối cực, cuối cùng chúng sẽ bị thoái hóa. â € ¢ Trong tế bào trung tâm lớn có hai nhân cực. Megagametophyte, hay túi phôi, là toàn bộ cấu trúc bảy tế bào, tám nhân.

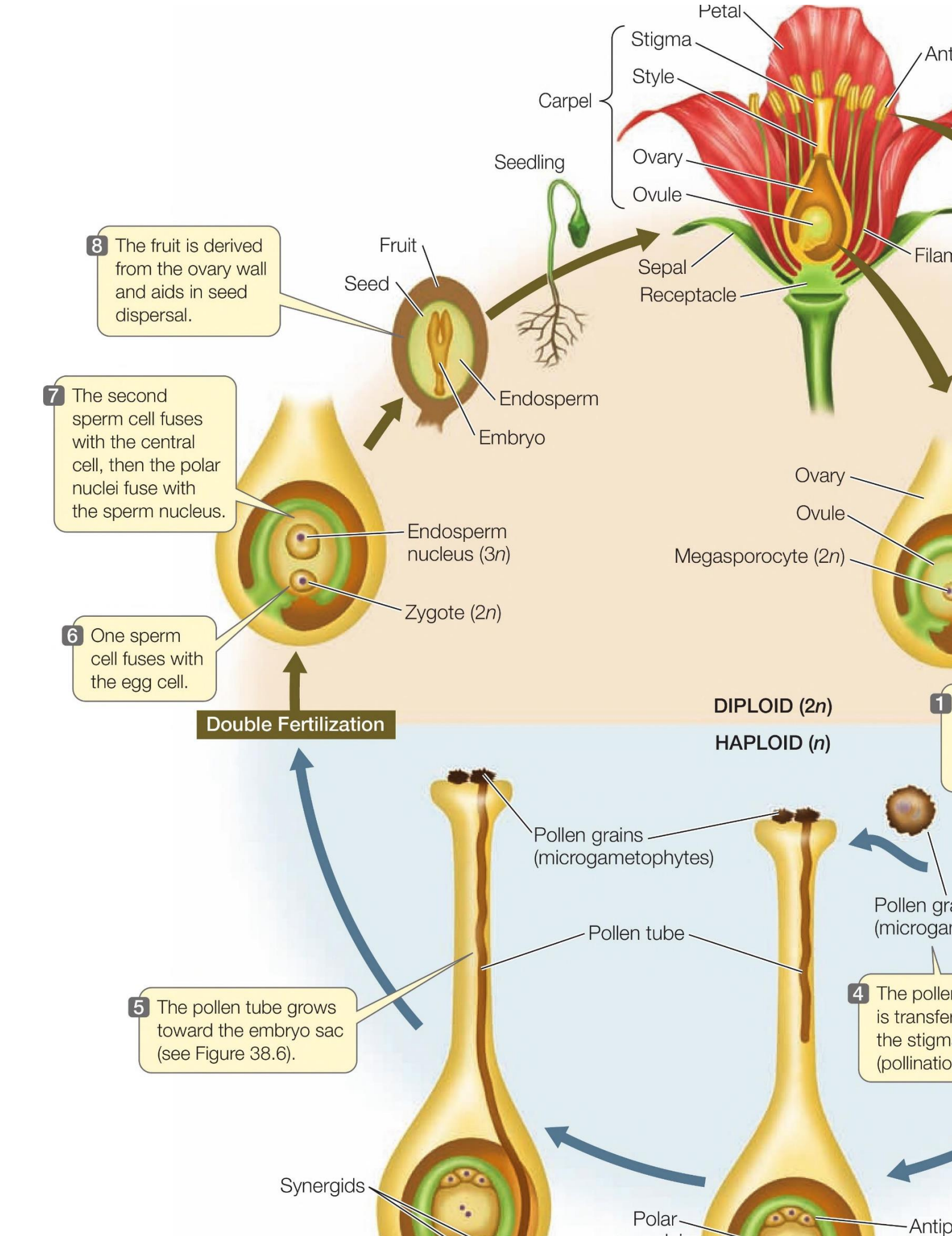
780 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa (A) Hoàn hảo: hoa huệ [Lilium sp.) (C) Đơn tính lưỡng tính: nhựa ruồi Mỹ (Ilex opaca) Hoa đực có nhị hoa Hoa cái có lá noãn (B) Đơn sắc không hoàn hảo: ngô Hoa đực có nhị hoa Cái hoa có lá noãn 38.1 Hoa hoàn hảo và hoa không hoàn hảo (A) Hoa huệ là một ví dụ về hoa hoàn hảo, nghĩa là hoa có cả cơ quan sinh dục nam và nữ. (B) Hoa không hoàn hảo là hoa đực hoặc hoa cái. Ngô là loài hoa đơn tính cùng gốc: cả hai loại hoa không hoàn hảo đều sinh ra trên cùng một cây. (C) Nhựa ruồi Mỹ là loài cùng gốc; một số cây nhựa ruồi của Mỹ mang hoa đực không hoàn hảo trong khi những cây khác lại mang hoa cái không hoàn hảo. GAMETOPHYTE NAM Bốn sản phẩm đơn bội của giảm phân (vi bào tử), mỗi sản phẩm phát triển thành tế bào và trải qua một lần phân bào duy nhất, tạo ra bốn hạt phấn hoa hai tế bào được giải phóng ra môi trường. Hai tế bào trong hạt phấn có vai trò khác nhau: â€¢ Sau khi thụ phấn (xem bên dưới), tế bào thế hệ phân chia theo nguyên phân để tạo thành hai tế bào tinh trùng tham gia thụ tinh. â € ¢ Tế bào ống tạo thành ống phấn dài đưa tinh trùng đến túi phôi. Những hiện tượng này xảy ra sau khi hạt phấn được chuyển đến đầu nhụy (một phần của cơ quan sinh sản cái) - một quá trình gọi là thụ phấn.

Sự thụ phấn khi không có nước là một sự thích nghi tiến hóa Như đã mô tả ở Chương 28, sự kết hợp của giao tử ở thực vật thủy sinh được thực hiện trong nước. Việc bón phân cho rêu và dương xỉ cũng cần ít nhất một lớp nước để giao tử di chuyển. Mặc dù có các cơ chế đảm bảo rằng sự thụ tinh xảy ra nếu và khi hai giao tử gặp nhau, nhưng sự thụ tinh rõ ràng là một sự kiện có xác suất thấp. Sự tiến hóa của phấn hoa giúp giao tử đực có thể tiếp cận giao tử cái mà không cần ống dẫn nước. Ở những cây có hạt đầu tiên, gió là phương tiện chính để phấn hoa đến đích và ngày nay phần lớn các loài thực vật hạt trần được thụ phấn nhờ gió. Hoa thụ phấn nhờ gió có nhụy dính hoặc giống như lông vũ và tạo ra số lượng lớn hạt phấn. Tuy nhiên, vận chuyển phấn hoa bằng gió là một phương tiện tương đối cơ hội để đạt được sự thụ phấn, giải thích tại sao khoảng 90% thực vật hạt kín vẫn dựa vào động vật - bao gồm côn trùng, chim và dơi - để vận chuyển phấn hoa. Sự vận chuyển phấn hoa của động vật làm tăng đáng kể khả năng phấn hoa đến được giao tử cái. Như được mô tả trong Phần 29.3 và 56.3, cấu trúc của hoa đã cùng tiến hóa với các loài động vật thụ phấn để tăng cường khả năng thụ phấn cho cây. cơ hội thụ phấn thành công. Những bông hoa có sắc tố, hình dạng và mùi thơm thích hợp sẽ thu hút động vật thụ phấn, dẫn đến sự chuyển phấn hoa từ hoa này sang hoa khác trong cùng một loài thực vật (Hình 38.3). Ống phấn đưa tế bào tinh trùng đến túi phôi. Khi một hạt phấn chức năng rơi vào đầu nhụy của đầu nhụy tương thích, nó sẽ nảy mầm. Một sự kiện quan trọng là sự hấp thụ nước

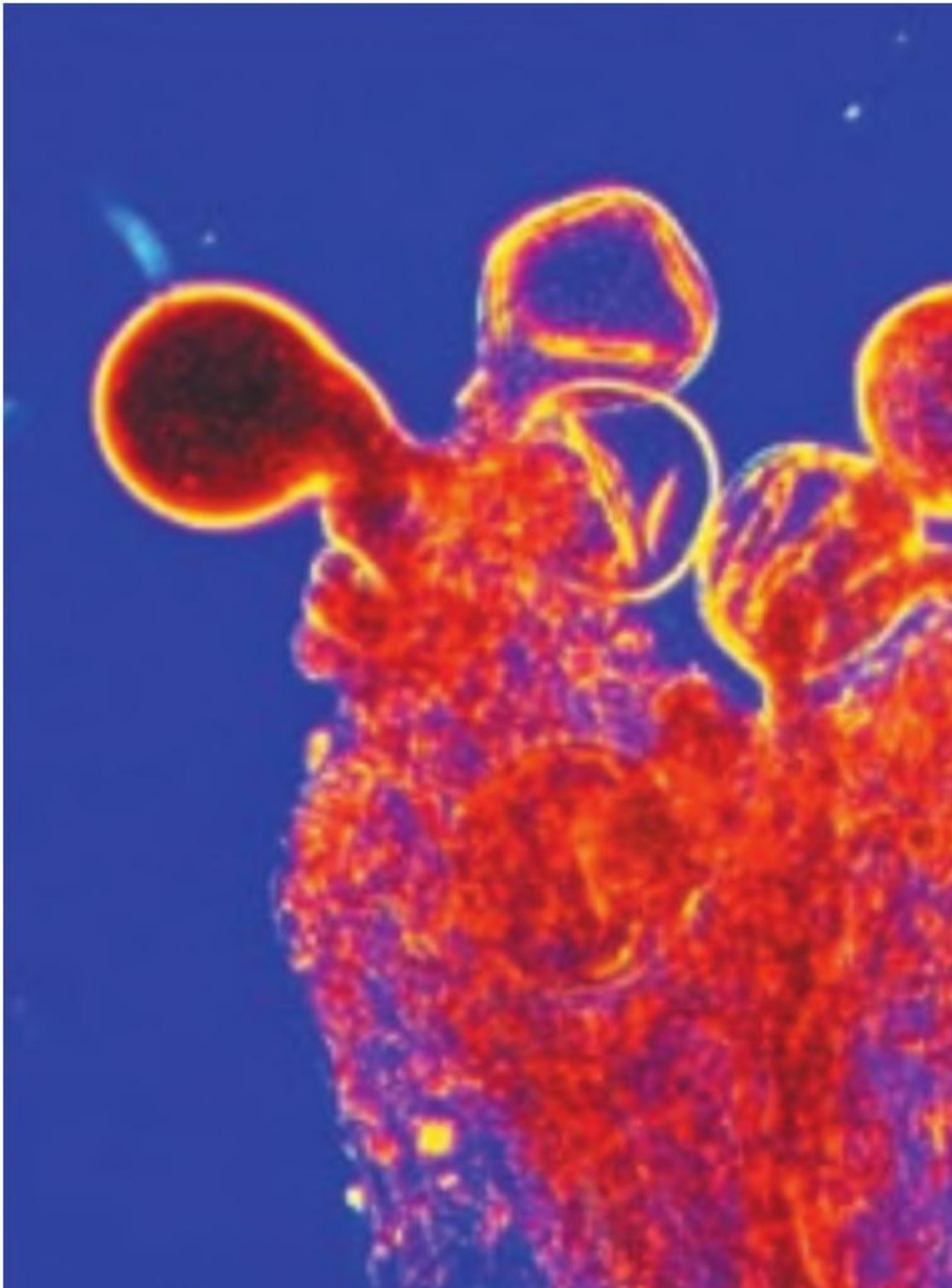
(B) Imperfect monoecious



38.1 Thực vật hạt kín sinh sản hữu tính như thế nào? 781 Hoa của thể bào tử trưởng thành Cánh hoa â– Nhị hoa Bao phấn Microsporocyte (2 n; bên trong bao phấn) s Microspores -Sống sót megaspore (n) Nhân tế bào ống 0Túi phôi là thể giao tử cái. Sau ba lần phân bào, nó chứa tám nhân đơn bội. 38.2 Sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín Túi phôi là thể giao tử cái; hạt phấn là thể giao tử đực. Các tế bào nam và nữ gặp nhau và hợp nhất trong túi phôi. Thực vật hạt kín có sự thụ tinh kép, trong đó hợp tử và nội nhũ hình thành từ các sự kiện hợp nhất riêng biệt. Hợp tử hình thành do sự kết hợp của một tế bào tinh trùng với tế bào trứng. Nội nhũ hình thành sau khi tế bào tinh trùng còn lại kết hợp với tế bào trung tâm chứa hai nhân. Ba nhân hợp nhất tạo thành tế bào tam bội. Đi tới Hoạt động 38.1 Sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín Lifel 0e.com/ac38. 1


Petal
Stigma
Style
Carpel
Ovary
Ovule
Sepal
Receptacle
Seedling
8 The fruit is derived from the ovary wall and aids in seed dispersal.
Fruit
Seed
Endosperm
Embryo
7 The second sperm cell fuses with the central cell, then the polar nuclei fuse with the sperm nucleus.
Endosperm nucleus (3n)
Zygote (2n)
6 One sperm cell fuses with the egg cell.
Double Fertilization
Ovary
Ovule
Megasporocyte (2n)
DIPLOID (2n)
HAPLOID (n)
Pollen grains (microgametophytes)
Pollen tube
5 The pollen tube grows toward the embryo sac (see Figure 38.6).
4 The polle is transfe the stigm (pollinatio
Synergids
Polar
Antip

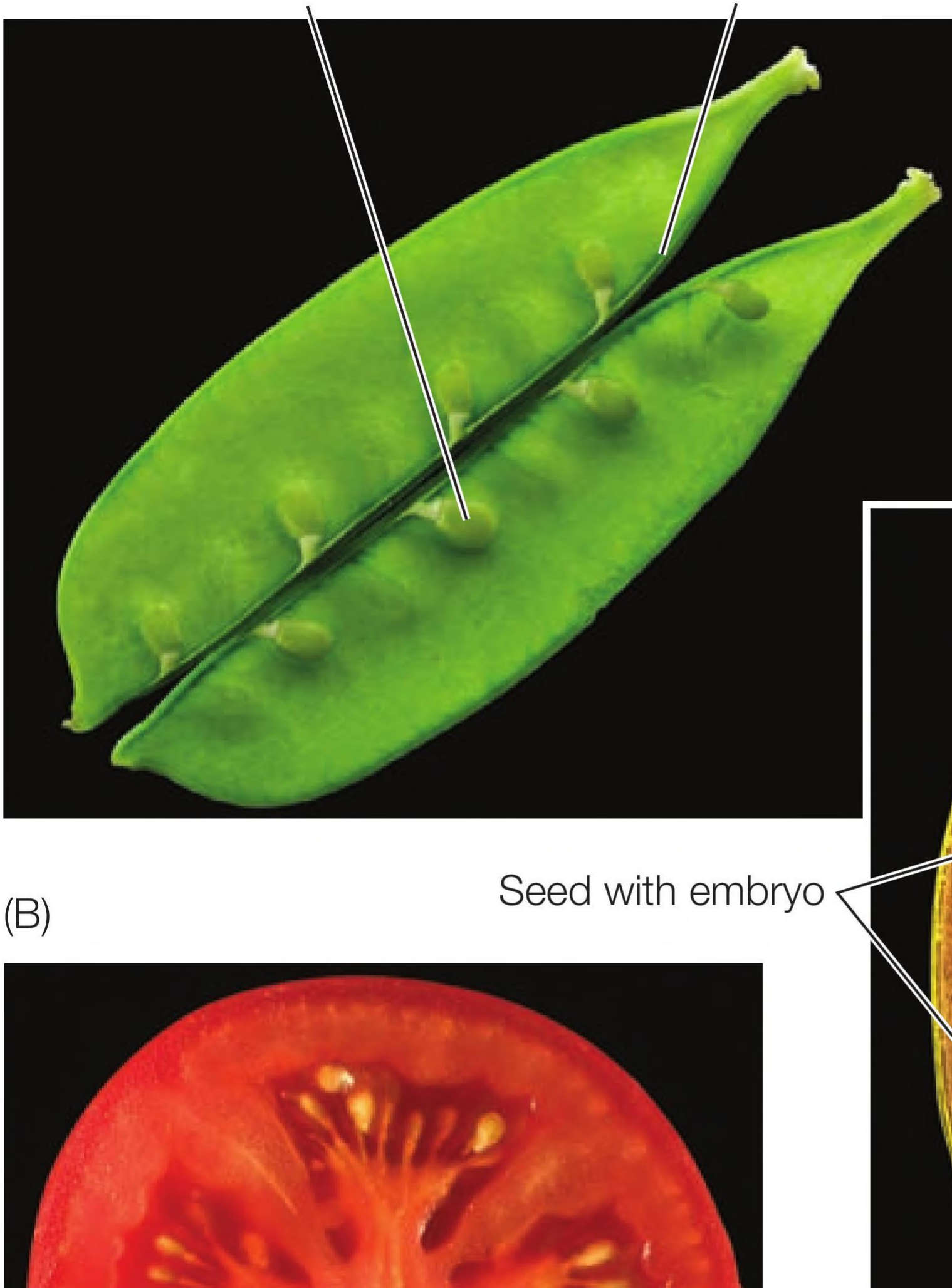
782 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa 38.3 Hoa và thụ phấn Một số loài hoa, chẳng hạn như loài Cavendishia sp. hoa, có sắc tố màu đỏ và hình dạng thu hút một số loài chim. bởi phấn hoa từ đầu nhụy: phấn hoa mất phần lớn nước khi trưởng thành. Sự nảy mầm liên quan đến sự phát triển của ống phấn (Hình 38.4). Ống phấn đi qua mô xốp của kiểu dáng (một phần của lá noãn; xem Hình 38.2) hoặc, nếu kiểu dáng rỗng, phát triển trên bề mặt bên trong của kiểu dáng cho đến khi đạt đến noãn. Tốc độ phát triển của ống phấn rất khác nhau giữa các loài, nhưng có thể nhanh tới 3 milimét một giờ. Sự phát triển của ống phấn được hướng dẫn một phần bởi tín hiệu hóa học dưới dạng một protein nhỏ được tạo ra bởi các chất tổng hợp trong noãn. Nếu một hợp chất bị phá hủy, noãn vẫn thu hút các ống phấn, nhưng sự phá hủy của cả hai hợp chất sẽ khiến noãn không thể thu hút các ống phấn và quá trình thụ tinh không xảy ra. Chất dẫn dụ dường như có tính chất đặc trưng cho từng loài: trong một số trường hợp, các giao tử cái phân lập chỉ thu hút các ống phấn của cùng loài. Nhiều loài thực vật có hoa kiểm soát sự thụ phấn hoặc sự phát triển của ống phấn để ngăn ngừa cận huyết Bạn có thể nhớ lại từ thảo luận về công trình của Mendel (xem Phần 12.1) rằng một số loài thực vật có thể sinh sản hữu tính bằng cả thụ phấn chéo và tự thụ phấn. Tự thụ phấn làm tăng cơ hội thụ phấn thành công nhưng dẫn đến hiện tượng đồng hợp tử, làm giảm tính đa dạng di truyền. Bởi vì sự đa dạng là nguyên liệu thô của quá trình tiến hóa thông qua chọn lọc tự nhiên nên đồng hợp tử có thể gây bất lợi về mặt chọn lọc. Hầu hết các loài thực vật đã phát triển các cơ chế ngăn chặn quá trình tự thụ tinh. Có vô số chiến lược tồn tại (ví dụ, xem Hình 29.13). Hai phương tiện chính để ngăn chặn sự tự thụ tinh là (1) sự phân chia vật lý của giao tử đực và giao tử cái và (2) sự tự không tương thích về mặt di truyền. Sự TÁCH TÁC CÁC THỂ THỂ LOẠI ĐỰC VÀ NỮ Sự tự thụ tinh bị ngăn cản ở các loài khác gốc, chỉ mang hoa đực hoặc hoa cái trên một cây cụ thể. Sự thụ phấn trong 38.4 Ống phấn hoa bắt đầu phát triển Nhuộm phấn hoa bằng thuốc nhuộm huỳnh quang cho phép nhìn thấy nó qua kính hiển vi huỳnh quang. Những hạt phấn hoa này đã rơi xuống đầu nhụy của cây nghệ tây. SJSE à? Đi tới Media Clip 38.1 Sự nảy mầm của phấn hoa trong thời gian thực 0e.com/mc38. 1 loài lưỡng tính chỉ được thực hiện khi một cây thụ phấn cho cây khác. Ở những cây cùng gốc có cả hoa đực và hoa cái trên cùng một cây, sự tách biệt về mặt vật lý giữa hoa đực và hoa cái thường đủ để ngăn cản quá trình tự thụ phấn. Một số loài đơn tính cùng gốc ngăn cản quá trình tự thụ tinh bằng cách làm xáo trộn sự phát triển của hoa đực và hoa cái để chúng không nở cùng một lúc, khiến các loài này trở thành loài khác gốc về mặt chức năng. Tính tự không tương thích về di truyền Một hạt phấn rơi vào đầu nhụy của cùng một cây sẽ chỉ thụ tinh cho giao tử cái nếu cây đó có khả năng tự tương thích, nghĩa là có khả năng tự thụ phấn.Để ngăn chặn việc tự thụ tinh, nhiều loài thực vật không tương thích về mặt di truyền. Tính tự không tương thích phụ thuộc vào khả năng của thực vật trong việc xác định xem phấn hoa giống nhau về mặt di truyền hay khác biệt về mặt di truyền với chính nó. Từ chối "đồng nhất"; phấn hoa ngăn cản quá trình tự thụ tinh. Nó xảy ra như thế nào? Tính tự không tương thích ở thực vật được kiểm soát bởi một cụm gen liên kết chặt chẽ được gọi là locus S (tự không tương thích). Locus S mã hóa các protein trong phấn hoa và kiểu dáng tương tác trong quá trình nhận dạng. Một loài không tương thích thường có nhiều alen của locus S. Kiểu hình phấn hoa có thể được xác định bởi kiểu gen đơn bội của chính nó hoặc bởi kiểu gen lưỡng bội của cây mẹ. Trong cả hai trường hợp, nếu phấn hoa biểu hiện một alen phù hợp với một trong hai alen biểu hiện ở nhụy hoa nhận thì phấn hoa sẽ bị loại bỏ. Tùy thuộc vào loại hệ thống tự không tương thích, phấn hoa bị loại bỏ hoặc không nảy mầm hoặc bị ngăn cản phát triển theo kiểu (Hình 38.5); Dù bằng cách nào thì việc tự thụ tinh cũng bị ngăn chặn.



38.1 Thực vật hạt kín sinh sản hữu tính như thế nào? 783 38.5 Tự không tương thích Ở thực vật không tương thích, phấn hoa sẽ bị loại bỏ nếu nó biểu hiện một alen S phù hợp với một trong các alen S của nhụy và kiểu dáng. Phấn hoa tự thân có thể (A) không nảy mầm hoặc (B) ống phấn của nó có thể chết trước khi đến noãn. Trong cả hai trường hợp, trứng không thể được thụ tinh bởi tinh trùng của cùng một cây. Thực vật hạt kín thực hiện thụ tinh kép Ở hầu hết các loài thực vật hạt kín, hạt phấn trưởng thành bao gồm hai tế bào: một tế bào ống lớn bao quanh một tế bào thế hệ nhỏ hơn nhiều. Khi một hạt phấn tương thích rơi vào đầu nhụy của cây cùng loài, nó sẽ nảy mầm và ống phấn phát triển xuyên qua mô tạo kiểu đến túi phôi. Trong quá trình này, tế bào thế hệ trải qua một lần phân chia và phân chia tế bào để tạo ra hai tế bào tinh trùng đơn bội (Hình 38.6, bước 1 và 2). Hai sự kiện thụ tinh bây giờ xảy ra. Một trong hai thể tổng hợp bị thoái hóa khi ống phấn đến và hai tế bào tinh trùng được giải phóng vào phần còn lại của nó. (Hình 38.6, bước 3). Sau đó, mỗi tế bào tinh trùng sẽ kết hợp với một tế bào khác của túi phôi (Hình 38.6, bước 4 và 5). Một tế bào tinh trùng kết hợp với tế bào trứng và hai nhân kết hợp với nhau tạo thành hợp tử lưỡng bội. Tế bào tinh trùng còn lại kết hợp với tế bào trung tâm và nhân của nó kết hợp với hai nhân cực, tạo thành tế bào tam bội (3n). Ngay sau khi thụ tinh, nhân tam bội trải qua quá trình phân chia phân bào nhanh chóng để hình thành mô dinh dưỡng chuyên biệt, nội nhũ. Ở hầu hết các loài, nhân nội nhũ ban đầu phân chia mà không có tế bào, tạo thành một tế bào lớn, nhiều nhân và thành tế bào hình thành sau đó giữa các nhân. Sau khi nội nhũ bắt đầu phát triển, hợp tử trải qua quá trình phân chia nguyên phân để hình thành phôi bào tử mới. Phôi đang phát triển sử dụng mô nội nhũ làm nguồn dinh dưỡng, năng lượng và các khối xây dựng đồng hóa dựa trên carbon. Trong một số trường hợp, nội nhũ vẫn tồn tại cho đến khi nảy mầm và được cây con đang phát triển sử dụng làm nguồn dinh dưỡng. Nguồn dinh dưỡng này rất quan trọng vì cây con thường bắt đầu phát triển dưới lòng đất và không thể thực hiện quá trình quang hợp ngay lập tức. Các tế bào còn lại của giao tử đực và giao tử cái - tế bào đối cực, chất tổng hợp còn lại và nhân ống phấn - thoái hóa khi phôi bắt đầu phát triển. Thụ tinh kép được đặt tên như vậy vì nó bao gồm hai sự kiện hợp nhất tế bào: • Một tế bào tinh trùng kết hợp với tế bào trứng. â€¢ Tế bào tinh trùng còn lại kết hợp với tế bào trung tâm. Sự kết hợp của tế bào tinh trùng với tế bào trung tâm để tạo thành nhân nội nhũ tam bội là một trong những đặc điểm nhận dạng của thực vật hạt kín. jjffi Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 38.1 Vòng đời thụ tinh kép 0e.com/at38. 1 38.6 Thụ tinh kép Hai tinh trùng tham gia vào hai sự kiện hợp nhất tế bào, do đó có thuật ngữ "thụ tinh kép." Một tinh trùng tham gia vào quá trình hình thành hợp tử lưỡng bội,và kết quả khác là sự hình thành tế bào nội nhũ tam bội phân chia để hình thành nội nhũ. Thụ tinh kép là một đặc điểm đặc trưng của sinh sản thực vật hạt kín. fi Ban đầu ống phấn gồm có hai tế bào đơn bội là tế bào thế hệ và tế bào ống, v _ w 0 Tế bào thế hệ phân chia theo nguyên phân, tạo ra hai tế bào tinh trùng đơn bội. Một tế bào tổng hợp sẽ thoái hóa khi ống phấn đến. | Các tế bào tinh trùng được giải phóng từ ống phấn hoa. (n Tế bào tinh trùng còn lại kết hợp với tế bào trung tâm, sau đó ba nhân kết hợp với nhau tạo thành nhân tam bội (3 n). Q Một tế bào tinh trùng thụ tinh với tế bào trứng, tạo thành hợp tử, tế bào đầu tiên của thế hệ bào tử 2n.

784 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa Phôi phát triển trong hạt có trong quả Sự thụ tinh bắt đầu sự tăng trưởng và phát triển có tính phối hợp cao của phôi, nội nhũ, vỏ và lá noãn. Các phần tích hợp - các lớp mô bảo vệ xung quanh noãn - phát triển thành vỏ hạt và thành bầu noãn trở thành các lớp bên ngoài của quả bao quanh hạt (xem Hình 38.2). Trong Chương 37 chúng ta đã mô tả các sự kiện trong quá trình phát triển phôi thực vật và sự kiểm soát nội tiết tố của nó. Khi hạt phát triển, chúng chuẩn bị cho quá trình phát tán và ngủ đông bằng cách mất tới 95% hàm lượng nước. Bạn có thể thấy hiện tượng hút ẩm này bằng cách so sánh hạt ngô (ví dụ: bắp rang) với ngô chín từ lõi ngô hoặc đóng hộp. Hạt giống khô vẫn còn sống; nó có các protein bảo vệ giúp giữ cho tế bào của nó ở trạng thái nhớt. Ở thực vật hạt kín, bầu nhụy - cùng với những hạt chứa trong đó - phát triển thành quả sau khi quá trình thụ tinh diễn ra. Quả có hai chức năng chính: • Chúng bảo vệ hạt khỏi bị hư hại do động vật và nhiễm trùng do vi sinh vật gây bệnh. â€¢ Chúng hỗ trợ việc phát tán hạt giống. Quả có thể chỉ bao gồm bầu nhụy và hạt trưởng thành, hoặc có thể bao gồm các bộ phận khác của hoa. Một số loài cho quả có thịt, ăn được, chẳng hạn như đào và cà chua, trong khi các loài khác có quả khô hoặc không ăn được (Hình 38.7). Các dạng quả đa dạng phản ánh các chiến lược đa dạng mà thực vật sử dụng để phát tán thế hệ con cháu của chúng. Bởi vì thực vật không thể di chuyển nên con cháu của chúng cần một cơ chế nào đó để tách chúng ra khỏi bố mẹ. Tuy nhiên, việc phân tán rộng rãi thế hệ con cháu có thể không

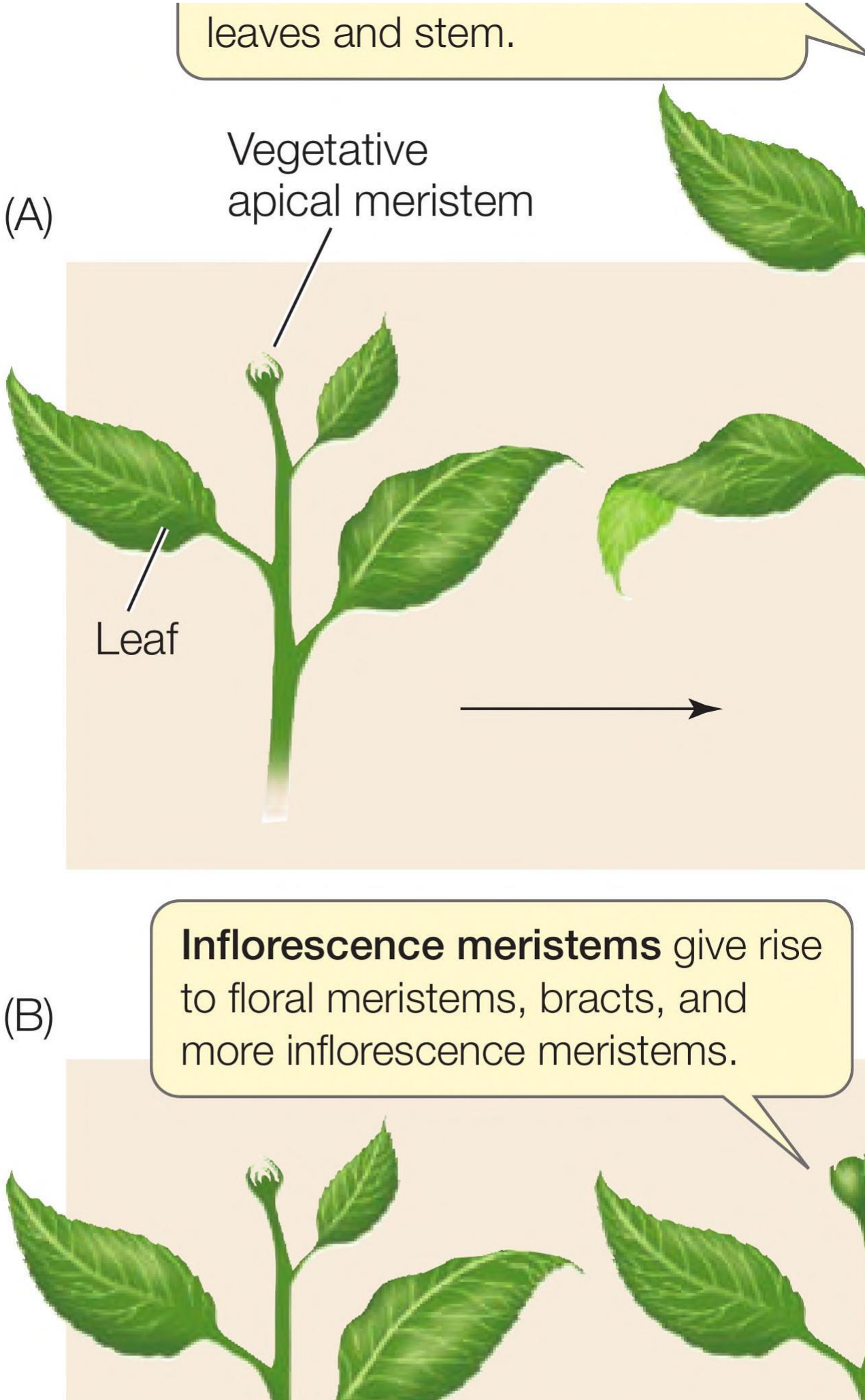
phải lúc nào cũng có lợi. Nếu một cây đã sinh trưởng và sinh sản thành công thì vị trí của nó cũng có thể thuận lợi cho thế hệ tiếp theo. Một số con thực sự ở gần cha mẹ của chúng. Đây là trường hợp của nhiều loài cây, hạt của chúng rơi xuống đất. Tuy nhiên, chiến lược này có một số nhược điểm tiềm ẩn. Nếu loài này là cây sống lâu năm, con cái nảy mầm gần bố mẹ chúng sẽ cạnh tranh với bố mẹ chúng về nguồn tài nguyên, nguồn tài nguyên này có thể quá hạn chế để hỗ trợ một quần thể dày đặc. Hơn nữa, mặc dù điều kiện địa phương đủ tốt để bố mẹ sản xuất ít nhất một số hạt giống, nhưng không có gì đảm bảo rằng điều kiện đó sẽ vẫn tốt trong năm tới hoặc sẽ không tốt hơn ở nơi khác. Vì vậy, trong nhiều trường hợp, việc phát tán hạt là rất quan trọng đối với một loài. sống sót. Nhiều loại quả giúp phân tán hạt đi một khoảng cách đáng kể, làm tăng khả năng ít nhất một số hạt tìm được điều kiện thích hợp để nảy mầm và phát triển đến thành thục sinh dục. Một số hạt phát tán nhờ gió có quả có "cánh". giống như những cây phong quen thuộc. Trong các trường hợp khác, quả và hạt rất nhỏ và chúng bao gồm các cấu trúc có lông, chẳng hạn như cây kế này: (A) Hạt có phôi Quả (thành buồng trứng) Hạt có phôi Quả (thành buồng trứng) Quả (thành buồng trứng) 38.7 Quả hạt kín Có có nhiều loại quả nhưng đều có hạt chứa phôi,được bao quanh bởi một quả mọc ra từ thành bầu nhụy. (A) Đậu vườn. (B) Cà chua. (C) Ngô. Các loại trái cây khác, chẳng hạn như những chiếc mũi này, tự bám vào động vật (hoặc vào quần áo và giày của bạn): Nước làm phân tán một số loại trái cây; dừa đã được biết là trôi nổi hàng ngàn dặm giữa các hòn đảo. Hạt được động vật nuốt toàn bộ cùng với các loại trái cây như quả mọng sẽ di chuyển qua đường tiêu hóa của động vật và lắng đọng một khoảng cách xa cây mẹ. Các nhà sinh học đang bắt đầu hiểu được mối quan hệ giữa sự phát triển của hạt (từ noãn) và sự phát triển của quả (từ lá noãn). Một số loại quả không hạt như các loại


Seed with embryo
(B)

38.2 Điều gì quyết định quá trình chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái nở hoa? 785 quả dưa hấu và nho, phát triển khi quá trình thụ tinh diễn ra nhưng phôi thai sau đó bị hủy bỏ. Trong những trường hợp khác, chẳng hạn như chuối và dứa, quả phát triển mà không cần thụ tinh. Tuy nhiên, trong hầu hết các trường hợp, sự phát triển của quả không xảy ra nếu không được thụ tinh. Cách đây vài năm, một nông dân trồng táo đường (Annona squamosa) ở Tây Ban Nha đã chú ý đến một loại quả không hạt và thu hút sự chú ý của các nhà khoa học. Sau đó, một gen duy nhất đã được xác định có dạng đột biến dẫn đến kiểu hình không hạt này. Phiên bản hoang dã của gen này mã hóa một yếu tố phiên mã quan trọng đối với sự phát triển của các mô bên ngoài của noãn. Gen này hiện diện trong bộ gen của tất cả các thực vật hạt kín được kiểm tra. Do đó, trong tương lai, có thể tạo ra các loại trái cây không hạt khác bằng cách đột biến gen này. Sự phát triển của hạt dưới sự kiểm soát của hormone Chương 37 đã mô tả vai trò của hormone gibberellin trong việc huy động các đại phân tử dự trữ trong nội nhũ hạt trong quá trình nảy mầm. Sự phát triển của hạt chịu sự kiểm soát của một loại hormone khác, axit abscisic (ABA). (Thật không may, tên của nó gây nhầm lẫn vì nó không trực tiếp kiểm soát hiện tượng rụng lá.) Hầu hết các mô thực vật tạo ra ABA, và giống như các hormone thực vật khác, nó có nhiều tác dụng (xem Bảng 37.2). Ví dụ, ABA đóng vai trò đóng khí khổng trong điều kiện căng thẳng về nước (xem Phần 35.3). Trong giai đoạn đầu phát triển của hạt, mức ABA thấp và tăng lên khi hạt trưởng thành. Sự gia tăng này kích thích nội nhũ tổng hợp các protein dự trữ hạt giống. Nó cũng kích thích sự tổng hợp protein ngăn chặn sự chết tế bào khi hạt khô. ABA cũng giữ cho hạt giống đang phát triển không nảy mầm trên cây trước khi khô. Sự nảy mầm sớm, được gọi là vivipary, là điều không mong muốn ở các cây lấy hạt (chẳng hạn như lúa mì) vì hạt sẽ bị hư hỏng nếu nó bắt đầu nảy mầm. Cây con sinh sôi cũng khó có khả năng sống sót nếu chúng vẫn gắn liền với cây mẹ và không thể tự sinh sống trong đất. Các đột biến của ngô không nhạy cảm với ABA có hạt sinh sản, cho thấy tầm quan trọng của ABA trong việc ngăn chặn sự nảy mầm sớm. Tác dụng chung của ABA trong việc ngăn ngừa sự nảy mầm kéo dài đến trạng thái ngủ của hạt. Hạt giống không hoạt động nếu mức độ ABA cao và nảy mầm khi mức độ giảm xuống. Điều này thường xảy ra khi trạng thái ngủ đông bị phá vỡ. RECAP Hoa chứa các cơ quan sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín. Thực vật sử dụng phấn hoa để sinh sản có một số lợi thế chọn lọc, trong số đó có khả năng thực hiện thụ tinh mà không cần nước. Sau khi thụ tinh, hoa phát triển thành hạt và quả. Ưu điểm chọn lọc của hạt và quả bao gồm khả năng tồn tại lâu dài và nhiều phương thức phát tán. â€¢ Mối quan hệ giữa noãn và bầu nhụy, giữa quả và hạt là gì? Xem trang. 779 và Hình 38.2 â€¢ Làm thế nào để thực vật ngăn cản sự tự thụ phấn? Xem trang. 782 và Hình 38.5 â€¢ Hãy mô tả vai trò của hai tế bào tinh trùng trong quá trình thụ tinh kép. Xem trang. 783 và Hình 38.6 â€¢ Sự phát triển của thực vật được điều khiển bởi hormone abscisic như thế nào? Xem trang. 785 Bây giờ chúng ta đã theo dõi vòng đời hữu tính của thực vật hạt kín từ hoa đến thể giao tử, sự thụ phấn, thụ tinh và phát tán hạt. Chúng ta đã thảo luận về sự nảy mầm của hạt và sự phát triển của cây con ở Chương 37, cũng như sự phát triển sinh dưỡng không xác định của thực vật ở Chương 34. Phần tiếp theo sẽ đề cập đến phần còn lại của vòng đời thực vật hạt kín - quá trình chuyển đổi từ trạng thái sinh dưỡng sang trạng thái ra hoa - và bằng cách nào quá trình chuyển đổi này được quy định. Điều gì quyết định sự chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái ra hoa? Ra hoa là một trong những sự kiện quan trọng trong đời sống của thực vật. Sự ra hoa đòi hỏi sự phân bổ lại năng lượng và nguyên liệu từ việc tạo ra nhiều bộ phận thực vật hơn (tăng trưởng sinh dưỡng) sang tạo ra hoa và giao tử (tăng trưởng sinh sản). Khi cây đủ tuổi, nó có thể phản ứng với các tín hiệu bên trong hoặc bên ngoài để bắt đầu sinh sản. Sự ra hoa có thể xảy ra ngay khi trưởng thành như một phần của chương trình phát triển được xác định trước (như ở cây bồ công anh vào mùa hè) hoặc để phản ứng với các tín hiệu môi trường như ánh sáng hoặc nhiệt độ (như với hầu hết các loại hoa cảnh). Thực vật được chia thành ba loại tùy thuộc vào thời điểm chúng trưởng thành và bắt đầu ra hoa cũng như điều gì xảy ra sau khi chúng ra hoa: • Cây hàng năm kết thúc vòng đời trong một năm. Lớp này bao gồm nhiều loại cây trồng quan trọng đối với chế độ ăn uống của con người, chẳng hạn như ngô, lúa mì, gạo và đậu tương. Khi môi trường thích hợp, những cây này phát triển nhanh chóng, có rất ít hoặc không có sinh trưởng thứ cấp. Sau khi ra hoa, chúng sử dụng hầu hết nguyên liệu và năng lượng để phát triển hạt và quả, phần còn lại của cây sẽ khô héo. ™ Những người sống hai năm một lần phải mất 2 năm để hoàn thành cuộc đời của mình. Chúng ít phổ biến hơn nhiều so với cây hàng năm và bao gồm cà rốt, bắp cải và hành tây. Thông thường, cây hai năm một lần chỉ sinh trưởng sinh dưỡng trong năm đầu tiên và dự trữ carbohydrate trong rễ ngầm (cà rốt) và thân (hành tây). Vào năm thứ hai, chúng sử dụng hầu hết lượng carbohydrate dự trữ để tạo ra hoa và hạt thay vì sinh trưởng sinh dưỡng, và

cây sẽ chết sau khi hạt hình thành. â€¢ Cây lâu năm sống từ 3 năm trở lên - đôi khi nhiều hơn - năm. Cây phong có thể sống tới 400 năm. Cây lâu năm bao gồm nhiều cây và cây bụi cũng như hoa dại. Thông thường những cây này ra hoa hàng năm nhưng vẫn sống và tiếp tục phát triển trong mùa khác; chu kỳ sinh sản lặp lại mỗi năm. Tuy nhiên, một số cây lâu năm (ví dụ: cây thế kỷ) phát triển sinh dưỡng trong nhiều năm, ra hoa một lần và chết. Bất kể chúng có loại vòng đời nào, thực vật hạt kín đều chuyển sang giai đoạn ra hoa. Quá trình chuyển đổi này kéo theo những thay đổi phát triển quan trọng mà bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang.Mô phân sinh đỉnh chồi có thể trở thành mô phân sinh phát quang Dấu hiệu đầu tiên có thể nhìn thấy được của quá trình chuyển sang trạng thái ra hoa có thể là sự thay đổi của một hoặc nhiều mô phân sinh đỉnh trong chồi

786 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa Mô phân sinh đỉnh thực vật Lá bắc là một cấu trúc lá I được biến đổi, thường bị thu nhỏ. Mô phân sinh hoa (hoặc phát hoa). Mô phân sinh phát quang tạo ra mô phân sinh hoa, lá bắc và nhiều mô phân sinh phát quang hơn. Cụm hoa â– gen nhận dạng mô phân sinh C " \ Một mô phân sinh đỉnh đang phát triển sinh dưỡng tiếp tục tạo ra có thể là mô phân sinh hoa, mỗi mô phân sinh đó sẽ tạo ra một bông hoa. Mỗi mô phân sinh hoa thường tạo ra bốn vòng xoắn hoặc vòng xoắn liên tiếp của các cơ quan - lá đài, cánh hoa, nhị hoa và lá noãn đã thảo luận trước đó trong chương - được phân tách bằng các lóng rất ngắn, giữ cho hoa nhỏ gọn (Hình 38. 8C). Ngược lại với mô phân sinh đỉnh sinh dưỡng và một số mô phân sinh phát quang, mô phân sinh hoa chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng xác định - tăng trưởng trong thời gian giới hạn. Một loạt biểu hiện gen dẫn đến sự ra hoa. Các gen xác định quá trình chuyển đổi từ mô phân sinh đỉnh chồi sang mô phân sinh phát hoa và từ mô phân sinh phát hoa sang mô phân sinh hoa đã được nghiên cứu ở các sinh vật mẫu như Arabidopsis. Lá noãn Cánh hoa 38.8 Sự ra hoa và mô phân sinh đỉnh Một mô phân sinh đỉnh sinh dưỡng (A) phát triển mà không tạo ra hoa. Sau khi quá trình chuyển sang trạng thái ra hoa được thực hiện (B), mô phân sinh phát quang sẽ hình thành lá bắc và mô phân sinh hoa (C), trở thành hoa. GEN NHẬN DẠNG MERISTEM Sự biểu hiện của hai gen nhận dạng mô phân sinh bắt đầu một loạt các biểu hiện gen tiếp theo dẫn đến sự hình thành hoa. Những gen này mã hóa các yếu tố phiên mã LEAFY và APETALA1, những yếu tố này cùng cần thiết và đủ để xác định quá trình chuyển sang ra hoa. Bằng chứng về vai trò của các yếu tố này đến từ cả thí nghiệm di truyền và biến đổi thực vật. Ví dụ, một alen đột biến của gen APETALA1 dẫn đến sự sinh trưởng tiếp tục của sinh dưỡng, ngay cả khi điều kiện thích hợp cho sự ra hoa. Tuy nhiên, nếu gen APETALA1 kiểu hoang dã được kết hợp với một chất kích thích cấu thành (luôn bật) và được sử dụng để chuyển gen cây Arabidopsis, thì cây sẽ ra hoa sớm, bất kể điều kiện môi trường. Đây là bằng chứng mạnh mẽ cho thấy APETALA1 đóng vai trò trong việc chuyển các tế bào mô phân sinh từ trạng thái sinh dưỡng sang trạng thái sinh sản (xem Hình 38.8B). hệ thống. Như đã mô tả ở Chương 34, mô phân sinh có một tập hợp các tế bào không xác định. Trong quá trình sinh trưởng sinh dưỡng, mô phân sinh đỉnh chồi liên tục tạo ra lá, chồi nách và mô thân (Hình 3 8. 8 A) trong một loại tăng trưởng không giới hạn gọi là tăng trưởng không xác định (xem Phần 34.3). Hoa có thể xuất hiện đơn lẻ hoặc thành cụm có trật tự tạo thành cụm hoa. Nếu mô phân sinh đỉnh sinh dưỡng trở thành mô phân sinh phát hoa, nó sẽ ngừng sản xuất lá và chồi nách và tạo ra các cấu trúc khác: cấu trúc lá nhỏ hơn gọi là lá bắc, cũng như các mô phân sinh mới ở các góc giữa lá bắc và thân (Hình 38. 8B).Những mô phân sinh mới này cũng có thể là các mô phân sinh phát quang, hoặc chúng là các GEN NHẬN DẠNG CƠ QUAN HOA. Sản phẩm của các gen nhận dạng mô phân sinh kích hoạt sự biểu hiện của các gen nhận dạng cơ quan hoa. Như được mô tả trong Phần 19.4, các gen này phối hợp với nhau để xác định các vòng xoắn liên tiếp của hoa (xem Hình 19.9). Các gen nhận dạng cơ quan hoa mã hóa các yếu tố phiên mã xác định xem các tế bào trong mô phân sinh hoa sẽ là lá đài, cánh hoa, nhị hoa hay lá noãn. Ví dụ, AGAMOUS là gen loại C khiến các tế bào xác định hoa hình thành nhị hoa và lá noãn. Tùy thuộc vào loài, thực vật bắt đầu những thay đổi biểu hiện gen này và các sự kiện tiếp theo để phản ứng với các tín hiệu bên trong hoặc bên ngoài. Các tín hiệu bên ngoài được nghiên cứu kỹ lưỡng nhất là quang kỳ (độ dài ngày) và nhiệt độ. Chúng ta sẽ bắt đầu với quang kỳ.


leaves and stem.
(A)
Vegetative apical meristem
Leaf
(B)
Inflorescence meristems give rise to floral meristems, bracts, and more inflorescence meristems.

38.2 Điều gì quyết định quá trình chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái nở hoa? 787 38.9 Cây thuốc lá hoang dã Mammoth Plant (trái) nhỏ hơn nhiều so với cây đột biến Mammoth Maryland cùng tuổi (phải), không phản ứng với tín hiệu môi trường ngừng phát triển và ra hoa. giờ ánh sáng mỗi ngày; sự ra hoa chỉ bắt đầu khi độ dài ngày trở nên ngắn hơn 14 giờ, giống như vào tháng 12. Các loại cây khác (như đậu nành và henbane) chỉ ra hoa khi ngày dài (Hình 38.10). Việc kiểm soát các phản ứng của sinh vật theo độ dài ngày hay đêm được gọi là hiện tượng quang chu kỳ. Thực vật có những phản ứng khác nhau đối với tín hiệu quang chu kỳ. Cây ra hoa để đáp ứng với kích thích quang chu kỳ được chia thành hai loại chính: • Cây ngày ngắn (SDP) chỉ ra hoa khi ngày ngắn hơn mức tối đa tới hạn. Chúng bao gồm cây trạng nguyên và hoa cúc, cũng như thuốc lá Mammoth Maryland. Vì vậy, chẳng hạn, chúng ta thấy hoa cúc trong vườn ươm vào mùa thu và hoa trạng nguyên vào mùa đông. • Cây ngày dài (LDP) chỉ ra hoa khi ngày dài hơn mức tối thiểu tới hạn. Rau bina và cỏ ba lá là những ví dụ về LDP. Ví dụ, rau bina có xu hướng ra hoa vào mùa hè nên thường được trồng vào đầu mùa xuân. Mặc dù có sự khác biệt về hai kiểu hình này, nhưng việc kiểm soát quá trình ra hoa bằng quang chu kỳ đóng một vai trò quan trọng: nó đồng bộ hóa quá trình ra hoa của các cây cùng loài trong quần thể địa phương và điều này thúc đẩy quá trình thụ phấn chéo và sinh sản thành công. Các tín hiệu quang chu kỳ có thể bắt đầu ra hoa Nghiên cứu về ánh sáng ảnh hưởng như thế nào đến quá trình chuyển sang ra hoa bắt đầu bằng hai quan sát vào đầu thế kỷ 20: “Thông thường, cây thuốc lá mọc cao khoảng 1,5 mét trước khi ra hoa vào mùa hè, nhưng có một giống được gọi là Maryland Mammoth phát triển. đến 5 mét (Hình 38.9). Nông dân ở Virginia thất vọng vì không dễ dàng có được hạt giống từ loài cây xum xuê này cho những vụ mùa tiếp theo. Thay vì ra hoa, nó tiếp tục phát triển cho đến khi sương giá cuối thu giết chết nó. â € ¢ Do những cải tiến trong kỹ thuật nông nghiệp, năng suất đậu nành trở nên lớn đến mức nông dân khó có thể thu hoạch tất cả các cây cùng một lúc. Với hy vọng thu hoạch xen kẽ, nông dân đã thử gieo hạt theo nhóm cách nhau vài tuần, nhưng tất cả các cây thu được đều hình thành hoa và hạt cùng một lúc. Lời giải thích cho cả hai quan sát này đều giống nhau: tín hiệu thiết lập các nhà máy; bắn mô phân sinh đỉnh trên con đường ra hoa là độ dài của ánh sáng ban ngày, hay quang chu kỳ. Khi đậu nành trải qua những ngày có độ dài nhất định, chúng sẽ ra hoa, bất kể "già" bao nhiêu. họ đang. Cây thuốc lá Maryland Mammoth có thể ra hoa, nhưng ở Virginia nó không nở hoa vì nó chết khi thời tiết ở đó trở lạnh. Tuy nhiên, khi cây được trồng trong nhà kính để tránh bị đóng băng, nó sẽ ra hoa vào tháng 12, khi ngày rất ngắn. Maryland Mammoth hiện được trồng thương mại ở Florida.Các nhà khoa học đã sử dụng các thí nghiệm trong nhà kính để đo độ dài ngày cần thiết để các loài thực vật khác nhau ra hoa. Thuốc lá Maryland Mammoth không ra hoa nếu tiếp xúc với hơn 14/\ Cây thuốc lá Maryland Mammoth chỉ ra hoa khi ngày ngắn hơn 14 giờ, độ dài ngày quan trọng của nó. Thuốc lá Maryland Mammoth (cây ngày ngắn) Ngày dài; Ngày ngắn; cây chỉ trồng hoa không ra hoa Henbane chỉ khi ngày dài hơn 14 giờ, độ dài ngày quan trọng của nó. 14 giờ tôi thắp sáng | Ngày dài đen tối; Ngày ngắn; trồng hoa cây không ra hoa 38.10 Chiều dài ngày và ra hoa Cây thuốc lá Mammoth Maryland bắt đầu ra hoa khi ngày trở nên ngắn hơn độ dài tới hạn. Do đó, thuốc lá Maryland Mammoth được gọi là cây ngắn ngày. Henbane, một loại cây ngày dài, có kiểu ra hoa nghịch đảo.

788 CHƯƠNG 38 Ánh sáng liên tục Sinh sản ở thực vật có hoa Thời gian tối đa dạng (giờ) 38.11 Độ dài đêm và sự ra hoa Các thí nghiệm trong nhà kính sử dụng sò, một loại cây ngày ngắn, cho thấy độ dài đêm chứ không phải độ dài ngày là tín hiệu môi trường bắt đầu ra hoa. Độ dài đêm là dấu hiệu quang chu kỳ quan trọng quyết định sự ra hoa. Thuật ngữ "cây ngày ngắn"; và "cây ngày dài" ngụ ý rằng độ dài ngày là tín hiệu môi trường kích hoạt sự ra hoa. Trên thực tế, dấu hiệu quan trọng là độ dài ban đêm, như một loạt thí nghiệm trong nhà kính đã xác nhận (Hình 38.11). Trong nhà kính, độ dài tổng thể của một ngày hay đêm có thể thay đổi, bất kể chu kỳ tự nhiên 24 giờ. Ví dụ: nếu sò điệp, SDP, tiếp xúc với nhiều khoảng thời gian ánh sáng dài (mỗi lần 16 giờ), nó vẫn sẽ ra hoa miễn là khoảng thời gian tối giữa chúng là 9 giờ hoặc lâu hơn. Khoảng thời gian tối quy nạp kéo dài 9 giờ này cũng gây ra sự ra hoa ngay cả khi thời gian sáng thay đổi từ 8 giờ đến 12 giờ. Các nhà sinh học nhận thấy rằng khi thời kỳ tối quy nạp bị gián đoạn bởi một khoảng thời gian ánh sáng ngắn, tín hiệu ra hoa do đêm dài tạo ra sẽ biến mất. Phải mất vài ngày đêm dài cây mới phục hồi và bắt đầu ra hoa. Việc gián đoạn ngày bằng khoảng thời gian tối không ảnh hưởng gì đến việc ra hoa. Manh mối về điều gì đã xảy ra ở thực vật khi có tia sáng phát ra khi các nhà sinh học xác định được quang phổ tác dụng của các bước sóng ánh sáng có hiệu quả. Giống như sự nảy mầm của hạt rau diếp (xem Hình 37.16), ánh sáng đỏ có

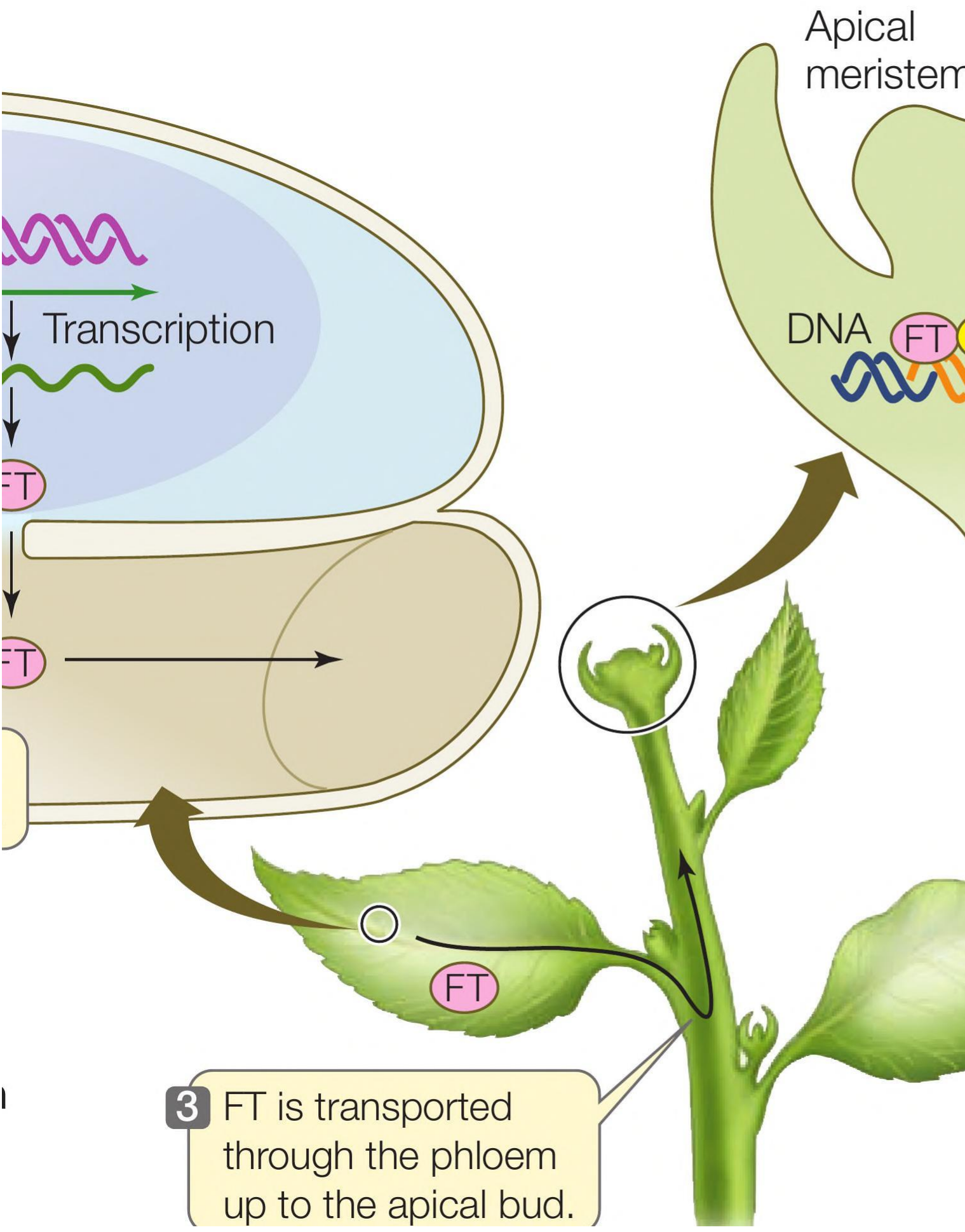
hiệu quả nhất trong việc phá vỡ "đêm"; kích thích, và tác dụng của nó có thể đảo ngược bởi ánh sáng đỏ xa (Hình 38.12). Sau đó, tế bào cảm quang liên quan được xác định là phytochrome. Một cách mà thực vật cảm nhận được độ dài ban đêm là thông qua hoạt động của phytochrome. Như đã giải thích trong Phần 37.4, vào ban ngày có nhiều ánh sáng màu đỏ hơn so với dải màu đỏ xa và đồng dạng Pr không hoạt động của phtyochrome được chuyển đổi thành đồng dạng Pfr hoạt động. Vào ban đêm, có sự chuyển đổi dần dần, tự phát của Pfr này trở lại Pr, vì vậy vào cuối đêm, phytochrome chủ yếu ở dạng không hoạt động. Nhưng một luồng ánh sáng đỏ ngắn ngủi vào lúc nửa đêm sẽ phá vỡ nhịp điệu này bằng cách chuyển đổi Pr thành Pfr một lần nữa. NGHIÊN CỨU CUỘC SỐNG ^^ ^^ ^^^ H 38.12 Làm gián đoạn màn đêm Biết rằng thực vật đo thời gian ban đêm, câu hỏi đặt ra là liệu những giờ tối mà cây tiếp xúc có phải liên tục hay không. Sử dụng SDP và LDP làm đối tượng thử nghiệm, Karl Hamner và James Bonner đã chứng minh rằng trường hợp này xảy ra bằng cách làm gián đoạn màn đêm bằng những chùm ánh sáng ngắn. Sterling Hendricks và William Siegelman lặp lại các thí nghiệm sử dụng ánh sáng có bước sóng khác nhau để thu được thông tin về cơ quan cảm quang liên quan.3 GIẢ THUYẾT Ánh sáng đỏ tham gia vào cơ chế định thời quang chu kỳ. Phương pháp Trồng cây trong điều kiện ngày ngắn, nhưng làm gián đoạn ban đêm bằng ánh sáng có bước sóng khác nhau.Ngày ngắn Ngày dài Kết hợp sáng/tối cây thực vật Ra hoa Kết quả Không ra hoa Ra hoa Không ra hoa Không ra hoa Không ra hoa Không ra hoa Không ra hoa Không ra hoa KẾT LUẬN Khi cây tiếp xúc xen kẽ với ánh sáng đỏ (R) và xa (FR), việc điều trị cuối cùng quyết định hiệu quả. Phytochrome là chất cảm quang. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Hendricks, S. B. và H. W. Siegelman. 1967. Hóa sinh so sánh 27: 211-235. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 38.2 Ảnh hưởng của cuộc sống ngày đêm gián đoạn 0e.com/at38. 2 Như được mô tả trong Phần 37.4, phytochromes và cơ quan thụ cảm ánh sáng xanh hoạt động cùng nhau để "cuốn theo" nhịp sinh học ở thực vật. Các tế bào cảm quang này chuyển qua các giai đoạn hoạt động và không hoạt động trong khoảng thời gian 24 giờ lặp đi lặp lại, và khi làm như vậy, chúng kích hoạt các con đường truyền tín hiệu dẫn đến các chu kỳ đều đặn trong biểu hiện của các gen cụ thể. Một gen có biểu hiện theo nhịp sinh học là CONSTANS (CO), mã hóa bộ điều hòa phiên mã để kiểm soát sự biểu hiện của các gen ra hoa. Các thí nghiệm với Ambidopsis, một LDP, đã chỉ ra rằng thời gian ra hoa quang chu kỳ được xác định bởi sự tương tác giữa các tế bào cảm quang và protein CO. Sự biểu hiện gen CO trải qua các chu kỳ đều đặn 24 giờ với mức biểu hiện cao nhất vào cuối ngày. Vào những ngày dài, hiện tượng này xảy ra vào ban ngày, vào buổi chiều muộn, nhưng vào những ngày ngắn, biểu hiện cao điểm xảy ra sau khi trời tối. Vào những ngày dài, các dạng hoạt động của phytochrome và thụ thể ánh sáng xanh sẽ kích hoạt các con đường ổn định protein CO, thúc đẩy quá trình ra hoa. Quá trình này không xảy ra trong những ngày ngắn ngủi. Kích thích ra hoa bắt nguồn từ một chiếc lá Các thí nghiệm ban đầu chỉ ra rằng việc tiếp nhận kích thích quang chu kỳ xảy ra bên trong lá. Ví dụ, ở rau bina LDP, sự ra hoa xảy ra nếu lá tiếp xúc với ánh sáng ngày dài, trong khi mô phân sinh đỉnh chồi được che đi để mô phỏng ngày ngắn. Sự ra hoa không thể xảy ra khiMột gen có biểu hiện theo nhịp sinh học là CONSTANS (CO), mã hóa bộ điều hòa phiên mã để kiểm soát sự biểu hiện của các gen ra hoa. Các thí nghiệm với Ambidopsis, một LDP, đã chỉ ra rằng thời gian ra hoa quang chu kỳ được xác định bởi sự tương tác giữa các tế bào cảm quang và protein CO. Sự biểu hiện gen CO trải qua các chu kỳ đều đặn 24 giờ với mức biểu hiện cao nhất vào cuối ngày. Vào những ngày dài, hiện tượng này xảy ra vào ban ngày, vào buổi chiều muộn, nhưng vào những ngày ngắn, biểu hiện cao điểm xảy ra sau khi trời tối. Vào những ngày dài, các dạng hoạt động của phytochrome và thụ thể ánh sáng xanh sẽ kích hoạt các con đường ổn định protein CO, thúc đẩy quá trình ra hoa. Quá trình này không xảy ra trong những ngày ngắn ngủi. Kích thích ra hoa bắt nguồn từ một chiếc lá Các thí nghiệm ban đầu chỉ ra rằng việc tiếp nhận kích thích quang chu kỳ xảy ra bên trong lá. Ví dụ, ở rau bina LDP, sự ra hoa xảy ra nếu lá tiếp xúc với ánh sáng ngày dài, trong khi mô phân sinh đỉnh chồi được che đi để mô phỏng ngày ngắn. Sự ra hoa không thể xảy ra khiMột gen có biểu hiện theo nhịp sinh học là CONSTANS (CO), mã hóa bộ điều hòa phiên mã để kiểm soát sự biểu hiện của các gen ra hoa. Các thí nghiệm với Ambidopsis, một LDP, đã chỉ ra rằng thời gian ra hoa quang chu kỳ được xác định bởi sự tương tác giữa các tế bào cảm quang và protein CO. Sự biểu hiện gen CO trải qua các chu kỳ đều đặn 24 giờ với mức biểu hiện cao nhất vào cuối ngày. Vào những ngày dài, hiện tượng này xảy ra vào ban ngày, vào buổi chiều muộn, nhưng vào những ngày ngắn, biểu hiện cao điểm xảy ra sau khi trời tối. Vào những ngày dài, các dạng hoạt động của phytochrome và thụ thể ánh sáng xanh sẽ kích hoạt các con đường ổn định

protein CO, thúc đẩy quá trình ra hoa. Quá trình này không xảy ra trong những ngày ngắn ngủi. Kích thích ra hoa bắt nguồn từ một chiếc lá Các thí nghiệm ban đầu chỉ ra rằng việc tiếp nhận kích thích quang chu kỳ xảy ra bên trong lá. Ví dụ, ở rau bina LDP, sự ra hoa xảy ra nếu lá tiếp xúc với ánh sáng ngày dài, trong khi mô phân sinh đỉnh chồi được che đi để mô phỏng ngày ngắn. Sự ra hoa không thể xảy ra khi

38.2 Điều gì quyết định quá trình chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái nở hoa? 789 NGHIÊN CỨU SỰ SỐNG 38.13 Tín hiệu ra hoa di chuyển từ lá sang chồi Các cơ quan thụ cảm cho chu kỳ quang nằm ở lá, nhưng quá trình chuyển sang ra hoa xảy ra ở mô phân sinh đỉnh chồi. Để điều tra xem liệu có chất khuếch tán di chuyển từ lá đến chồi hay không, Hamner và Bonner chỉ cho lá tiếp xúc với tác nhân kích thích quang chu kỳ3 GIẢ THUYẾT Những chiếc lá đo chu kỳ quang. Phương pháp Trồng cây sò huyết (ngày ngắn) trong điều kiện ngày dài đêm ngắn. Che một chiếc lá trên một số cây và xem có ra hoa không. Cây kiểm soát lá bị che với lá bị che Kết quả Nếu thậm chí một chiếc lá bị che trong một phần thời gian trong ngày - do đó, chiếc lá đó chuyển sang ngày ngắn và đêm dài - thì cây sẽ ra hoa. KẾT LUẬN Lá đo chu kỳ sáng. Do đó, một số tín hiệu phải truyền từ lá cảm ứng đến các bộ phận ra hoa của cây. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHamner, K. C. và J. Bonner. 1938. Công báo thực vật 100: 388-431. những chiếc lá được che lại để mô phỏng những ngày ngắn, trong khi chồi được tiếp xúc với ánh sáng ngày dài. Những "che đậy" thí nghiệm cũng được mở rộng sang các nhà máy SDP (Hình 38.1 3). Bởi vì cơ quan thụ cảm của kích thích (trong lá) tách biệt về mặt vật lý với mô nơi tác động của kích thích (mô phân sinh chồi), nên có thể rút ra kết luận rằng tín hiệu hệ thống truyền từ lá qua các mô của cây đến mô phân sinh chồi. Bằng chứng khác cho thấy một chất hóa học có khả năng khuếch tán di chuyển từ lá đến tín hiệu mô phân sinh bao gồm những điều sau: â € ¢ Nếu một chiếc lá được cảm ứng bằng quang chu kỳ bị loại bỏ ngay lập tức khỏi cây sau thời kỳ tối cảm ứng, thì cây sẽ không ra hoa. Tuy nhiên, nếu chiếc lá cảm ứng vẫn bám vào cây trong vài giờ thì cây sẽ ra hoa. DỮ LIỆU LÀM VIỆC này: Tín hiệu ra hoa chuyển từ Lá sang Nụ Giấy gốc Hamner, K. C. và J. Bonner. 1938. Quang chu kỳ liên quan đến hormone như là yếu tố khởi đầu và phát triển hoa. Công báo thực vật 100: 388-431. Phân tích dữ liệu Năm 1938, Karl Hamner tại Đại học Chicago đang nghiên cứu về vai trò của dinh dưỡng thực vật trong quá trình ra hoa. Loại cây mà ông nghiên cứu, cây sò huyết, là loại cây ngày ngắn cần 16 giờ trong bóng tối để ra hoa. Khi cây được giữ trong bóng tối 6 giờ (ánh sáng 16 giờ) trong nhà kính, chúng không ra hoa. Một ngày nọ, Hamner đến phòng thí nghiệm và thấy tất cả các cây đều đang nở hoa. Hóa ra đã xảy ra sự cố mất điện và các nhà máy đã nhận được một ngày ngắn quy nạp duy nhất (đêm dài). Nhận thấy rằng điều này cung cấp một hệ thống đơn giản để nghiên cứu sự ra hoa, Hamner đã mời một nhà khoa học lớn trong lĩnh vực này, James Bonner từ Caltech, tham gia cùng ông trong mùa hè. Hai nhà sinh vật học đã thực hiện một loạt thí nghiệm sử dụng chu kỳ quy nạp đơn cho thấy sự ra hoa được tạo ra bởi độ dài ban đêm chứ không phải độ dài ngày (xem Hình 38.12) và tín hiệu ra hoa được nhận bởi chiếc lá mà từ đó nó di chuyển đến nụ, tạo ra sự ra hoa. Nhà sinh lý học thực vật người Nga, Mikhail Chailakhyan, đã đặt tên cho tín hiệu này là florigen. Gần đây hơn, bản chất phân tử của tín hiệu này đã được mô tả. CÂU HỎI 1 Cây sò điệp nguyên vẹn (6) hoặc cây đã bỏ lá (6) được đặt trong chu kỳ quang quy nạp (ngày ngắn). Sau 14 ngày, các nhà nghiên cứu thu được kết quả trong BẢNG A. Dựa trên những dữ liệu này, bộ phận nào của cây cảm nhận được quang kỳ? CÂU HỎI 2 Cây Cocklebur được xử lý sao cho một lá duy nhất tiếp xúc với chu kỳ quang cảm ứng (ngắn) trong khi phần còn lại của cây nhận được chu kỳ quang dài. Sau 18 ngày, kết quả như trình bày trong BẢNG B. Những kết quả này cho biết gì về vị trí của cơ quan thụ cảm cho sự ra hoa? CÂU HỎI 3 Dữ liệu cho bạn biết điều gì về tín hiệu do thực vật tạo ra để đáp ứng với chu kỳ quang và tín hiệu đó gây ra sự ra hoa ở mô phân sinh đỉnh? BẢNG A Xử lý Số cây đã ra hoa Không có thời kỳ cảm ứng, cây nguyên vẹn 0 Thời kỳ cảm ứng, cây nguyên vẹn 6 Thời kỳ cảm ứng, loại bỏ lá 0 BẢNG B Xử lý Số cây Kết quả Không được xử lý 6 Thực vật đã xử lý, một lá 32 Hoa Đi tới BioPortal để biết tất cả DỮ LIỆU LÀM VIỆC bài tập

Q Kích thích quang chu kỳ ở tế bào đồng hành của lá giúp ổn định CO, hoạt động như một yếu tố phiên mã. API kích thích quang kỳ DNA ra hoa 0 được tạo ra và hoạt động để bắt đầu ra hoa. Một tế bào đồng hành © 1 . f – Ống sàng 1 1 Phần tử J iÂ© FT được tạo ra và đi vào phần tử ống sàng thông qua plasmodesmata. b 38.14 Florigen và sinh học phân tử của nó Florigen là một protein (FT) được tạo ra trong các tế bào đồng hành

của phloem. Nó di chuyển trong các phần tử sàng từ lá đến mô phân sinh chồi. Ở đó, florigen kết hợp với một loại protein khác để kích thích phiên mã các gen khởi động quá trình hình thành hoa. FT được vận chuyển qua phloem đến chồi đỉnh. CO) CONSTANS protein (FT) FLOWERING LOCUS T protein (florigen) FLOWERING LOCUS D protein APO APETALA1 Kết quả protein cho thấy rằng một thứ gì đó được tổng hợp trong lá để đáp ứng với thời kỳ tối quy nạp, sau đó di chuyển ra khỏi lá để kích thích ra hoa. â € ¢ Nếu hai cây sò biển được ghép với nhau và nếu chỉ một trong hai cây tiếp xúc với đêm dài cảm ứng thì cả hai cây đều ra hoa. Ở một số loài, nếu một lá cảm ứng từ một loài được ghép vào một cây khác, không được cảm ứng của loài khác, thì cây nhận sẽ ra hoa. Tín hiệu truyền được được đặt tên là florigen (" kích thích ra hoa") vào năm 1937, nhưng bản chất hóa học của nó chỉ được mô tả trong thập kỷ qua. Florigen là một loại protein nhỏ. Đặc tính của florigen được thực hiện nhờ các nghiên cứu di truyền và phân tử trên cây mô hình Arabidopsis. Ba gen tham gia vào phản ứng truyền tín hiệu ra hoa (Hình 38.14). ™ Mã FT (FLOWERING LOCUS T) cho florigen. FT là một protein nhỏ (20 kDa) có thể di chuyển qua plasmodesmata. FT được tổng hợp trong các tế bào đồng hành phloem của lá và sau đó khuếch tán vào các phần tử sàng lân cận. Sau đó nó được vận chuyển qua phloem tới mô phân sinh đỉnh. Nếu gen FT được kết hợp với một yếu tố khởi động tích cực và được biểu hiện ở mức cao trong mô phân sinh chồi thì sự ra hoa sẽ được tạo ra ngay cả khi không có sự kích thích quang chu kỳ thích hợp. – CO (CONSTANS) mã hóa yếu tố phiên mã kích hoạt quá trình tổng hợp FT. Như đã mô tả ở trên, sự biểu hiện CO tuân theo nhịp sinh học và sự ổn định protein CO bằng các tế bào cảm quang cho phép nó hoạt động. Giống như FT, CO được biểu hiện trong các tế bào đồng hành của lá. Nếu CO được biểu hiện quá mức trong lá về mặt thực nghiệm thì sẽ gây ra sự ra hoa. Tuy nhiên, nếu CO biểu hiện quá mức ở mô phân sinh đỉnh thì sự ra hoa không được tạo ra, chứng tỏ CO hoạt động trong lá. FD (FLOWERING LOCUS D) mã hóa một protein liên kết với protein FT khi nó đến mô phân sinh đỉnh. Protein FD là một yếu tố phiên mã, khi liên kết với FT, sẽ kích hoạt các gen khởi động cho các gen nhận dạng mô phân sinh, chẳng hạn như APETALA1 (xem Hình 38.8). Sự biểu hiện của các tế bào mô phân sinh FD sẽ thay đổi từ trạng thái sinh dưỡng sang trạng thái sinh sản khi FT xuất hiện. Trước khi FT bị cô lập,các thí nghiệm ghép cây chỉ ra rằng nhiều loài thực vật khác nhau có thể được kích thích ra hoa bằng cùng một tín hiệu hóa học. Kết quả của các thí nghiệm phân tử đã xác nhận rằng gen FT có liên quan đến quá trình truyền tín hiệu quang chu kỳ ở nhiều loài: • Cây chuyển gen (ví dụ: thuốc lá và cà chua) biểu hiện gen Arabidopsis FT ở mức độ ra hoa cao bất kể độ dài ngày. • Cây Arabidopsis biến đổi gen biểu hiện các đặc tính FT tương đồng với các cây khác (ví dụ: lúa và cà chua) ra hoa bất kể độ dài ngày. Trong khi cơ sở phân tử của hoạt động của florigen đã được làm sáng tỏ thì việc ứng dụng kiến thức này vào thương mại lại khó thực hiện hơn. Người ta hy vọng rằng florigen có thể là một phân tử rất nhỏ, giống như auxin hoặc gibberellin, có thể được phun lên những cây trồng có giá trị kinh tế quan trọng để kích thích ra hoa theo ý muốn. Thực tế florigen là một loại protein không thể dễ dàng xâm nhập vào tế bào từ môi trường bên ngoài khiến cho việc phát triển các phương pháp điều trị bằng florigen thương mại khó có thể xảy ra. Chúng ta đã xem xét sự điều hòa quang chu kỳ của quá trình ra hoa, từ các tế bào cảm quang trong lá đến các florigen di chuyển từ lá cảm ứng đến vị trí hình thành hoa. Tuy nhiên, ở một số cây, sự ra hoa được gây ra bởi các kích thích khác. Những kích thích bổ sung này có thể hoạt động cùng với hiện tượng quang chu kỳ hoặc độc lập với nó. Sự ra hoa có thể được tạo ra bởi nhiệt độ hoặc gibberellin Trong khi một số loài thực vật sử dụng tín hiệu môi trường về độ dài ngày để kích thích ra hoa thì những loài thực vật khác lại sử dụng các cơ chế khác. Chúng bao gồm nhiệt độ (một tín hiệu môi trường khác) và gibberellin (một tín hiệu nội tiết tố bên trong).các cây khác sử dụng các cơ chế khác nhau. Chúng bao gồm nhiệt độ (một tín hiệu môi trường khác) và gibberellin (một tín hiệu nội tiết tố bên trong).các cây khác sử dụng các cơ chế khác nhau. Chúng bao gồm nhiệt độ (một tín hiệu môi trường khác) và gibberellin (một tín hiệu nội tiết tố bên trong).


Apical
meristem
DNA
FT
Transcription
FT
FT
FT
3 FT is transported through the phloem up to the apical bud.

38.2 Điều gì quyết định quá trình chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái nở hoa? 791 38.15 Xuân hóa Một chủng di truyền của Arabidopsis (cây Arabidopsis mùa đông hàng năm) yêu cầu xuân hóa để ra hoa. Không có nó, cây sẽ lớn và sinh dưỡng (trái), nhưng vào thời kỳ lạnh thì cây sẽ nhỏ hơn và ra hoa (phải). NHIỆT ĐỘ Ở một số loài thực vật, đặc biệt là một số loại ngũ cốc, tín hiệu môi trường cho sự ra hoa là nhiệt độ lạnh, một hiện tượng được gọi là mùa xuân hóa (tiếng Latin vernus, "mùa xuân"). Ở cả lúa mì và lúa mạch đen, chúng tôi phân biệt hai loại hành vi ra hoa. Ví dụ, lúa mì mùa xuân là một loại cây trồng hàng năm điển hình: nó được gieo vào mùa xuân và ra hoa cùng năm. Lúa mì mùa đông được gieo vào mùa thu, phát triển thành cây con, trải qua mùa đông (thường bị tuyết bao phủ) và ra hoa vào mùa hè năm sau. Nếu lúa mì mùa đông không chịu lạnh trong năm đầu tiên thì năm sau nó sẽ không ra hoa bình thường. Làm thế nào quá trình xuân hóa dẫn đến ra hoa đã được làm sáng tỏ bằng cách sử dụng các sinh vật mẫu như Arabidopsis. Ở các chủng Arabidopsis cần xuân hóa để ra hoa (Hình 38.15), một gen có tên FLC (FLOWERING LOCUS C) mã hóa một yếu tố phiên mã ngăn chặn con đường phát triển FT-FD florigen (xem Hình 38.14) bằng cách ức chế sự biểu hiện của FT và FD. Nhiệt độ lạnh ức chế sự tổng hợp protein FLC, cho phép protein FT và FD được biểu hiện và tiếp tục ra hoa. Các protein tương tự kiểm soát một số bước trong quá trình xuân hóa ở ngũ cốc. Biểu sinh (xem Phần 16.4) đóng vai trò quan trọng trong việc ức chế biểu hiện gen FLC bởi nhiệt độ lạnh. Trước khi xuân hóa, chất nhiễm sắc ở vùng khởi động của gen FLC có cấu hình thoải mái, với quá trình acetyl hóa protein histone làm giảm lực hút ion của các protein này đối với DNA, cho phép phiên mã (Hình 38.1 6A). Trong quá trình xuân hóa, một gen được biểu hiện mà sản phẩm protein của nó có liên quan đến quá trình khử acetyl của histone trên gen FLC. Quá trình khử hoạt tính làm cho chất nhiễm sắc trở nên nhỏ gọn hơn, ngăn cản sự biểu hiện gen FLC (Hình 38.1 6B). Cây GIBBERELLIN Arabidopsis không ra hoa nếu chúng bị thiếu hụt hormone gibberellin về mặt di truyền hoặc nếu chúng được xử lý bằng chất ức chế tổng hợp gibberellin. Những quan sát này cho thấy gibberellin đang ra hoa. Việc bón trực tiếp gibberellin vào chồi cây Arabidopsis sẽ kích hoạt các gen ra hoa OFF I Tăng trưởng thực vật 38.16 Tái cấu trúc nhiễm sắc thể trong quá trình xuân hóa (A) Khi không có hiện tượng xuân hóa, Locus ra hoa C (FLC) được biểu hiện và sự ra hoa bị ức chế. (B) Thời tiết lạnh kéo dài dẫn đến sự tái cấu trúc chất nhiễm sắc làm ức chế sự biểu hiện của FLC. Sự vắng mặt của protein FLC cho phép các gen ra hoa được biểu hiện. (B) Chromatin compact (mùa đông lạnh kéo dài) FLC S


Winter-annual *Arabidopsis*
without vernalization



792 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa gen nhận dạng mô phân sinh LEAFY , từ đó thúc đẩy quá trình chuyển sang ra hoa. Một số loài thực vật không cần tín hiệu môi trường để ra hoa Một số loài và chủng thực

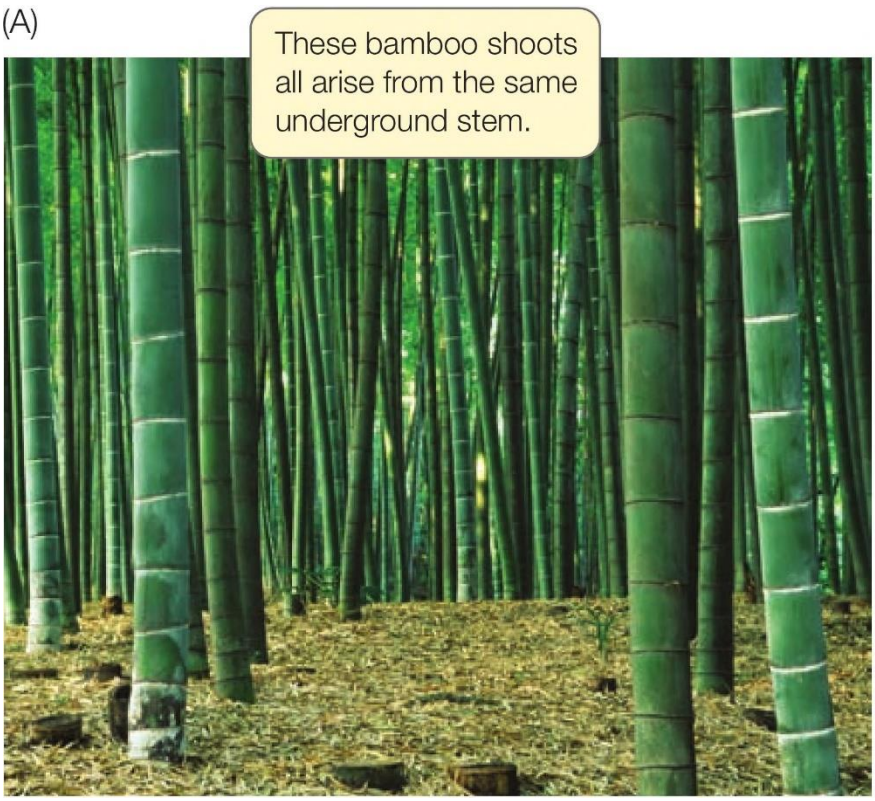
vật không cần quang kỳ hoặc mùa xuân để ra hoa mà thay vào đó ra hoa theo tín hiệu từ "đồng hồ bên trong". Ví dụ, sự ra hoa ở một số chủng thuốc lá sẽ bắt đầu ở chồi cuối khi thân cây đã phát triển chiều dài 4 phytomer (nhớ lại rằng thân cây bao gồm các đơn vị lặp đi lặp lại gọi là phytomer; xem Hình 34.1). Nếu loại bỏ một chồi có một phytomer liền kề như vậy và trồng thì cành giâm sẽ ra hoa vì chồi đã nhận được tín hiệu ra hoa. Nhưng phần còn lại của chồi bên dưới chồi đã bị cắt bỏ sẽ không ra hoa vì nó chỉ dài ba phytomer. Sau khi nó phát triển thêm một phytomer, nó sẽ ra hoa. Những kết quả này gợi ý rằng có điều gì đó về vị trí của chồi (trên đỉnh bốn phytomer của thân) quyết định quá trình chuyển sang ra hoa của nó. Nụ hoa có thể "biết" vị trí của nó bằng nồng độ của một số chất tạo thành một gradient vị trí dọc theo chiều dài của cây. Độ dốc như vậy có thể được hình thành nếu rễ tạo ra chất ức chế khuếch tán sự ra hoa mà nồng độ của chất này giảm dần theo chiều cao của cây. Khi cây đạt đến một độ cao nhất định, nồng độ chất ức chế sẽ trở nên đủ thấp ở đầu chồi để cho phép ra hoa. Vẫn chưa rõ chất ức chế này là gì, nhưng có bằng chứng cho thấy nó hoạt động bằng cách giảm lượng FLC, cho phép con đường FT-FD tiếp tục diễn ra (giống như tác động lạnh lên FLC trong quá trình xuân hóa). Độ dốc vị trí tác động lên FLC sẽ nhất quán với các cơ chế khác ảnh hưởng đến sự ra hoa, tất cả đều hội tụ trên LEAFY và APETALA1 : Đường dẫn độ dốc vị trí | Quang kỳ 1 _L FLC |1 â€" Vernalization â–¼ FT (florigen) 1 APETALA1 TÓM LƯỢC Ra hoa LÁ Sự ra hoa của một số thực vật hạt kín được kiểm soát bởi độ dài ban đêm, một hiện tượng gọi là quang chu kỳ. Nhiệt độ thấp có thể gây ra sự ra hoa ở một số loài (sự xuân hóa). Một số loài ra hoa khi thân của chúng đã phát triển đến một mức nhất định, không phụ thuộc vào các tín hiệu môi trường. Tất cả các con đường dẫn đến sự ra hoa đều hội tụ về các gen nhận dạng mô phân sinh. - Sự khác biệt giữa mô phân sinh đỉnh, mô phân sinh hoa và mô phân sinh hoa là gì? Những gen nào kiểm soát sự chuyển đổi giữa chúng? Xem trang. 786 và Hình 38.8 â€¢ Giải thích tại sao "cây ngày ngắn" là một thuật ngữ gây hiểu lầm. Xem trang. 788 và Hình 38.11 â€¢ Bằng chứng về florigen là gì? Cơ chế hoạt động phân tử của nó là gì? Xem trang 788-790 và Hình 38.13 và 38.14 Chúng ta đã thấy các yếu tố môi trường tương tác với gen như thế nào để kiểm soát sự ra hoa ở thực vật hạt kín. Chức năng của hoa là sinh sản hữu tính, duy trì các biến thể di truyền có lợi trong quần thể. Tuy nhiên, nhiều loài thực vật hạt kín cũng được hưởng lợi từ khả năng sinh sản vô tính.Thực vật hạt kín sinh sản vô tính như thế nào? Mặc dù sinh sản hữu tính chiếm phần lớn không gian trong chương này, nhưng sinh sản vô tính chiếm nhiều loài thực vật riêng lẻ hiện diện trên Trái đất. Thực tế này cho thấy rằng trong một số trường hợp sinh sản vô tính phải có lợi. Chúng tôi đã lưu ý rằng tái tổ hợp di truyền là một trong những lợi thế của sinh sản hữu tính. Tự thụ tinh là một hình thức sinh sản hữu tính, nhưng mang lại ít cơ hội tái tổ hợp di truyền hơn so với thụ tinh chéo. Một cây lưỡng bội, tự thụ tinh dị hợp tử ở một locus nhất định có thể tạo ra cả hai loại đồng hợp tử cho locus đó cộng với dị hợp tử trong thế hệ con cháu của nó, nhưng nó không thể tạo ra bất kỳ thế hệ con cháu nào mang các alen mà bản thân nó không có. Tuy nhiên, nhiều loài thực vật tự thụ tinh lại sinh ra những đứa con khỏe mạnh và khỏe mạnh. Sinh sản vô tính loại bỏ hoàn toàn sự tái tổ hợp di truyền. Cây sinh sản vô tính sẽ tạo ra con cháu giống hệt về mặt di truyền với bố mẹ (nhân bản). Vậy ưu điểm của sinh sản vô tính là gì? Nếu một cây trồng thích nghi tốt với môi trường của nó, thì sinh sản vô tính cho phép nó truyền lại cho tất cả thế hệ con cháu của nó một sự kết hợp ưu việt của các alen, mà nếu không thì có thể bị phân tách bằng sự tái tổ hợp hữu tính. Có nhiều hình thức sinh sản vô tính Thân, lá và rễ được coi là cơ quan sinh dưỡng và được phân biệt với hoa, bộ phận sinh sản của cây. Sinh sản vô tính thường được thực hiện thông qua việc biến đổi cơ quan sinh dưỡng, đó là lý do tại sao thuật ngữ sinh sản sinh dưỡng đôi khi được sử dụng để mô tả sinh sản vô tính ở thực vật. Một kiểu sinh sản vô tính khác, vô tính (xem câu chuyện mở đầu), liên quan đến hoa nhưng không có sự thụ tinh. Thông thường thân cây là cơ quan được biến đổi để sinh sản sinh dưỡng. Ví dụ, dâu tây tạo ra những thân cây nằm ngang, được gọi là thân cây hoặc thân chạy, mọc dọc theo bề mặt đất, hình thành rễ theo từng khoảng thời gian và tạo thành những cây có khả năng độc lập. Sinh sản vô tính bằng đầu chồi được thực hiện khi đầu của cành thẳng đứng chùng xuống đất và phát triển rễ, như ở cây dâu đen và cây forsythia. Một số loại cây, chẳng hạn như khoai tây, hình thành các đầu thịt to ra của thân ngầm, được gọi là củ, có thể tạo ra cây mới (từ "mắt"). Thân rễ là những thân ngầm nằm ngang có thể tạo ra những chồi mới. Tre là một ví dụ nổi bật về loại cây sinh sản sinh dưỡng bằng thân rễ. Một cây tre đơn lẻ có thể tạo ra một quần thể - thậm chí là một khu rừng - gồm các loài thực vật tạo thành một thực thể duy nhất, được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).Tự thụ tinh là một hình thức sinh sản hữu tính, nhưng tạo ra ít cơ hội tái tổ hợp di truyền hơn so với thụ tinh chéo. Một cây lưỡng bội, tự thụ tinh dị hợp tử ở một locus nhất định có thể tạo ra cả hai loại đồng hợp tử cho locus

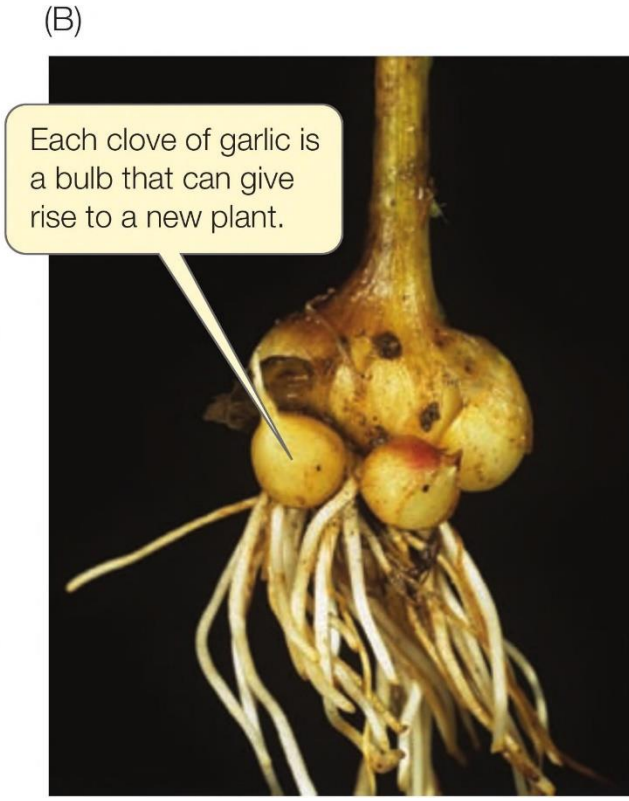
đó cộng với dị hợp tử trong thế hệ con cháu của nó, nhưng nó không thể tạo ra bất kỳ thế hệ con cháu nào mang các alen mà bản thân nó không có. Tuy nhiên, nhiều loài thực vật tự thụ tinh lại sinh ra những thế hệ con khỏe mạnh và khỏe mạnh. Sinh sản vô tính loại bỏ hoàn toàn sự tái tổ hợp di truyền. Cây sinh sản vô tính sẽ tạo ra con cháu giống hệt về mặt di truyền với bố mẹ (nhân bản). Vậy ưu điểm của sinh sản vô tính là gì? Nếu một cây trồng thích nghi tốt với môi trường của nó, thì sinh sản vô tính cho phép nó truyền lại cho tất cả thế hệ con cháu của nó một sự kết hợp ưu việt của các alen, mà nếu không thì có thể bị phân tách bằng sự tái tổ hợp hữu tính. Có nhiều hình thức sinh sản vô tính Thân, lá và rễ được coi là cơ quan sinh dưỡng và được phân biệt với hoa, bộ phận sinh sản của cây. Sinh sản vô tính thường được thực hiện thông qua việc biến đổi cơ quan sinh dưỡng, đó là lý do tại sao thuật ngữ sinh sản sinh dưỡng đôi khi được sử dụng để mô tả sinh sản vô tính ở thực vật. Một kiểu sinh sản vô tính khác, vô tính (xem câu chuyện mở đầu), liên quan đến hoa nhưng không có sự thụ tinh. Thông thường thân cây là cơ quan được biến đổi để sinh sản sinh dưỡng. Ví dụ, dâu tây tạo ra những thân cây nằm ngang, được gọi là thân cây hoặc thân chạy, mọc dọc theo bề mặt đất, hình thành rễ theo từng khoảng thời gian và tạo thành những cây có khả năng độc lập. Sinh sản vô tính bằng đầu chồi được thực hiện khi đầu của cành thẳng đứng chùng xuống đất và phát triển rễ, như ở cây dâu đen và cây forsythia. Một số loại cây, chẳng hạn như khoai tây, hình thành các đầu thịt to ra của thân ngầm, được gọi là củ, có thể tạo ra cây mới (từ "mắt"). Thân rễ là những thân ngầm nằm ngang có thể tạo ra những chồi mới. Tre là một ví dụ nổi bật về loại cây sinh sản sinh dưỡng bằng thân rễ. Một cây tre đơn lẻ có thể tạo ra một quần thể - thậm chí là một khu rừng - gồm các loài thực vật tạo thành một thực thể duy nhất, được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).Tự thụ tinh là một hình thức sinh sản hữu tính, nhưng mang lại ít cơ hội tái tổ hợp di truyền hơn so với thụ tinh chéo. Một cây lưỡng bội, tự thụ tinh dị hợp tử ở một locus nhất định có thể tạo ra cả hai loại đồng hợp tử cho locus đó cộng với dị hợp tử trong thế hệ con cháu của nó, nhưng nó không thể tạo ra bất kỳ thế hệ con cháu nào mang các alen mà bản thân nó không có. Tuy nhiên, nhiều loài thực vật tự thụ tinh lại sinh ra những đứa con khỏe mạnh và khỏe mạnh. Sinh sản vô tính loại bỏ hoàn toàn sự tái tổ hợp di truyền. Cây sinh sản vô tính sẽ tạo ra con cháu giống hệt về mặt di truyền với bố mẹ (nhân bản). Vậy ưu điểm của sinh sản vô tính là gì? Nếu một cây trồng thích nghi tốt với môi trường của nó, thì sinh sản vô tính cho phép nó truyền lại cho tất cả thế hệ con cháu của nó một sự kết hợp ưu việt của các alen, mà nếu không thì có thể bị phân tách bằng sự tái tổ hợp hữu tính. Có nhiều hình thức sinh sản vô tính Thân, lá và rễ được coi là cơ quan sinh dưỡng và được phân biệt với hoa, bộ phận sinh sản của cây. Sinh sản vô tính thường được thực hiện thông qua việc biến đổi cơ quan sinh dưỡng, đó là lý do tại sao thuật ngữ sinh sản sinh dưỡng đôi khi được sử dụng để mô tả sinh sản vô tính ở thực vật. Một kiểu sinh sản vô tính khác, vô tính (xem câu chuyện mở đầu), liên quan đến hoa nhưng không có sự thụ tinh. Thông thường thân cây là cơ quan được biến đổi để sinh sản sinh dưỡng. Ví dụ, dâu tây tạo ra những thân cây nằm ngang, được gọi là thân cây hoặc thân chạy, mọc dọc theo bề mặt đất, hình thành rễ theo từng khoảng thời gian và tạo thành những cây có khả năng độc lập. Sinh sản vô tính bằng đầu chồi được thực hiện khi đầu của cành thẳng đứng chùng xuống đất và phát triển rễ, như ở cây dâu đen và cây forsythia. Một số loại cây, chẳng hạn như khoai tây, hình thành các đầu thịt to ra của thân ngầm, được gọi là củ, có thể tạo ra cây mới (từ "mắt"). Thân rễ là những thân ngầm nằm ngang có thể tạo ra những chồi mới. Tre là một ví dụ nổi bật về loại cây sinh sản sinh dưỡng bằng thân rễ. Một cây tre đơn lẻ có thể tạo ra một quần thể - thậm chí là một khu rừng - gồm các loài thực vật tạo thành một thực thể duy nhất, được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).sinh sản vô tính cho phép nó truyền lại cho tất cả thế hệ con cháu của nó một sự kết hợp ưu việt của các alen, mà nếu không thì có thể bị phân tách bằng tái tổ hợp giới tính. Có nhiều hình thức sinh sản vô tính Thân, lá và rễ được coi là cơ quan sinh dưỡng và được phân biệt với hoa, bộ phận sinh sản của cây. Sinh sản vô tính thường được thực hiện thông qua việc biến đổi cơ quan sinh dưỡng, đó là lý do tại sao thuật ngữ sinh sản sinh dưỡng đôi khi được sử dụng để mô tả sinh sản vô tính ở thực vật. Một kiểu sinh sản vô tính khác, vô tính (xem câu chuyện mở đầu), liên quan đến hoa nhưng không có sự thụ tinh. Thông thường thân cây là cơ quan được biến đổi để sinh sản sinh dưỡng. Ví dụ, dâu tây tạo ra những thân cây nằm ngang, được gọi là thân cây hoặc thân chạy, mọc dọc theo bề mặt đất, hình thành rễ theo từng khoảng thời gian và tạo thành những cây có khả năng độc lập. Sinh sản vô tính bằng đầu chồi được thực hiện khi đầu của cành thẳng đứng chùng xuống đất và phát triển rễ, như ở cây dâu đen và cây forsythia. Một số loại cây, chẳng hạn như khoai tây, hình thành các đầu thịt to ra của thân ngầm, được gọi là củ, có thể tạo ra cây mới (từ "mắt"). Thân rễ là những thân ngầm nằm ngang có thể tạo ra những chồi mới. Tre là một ví dụ nổi bật về loại

cây sinh sản sinh dưỡng bằng thân rễ. Một cây tre đơn lẻ có thể tạo ra một quần thể - thậm chí là một khu rừng - gồm các loài thực vật tạo thành một thực thể duy nhất, được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).sinh sản vô tính cho phép nó truyền lại cho tất cả thế hệ con cháu của nó một sự kết hợp ưu việt của các alen, mà nếu không thì có thể bị phân tách bằng tái tổ hợp giới tính. Có nhiều hình thức sinh sản vô tính Thân, lá và rễ được coi là cơ quan sinh dưỡng và được phân biệt với hoa, bộ phận sinh sản của cây. Sinh sản vô tính thường được thực hiện thông qua việc biến đổi cơ quan sinh dưỡng, đó là lý do tại sao thuật ngữ sinh sản sinh dưỡng đôi khi được sử dụng để mô tả sinh sản vô tính ở thực vật. Một kiểu sinh sản vô tính khác, vô tính (xem câu chuyện mở đầu), liên quan đến hoa nhưng không có sự thụ tinh. Thông thường thân cây là cơ quan được biến đổi để sinh sản sinh dưỡng. Ví dụ, dâu tây tạo ra những thân cây nằm ngang, được gọi là thân cây hoặc thân chạy, mọc dọc theo bề mặt đất, hình thành rễ theo từng khoảng thời gian và tạo thành những cây có khả năng độc lập. Sinh sản vô tính bằng đầu chồi được thực hiện khi đầu của cành thẳng đứng chùng xuống đất và phát triển rễ, như ở cây dâu đen và cây forsythia. Một số loại cây, chẳng hạn như khoai tây, hình thành các đầu thịt to ra của thân ngầm, được gọi là củ, có thể tạo ra cây mới (từ "mắt"). Thân rễ là những thân ngầm nằm ngang có thể tạo ra những chồi mới. Tre là một ví dụ nổi bật về loại cây sinh sản sinh dưỡng bằng thân rễ. Một cây tre đơn lẻ có thể tạo ra một quần thể - thậm chí là một khu rừng - gồm các loài thực vật tạo thành một thực thể duy nhất, được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).thực thể được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).thực thể được kết nối vật lý (Hình 38.1 7A).

38.3 Thực vật hạt kín sinh sản vô tính như thế nào? 793 Trong khi thân củ và thân rễ là thân nằm ngang thì củ và thân hành là thân ngắn, thẳng đứng, nằm dưới lòng đất. Hoa loa kèn và tỏi có dạng củ (Hình 38.1 7B), thân ngắn, có nhiều thịt, lá biến tính cao có chức năng dự trữ chất dinh dưỡng. Những lá lưu trữ này chiếm phần lớn bóng đèn. Chúng có thể tạo ra cây mới bằng cách phân chia hoặc tạo ra củ mới từ chồi nách. Crocuses, lay ơn và nhiều loại cây khác tạo ra giun, thân ngầm có chức năng rất giống với củ. Giun có hình đĩa và chủ yếu bao gồm mô thân; chúng thiếu những chiếc lá biến đổi có thịt đặc trưng của củ. Thân cây không phải là cơ quan sinh dưỡng duy nhất được biến đổi để sinh sản vô tính. Lá cũng có thể là nguồn tạo ra cây con mới, như ở một số cây mọng nước thuộc chi Kalanchoe (Hình 38.1 7 C). Nhiều loại thực vật hạt kín, từ cỏ đến cây như cây dương và cây dương, hình thành các quần thể đồng nhất về mặt di truyền, liên kết với nhau bằng các chồi - chồi được tạo ra bởi rễ. Ví dụ, những gì có vẻ là toàn bộ cây dương, có thể là một bản sao được tạo ra từ một cây duy nhất bởi các chồi. Đây là lý do tại sao lá của cả cây dương thường chuyển sang màu vàng cùng một lúc. Thực vật sinh sản sinh dưỡng thường phát triển trong môi trường không ổn định về mặt vật lý như sườn đồi bị xói mòn. Các loài thực vật có thân đá hoặc thân rễ, chẳng hạn như cỏ bãi biển, cói và cỏ roi ngựa cát, là những thực vật tiên phong phổ biến trên các cồn cát ven biển. Sinh sản sinh dưỡng nhanh chóng cho phép những cây này, một khi được đưa vào, không chỉ sinh sôi nảy nở mà còn có thể sống sót sau khi bị cát dịch chuyển chôn vùi; Ngoài ra, các cồn cát còn được ổn định nhờ mạng lưới thân rễ hoặc thân đá phát triển rộng khắp. Sinh sản sinh dưỡng cũng phổ biến ở một số sa mạc, nơi môi trường thường không thích hợp cho hạt nảy mầm và hình thành cây con. Sinh sản sinh dưỡng có nhược điểm Sinh sản sinh dưỡng đạt hiệu quả cao trong môi trường ổn định lâu dài. Tuy nhiên, sự thay đổi trong môi trường có thể khiến loài sinh sản vô tính gặp bất lợi. 38.17 Cơ quan sinh dưỡng được biến đổi để sinh sản (A) Thân rễ của tre là thân ngầm tạo ra cây theo từng khoảng thời gian. (B) Củ là thân ngắn với lá lớn dự trữ chất dinh dưỡng và có thể sinh ra cây mới. (C) Ở Kalanchoe, cây con mới có thể hình thành trên lá. Một ví dụ nổi bật là sự lụi tàn của cây du Anh, Ulmus procem, dường như đã được người La Mã cổ đại đưa vào Anh dưới dạng bản sao. Cây này sinh sản vô tính bằng giác hút và không có khả năng sinh sản hữu tính. Năm 1967, bệnh cây du Hà Lan lần đầu tiên tấn công cây du Anh. Sau hai thiên niên kỷ tăng trưởng vô tính, quần thể thiếu sự đa dạng di truyền và không có cá thể nào mang gen bảo vệ họ chống lại căn bệnh này. Ngày nay cây du Anh gần như đã biến mất khỏi nước Anh.Sinh sản sinh dưỡng rất quan trọng trong nông nghiệp Một trong những phương pháp sinh sản sinh dưỡng lâu đời nhất được sử dụng trong nông nghiệp chỉ đơn giản là cắt thân cây, cắm chúng vào đất và chờ cho chúng hình thành rễ và trở thành cây tự trị. Giâm cành thường được khuyến khích ra rễ bằng cách xử lý bằng auxin, một loại hormone thực vật. Cây thân gỗ có thể được nhân giống vô tính bằng cách ghép: gắn một chồi hoặc một đoạn thân từ cây này vào rễ hoặc thân mang rễ của cây khác. Bộ phận của cây thu được từ "vật chủ" mang rễ; được gọi là cổ phiếu; phần được ghép vào là cành ghép (Hình 38.18). Tầng phát sinh mạch của

cành ghép liên kết với tầng phát sinh của gốc ghép, tạo thành tầng phát sinh liên tục tạo ra xylem và phloem. Cambium cho phép vận chuyển nước và khoáng chất đến mầm và quang hợp về gốc. Phần lớn trái cây được trồng để bán ở Hoa Kỳ được sản xuất trên cây ghép, cũng như nho làm rượu vang. Một phương pháp khác được sử dụng rộng rãi để nhân giống thực vật vô tính là nuôi cấy mô phân sinh, trong đó các mảnh mô phân sinh đỉnh chồi được nuôi cấy trên môi trường tăng trưởng để tạo ra cây con, sau đó có thể được trồng trên đồng ruộng. Chiến lược này rất quan trọng khi mong muốn tính đồng nhất, như trong lâm nghiệp, hoặc khi mục tiêu là thực vật sạch vi rút, như với dâu tây và khoai tây.





794 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa Cành ghép Trong ghép, cành ghép được căn chỉnh sao cho tầng phát sinh mạch của nó tiếp giáp với tầng phát phát có mạch trong gốc ghép. Stock 38.18 Ghép Ghép - gắn một mảnh của cây vào rễ hoặc thân mang rễ của cây khác - là một kỹ thuật làm vườn phổ biến. "Người dẫn chương trình" rễ hoặc thân là gốc; phần ghép phía trên là cành ghép. Trong ảnh, một cành táo của giống táo này đang được ghép vào gốc của giống táo khác. RECAP Thực vật hạt kín có thể sinh sản vô tính bằng thân, rễ hoặc lá đã được biến đổi. Sinh sản vô tính là thuận lợi khi cây có kiểu gen ưu việt thích nghi tốt với môi trường, nhưng nó làm giảm tính đa dạng di truyền của quần thể thực vật. â € ¢ Ưu điểm và nhược điểm của sinh sản vô tính ở thực vật là gì? Xem trang 792-793 â€¢ Giải thích việc sinh sản sinh dưỡng của thực vật có lợi cho con người như thế nào. Xem trang 793-794 Chúng ta đã thấy thực vật hạt kín sinh sản hữu tính và vô tính như thế nào. Một bất lợi của sinh sản vô tính là tính không linh hoạt về mặt di truyền của nó có thể khiến quần thể không thể đương đầu với những thách thức mới. Trong chương tiếp theo, chúng ta sẽ tập trung vào các cơ chế tiến hóa ở thực vật để đối phó với những thách thức sinh học và vật lý trong môi trường của chúng. W Sự vô sinh xảy ra nhờ cơ chế di truyền nào? ĐÁP ÁN Apomixis bao gồm một số quá trình, bao gồm cả quá trình giảm phân bất thường, sau đó là sự phát triển của phôi trong hạt. Cây Arabidopsis có đột biến gen SWII cho thấy hiện tượng rụng trứng nhưng không có hạt khả thi. Ở thực vật bình thường, sự biểu hiện của SWII là cần thiết cho quá trình ghép đôi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I (xem Hình 11.16). Nhưng ở chủng đột biến, giảm phân I giống với nguyên phân và các nhiễm sắc thể sẽ sao chép lại trước khi giảm phân II. Hiện nay, việc tìm kiếm các gen thúc đẩy sự phát triển phôi và hạt ở những cây có biểu hiện rụng trứng đang được tiến hành. Các nhà khoa học đang cố gắng phân lập và chuyển những gen như vậy vào ngô và các loại cây ngũ cốc khác với hy vọng rằng các nhà nhân giống cây trồng có thể sử dụng phương pháp vô sinh để nhân

giống cây trồng với những đặc điểm mong muốn (như năng suất cao, khả năng kháng bệnh và côn trùng) mà không ảnh hưởng đến sức sống lai của chúng. Thực vật hạt kín sinh sản hữu tính như thế nào? - Sinh sản hữu tính thúc đẩy sự đa dạng di truyền trong quần thể. Hoa là cấu trúc của thực vật hạt kín để sinh sản hữu tính. â€¢ Thực vật có hoa có giao tử cực nhỏ. Megagametophyte là túi phôi, thường chứa tám nhân trong tổng số bảy tế bào. Microgametophyte là hạt phấn hoa, thường chứa hai tế bào. Ôn lại Hình 38.2, HOẠT ĐỘNG 38.1 â€¢ Sau khi thụ phấn, hạt phấn đưa tế bào tinh trùng đến túi phôi bằng ống phấn. Ôn lại HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 38.1 â€¢ Thực vật có cả phương pháp vật lý và di truyền để ngăn ngừa cận huyết. Sự phân tách vật lý của các giao tử và sự tự không tương thích về mặt di truyền ngăn cản quá trình tự thụ phấn. Xem lại Hình 38.5 â€¢ Hầu hết các thực vật hạt kín đều có sự thụ tinh kép: một tế bào tinh trùng thụ tinh với tế bào trứng, tạo thành hợp tử và tế bào tinh trùng còn lại thụ tinh cho tế bào trung tâm, nơi nhân của nó kết hợp với hai nhân cực để tạo thành nội nhũ tam bội. Ôn lại Hình 38.6 â€¢ Noãn phát triển thành hạt, thành bầu và các hạt kèm theo phát triển thành quả. â€¢ Hormon axit abscisic thúc đẩy sự phát triển và trạng thái ngủ của hạt. Điều gì quyết định sự chuyển đổi từ trạng thái thực vật sang trạng thái ra hoa? â€¢ Ở cây hàng năm và hai năm một lần, sự ra hoa và hình thành hạt thường dẫn đến cái chết của phần còn lại của cây. Cây lâu năm sống rất lâu và thường sinh sản nhiều lần. Để một cây đang phát triển sinh dưỡng ra hoa, mô phân sinh đỉnh trong hệ thống chồi phải trở thành mô phân sinh phát quang, do đó phải tạo ra một hoặc nhiều mô phân sinh hoa. Những sự kiện này chịu ảnh hưởng của gen nhận dạng mô phân sinh và gen nhận dạng cơ quan hoa. Xem lại Hình 38.8 tiếp theo

Tóm tắt chương 795 – Một số cây ra hoa để đáp ứng với quang kỳ. Cây ngày ngắn ra hoa khi đêm dài hơn độ dài đêm tới hạn dành riêng cho từng loài; cây ngày dài ra hoa khi đêm ngắn hơn độ dài đêm tới hạn. Ôn lại Hình 38.11 â€¢ Cơ chế kiểm soát quang chu kỳ liên quan đến phytochromes và đồng hồ sinh học. Ôn lại Hình 38.1 2, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 38.2 â€¢ Tín hiệu ra hoa, được gọi là florigen, được hình thành trong một chiếc lá được cảm ứng bằng quang chu kỳ và được chuyển đến các vị trí nơi hoa sẽ hình thành. Xem lại Hình 38.1 3# 38.14 â€¢ Ở một số loài thực vật hạt kín, việc tiếp xúc với nhiệt độ thấp – mùa xuân hóa – là cần thiết để ra hoa; ở những loài khác, các tín hiệu bên trong (một trong số đó là gibberellin ở một số cây) gây ra sự ra hoa. Ôn lại hình 38.1 5# 38.16 Thực vật hạt kín sinh sản vô tính như thế nào? â € ¢ Sinh sản vô tính cho phép nhân lên nhanh chóng các sinh vật phù hợp với môi trường của chúng. • Sinh sản sinh dưỡng liên quan đến việc biến đổi một cơ quan sinh dưỡng - thường là thân cây - để sinh sản. Ôn lại Hình 38.17 â€¢ Người làm vườn thường ghép các cây khác nhau lại với nhau để tận dụng các đặc tính thuận lợi của cả gốc và cành ghép. Xem lại Hình 38.18 03*111 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HstSsS Life10e.com/is38 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Giao tử cái điển hình của thực vật hạt kín a. được gọi là vi bào tử. b. có tám hạt nhân. c. có tám tế bào. d. được gọi là hạt phấn. đ. được truyền đến thể giao tử đực nhờ gió hoặc động vật. 2. Sự thụ phấn ở thực vật hạt kín a. luôn cần có gió. b. không bao giờ xảy ra trong một bông hoa. c. luôn cần sự giúp đỡ của động vật thụ phấn. d. còn được gọi là thụ tinh. đ. làm cho hầu hết các thực vật hạt kín độc lập với nước bên ngoài để sinh sản. 3. Phát biểu nào về thụ tinh kép là không đúng? Một. Nó được tìm thấy trong hầu hết các thực vật hạt kín. b. Nó bao gồm sự hợp nhất giữa microsporocyte và megasporocyte. c. Một trong những sản phẩm của nó là nhân tam bội. d. Một tế bào tinh trùng kết hợp với tế bào trứng. đ. Một tế bào tinh trùng kết hợp với tế bào trung tâm. 4. Phát biểu nào về hiện tượng quang chu kỳ là không đúng? Một. Nó liên quan đến đồng hồ sinh học. b. Phytochrome đóng một vai trò trong quá trình tính thời gian. c. Nó dựa trên việc đo độ dài của đêm. d. Một số cây không ra hoa để đáp ứng với chu kỳ quang. đ. Nó được giới hạn ở thực vật. 5. Florigen là a. sinh ra ở lá và vận chuyển đến chồi ngọn. b. sinh ra ở rễ và vận chuyển đến chồi. c. sinh ra ở mô phân sinh đỉnh của thân và vận chuyển về gốc. d. tương tự như gibberellin. đ. được kích hoạt bởi nhiệt độ cao kéo dài (hơn một tháng). 6. Câu nào về xuân hóa là không đúng? Một. Nó làm giảm sự phong phú của chất ức chế ra hoa. b. Nó liên quan đến việc tiếp xúc với nhiệt độ lạnh. c. Nó chỉ xảy ra ở cây trồng như ngũ cốc. d. Nó ức chế sự tổng hợp protein FLC. đ.Nếu lúa mì mùa đông không được tiếp xúc với giá lạnh thì sẽ không ra hoa. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Nho không hạt Thompson được sản xuất từ cây nho tam bội. Hãy nghĩ về hậu quả của tình trạng nhiễm sắc thể này đối với bệnh teo cơ ở hoa. Tại sao những quả nho này không có hạt? Nêu vai trò của hoa trong quá trình hình thành quả khi không có hạt. Bạn cho rằng nho không hạt Thompson được nhân giống như thế nào? 8. Trạng

nguyên là loại cây cảnh phổ biến thường nở hoa ngay trước lễ Giáng sinh. Sự ra hoa của chúng được kiểm soát bằng quang chu kỳ. Chúng là cây ngày dài hay cây ngày ngắn? Giải thích. 9. Bạn dự định kích thích sự ra hoa của cây dài ngày trên đồng ruộng bằng cách sử dụng ánh sáng nhân tạo. Có cần thiết phải để đèn sáng liên tục từ lúc mặt trời lặn cho đến khi đạt đến độ dài ngày tới hạn không? Tại sao hoặc tại sao không?

796 CHƯƠNG 38 Sinh sản ở thực vật có hoa PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 10. Mô tả các protein và đột biến có thể liên quan đến các quan sát sau: a. Một cây đột biến ra hoa mà không có thời kỳ tối quy nạp bình thường. Khi một chiếc lá từ cây đột biến được ghép vào cây dại chưa phơi nhiễm, cây nhận sẽ ra hoa. b. Một cây đột biến không ra hoa khi tiếp xúc với thời kỳ tối quy nạp bình thường. Khi một chiếc lá của một cây đột biến đã trải qua thời kỳ đen tối quy nạp được ghép vào một cây dại chưa được phơi sáng, cây nhận sẽ ra hoa. c. Cây chỉ ra hoa sau khi tiếp xúc với lạnh. d. Nếu một gen được biểu hiện quá mức trên lá về mặt thực nghiệm thì sẽ gây ra sự ra hoa. Tuy nhiên, sự biểu hiện quá mức của gen trong mô phân sinh đỉnh chồi không gây ra sự ra hoa. 11. Việc phân lập một đột biến trong gen Arabidopsis SWII dẫn đến bệnh teo cơ bất thường đã cung cấp những hiểu biết sâu sắc về bệnh vô sinh. Bạn sẽ cố gắng xác định các gen hoặc đột biến khác hoạt động cùng với sản phẩm gen của SWII như thế nào, với mục tiêu tạo ra các cây vô sinh hoàn toàn màu mỡ? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

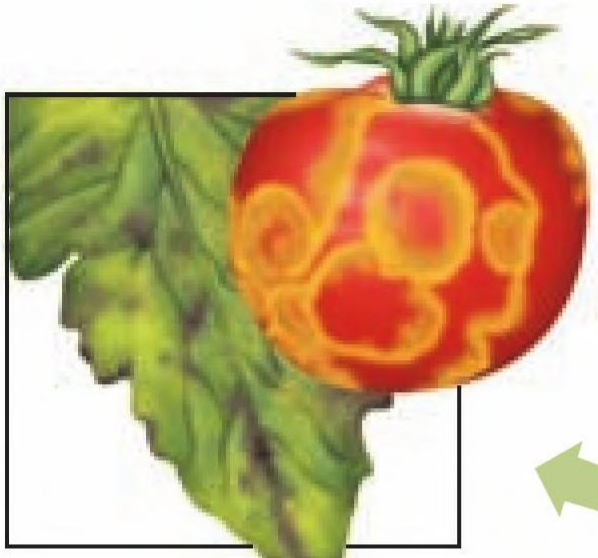
Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường CHƯƠNG 39.1 Thực vật đối phó với mầm bệnh như thế nào? 39.2 Thực vật đối phó với động vật ăn cỏ như thế nào? 39.3 Thực vật đối phó với căng thẳng môi trường như thế nào? 39.4 Thực vật xử lý muối và kim loại nặng như thế nào? Một cách mới để chống lại bệnh sốt rét Cây ngải ngọt (Artemisia annua) mọc ở các khu rừng trên khắp thế giới. Nó tổng hợp một loại hóa chất phòng thủ, được gọi là artemisinin, hiện đang được sử dụng để điều trị cho những người mắc bệnh sốt rét. ARTEMISIA ANNUA, hay ngải ngọt, là một loại cây bụi giống dương xỉ cao khoảng 2 mét, có nguồn gốc từ Châu Á nhưng mọc khắp nơi trên thế giới. Không giống như động vật, đôi khi có thể trốn thoát khỏi kẻ thù, thực vật phải đối đầu với kẻ thù tại chỗ. Theo thời gian, thực vật đã phát triển các cơ chế phức tạp để chống lại những kẻ tấn công. Một cơ chế như vậy là sản xuất các hóa chất phòng vệ. Artemisia sản sinh ra một chất hóa học gọi là artemisinin gây độc cho một số tế bào, bao gồm cả tế bào của ký sinh trùng gây bệnh sốt rét. Bệnh sốt rét đã lây nhiễm sang con người trong hơn 50.000 năm. Ngày nay có khoảng 400 triệu ca bệnh sốt rét phát sinh trên toàn thế giới và gần 1 triệu người chết vì bệnh sốt rét mỗi năm. Căn bệnh này do một loại ký sinh trùng truyền qua muỗi gây ra, lây nhiễm vào các tế bào gan và máu trong cơ thể con người. Nhiều nền văn hóa có lịch sử lâu đời về chiết xuất thuốc từ thực vật mọc trong môi trường của họ. Khoảng 1.700 năm trước, nhà thảo dược học Trung Quốc Ge Hong đã lưu ý rằng uống trà làm từ cây ngải rất hữu ích trong việc điều trị bệnh sốt rét. Trong khi đó, người dân bản địa Peru đang sử dụng cồn thuốc từ vỏ của một loại cây khác - canh-ki-na - để điều trị bệnh sốt rét. Vào những năm 1600, các linh mục Dòng Tên đã ghi nhận hiệu quả của phương pháp điều trị bằng cinchona và đưa nó trở lại châu Âu. Trong thế kỷ 19, thành phần hoạt chất của cinchona được xác định là quinine và quinine trở thành loại thuốc được sử dụng rộng rãi nhất để phòng ngừa và điều trị bệnh sốt rét. Nhưng trong thế kỷ XX, nguồn cung ký ninh không thể theo kịp nhu cầu, đặc biệt là đối với binh lính chiến đấu trong các cuộc chiến tranh thế giới. Điều này dẫn đến sự phát triển của nhiều loại thuốc chống sốt rét tổng hợp khác nhau. Khi nhiều loại thuốc hiện đại hơn được phát triển để điều trị bệnh sốt rét, các loại thảo mộc truyền thống như cây ngải cứu không còn được sử dụng nữa. Nhưng dần dần ký sinh trùng phát triển khả năng kháng thuốc và các bác sĩ đã quay trở lại với Artemisia. Thật vậy, trong Chiến tranh Việt Nam, uống trà Artemisia đã giúp binh lính Việt Nam đối phó với bệnh sốt rét kháng thuốc quinine tấn công lính Mỹ. Các nhà khoa học Trung Quốc đã phân lập thành phần hoạt chất của trà chống sốt rét và gọi nó là artemisinin. Cơ chế tác dụng chính xác của artemisinin vẫn chưa rõ ràng. Có vẻ như thuốc phản ứng với sắt trong tế bào hồng cầu, hình thành các gốc tự do gây tổn hại lipid và DNA ở ký sinh trùng lây nhiễm. Do những khác biệt chính trị giữa Trung Quốc và phần còn lại của thế giới, tin tức về việc phát hiện ra artemisinin và việc tiếp cận loại thuốc này đã bị hạn chế cho đến đầu những năm 1980. Bây giờ nó có sẵn rộng rãi. Cho đến gần đây,hàng trăm loại hóa chất thực vật như vậy chỉ được dự tính trong bối cảnh hóa sinh thực vật (thực vật tạo ra chúng như thế nào). Ngày nay chúng ta xem chúng là sự thích nghi phát sinh từ sự

tương tác của thực vật với môi trường. W Tình trạng điều trị bệnh sốt rét bằng artemisinin hiện nay như thế nào? Xem câu trả lời ở trang 812.



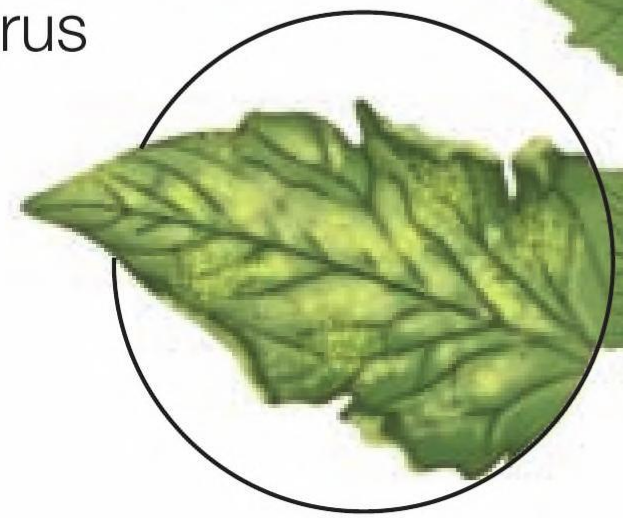
 Thực vật đối phó với mầm bệnh như thế nào? Các nhà thực vật học biết hàng nghìn loại bệnh có thể ảnh hưởng đến thực vật. Mỗi loại đều do

một chủng mầm bệnh khác nhau gây ra. Các mầm bệnh thực vật - bao gồm vi khuẩn, nấm, sinh vật nguyên sinh, tuyến trùng và vi rút - là một phần của tự nhiên và chỉ vì lý do đó mà chúng đáng được chúng ta nghiên cứu về sinh học. Ví dụ, nhiều bệnh ảnh hưởng đến cây cà chua, một số bệnh có thể quen thuộc với bạn khi trồng cà chua ở sân sau hoặc đi mua chúng (Hình 39.1). Giống như một số bệnh truyền nhiễm ở người như viêm phổi, có thể do vi khuẩn hoặc virus, bệnh thực vật được đặt tên theo triệu chứng chứ không phải tác nhân gây ra chúng. Ví dụ: thuật ngữ "tàn lụi" đặc trưng bởi sự chuyển sang màu nâu và cái chết của các mô thực vật, có thể do vi khuẩn, nấm hoặc oomycetes gây ra. Giống như các trường y có khoa bệnh lý, nhiều trường đại học ở các vùng nông nghiệp có khoa bệnh học thực vật. Sự lây nhiễm thành công của mầm bệnh có thể có tác động đáng kể đến cây trồng, làm giảm quá trình quang hợp và gây chết tế bào và mô lớn. Giống như phản ứng của hệ thống miễn dịch của con người (xem Chương 42), phản ứng mà thực vật chống lại bệnh tật rất đa dạng và hấp dẫn. Thực vật và mầm bệnh đã cùng nhau tiến hóa trong một "cuộc chạy đua vũ trang" liên tục: mầm bệnh đã phát triển các cách để tấn công thực vật và thực vật đã phát triển các cách để tự vệ trước những cuộc tấn công đó. Điều gì quyết định kết quả của cuộc chiến giữa thực vật và mầm bệnh? Chìa khóa thành công của cây trồng là phản ứng với thông tin từ mầm bệnh một cách nhanh chóng và ồ ạt. Thực vật sử dụng cả biện pháp phòng vệ cơ học và hóa học trong nỗ lực này. Những cơ chế phòng vệ này có thể là: â€¢ Cấu thành, luôn hiện diện trong cây, hoặc â € ¢ Được tạo ra, được tạo ra để phản ứng với thiệt hại hoặc căng thẳng. Rào cản vật lý hình thành nên các cơ chế phòng vệ cơ bản Tuyến phòng thủ đầu tiên của thực vật là bề mặt bên ngoài của nó, có thể ngăn chặn sự xâm nhập của mầm bệnh. Như đã mô tả trong Chương 34, các cơ quan của cây đang phát triển tiếp xúc với môi trường bên ngoài phần lớn được bao phủ bởi cutin, suberin và sáp. Những chất này không chỉ ngăn chặn sự mất nước do bay hơi mà còn có thể ngăn chặn bào tử nấm và vi khuẩn xâm nhập vào các mô bên dưới. Một số loại nấm vượt qua sự phòng vệ này bằng cách tiết ra các enzyme thủy phân các chất này, phá vỡ chúng để xâm nhập. Điều quan trọng hơn nhiều đối với cây trồng là các cơ chế đề kháng được tạo ra, được tóm tắt trong Hình 39.2, được bắt đầu khi mầm bệnh xâm nhập vào cây trồng. Thực vật có thể bịt kín các bộ phận bị nhiễm bệnh để hạn chế thiệt hại. Trong khi động vật thường sửa chữa các mô bị tổn thương do mầm bệnh thì thực vật thì không. Thay vào đó, thực vật sẽ bịt kín và hy sinh các mô bị hư hỏng để phần còn lại của cây không bị tổn thương. Nấm: bệnh thán thư Vi khuẩn: đốm héo Nấm: bệnh phấn trắng Virus: virus khảm cà chua - Nấm: héo Fusarium Vi khuẩn: đốm vi khuẩn Tuyến trùng: tuyến trùng nút rễ .. Vi khuẩn:khối u mật 39.1 Bệnh trên cây cà chua Nhiều loại tác nhân gây bệnh gây ra nhiều triệu chứng khác nhau. bị mắc. Thực vật có quyền lựa chọn loại bỏ các mô bị hư hỏng vì hầu hết thực vật, không giống như hầu hết các loài động vật, có thể thay thế các bộ phận bị hư hỏng bằng cách trồng những mô mới. Trước khi chúng ta xem xét chi tiết về quá trình phòng thủ, hãy lưu ý rằng phản ứng quan trọng của tế bào thực vật trước sự xâm nhập của mầm bệnh là sự lắng đọng nhanh chóng của các polyme bổ sung vào bên trong thành tế bào. Các đại phân tử này không chỉ củng cố hàng rào cơ học được hình thành bởi thành tế bào mà còn ngăn chặn các plasmodesmata, hạn chế khả năng mầm bệnh virus di chuyển từ tế bào này sang tế bào khác. Các polysacarit cũng đóng vai trò là chất nền để lignin có thể được hình thành. Lignin tăng cường hàng rào cơ học và độc tính của tiền chất lignin làm cho tế bào không thể tiếp xúc với một số mầm bệnh. Những khối xây dựng lignin này chỉ là một ví dụ về các chất độc hại mà thực vật sử dụng làm chất bảo vệ hóa học. Các phản ứng gây ra đối với mầm bệnh được kiểm soát bởi các thụ thể. Các mầm bệnh thực vật khiến cây chủ kích hoạt các phản ứng phòng vệ hóa học khác nhau. Một loạt các phân tử được gọi là chất kích thích đã được xác định có tác dụng kích hoạt các cơ chế phòng vệ này. Những phân tử này có đặc điểm khác nhau, từ các peptide do vi khuẩn tạo ra cho đến các mảnh thành tế bào của nấm. Chất thải cũng có thể được lấy từ các mảnh thành phần thành tế bào thực vật bị phá vỡ bởi mầm bệnh.



Bacterium:
spotted wilt

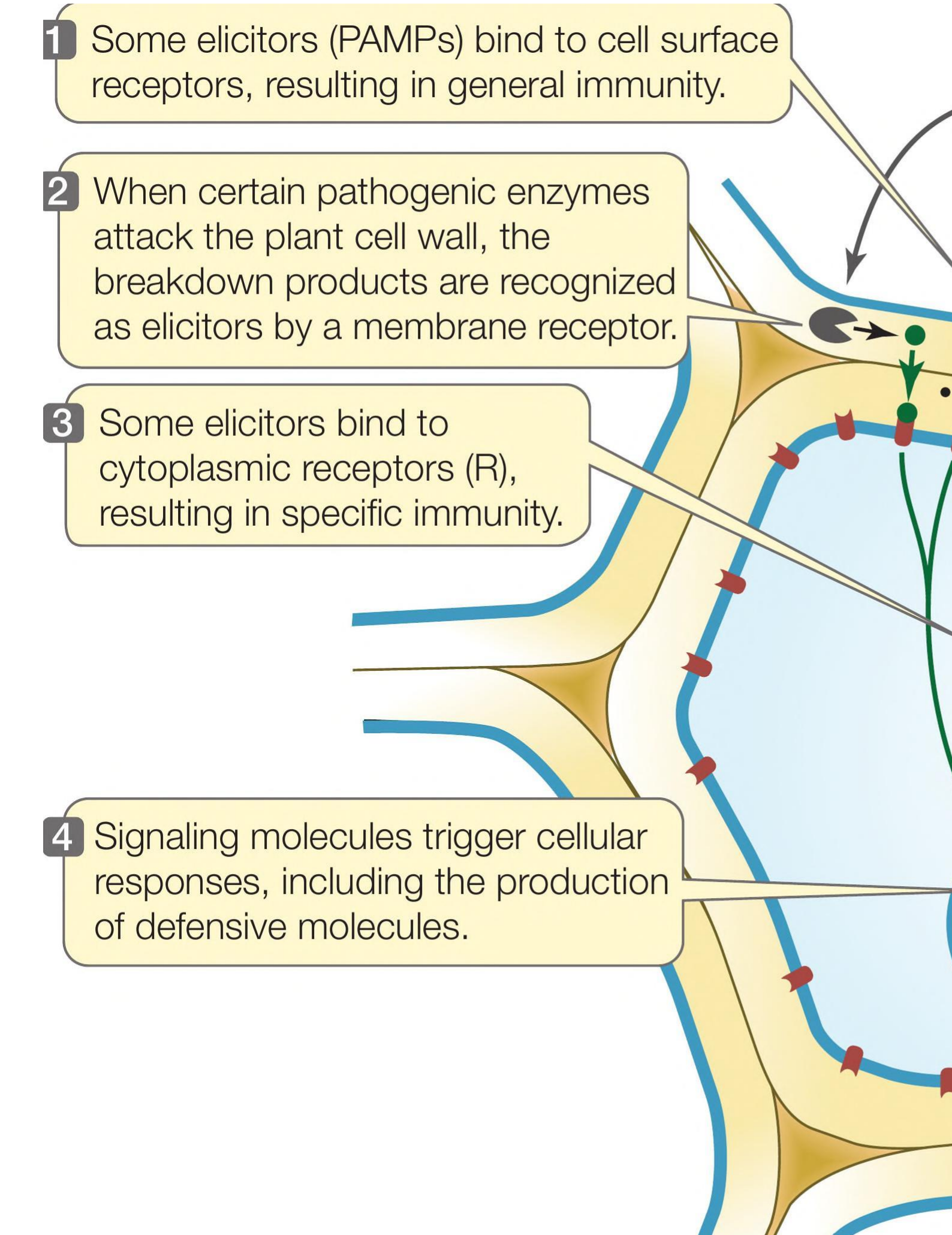
Virus:
tomato mosaic
virus



Fungus:
Fusarium wilt



39.1 Thực vật đối phó với mầm bệnh như thế nào? 799 f Một số chất kích thích (PAMP) liên kết với các thụ thể trên bề mặt tế bào, dẫn đến khả năng miễn dịch chung. Mầm bệnh Các phân tử phòng thủ như phytoalexin và protein PR tấn công trực tiếp mầm bệnh. Khi một số enzyme gây bệnh tấn công vào thành tế bào thực vật, các sản phẩm phân hủy sẽ được thụ thể trên màng nhận biết là tác nhân kích thích. 0 Một số chất kích thích liên kết với các thụ thể tế bào chất (R), tạo ra khả năng miễn dịch đặc hiệu. 39.2 Tín hiệu giữa thực vật và mầm bệnh Tương tác phân tử giữa thực vật và mầm bệnh có tính đồng tiến hóa cao. Sự hiện diện của mầm bệnh kích thích cây tạo ra các phân tử phòng thủ hoạt động theo nhiều cách khác nhau. Sj&E Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 39.1 Tín hiệu giữa thực vật và mầm bệnh HfisS Life10e.com/at39.1 Một số protein PR đóng vai trò là "tín hiệu báo động" đến các tế bào chưa bị tấn công. Plasmodesma Polysaccharides và extensin củng cố thành tế bào và ngăn chặn plasmodesmata. Phản ứng của thực vật đối với người chọn lọc có thể được mô tả dưới dạng "hệ thống miễn dịch thực vật." Hai dạng miễn dịch được công nhận (xem Hình 39.2): • Miễn dịch chung được kích hoạt bởi các chất kích thích chung được gọi là các mẫu phân tử liên quan đến mầm bệnh (PAMPs). PAMP thường là các phân tử được tạo ra bởi toàn bộ các loại mầm bệnh, chẳng hạn như Flagellin (được tìm thấy trong vi khuẩn Flagella) hoặc chitin (được tìm thấy trong thành tế bào nấm). Do đó, khả năng miễn dịch chung là một phản ứng tổng thể chứ không phải là phản ứng được kích hoạt bởi một mầm bệnh cụ thể ở một loại cây cụ thể. PAMP được nhận biết bởi các thụ thể xuyên màng gọi là thụ thể nhận dạng mẫu, kích hoạt các con đường truyền tín hiệu dẫn đến khả năng miễn dịch chung (còn gọi là miễn dịch kích hoạt PAMP hoặc PTI). ™ Khả năng miễn dịch đặc hiệu được kích hoạt bởi các chất kích thích cụ thể được gọi là tác nhân. Tác nhân tác động bao gồm nhiều loại phân tử cụ thể do mầm bệnh tạo ra xâm nhập vào tế bào thực vật. Khi ở bên trong tế bào, các tác nhân liên kết với các thụ thể tế bào chất gọi là protein R để kích hoạt phản ứng miễn dịch cụ thể (còn gọi là miễn dịch kích hoạt tác động, hay ETI). Miễn dịch chung và miễn dịch đặc hiệu đều liên quan đến nhiều phản ứng. Nhiều con đường truyền tín hiệu liên quan đến miễn dịch chung và miễn dịch đặc hiệu đều giống nhau, mặc dù con đường sau đặc hiệu đối với các mầm bệnh cụ thể ở thực vật cụ thể và mạnh hơn nhiều so với miễn dịch chung. Cả hai hình thức miễn dịch đều liên quan đến các con đường truyền tín hiệu được kích hoạt bằng cách liên kết giữa các chất kích thích (PAMP hoặc tác nhân) với các thụ thể của chúng. Những con đường này dẫn đến nhiều phản ứng khác nhau: • Hình thành oxy phản ứng và NO: Liên kết với thụ thể kích hoạt quá trình sản xuất nhanh chóng oxit nitric (NO) và các loại oxy phản ứng như superoxide và hydro peroxide. Những phân tử phản ứng này độc hại đối với một số mầm bệnh và chúng là thành phần của đường dẫn truyền tín hiệu dẫn đến cơ chế phòng vệ cục bộ và toàn thân (toàn cây). ™ Lắng đọng callose: (3-1,Callose polyme 3-glucan được lắng đọng vào bên trong thành tế bào để củng cố thành tế bào và bịt kín tế bào. – Truyền tín hiệu hormone: Một số con đường dẫn đến việc sản xuất hormone thực vật, bao gồm axit salicylic và axit jasmonic. Chúng tôi sẽ mô tả vai trò của các hormone này trong khả năng miễn dịch ở phần sau của chương. • Thay đổi biểu hiện gen: Các tầng truyền tín hiệu dẫn đến thay đổi biểu hiện gen. Các gen được điều hòa lên bao gồm các gen liên quan đến sinh bệnh học (PR) và các gen mã hóa việc sản xuất các chất kháng khuẩn gọi là phytoalexin. PHYTOALEXIN Phytoalexin là kháng sinh được sản xuất bởi cây bị nhiễm bệnh và gây độc cho nhiều loại nấm và vi khuẩn. Hầu hết là các phân tử nhỏ và mỗi phân tử chỉ được tạo ra bởi một số loài thực vật. Chúng được tạo ra bởi các tế bào bị nhiễm bệnh và các tế bào lân cận của chúng trong vòng vài giờ kể từ khi bắt đầu bị nhiễm trùng. Bởi vì hoạt động kháng khuẩn của chúng không đặc hiệu nên phytoalexin có thể tiêu diệt nhiều loài nấm và vi khuẩn ngoài loài ban đầu đã kích hoạt quá trình sản sinh ra chúng. Một số phytoalexin cũng có thể tiêu diệt các tế bào thực vật đã tạo ra chúng, do đó bịt kín vị trí nhiễm trùng (phản ứng quá mẫn cảm; xem bên dưới). Phytoalexin là một ví dụ về cơ chế tự vệ của thực vật: chúng thường không có trong thực vật nhưng được tổng hợp nhanh chóng khi xảy ra nhiễm trùng do vi khuẩn hoặc nấm. Chấn thương thực thể và nhiễm virus cũng có thể gây ra việc sản xuất phytoalexin.

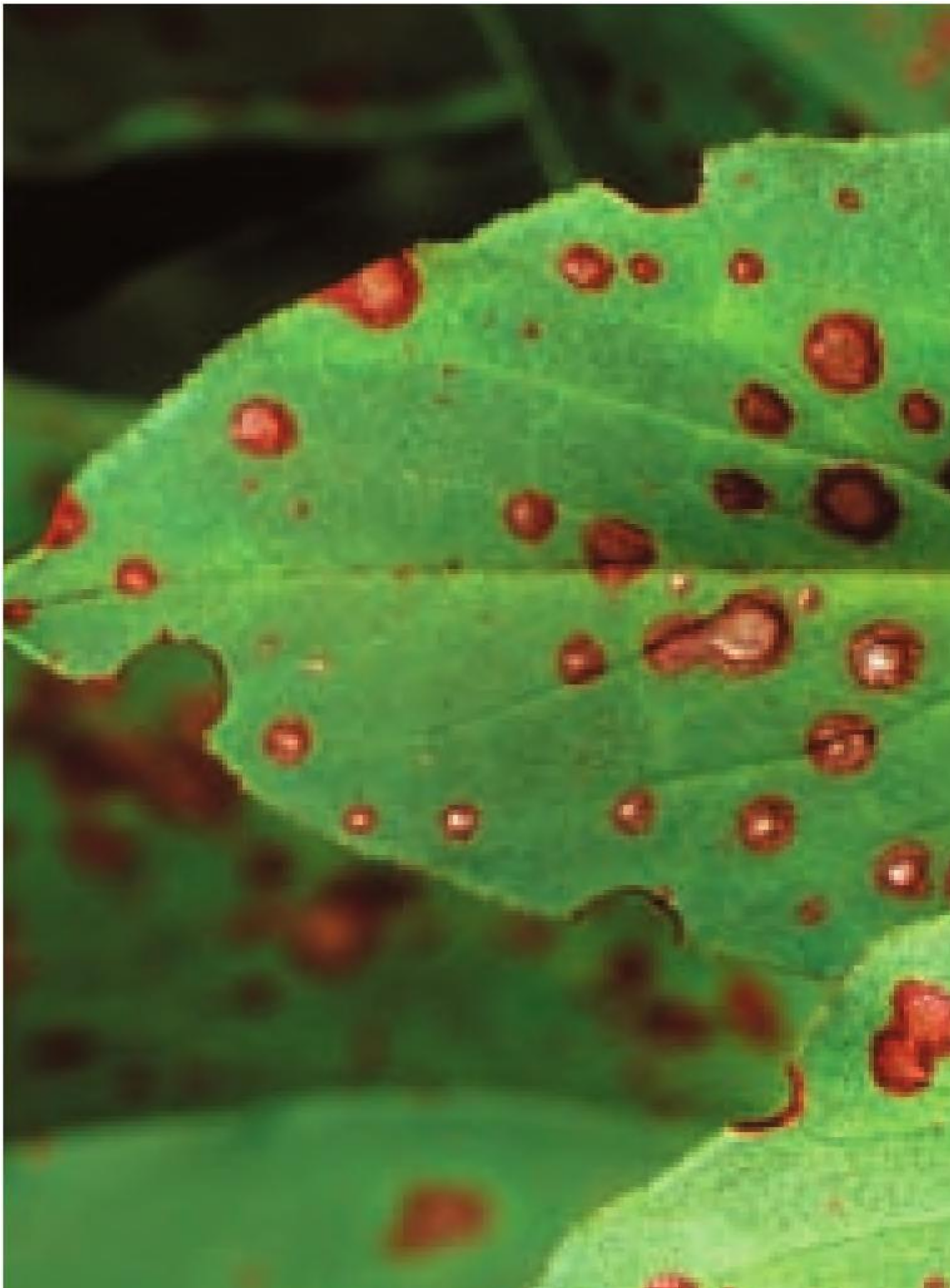

1 Some elicitors (PAMPs) bind to cell surface receptors, resulting in general immunity.
2 When certain pathogenic enzymes attack the plant cell wall, the breakdown products are recognized as elicitors by a membrane receptor.
3 Some elicitors bind to cytoplasmic receptors (R), resulting in specific immunity.
4 Signaling molecules trigger cellular responses, including the production of defensive molecules.

800 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường Camalexin, một phytoalexin được tạo ra bởi sinh vật mẫu Arabidopsis thaliana, dường như hoạt động bằng cách phá vỡ màng tế bào của nấm hoặc vi khuẩn gây bệnh xâm nhập. Việc sản xuất nó được tạo ra bởi một dòng protein kinase được bảo tồn (xem Phần 7.3) được kích hoạt bởi sự liên kết với thụ thể trong khả năng miễn dịch chung hoặc đặc hiệu. Dòng thác protein kinase này dẫn đến sự điều hòa tăng cường của các gen mã hóa các enzyme chuyển đổi axit amin tryptophan thành camalexin: CÁC PROTEIN LIÊN QUAN ĐẾN PATHOGENESIS Thực vật sản xuất một số loại protein liên quan đến sinh bệnh học (PR). Một số là enzyme phá vỡ thành tế bào của mầm bệnh. Ví dụ, chitinase là một protein PR có tác dụng phân hủy chitin, chất được tìm thấy trong nhiều thành tế bào nấm. Trong một số trường hợp, các sản phẩm phân hủy của thành tế bào mầm bệnh đóng vai trò là chất khơi gợi kích hoạt các phản ứng phòng thủ tiếp theo. Một loại protein PR khác là defensin thực vật, tương tự như defensin do động vật tạo ra (xem Phần 42.2). Những peptide nhỏ này liên kết với màng nấm và gây độc cho nhiều loại nấm mục tiêu, nhưng chúng không độc đối với tế bào thực vật hoặc động vật. Các protein PR khác có thể đóng vai trò là tín hiệu cảnh báo cho các tế bào thực vật chưa bị tấn công. Nhìn chung, protein PR dường như không phải là vũ khí phản ứng nhanh; đúng hơn, chúng hành động chậm hơn, có lẽ sau những phản ứng khác nhanh hơn đã làm giảm bớt sự tấn công của mầm bệnh. Miễn dịch đặc hiệu liên quan đến tính kháng gen đối với gen Như đã đề cập ở trên, tác nhân gây bệnh là các phân tử được tiết ra bên trong tế bào thực vật bởi nấm và vi khuẩn gây bệnh. Những phân tử này thường là các protein có chức năng ức chế một số khía cạnh của khả năng miễn dịch thực vật. Ví dụ, nhiều tác nhân là các protease phá vỡ các protein thực vật cụ thể liên quan đến phản ứng miễn dịch. Do đó, tác nhân tạo điều kiện cho mầm bệnh vượt qua khả năng miễn dịch chung và xâm nhập vào cây trồng, gây bệnh. Các gen mã hóa tác nhân đã tiến hóa như một phần của "cuộc chạy đua vũ trang" giữa thực vật và mầm bệnh của chúng. Để đáp ứng với sự tiến hóa của các tác nhân tác động, thực vật đã phát triển các thụ thể nội bào có khả năng nhận biết các tác nhân cụ thể. Những thụ thể này được gọi là protein R (kháng thuốc). Khi protein R liên kết với phối tử của nó (một tác nhân cụ thể), nó sẽ kích hoạt đường dẫn truyền tín hiệu của phản ứng miễn dịch cụ thể. Như chúng tôi đã đề cập ở trên, khả năng miễn dịch cụ thể mạnh hơn khả năng miễn dịch chung và nó cho phép cây ngăn chặn sự phát triển của mầm bệnh và vẫn khỏe mạnh. Protein R được mã hóa bởi gen kháng (R). Vào giữa thế kỷ 20, nhà nghiên cứu bệnh học thực vật Harold O Nếu vật chủ và mầm bệnh có gen R và Avr phù hợp thì cây sẽ kháng lại mầm bệnh... Tác nhân gây bệnh được mã hóa -< bởi gen Avr Thụ thể được mã hóa bởi gen R A ^ phản hồi cục bộ ^ Phản ứng hệ thống CÓ THỂ CẢM GIÁC .nhưng nếu thiếu một nửa cặp R-Avr thì khả năng miễn dịch đặc hiệu sẽ không được tạo ra. 39.3 Kháng gen đối gen Nếu một gen trong mầm bệnh mã hóa cho tác nhân kích thích "khớp"; một gen trong thực vật mã hóa một thụ thể, thụ thể đó liên kết với chất kích thích và tạo ra phản ứng phòng thủ. Henry Flor, tại Đại học bang North Dakota, nhận ra rằng có mối quan hệ đặc biệt giữa gen R và một số gen mầm bệnh có tên là gen Avirulence (Avr). Flor đã nghiên cứu các chủng nấm gỉ sắt Melampsora Uni và cây lanh (Linum usitatissimum). Ông phát hiện ra rằng các chủng nấm gỉ sắt cụ thể (với các gen Avr cụ thể) chỉ có thể gây bệnh trên một số giống lanh - những giống không mang gen R cụ thể. Nếu một giống lanh mang gen R phù hợp thì nó có khả năng kháng các chủng nấm gỉ sắt đó. Do đó, một gen Avr cụ thể làm cho nấm trở nên độc tính trên cây lanh với gen R tương ứng. Flor gọi đây là khái niệm gen đối gen. Bây giờ chúng ta biết rằng gen Avr mã hóa các phân tử tác động liên kết với các thụ thể được mã hóa bởi gen R, dẫn đến phản ứng miễn dịch đặc hiệu (Hình 39.3). Hàng trăm gen R và gen Avr tương ứng của chúng đã được xác định. Mục tiêu chính của các nhà nhân giống cây trồng trong 50 năm qua là nhân giống các gen R mới vào cây trồng để làm cho chúng có khả năng kháng mầm bệnh tốt hơn. Miễn dịch đặc hiệu thường dẫn đến phản ứng quá nhạy cảm. Nhiều con đường truyền tín hiệu và phản ứng của thực vật được chia sẻ giữa miễn dịch chung và miễn dịch đặc hiệu, mặc dù về sau những phản ứng này được tăng tốc và khuếch đại. Hơn nữa, khả năng miễn dịch đặc hiệu thường dẫn đến một dạng chết tế bào được lập trình gọi là phản ứng quá mẫn. Khi điều này xảy ra, các tế bào thực vật tại và gần vị trí nhiễm mầm bệnh sẽ chết, tạo thành tổn thương hoại tử (Hình 39.4). Sự chết tế bào này làm mất chất dinh dưỡng của mầm bệnh và ngăn ngừa sự lây lan của nhiễm trùng. Như đã mô tả ở trên, khả năng miễn dịch đặc hiệu được kích hoạt bằng cách liên kết giữa các tác nhân gây bệnh cụ thể (sản phẩm gen Avr) và protein thụ thể R. Con đường dẫn đến chết tế bào chưa được nghiên cứu chi tiết, nhưng việc tạo ra oxit nitric và các loại oxy phản ứng là một thành phần quan trọng.Bây giờ chúng ta biết rằng gen Avr mã hóa các phân tử tác động liên kết với các thụ thể được mã hóa bởi gen R,

dẫn đến phản ứng miễn dịch đặc hiệu (Hình 39.3). Hàng trăm gen R và gen Avr tương ứng của chúng đã được xác định. Mục tiêu chính của các nhà nhân giống cây trồng trong 50 năm qua là nhân giống các gen R mới vào cây trồng để làm cho chúng có khả năng kháng mầm bệnh tốt hơn. Miễn dịch đặc hiệu thường dẫn đến phản ứng quá nhạy cảm. Nhiều con đường truyền tín hiệu và phản ứng của thực vật được chia sẻ giữa miễn dịch chung và miễn dịch đặc hiệu, mặc dù về sau những phản ứng này được tăng tốc và khuếch đại. Hơn nữa, khả năng miễn dịch đặc hiệu thường dẫn đến một dạng chết tế bào được lập trình gọi là phản ứng quá mẫn. Khi điều này xảy ra, các tế bào thực vật tại và gần vị trí nhiễm mầm bệnh sẽ chết, tạo thành tổn thương hoại tử (Hình 39.4). Sự chết tế bào này làm mất chất dinh dưỡng của mầm bệnh và ngăn ngừa sự lây lan của nhiễm trùng. Như đã mô tả ở trên, khả năng miễn dịch đặc hiệu được kích hoạt bằng cách liên kết giữa các tác nhân gây bệnh cụ thể (sản phẩm gen Avr) và protein thụ thể R. Con đường dẫn đến chết tế bào chưa được nghiên cứu chi tiết, nhưng việc tạo ra oxit nitric và các loại oxy phản ứng là một thành phần quan trọng.Bây giờ chúng ta biết rằng gen Avr mã hóa các phân tử tác động liên kết với các thụ thể được mã hóa bởi gen R, dẫn đến phản ứng miễn dịch đặc hiệu (Hình 39.3). Hàng trăm gen R và gen Avr tương ứng của chúng đã được xác định. Mục tiêu chính của các nhà nhân giống cây trồng trong 50 năm qua là nhân giống các gen R mới vào cây trồng để làm cho chúng có khả năng kháng mầm bệnh tốt hơn. Miễn dịch đặc hiệu thường dẫn đến phản ứng quá nhạy cảm. Nhiều con đường truyền tín hiệu và phản ứng của thực vật được chia sẻ giữa miễn dịch chung và miễn dịch đặc hiệu, mặc dù về sau những phản ứng này được tăng tốc và khuếch đại. Hơn nữa, khả năng miễn dịch đặc hiệu thường dẫn đến một dạng chết tế bào được lập trình gọi là phản ứng quá mẫn. Khi điều này xảy ra, các tế bào thực vật tại và gần vị trí nhiễm mầm bệnh sẽ chết, tạo thành tổn thương hoại tử (Hình 39.4). Sự chết tế bào này làm mất chất dinh dưỡng của mầm bệnh và ngăn ngừa sự lây lan của nhiễm trùng. Như đã mô tả ở trên, khả năng miễn dịch đặc hiệu được kích hoạt bằng cách liên kết giữa các tác nhân gây bệnh cụ thể (sản phẩm gen Avr) và protein thụ thể R. Con đường dẫn đến chết tế bào chưa được nghiên cứu chi tiết, nhưng việc tạo ra oxit nitric và các loại oxy phản ứng là một thành phần quan trọng.

39.2 Thực vật đối phó với động vật ăn cỏ như thế nào? 801 39.4 Ngăn chặn mầm bệnh và thiệt hại Những vết bệnh hoại tử trên lá của cây đậu rộng là một phản ứng đối với "đốm sô cô la"; nấm Botrytis fabae. Những phân tử phản ứng này có thể trực tiếp góp phần làm chết tế bào - ví dụ, bằng cách phá vỡ màng tế bào. Chúng cũng có chức năng như các phân tử tín hiệu kích hoạt các con đường dẫn đến chết tế bào. Sức đề kháng mắc phải toàn thân là một dạng miễn dịch lâu dài. Như vậy, chúng ta đã mô tả các hiện tượng xảy ra trong tế bào thực vật tại hoặc gần vị trí bị mầm bệnh xâm nhập. Trong cả khả năng miễn dịch chung và miễn dịch cụ thể, các tế bào bị nhiễm bệnh cũng gửi tín hiệu nội tiết tố đến phần còn lại của cây, kích thích phản ứng toàn thân. Sức đề kháng mắc phải toàn thân là sự gia tăng sức đề kháng chung của toàn bộ cây trồng đối với nhiều loại mầm bệnh. Nó không chỉ giới hạn ở mầm bệnh đã gây ra nó ban đầu hoặc ở vị trí nhiễm trùng ban đầu và ảnh hưởng của nó có thể kéo dài suốt cả một mùa sinh trưởng. Phản ứng phòng thủ này được bắt đầu bởi axit salicylic hormone thực vật. O Axit salicylic Sản xuất axit salicylic được kích hoạt bởi sự liên kết với thụ thể ở cả khả năng miễn dịch chung và đặc hiệu; Axit salicylic sau đó hoạt động như một tín hiệu điều hòa các phản ứng phòng vệ khác nhau. Ví dụ, axit salicylic kích hoạt việc sản xuất các loại oxy phản ứng và tạo ra các gen mã hóa protein PR. Có nhiều loại protein PR, có chức năng khác nhau để bảo vệ thực vật khỏi sự tấn công của côn trùng và sự xâm nhập của nấm, vi khuẩn, vi rút và tuyến trùng. Những phản ứng này xảy ra tại vị trí bị nhiễm trùng và ở mức độ thấp hơn là khắp cây. Một dẫn xuất của axit salicylic có thể tạo thành một loại khí có thể di chuyển trong không khí, mang tín hiệu phòng vệ không chỉ đến các bộ phận khác của cùng một loại cây mà còn đến các cây khác gần đó. Một loại kháng thuốc mắc phải mang tính hệ thống khác là khả năng phòng vệ cụ thể hơn chống lại virus có bộ gen RNA. Cây sử dụng enzyme của chính nó để chuyển đổi một số RNA chuỗi đơn của virus xâm nhập thành RNA chuỗi kép (dsRNA) và cắt dsRNA đó thành các RNA can thiệp nhỏ (siRNA) (xem Phần 16.5). Đồng thời, một số RNA của virus được phiên mã, tạo thành các mRNA thúc đẩy quá trình lây nhiễm. Tuy nhiên, siRNA tương tác với một thành phần tế bào khác để làm suy giảm các mRNA đó, ngăn chặn sự nhân lên của virus. Các siRNA lan truyền nhanh chóng khắp toàn bộ cây thông qua plasmodesmata, tạo ra sức đề kháng toàn thân. RECAP 39.1 Thực vật tự bảo vệ mình trước các mầm bệnh bằng cơ chế phòng vệ cơ bản và cảm ứng. Miễn dịch chung và miễn dịch đặc hiệu liên quan đến một số con đường truyền tín hiệu phổ biến, nhưng miễn dịch đặc hiệu là phản ứng mạnh hơn thường dẫn đến chết tế

bào quá mẫn cảm. Sức đề kháng thu được mang tính hệ thống mang lại khả năng miễn dịch lâu dài hơn, tổng quát hơn trên toàn bộ cây trồng. – Kể tên hai loại hợp chất bảo vệ mà tế bào thực vật tạo ra khi chúng bị nhiễm vi khuẩn hoặc nấm. Xem trang.799-800 và Hình 39.2 â€¢ Làm thế nào các gen R và Avr xác định loại mầm bệnh nào mà cây trồng có thể chống lại? Xem trang. 800 và Hình 39.3 â€¢ Làm thế nào để các tế bào thực vật bị nhiễm bệnh báo hiệu sự lây nhiễm sang các bộ phận khác của cây hoặc các cây khác? Xem trang. 801 Không phải tất cả các mối đe dọa sinh học đối với thực vật đều đến từ mầm bệnh. Một mối đe dọa khác đến từ nhiều loài động vật ăn thực vật. Làm thế nào để thực vật đối phó với động vật ăn cỏ? Động vật ăn cỏ - động vật ăn thực vật - phụ thuộc vào thực vật để lấy năng lượng và chất dinh dưỡng. Hoạt động tìm kiếm thức ăn của chúng gây ra thiệt hại vật chất cho cây trồng và chúng cũng thường lây lan bệnh tật cho cây trồng. Trong khi phần lớn động vật ăn cỏ là côn trùng (Hình 39.5), mỗi lớp động vật có xương sống chính đều bao gồm ít nhất một số động vật ăn cỏ (xem thêm Phần 56.2, thảo luận về động vật ăn cỏ trong bối cảnh sinh thái của sự tương tác giữa các loài). Thực vật không thể trốn tránh người tiêu dùng bằng cách bỏ chạy, nhưng chúng có nhiều cách khác để tự bảo vệ mình trước động vật ăn cỏ. Cơ chế phòng vệ cơ học chống lại động vật ăn cỏ rất phổ biến. Thực vật có cả cơ chế phòng vệ cơ học và cơ chế chống lại động vật ăn cỏ. Các rào cản giải phẫu cấu thành bao gồm trichomes (lông chuyên biệt; xem trang 807) và gai, gai chuyên dùng để phòng thủ. Một ví dụ về cơ chế phòng vệ cơ học là việc sản xuất mủ cao su. Một số loài thực vật, chẳng hạn như loài Euphorbia, tạo ra một hỗn dịch đặc, màu trắng gồm các mảnh vụn tế bào, dầu và nhựa gọi là mủ khi chúng bị động vật ăn cỏ làm bị thương. Côn trùng bị mắc kẹt bởi chất dính này sẽ chết đói.Côn trùng bị mắc kẹt bởi chất dính này sẽ chết đói.Côn trùng bị mắc kẹt bởi chất dính này sẽ chết đói.



802 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường BẢNG 39.1 Các chất chuyển hóa thứ cấp được sử dụng trong lớp phòng thủ OH Ephedrine (một loại alkaloid) chứa nitơ Loại Alkaloid Glycosides Axit amin không chứa protein Vai trò Độc tố thần kinh Ức chế vận chuyển điện tử Phá vỡ cấu trúc protein Chứa nitơ-lưu huỳnh/S-glucose H3Câ €” C %N-0-S03Methylglucosinolide Phenolics Umbelliferone Glucosinolates Coumarins Flavonoids Tannin Terpenes Monoterpenes Diterpenes Triterpenes Sterols Polyterpenes Ức chế hô hấp Ngăn chặn phân chia tế bào Phytoalexin Ức chế enzyme Phytoalexin Chất độc thần kinh Phá vỡ chức năng sinh sản và cơ bắp Ức chế vận chuyển ion Chặn hormone động vật Ngăn cản việc cho ăn Ví dụ Nicotine trong thuốc lá Dhurrin trong lúa miến Canavanine trong đậu jack Methylglucosinolate trong bắp cải Umbelliferone trong cà rốt Capsidol trong ớt Gallotannin trong cây sồi Pyrethrin trong hoa cúc Gossypol trong bông Digitalis trong mao địa hoàng Spinasterol trong rau bina Nhựa mủ trong Euphorbia Thực vật tạo ra các cơ chế phòng vệ hóa học cơ bản chống lại động vật ăn cỏ Thực vật thu hút, kháng cự và ức chế các sinh vật khác bằng nhiều loại hóa chất được gọi là chất chuyển hóa thứ cấp. Bạn đã biết về một trong những hóa chất này, artemisinin, ở phần mở đầu của chương này. Các chất chuyển hóa sơ cấp là các chất như protein, axit nucleic, carbohydrate, lipid và các khối xây dựng của chúng, được sản xuất và sử dụng bởi tất cả các sinh vật sống, bao gồm cả thực vật. Các chất chuyển hóa chính được sử dụng trong các quá trình cơ bản của tế bào như quang hợp, hô hấp và hấp thu chất dinh dưỡng. Chất chuyển hóa thứ cấp là những chất không được sử dụng cho các quá trình cơ bản của tế bào. Mỗi loại chỉ được tìm thấy ở một số sinh vật hoặc nhóm sinh vật nhất định. Hơn 10.000 chất chuyển hóa thứ cấp thực vật đã biết có khối lượng phân tử từ khoảng 70 đến hơn 390.000 dalton, nhưng hầu hết đều có khối lượng phân tử thấp (Bảng 39.1). Một số chỉ được tạo ra bởi một loài thực vật duy nhất, trong khi 39,5 Động vật ăn cỏ côn trùng Phần lớn động vật ăn cỏ là côn trùng. (A) Một số loài động vật ăn cỏ, chẳng hạn như loài châu chấu này, là loài có khả năng tấn công gần như bất kỳ loài thực vật nào. (B) Những loài khác là chuyên gia, giống như loài sâu sừng thuốc lá này, chúng chỉ ăn thuốc lá và các loại thực vật có liên quan. (B) Manduca sexta

(A) *Locusta migratoria*



NGHIÊN CỨU CUỘC SỐNG 39.6 Nicotine là chất bảo vệ chống lại động vật ăn cỏ Chất chuyển hóa thứ cấp nicotin, được tạo ra bởi cây thuốc lá, là một loại thuốc trừ sâu, tuy nhiên hầu hết các loại thuốc lá thương mại đều dễ bị côn trùng tấn công. Ian Baldwin đã chứng minh rằng giống thuốc lá có nồng độ nicotin giảm dễ bị côn trùng phá hoại hơn.3 GIẢ THUYẾT Nicotine giúp bảo vệ cây thuốc lá khỏi côn trùng. Phương pháp Tạo dòng cây thuốc lá có hàm lượng nicotin thấp. Trồng các loại cây dại (đối chứng) và cây có lượng nicotin thấp cùng nhau trên một cánh đồng nơi côn trùng có thể tiếp cận chúng. Đánh giá mức độ thiệt hại của lá trong khoảng thời gian 2 ngày. Ở các cây thí nghiệm, một gen quy định enzyme chủ chốt trong quá trình sinh tổng hợp nicotin đã bị bất hoạt. Nồng độ nicotin ở cây biến đổi gen thấp hơn 95%. Cây dại (đối chứng) có hàm lượng nicotin thấp Kết quả. Cây có hàm lượng nicotin thấp bị thiệt hại ở lá nhiều hơn gấp đôi so với cây đối chứng. KẾT LUẬN Nicotine ít nhất mang lại cho cây thuốc lá một số khả năng bảo vệ khỏi côn trùng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aSteppuhn, A. và cộng sự. 2004. PLoS Sinh học 2(8): e217. một số khác là đặc trưng của toàn bộ chi hoặc thậm chí các họ. Tác dụng của các chất chuyển hóa thứ cấp có tính phòng vệ đối với động vật rất đa dạng. Một số tác động lên hệ thần kinh của côn trùng ăn cỏ, động vật thân mềm hoặc động vật có vú. Một số khác bắt chước hormone tự nhiên của côn trùng, khiến một số ấu trùng không thể phát triển thành con trưởng thành. Vẫn còn những loại khác làm hỏng đường tiêu hóa của động vật ăn cỏ. Một số chất chuyển hóa thứ cấp gây độc cho nấm bệnh. Ví dụ, như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này, con người sử dụng các chất chuyển hóa thứ cấp làm thuốc. Chất chuyển hóa thứ cấp nicotine là một trong những loại thuốc trừ sâu đầu tiên được nông dân và người làm vườn sử dụng. Phân tử này giết chết côn trùng bằng cách ức chế hoạt động của hệ thần kinh. Tuy nhiên, các loại thuốc lá thương mại và các loại cây có liên quan lại tạo ra 39.2 Thực vật đối phó với động vật ăn cỏ như thế nào? Nicotin 803 vẫn bị tấn công với mức độ thiệt hại vừa phải bởi các loài gây hại như sâu sừng thuốc lá (xem Hình 39. 5B). Dựa trên quan sát đó, liệu nicotine có thực sự ngăn cản động vật ăn cỏ? Các nhà sinh học đã trả lời câu hỏi này một cách thuyết phục bằng một nghiên cứu sử dụng cây thuốc lá trong đó một enzyme liên quan đến quá trình sinh tổng hợp nicotin đã bị vô hiệu hóa, làm giảm nồng độ nicotin trong cây tới hơn 95%. Những cây có hàm lượng nicotin thấp này bị côn trùng ăn cỏ gây thiệt hại nhiều hơn so với những cây bình thường (Hình 39.6). Một số chất chuyển hóa thứ cấp có nhiều vai trò Canavanine là chất chuyển hóa thứ cấp có vai trò phòng thủ và dựa trên cấu trúc hóa học của nó. Canavanine là một axit amin không có trong protein, nhưng rất giống với axit amin arginine, được tìm thấy trong hầu hết các protein: nh2 C = NH I N– H I > H-C - H I H-C - H I H-C - H I h2n - c - h I C- OH O Arginine Khi ấu trùng côn trùng ăn mô thực vật có chứa canavanine ,canavanine được kết hợp vào protein của côn trùng ở một số vị trí mà mRNA mã hóa cho arginine, bởi vì enzyme phụ trách tRNA đặc hiệu cho arginine không thể phân biệt chính xác giữa hai axit amin (xem Phần 14.5). Tuy nhiên, cấu trúc của canavanine đủ khác so với cấu trúc của arginine đến mức một số protein tạo thành có cấu trúc bậc ba bị biến đổi và do đó làm giảm hoạt động sinh học. Những khiếm khuyết về cấu trúc và chức năng của protein dẫn đến những bất thường về phát triển và giết chết côn trùng. Ở thực vật sản sinh ra chúng, canavanine và các chất chuyển hóa thứ cấp khác là những cơ chế phòng vệ cơ bản - nghĩa là chúng hiện diện bất kể cây có bị tấn công hay không. Các biện pháp phòng vệ bằng hóa chất khác chỉ phát huy tác dụng khi động vật ăn cỏ tấn công. Thực vật phản ứng với động vật ăn cỏ bằng các cơ chế phòng vệ được tạo ra Trong Phần 39.1, chúng tôi đã mô tả các cơ chế phòng vệ được tạo ra ở thực vật để phản ứng lại sự tấn công của mầm bệnh. Thực vật cũng phản ứng với vết thương và động vật ăn cỏ bằng cách tạo ra cơ chế phòng vệ thông qua các con đường truyền tín hiệu. Người ta biết ít hơn về các chất kích thích và thụ thể liên quan đến những phản ứng này, nhưng một số loại chất kích thích hóa học đã được xác định. Những chất kích thích này có nguồn gốc từ chính động vật ăn cỏ hoặc là sản phẩm của quá trình tiêu hóa mô thực vật. Ví dụ, enzyme A có sự khác biệt hóa học nhỏ... v _ J nh2 C = NH 1 Nâ€” H (\ 1 1 ...dẫn đến T | protein không hoạt động. Hâ€” C – H N J Hâ€ ” C — H2N — c — h C — OH ii o CanavanineHâ€” C – H N J Hâ€” C – H H2N – c – h Câ€” OH ii o CanavanineHâ€” C – H N J Hâ€” C – H H2N – c – h Câ€” OH ii o Canavanine

804 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Nicotine là biện pháp bảo vệ chống lại động vật ăn cỏ Bài viết gốc Steppuhn, A., K. Gase, B. Krock, R. Halitschke và I. T. Baldwin. 2004. Chức năng phòng thủ của nicotine trong tự nhiên. PLoS Sinh học 2(8):

e217. Phân tích dữ liệu Năm 2004 Anke Steppuhn, Ian Baldwin và các đồng nghiệp tại Viện Sinh thái Hóa học Max Planck ở Đức đã thử nghiệm giả thuyết rằng nicotine giúp bảo vệ cây thuốc lá khỏi côn trùng. Họ đã tạo ra một dòng cây chuyển gen có hàm lượng nicotin thấp bằng cách biến đổi gen putrescine N-methyl transferase, một enzyme điều hòa quan trọng trong con đường sinh tổng hợp nicotin. Cả cây thuốc lá có hàm lượng nicotine thấp và cây thuốc lá hoang dã đều được cấy vào một đồn điền trên đồng ruộng, nơi chúng có thể tiếp cận được với động vật ăn cỏ tự nhiên. Sau đó, mức độ thiệt hại trên lá do côn trùng gây ra được đo theo khoảng thời gian 2 ngày trong khoảng thời gian 16 ngày. Kết quả cho thấy những cây có hàm lượng nicotin thấp bị mất tổng diện tích lá nhiều hơn gấp đôi so với những cây đối chứng ở cây dại, cho thấy rằng nicôtin mang lại cho cây thuốc lá khả năng bảo vệ khỏi côn trùng (xem Hình 39.6). Trong một thí nghiệm riêng biệt, Baldwin và các đồng nghiệp của ông đã chỉ ra rằng việc xử lý bằng axit jasmonic (jasmonate) làm tăng nồng độ nicotin trong cây thuốc lá hoang dã nhưng không làm tăng nồng độ nicotin trong cây thuốc lá hoang dã nhưng không làm tăng nồng độ nicotin ở cây chuyển gen có hàm lượng nicotin thấp. Sau đó, các nhà nghiên cứu đã trồng một nhóm cây thuốc lá hoang dã có hàm lượng nicotine thấp và xử lý chúng bằng jasmonate, một loại hormone thực vật, 7 ngày sau khi trồng. Cây được đánh giá về thiệt hại do động vật ăn cỏ 2 ngày một lần sau khi được trồng. Các kết quả được thể hiện trong hình. CÂU HỎI 1 So sánh những dữ liệu này với dữ liệu trong Hình 39.6 đối với các cây chưa được xử lý. Tác dụng của việc xử lý jasmonate đối với khả năng chống chịu của thực vật hoang dã trước sự gây hại của động vật ăn cỏ là gì? Tác dụng đối với cây trồng có hàm lượng nicotine thấp là gì? CÂU HỎI 2 Những dữ liệu này tiết lộ điều gì về vai trò của nicotin trong việc ngăn ngừa tổn hại của động vật ăn cỏ? CÂU HỎI 3 Giải thích làm thế nào jasmonate có thể có tác động lên cây chuyển gen có hàm lượng nicotin thấp, mặc dù mức nicotin của chúng vẫn thấp sau khi xử lý jasmonate. CÂU HỎI 4 Bạn sẽ sử dụng thử nghiệm thống kê nào để xác định tầm quan trọng có thể có của sự khác biệt giữa cây được xử lý bằng jasmonate và cây không được xử lý bằng jasmonate? Sau 10 ngày, thiệt hại trung bình Â± độ lệch chuẩn đối với cây có hàm lượng nicotin thấp chưa được xử lý là 6,0 Â± 1,5% (n = 36); đối với thực vật được xử lý có hàm lượng nicotin thấp là 2,2 ± 0,6% (n = 28). Chạy thử nghiệm thống kê so sánh hai kết quả, tính giá trị P và nhận xét về mức ý nghĩa (xem Phụ lục B). Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU mà côn trùng sử dụng để tiêu hóa carbohydrate và lipid thực vật có thể tạo ra phản ứng phòng thủ. Một số chất kích thích được tạo ra khi nguyên liệu thực vật đi qua đường tiêu hóa của động vật ăn cỏ; những chất kích thích này bao gồm một axit béo có nguồn gốc từ thực vật và một axit amin có nguồn gốc từ ruột côn trùng. Một gợi ý như vậy,được tạo ra bởi côn trùng ăn cây ngô, được đặt tên là volicitin vì khả năng tạo ra các tín hiệu dễ bay hơi có thể truyền đến các bộ phận khác của cây - và đến các cây ngô lân cận - và kích thích phản ứng phòng vệ của chúng. Ngoài ra, nhiều loài côn trùng ăn cỏ đẻ trứng trên thực vật và một số thành phần chất lỏng tiết ra trong quá trình đẻ trứng đã được xác định là chất kích thích. Các con đường truyền tín hiệu được kích hoạt bởi động vật ăn cỏ hoặc vết thương bao gồm một số thành phần chính, một số trong đó được chia sẻ bởi các con đường do mầm bệnh gây ra: với môi trường. Trong vòng phút đầu tiên sau khi bị động vật ăn cỏ tấn công, những thay đổi về điện thế của màng sinh chất xảy ra ở vùng bị tổn thương. Như chúng tôi sẽ mô tả trong chương về hệ thần kinh động vật (xem Phần 45.2), những thay đổi như vậy có thể được truyền nhanh chóng dưới dạng tín hiệu dọc theo màng sinh chất. Trong trường hợp thực vật phản ứng với ngà thảo mộc, tính liên tục của bộ giao tiếp (xem Hình 35.5) đảm bảo rằng tín hiệu truyền qua phần lớn thực vật trong vòng 10 phút. Các loại oxy phản ứng: Cả vết thương và động vật ăn cỏ đều kích hoạt sản xuất các loại oxy phản ứng (chẳng hạn như superoxide và hydrogen peroxide), hoạt động như các phân tử truyền tín hiệu trong các con đường dẫn đến thay đổi biểu hiện gen. Tín hiệu hormone: Động vật ăn cỏ kích thích sản xuất một số hormone kích thích các phản ứng khác nhau của thực vật. Điều quan trọng nhất trong số này là axit jasmonic (jasmonate), chất kích hoạt hệ thống phòng thủ chống lại động vật ăn cỏ (Hình 39.7).hoạt động như các phân tử tín hiệu trong các con đường dẫn đến thay đổi biểu hiện gen. Tín hiệu hormone: Động vật ăn cỏ kích thích sản xuất một số hormone kích thích các phản ứng khác nhau của thực vật. Điều quan trọng nhất trong số này là axit jasmonic (jasmonate), chất kích hoạt hệ thống phòng thủ chống lại động vật ăn cỏ (Hình 39.7).hoạt động như các phân tử tín hiệu trong các con đường dẫn đến thay đổi biểu hiện gen. Tín hiệu hormone: Động vật ăn cỏ kích thích sản xuất một số hormone kích thích các phản ứng khác nhau của thực vật. Điều quan trọng nhất trong số này là axit jasmonic (jasmonate), chất kích hoạt hệ thống phòng thủ chống lại động vật ăn cỏ (Hình 39.7).

39.2 Thực vật đối phó với động vật ăn cỏ như thế nào? 805 Q Nhận thức về tổn thương mô của động vật ăn cỏ gây ra sự hình thành và giải phóng chất kích thích. Bên ngoài tế bào Bên ngoài tế bào T Elictor liên kết với một thụ thể trên các tế bào đồng hành với phloem. Elictor Nj | Kích hoạt thụ thể gây ra sự thủy phân lipid màng, tạo thành jasmonate. ^ Hạt nhân DNA Chất ức chế Protease J _ â€ž x Tế bào đồng hành màng huyết tương , Jasmonate > ' Plasmodesma â– Yếu tố phiên mã | Jasmonate di chuyển qua plasmodesmata từ tế bào đồng hành đến phần tử ống sàng. | Jasmonate xâm nhập vào tế bào trung diệp ở chồi bị tổn thương. 0 Yếu tố phiên mã xâm nhập vào nhân, gây ra biểu hiện gen mã hóa chất ức chế protease. JAZ 0 Jasmonate liên kết với JAZ, một chất ức chế, giải phóng yếu tố phiên mã. Tế bào trung mô 39.7 Con đường truyền tín hiệu để tạo ra khả năng phòng vệ. Chuỗi sự kiện do động vật ăn cỏ khởi xướng dẫn đến việc sản xuất một chất hóa học phòng thủ có thể bao gồm nhiều bước. Các bước này có thể bao gồm tổng hợp một hoặc hai hormone, liên kết các thụ thể, kích hoạt gen và cuối cùng là tổng hợp các hợp chất phòng thủ. Jasmonate kích hoạt một loạt các phản ứng đối với vết thương và động vật ăn cỏ. Khi thực vật cảm nhận được chất kích thích do động vật ăn cỏ tạo ra, nó sẽ tạo ra jasmonate và nhiều dẫn xuất jasmonate khác nhau. Những phân tử này kích hoạt nhiều cơ chế phòng vệ của thực vật cả ở vị trí bị động vật ăn cỏ tấn công và khắp cây (xem Hình 39.7). Những biện pháp phòng vệ này bao gồm việc sản xuất các chất chuyển hóa thứ cấp cụ thể và các protein phòng thủ. Jasmonate gây ra những thay đổi trong biểu hiện gen bằng cách liên kết với chất ức chế phiên mã gọi là protein JAZ. Sau khi liên kết bởi jasmonate, protein JAZ được nhắm mục tiêu thoái hóa và các gen bị ức chế trước đó có thể được biểu hiện. Chất ức chế protease là một nhóm protein phòng thủ quan trọng được tổng hợp để ứng phó với sự tấn công của côn trùng. Khi ở trong ruột côn trùng, những chất ức chế này sẽ cản trở quá trình tiêu hóa protein và do đó làm côn trùng chậm phát triển. Jasmonates cũng có thể "kêu cứu" bằng cách kích hoạt sự hình thành các hợp chất dễ bay hơi thu hút côn trùng săn mồi là động vật ăn cỏ tấn công cây trồng. Tại sao thực vật không tự đầu độc? Tại sao các hóa chất phòng vệ quá độc hại đối với động vật ăn cỏ và mầm bệnh lại không giết chết những cây sản sinh ra chúng? Trong một số trường hợp, các hóa chất phòng vệ nhắm vào các cơ quan hoặc hệ thống không có ở thực vật, chẳng hạn như hệ thần kinh, tiêu hóa hoặc nội tiết của động vật. Ngoài ra, các nhà máy sản xuất ra các hóa chất phòng vệ độc hại còn sử dụng một hoặc nhiều biện pháp khác để tự bảo vệ mình. CHIA SẺ Cách ly chất độc hại là một phương pháp phổ biến để tránh phơi nhiễm. Thực vật lưu trữ chất độc trong không bào nếu chất độc hòa tan trong nước. Nếu chúng kỵ nước, chất độc có thể được hòa tan trong mủ cao su (xem trang 806) và được bảo quản trong ngăn chuyên dụng, hoặc chúng có thể được hòa tan trong sáp trên bề mặt biểu bì.Việc lưu trữ theo từng ngăn như vậy giúp chất độc tránh xa ty thể, lục lạp và các bộ phận khác của bộ máy trao đổi chất của thực vật. LƯU TRỮ TIỀN CHẤT Một số thực vật lưu trữ tiền chất của các chất độc hại trong một loại mô, chẳng hạn như lớp biểu bì, và lưu trữ các enzyme chuyển hóa các tiền chất đó thành độc tố hoạt động ở một loại khác, chẳng hạn như thịt lá. Khi động vật ăn cỏ nhai một phần của cây, tế bào bị vỡ ra, các enzyme tiếp xúc với tiền chất và độc tố được tạo ra. Bộ phận duy nhất của cây bị tổn hại bởi chất độc là bộ phận đã bị động vật ăn cỏ phá hủy. Các loại thực vật như lúa miến và một số cây họ đậu, phản ứng với động vật ăn cỏ bằng cách sản xuất xyanua (một chất ức chế mạnh quá trình hô hấp tế bào), nằm trong số những loài sử dụng loại biện pháp bảo vệ này. PROTEIN BIẾN ĐỔI Cây trồng có các protein biến đổi không phản ứng với chất độc. Như đã lưu ý ở trên, canavanine giống với arginine và do đó có tác dụng tàn phá quá trình tổng hợp protein ở ấu trùng côn trùng. Ở thực vật tạo ra canavanine, enzyme thực vật phụ trách tRNA arginine phân biệt chính xác giữa arginine và canavanine, do đó canavanine không được tích hợp vào protein của thực vật.

806 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường 39.8 Vô hiệu hóa hệ thống phòng thủ của thực vật Con bọ này đang vô hiệu hóa hệ thống phòng thủ của bông tai bằng cách cắt các đường cung cấp nhựa đường của nó. Thực vật không phải lúc nào cũng giành chiến thắng trong cuộc chạy đua vũ trang. Các loài cỏ sữa như Asclepias syriaca lưu trữ các chất phòng thủ của chúng trong mủ cao su trong các ống chuyên dụng gọi là laticifers, chạy dọc theo các gân lá. Khi bị hư hại, cây bông sữa sẽ giải phóng một lượng lớn mủ độc hại từ các loài cây có nhựa của nó. Các nghiên cứu thực địa đã chỉ ra rằng hầu hết các loài côn trùng ăn các loài thực vật lân cận thuộc loài khác không tấn công các loài thực vật có lá, nhưng vẫn có những trường hợp ngoại lệ. Một quần thể bọ cánh cứng ăn A. syriaca thể hiện một hành vi kiếm ăn trước đáng chú ý: những con bọ này cắt một vài đường gân trên lá trước khi định cư để ăn. Việc cắt các gân gây rò rỉ mủ

lớn từ các cây nhựa lân cận và làm gián đoạn việc cung cấp mủ đến phần phía dưới của lá. Sau đó, bọ cánh cứng di chuyển đến phần tương đối không có mủ và ăn phần thức ăn của chúng (Hình 39.8). Chúng tôi vừa mô tả một trong nhiều cách mà động vật ăn cỏ phá vỡ sự phòng vệ của thực vật. Một cuộc bảo vệ thực vật thành công sẽ tạo ra áp lực chọn lọc mạnh mẽ lên động vật ăn cỏ để bằng cách nào đó vượt qua nó; Ngược lại, một loài động vật ăn cỏ thành công sẽ gây áp lực chọn lọc mạnh mẽ lên thực vật để phát triển các chiến lược phòng thủ mới. Ví dụ, người ta có thể tưởng tượng rằng theo thời gian, A. syriaca có thể tiến hóa để có những bức tường dày hơn xung quanh gốc các cây laticifers của nó, do đó bọ cánh cứng không thể cắt chúng được nữa hoặc tạo ra một loại độc tố khác không phụ thuộc vào các cây laticifers. RECAP Nhiều loài thực vật sử dụng các chất chuyển hóa thứ cấp làm cơ chế phòng vệ chống lại động vật ăn cỏ. Các biện pháp phòng vệ khác được tạo ra bởi động vật ăn cỏ thông qua con đường truyền tín hiệu. Hormon thực vật jasmonate và các dẫn xuất của nó kích thích phản ứng cục bộ và toàn thân đối với động vật ăn cỏ. â€¢Mô tả một ví dụ về chất chuyển hóa thứ cấp và ảnh hưởng của nó đến động vật ăn cỏ. Xem trang 802-803 – Jasmonate có vai trò gì trong việc bảo vệ thực vật? Xem trang. 805 và Hình 39.7 â€¢ Ba cách để thực vật tránh bị đầu độc bởi các hóa chất phòng thủ của chính nó là gì? Xem trang. 805 Sự sống sót của thực vật không chỉ phụ thuộc vào khả năng phòng vệ thành công chống lại mầm bệnh và động vật ăn cỏ mà còn phụ thuộc vào việc đối phó với môi trường vật lý đôi khi thù địch. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét cách thực vật đối phó với áp lực môi trường. Làm thế nào để thực vật đối phó với căng thẳng môi trường? Thực vật bị đe dọa bởi nhiều khía cạnh của môi trường vật lý, chẳng hạn như hạn hán, đất ngập nước và nhiệt độ khắc nghiệt. Những điều kiện này có hại về mặt sinh học (Bảng 39.2). Thực vật đối phó với căng thẳng môi trường thông qua sự thích nghi hoặc thích nghi. “Sự thích nghi là khả năng kháng lại căng thẳng được mã hóa về mặt di truyền. Thực vật có thể có cấu trúc hoặc đặc tính sinh hóa hỗ trợ sự tồn tại của nó trước những thách thức về môi trường. â€¢ Sự thích nghi là khả năng chịu đựng cao hơn đối với các điều kiện khắc nghiệt của môi trường do đã tiếp xúc trước đó với chúng.Ví dụ, một cây riêng lẻ trước đây tiếp xúc với thời tiết cực lạnh có thể có nhiều khả năng sống sót hơn trong mùa đông tiếp theo. SjngE Tới Media Clip 39.1 Lá cho mọi môi trường Lifel 0e.com/mc39.1 Một số loài thực vật có khả năng thích nghi đặc biệt để sống trong điều kiện rất khô Nhiều loài thực vật, đặc biệt là những loài sống ở sa mạc, phải đương đầu với nguồn cung cấp nước cực kỳ hạn chế. Sự thích nghi đa dạng về giải phẫu và vòng đời cho phép thực vật tồn tại trong những điều kiện này. Nhiều cách thích nghi này là cách để tránh, giảm bớt hoặc đối phó với tình trạng mất nước không thể tránh khỏi do thoát hơi nước xảy ra trong quá trình quang hợp tích cực. Những khả năng thích nghi khác giúp thực vật chịu được ánh sáng và nhiệt độ quá cao thường thấy ở các sa mạc. TRÁNH HẠN Một số loài thực vật ở sa mạc không có sự thích nghi về cấu trúc đặc biệt để bảo tồn nước. Thay vào đó, những loài cây sống hàng năm ở sa mạc này, được gọi là loài tránh hạn hán, chỉ đơn giản là trốn tránh thời kỳ hạn hán. Những loài tránh hạn hán thực hiện toàn bộ vòng đời của chúng - từ hạt này sang hạt khác - trong một khoảng thời gian ngắn có lượng mưa BẢNG39.2 Căng thẳng môi trường đối với thực vật Điều kiện Ảnh hưởng đến thực vật Hạn hán Giảm tiềm năng nước, mất nước Lũ lụt Giảm 02 và hô hấp Nhiệt độ cao Thay đổi tính lưu động của màng và protein Nhiệt độ thấp Thay đổi tính lưu động của màng, tổn thương do tinh thể băng Độ mặn Giảm thế nước, mất nước Độc tính của nguyên tố kim loại Gián đoạn trao đổi chất

39.3 Thực vật đối phó với căng thẳng môi trường như thế nào? 807 39.9 Cây hàng năm ở sa mạc Tránh hạn hán Hạt giống của nhiều loại cây hàng năm ở sa mạc nằm im trong thời gian dài, chờ đợi những điều kiện thích hợp để nảy mầm. Khi chúng nhận đủ độ ẩm để nảy mầm, chúng sẽ phát triển và sinh sản nhanh chóng trước khi mùa mưa ngắn ngủi kết thúc. Trong thời gian khô hạn kéo dài, chỉ những hạt ngủ yên là còn sống. làm cho vùng đất sa mạc xung quanh đủ ẩm để sinh trưởng và sinh sản (Hình 39.9). Một chiến lược tránh hạn hán khác được thấy ở một số cây lâu năm rụng lá ở Châu Phi và Nam Mỹ, chúng rụng lá để ứng phó với hạn hán như một cách để bảo tồn nước. Những cây này không hoạt động cho đến khi có điều kiện thuận lợi cho sự phát triển trở lại, giống như những cây rụng lá ở vùng khí hậu ôn đới rụng lá vào mùa thu và không hoạt động cho đến mùa xuân năm sau. CẤU TRÚC LÁ Hầu hết các loài thực vật ở sa mạc không phải là loài tránh hạn hán mà phát triển trong môi trường khô ráo quanh năm. Thực vật thích nghi với môi trường khô được gọi là xerophytes (tiếng Hy Lạp xeros, "khô"). Ba sự thích nghi về cấu trúc được tìm thấy trong lá của nhiều loài xerophyte: – Cấu tạo lá đặc biệt giúp giảm mất nước – Lớp biểu bì dày và nhiều lông trên biểu bì lá, giúp làm

chậm quá trình mất nước – Trichomes nhiễu xạ và khuếch tán ánh sáng mặt trời, do đó làm giảm cường độ ánh sáng chiếu lên lá và nguy cơ làm hỏng bộ máy quang hợp do ánh sáng dư thừa. Ở một số xerophyte, khí khổng nằm ở vị trí chiến lược trong các hốc trũng bên dưới bề mặt lá (được gọi là hầm khí khổng), nơi chúng được che chắn từ tác động làm khô của khí khổng Khí khổng Trichomes (lông bảo vệ) Mặt dưới của lá hoạt động thông qua bề mặt if và khí khổng ;en trong các hốc Bcted bởi omes. 39.10 Hầm khí khổng Khí khổng trong lá của một số xerophyte nằm trong các hốc trũng được gọi là hầm khí khổng. Trichomes (lông) bao phủ các hầm mộ này giữ không khí ẩm. dòng điện (Hình 39.10). Trichomes bao quanh khí khổng làm chậm dòng không khí hơn nữa. Xương rồng và các loại cây tương tự có gai thay vì lá thông thường và quá trình quang hợp chỉ diễn ra ở thân thịt. Các gai có thể giúp thực vật đối phó với điều kiện sa mạc bằng cách phản xạ bức xạ mặt trời hoặc tản nhiệt. Các gai cũng có thể ngăn cản động vật ăn cỏ. CẤU TRÚC LƯU TRỮ NƯỚC Mọng nước – có nhiều thịt, lá hoặc thân chứa nước – là một cách thích nghi khác với môi trường khô ráo (Hình 39.1 1). Sự thích nghi này cho phép thực vật hấp thụ một lượng lớn nước khi có sẵn (chẳng hạn như sau một cơn giông bão ngắn) và sau đó hút lượng nước dự trữ trong các giai đoạn khô hạn tiếp theo. Những khả năng thích nghi khác của loài mọng nước bao gồm giảm số lượng khí khổng và một dạng quang hợp biến thể (con đường CAM; xem Phần 10.4), cả hai đều làm giảm sự mất nước. 39.11 Mọng nước Cây lô hội trữ nước trong lá thịt của nó.



808 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường 39.12 Khai thác nước với rễ sâu ở Thung lũng Chết, California, rễ của cây mesquite này phải vươn xa bên dưới cồn cát để cung cấp nước. HỆ THỐNG Rễ TỐI ĐA HẤP NƯỚC Rễ cũng có thể thích nghi với môi trường khô ráo. Xương rồng có hệ thống rễ dạng sợi nông nhưng rộng có khả năng chặn nước hiệu quả trên bề mặt đất ngay cả khi có mưa nhẹ. Mesquite (Prosopis) (Hình 39.12) lấy nước thông qua rễ cái phát triển đến độ sâu lớn, tiếp cận nguồn cung cấp nước sâu dưới lòng đất, cũng như từ sự ngưng tụ trên lá của nó. Sa mạc Atacama ở miền bắc Chile thường không có lượng mưa đáng kể trong nhiều năm, nhưng cảnh quan ở đó có nhiều cây bụi mesquite lớn đến kinh ngạc. TÍCH LŨY GIẢI THỂ Xerophytes và các thực vật khác phải đối phó với nguồn cung cấp nước không đủ có thể tích lũy nồng độ cao axit amin proline hoặc các chất chuyển hóa thứ cấp trong không bào của chúng. Sự tích tụ chất tan này làm giảm thế năng nước trong tế bào thực vật bên dưới thế năng của đất, cho phép cây hấp thụ nước thông qua quá trình thẩm thấu. Thực vật sống trong môi trường mặn có chung đặc điểm này và một số khả năng thích nghi khác với xerophyte, như chúng ta sẽ thấy sau đây. Một số cây phát triển trong đất bão hòa Đối với một số cây, thách thức môi trường là quá nhiều nước, trái ngược với thách thức mà xerophytes phải đối mặt. Chúng sống trong môi trường ẩm ướt đến mức sự khuếch tán oxy đến rễ bị hạn chế nghiêm trọng. Những cây này có hệ thống rễ nông phát triển chậm; nồng độ oxy có thể cao nhất ở gần bề mặt đất và sự phát triển chậm làm giảm rễ cây. nhu cầu oxy. Hệ thống rễ của một số loài thực vật thích nghi với môi trường đầm lầy, chẳng hạn như cây bách và một số loài thực vật mọc ở môi trường rừng ngập mặn ven biển, có các tế bào thở khí, là những phần mở rộng mọc ra khỏi nước và bay lên không trung (Hình 39.1 3A). Các tế bào khí sinh chứa các lỗ xốp (các lỗ; xem Hình 34.17) cho phép oxy khuếch tán qua chúng, cung cấp khí cho các phần ngập nước của hệ thống rễ. Nhiều loài thực vật thủy sinh ngập nước hoặc ngập nước một phần có khoảng không khí lớn trong nhu mô lá, thân và trong cuống lá. Mô chứa các khoảng khí như vậy được gọi là khí mô (Hình 39.1 3B). Khí dung lưu trữ oxy được tạo ra bởi quá trình quang hợp và cho phép khuếch tán dễ dàng đến các bộ phận của cây, nơi cần thiết cho quá trình hô hấp tế bào. Aerenchyma cũng truyền đạt sức nổi. Hơn nữa, vì khí khí chứa ít tế bào hơn hầu hết các mô thực vật khác nên quá trình trao đổi chất trong khí khí diễn ra với tốc độ thấp hơn, do đó nhu cầu oxy giảm đi nhiều. Tế bào khí sinh là phần rễ mọc ra khỏi nước, trong đó phần còn lại của rễ chìm trong nước. Kênh mở 75 giờ tối Các tế bào lấy oxy thông qua các tia phóng vào các kênh mở của mô khí dung được bơm khí. 39.13 Đi lên để lấy không khí (A) Rễ của những cây ngập mặn này lấy oxy thông qua tế bào khí.(B) Ảnh hiển vi điện tử quét này chụp mặt cắt ngang của cuống lá hoa súng màu vàng cho thấy cấu trúc của các kênh chứa đầy không khí tạo nên mô khí dung. Băng bó mạch máu



39.3 Thực vật đối phó với căng thẳng môi trường như thế nào? 809 Thực vật có thể phản ứng với căng thẳng hạn hán Sự thích nghi của xerophyte để đối phó với môi trường khô nói chung là mang tính cấu thành - chúng luôn hiện diện - và trong điều kiện bình thường, chúng ngăn cản thực vật khỏi bị hạn hán. Tuy nhiên, khi điều kiện trở nên khô đến mức ngay cả các loài xerophyte cũng bị căng thẳng, thực vật sẽ chuyển sang phản ứng cảm ứng. Phản ứng tương tự cũng được tìm thấy ở nhiều loài thực vật khác, bao gồm cả những loài không thích nghi để phát triển ở vùng khí hậu khô. Khi thời tiết khô hanh bất thường, hàm lượng nước trong đất

giảm và cây trồng có ít nước hơn. Sự thiếu nước trong tế bào thực vật có hai tác động sinh hóa chính: – Giảm tính toàn vẹn của màng do các lực phân cực-không phân cực định hướng lớp lipid kép bị giảm đi. cấu trúc của tế bào thực vật bị tổn hại theo những cách này. Thật vậy, việc cung cấp nước không đầy đủ là yếu tố quan trọng nhất làm hạn chế việc sản xuất các loại cây lương thực quan trọng nhất của chúng ta. Khi thực vật cảm nhận được sự thiếu nước ở rễ, một đường truyền tín hiệu sẽ được thiết lập để khởi động một số biện pháp nhằm tiết kiệm nước và duy trì tính toàn vẹn của tế bào. Con đường này bắt đầu bằng việc sản xuất hormone axit abscisic trong rễ. Hormon này di chuyển từ rễ đến chồi, tại đó nó dẫn đến việc đóng khí khổng và bắt đầu phiên mã gen dẫn đến các sự kiện sinh lý khác nhằm bảo tồn nước và tính toàn vẹn của tế bào (Hình 39.14). Nhiều gen thực vật có biểu hiện bị thay đổi do hạn hán đã được xác định, phần lớn thông qua nghiên cứu sử dụng các vi mô DNA, proteomics và các phương pháp tiếp cận phân tử khác (xem Chương 17 và 18). Một nhóm protein có khả năng sản xuất được điều chỉnh tăng lên trong điều kiện hạn hán là quá trình tạo phôi /ate Axit abscisic di chuyển qua xylem đến lá. 39.14 Con đường truyền tín hiệu để ứng phó với stress hạn hán Quá trình thích nghi với stress hạn hán bắt đầu từ rễ với việc sản sinh ra axit I Abscisic làm cho khí khổng đóng lại, bảo tồn nước trong lá. Căng thẳng hạn hán gây ra sự gia tăng axit abscisic. LEA protein Hệ số phiên mã k | Phiên mã DNA axit abscisic â–¡ Axit abscisic liên kết với yếu tố phiên mã để điều chỉnh lại sự biểu hiện của gen mã hóa protein LEA, giúp ổn định các protein khác. hormone axit abscisic. nhóm protein phong phú (LEA; phát âm là "lee-yuh"). Những protein kỵ nước này cũng tích tụ trong hạt trưởng thành khi chúng khô đi (do đó có tên như vậy). Protein LEA liên kết với protein màng và các protein tế bào khác để ổn định chúng, ngăn chặn sự kết tụ của chúng trong quá trình hút ẩm. Tầm quan trọng của protein LEA trong việc đối phó với căng thẳng hạn hán đã được Ray Wu và các đồng nghiệp tại Đại học Cornell thể hiện. Họ phát hiện ra rằng cây lúa chuyển gen biểu hiện hàm lượng protein LEA cao trong lá và rễ phát triển tốt hơn cây bình thường trong điều kiện hạn hán (Hình 39.1 5). Các gen mã hóa protein LEA xuất hiện ở nhiều loài thực vật và tạo ra khả năng chịu hạn. NVESTIGATINGLIFE^^^^^ 39.15 Phản ứng phân tử đối với căng thẳng hạn hán Hiểu được phản ứng của thực vật với điều kiện hạn hán là rất quan trọng đối với nông nghiệp. Ray Wu và các đồng nghiệp đã biến đổi tế bào lúa bằng một gen mã hóa protein LEA được biểu hiện trong hạt khi chúng trưởng thành và khô. Sau đó, các nhà điều tra đã đo lường phản ứng của cây lúa chuyển gen trước 28 ngày hạn hán.3 Protein LEA GIẢ THUYẾT bảo vệ cây trồng khỏi tác động của hạn hán. Phương pháp Chất thúc đẩy gen LEA / Đưa gen LEA có chất xúc tiến biểu hiện cao vào tế bào lúa bằng cách nuôi cấy mô sẹo. Q Trồng cây chuyển gen và cây đối chứng; thu thập và gieo hạt. i O Tế bào chuyển gen 0 Tế bào đối chứng t Cho cây con tiếp xúc với điều kiện khô hạn trong 28 ngày. Kết quả Cây giống chuyển gen phát triển nhanh hơn nhiều so với cây con đối chứng trong điều kiện hạn hán. Chiều cao rễ trọng lượng 22 cm 0,9 g KẾT LUẬN Cây có biểu hiện gen LEA cao hơn sẽ phát triển tốt hơn trong điều kiện khô hạn. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aXu, D. và cộng sự. 1996. Sinh lý thực vật 1 10:249-257.

810 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường Thực vật có thể đối phó với nhiệt độ khắc nghiệt Nhiệt độ quá cao hoặc quá thấp có thể gây căng thẳng cho thực vật và thậm chí giết chết chúng. Các loài thực vật khác nhau về độ nhạy cảm với nóng và lạnh, nhưng tất cả các loài thực vật đều có giới hạn của chúng. Bất kỳ nhiệt độ cực cao nào cũng có thể làm hỏng màng tế bào. â€¢ Nhiệt độ cao làm mất ổn định màng và làm biến tính nhiều protein, đặc biệt là một số enzyme quang hợp. • Nhiệt độ thấp làm cho màng mất tính lưu động và làm thay đổi khả năng thấm của chúng với các chất hòa tan. • Nhiệt độ đóng băng có thể hình thành các tinh thể băng, làm hỏng màng. Thực vật có cả sự thích nghi cơ bản và phản ứng cảm ứng để đối phó với sự khắc nghiệt của nhiệt độ. SỰ THÍCH THÍCH VỀ GIẢI PHÁP Nhiều loài thực vật sống trong môi trường nóng có khả năng thích nghi cơ bản tương tự như các loài thực vật xerophyte. Những sự thích nghi này bao gồm các sợi lông và gai giúp tản nhiệt và các dạng lá ít cản ánh sáng mặt trời trực tiếp hơn. RECAP Thực vật sống trong môi trường khô ráo hoặc bão hòa nước liên tục có sự thích nghi về cấu trúc để đối phó với những điều kiện đó. Các cơ chế bảo vệ thực vật khỏi stress hạn hán được bắt đầu bằng con đường truyền tín hiệu liên quan đến axit abscisic. Protein sốc nhiệt giúp cây thích nghi với nhiệt độ cao và thấp. • Mô tả hai sự thích nghi về cấu trúc để phát triển trong đất bão hòa nước. Xem trang. 808 – Vai trò của axit abscisic trong việc thích nghi với stress hạn hán là gì? Xem trang. 809 và Hình 39.14 â€¢ Những điều kiện

môi trường nào tạo ra sự hình thành các protein sốc nhiệt và những protein đó có chức năng gì? Xem trang. 810 Cũng giống như khí hậu khắc nghiệt có thể hạn chế sự phát triển của thực vật, sự hiện diện của một số chất, chẳng hạn như muối và kim loại nặng, có thể khiến môi trường trở nên khắc nghiệt đối với sự phát triển của thực vật. Thực vật xử lý muối và kim loại nặng như thế nào? PHẢN ỨNG SỐC NHIỆT Phản ứng cảm ứng của thực vật đối với stress nhiệt tương tự như phản ứng với stress hạn ở chỗ các protein mới được tạo ra, thường dưới sự chỉ đạo của con đường truyền tín hiệu qua trung gian axit abscisic. Trong vòng vài phút sau khi thử nghiệm tiếp xúc với nhiệt độ tăng cao (thường là tăng 5°C-10°C), thực vật sẽ tổng hợp một số loại protein sốc nhiệt. Trong số các protein này có chaperonin, giúp các protein khác duy trì cấu trúc của chúng và tránh bị biến tính. Nhiệt độ ngưỡng để sản xuất các protein sốc nhiệt khác nhau, nhưng 39°C là đủ để tạo ra chúng ở hầu hết các loại thực vật. LÀM CỨNG LẠNH Nhiệt độ thấp trên điểm đóng băng có thể gây tổn thương do lạnh ở nhiều loại cây trồng, bao gồm các loại cây trồng như lúa, ngô và bông cũng như các loại cây nhiệt đới như chuối. Nhiều loài thực vật có thể thích nghi với nhiệt độ mát hơn thông qua một quá trình gọi là làm cứng lạnh, đòi hỏi phải tiếp xúc nhiều lần với nhiệt độ mát mẻ trong nhiều ngày. Một thay đổi quan trọng trong quá trình đông cứng là sự gia tăng tỷ lệ axit béo không bão hòa trong màng tế bào,cho phép chúng duy trì tính lưu động và hoạt động bình thường ở nhiệt độ mát hơn (xem Hình 3.21). Thực vật có khả năng điều chỉnh mức độ bão hòa của lipid màng cao hơn động vật. Ngoài ra, nhiệt độ thấp tạo ra sự hình thành các protein tương tự như protein sốc nhiệt, giúp bảo vệ khỏi tổn thương do lạnh. Nếu tinh thể băng hình thành bên trong tế bào thực vật, chúng có thể tiêu diệt tế bào bằng cách chọc thủng các bào quan và màng sinh chất. Hơn nữa, sự phát triển của các tinh thể băng bên ngoài tế bào có thể hút nước từ tế bào và làm chúng mất nước. Thực vật chịu lạnh có nhiều cách thích nghi khác nhau để đối phó với những vấn đề này, bao gồm cả việc sản xuất protein chống đông làm chậm sự phát triển của tinh thể băng. Một số chất hòa tan độc hại được tìm thấy trong đất, nhưng trên toàn thế giới, không có chất độc hại nào hạn chế sự phát triển của thực vật hạt kín hơn muối thông thường (natri clorua). Môi trường sống mặn - mặn - hỗ trợ tốt nhất cho các loại thảm thực vật hạn chế. Môi trường sống mặn được tìm thấy ở nhiều địa phương khác nhau, từ sa mạc khô, nóng đến đầm lầy ven biển ẩm ướt, mát mẻ. Dọc theo bờ biển, môi trường nước mặn được tạo ra do phun nước biển. Bản thân đại dương là một môi trường mặn, cũng như các cửa sông, nơi nước ngọt và nước mặn gặp nhau và hòa quyện. Xâm nhập mặn đất nông nghiệp là một vấn đề toàn cầu đang gia tăng (Hình 39.16). Ngay cả khi cây trồng được tưới bằng nước ngọt, các ion natri từ nước tích tụ trong đất với nồng độ cao hơn bao giờ hết khi nước bay hơi. Môi trường mặn đặt ra thách thức thẩm thấu cho cây trồng. Do nồng độ muối cao, môi trường mặn 39.16 Đất mặn Sự tích tụ muối từ nước tưới với hệ thống thoát nước không đầy đủ đã khiến loại đất này ở miền trung California trở nên không phù hợp cho hầu hết sự phát triển của cây trồng.Ngay cả khi cây trồng được tưới bằng nước ngọt, các ion natri từ nước tích tụ trong đất với nồng độ cao hơn bao giờ hết khi nước bay hơi. Môi trường mặn đặt ra thách thức thẩm thấu cho cây trồng. Do nồng độ muối cao, môi trường mặn 39.16 Đất mặn Sự tích tụ muối từ nước tưới với hệ thống thoát nước không đầy đủ đã khiến loại đất này ở miền trung California trở nên không phù hợp cho hầu hết sự phát triển của cây trồng.Ngay cả khi cây trồng được tưới bằng nước ngọt, các ion natri từ nước tích tụ trong đất với nồng độ cao hơn bao giờ hết khi nước bay hơi. Môi trường mặn đặt ra thách thức thẩm thấu cho cây trồng. Do nồng độ muối cao, môi trường mặn 39.16 Đất mặn Sự tích tụ muối từ nước tưới với hệ thống thoát nước không đầy đủ đã khiến loại đất này ở miền trung California trở nên không phù hợp cho hầu hết sự phát triển của cây trồng.

39.4 có thế năng nước âm bất thường (xem Hình 35.2). Để lấy được nước từ môi trường như vậy, cây trồng phải có thế năng nước âm hơn nữa; nếu không nước sẽ khuếch tán ra khỏi tế bào và cây sẽ héo và chết. Thực vật trong môi trường mặn cũng bị thách thức bởi độc tính tiềm ẩn của natri, chất này ức chế tổng hợp enzyme và protein. Hầu hết các loài halophyte đều tích lũy muối. Halophytes - những loài thực vật thích nghi với môi trường nước mặn - được tìm thấy trong nhiều nhóm thực vật có hoa. Hầu hết các loài chịu mặn đều có chung một cách thích nghi: chúng hấp thụ natri và ion clorua và vận chuyển các ion đó đến lá của chúng. Các ion tích lũy được lưu trữ trong không bào trung tâm của tế bào lá, cách xa các phần nhạy cảm hơn của tế bào. Các loài nonhalophytes tích lũy tương đối ít natri, ngay cả khi được đặt trong môi trường muối; lượng natri được rễ cây hấp thụ thì rất ít được vận chuyển đến chồi. Nồng độ muối tăng lên trong các mô của halophyte làm giảm thế năng nước của chúng và cho phép chúng lấy nước từ môi trường muối. Một số loài chịu mặn có khả

năng thích nghi khác với cuộc sống trong môi trường nước mặn. Ví dụ, một số loài có tuyến muối trong lá. Các tuyến này bài tiết muối, muối đọng lại trên bề mặt lá cho đến khi bị mưa hoặc gió cuốn đi (Hình 39.1 7). Sự thích nghi này làm giảm nguy cơ ngộ độc do muối tích tụ được tìm thấy ở một số loài thực vật sa mạc như Fmnkenia palmeri và ở một số loài cây ngập mặn mọc trong nước biển. Các tuyến muối có thể đóng nhiều vai trò, như ở loài cây bụi sa mạc Atriplex halimus. Cây bụi này có các tuyến tiết muối thành các bong bóng nhỏ trên lá. Bằng cách giảm thế năng nước của lá, muối này không chỉ giúp lá lấy được nước từ rễ mà còn làm giảm sự mất nước xuyên hơi nước vào khí quyển. Sự thích nghi mà chúng ta vừa thảo luận là đặc trưng của loài chịu mặn. Một số khả năng thích nghi khác được chia sẻ bởi halophytes và xerophyte, bao gồm lớp biểu bì dày, mọng nước và quang hợp CAM. 39.17 Bài tiết muối Loại cây ngập mặn nước mặn này có các tuyến muối đặc biệt bài tiết muối, muối xuất hiện ở đây dưới dạng tinh thể trên lá. Thực vật xử lý muối và kim loại nặng như thế nào? 811 Một số cây trồng có thể chịu được kim loại nặng Muối không phải là chất tan độc hại duy nhất có trong đất. Nồng độ cao của một số ion kim loại nặng, chẳng hạn như crom, thủy ngân, chì và cadmium, gây độc cho hầu hết các loại cây trồng; nhiều ion trong số này độc hơn natri ở nồng độ tương đương. Một số khu vực địa lý giàu kim loại nặng một cách tự nhiên do các quá trình địa chất thông thường. Ở những nơi khác, mưa axit dẫn đến giải phóng các ion nhôm độc hại trong đất. Các hoạt động của con người, đặc biệt là khai thác quặng kim loại, để lại những khu vực cục bộ - được gọi là chất thải - với nồng độ kim loại nặng cao và nồng độ chất dinh dưỡng thấp. Những vị trí như vậy không tốt cho hầu hết thực vật và hạt rơi vào chúng thường không tạo ra cây trưởng thành.Tuy nhiên, hầu hết các chất thải mỏ giàu kim loại nặng không hoàn toàn cằn cỗi. Chúng có thể hỗ trợ các quần thể thực vật khỏe mạnh khác biệt về mặt di truyền với các quần thể cùng loài trên vùng đất bình thường xung quanh. Làm thế nào để những cây này tồn tại? Ban đầu, các nhà thực vật học tin rằng một số thực vật có thể chịu đựng được kim loại nặng bằng cách loại trừ chúng: bằng cách không hấp thụ các ion kim loại, thực vật sẽ tránh bị nhiễm độc. Tuy nhiên, các cuộc điều tra sâu hơn đã chỉ ra rằng những cây có khả năng chịu đựng mọc trên chất thải mỏ có hấp thụ kim loại nặng, tích tụ nồng độ có thể giết chết hầu hết các loài thực vật. Hơn 200 loài thực vật đã được xác định là siêu tích lũy, lưu trữ một lượng lớn kim loại như asen (As), cadmium (Cd), niken (Ni), nhôm (Al) và kẽm (Zn). Có lẽ loài siêu tích lũy được nghiên cứu nhiều nhất là cây rau má (Thlaspi caerulescens). Trước khi có sự ra đời của phân tích hóa học, các thợ mỏ thường sử dụng sự hiện diện của loài cây này như một dấu hiệu cho thấy trữ lượng giàu khoáng sản. Một cây Thlaspi có thể tích lũy tới 30.000 ppm Zn (hầu hết các cây chứa 100 ppm) và 1.500 ppm Cd (hầu hết các cây chứa 1 ppm). Các nghiên cứu về Thlaspi và các loài siêu tích lũy khác đã tiết lộ sự hiện diện của một số cơ chế phổ biến: “Tăng vận chuyển ion vào rễ” Tăng tốc độ chuyển vị trí của các ion đến lá “Tích lũy ion trong không bào ở chồi” Khả năng chống lại các ion' Độc tính Kiến thức về các cơ chế siêu tích lũy này và các gen cơ bản của chúng đã dẫn đến sự xuất hiện của phương pháp xử lý bằng thực vật, một hình thức xử lý sinh học (xem Phần 18.6) sử dụng thực vật để làm sạch ô nhiễm môi trường. Một số dự án xử lý bằng thực vật sử dụng các chất siêu tích lũy tự nhiên, trong khi những dự án khác sử dụng gen từ các chất siêu tích lũy để tạo ra cây chuyển gen phát triển nhanh hơn và thích nghi tốt hơn với một môi trường bị ô nhiễm cụ thể. Trong cả hai trường hợp, cây trồng được trồng trên đất bị ô nhiễm, nơi chúng hoạt động như "máy hút bụi" tự nhiên; bằng cách hấp thụ các chất gây ô nhiễm (Hình 39.1 8). Sau đó, cây được thu hoạch và xử lý để loại bỏ các chất gây ô nhiễm. Có lẽ việc sử dụng phương pháp xử lý bằng thực vật mạnh mẽ nhất xảy ra sau một vụ tai nạn tại nhà máy điện hạt nhân ở Chernobyl, Ukraine (khi đó là một phần của Liên Xô), vào năm 1986, khi cây hướng dương được sử dụng để loại bỏ uranium khỏi vùng đất gần đó. Phương pháp xử lý bằng thực vật hiện được sử dụng rộng rãi trong việc làm sạch đất sau khi khai thác theo dải.Hơn 200 loài thực vật đã được xác định là siêu tích lũy, lưu trữ một lượng lớn kim loại như asen (As), cadmium (Cd), niken (Ni), nhôm (Al) và kẽm (Zn). Có lẽ loài siêu tích lũy được nghiên cứu nhiều nhất là cây rau má (Thlaspi caerulescens). Trước khi có sự ra đời của phân tích hóa học, các thợ mỏ thường sử dụng sự hiện diện của loài cây này như một dấu hiệu cho thấy trữ lượng giàu khoáng sản. Một cây Thlaspi có thể tích lũy tới 30.000 ppm Zn (hầu hết các cây chứa 100 ppm) và 1.500 ppm Cd (hầu hết các cây chứa 1 ppm). Các nghiên cứu về Thlaspi và các loài siêu tích lũy khác đã tiết lộ sự hiện diện của một số cơ chế phổ biến: “Tăng vận chuyển ion vào rễ” Tăng tốc độ chuyển vị trí của các ion đến lá “Tích lũy ion trong không bào ở chồi” Khả năng chống lại các ion' Độc tính Kiến thức về các cơ chế siêu tích lũy này và các gen cơ bản của chúng đã dẫn đến sự xuất hiện của phương pháp xử lý bằng thực vật, một hình thức xử lý sinh học (xem Phần 18.6) sử dụng

thực vật để làm sạch ô nhiễm môi trường. Một số dự án xử lý bằng thực vật sử dụng các chất siêu tích lũy tự nhiên, trong khi những dự án khác sử dụng gen từ các chất siêu tích lũy để tạo ra cây chuyển gen phát triển nhanh hơn và thích nghi tốt hơn với một môi trường bị ô nhiễm cụ thể. Trong cả hai trường hợp, cây trồng được trồng trên đất bị ô nhiễm, nơi chúng hoạt động như "máy hút bụi" tự nhiên; bằng cách hấp thụ các chất gây ô nhiễm (Hình 39.1 8). Sau đó, cây được thu hoạch và xử lý để loại bỏ các chất gây ô nhiễm. Có lẽ việc sử dụng phương pháp xử lý bằng thực vật mạnh mẽ nhất xảy ra sau một vụ tai nạn tại nhà máy điện hạt nhân ở Chernobyl, Ukraine (khi đó là một phần của Liên Xô), vào năm 1986, khi cây hướng dương được sử dụng để loại bỏ uranium khỏi vùng đất gần đó. Phương pháp xử lý bằng thực vật hiện được sử dụng rộng rãi trong việc làm sạch đất sau khi khai thác theo dải.Hơn 200 loài thực vật đã được xác định là siêu tích lũy, lưu trữ một lượng lớn kim loại như asen (As), cadmium (Cd), niken (Ni), nhôm (Al) và kẽm (Zn). Có lẽ loài siêu tích lũy được nghiên cứu nhiều nhất là cây rau má (Thlaspi caerulescens). Trước khi có sự ra đời của phân tích hóa học, các thợ mỏ thường sử dụng sự hiện diện của loài cây này như một dấu hiệu cho thấy trữ lượng giàu khoáng sản. Một cây Thlaspi có thể tích lũy tới 30.000 ppm Zn (hầu hết các cây chứa 100 ppm) và 1.500 ppm Cd (hầu hết các cây chứa 1 ppm). Các nghiên cứu về Thlaspi và các loài siêu tích lũy khác đã tiết lộ sự hiện diện của một số cơ chế phổ biến: “Tăng vận chuyển ion vào rễ” Tăng tốc độ chuyển vị trí của các ion đến lá “Tích lũy ion trong không bào ở chồi” Khả năng chống lại các ion' Độc tính Kiến thức về các cơ chế siêu tích lũy này và các gen cơ bản của chúng đã dẫn đến sự xuất hiện của phương pháp xử lý bằng thực vật, một hình thức xử lý sinh học (xem Phần 18.6) sử dụng thực vật để làm sạch ô nhiễm môi trường. Một số dự án xử lý bằng thực vật sử dụng các chất siêu tích lũy tự nhiên, trong khi những dự án khác sử dụng gen từ các chất siêu tích lũy để tạo ra cây chuyển gen phát triển nhanh hơn và thích nghi tốt hơn với một môi trường bị ô nhiễm cụ thể. Trong cả hai trường hợp, cây trồng được trồng trên đất bị ô nhiễm, nơi chúng hoạt động như "máy hút bụi" tự nhiên; bằng cách hấp thụ các chất gây ô nhiễm (Hình 39.1 8). Sau đó, cây được thu hoạch và xử lý để loại bỏ các chất gây ô nhiễm. Có lẽ việc sử dụng phương pháp xử lý bằng thực vật mạnh mẽ nhất xảy ra sau một vụ tai nạn tại nhà máy điện hạt nhân ở Chernobyl, Ukraine (khi đó là một phần của Liên Xô), vào năm 1986, khi cây hướng dương được sử dụng để loại bỏ uranium khỏi vùng đất gần đó. Phương pháp xử lý bằng thực vật hiện được sử dụng rộng rãi trong việc làm sạch đất sau khi khai thác theo dải.trong khi những người khác sử dụng gen từ các loài siêu tích lũy để tạo ra cây chuyển gen phát triển nhanh hơn và thích nghi tốt hơn với một môi trường bị ô nhiễm cụ thể. Trong cả hai trường hợp, cây trồng được trồng trên đất bị ô nhiễm, nơi chúng hoạt động như "máy hút bụi" tự nhiên; bằng cách hấp thụ các chất gây ô nhiễm (Hình 39.1 8). Sau đó, cây được thu hoạch và xử lý để loại bỏ các chất gây ô nhiễm. Có lẽ việc sử dụng phương pháp xử lý bằng thực vật mạnh mẽ nhất xảy ra sau một vụ tai nạn tại nhà máy điện hạt nhân ở Chernobyl, Ukraine (khi đó là một phần của Liên Xô), vào năm 1986, khi cây hướng dương được sử dụng để loại bỏ uranium khỏi vùng đất gần đó. Phương pháp xử lý bằng thực vật hiện được sử dụng rộng rãi trong việc làm sạch đất sau khi khai thác theo dải.trong khi những người khác sử dụng gen từ các loài siêu tích lũy để tạo ra cây chuyển gen phát triển nhanh hơn và thích nghi tốt hơn với một môi trường bị ô nhiễm cụ thể. Trong cả hai trường hợp, cây trồng được trồng trên đất bị ô nhiễm, nơi chúng hoạt động như "máy hút bụi" tự nhiên; bằng cách hấp thụ các chất gây ô nhiễm (Hình 39.1 8). Sau đó, cây được thu hoạch và xử lý để loại bỏ các chất gây ô nhiễm. Có lẽ việc sử dụng phương pháp xử lý bằng thực vật mạnh mẽ nhất xảy ra sau một vụ tai nạn tại nhà máy điện hạt nhân ở Chernobyl, Ukraine (lúc đó là một phần của Liên Xô), vào năm 1986, khi cây hướng dương được sử dụng để loại bỏ uranium khỏi vùng đất gần đó. Phương pháp xử lý bằng thực vật hiện được sử dụng rộng rãi trong việc làm sạch đất sau khi khai thác theo dải.

 39.18 Xử lý bằng thực vật Thực vật tích lũy kim loại nặng có thể được sử dụng để làm sạch đất bị ô nhiễm. Ở đây, cây dương đang được sử dụng để loại bỏ chất gây ô nhiễm khỏi căn cứ không quân. Sau khi tìm ra những loài thực vật tích lũy các kim loại quý như Ni, coban (Co), bạc (Ag), một số nhà khoa học đã đề xuất sử dụng những loài thực vật này để khai thác phytomining. Giống như phương pháp xử lý bằng thực vật, thực vật sẽ được sử dụng để hấp thụ kim loại từ đất, nhưng kim loại sẽ được chiết xuất khỏi thực vật sau khi chúng được thu hoạch. Halophytes có một số khả năng thích nghi với môi trường sống mặn, hầu hết đều liên quan đến các cơ chế làm giảm tiềm năng nước của chúng. Một số cây có thể chịu được đất giàu kim loại nặng gây độc cho hầu hết các cây khác. • Một

số vai trò của tuyến muối ở lá halophyte là gì? Xem trang. 81 1 â€¢ Thực vật được sử dụng như thế nào để xử lý bằng phương pháp quang học? Xem trang. 81 1 Tình trạng điều trị bệnh sốt rét bằng artemisinin hiện nay như thế nào? ĐÁP ÁN Từ năm 2000, artemisinin đã trở thành trụ cột trong điều trị bệnh sốt rét trên toàn thế giới. Hàng triệu người dùng nó mỗi ngày. Do khả năng hòa tan của phân tử tự nhiên khá hạn chế nên các nhà hóa học đã tổng hợp các dẫn xuất của nó dễ hòa tan hơn và dễ hấp thụ hơn. Tuy nhiên, có một mối nguy hiểm nghiêm trọng là ký sinh trùng sốt rét sẽ phát triển đề kháng với artemisinin và các dẫn xuất của nó, vì vậy những loại thuốc này được sử dụng kết hợp với các loại thuốc tổng hợp khác. Làm thế nào để thực vật đối phó với mầm bệnh? “Thực vật và mầm bệnh đã cùng nhau tiến hóa trong một cuộc “chạy đua vũ trang” liên tục: mầm bệnh đã tiến hóa các cơ chế tấn công thực vật và thực vật đã tiến hóa các cơ chế để tự vệ trước những cuộc tấn công đó. â€¢ Phòng thủ cơ bản bao gồm thực vật' khả năng củng cố thành tế bào của chúng và ngăn chặn plasmodesmata khi bị tấn công, hạn chế khả năng mầm bệnh virus di chuyển từ tế bào này sang tế bào khác. “Phòng thủ cảm ứng được kích hoạt bởi một loạt các tác nhân kích thích phân tử và được chia thành hai loại chính: miễn dịch chung và miễn dịch cụ thể. Xem lại Hình 39.2, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 39.1 â€¢ Khái niệm gen-gen phụ thuộc vào sự phù hợp giữa gen kháng (R) của cây trồng và gen Avirulence (Avr) của mầm bệnh. Xem lại Hình 39.3 â€¢ Trong phản ứng quá mẫn cảm với nhiễm trùng do vi khuẩn hoặc nấm, tế bào tạo ra hai loại phân tử phòng thủ: phytoalexin và protein liên quan đến sinh bệnh học (PR). Một số tế bào xung quanh khu vực bị nhiễm bệnh chết đi, phong tỏa mầm bệnh và những tổn thương mà chúng gây ra. â € ¢ Phản ứng quá mẫn thường kéo theo tình trạng kháng thuốc mắc phải toàn thân, trong đó axit salicylic kích hoạt quá trình tổng hợp thêm các hợp chất phòng thủ. CHƯƠNG TÓM TẮT 39 – Thực vật sử dụng sự can thiệp RNA để phát triển khả năng miễn dịch đặc hiệu đối với virus RNA xâm nhập. Làm thế nào để thực vật đối phó với động vật ăn cỏ? â€¢ Một số thực vật tạo ra chất chuyển hóa thứ cấp để bảo vệ chống lại động vật ăn cỏ. Xem lại Bảng 39.1, Hình 39.6 â€¢ Các hormone, bao gồm jasmonate,tham gia vào con đường truyền tín hiệu dẫn đến việc sản xuất các hợp chất phòng thủ. Ôn lại Hình 39.7 â€¢ Thực vật tự bảo vệ mình trước các hóa chất bảo vệ độc hại của chính chúng bằng cách cách ly chúng trong các ngăn chuyên dụng, bằng cách chỉ sản sinh ra chúng sau khi cây đã bị hư hại hoặc bằng cách biến đổi các enzyme hoặc thụ thể không bị ảnh hưởng bởi chất độc hại. Làm thế nào để thực vật đối phó với căng thẳng môi trường? â€¢ Thực vật đối phó với căng thẳng môi trường bằng cách thích nghi (sức đề kháng được mã hóa di truyền) hoặc sự thích nghi (tăng khả năng chống chịu) Ôn lại Bảng 39.2 â€¢ Xerophytes là những thực vật thích nghi với môi trường khô. tiếp tục



Tóm tắt chương 813 – Một số thích nghi xerophytic là về cấu trúc, bao gồm lớp biểu bì dày lên, trichomes chuyên biệt, lỗ khí khổng, mọng nước và rễ cái dài. â € ¢ Một số thực vật tích lũy các chất hòa tan, làm cho thế năng nước của chúng thấp hơn để chúng có thể chịu được hạn hán. “Sự thích nghi với môi trường sống bão hòa nước bao gồm các tế bào khí, phần mở rộng của rễ cho phép hấp thụ oxy từ không khí và khí dung, mô trong đó oxy có thể được lưu trữ và sẵn sàng khuếch tán khắp cây. “Một con đường truyền tín hiệu liên quan đến axit abscisic khởi động phản ứng của thực vật đối với căng thẳng hạn hán. Ôn lại Hình 39.1 4, 39.15

â€¢ Màng và protein có thể bị hư hỏng do nhiệt độ quá cao hoặc quá thấp. Thực vật phản ứng với nhiệt độ khắc nghiệt bằng cách tạo ra các protein sốc nhiệt. â € ¢ Một số thực vật trải qua quá trình làm cứng lạnh, một quá trình thích nghi bao gồm những thay đổi về lipid màng và sản xuất protein sốc nhiệt. â€¢ Một số thực vật chống lại sự đóng băng bằng cách sản xuất ra các protein chống đông. Thực vật xử lý muối và kim loại nặng như thế nào? â€¢ Hầu hết các loài chịu mặn đều tích tụ muối. Một số có tuyến muối bài tiết muối lên bề mặt lá. “Một số thực vật sống trong đất giàu kim loại nặng là những loài siêu tích lũy, hấp thụ một lượng lớn kim loại đó vào mô của chúng. â€¢ Phytoremediation là việc sử dụng thực vật siêu tích lũy hoặc gen của chúng để làm sạch ô nhiễm môi trường. Xem HOẠT ĐỘNG 39.1 để ôn lại khái niệm của chương này. [iljrSfil Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn hoạt hình và hoạt động faTEIcS Life10e.com/is39 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Thực vật đôi khi tự bảo vệ mình khỏi các chất chuyển hóa thứ cấp độc hại của chính chúng bằng cách a. sản xuất các enzym đặc biệt có tác dụng tiêu diệt chất độc. b. chứa tiền chất độc hại ở một ngăn và các enzym chuyển hóa tiền chất đó thành sản phẩm độc hại ở ngăn khác. c. lưu trữ các chất độc hại trong ty thể hoặc lục lạp. d. phân phối các chất độc hại đến tất cả các tế bào của cây. đ. thực hiện chuyển hóa axit crassulacean. 2. Phát biểu nào về chất chuyển hóa thứ cấp là không đúng? Một. Chúng có thể được sử dụng để bảo vệ chống lại nấm. b. Một số gây độc cho động vật ăn cỏ. c. Một số là axit amin thường là một phần của protein. d. Các phân tử hòa tan trong nước được lưu trữ trong không bào. đ. Một số bắt chước hormone của động vật. 3. Điều nào sau đây không phải là sự thích nghi với môi trường khô ráo? Một. Tăng nồng độ chất tan trong không bào b. Lá có lông c. Lớp biểu bì nặng hơn trên biểu bì lá d. Khí khổng chìm e. Hệ thống rễ phát triển vào mỗi mùa mưa và chết đi khi trời khô 4. Một số cây thích nghi với môi trường đầm lầy đáp ứng nhu cầu oxy của rễ bằng một loại mô chuyên biệt gọi là a. nhu mô. b. khí khí. c. nhu mô. d. xơ cứng. đ. diệp lục. 5. Halophyte a. có thể tích tụ axit abscisic trong không bào của chúng. b. có thể có thế năng nước thấp hơn so với các cây khác. c. chỉ tích lũy natri. d.có tỷ lệ rễ trên chồi thấp. đ. hiếm khi tích lũy natri. 6. Điều nào sau đây không đúng với phản ứng miễn dịch chung của thực vật đối với mầm bệnh? Một. Nó có thể dẫn đến những thay đổi trong biểu hiện gen. b. Nó có thể dẫn đến việc sản xuất hormone thực vật. c. Đó là một phản ứng yếu so với khả năng miễn dịch cụ thể. d. Nó liên quan đến việc niêm phong các mô bị hư hỏng để ngăn chặn nhiễm trùng. đ. Nó được tạo ra khi cơ quan thụ cảm thực vật nhận ra mô hình phân tử của mầm bệnh.

814 CHƯƠNG 39 Phản ứng của thực vật trước những thách thức môi trường HIỂU & ÁP DỤNG 7. Sự thích nghi của động vật ăn cỏ có thể ảnh hưởng như thế nào đến sự tiến hóa của thực vật? Sự thích nghi của thực vật có thể ảnh hưởng đến sự tiến hóa của động vật ăn cỏ như thế nào? 8. Cây cà chua có thể bị nhiễm nấm Cladosporium. Cây chủ và mầm bệnh có thể có nhiều gen khác nhau liên quan đến phản ứng quá mẫn. Điền vào bảng mô tả các chủng nấm và kết quả gây bệnh cho cây: Kiểu gen Cladosporium Kiểu gen cà chua R1R2 R3R4 R1R4 Avr1Avr2 Khỏe mạnh Bệnh tật Khỏe mạnh f1 Avr2Avr3 Avr1Avr4 PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 9. Trong những thập kỷ tới, biến đổi khí hậu có thể có những tác động đáng kể đến sự tăng trưởng và năng suất của cây trồng, đặc biệt là các loại cây trồng cung cấp lương thực cho chúng ta. Thảo luận về các tác động sinh lý và các phản ứng di truyền có thể xảy ra trong quá trình nhân giống cây trồng sau đây: a. Ở Pakistan, lượng mưa giảm làm giảm năng suất lúa mì. b. Tại đồng bằng sông Cửu Long của Việt Nam, mực nước biển dâng cao làm ngập các cánh đồng lúa, khiến năng suất giảm mạnh. c. Nhiệt độ và độ ẩm tăng ở miền Tây Canada gây ra sự gia tăng bệnh gỉ sắt ở lúa mì. 10. Giun sừng thuốc lá (Manduca sexta) thích nghi với việc ăn các loại cây sản xuất nicotin. Bằng cách sử dụng cây thuốc lá biến đổi gen được mô tả trong Hình 39.6, bạn có thể kiểm tra giả thuyết rằng nicotin trong chế độ ăn uống bảo vệ sâu sừng thuốc lá chống lại ký sinh trùng Cotesia congregatal của nó như thế nào. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều nội dung khác nghiên cứu và xem xét các nguồn tài liệu.

PHẦN CHÍN Động vật: Hình dạng và chức năng Sinh lý học, quá trình lưu huỳnh và điều chỉnh nhiệt độ CHƯƠNG NỘI DUNG 40.1 Động vật đa bào cung cấp nhu cầu tế bào của chúng như thế nào? 40.2 Mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan là gì? 40.3 Nhiệt độ ảnh hưởng đến hệ thống sống như thế nào? 40.4 Động vật thay đổi sự trao đổi nhiệt của chúng với môi trường như thế nào? 40.5 Sinh vật thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ

cơ thể như thế nào? Những giới hạn đối với thành tích Paula Radcliffe, được chụp ở đây trong màn trình diễn giành chiến thắng của cô tại cuộc thi Marathon thành phố New York năm 2008, đã ngã gục vì căng thẳng vì nóng trong cuộc chạy marathon Olympic 2004. Khi cơ thể phải chịu nhiệt độ quá cao, cơ chế cân bằng nội môi của nó có thể bị hỏng. HE 2008 NEW YORK CITY MARATHON diễn ra vào một ngày tháng 11 trong lành, lạnh lẽo và nhiều gió. Lần thứ ba, người phụ nữ về nhất trong cuộc đua 41 km này là kỷ lục gia thế giới Paula Radcliffe. Radcliffe cũng từng được kỳ vọng sẽ giành chiến thắng ở nội dung marathon nữ tại Thế vận hội 2004. Nhưng cuộc đua đó diễn ra vào một ngày cực kỳ nóng (cao 34°C), ẩm ướt ở Athens. Vượt qua sức nóng, Radcliffe gục ngã cách vạch đích 6 km. Ngược lại, nhiệt độ trung bình của ba cuộc đua marathon ở New York mà Radcliffe giành chiến thắng là 7°C. Dựa trên khảo sát nhiều cuộc chạy marathon, các vận động viên chạy ưu tú có thời gian tốt nhất khi nhiệt độ dưới 10°C; nhiệt độ cao hơn có thể có nghĩa là vấn đề nghiêm trọng. Giải Marathon Boston 2012 trùng với đợt nắng nóng trái mùa vào tháng 4, với nhiệt độ vượt quá 27°C. Trong suốt cuộc đua, 120 vận động viên đã được đưa đến bệnh viện trong tình trạng stress nhiệt nặng. Khi nhiệt độ bên trong cơ thể của một người tăng lên trên 40°C, các cơ quan chính bắt đầu suy yếu, tình trạng này được gọi là say nắng. Hàng năm, một số vận động viên bị say nắng, dẫn đến tử vong với tỷ lệ cao. Những người lính trong môi trường sa mạc có nguy cơ bị say nắng cao, cũng như những người lao động làm nhiều ngành nghề, bao gồm cứu hỏa, nông nghiệp và xây dựng. Tại sao say nắng lại là mối nguy hiểm đặc biệt đối với những người phải hoạt động dưới trời nóng? Câu trả lời ngắn gọn là cơ bắp hoạt động sẽ tạo ra nhiệt. Nhiệt lượng đó rời khỏi các cơ trong máu và được lưu thông khắp cơ thể, làm tăng nhiệt độ của các mô bên trong cơ thể. Mặc dù một phần máu nóng chảy đến da, nơi nhiệt có thể bị mất ra môi trường, con người vẫn phải đối mặt với những vấn đề mà tất cả các loài động vật có vú phải đối mặt là mất nhiệt quá mức. Đầu tiên, nhiệt độ bên trong bình thường của chúng không xa nhiệt độ môi trường gây ra stress nhiệt, vì vậy chúng không có nhiều vùng an toàn. Thứ hai, hầu hết bề mặt da của động vật có vú đều được bao phủ bởi một lớp lông cách nhiệt - rất tốt để bảo tồn nhiệt độ cơ thể trong môi trường lạnh, nhưng lại cản trở quá trình mất nhiệt ở môi trường ấm. Sự thích nghi tiến hóa ở động vật có vú đã dẫn đến sự mất nhiệt hiệu quả ở các khu vực không có lông như mũi, lưỡi và bàn chân. Ở những vùng này, các mạch máu chuyên biệt có thể mở ra và hoạt động như bộ tản nhiệt để phân tán nhiệt (ngược lại,những cổng này có thể đóng lại để bảo tồn nhiệt). Con người không có lông, nhưng tổ tiên tiến hóa của chúng ta thì có, và chúng ta giữ lại những đặc điểm thích nghi chung của mạch máu động vật có vú ở tay, chân và mặt (đó là lý do tại sao chúng ta đỏ mặt). m Chúng ta có thể tăng sự mất nhiệt từ các cổng nhiệt tự nhiên để bảo vệ chống lại stress nhiệt không? Xem câu trả lời ở trang 831.


OREGON TC
ING
KARA
ING
PAULA
NEW YORK CITY MARATHON

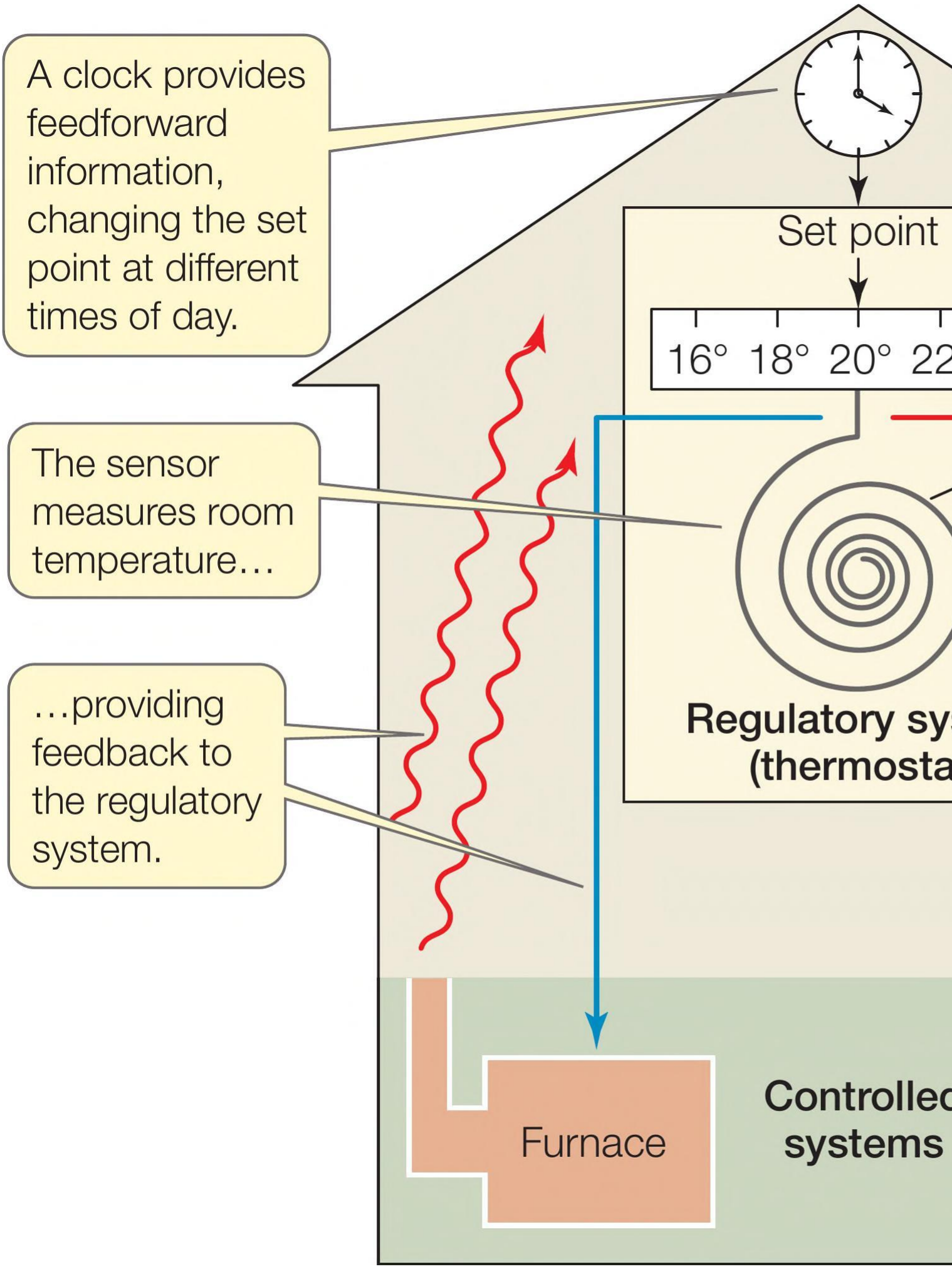

OREGON TC
ING
KARA
ING
PAULA
NEW YORK CITY MARATHON

816 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều hòa nhiệt độ Động vật đa bào cung cấp nhu cầu tế bào của chúng như thế nào? Tất cả các tế bào động vật phải lấy chất dinh dưỡng và oxy từ môi trường, đồng thời phải loại bỏ carbon dioxide và các chất thải khác của quá trình trao đổi chất ra môi trường. Tế bào của động vật thủy sinh rất nhỏ hoặc rất gầy đáp ứng những nhu cầu này bằng cách trao đổi trực tiếp với môi trường bên ngoài. Ở những động vật như vậy, không có tế bào nào tránh xa sự tiếp xúc trực tiếp với nước mà nó sống; Nước chứa chất dinh dưỡng, hấp thụ chất thải và cung cấp một môi trường vật lý tương đối không thay đổi. Hầu hết các tế bào của động vật lớn hơn không tiếp xúc trực tiếp với môi trường bên ngoài và nhu cầu của chúng phải được đáp ứng bởi một môi trường hoàn toàn bên trong động vật. Môi trường bên trong làm cho động vật đa bào phức tạp trở nên khả thi. Các tế bào của động vật đa bào tồn tại trong môi trường bên trong của dịch ngoại bào. Ví dụ, cơ thể con người có khoảng 60% là nước. Hai phần ba lượng nước đó được chứa trong các tế bào của chúng ta, trong khi một phần ba là dịch ngoại bào (ECF) là môi trường bên trong của chúng ta. Khoảng 20 phần trăm ECF (khoảng 3 lít) là huyết tương lưu thông trong mạch máu của chúng ta. 80 phần trăm còn lại (khoảng 11 lít) là dịch kẽ tắm trong mọi tế bào của cơ thể (Hình 40.1). Các tế bào riêng lẻ lấy chất dinh dưỡng từ chất lỏng kẽ này và thải các chất thải của chúng vào đó. Miễn là các điều kiện trong môi trường bên trong cơ thể được giữ trong giới hạn nhất định thì tế bào sẽ được bảo vệ khỏi những thay đổi và điều kiện khắc nghiệt của môi trường bên ngoài. Môi trường bên trong ổn định giúp động vật có thể chiếm giữ môi trường sống có thể giết chết tế bào của nó nếu chúng tiếp xúc trực tiếp với các điều kiện bên ngoài. Môi trường bên trong được giữ ổn định như thế nào? Khi các sinh vật đa bào tiến hóa, các tế bào trở nên chuyên biệt để duy trì các khía cạnh cụ thể của môi trường bên trong. Đổi lại, môi trường nội bộ đã tạo điều kiện cho các chuyên môn hóa này, vì mỗi tế bào không còn phải cung cấp tất cả các nhu cầu riêng của mình nữa. Một số tế bào tiến hóa để trở thành cầu nối giữa môi trường bên trong và bên ngoài của cơ thể và cung cấp các chức năng vận chuyển cần thiết để lấy chất dinh dưỡng vào và thải chất thải ra ngoài. Các tế bào khác trở nên chuyên biệt hóa cho các chức năng bên trong như tuần hoàn dịch ngoại bào, dự trữ năng lượng, vận động và xử lý thông tin. Sự tiến hóa của hệ thống sinh lý để duy trì môi trường bên trong khiến động vật đa bào có thể trở nên to hơn, dày hơn và phức tạp hơn, đồng thời cho phép chúng chiếm giữ nhiều môi trường sống khác nhau. Thành phần của môi trường bên trong liên tục bị thách thức bởi môi trường bên ngoài và bởi hoạt động trao đổi chất của các tế bào trong cơ thể.Các sinh vật phải duy trì môi trường bên trong của chúng ở trạng thái cân bằng nội môi - một phạm vi hẹp các điều kiện vật lý và sinh hóa ổn định để cơ thể hoạt động tối ưu. Nếu hệ thống sinh lý không hoạt động bình thường, cân bằng nội môi sẽ bị tổn hại, tế bào bị tổn thương và có thể chết. Để tránh mất cân bằng nội môi, hệ thống sinh lý phải được kiểm soát và điều chỉnh để đáp ứng với những thay đổi ở cả môi trường bên ngoài và bên trong. Việc duy trì cân bằng nội môi là một chủ đề trung tâm của sinh lý học. | Huyết tương là phần chất lỏng của máu và chiếm 20% tổng lượng dịch ngoại bào. Dịch nội bào Dịch kẽ I 80% dịch ngoại bào còn lại là dịch kẽ có nhiệm vụ tắm rửa các tế bào của cơ thể. Hồng cầu Mạch máu 40.1 Môi trường bên trong "Môi trường bên trong" là dịch ngoại bào, hay ECF, chiếm khoảng một phần ba tổng lượng nước trong cơ thể. ECF được tạo thành từ huyết tương và dịch kẽ. Trạng thái sinh lý của ECF phải duy trì ổn định trong giới hạn hẹp và duy trì sự ổn định đó là công việc của các hệ cơ quan trong cơ thể. Hệ thống sinh lý được điều hòa để duy trì cân bằng nội môi. Các hoạt động của hệ thống sinh lý được kiểm soát - tăng tốc hoặc chậm lại - bởi hoạt động của hệ thống thần kinh và nội tiết. Nhưng để điều chỉnh các hệ thống này và duy trì cân bằng nội môi thì cần có thông tin. Tương tự, hãy nghĩ đến bộ điều nhiệt điều khiển lò sưởi hoặc máy điều hòa không khí để điều chỉnh nhiệt độ của một ngôi nhà (Hình 40.2). Nhiệt độ mong muốn là điểm đặt hoặc điểm tham chiếu trên bộ điều chỉnh nhiệt. Cảm biến nhiệt phản ứng với nhiệt độ của không khí, cung cấp phản hồi – thông tin được so sánh với điểm đặt. Bất kỳ sự khác biệt nào giữa điểm đặt và nhiệt độ không khí đều là tín hiệu lỗi. Tín hiệu lỗi được chuyển thành hành động khắc phục - bật hoặc tắt máy điều hòa không khí hoặc lò sưởi. Một số thành phần của hệ thống sinh lý được gọi là tác nhân vì chúng tác động đến những thay đổi trong môi trường bên trong. Cơ bắp là một ví dụ đáng chú ý của tác nhân. Một ví dụ khác là các tế bào trong dạ dày tiết ra dịch tiêu hóa. Cơ quan tác động là những hệ thống được kiểm soát vì hoạt động của chúng được điều khiển bởi các tín hiệu thần kinh hoặc nội tiết tố từ hệ thống điều tiết. Các hệ thống điều tiết thu thập, xử lý và tích hợp thông tin, sau đó đưa ra lệnh cho các hệ thống được kiểm soát. Các thành phần quan trọng của bất kỳ hệ thống điều tiết nào là các cảm biến (ví dụ: các tế bào nhạy cảm với ánh sáng, nhiệt độ và áp suất) cung cấp thông tin phản hồi để so sánh với điểm

đặt bên trong. Phản hồi tiêu cực là thông tin được sử dụng để chống lại ảnh hưởng đã tạo ra tín hiệu lỗi. Bất cứ lực nào đang đẩy hệ thống ra khỏi điểm đặt của nó đều phải bị "bị phủ định." Trong ví dụ tương tự về bộ điều nhiệt của chúng ta, nhiệt độ không khí thấp hơn điểm đặt sẽ làm cho lò bật lên, sau đó sẽ đảo ngược hướng thay đổi của nhiệt độ không khí.Mặc dù không phổ biến như phản hồi tiêu cực nhưng phản hồi tích cực cũng tồn tại trong hệ thống sinh lý. Thay vì đưa hệ thống trở về điểm đặt, phản hồi tích cực sẽ khuếch đại phản hồi (tức là nó làm tăng độ lệch so với điểm đặt). MỘT

40.1 Mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan là gì? 817 40.2 Bộ điều nhiệt điều chỉnh nhiệt độ Bộ điều nhiệt điều chỉnh nhiệt độ của phòng bằng cách bật hoặc tắt lò sưởi hoặc máy điều hòa không khí để phản ứng với sự khác biệt giữa thông tin phản hồi (nhiệt độ phòng) và các điểm đặt được lập trình trong bộ điều nhiệt. ví dụ là hành vi tình dục, trong đó một chút kích thích sẽ gây ra nhiều hành vi hơn, điều này gây ra nhiều kích thích hơn, v.v. Phản hồi phản hồi tích cực có xu hướng đạt đến giới hạn và chấm dứt nhanh chóng. Quá trình sinh nở là một ví dụ điển hình. Các cơn co thắt của tử cung làm căng ống sinh, và sự căng ra đó sẽ kích thích các cơn co thắt ngày càng mạnh hơn cho đến khi em bé được sinh ra, lúc đó các cơn co thắt chấm dứt. Thông tin chuyển tiếp là một tính năng khác của hệ thống quản lý. Chức năng của nó là thay đổi điểm đặt trước sự thay đổi của các điều kiện. Bộ hẹn giờ trên bộ điều chỉnh nhiệt cung cấp thông tin tiếp theo bằng cách thay đổi điểm đặt nhiệt độ của hệ thống, thường giảm nhiệt độ vào buổi tối và tăng nhiệt độ vào buổi sáng. Nghe thấy những từ "theo dấu của bạn" trước cuộc đua là thông tin được chuyển tiếp giúp tăng nhịp tim của bạn khi chuẩn bị chạy. Thông tin Feedforward dự đoán một sự thay đổi trong môi trường nội bộ trước khi sự thay đổi đó xảy ra. RECAP Môi trường bên trong cung cấp nhu cầu của tất cả các tế bào tạo nên động vật đa bào phức tạp. Các cơ quan và hệ thống cơ quan kiểm soát thành phần của môi trường bên trong để duy trì cân bằng nội môi. “Ba khoang chứa nước trong cơ thể con người là gì? Tại sao ECF lại quan trọng đối với sự sống sót ở động vật đa bào? Xem trang. 816 và Hình 40.1 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa cơ chế kiểm soát phản hồi tiêu cực và tích cực. Xem trang 816-817 â€¢ Hãy nghĩ về hệ thống điều nhiệt trong chính ngôi nhà của bạn, điểm đặt là gì, phản hồi là gì và thông tin sẽ được chuyển tiếp là gì? Xem trang 816-817 và Hình 40.2 Nguyên tắc kiểm soát và điều tiết giúp tổ chức suy nghĩ của chúng ta về hệ thống sinh lý. Khi chúng ta hiểu cách một hệ thống hoạt động, chúng ta có thể hỏi nó được điều chỉnh như thế nào. Phần 9 của cuốn sách này mô tả các hệ thống sinh lý khác nhau, cách chúng hoạt động và cách chúng được điều chỉnh. Nhưng trước tiên, chúng tôi tóm tắt một số đặc điểm cấu trúc quan trọng của hệ thống sinh lý liên kết hoạt động của từng tế bào với hoạt động toàn thân của động vật đa bào. Mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan là gì? Kiểm soát, điều hòa và duy trì cân bằng nội môi là công việc của hệ thống phân cấp tương tác sinh lý tạo nên động vật đa bào (xem Hình 1.9 A). Mỗi hệ thống bao gồm các cơ quan riêng biệt, chẳng hạn như dạ dày, tim, phổi và thận. Các cơ quan được tạo thành từ tập hợp các tế bào giống nhau được gọi là mô; các mô lần lượt được tạo thành từ các loại tế bào khác nhau. Có nhiều loại tế bào chuyên biệt, nhưng chỉ có bốn loại mô:biểu mô, cơ, mô liên kết và mô thần kinh. Từ "mô" thường được dùng một cách tổng quát để chỉ một bộ phận của cơ quan, chẳng hạn như 'Tùng mô" hoặc "mô thận." Tuy nhiên, một cơ quan luôn bao gồm nhiều hơn một trong bốn loại mô. Ở đây chúng tôi sẽ chỉ cung cấp những mô tả ngắn gọn về bốn loại mô vì mỗi loại sẽ được xử lý chi tiết hơn trong bối cảnh một cơ quan hoặc hệ thống cơ quan mà nó đóng vai trò chính. Mô biểu mô là những tấm tế bào dày đặc, liên kết chặt chẽ với nhau. Mô biểu mô được hình thành bởi các tấm tế bào, tạo nên ranh giới giữa bên trong và bên ngoài cơ thể và giữa các khoang của cơ thể. Các mô biểu mô bao gồm lớp ngoài của da, lót các mạch máu và tạo nên các ống dẫn và ống nhỏ khác nhau (Hình 40.3). Chúng kiểm soát những phân tử và ion nào có thể di chuyển giữa các khoang cơ thể khác nhau, chẳng hạn như máu và dịch kẽ. Chúng vận chuyển có chọn lọc các ion và phân tử từ bên này sang bên kia của màng biểu mô; ví dụ, biểu mô ruột hấp thụ chất dinh dưỡng từ ruột và tiết ra dịch tiêu hóa vào ruột. Các tế bào tạo nên mô biểu mô có nhiều loại và cấu hình khác nhau. Các mô biểu mô nhiều lớp của da bị hao mòn nhiều. Theo đó, các tế bào biểu mô ở lớp sâu nhất của da có tốc độ phân chia tế bào cao, tạo ra các tế bào mới di chuyển dần lên bề mặt da, chết đi và bong ra (xem Hình 40. 3 A). Ngược lại, biểu mô ruột bao gồm một lớp tế bào cao, xếp chặt chẽ. Tế bào biểu mô có nhiều vai trò chuyên biệt. Một số tiết ra hormone, sữa, chất nhầy, enzym tiêu hóa hoặc mồ hôi. Một số khác có lông mao di chuyển các chất trên bề mặt hoặc qua các ống (xem Hình 40. 3B). Tế bào biểu mô cũng có thể cung cấp thông tin cho hệ thần kinh. Ví dụ, các tế bào nhạy cảm với mùi và vị là các tế bào biểu mô phát hiện các

hóa chất cụ thể.Chúng vận chuyển có chọn lọc các ion và phân tử từ bên này sang bên kia của màng biểu mô; ví dụ, biểu mô ruột hấp thụ chất dinh dưỡng từ ruột và tiết ra dịch tiêu hóa vào ruột. Các tế bào tạo nên mô biểu mô có nhiều loại và cấu hình khác nhau. Các mô biểu mô nhiều lớp của da bị hao mòn nhiều. Theo đó, các tế bào biểu mô ở lớp sâu nhất của da có tốc độ phân chia tế bào cao, tạo ra các tế bào mới di chuyển dần lên bề mặt da, chết đi và bong ra (xem Hình 40. 3 A). Ngược lại, biểu mô ruột bao gồm một lớp tế bào cao, xếp chặt chẽ. Tế bào biểu mô có nhiều vai trò chuyên biệt. Một số tiết ra hormone, sữa, chất nhầy, enzym tiêu hóa hoặc mồ hôi. Một số khác có lông mao di chuyển các chất trên bề mặt hoặc qua các ống (xem Hình 40. 3B). Tế bào biểu mô cũng có thể cung cấp thông tin cho hệ thần kinh. Ví dụ, các tế bào nhạy cảm với mùi và vị là các tế bào biểu mô phát hiện các hóa chất cụ thể.Chúng vận chuyển có chọn lọc các ion và phân tử từ bên này sang bên kia của màng biểu mô; ví dụ, biểu mô ruột hấp thụ chất dinh dưỡng từ ruột và tiết ra dịch tiêu hóa vào ruột. Các tế bào tạo nên mô biểu mô có nhiều loại và cấu hình khác nhau. Các mô biểu mô nhiều lớp của da bị hao mòn nhiều. Theo đó, các tế bào biểu mô ở lớp sâu nhất của da có tốc độ phân chia tế bào cao, tạo ra các tế bào mới di chuyển dần lên bề mặt da, chết đi và bong ra (xem Hình 40. 3 A). Ngược lại, biểu mô ruột bao gồm một lớp tế bào cao, xếp chặt chẽ. Tế bào biểu mô có nhiều vai trò chuyên biệt. Một số tiết ra hormone, sữa, chất nhầy, enzym tiêu hóa hoặc mồ hôi. Một số khác có lông mao di chuyển các chất trên bề mặt hoặc qua các ống (xem Hình 40. 3B). Tế bào biểu mô cũng có thể cung cấp thông tin cho hệ thần kinh. Ví dụ, các tế bào nhạy cảm với mùi và vị là các tế bào biểu mô phát hiện các hóa chất cụ thể.


A clock provides feedforward information, changing the set point at different times of day.
The sensor measures room temperature…
…providing feedback to the regulatory system.
Set point
16° 18° 20° 22
Regulatory sy
(thermosta
Furnace
Controlled
systems

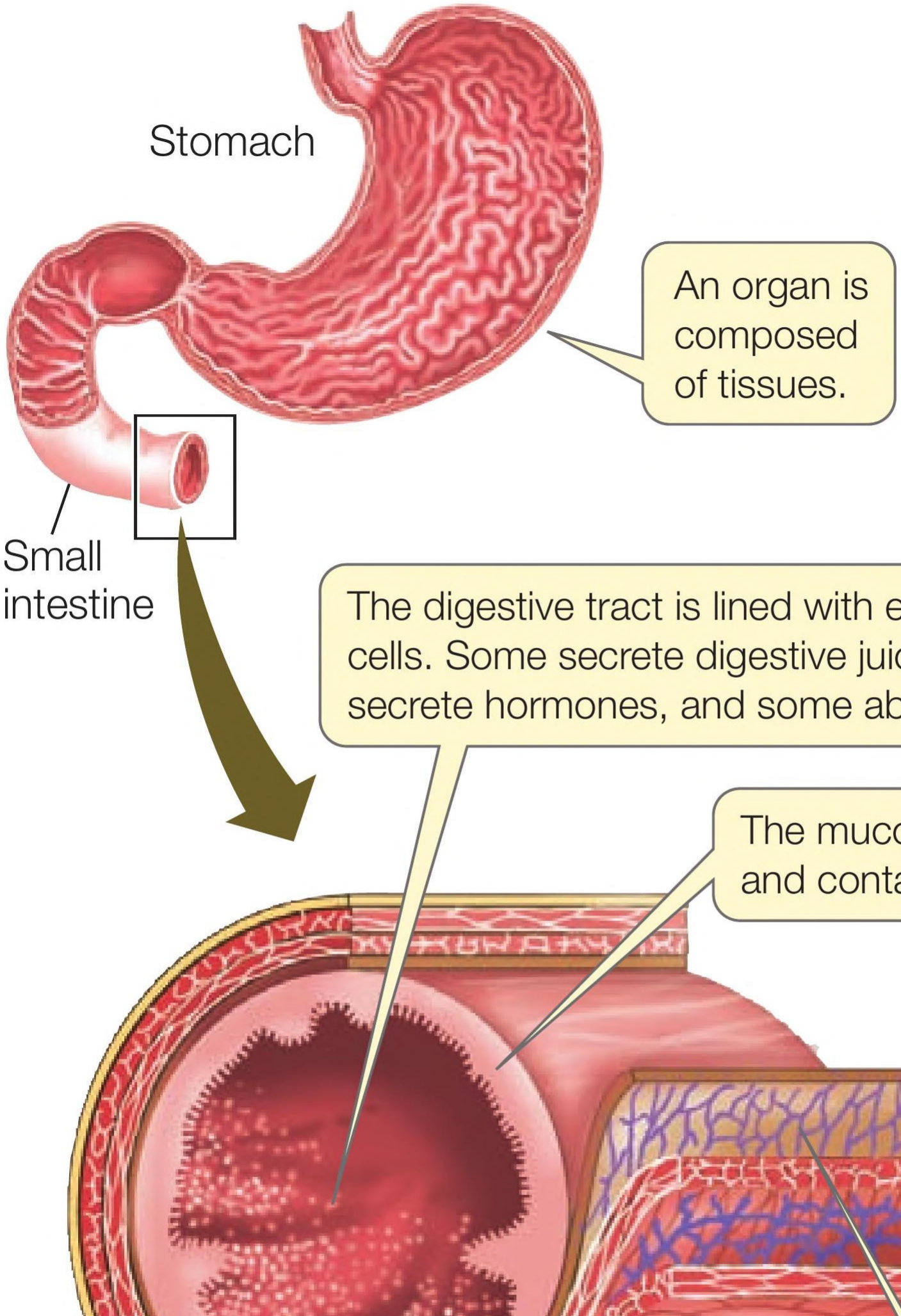
818 CHƯƠNG 40 Sinh lý, cân bằng nội môi và điều hòa nhiệt độ (A) Phân tầng ^ biểu mô Tế bào vảy p Biểu mô cột Cilia 30 giờ chiều Mô cơ tạo ra lực và chuyển động v ft ** 1 (C) Tế bào biểu mô hình khối 1 â€¢ jAUin if! A 20 giờ tối 25 giờ chiều 40.3 Mô biểu mô (A) Tế bào biểu mô tạo nên các lớp ngoài của da. Biểu mô này được phân tầng, từ các tế bào cũ cực kỳ mỏng (vảy) ở bề mặt đến các tế bào mới phân chia nhanh chóng và sẽ nổi lên trên bề mặt khi các tế bào cũ bong ra. (B) Biểu mô trụ có lông từ ống sinh sản nam (ống dẫn tinh). (C) Một lớp tế bào biểu mô hình khối tạo thành ống thận. Những tế bào này có nhiều chức năng vận chuyển phân tử. Mô cơ là loại mô có nhiều nhất trong cơ thể động vật. Họ là ví dụ nổi bật nhất về tác nhân tác động (xem trang 816). Các tế bào tạo nên các mô cơ chứa các sợi protein dài gọi là Actin và myosin, chúng tương tác để khiến các tế bào cơ co lại và tác dụng lực. Có ba loại mô cơ (Hình 40.4): • Cơ xương (được đặt tên như vậy vì phần lớn nó gắn liền với xương) chịu trách nhiệm vận động và các chuyển động khác của cơ thể như nét mặt, run rẩy và thở. - Cơ tim tạo nên tim và chịu trách nhiệm cho tim đập và bơm máu. - Cơ trơn tạo nên thành của nhiều cơ quan nội tạng rỗng như ruột, bàng quang và mạch máu. Các mô liên kết bao gồm xương, máu và mỡ. Các tế bào tạo nên mô liên kết thường được phân tán trong một chất nền ngoại bào do chính các tế bào này tiết ra. Thành phần và tính chất của chất nền khác nhau giữa các loại mô liên kết khác nhau, nhưng sợi protein luôn là thành phần quan trọng của chất nền. Protein chiếm ưu thế trong chất nền ngoại bào là collagen (xem Hình 5.22), chiếm khoảng 25% tổng lượng protein của cơ thể. Các sợi collagen rất khỏe và có khả năng chống căng, mang lại sức mạnh cho da và các kết nối giữa xương cũng như giữa xương và cơ. Những sợi này cũng cung cấp một khung giống như mạng lưới cho các cơ quan, tạo cho chúng hình dạng và độ bền cấu trúc. Elastin là một loại sợi protein khác được tìm thấy trong ma trận ngoại bào của các mô liên kết. Nó co lại sau (A) Cơ xương (B) Cơ tim (C) Cơ trơn 15 |jm j 30 giờ chiều 40.4 Tế bào cơ chứa các sợi protein Các sợi của hai loại protein cụ thể – actin và myosin – tương tác để gây ra sự co bóp và tạo ra lực trong mô cơ. (A) Sự sắp xếp đều đặn của các sợi Actin và myosin dẫn đến sự xuất hiện sọc (sọc) của cơ xương. (B) Các tế bào riêng lẻ của cơ tim được phân nhánh và tạo thành một mạng lưới cấu trúc chắc chắn. (C) Các sợi Actin và myosin của cơ trơn không được sắp xếp đều đặn và do đó nó không có hình dạng vân.

Tế bào sụn (A) (tế bào sụn) Ma trận 50 |jm (B) Mạch máu Các lớp tế bào xương trong ma trận khoáng hóa 15 |jm 40.5 Mô liên kết (A) Sụn đệm các khớp và làm cho các cấu trúc như tai cứng nhưng linh hoạt. Tế bào sụn, hay tế bào sụn, tiết ra chất nền ngoại bào giàu collagen và chondroitin sulfate. (B) Xương là mô liên kết giàu khoáng chất của bộ xương động vật có xương sống. (C) Máu là duy nhất trong số các mô liên kết, bao gồm các tế bào máu trôi nổi trong ma trận huyết tương ngoại bào. (D) "Trắng" Chất béo (trái) là mô mỡ điển hình, chứa những giọt lipid lớn dự trữ năng lượng và nguồn cung cấp máu hạn chế. Ở một số động vật có vú, bộ lông chuyên biệt có màu nâu. mỡ sinh nhiệt; mô này chứa đầy ty thể và mạch máu. Mỡ trắng 80 giờ tối Chất béo nâu 80 giờ tối Các mô thần kinh bao gồm tế bào thần kinh và tế bào thần kinh đệm bị kéo căng nên sợi đàn hồi có nhiều trong các mô thường xuyên bị kéo căng, chẳng hạn như thành phổi và các động mạch lớn. ™ Sụn và xương (Hình 40.5A,B) là các mô liên kết giúp nâng đỡ cấu trúc vững chắc. Nhiều tế bào khác nhau của mô thần kinh được chuyên biệt hóa để xử lý thông tin. Tế bào thần kinh thuộc một trong hai loại, tế bào thần kinh hoặc tế bào thần kinh đệm. • Các nơ-ron (Hình 40. 6A) có nhiều hình dạng và kích cỡ, nhưng tất cả các nơ-ron đều mã hóa và dẫn truyền thông tin dưới dạng tín hiệu điện. Hầu hết các tế bào thần kinh đều giải phóng các tín hiệu hóa học được tế bào đích tiếp nhận; các tế bào đích có thể là các tế bào thần kinh khác. • Máu (Hình 40. 5C) là một mô liên kết bao gồm các tế bào phân tán trong một chất nền ngoại bào lỏng rộng rãi, huyết tương. • Các tế bào mỡ (Hình 40.5 D) tạo thành mô liên kết lỏng lẻo để dự trữ lipid. Mô mỡ, hoặc 'Tat," là nguồn năng lượng dự trữ chính. Nó cũng đệm các cơ quan và các lớp mô mỡ dưới da có thể tạo ra rào cản mất nhiệt. 40.6 Mô thần kinh bao gồm tế bào thần kinh và tế bào thần kinh đệm (A) Tế bào thần kinh của con người này bao gồm một thân tế bào, một số quá trình nhận đầu vào từ các tế bào thần kinh khác và một sợi trục dài gửi thông tin đến các tế bào khác. (B) Một mặt cắt qua mô não người cho thấy tế bào hình sao, một loại tế bào thần kinh đệm. b Mao mạch sợi trục (B) |x Thân tế bào I của tế bào thần kinh Tế bào hình sao i _ i 20 giờ tối 60 giờ tối

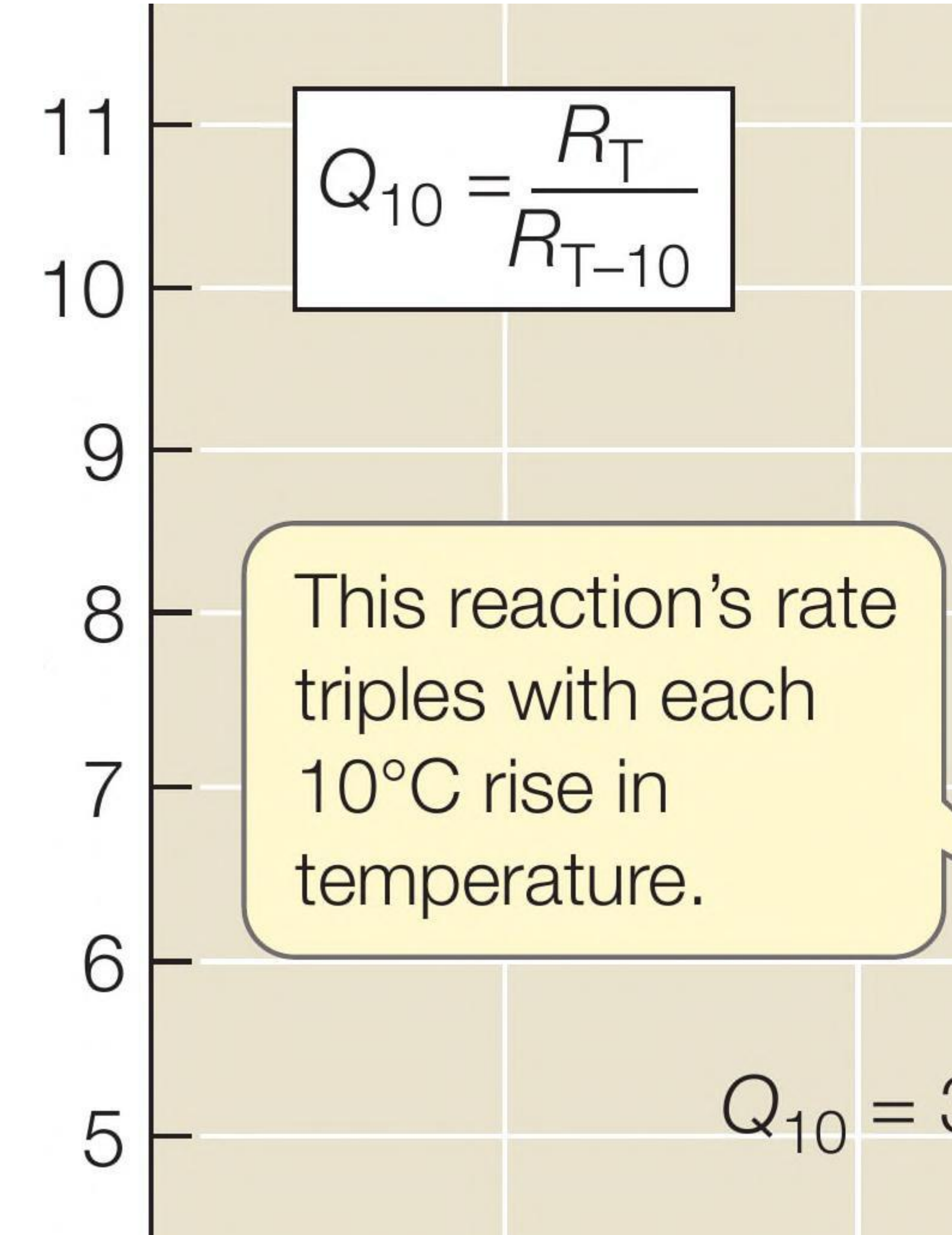
820 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều hòa nhiệt độ Tế bào cơ hoặc tế bào tiết ra hormone và các phân tử và chất khác, chẳng hạn như nước bọt. • Tế bào thần kinh đệm, hay glia, cung cấp nhiều chức

năng hỗ trợ cho tế bào thần kinh (Hình 40.6B). Một lớp glia tạo ra một rào cản giữa các mạch máu và mô thần kinh để bảo vệ hệ thần kinh khỏi các hóa chất có hại lưu thông trong máu. Mặc dù glia không tạo ra tín hiệu điện nhưng chúng có thể truyền đạt thông tin thông qua việc giải phóng tín hiệu hóa học và vai trò của chúng trong các quy trình điều tiết ngày càng được biết đến. Chương 45, 46 và 47 mô tả chi tiết các đặc tính của mô thần kinh. Các cơ quan bao gồm nhiều mô Các cơ quan bao gồm một biểu mô và một hoặc nhiều loại mô khác. Thật vậy, hầu hết các cơ quan đều bao gồm cả bốn loại mô. Thành ruột là một ví dụ điển hình (Hình 40.7). Bề mặt bên trong của nó được lót bằng một tấm tế bào biểu mô hình trụ. Các loại tế bào biểu mô khác nhau trong lớp lót này tiết ra hormone hoặc dịch tiêu hóa hoặc hấp thụ chất dinh dưỡng từ ruột. Bên dưới lớp biểu mô là một lớp mô liên kết gọi là niêm mạc. Trong mô liên kết này có các mạch máu, tế bào thần kinh và các tuyến (cụm tế bào biểu mô tiết). Các lớp mô cơ trơn đồng tâm Các lớp cơ trơn di chuyển thức ăn qua ruột. Các tế bào biểu mô và mô liên kết bao phủ các cơ quan bụng và lót trong khoang bụng. Một mạng lưới các mô thần kinh điều khiển và điều phối các cơn co thắt của cơ trơn. Dạ dày Ruột non Một cơ quan bao gồm các mô. Đường tiêu hóa được lót bằng các tế bào biểu mô. Một số tiết ra dịch tiêu hóa, một số tiết ra hormone và một số hấp thụ chất dinh dưỡng. Niêm mạc nằm dưới biểu mô và chứa nhiều mô liên kết. _/ 40.7 Mô hình thành các cơ quan Các cơ quan thuộc hệ tiêu hóa của con người như dạ dày và ruột non được cấu tạo từ cả 4 loại mô. giúp ruột co bóp để trộn thức ăn với dịch tiêu hóa. Một mạng lưới nơ-ron giữa các lớp cơ điều khiển những chuyển động này. Một cơ quan riêng lẻ thường là một phần của hệ thống cơ quan, một nhóm các cơ quan phối hợp với nhau để thực hiện các chức năng nhất định. Ví dụ, dạ dày, ruột non, gan và tuyến tụy là những bộ phận của hệ thống tiêu hóa. Vì vậy, chúng ta thấy một hệ thống phân cấp tổ chức, với các tế bào hình thành các mô trở thành một phần của các cơ quan, sau đó các cơ quan này được tổ chức trong hệ thống sinh lý hoạt động của một sinh vật riêng lẻ. TÓM TẮT Có bốn loại mô trong cơ thể động vật: biểu mô, liên kết, thần kinh và cơ. Các cơ quan riêng lẻ bao gồm nhiều loại mô và là một phần của hệ thống cơ quan. Tại sao điều quan trọng là các tế bào của mô biểu mô phải được tập trung dày đặc thành các tấm chặt? Xem trang. 817 và Hình 40.3 â€¢ Sự khác biệt chính giữa tế bào thần kinh và tế bào thần kinh đệm, hai loại tế bào tạo nên mô thần kinh là gì? Xem trang.819-820 â€¢Tổ chức phân cấp của chức năng sinh lý có ý nghĩa gì? Xem trang. 820 và Hình 40.7 Các chương tiếp theo sẽ mô tả từng hệ cơ quan được đề cập ở trên một cách chi tiết hơn nhiều. Phần còn lại của chương này tập trung vào các cơ chế cân bằng nội môi, sử dụng một biến quan trọng của môi trường bên trong - nhiệt độ - làm ví dụ của chúng tôi. Nhiệt độ ảnh hưởng đến hệ thống sống như thế nào? Nhiệt độ nơi sinh vật sống rất khác nhau, từ suối nước nóng sôi của Công viên Quốc gia Yellowstone đến nội địa Nam Cực, nơi nhiệt độ có thể xuống dưới -80°C. Các tế bào chỉ có thể hoạt động trong một phạm vi nhiệt độ hẹp. Nếu tế bào nguội xuống dưới 0°C, tinh thể băng sẽ hình thành và làm hỏng cấu trúc tế bào. Một số loài động vật có khả năng thích nghi, chẳng hạn như các phân tử chống đông trong máu giúp chúng chống lại sự đóng băng; những người khác có thể sống sót sau khi đóng băng. Tuy nhiên, nói chung, các tế bào phải duy trì ở nhiệt độ trên 0°C để tồn tại. Giới hạn nhiệt độ trên để tồn tại ở hầu hết các tế bào là khoảng 45°C (mặc dù một số loài tảo chuyên biệt có thể phát triển trong suối nước nóng ở nhiệt độ 70°C, và một số vi khuẩn cổ sống ở nhiệt độ gần 100°C). Nói chung, protein bắt đầu biến tính và mất chức năng khi nhiệt độ tăng lên trên 40°C. Hầu hết các chức năng của tế bào được giới hạn ở khoảng nhiệt độ từ 0°C đến 40°C, gần bằng giới hạn nhiệt độ đối với hầu hết các sinh vật. Tuy nhiên, hầu hết các loài đều có giới hạn nhiệt hẹp hơn nhiều. Để duy trì những giới hạn đó bất chấp điều kiện môi trường, động vật đã tiến hóa để thích nghi với điều hòa nhiệt độ. Những khả năng thích ứng đó mang lại cho chúng khả năng chịu nhiệt nhất định, xác định phạm vi địa lý của chúng. Khi môi trường thay đổi nhanh chóng, như có thể xảy ra khi khí hậu toàn cầu ấm lên, động vật có thể rơi vào những tình huống vượt quá khả năng chịu nhiệt của chúng.Hầu hết các chức năng của tế bào được giới hạn ở khoảng nhiệt độ từ 0°C đến 40°C, gần bằng giới hạn nhiệt độ đối với hầu hết các sinh vật. Tuy nhiên, hầu hết các loài đều có giới hạn nhiệt hẹp hơn nhiều. Để duy trì những giới hạn đó bất chấp điều kiện môi trường, động vật đã tiến hóa để thích nghi với điều hòa nhiệt độ. Những khả năng thích ứng đó mang lại cho chúng khả năng chịu nhiệt nhất định, xác định phạm vi địa lý của chúng. Khi môi trường thay đổi nhanh chóng, như có thể xảy ra khi khí hậu toàn cầu ấm lên, động vật có thể rơi vào những tình huống vượt quá khả năng chịu nhiệt của chúng.Hầu hết các chức năng của tế bào được giới hạn ở khoảng nhiệt độ từ 0°C đến 40°C, gần bằng giới hạn nhiệt độ đối với hầu hết các sinh vật. Tuy nhiên, hầu hết các loài đều có giới hạn nhiệt hẹp hơn nhiều. Để duy trì những giới hạn đó bất chấp điều kiện môi trường, động vật đã tiến hóa để

thích nghi với điều hòa nhiệt độ. Những khả năng thích ứng đó mang lại cho chúng khả năng chịu nhiệt nhất định, xác định phạm vi địa lý của chúng. Khi môi trường thay đổi nhanh chóng, như có thể xảy ra khi khí hậu toàn cầu ấm lên, động vật có thể rơi vào những tình huống vượt quá khả năng chịu nhiệt của chúng.


Stomach
An organ is composed of tissues.
Small intestine
The digestive tract is lined with epithe
cells. Some secrete digestive juices,
secrete hormones, and some absorb
The mucosa u
and contains

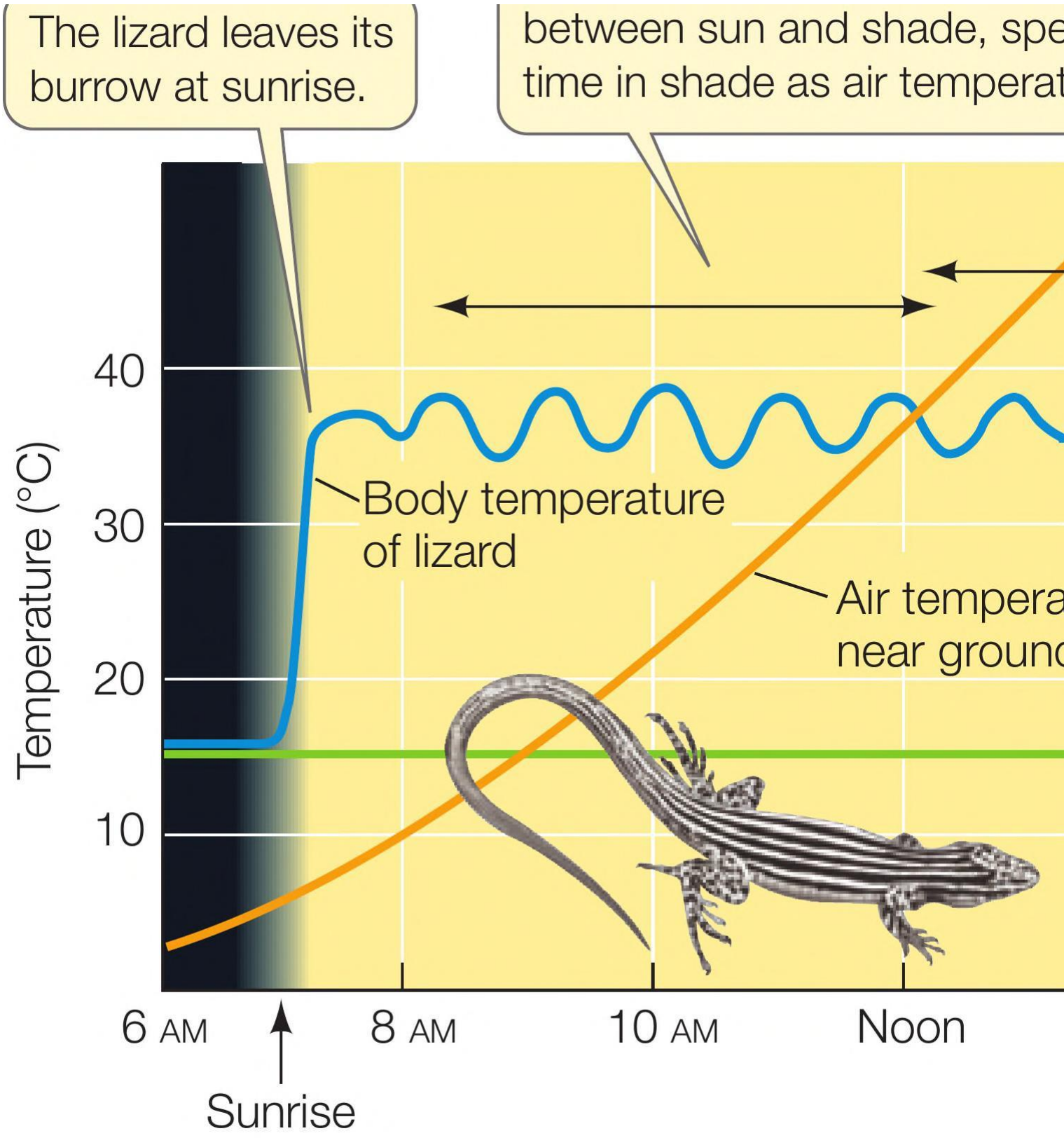
Tốc độ phản ứng (đơn vị tùy ý) Q10 là thước đo độ nhạy nhiệt độ. Ngay cả trong khoảng từ 0°C đến 40°C, sự thay đổi nhiệt độ mô có thể gây ra vấn đề cho động vật. Hầu hết các quá trình sinh lý, giống như các phản ứng sinh hóa tạo nên chúng, đều nhạy cảm với nhiệt độ, diễn ra nhanh hơn ở nhiệt độ cao hơn (xem Hình 8.20). Độ nhạy nhiệt độ của một phản ứng hoặc quá trình được mô tả theo Q10, một hệ số được tính bằng cách chia tốc độ của một quá trình hoặc phản ứng ở một nhiệt độ nhất định, RT, cho tốc độ đó ở nhiệt độ thấp hơn 10°C, RT_10: Q10 có thể là được đo cho một phản ứng enzyme đơn giản hoặc cho một quá trình sinh lý phức tạp, chẳng hạn như tốc độ tiêu thụ oxy. Nếu một phản ứng hoặc quá trình không nhạy cảm với nhiệt độ thì nó có Q10 là 1. Hầu hết các giá trị Q10 sinh học nằm trong khoảng từ 2 đến 3. Q10 là 2 có nghĩa là tốc độ phản ứng tăng gấp đôi khi nhiệt độ tăng thêm 10°C và Q10 là 3 biểu thị tốc độ tăng gấp ba lần trong phạm vi nhiệt độ 10°C (Hình 40.8). Bạn sẽ nhận thấy rằng các giá trị Q10 (ngoại trừ Q10 = 1) được vẽ trong Hình 40.8 tạo ra các đường cong chứ không phải các đường thẳng. Điều này là do nhiệt độ tăng theo các khoảng cộng (10, 20, 30, v.v.) nhưng tốc độ phản ứng lại tăng theo cấp số nhân (2, 4, 8, 16, 32, v.v.). Những đồ thị đường cong như vậy rất phổ biến trong dữ liệu sinh học. Những thay đổi về nhiệt độ cơ thể có thể làm gián đoạn sinh lý của động vật vì không phải tất cả các phản ứng sinh hóa tạo nên quá trình trao đổi chất của động vật đều có cùng Q10. Các phản ứng sinh hóa này được liên kết với nhau thành mạng lưới phức tạp: sản phẩm của một phản ứng là chất phản ứng cho các phản ứng khác. Bởi vì các phản ứng khác nhau có Q10,s khác nhau, những thay đổi về nhiệt độ mô sẽ làm thay đổi tốc độ của một số phản ứng nhiều hơn Nhiệt độ (Â°C) 40,8 Q10 và Tốc độ phản ứng Q10 của một phản ứng hoặc quá trình càng lớn thì tốc độ của nó tăng lên để đáp ứng với sự gia tăng nhiệt độ Nhiệt độ ao mùa đông Nhiệt độ ao mùa hè 40,9 Bồi thường trao đổi chất Trong môi trường tự nhiên, tốc độ trao đổi chất của cá điều chỉnh hoặc thích nghi để bù đắp cho những thay đổi theo mùa về nhiệt độ. hơn những người khác, làm gián đoạn mạng lưới tổng thể. Vì vậy, để duy trì cân bằng nội môi, sinh vật phải có khả năng bù đắp hoặc ngăn ngừa sự thay đổi nhiệt độ cơ thể. Động vật thích nghi với nhiệt độ theo mùa Nhiệt độ cơ thể của một số động vật (đặc biệt là động vật thủy sinh) gắn liền với nhiệt độ môi trường. Ví dụ, nhiệt độ cơ thể của cá trong ao sẽ giống như nhiệt độ nước, có thể dao động từ 4°C vào mùa đông đến 24°C vào mùa hè. Nếu chúng ta mang con cá đó vào phòng thí nghiệm vào mùa hè và đo lường tốc độ của bất kỳ quá trình sinh lý hoặc sinh hóa nào của nó chẳng hạn như mức tiêu thụ oxy, chúng ta sẽ chứng minh được mối quan hệ Q10. Trên cơ sở mối quan hệ đó, chúng ta có thể dự đoán tốc độ trao đổi chất của cá trong ao vào mùa đông sẽ như thế nào. Tuy nhiên,nếu chúng ta mang con cá đó trở lại phòng thí nghiệm vào mùa đông và đo tốc độ trao đổi chất của nó ở nhiệt độ ao vào mùa đông, chúng ta sẽ thấy tốc độ đó cao hơn chúng ta dự đoán. Sinh hóa và sinh lý của cá sẽ thích nghi với sự thay đổi theo mùa của nhiệt độ nước để nó có thể duy trì hoạt động ở nhiệt độ mùa đông (Hình 40.9). Cơ chế của sự thích nghi này có thể là gì? Một khả năng là cá có thể biểu hiện isozyme với nhiệt độ tối ưu khác nhau vào mùa hè và mùa đông. Khả năng thích nghi của động vật có nghĩa là chức năng trao đổi chất của chúng ít nhạy cảm hơn với những thay đổi dài hạn về nhiệt độ so với những thay đổi ngắn hạn. RECAP Các tế bào chỉ có thể tồn tại trong một phạm vi nhiệt độ hẹp, nhưng ngay cả những thay đổi trong phạm vi nhiệt độ đó cũng có thể gây rối loạn vì các quá trình sinh lý khác nhau có độ nhạy nhiệt độ khác nhau. â€¢ Vẽ đường cong Q10 = 2,5 cho một quá trình sinh lý. Xem Hình 40.8 – Giải thích sự thay đổi nhiệt độ cơ thể có thể phá vỡ các quá trình sinh lý như thế nào. Xem trang. 821


11
10
9
8
7
6
5
$Q_{10} = \frac{R_T}{R_{T-10}}$
This reaction's rate triples with each 10°C rise in temperature.
$Q_{10} = 3$

822 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ Bây giờ chúng ta đã thấy động vật bị ảnh hưởng như thế nào bởi nhiệt độ môi trường của chúng, tiếp theo chúng ta hãy xem xét sự thích nghi cho phép động vật kiểm soát và điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của chúng. Làm thế nào động vật thay đổi sự trao đổi nhiệt của chúng với môi trường? Động vật có những cách khác nhau để đối phó với sự thay đổi nhiệt độ môi trường. Nhiều người trong chúng ta đã học cách coi động vật là loài "máu lạnh"; hoặc "máu nóng" ngụ ý so sánh với nhiệt độ cơ thể của chúng ta và khiến động vật có vú và chim khác biệt với các động vật khác. Sự phân loại đơn giản này bị phá vỡ khi chúng ta nhận ra rằng động vật có vú ngủ đông trở nên lạnh giá và nhiều loài bò sát và côn trùng có thể có nhiệt độ cơ thể tương tự như chúng ta khi chúng hoạt động. Các nhà sinh lý học đôi khi phân loại động vật theo việc chúng có nhiệt độ cơ thể không đổi (homeotherms) hay nhiệt độ cơ thể thay đổi (poikilotherms). Nhưng có những tình huống mà việc áp dụng những thuật ngữ mô tả này cũng dẫn đến những kết luận kỳ lạ. Cá biển sâu có nhiệt độ cơ thể không đổi. Có nên xếp nó vào nhóm động vật có vú? Và nhiệt độ cơ thể của động vật ngủ đông vào mùa đông thay đổi từ mức cao điển hình của động vật có vú đến mức gần bằng nhiệt độ môi trường. Một hệ thống phân loại khác dựa trên nguồn nhiệt ảnh hưởng chủ yếu đến nhiệt độ cơ thể của động vật. Nhiệt độ là động vật có nhiệt độ cơ thể được xác định chủ yếu bởi các nguồn nhiệt bên ngoài. Động vật thu nhiệt có thể điều chỉnh nhiệt độ cơ thể bằng cách tạo ra nhiệt trong quá trình trao đổi chất. Động vật có vú và chim là loài thu nhiệt - hầu hết các trường hợp; các động vật khác là động vật biến nhiệt - hầu hết thời gian. Do đó, chúng ta có loại thứ ba: dị nhiệt là động vật đôi khi hoạt động như một loài thu nhiệt và những lúc khác lại hoạt động như một loài biến nhiệt. Ví dụ, một động vật có vú ngủ đông là loài thu nhiệt trong mùa hè, nhưng trong thời gian ngủ đông vào mùa đông, khả năng sinh nhiệt bên trong của nó giảm xuống và nó hoạt động rất giống động vật biến nhiệt. Và một số sinh vật biến nhiệt có thể tạo ra một lượng nhiệt trao đổi chất đáng kể, do đó hoạt động giống như sinh vật thu nhiệt. Thu nhiệt tạo ra một lượng nhiệt trao đổi chất đáng kể Việc truyền năng lượng trong các hệ thống sinh học luôn không hiệu quả, như Phần 8.1 đã giải thích. Với mỗi lần truyền năng lượng - từ các phân tử thức ăn sang ATP, từ ATP sang hoạt động sinh học - một phần năng lượng bị mất dưới dạng nhiệt. Điều này đúng cho cả ngoại nhiệt và thu nhiệt. Trong cả hai trường hợp, các cơ hoạt động đều tạo ra nhiệt, cũng như các hoạt động trao đổi chất của tất cả các mô. Vậy tại sao thu nhiệt lại tạo ra nhiều nhiệt hơn? Câu trả lời là tế bào của động vật thu nhiệt sử dụng năng lượng kém hiệu quả hơn tế bào của động vật biến nhiệt. Tế bào thu nhiệt dễ bị "rò rỉ" hơn. với các ion hơn là các tế bào của sinh nhiệt. Do đó ion Na+ liên tục khuếch tán vào tế bào và ion K+ liên tục khuếch tán ra ngoài.Ngay cả sinh vật thu nhiệt ở trạng thái nghỉ cũng phải tiêu tốn một lượng năng lượng đáng kể để vận chuyển Na+ ra khỏi tế bào và vận chuyển K+ trở lại tế bào. Do màng bị rò rỉ nên sinh vật thu nhiệt tiêu tốn nhiều năng lượng hơn (và do đó giải phóng nhiều nhiệt hơn) so với sinh vật biến nhiệt chỉ để duy trì nồng độ ion. độ dốc trên màng tế bào của chúng. Tình huống này tương tự như một chiếc thuyền chèo bị rò rỉ: nước vào càng nhanh (tức là rò rỉ các ion càng nhanh), thì càng phải tiêu tốn nhiều năng lượng trao đổi chất hơn để cứu nước ra ngoài (tức là bơm các ion) chỉ để duy trì hoạt động nổi. Chúng ta có thể suy đoán rằng một đột biến dẫn đến các kênh ion dường như bị lỗi hoặc bị rò rỉ có thể là nền tảng cho sự tiến hóa của hiện tượng thu nhiệt. Một đột biến như vậy ở một sinh vật biến nhiệt nhỏ sẽ làm tăng mức tiêu hao năng lượng và do đó làm tăng khả năng sinh nhiệt của nó. Sự sản sinh nhiệt tăng lên sẽ cho phép động vật hoạt động lâu hơn sau khi mặt trời lặn. Hoạt động tích cực vào buổi tối sẽ mở ra một thế giới mới với nhiều cơ hội sinh thái - một thế giới trong đó có ít sự cạnh tranh hơn từ các sinh vật biến nhiệt có kích thước tương tự. Hai điểm khác biệt chính giữa động vật thu nhiệt và động vật biến nhiệt là tốc độ trao đổi chất khi nghỉ ngơi của chúng - tổng tất cả năng lượng tiêu hao trong cơ thể chúng khi ở trạng thái nghỉ - và phản ứng của chúng với những thay đổi về nhiệt độ môi trường. Động vật biến nhiệt và động vật thu nhiệt phản ứng khác nhau trước những thay đổi của nhiệt độ môi trường. Làm thế nào hai loài động vật có kích thước tương tự nhau, thằn lằn (động vật biến nhiệt) và chuột (động vật thu nhiệt), phản ứng với những thay đổi của nhiệt độ môi trường? Chúng tôi đặt mỗi con vật vào một buồng kín và đo nhiệt độ cơ thể cũng như tốc độ trao đổi chất khi nghỉ ngơi của nó khi chúng tôi thay đổi nhiệt độ của buồng từ 37°C xuống 0°C. Nhiệt độ cơ thể của thằn lằn cân bằng với nhiệt độ của buồng, trong khi nhiệt độ cơ thể của chuột vẫn ổn định (Hình 40.1 0A). Tốc độ trao đổi chất của thằn lằn (vốn đã thấp hơn chuột) giảm khi nhiệt độ giảm (Hình 40.1 OB). Ngược lại, tốc độ trao đổi chất của chuột tăng lên khi nhiệt độ trong buồng giảm xuống dưới 25°C. Sự gia tăng trao đổi chất này tạo ra đủ nhiệt để ngăn nhiệt độ cơ thể chuột giảm. Nói cách khác, chuột có thể điều chỉnh nhiệt độ cơ thể bằng cách tăng tốc độ trao

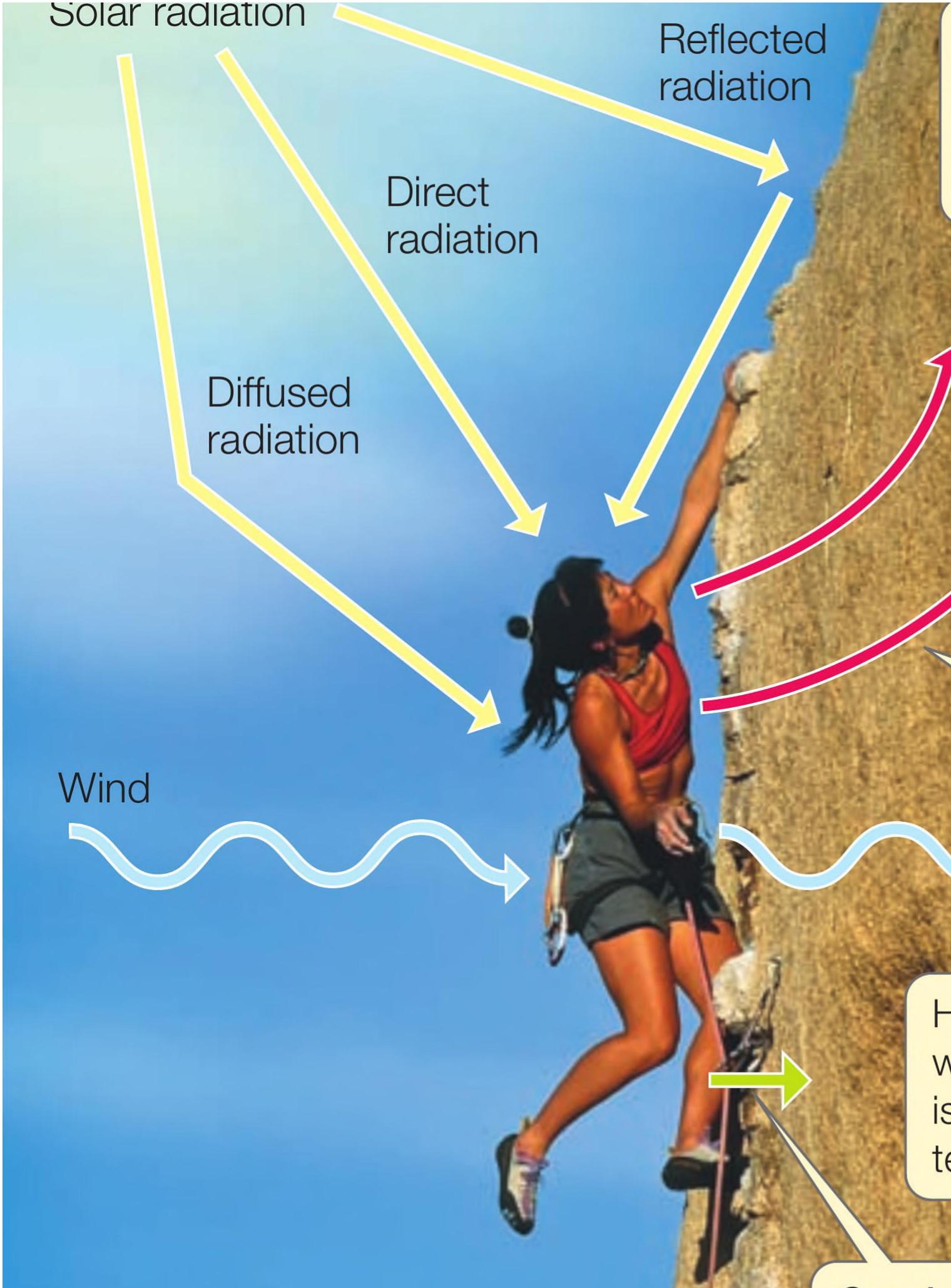
đổi chất; con thằn lằn không thể. Thí nghiệm này có thể khiến chúng ta kết luận rằng động vật biến nhiệt không thể điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của nó, nhưng những quan sát về loài thằn lằn trong tự nhiên không ủng hộ kết luận này. Trong tự nhiên, không giống như trong phòng thí nghiệm, nhiệt độ cơ thể của thằn lằn đôi khi chênh lệch đáng kể so với nhiệt độ môi trường. Nhiệt độ không khí ở sa mạc có thể dao động 40°C trong vài giờ; tuy nhiên, thằn lằn duy trì nhiệt độ cơ thể khá ổn định bằng cách sử dụng hành vi để thay đổi sự trao đổi nhiệt của nó với môi trường (Hình 40.1 1). Các chiến lược hành vi của nó bao gồm dành thời gian trong hang, phơi nắng, tìm bóng râm, trèo lên thảm thực vật và thay đổi hướng của nó so với mặt trời.Do đó, thằn lằn có thể điều chỉnh nhiệt độ cơ thể khá tốt, mặc dù nó làm như vậy bằng cơ chế hành vi chứ không phải bằng cách thay đổi quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất bên trong. Điều hòa nhiệt độ bằng hành vi không phải là lĩnh vực độc quyền của động vật biến nhiệt. Thu nhiệt thường chọn môi trường nhiệt thoải mái nhất có thể. Chúng có thể thay đổi tư thế, hướng về phía mặt trời, di chuyển giữa mặt trời và bóng râm, di chuyển giữa không khí tĩnh lặng và không khí chuyển động. Ví dụ về các hành vi điều nhiệt phức tạp hơn bao gồm xây tổ và các hành vi xã hội như tụ tập lại. Con người mặc hoặc cởi quần áo và đốt nhiên liệu hóa thạch để tạo ra năng lượng sưởi ấm hoặc làm mát các tòa nhà.

40.4 Động vật thay đổi sự trao đổi nhiệt của chúng với môi trường như thế nào? 823 (A) O o CD =5 03 CD T3 O m (B) Chuột (thu nhiệt) 30 Nhiệt độ cơ thể của sinh vật thu nhiệt không đổi... .trong khi nhiệt độ cơ thể của sinh vật thu nhiệt cân bằng với nhiệt độ môi trường. 10 20 30 Nhiệt độ môi trường (Â°C) 05 n & ~o o _Q 05 >4 CD CD CJ 03. CD O CD oT 03 Lưu ý sự khác biệt trong hai thang âm. Ở mọi nhiệt độ, tốc độ trao đổi chất của thằn lằn đều chậm hơn chuột. 40.10 Sinh vật biến nhiệt và sinh vật thu nhiệt phản ứng khác nhau với nhiệt độ môi trường (A) Ở cùng nhiệt độ môi trường, sinh vật biến nhiệt và sinh vật thu nhiệt có cùng kích thước cơ thể (ở đây là thằn lằn và chuột) có nhiệt độ cơ thể khác nhau. (B) Tốc độ trao đổi chất của thằn lằn và chuột phản ứng theo cách trái ngược nhau với nhiệt độ mát hơn. (Tốc độ trao đổi chất của chuột tăng trở lại ở nhiệt độ cao hơn bởi vì, sau một thời điểm nhất định, nó cần năng lượng trao đổi chất để tiêu tán nhiệt bằng cách đổ mồ hôi hoặc thở hổn hển.) Ngân sách năng lượng phản ánh sự thích nghi để điều chỉnh nhiệt độ cơ thể Cả sinh vật biến nhiệt và sinh vật thu nhiệt đều có thể ảnh hưởng đến cơ thể của chúng nhiệt độ bằng cách thay đổi bốn con đường trao đổi nhiệt giữa cơ thể chúng và môi trường (Hình 40.1 2): Bức xạ Nhiệt truyền từ vật ấm hơn sang vật lạnh hơn thông qua trao đổi bức xạ hồng ngoại (bạn cảm thấy gì khi đứng trước ngọn lửa). • Đối lưu Nhiệt truyền sang môi trường xung quanh như không khí hoặc nước khi môi trường đó chảy trên một bề mặt (hệ số gió lạnh). • Dẫn nhiệt Nhiệt truyền trực tiếp giữa hai vật ở nhiệt độ khác nhau khi chúng tiếp xúc với nhau (ví dụ: một túi nước đá đặt trên mắt cá chân bị bong gân). • Sự bay hơi Nhiệt truyền ra khỏi bề mặt khi nước bốc hơi trên bề mặt đó (tác dụng của việc đổ mồ hôi). Tổng cân bằng sinh nhiệt và trao đổi nhiệt có thể được biểu thị dưới dạng quỹ năng lượng, dựa trên thực tế đơn giản là nếu nhiệt độ cơ thể của động vật được giữ không đổi thì nhiệt đi vào động vật phải bằng nhiệt thoát ra khỏi nó. Nhiệt lượng tỏa vào thường là từ quá trình trao đổi chất và bức xạ (-Rabs, để hấp thụ bức xạ). Nhiệt thoát ra khỏi cơ thể thông qua bốn cơ chế được liệt kê ở trên - bức xạ phát ra (Rout), đối lưu, dẫn nhiệt và bay hơi. Ngân sách năng lượng có dạng toán học tỏa nhiệt Sự trao đổi chất + £abs = Lộ trình + đối lưu + dẫn nhiệt + bốc hơi Trong ngày, thằn lằn di chuyển giữa ánh nắng mặt trời và bóng râm, dành nhiều thời gian hơn trong bóng râm khi nhiệt độ không khí tăng lên. 6 giờ sáng | 8 giờ sáng Mặt trời mọc | Con thằn lằn quay trở lại . nhiệt độ không đổi trong hang của nó vào ban đêm. 40.11 Sử dụng hành vi để điều chỉnh nhiệt độ cơ thể Nhiệt độ cơ thể của thằn lằn (ectotherm) phụ thuộc vào nhiệt độ môi trường, nhưng thằn lằn có thể điều chỉnh nhiệt độ bằng cách di chuyển từ nơi này sang nơi khác trong môi trường của nó.



824 CHƯƠNG 40 Sinh lý, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ 40.12 Động vật trao đổi nhiệt với môi trường Nhiệt độ cơ thể của động vật được xác định bởi sự cân bằng giữa sinh nhiệt bên trong và bốn con đường trao đổi nhiệt với môi trường: bức xạ, đối lưu, dẫn nhiệt, và sự bốc hơi. Ngân sách năng lượng là một khái niệm hữu ích vì bất kỳ sự thích ứng nào ảnh hưởng đến khả năng của động vật đối phó với môi trường

nhiệt của nó đều phải ảnh hưởng đến một hoặc nhiều thành phần của ngân sách. Vì vậy, quỹ năng lượng cho chúng ta khả năng định lượng và so sánh sự thích nghi với nhiệt độ của động vật. Một quan sát thú vị là tất cả các thành phần ở vế phải của phương trình dự trữ năng lượng - tức là phía mất nhiệt - phụ thuộc vào nhiệt độ bề mặt của động vật. Một cách có thể kiểm soát nhiệt độ bề mặt là thay đổi lưu lượng máu đến da. Cả sinh vật biến nhiệt và thu nhiệt đều kiểm soát lưu lượng máu đến da Trao đổi nhiệt giữa môi trường bên trong và da xảy ra phần lớn thông qua lưu lượng máu. Như đã mô tả ở đầu chương này, khi nhiệt độ cơ thể tăng lên do tập thể dục, lưu lượng máu đến da tăng lên và bề mặt da trở nên ấm áp. Nhiệt lượng mà máu mang từ lõi cơ thể đến da sẽ bị thất thoát ra môi trường thông qua 4 con đường nêu trên, giúp đưa nhiệt độ cơ thể trở lại bình thường. Ngược lại, khi nhiệt độ cơ thể quá thấp hoặc môi trường quá lạnh, các mạch máu cung cấp cho da sẽ co lại, làm giảm sự thoát nhiệt ra môi trường. Khả năng kiểm soát lưu lượng máu đến da có thể là một khả năng thích nghi quan trọng đối với loài sinh vật biến nhiệt như kỳ nhông biển (một loài bò sát) của quần đảo Galapagos (Hình 40.13). Galapagos là những hòn đảo núi lửa nằm trên đường xích đạo nhưng được bao phủ bởi dòng hải lưu lạnh. Những con cự đà tắm mình trên những tảng đá nham thạch đen nóng trên bờ, nhưng thỉnh thoảng chúng lại xuống vùng nước biển lạnh để ăn rong biển. Trong khi cự đà đang kiếm ăn, chúng nguội đi bằng nhiệt độ của nước biển. Việc làm mát này làm giảm quá trình trao đổi chất của chúng, khiến chúng chậm hơn, dễ bị tổn thương hơn trước những kẻ săn mồi và không có khả năng tiêu hóa hiệu quả. Do đó, chúng luân phiên kiếm ăn trong nước biển lạnh và phơi mình trên những tảng đá nóng. Điều thuận lợi cho cự đà là giữ nhiệt cơ thể lâu nhất có thể khi bơi và làm ấm cơ thể nhanh nhất có thể khi tắm nắng. Họ có thể đạt được những kết quả này bằng cách thay đổi nhịp tim và do đó thay đổi tốc độ lưu lượng máu đến da. 40.13 Một số loài sinh vật ngoại nhiệt điều chỉnh lưu lượng máu đến da Loài cự đà biển Galapagos kiểm soát lưu lượng máu đến da để thay đổi tốc độ sưởi ấm và làm mát của chúng. Bức xạ mặt trời Sự bay hơi của nước từ bề mặt cơ thể hoặc đường thở làm mát cơ thể. Dẫn nhiệt là sự truyền nhiệt trực tiếp khi các vật có nhiệt độ khác nhau tiếp xúc với nhau. ^ Amblyrhynchus cristatus - 100 - 90 X - 80 CD CD 3- 70 jB - 60 CD cf - 50 CD co tt> - 40 3 - 30 Z5 c= - 20 CD I - 10 30 40 Thời gian (phút)


Solar radiation
Reflected radiation
Direct radiation
Diffused radiation
Wind



IN OCEAN

40

30

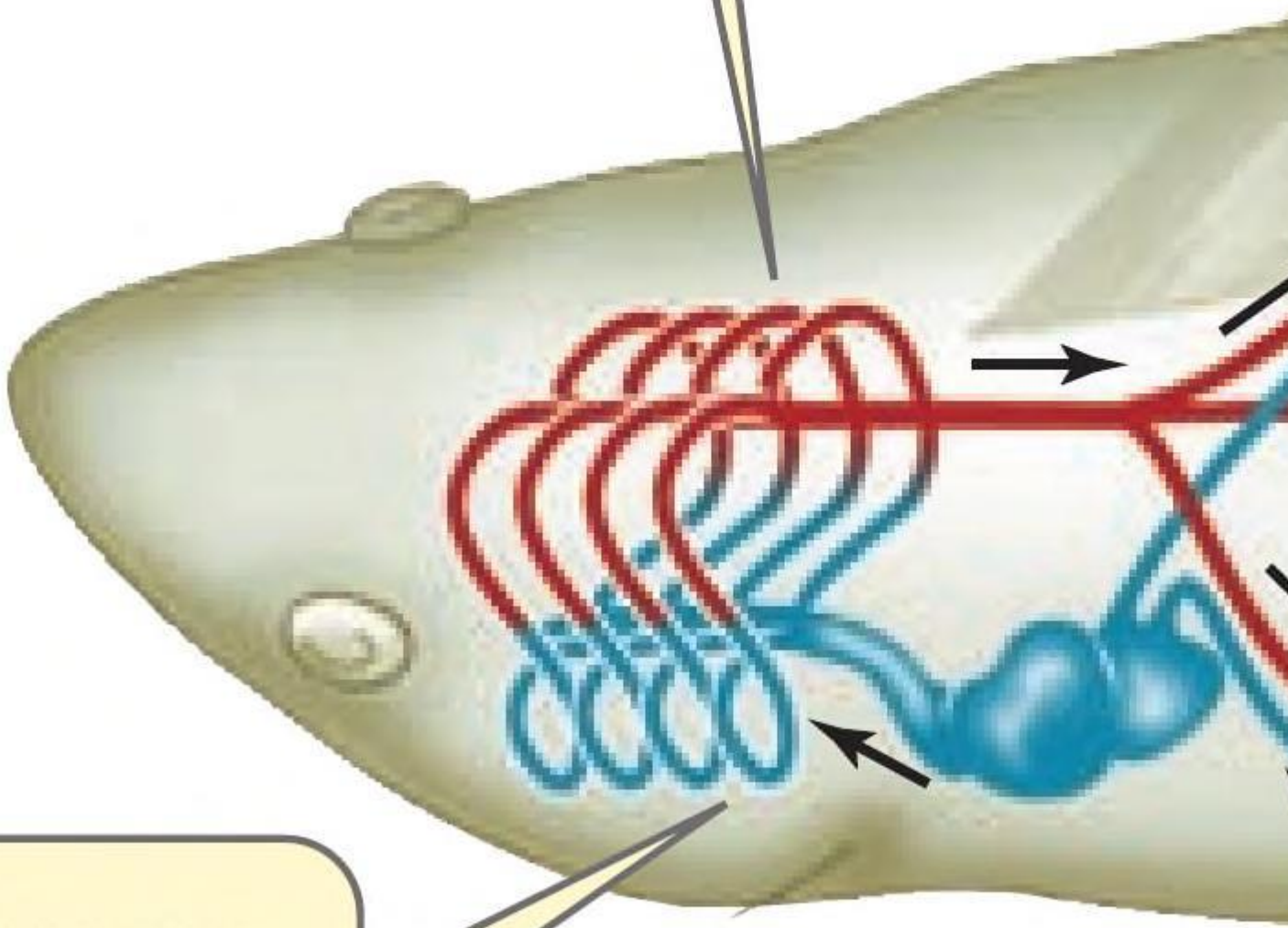
20

Body temperature

emperature (°C —)

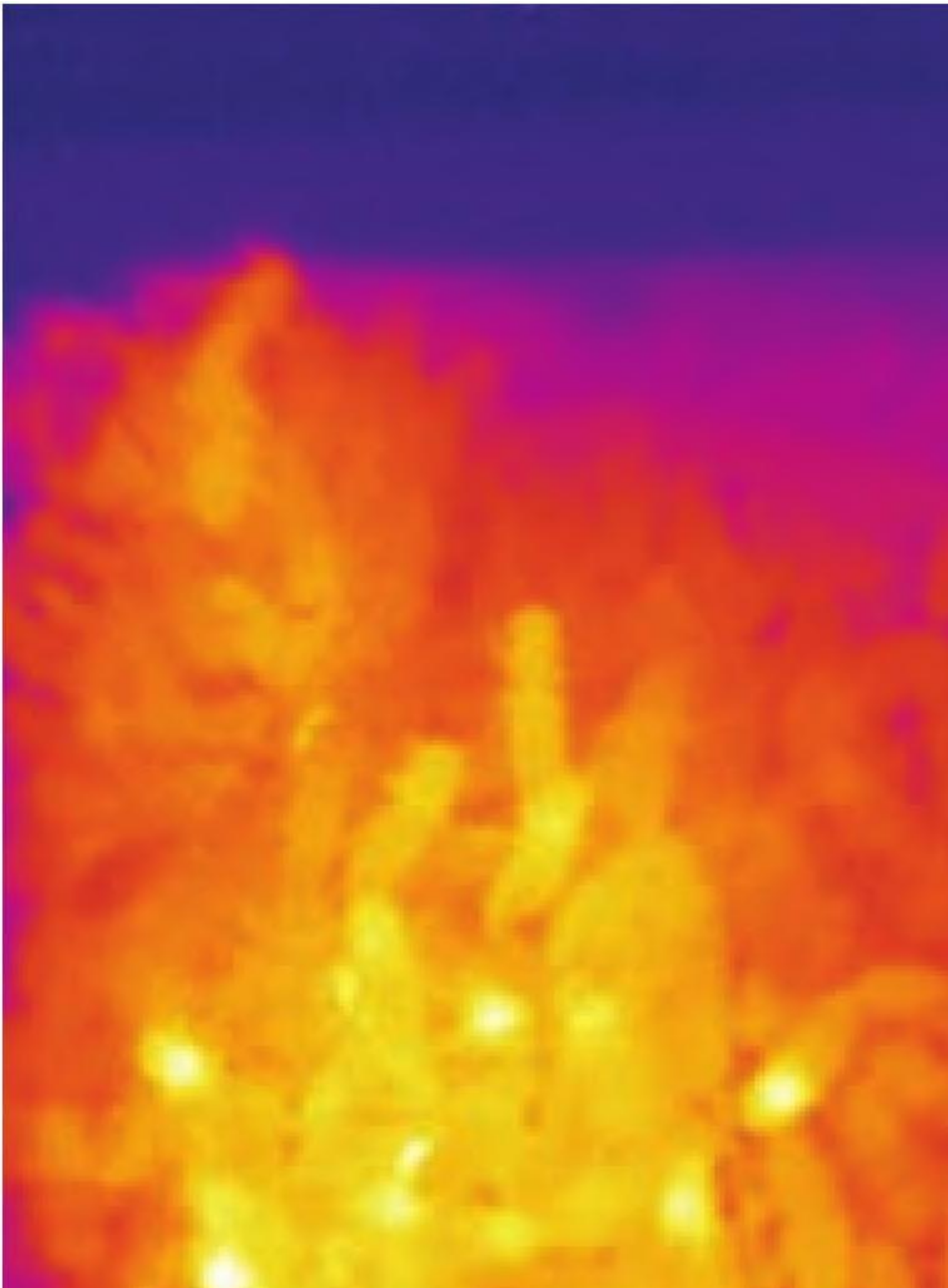
40.4 Động vật thay đổi sự trao đổi nhiệt của chúng với môi trường như thế nào? Giường mao mạch 825 (cơ tạo nhiệt) Trao đổi nhiệt ngược dòng 40.14 "Lạnh" và "Nóng" Cá (A) Ở hầu hết các loài cá, hệ tuần hoàn dẫn máu mát, có oxy (màu đỏ) từ mang qua động mạch chủ lưng lớn đến phần còn lại của cơ thể. Khi quay trở lại tim, máu tĩnh mạch đã khử oxy (màu xanh) đã được làm ấm nhờ quá trình trao đổi chất của cơ bắp. (B) Giải phẫu của "nóng" loài cá có cơ chế cho phép nhiệt truyền vào máu động mạch lạnh từ máu tĩnh mạch được làm ấm để cả hai đều có cùng nhiệt độ. (C) Nguyên lý trao đổi nhiệt ngược dòng này cho phép nhiệt (màu cam) được truyền với hiệu suất tối đa. Động mạch tĩnh mạch (B) Cá “nóng” Tim bơm máu đến mang. Tim bơm máu đến mang. (A) Cá “lạnh” Trong bộ trao đổi nhiệt ngược dòng, máu động mạch chảy vào cơ được làm ấm bởi máu tĩnh mạch chảy ra khỏi cơ. Tĩnh mạch chính và động mạch ngay dưới da có cùng nhiệt độ mát mẻ. fÂ§ Trong mang, máu được oxy hóa và làm mát bằng nhiệt độ nước biển. Động mạch mang máu Tĩnh mạch đưa máu về tim. Máu lạnh chảy qua trung tâm cá ở động mạch chủ lưng lớn. Còn động vật có vú có lông thì sao? Lông đóng vai trò như vật liệu cách nhiệt để giữ nhiệt cho cơ thể, giúp động vật có vú có thể hoạt động trong môi trường lạnh giá. Tuy nhiên, khi chúng hoạt động, động vật có vú vẫn phải loại bỏ nhiệt dư thừa và việc truyền nhiệt đó đến vùng da dưới lông không có tác dụng gì. Vì vậy, như đã đề cập ở phần mở đầu của chương này, động vật có vú có các mạch máu chuyên biệt để truyền nhiệt đến bề mặt da không có lông của chúng. Sự mất nhiệt từ những khu vực này được kiểm soát chặt chẽ bằng cách đóng mở các mạch máu này. Khi bạn lạnh, lượng máu đến tay và chân giảm đi và bạn cảm thấy lạnh, nhưng khi bạn tập thể dục, những bề mặt này có thể nóng lên nhanh chóng. SsEE Go to Media Clip 40.1 rjcSSS Điều hòa nhiệt độ ở động vật Lifel 0e.com/mc40.1 Một số loài cá bảo tồn nhiệt trao đổi chất Cơ của những loài cá hoạt động tạo ra một lượng nhiệt trao đổi chất đáng kể, nhưng chúng gặp khó khăn trong việc giữ lại lượng nhiệt đó. Máu được bơm từ tim cá đi thẳng đến mang, nơi nó phải đến rất gần vùng nước xung quanh để trao đổi khí hô hấp. Vì vậy, nhiệt lượng mà máu nhận được từ các cơ hoạt động trao đổi chất sẽ bị mất vào dòng nước chảy qua mang của nó. Do đó, điều đáng ngạc nhiên là một số loài cá lớn, bơi nhanh, chẳng hạn như cá ngừ vây xanh khổng lồ và cá mập trắng lớn, có thể duy trì sự chênh lệch nhiệt độ lớn từ 10°C đến 15°C giữa cơ thể chúng và vùng nước xung quanh. Sức nóng đến từ cơ bắp bơi lội mạnh mẽ của chúng và khả năng "nóng bỏng" của chúng. Việc cá bảo tồn lượng nhiệt đó dựa trên sự sắp xếp đặc biệt của các mạch máu của chúng. Trong hệ thống tuần hoàn cá ("lạnh") điển hình,máu được oxy hóa từ mang tập trung vào một mạch lớn ở lưng, động mạch chủ, và đi qua trung tâm cá, phân phối máu đến tất cả các cơ quan và cơ bắp (Hình 40.1 4A). "Nóng" cá có động mạch chủ lưng trung tâm nhỏ hơn; hầu hết máu giàu oxy của họ được vận chuyển trong các mạch lớn ngay dưới da (Hình 40.1 4B). Do đó, máu lạnh rời khỏi mang sẽ được giữ gần bề mặt cá khi máu chảy về phía sau tới các cơ bơi. Các mạch nhỏ hơn vận chuyển máu lạnh này vào khối cơ và những mạch nhỏ này chạy song song với các mạch mang máu ấm từ cơ bơi về tim. Bởi vì các mạch mang máu lạnh vào cơ tiếp xúc chặt chẽ với các mạch mang máu ấm đi, nhiệt truyền từ máu ấm sang máu lạnh bằng dẫn truyền và do đó được giữ lại trong khối cơ. Vì nhiệt được trao đổi giữa các mạch máu mang máu theo chiều ngược nhau nên sự thích ứng này được gọi là trao đổi nhiệt ngược dòng (Hình 40.1 4C). Nó giữ nhiệt trong cơ, giúp những con cá này có nhiệt độ bên trong cơ thể cao hơn đáng kể so với nhiệt độ nước. Mỗi lần nhiệt độ cơ tăng 10°C sẽ làm tăng công suất bền vững của cá gần gấp ba lần, giúp cá có khả năng bơi nhanh hơn. Một số sinh vật biến nhiệt điều chỉnh quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất Một số sinh nhiệt làm tăng nhiệt độ cơ thể bằng cách tạo ra nhiệt trao đổi chất. Ví dụ, cơ bay mạnh mẽ của nhiều loài côn trùng phải đạt nhiệt độ từ 35°C đến 40°C trước khi côn trùng có thể bay và chúng phải duy trì nhiệt độ cao này trong suốt chuyến bay. Những loài côn trùng này khởi động để bay bằng cách thu gọn chuyến bay của chúnggiúp nó có khả năng bơi nhanh hơn. Một số sinh vật biến nhiệt điều chỉnh quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất Một số sinh nhiệt làm tăng nhiệt độ cơ thể bằng cách tạo ra nhiệt trao đổi chất. Ví dụ, cơ bay mạnh mẽ của nhiều loài côn trùng phải đạt nhiệt độ từ 35°C đến 40°C trước khi côn trùng có thể bay và chúng phải duy trì nhiệt độ cao này trong suốt chuyến bay. Những loài côn trùng này khởi động để bay bằng cách thu gọn chuyến bay của chúnggiúp nó có khả năng bơi nhanh hơn. Một số sinh vật biến nhiệt điều chỉnh quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất Một số sinh nhiệt làm tăng nhiệt độ cơ thể bằng cách tạo ra nhiệt trao đổi chất. Ví dụ, cơ bay mạnh mẽ của nhiều loài côn trùng phải đạt nhiệt độ từ 35°C đến 40°C trước khi côn trùng có thể bay và chúng phải duy trì nhiệt độ cao này trong suốt chuyến bay. Những loài côn trùng này khởi động để bay bằng cách thu gọn chuyến bay của chúng

1 Blood is oxygenated in the gills.



pumps
he gills.

826 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ 40.15 Ong giữ ấm trong mùa đông Các đàn ong mật sống sót qua cái lạnh mùa đông vì ong thợ tạo ra nhiệt trao đổi chất. Trong bức ảnh hồng ngoại chụp trung tâm của một tổ ong qua mùa đông này, có thể thấy rõ từng con ong nhờ sức nóng mà cơ thể chúng tạo ra khi chúng tụ tập quanh ong chúa. cơ bắp theo cách tương tự như run rẩy ở động vật có vú. Khả năng sinh nhiệt của côn trùng có thể khá đáng chú ý. Có lẽ trường hợp ấn tượng nhất là loài bọ hung sống chủ yếu dưới lòng đất ở vùng núi phía bắc Los Angeles, California. Những con bọ này bay lên trên mặt đất để giao phối, con đực bay tìm con cái. Chúng thực hiện nghi thức giao phối này vào ban đêm, vào mùa đông và chỉ khi có bão tuyết. Ong mật điều chỉnh nhiệt độ theo nhóm. Chúng sống thành từng đàn lớn bao gồm chủ yếu là ong thợ cái để duy trì tổ và nuôi dưỡng ấu trùng của một con ong chúa duy nhất. Vào mùa đông, ong thợ tụ tập quanh ong bố mẹ (trứng và ấu trùng). Chúng điều chỉnh quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất riêng lẻ và mật độ phân cụm sao cho nhiệt độ ấp duy trì ở mức ổn định đáng kể, ở khoảng 34°C, ngay cả khi nhiệt độ không khí bên ngoài giảm xuống dưới mức đóng băng (Hình 40.1 5). RECAP Những động vật có thể duy trì nhiệt độ cơ thể cao không đổi nhờ quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất của chúng được gọi là động vật thu nhiệt. Những người có nhiệt độ cơ thể được xác định chủ yếu bởi các nguồn nhiệt môi trường được gọi là sinh nhiệt. Trao đổi nhiệt giữa động vật và môi trường của nó xảy ra thông qua bức xạ, đối lưu, dẫn nhiệt và bay hơi. â€¢ Giải thích tại sao hai đường cong trong Hình 40.10A khác với hai đường cong trong Hình 40.1 OB. Xem trang. 822 â€¢ Xét về mặt ngân sách năng lượng, tại sao việc kiểm soát lưu lượng máu đến da lại quan trọng đối với việc điều chỉnh nhiệt độ? Xem trang 823-824 â€¢ Giải thích cách trao đổi nhiệt ngược dòng khiến một số loài cá có thể có nhiệt độ cơ thể cao hơn nhiệt độ của nước xung quanh. Xem trang. 825 và Hình 40.14 Các loài thu nhiệt phản ứng với những thay đổi của nhiệt độ môi trường bằng cách thay đổi tốc độ sản sinh nhiệt trao đổi chất của chúng. Chúng cũng có những khả năng thích ứng khác để kiểm soát tốc độ trao đổi nhiệt với môi trường. Làm thế nào để họ điều chỉnh các con đường trao đổi nhiệt khác nhau này để đạt được nhiệt độ bên trong cơ thể không đổi? Làm thế nào để thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của họ? Các nhà sinh lý học có thể xác định tốc độ trao đổi chất của động vật bằng cách đo mức tiêu thụ 02 hoặc sản xuất C02 của nó. Trong một phạm vi nhiệt độ môi trường hẹp, được gọi là vùng nhiệt trung tính (xem Hình 40.10B), tốc độ trao đổi chất của các loài thu nhiệt (chim và động vật có vú) ở mức thấp và không phụ thuộc vào nhiệt độ. Tốc độ trao đổi chất của động vật đang nghỉ ngơi ở nhiệt độ trong vùng nhiệt độ trung tính được gọi là tốc độ trao đổi chất cơ bản, hay BMR. Nó thường được đo ở những động vật yên tĩnh nhưng tỉnh táo và không sử dụng năng lượng để tiêu hóa, sinh sản hoặc tăng trưởng.Do đó, BMR là tốc độ mà động vật nghỉ ngơi tiêu thụ đủ năng lượng để thực hiện các chức năng cơ thể tối thiểu của nó. Tỷ lệ trao đổi chất cơ bản tương quan với kích thước cơ thể Như bạn có thể mong đợi, BMR của voi lớn hơn của chuột. Suy cho cùng, con voi lớn hơn con chuột gấp 100.000 lần. Tuy nhiên, BMR của voi chỉ lớn hơn chuột khoảng 7.000 lần. Điều đó có nghĩa là một gam mô chuột sử dụng năng lượng với tốc độ lớn hơn 15 lần so với một gam mô voi (Hình 40.16). Trên tất cả các dạng thu nhiệt, BMR trên mỗi gam mô tăng lên khi động vật nhỏ đi. 0,01 0,1 1 10 100 1000 Khối lượng cơ thể, kg (thang log) 40,16 Đường cong từ chuột đến voi Trên cơ sở trọng lượng cụ thể, tốc độ trao đổi chất của động vật thu nhiệt nhỏ lớn hơn nhiều so với động vật thu nhiệt lớn hơn. Hình minh họa cổ điển này được xuất bản lần đầu vào những năm 1930, vẽ biểu đồ 02 mức tiêu thụ trên mỗi kg khối lượng cơ thể (thước đo tốc độ trao đổi chất) theo biểu đồ logarit của khối lượng cơ thể.

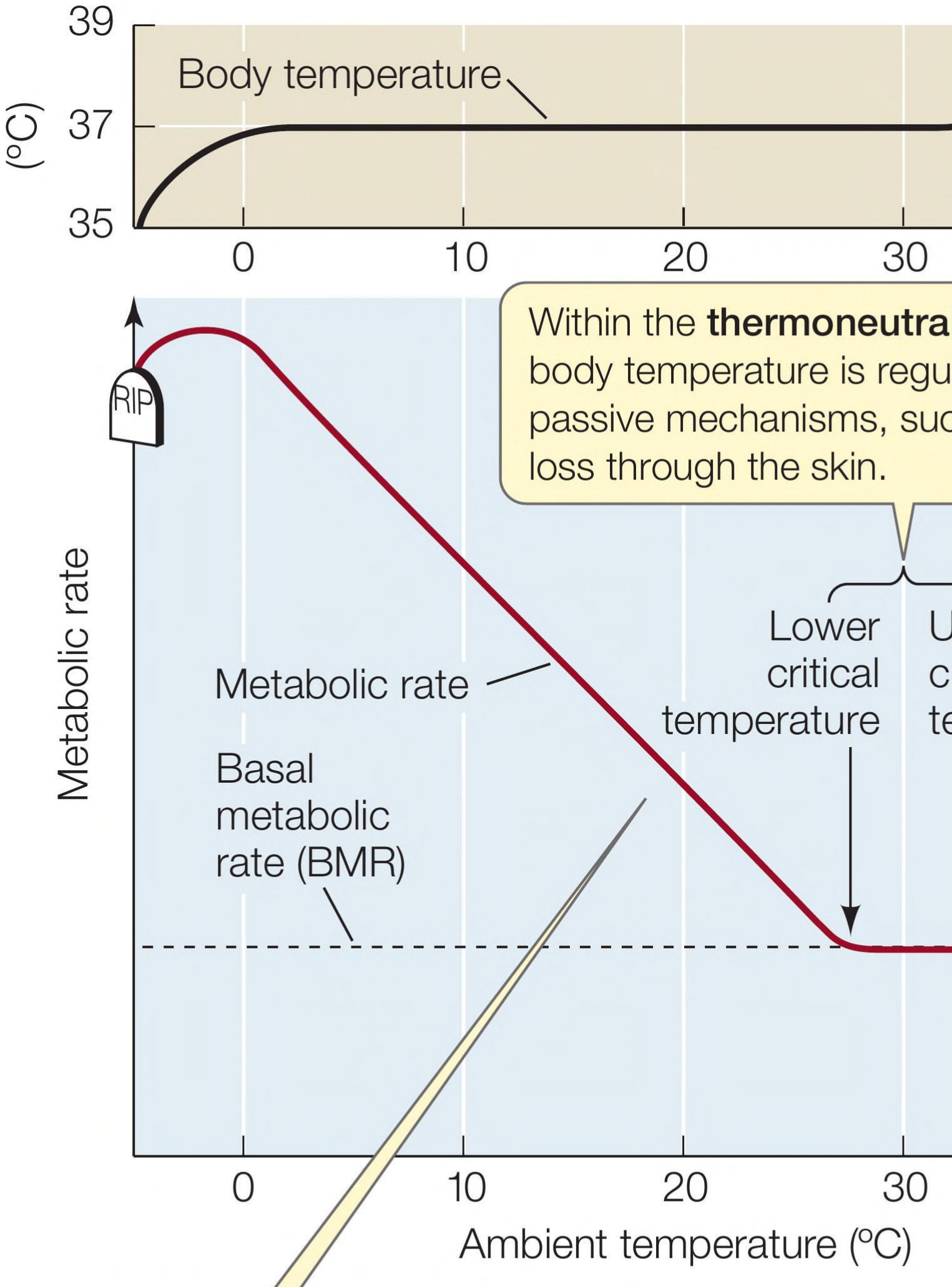


40.5 Sinh vật thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể như thế nào? 827 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: BMR của động vật có vú tỷ lệ thuận với kích thước cơ thể của nó Giấy gốc màu trắng, C. R. và R. S. Seymour. 2003. Tỷ lệ trao đổi chất cơ bản của động vật có vú tỷ lệ thuận với khối lượng cơ thể. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 100: 4046-4049. Phân tích các nghiên cứu dữ liệu được thực hiện vào cuối những năm 1800 đã kết luận rằng BMR thay đổi theo hàm số của khối lượng cơ thể với % công suất. Kết luận này có lý vì quá trình trao đổi chất là một hàm của khối lượng cơ thể (hàm lập phương của một chiều tuyến tính), trong khi sự mất nhiệt là một hàm của diện tích bề mặt cơ thể (hàm bình phương của một chiều tuyến tính). Vì vậy, do hạn chế về sự mất nhiệt này, BMR sẽ phải giảm khi kích thước cơ thể tăng lên. Tuy nhiên, các nghiên cứu tiếp theo vào đầu những năm 1900 đã kết luận rằng BMR thay đổi theo hàm số của khối lượng cơ thể với công suất 3A. Những cân nhắc lý thuyết gần đây về hình học fractal đã đưa đến sự ủng hộ cho hàm lũy thừa 3A này. Bảng bên phải cung cấp một tập hợp nhỏ dữ liệu từ mười loài được trình bày trong bài báo được trích dẫn ở trên. CÂU HỎI 1 Bạn có nghĩ rằng những dữ liệu này hỗ trợ hàm % công suất hoặc hàm công suất 3A không? CÂU 2 Bạn biết từ "đường cong chuột đến voi"; trong Hình 40.16 cho thấy những dữ liệu này liên quan với nhau như một hàm số mũ và do đó tạo ra một đồ thị đường cong. Bạn có thể tuyến tính hóa việc trình bày những dữ liệu này bằng cách tiến hành phép biến đổi logarit. Sử dụng máy tính, tạo bảng dữ liệu mới biểu thị các giá trị bên dưới dưới dạng giá trị log10. Vẽ các giá trị này với kích thước cơ thể (khối lượng cơ thể log10) trên trục x và tốc độ trao đổi chất (log10 BMR) trên trục y. Sau đó, bằng cách sử dụng chương trình hồi quy tuyến tính trên máy tính hoặc máy tính của bạn, hãy xác định phương trình mô tả biểu đồ bạn đã tạo trong Câu hỏi 2. CÂU HỎI 3 Hãy nhớ rằng bạn đã chuyển đổi dữ liệu của mình thành giá trị logarit, vì vậy trong phương trình của bạn, y = log10 BMR và x = log10 khối lượng cơ thể. Chuyển đổi phương trình của bạn sang dạng không logarit. Câu trả lời của bạn có ủng hộ kết luận được nêu trong tiêu đề của bài viết được liệt kê ở trên không? Loài Kích thước cơ thể (g) BMR (ml 02/giờ) Dơi 16 40 Chuột 30 63 Chuột 400 146 Chuột xạ hương 1.000 640 Marmot 4.000 1.550 Hải ly 10.000 4.500 Chó sói đồng cỏ 10.000 2.690 Khỉ đầu chó 17.000 5.150 Linh dương 37.800 9.300 Moose 325.000 51.400 Truy cập BioPortal để biết tất cả DỮ LIỆU LÀM VIỆC bài tập Tại sao lại tồn tại sự khác biệt không cân xứng này? Có một số lý do có thể. Khi động vật lớn hơn, chúng có tỷ lệ giữa diện tích bề mặt và thể tích nhỏ hơn (xem Hình 5.2). Vì sự sinh nhiệt liên quan đến thể tích (tức là khối lượng) của động vật, nhưng khả năng tản nhiệt của nó lại liên quan đến diện tích bề mặt của nó, nên người ta cho rằng động vật lớn hơn tiến hóa có tốc độ trao đổi chất thấp hơn để tránh quá nóng. Tuy nhiên, chỉ lời giải thích này thôi là chưa đủ vì mối quan hệ giữa khối lượng cơ thể và tốc độ trao đổi chất được áp dụng ngay cả đối với những sinh vật rất nhỏ và đối với các sinh vật biến nhiệt, trong đó quá nhiệt không phải là vấn đề. Các giả thuyết khác cũng đã được đề xuất. Ví dụ,động vật lớn hơn có tỷ lệ mô hỗ trợ lớn hơn (ví dụ: da và xương), không hoạt động trao đổi chất như các loại mô khác. Lời giải thích thực sự có lẽ là sự kết hợp của nhiều yếu tố khác nhau, nhưng mối quan hệ này bao trùm rất nhiều loài. Đối với sinh vật thu nhiệt, đường cong tốc độ trao đổi chất so với nhiệt độ môi trường thể hiện phản ứng tổng hợp của tất cả các khả năng thích nghi điều hòa nhiệt của động vật (Hình 40.17). Vùng nhiệt độ trung tính được giới hạn bởi nhiệt độ tới hạn dưới và trên. Khi nhiệt độ môi trường nằm trong vùng nhiệt độ trung tính của nó, phản ứng điều nhiệt của vật thu nhiệt không cần nhiều năng lượng và có thể được coi là thụ động; những phản ứng như vậy bao gồm thay đổi tư thế, xù lông và kiểm soát lưu lượng máu đến da. Tuy nhiên, bên ngoài vùng nhiệt độ trung hòa của nó, phản ứng điều nhiệt của sinh vật thu nhiệt đang hoạt động và đòi hỏi năng lượng trao đổi chất đáng kể. Sinh vật thu nhiệt phản ứng với cái lạnh bằng cách tạo ra nhiệt và thích nghi với cái lạnh bằng cách giảm sự mất nhiệt Khi nhiệt độ môi trường giảm xuống dưới nhiệt độ tới hạn thấp hơn, sinh vật thu nhiệt phải tạo ra nhiệt để bù đắp lượng nhiệt mà chúng mất ra môi trường. Động vật có vú có thể thực hiện được điều này bằng cách rùng mình và/hoặc sinh nhiệt không run. Chim chỉ sử dụng sản xuất nhiệt run rẩy. Quá trình run sử dụng bộ máy co bóp của cơ xương để chuyển ATP thành ADP, với năng lượng từ quá trình này được giải phóng dưới dạng nhiệt. Các cơ run rẩy kéo vào nhau nên có rất ít cử động ngoại trừ run. "Sinh nhiệt rùng mình" Tuy nhiên, có lẽ đây là một thuật ngữ quá hẹp; trương lực cơ tăng và chuyển động cơ thể tăng cũng góp phần tăng sinh nhiệt trong môi trường lạnh. Hầu hết sự sinh nhiệt không gây rùng mình xảy ra ở mô mỡ chuyên biệt gọi là mỡ nâu (xem Hình 40.5D). Mô này có màu nâu vì có nhiều ty thể và nguồn cung cấp máu dồi dào. Trong các tế bào mỡ nâu, một loại protein có tên là thermogenin sẽ tách chuyển động proton khỏi quá trình sản xuất ATP.Sinh vật thu nhiệt phản ứng với cái lạnh bằng cách tạo ra nhiệt và thích

nghi với cái lạnh bằng cách giảm sự mất nhiệt Khi nhiệt độ môi trường giảm xuống dưới nhiệt độ tới hạn thấp hơn, sinh vật thu nhiệt phải tạo ra nhiệt để bù đắp lượng nhiệt mà chúng mất ra môi trường. Động vật có vú có thể thực hiện được điều này bằng cách rùng mình và/hoặc sinh nhiệt không run. Chim chỉ sử dụng sản xuất nhiệt run rẩy. Quá trình run sử dụng bộ máy co bóp của cơ xương để chuyển ATP thành ADP, với năng lượng từ quá trình này được giải phóng dưới dạng nhiệt. Các cơ run rẩy kéo vào nhau nên có rất ít cử động ngoại trừ run. "Sinh nhiệt rùng mình" Tuy nhiên, có lẽ đây là một thuật ngữ quá hẹp; trương lực cơ tăng và chuyển động cơ thể tăng cũng góp phần tăng sinh nhiệt trong môi trường lạnh. Hầu hết sự sinh nhiệt không gây rùng mình xảy ra ở mô mỡ chuyên biệt gọi là mỡ nâu (xem Hình 40.5D). Mô này có màu nâu vì có nhiều ty thể và nguồn cung cấp máu dồi dào. Trong các tế bào mỡ nâu, một loại protein có tên là thermogenin sẽ tách chuyển động proton khỏi quá trình sản xuất ATP.Sinh vật thu nhiệt phản ứng với cái lạnh bằng cách tạo ra nhiệt và thích nghi với cái lạnh bằng cách giảm sự mất nhiệt Khi nhiệt độ môi trường giảm xuống dưới nhiệt độ tới hạn thấp hơn, sinh vật thu nhiệt phải tạo ra nhiệt để bù đắp lượng nhiệt mà chúng mất ra môi trường. Động vật có vú có thể thực hiện được điều này bằng cách rùng mình và/hoặc sinh nhiệt không run. Chim chỉ sử dụng sản xuất nhiệt run rẩy. Quá trình run sử dụng bộ máy co bóp của cơ xương để chuyển ATP thành ADP, với năng lượng từ quá trình này được giải phóng dưới dạng nhiệt. Các cơ run rẩy kéo vào nhau nên có rất ít cử động ngoại trừ run. "Sinh nhiệt rùng mình" Tuy nhiên, có lẽ đây là một thuật ngữ quá hẹp; trương lực cơ tăng và chuyển động cơ thể tăng cũng góp phần tăng sinh nhiệt trong môi trường lạnh. Hầu hết sự sinh nhiệt không gây rùng mình xảy ra ở mô mỡ chuyên biệt gọi là mỡ nâu (xem Hình 40.5D). Mô này có màu nâu vì có nhiều ty thể và nguồn cung cấp máu dồi dào. Trong các tế bào mỡ nâu, một loại protein có tên là thermogenin sẽ tách chuyển động proton khỏi quá trình sản xuất ATP.

828 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ 40.17 Nhiệt độ môi trường và tốc độ trao đổi chất của động vật có vú Biểu đồ về tốc độ trao đổi chất của sinh vật thu nhiệt so với nhiệt độ môi trường thể hiện phản ứng tổng hợp của tất cả các cơ chế điều nhiệt của nó. Bên ngoài vùng nhiệt độ trung tính, việc duy trì nhiệt độ cơ thể không đổi đòi hỏi phải tiêu tốn năng lượng. Bên ngoài giới hạn cực đoan (trong trường hợp này là 0°C và 40°C), con vật không thể duy trì nhiệt độ cơ thể và chết. cho phép proton rò rỉ qua màng trong ty thể thay vì phải đi qua ATP synthase và tạo ra ATP (xem lại phần thảo luận về mỡ nâu và cơ chế thẩm thấu hóa học ở Chương 9). Kết quả là nhiên liệu trao đổi chất được tiêu thụ mà không tạo ra ATP nhưng nhiệt vẫn được giải phóng. Các miếng mỡ màu nâu được tìm thấy ở trẻ sơ sinh của nhiều loài động vật có vú (bao gồm cả con người), ở một số động vật có vú trưởng thành nhỏ và thích nghi với khí hậu lạnh và ở động vật có vú ngủ đông. Gần đây người ta phát hiện ra rằng người trưởng thành có một lượng nhỏ mỡ nâu phân bố khắp cơ thể và hoạt động trao đổi chất của nó được kích thích khi tiếp xúc với nhiệt độ lạnh. Một nghiên cứu cho thấy mỡ nâu hoạt động ít hơn ở người béo phì so với người gầy, dẫn đến giả thuyết rằng sự khác biệt của mỗi cá nhân trong xu hướng tăng cân có thể liên quan đến lượng mỡ nâu ở một cá nhân, như được mô tả trong câu chuyện mở đầu Chương 9 và 41. Ngoài khả năng sinh nhiệt, các loài thu nhiệt sống ở vùng có khí hậu lạnh còn tiến hóa để thích nghi để giảm sự mất nhiệt. Nhiệt bị mất khỏi bề mặt cơ thể, và các loài sống ở vùng khí hậu lạnh có sự thích nghi về mặt giải phẫu khiến chúng có tỷ lệ bề mặt trên thể tích nhỏ hơn so với họ hàng ở vùng khí hậu ấm áp của chúng (Hình 40.1 8). Những sự thích nghi này bao gồm hình dạng cơ thể tròn hơn và các phần phụ ngắn hơn. Biện pháp phổ biến và quan trọng nhất để giảm tổn thất nhiệt là tăng cường cách nhiệt. Động vật thích nghi với khí hậu lạnh có lớp lông, lông hoặc mỡ dày hơn nhiều so với họ hàng có khí hậu ấm áp của chúng. Lông và lông vũ là chất cách nhiệt tốt vì chúng giữ một lớp không khí tĩnh, ấm gần bề mặt da. Nếu không khí đó bị nước chiếm chỗ, khả năng cách nhiệt sẽ giảm đáng kể. Ở nhiều loài, chất tiết dầu lan truyền qua lông hoặc lông khi chải chuốt là rất quan trọng để chống ướt và duy trì mức độ cách nhiệt cao. Khả năng làm giảm lưu lượng máu đến da là một khả năng thích ứng điều hòa nhiệt độ quan trọng đối với các loài thu nhiệt trong khí hậu lạnh. Sự co lại của các mạch máu ở da, và đặc biệt là ở các phần phụ, giúp cải thiện đáng kể khả năng giữ nhiệt của động vật. Sự trao đổi nhiệt ngược dòng như chúng ta đã thấy ở vùng "nóng"; cá cũng là một đặc điểm thích nghi quan trọng trong phần phụ của động vật thu nhiệt. Máu chảy ra chân sói, móng tuần lộc, chân chim song song với dòng máu quay về lõi cơ thể. Nhiệt được truyền từ máu đi sang máu trở về,do đó giữ nhiệt trong lõi của động vật. Chuyển đến Hoạt động 40.1 Điều hòa nhiệt độ trong vòng đời thu nhiệt 0e.com/ac40.1 40.18 Thích ứng với khí hậu nóng và lạnh (A) Thỏ rừng linh

dương được tìm thấy ở sa mạc Sonoran của Arizona. Đôi tai lớn của nó đóng vai trò trao đổi nhiệt, truyền nhiệt từ máu động vật ra không khí xung quanh. (B) Bộ lông dày của thỏ Bắc Cực giúp cách nhiệt và hình dạng cơ thể tròn trịa của nó làm giảm tỷ lệ bề mặt trên thể tích. Tai và các chi nhỏ hơn so với các loài cùng họ với khí hậu ấm áp nên nhiệt lượng thoát ra môi trường ít hơn.


39
37
35
(°C)
Body temperature
0
10
20
30
RIP
Within the thermoneutra
body temperature is regu
passive mechanisms, suc
loss through the skin.
Lower
critical
temperature
U
c
te
Metabolic rate
Metabolic rate
Basal
metabolic
rate (BMR)
0
10
20
30
Ambient temperature (°C)

(A) *Lepus alleni*



(B)

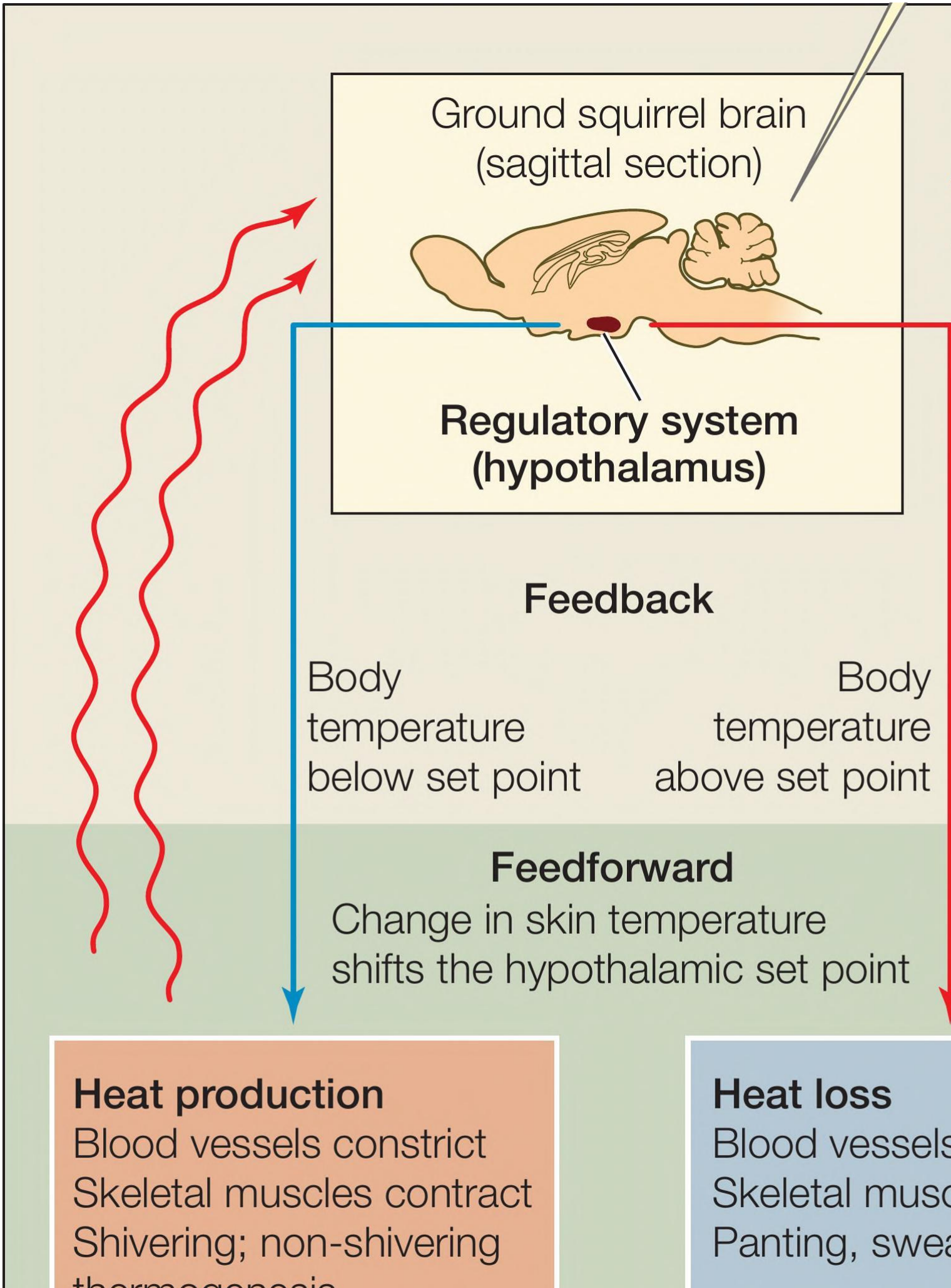


40.5 Sinh vật thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể như thế nào? 829 Sự bay hơi của nước có thể làm tản nhiệt, nhưng phải trả giá Khi nhiệt độ môi trường tăng lên trong vùng thu nhiệt, động vật tiêu tán nhiều nhiệt trao đổi chất hơn bằng cách tăng lưu lượng máu đến da, tìm kiếm bóng râm và gió mát, đồng thời giảm hoạt động. Tuy nhiên, khi nhiệt độ vượt quá nhiệt độ tới hạn trên thì hiện tượng quá nhiệt sẽ trở thành vấn đề. Đối với động vật tập thể dục (bao gồm cả vận động viên), hiện tượng quá nhiệt có thể xảy ra ngay cả ở nhiệt độ môi trường thấp. Các loài động vật có vú lớn, đặc biệt là những loài sống ở môi trường nóng như voi, tê giác và trâu nước, có ít hoặc không có lông cách nhiệt và tìm nước để đắm mình khi nhiệt độ không khí cao. Nước tiếp xúc với da làm tăng sự mất nhiệt rất nhiều vì khả năng hấp thụ nhiệt của nước lớn hơn nhiều so với không khí. Sự bay hơi từ bề mặt bên ngoài hoặc bên trong cơ thể thông qua đổ mồ hôi hoặc thở hổn hển cũng có thể làm mát cơ thể thu nhiệt. Một gram nước hấp thụ khoảng 580 calo nhiệt khi nó bay hơi. Nếu sự bay hơi này xảy ra trên da thì phần lớn nhiệt sẽ đến từ da. Tuy nhiên, mồ hôi hoặc nước bọt rơi ra khỏi cơ thể không có tác dụng làm mát. Do đó, khi nhu cầu mất nhiệt lớn nhất, nước từ môi trường bên trong có thể bị lãng phí mà không mang lại lợi ích làm mát. Nước rất nặng nên động vật không thể mang theo lượng nước dư thừa và nhiều môi trường nóng cũng khô cằn. Ở những môi trường sống vừa nóng vừa khô, đổ mồ hôi và thở hổn hển là phương án thích nghi cuối cùng để làm mát. Đổ mồ hôi và thở hổn hển là những quá trình hoạt động đòi hỏi tiêu tốn năng lượng trao đổi chất. Đó là lý do tại sao tốc độ trao đổi chất tăng lên khi vượt quá nhiệt độ tới hạn trên (xem Hình 40.17). Một con vật đổ mồ hôi hoặc thở hổn hển đang tạo ra nhiệt trong quá trình tản nhiệt, điều này có thể dẫn đến thua cuộc. Bộ điều nhiệt của động vật có vú sử dụng thông tin phản hồi. Các cơ chế điều nhiệt và sự thích ứng của nội nhiệt mà chúng ta vừa thảo luận được điều khiển bởi hệ thống điều hòa thần kinh tích hợp thông tin từ các nguồn môi trường và sinh lý, sau đó đưa ra mệnh lệnh cho các tác nhân làm thay đổi hàm lượng nhiệt của cơ thể. Các hệ thống điều hòa này về nguyên tắc tương tự nhau ở chim và động vật có vú nhưng khác nhau ở nhiều chi tiết. Ở đây chúng tôi tập trung vào bộ điều nhiệt của hệ thần kinh của động vật có vú. Trung tâm tích hợp điều hòa nhiệt độ chính của động vật có vú nằm ở đáy não trong một cấu trúc được gọi là vùng dưới đồi. Như chúng ta sẽ thấy trong các chương tiếp theo, vùng dưới đồi đóng vai trò quan trọng trong nhiều hệ thống điều hòa động vật. Các thí nghiệm chứng minh vai trò của nó đã chỉ ra rằng việc làm mát nhẹ vùng dưới đồi sẽ kích thích sự co thắt các mạch máu trên da và việc làm mát mạnh hơn sẽ làm tăng sản xuất nhiệt trao đổi chất. Kết quả là, việc làm mát vùng dưới đồi trong môi trường nhiệt độ không thay đổi sẽ khiến nhiệt độ cơ thể tăng lên. Ngược lại, vùng dưới đồi nóng lên khiến nhiệt độ chung của cơ thể giảm (Hình 40.19).Ở động vật có vú, nhiệt độ của vùng dưới đồi chính là tín hiệu phản hồi chính. Vùng dưới đồi tạo ra các điểm đặt cho phản ứng điều nhiệt. Khi nhiệt độ NVESTIGATINGLIFE 40.19 Vùng dưới đồi điều chỉnh nhiệt độ cơ thể Vùng dưới đồi của động vật có vú phải chịu sự điều chỉnh nhiệt độ trực tiếp. Phản ứng của cơ thể đối với các thao tác là như mong đợi nếu vùng dưới đồi là "bộ điều nhiệt" của động vật có vú.3 GIẢ THUYẾT Làm nóng hoặc làm mát vùng dưới đồi của động vật có vú dẫn đến những thay đổi có thể dự đoán được về nhiệt độ cơ thể. Phương pháp 1. Cấy đầu dò vào vùng dưới đồi của não sóc đất sống. Sử dụng đầu dò để làm nóng hoặc làm mát trực tiếp vùng dưới đồi (tức là không ảnh hưởng đến nhiệt độ môi trường). 2. Thao tác điều chỉnh nhiệt độ vùng dưới đồi TH. 3. Đo tốc độ trao đổi chất và nhiệt độ cơ thể của động vật trong suốt thời gian thao tác ở vùng dưới đồi. Kết quả D Khi vùng dưới đồi là i] Khi vùng dưới đồi nguội đi, quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất được làm nóng, con sóc tăng lên và tốc độ trao đổi chất cũng như nhiệt độ cơ thể của động vật cũng tăng lên. ^ nhiệt độ giảm. 0,5 Thời gian (giờ) KẾT LUẬN Vùng dưới đồi của sóc đất đóng vai trò như một bộ điều nhiệt. Khi được làm mát, nó kích hoạt quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất; khi được làm ấm, nó ngăn chặn quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất và tạo điều kiện cho sự mất nhiệt. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Heller, H. C. và G. W. Colliver. 1974. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 227: 583-589. của vùng dưới đồi vượt quá hoặc giảm xuống dưới các điểm đặt đó, phản ứng điều nhiệt được kích hoạt để đảo ngược hướng thay đổi nhiệt độ (Hình 40.20). Hệ thống tích hợp các nguồn thông tin khác ngoài nhiệt độ vùng dưới đồi. Ví dụ, cảm biến nhiệt độ trên da ghi lại nhiệt độ môi trường. Sự thay đổi nhiệt độ da là thông tin được truyền trực tiếp làm thay đổi điểm đặt ở vùng dưới đồi; điểm đặt cho quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất cao hơn khi da lạnh và thấp hơn khi da ấm.Kết quả D Khi vùng dưới đồi là i] Khi vùng dưới đồi nguội đi, quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất được làm nóng, con sóc tăng lên và tốc độ trao đổi chất cũng như nhiệt độ cơ thể của động vật cũng tăng lên. ^ nhiệt độ giảm. 0,5 Thời gian (giờ) KẾT LUẬN Vùng dưới đồi của sóc đất đóng vai trò như

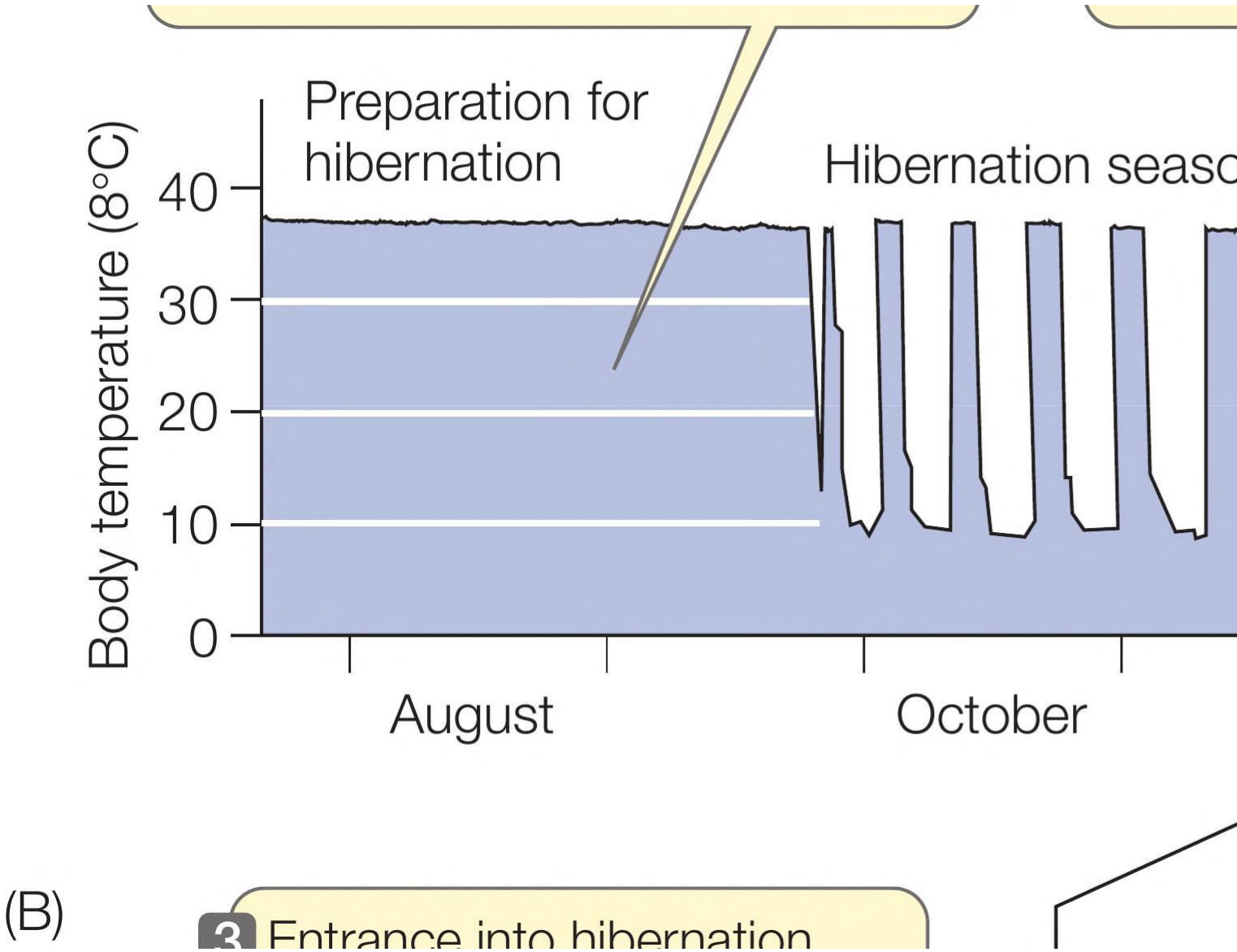
một bộ điều nhiệt. Khi được làm mát, nó kích hoạt quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất; khi được làm ấm, nó ngăn chặn quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất và tạo điều kiện cho sự mất nhiệt. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Heller, H. C. và G. W. Colliver. 1974. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 227: 583-589. của vùng dưới đồi vượt quá hoặc giảm xuống dưới các điểm đặt đó, phản ứng điều nhiệt được kích hoạt để đảo ngược hướng thay đổi nhiệt độ (Hình 40.20). Hệ thống tích hợp các nguồn thông tin khác ngoài nhiệt độ vùng dưới đồi. Ví dụ, cảm biến nhiệt độ trên da ghi lại nhiệt độ môi trường. Sự thay đổi nhiệt độ da là thông tin được truyền trực tiếp làm thay đổi điểm đặt ở vùng dưới đồi; điểm đặt cho quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất cao hơn khi da lạnh và thấp hơn khi da ấm.Kết quả D Khi vùng dưới đồi là i] Khi vùng dưới đồi nguội đi, quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất được làm nóng, con sóc tăng lên và tốc độ trao đổi chất cũng như nhiệt độ cơ thể của động vật cũng tăng lên. ^ nhiệt độ giảm. 0,5 Thời gian (giờ) KẾT LUẬN Vùng dưới đồi của sóc đất đóng vai trò như một bộ điều nhiệt. Khi được làm mát, nó kích hoạt quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất; khi được làm ấm, nó ngăn chặn quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất và tạo điều kiện cho sự mất nhiệt. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Heller, H. C. và G. W. Colliver. 1974. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 227: 583-589. của vùng dưới đồi vượt quá hoặc giảm xuống dưới các điểm đặt đó, phản ứng điều nhiệt được kích hoạt để đảo ngược hướng thay đổi nhiệt độ (Hình 40.20). Hệ thống tích hợp các nguồn thông tin khác ngoài nhiệt độ vùng dưới đồi. Ví dụ, cảm biến nhiệt độ trên da ghi lại nhiệt độ môi trường. Sự thay đổi nhiệt độ da là thông tin được truyền trực tiếp làm thay đổi điểm đặt ở vùng dưới đồi; điểm đặt cho quá trình sản sinh nhiệt trao đổi chất cao hơn khi da lạnh và thấp hơn khi da ấm.

830 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều chỉnh nhiệt độ Ở động vật có vú, vùng dưới đồi tích hợp thông tin cảm giác nhiệt, thiết lập các điểm đặt cho nhiệt độ cơ thể và điều chỉnh các kiểm soát nhiệt sinh lý. Não sóc đất (phần sagittal) Hệ thống điều hòa (vùng dưới đồi) Phản hồi Nhiệt độ cơ thể dưới điểm đặt Nhiệt độ cơ thể trên điểm đặt Tiến về phía trước Thay đổi nhiệt độ da làm thay đổi điểm đặt ở vùng dưới đồi Sản xuất nhiệt Mất nhiệt Mạch máu co lại Mạch máu giãn ra Cơ xương co lại Cơ xương thư giãn Rùng mình ; sinh nhiệt không run rẩy Thở hổn hển, đổ mồ hôi Hệ thống được kiểm soát 40.20 Bộ điều nhiệt của động vật có vú Giống như bộ điều nhiệt trong nhà trong Hình 40.2, vùng dưới đồi của động vật có vú là hệ thống điều hòa kiểm soát các cơ chế sưởi ấm và làm mát của cơ thể. mm 0L Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 40.1 Vùng dưới đồi Lifel 0e.com/at40.1 Điểm đặt vùng dưới đồi cao hơn khi thức so với khi ngủ và chúng cao hơn trong phần hoạt động của chu kỳ hàng ngày so với phần không hoạt động, ngay cả khi con vật không hoạt động. thức cả hai lần. Ngay cả khi một sinh vật thu nhiệt được giữ trong điều kiện môi trường không đổi, nhiệt độ cơ thể của nó sẽ hiển thị chu kỳ thay đổi điểm đặt hàng ngày. Loại chu kỳ này được điều khiển bởi đồng hồ sinh học bên trong, như chúng ta sẽ thảo luận ở Chương 53. Sốt giúp cơ thể chống lại nhiễm trùng Sốt là một phản ứng thích nghi giúp cơ thể chống lại mầm bệnh. Sốt là hiện tượng nhiệt độ cơ thể tăng lên để phản ứng với các phân tử gọi là chất gây sốt. Chất gây sốt có thể là ngoại sinh, chẳng hạn như protein lạ do vi khuẩn hoặc vi rút xâm nhập cơ thể tạo ra hoặc nội sinh, bao gồm các chất được tạo ra bởi các tế bào của hệ thống miễn dịch để đáp ứng với nhiễm trùng. Sự hiện diện của chất gây sốt làm tăng điểm đặt ở vùng dưới đồi của cơ thể để sản xuất nhiệt trao đổi chất. Kết quả là bạn rùng mình, mặc áo len hoặc chui vào chăn và nhiệt độ cơ thể tăng lên cho đến khi đạt đến điểm đặt mới. Khi nhiệt độ cơ thể cao hơn, bạn không còn cảm thấy lạnh, cũng có thể không thấy nóng, nhưng ai đó chạm vào trán bạn sẽ nói rằng bạn đang "bốc cháy". Dùng aspirin làm giảm điểm đặt của bạn xuống mức bình thường. Bây giờ bạn cảm thấy nóng, phải cởi bỏ quần áo và thậm chí đổ mồ hôi cho đến khi nhiệt độ cơ thể tăng cao trở lại bình thường. Mặc dù những cơn sốt nhẹ giúp cơ thể chống lại nhiễm trùng nhưng những cơn sốt cực độ có thể nguy hiểm và cần phải được kiểm soát, thường là bằng thuốc hạ sốt. Một số động vật tiết kiệm năng lượng bằng cách giảm nhiệt độ cơ thể. Hạ thân nhiệt là nhiệt độ cơ thể dưới mức bình thường. Nó có thể là kết quả của nạn đói (thiếu nhiên liệu trao đổi chất), tiếp xúc với thời tiết quá lạnh, bệnh nặng hoặc bị gây mê. Trong mỗi trường hợp này, nhiệt độ cơ thể giảm không được kiểm soát. Tuy nhiên, nhiều loài chim và động vật có vú trải qua quá trình hạ thân nhiệt có điều hòa để tồn tại trong thời kỳ giá lạnh và khan hiếm thức ăn. Ví dụ, chim ruồi là loài thu nhiệt rất nhỏ với tốc độ trao đổi chất cao,và thậm chí chỉ một ngày không có thức ăn cũng có thể làm cạn kiệt nguồn trao đổi chất dự trữ của họ. Chim ruồi và các loài thu nhiệt nhỏ khác có thể kéo dài thời gian chúng có thể tồn tại mà không cần thức ăn bằng

cách giảm nhiệt độ cơ thể từ 10°C xuống 20°C trong khoảng thời gian ban ngày hoặc ban đêm khi chúng thường không hoạt động, do đó làm giảm tốc độ trao đổi chất và bảo tồn năng lượng. Sự hạ thân nhiệt thích ứng này được gọi là trạng thái hôn mê hàng ngày. Tình trạng hạ thân nhiệt có điều hòa kéo dài nhiều ngày hoặc thậm chí nhiều tuần, trong thời gian đó nhiệt độ cơ thể giảm xuống gần với nhiệt độ môi trường, được gọi là ngủ đông (Hình 40.21). Nhiều loài động vật có vú, bao gồm dơi, gấu, marmots và sóc đất, ngủ đông, nhưng chỉ có một loài chim (chim nghèo) được chứng minh là ngủ đông. Tốc độ trao đổi chất cần thiết để duy trì động vật ngủ đông có thể chỉ bằng 1/5 tốc độ trao đổi chất cơ bản của nó và nhiều động vật ngủ đông duy trì nhiệt độ cơ thể gần với điểm đóng băng. Sự thức tỉnh từ trạng thái ngủ đông xảy ra khi điểm đặt ở vùng dưới đồi trở về mức bình thường. Khả năng động vật bước vào trạng thái ngủ đông hàng ngày hoặc ngủ đông sâu để giảm điểm đặt điều hòa nhiệt độ của chúng có lẽ đã phát triển một cách đáng kể như một phần mở rộng của mức giảm điểm đặt đi kèm với giấc ngủ ở tất cả các loài động vật có vú và chim. RECAP Trong vùng nhiệt trung tính, một sinh vật thu nhiệt kiểm soát nhiệt độ cơ thể của nó chủ yếu bằng các phương tiện thụ động. Ở trên hoặc dưới vùng nhiệt trung tính, động vật thu nhiệt phải tiêu tốn năng lượng trao đổi chất đáng kể để kiểm soát nhiệt độ cơ thể. Phản ứng điều nhiệt ở động vật có vú được điều chỉnh bởi vùng dưới đồi. ™ Mô tả cách thức thu nhiệt tạo ra nhiệt. Xem trang 827-828 và Hình 40.17 â€¢ Tại sao sự phụ thuộc vào sự mất nước bay hơi lại là một chiến lược nguy hiểm để xử lý môi trường nóng? Xem trang. 829 â€¢ Bản chất của thông tin phản hồi tiêu cực và thông tin chuyển tiếp được sử dụng bởi bộ điều nhiệt động vật có vú là gì? Xem trang 829-830 và Hình 40.20Khả năng động vật bước vào trạng thái ngủ đông hàng ngày hoặc ngủ đông sâu để giảm điểm đặt điều hòa nhiệt độ của chúng có lẽ đã phát triển một cách đáng kể như một phần mở rộng của mức giảm điểm đặt đi kèm với giấc ngủ ở tất cả các loài động vật có vú và chim. RECAP Trong vùng nhiệt trung tính, một sinh vật thu nhiệt kiểm soát nhiệt độ cơ thể của nó chủ yếu bằng các phương tiện thụ động. Ở trên hoặc dưới vùng nhiệt trung tính, động vật thu nhiệt phải tiêu tốn năng lượng trao đổi chất đáng kể để kiểm soát nhiệt độ cơ thể. Phản ứng điều nhiệt ở động vật có vú được điều chỉnh bởi vùng dưới đồi. ™ Mô tả cách thức thu nhiệt tạo ra nhiệt. Xem trang 827-828 và Hình 40.17 â€¢ Tại sao sự phụ thuộc vào sự mất nước bay hơi lại là một chiến lược nguy hiểm để xử lý môi trường nóng? Xem trang. 829 â€¢ Bản chất của thông tin phản hồi tiêu cực và thông tin chuyển tiếp được sử dụng bởi bộ điều nhiệt động vật có vú là gì? Xem trang 829-830 và Hình 40.20Khả năng động vật bước vào trạng thái ngủ đông hàng ngày hoặc ngủ đông sâu để giảm điểm đặt điều hòa nhiệt độ của chúng có lẽ đã phát triển một cách đáng kể như một phần mở rộng của mức giảm điểm đặt đi kèm với giấc ngủ ở tất cả các loài động vật có vú và chim. RECAP Trong vùng nhiệt trung tính, một sinh vật thu nhiệt kiểm soát nhiệt độ cơ thể của nó chủ yếu bằng các phương tiện thụ động. Ở trên hoặc dưới vùng nhiệt trung tính, động vật thu nhiệt phải tiêu tốn năng lượng trao đổi chất đáng kể để kiểm soát nhiệt độ cơ thể. Phản ứng điều nhiệt ở động vật có vú được điều chỉnh bởi vùng dưới đồi. ™ Mô tả cách thức thu nhiệt tạo ra nhiệt. Xem trang 827-828 và Hình 40.17 â€¢ Tại sao sự phụ thuộc vào sự mất nước bay hơi lại là một chiến lược nguy hiểm để xử lý môi trường nóng? Xem trang. 829 â€¢ Bản chất của thông tin phản hồi tiêu cực và thông tin chuyển tiếp được sử dụng bởi bộ điều nhiệt động vật có vú là gì? Xem trang 829-830 và Hình 40.20

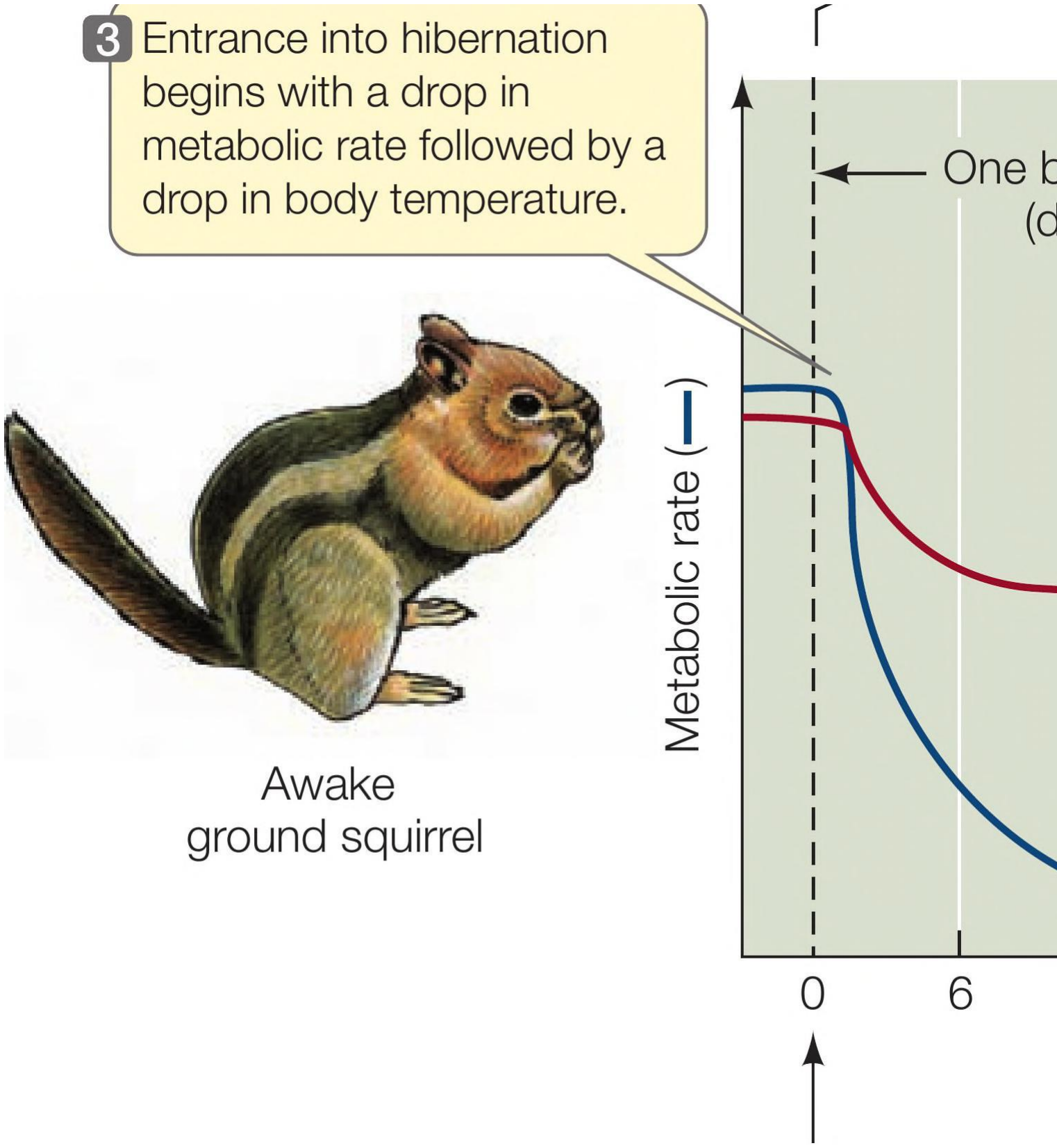

Ground squirrel brain
(sagittal section)
Regulatory system
(hypothalamus)
Feedback
Body
temperature
below set point
Body
temperature
above set point
Feedforward
Change in skin temperature
shifts the hypothalamic set point
Heat production
Blood vessels constrict
Skeletal muscles contract
Shivering; non-shivering
Heat loss
Blood vessels
Skeletal musc
Panting, swea

40.5 Sinh vật thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể như thế nào? 831 (A) n D Trong hơn nửa năm, một con sóc đất điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của nó ở mức gần 37°C. g Trong những tháng mùa đông, các đợt ngủ đông bị gián đoạn do nhiệt độ cơ thể trở lại bình thường trong thời gian ngắn. | Bước vào trạng thái ngủ đông bắt đầu bằng việc giảm tốc độ trao đổi chất, sau đó là nhiệt độ cơ thể giảm. â– Một đợt ngủ đông kéo dài hàng tuần') Sóc đất thức tỉnh Sự thức tỉnh sau khi ngủ đông bắt đầu bằng sự gia tăng lớn trong quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất, sau đó là sự nóng lên của cơ thể. Sóc đất ngủ đông Bắt đầu ngủ đông Bắt đầu kích thích Reentry 40.21 Mô hình ngủ đông ở sóc đất Trong hầu hết thời gian trong năm, sóc đất điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của nó ở khoảng 37°C. Tuy nhiên, trong những tháng mùa đông, những con vật này ngủ đông trong hang dưới lòng đất, sống nhờ nhiên liệu dự trữ (dưới dạng mỡ hoặc thức ăn dự trữ). Nhu cầu trao đổi chất đối với những nhiên liệu dự trữ này giảm đi do những cơn buồn ngủ, trong thời gian đó nhiệt độ cơ thể giảm xuống gần bằng nhiệt độ môi trường trong thời gian dài. - # Chúng ta có thể tăng sự mất nhiệt từ các cổng nhiệt tự nhiên để bảo vệ khỏi stress nhiệt không? TRẢ LỜI Thông thường, máu chảy từ tim qua các động mạch lớn, qua các mao mạch nhỏ rồi vào các tĩnh mạch lớn hơn đưa máu về tim. Sự thích nghi tiến hóa của "cổng nhiệt" Tuy nhiên, ở da động vật có vú không có lông, bao gồm các shunt có cổng có thể đưa máu động mạch trực tiếp đến tĩnh mạch, bỏ qua dòng chảy chậm hơn của mao mạch. Các tĩnh mạch ở vùng da không có lông tạo thành mạng lưới có thể chứa một lượng máu lớn khi các ống dẫn lưu mở ra. Dựa trên kiến thức này, các nhà sinh vật học tại Đại học Stanford đã phát triển một phương pháp "làm mát nhanh"; Công nghệ hút nhiệt tối đa từ vùng da không có lông. Một khu vực như lòng bàn tay được đặt tiếp xúc với bề mặt được làm mát và sử dụng chân không nhẹ để hút thêm máu vào các mạch máu lớn, trao đổi nhiệt. Khi sử dụng thiết bị này, nhiệt độ cơ thể tăng chậm hơn trong khi tập luyện và nguội đi nhanh hơn khi nghỉ ngơi sau khi tập luyện. Một sản phẩm phụ bất ngờ của khám phá ở Stanford là nâng cao thành tích thể thao. Bởi vì mỏi cơ một phần là do nhiệt độ cơ tăng lên nên việc tăng cường làm mát có thể làm giảm mệt mỏi và tăng khả năng tập luyện, từ đó có thể dẫn đến tăng khả năng điều hòa. Trong một nghiên cứu, sinh viên đại học năm thứ nhất tham gia chương trình điều hòa đã cải thiện hiệu suất chống đẩy của họ với tốc độ 5 lần chống đẩy mỗi ngày mà không làm mát, nhưng 9 lần chống đẩy mỗi ngày khi làm mát. Một số đàn ông và phụ nữ trong nghiên cứu đã thực hiện được hơn 800 lần chống đẩy hoặc hàng trăm lần kéo xà trong một buổi tập luyện kéo dài 45 phút.



(B)

3 Entrance into hibernation



832 CHƯƠNG 40 Sinh lý học, cân bằng nội môi và điều hòa nhiệt độ Động vật đa bào cung cấp nhu cầu tế bào của chúng như thế nào? â€¢ Động vật đa bào cung cấp nhu cầu cho tất cả các tế bào của chúng bằng cách duy trì môi trường bên trong ổn định. Môi trường đó bao gồm hai ngăn dịch ngoại bào: dịch kẽ và huyết tương. Ôn lại Hình 40.1 â€¢ Sự điều hòa các hệ thống sinh lý chủ yếu được thực hiện thông qua phản hồi tiêu

cực. Chức năng thông tin chuyển tiếp để thay đổi điểm đặt. Xem lại Hình 40.2 Mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan là gì? “Các tế bào của cơ thể được tổ chức thành các tập hợp gọi là mô. â€¢ Mặc dù có nhiều loại tế bào nhưng chỉ có bốn loại mô: biểu mô, cơ, liên kết và mô thần kinh. â € ¢ Các cơ quan được tạo thành từ các mô và hầu hết các cơ quan đều chứa tất cả bốn loại mô. Các cơ quan được nhóm lại thành các hệ cơ quan. Xem lại Hình 40.7 Nhiệt độ ảnh hưởng đến hệ thống sống như thế nào? â€¢ Sự sống chỉ có thể tồn tại trong phạm vi nhiệt độ môi trường hẹp. Q10 là thước đo độ nhạy cảm của một quá trình sống với nhiệt độ. Q10 bằng 2 có nghĩa là tốc độ phản ứng của quá trình đó tăng gấp đôi khi nhiệt độ tăng thêm 10°C. Ôn lại Hình 40.8 â€¢ Động vật có thể thích nghi với sự thay đổi nhiệt độ theo mùa thông qua các thích ứng sinh hóa và sinh lý. Ôn lại Hình 40.9 CHƯƠNG TÓM TẮT 40 Động vật thay đổi sự trao đổi nhiệt với môi trường như thế nào? • Nhiệt độ cơ thể của động vật biến nhiệt chủ yếu được xác định bởi các nguồn nhiệt bên ngoài. Động vật thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của chúng bằng cách tạo ra nhiệt trong quá trình trao đổi chất. Ôn lại Hình 40.10 â€¢ Bốn con đường trao đổi nhiệt với môi trường là bức xạ, đối lưu, dẫn nhiệt và bay hơi. Sự cân bằng giữa sản xuất nhiệt và trao đổi nhiệt có thể được thể hiện dưới dạng ngân sách năng lượng. Ôn lại Hình 40.12 â€¢ Kiểm soát lưu lượng máu đến da là một phương tiện quan trọng để điều chỉnh nhiệt độ. Sự thích ứng của hệ tuần hoàn như trao đổi nhiệt ngược dòng có thể bảo tồn nhiệt trao đổi chất. Ôn lại các hình 40.13, 40.14 Các loài thu nhiệt điều chỉnh nhiệt độ cơ thể như thế nào? • Trong vùng nhiệt độ trung tính, các động vật thu nhiệt khi nghỉ ngơi có tốc độ trao đổi chất cơ bản (BMR) tỷ lệ thuận với kích thước cơ thể. Ôn lại Hình 40.16, 40.17, HOẠT ĐỘNG 40.1 â€¢ Ở động vật có vú, việc kiểm soát nhiệt độ cơ thể phụ thuộc vào mệnh lệnh từ trung tâm điều hòa ở vùng dưới đồi. Bộ điều nhiệt này sử dụng nhiệt độ của chính nó làm thông tin phản hồi tiêu cực và nhiệt độ da làm thông tin phản hồi. Xem lại Hình 40.20, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 40.1 filK-Til Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is40 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ GHI NHỚ 1. Điều nào sau đây mô tả đúng nhất những giới hạn đối với sự sống trên trái đất? Một. Nhiệt độ đóng băng và nhiệt độ sôi của nước b. Ảnh hưởng của nhiệt độ đến tốc độ sinh hóa của phản ứng c. Điểm đóng băng của nước và nhiệt độ biến tính protein d.Khả năng sinh vật tích cực sản sinh và tiêu tán nhiệt e. Ảnh hưởng của nhiệt độ đến hàm lượng oxy trong môi trường 2. Nếu Q10 của tốc độ trao đổi chất của động vật là 2 thì a. con vật thích nghi với môi trường lạnh tốt hơn nếu Q10 của nó là 3. b. động vật là động vật biến nhiệt. c. con vật tiêu thụ lượng oxy mỗi giờ ở 20°C bằng một nửa so với ở 30°C. d. tốc độ trao đổi chất của động vật không ở mức cơ bản. đ. con vật tạo ra lượng nhiệt gấp đôi ở 20°C so với ở 30°C. 3. Câu nào nói về mỡ nâu là đúng? Một. Nó tạo ra nhiệt mà không tạo ra nhiều ATP. b. Nó cách nhiệt cho động vật đã thích nghi với cái lạnh. c. Đây là nguồn sản sinh nhiệt chính cho chim. d. Nó chỉ được tìm thấy trong chế độ ngủ đông. đ. Nó cung cấp nhiên liệu cho các tế bào cơ. 4. Đặc điểm nào sau đây là quan trọng nhất và chung nhất của sinh vật thu nhiệt thích nghi với khí hậu lạnh so với sinh vật thu nhiệt thích nghi với khí hậu ấm? Một. Tỷ lệ trao đổi chất cơ bản cao hơn b. Giá trị Q10 cao hơn c. Chất béo màu nâu D. Cách nhiệt tốt hơn e. Khả năng ngủ đông

Tóm tắt chương 833 5. Điều nào sau đây sẽ làm giảm điểm đặt nhiệt độ vùng dưới đồi để sản xuất nhiệt trao đổi chất? Một. Bước vào môi trường lạnh b. Uống aspirin khi bị sốt c. Thức dậy sau giấc ngủ đông d. Bị nhiễm trùng gây sốt e. Làm mát vùng dưới đồi HIỂU & ÁP DỤNG 6. Ưu điểm của thông tin chuyển tiếp đối với cân bằng nội môi là gì? Bạn có thể gợi ý một số nguồn thông tin tiếp liệu có thể dùng để điều hòa nhịp thở, huyết áp và bài tiết dịch tiêu hóa không? 7. Định luật làm mát của Newton mô tả cách một vật vật lý đạt đến trạng thái cân bằng nhiệt với môi trường của nó. Định luật này có thể được biểu diễn dưới dạng HL = K(T0 - Ta) trong đó HL là tốc độ mất nhiệt, K là hằng số dẫn nhiệt (một vật dễ dàng mất nhiệt như thế nào), T0 là nhiệt độ của vật và Ta là nhiệt độ môi trường xung quanh. Áp dụng biểu thức này cho đường cong tốc độ trao đổi chất/nhiệt độ môi trường đối với các sinh vật thu nhiệt (xem Hình 40.17). Điều gì sẽ tương đương với HL? Trong định luật làm mát của Newton, K là hằng số phản ánh các tính chất của vật thể. K sẽ đại diện cho điều gì cho một nhiệt lượng? 1/K sẽ đại diện cho cái gì? Sử dụng định luật Newton thay TQ bằng Tb (nhiệt độ cơ thể), giải thích tại sao đường cong hướng về 0 ở nhiệt độ môi trường bằng nhiệt độ cơ thể. 8. Bạn mong đợi tác động của nhiệt độ đến khả năng bơm máu của tim và khả năng co bóp của cơ xương là gì? Làm thế nào điều này tạo ra thách thức sinh lý đối với cá mập trắng lớn hoặc cá ngừ vây xanh khổng lồ? â– PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ Dữ liệu sau đây từ bài báo White và Seymour được trích dẫn trong bài tập Làm việc với

dữ liệu (tr. 827) nên được sử dụng để trả lời Câu hỏi 9 và 10. Loài Khối lượng cơ thể (kg) Kích thước tim (g) BMR (ml 02/giờ) Chuột 0,03 0,2 63 Chuột 0,4 1,5 146 Chuột xạ hương 1,0 8 640 Marmot 4 24 1.550 Chó sói 10 60 2.690 Khỉ đầu chó 17 100 5.150 9. Vẽ biểu đồ dữ liệu cho (1) BMR so với khối lượng cơ thể và (2) khối lượng tim so với kích thước cơ thể. Nêu sự khác biệt giữa hai đường cong này. 10. BMR được hỗ trợ bởi lượng máu được tim bơm và lượng máu mà tim có thể bơm tùy thuộc vào kích thước (thể tích) của nó. Bạn sẽ đề xuất yếu tố nào khác để giải thích sự khác biệt giữa hai đường cong này? 11. Những quan sát trên kỳ nhông biển Galapagos trong Hình 40.13 cho thấy nhiệt độ cơ thể của loài động vật này tăng trong không khí nhanh hơn nhiệt độ giảm trong nước. Người ta suy luận rằng kỳ nhông đang ảnh hưởng đến việc tăng hoặc giảm nhiệt bằng cách thay đổi lưu lượng máu đến da của nó. Tuy nhiên, tính chất nhiệt của không khí và nước là khác nhau và con vật thở khi ở trong không khí chứ không phải khi bơi. Xét về mặt ngân sách năng lượng, sưởi ấm = tỏa nhiệt, _ A _ v _ _ A _ . r \ f \ trao đổi chất + Rabs = Lộ trình + đối lưu + dẫn truyền + bay hơi những yếu tố nào khác ngoài lưu lượng máu đến da có thể ảnh hưởng đến tốc độ trao đổi nhiệt này,và bạn có thể làm thí nghiệm nào để củng cố lập luận rằng những thay đổi trong lưu lượng máu đến da là những biến số quan trọng? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

41 CHƯƠNG NỘI DUNG 41.1 Nội tiết tố là gì và chúng hoạt động như thế nào? 41.2 Các thí nghiệm đã tiết lộ điều gì về hormone và tác dụng của chúng? 41.3 Hệ thần kinh và nội tiết tương tác với nhau như thế nào? 41.4 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? 41.5 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? NẾU BẠN LÀ người ăn nhiều nhưng không bao giờ tăng cân thì rất có thể bạn cũng tập thể dục thường xuyên. Nhưng liệu bạn có gầy đi chỉ vì tập thể dục đốt cháy lượng calo dư thừa mà lẽ ra sẽ được lưu trữ dưới dạng mỡ? Chúng ta đã học ở các chương trước rằng mô mỡ điển hình, hay còn gọi là mô mỡ "trắng". chất béo, lưu trữ lipid, trong khi "màu nâu" chất béo chuyển hóa lipid để tạo ra nhiệt mà không tạo ra ATP. Chất béo màu nâu được biết là có ở các loài gặm nhấm thích nghi với thời tiết lạnh, động vật ngủ đông và người sơ sinh, nhưng nó không được cho là có ở người trưởng thành. Tuy nhiên, gần đây, các kỹ thuật hình ảnh cho thấy hoạt động của mỡ nâu ở người trưởng thành tiếp xúc với lạnh. Điều thú vị là lượng mỡ nâu tỷ lệ nghịch với tổng khối lượng cơ thể - người gầy có nhiều mỡ nâu hơn và người béo phì có ít hơn. Có ý kiến cho rằng lượng calo dư thừa được đốt cháy bởi mỡ nâu là nguyên nhân khiến khối lượng cơ thể thấp. Một phân tử tín hiệu được phát hiện gần đây có thể giải thích sự khác biệt trong xu hướng tăng cân của mỗi cá nhân. Phân tử này đã được phân loại là một loại hormone và được đặt tên là irisin, theo tên nhân vật thần thoại Iris. Irisin được phát hiện ở một dòng chuột được lai tạo để tăng khả năng chịu đựng khi tập thể dục và người ta chứng minh rằng phân tử này được giải phóng khỏi cơ bắp. Người ta đã chứng minh rõ ràng rằng việc luyện tập thể dục gây ra nhiều thay đổi về cấu trúc và trao đổi chất trong cơ bắp. Nhưng tập thể dục còn cải thiện nhiều khía cạnh khác của sức khỏe. Những thay đổi này được thực hiện như thế nào? Phân tích mô mỡ từ những con chuột siêu thể thao cho thấy một phát hiện đáng chú ý: mỡ trắng của chúng có đặc tính của mỡ nâu. Sau đó, người ta cho thấy cơ bắp được tập luyện nội tiết tố động vật tiết ra nội tiết tố Nghiên cứu trên chuột đã chỉ ra rằng irisin, một loại hormone được sản xuất khi cơ bắp tập luyện, di chuyển đến các tế bào mỡ trong cơ thể, nơi nó kích thích những thay đổi phân tử làm cho mô mỡ hoạt động trao đổi chất nhiều hơn. rằng cái "nâu" này mỡ trắng được kích hoạt bởi tín hiệu hóa học trong máu được tạo ra bởi các cơ đang tập luyện. Do đó, cơ sẽ ra lệnh cho mỡ trắng thay đổi đặc tính của nó thành mô có hoạt động trao đổi chất mạnh hơn, đốt cháy nhiều calo hơn và tạo ra nhiều nhiệt hơn. Vì vậy, tập thể dục giúp cải thiện tình trạng của cơ và nó cũng khiến cơ bắp nói chuyện với các mô mỡ, ra lệnh cho chúng "tạo dáng". Tại sao các nhà khoa học gọi phân tử tín hiệu của họ là hormone và chọn đặt tên nó theo tên Iris? Như chúng ta sẽ thảo luận trong chương này, hormone là một thông điệp hóa học lưu thông trong máu và kích hoạt các tế bào đích ở xa. Trong thần thoại Hy Lạp, Iris là sứ giả của các vị thần, du hành khắp thế giới với tốc độ gió.Làm thế nào chúng ta có thể chứng minh rằng một phân tử được tìm thấy trong máu là một hormone? Xem câu trả lời ở trang 853.





41 .1 Hormon là gì và chúng hoạt động như thế nào? 835 Nội tiết tố là gì và chúng hoạt động như thế nào? Ở động vật đa bào, hệ thống điều hòa sinh lý đòi hỏi thông tin và sự giao tiếp giữa các tế bào. Hầu hết sự giao tiếp giữa các tế bào được thực hiện bằng các tín hiệu hóa học liên kết với các thụ thể, như được mô tả trong Chương 7. Ví dụ về các tín hiệu hóa học bao gồm hormone, yếu tố tăng trưởng và morphogen, cytokine và chất dẫn truyền thần kinh. Những tín hiệu này hoạt động trong những bối cảnh khác nhau – hệ thống nội tiết, sự tăng trưởng và phát triển, hệ thống miễn dịch và hệ thần kinh – nhưng nguyên tắc chức năng của chúng đều giống nhau: một tế bào giải phóng tín hiệu hóa học di chuyển đến và liên kết với một thụ thể trên tế bào thứ hai ("đích"), gây ra phản ứng ở tế bào đích. Không phải tất cả tín hiệu đều là hóa học; hãy nhớ rằng có những cơ quan thụ cảm trong hệ thần kinh mã hóa thông tin từ các nguồn vật lý bên ngoài, chẳng hạn như nhiệt độ, áp suất và ánh sáng. Và hệ thần kinh sử dụng các tín hiệu điện gọi là điện thế hoạt động để lấy thông tin từ nơi này đến nơi khác trong cơ thể. Bất kể hệ thống nào, việc xử lý thông tin đều phụ thuộc vào tế bào nào có cơ quan tiếp nhận tín hiệu và cách các tế bào mục tiêu đó phản ứng với tín hiệu. Một số phép loại suy có thể giúp phân biệt cách thức hoạt động của hệ thống thông tin miễn dịch, thần kinh và nội tiết. Hệ thống miễn dịch (chủ đề của Chương 42) hoạt động giống như một đội quân bảo vệ tư nhân. Các tác nhân tế bào khác nhau sẽ đi khắp cơ thể và nếu phát hiện ra vi phạm an ninh, chúng sẽ phát ra âm thanh báo động - cytokine - để kích hoạt hệ thống phòng thủ của cơ thể. Hệ thống thần kinh (xem Chương 45-47) hoạt động giống như một hệ thống điện thoại cố định, với một trung tâm chỉ huy và tích hợp trung tâm gửi tín hiệu dọc theo các đường dây cụ thể đến các máy thu cụ thể. Chương này tập trung vào hệ thống nội tiết, giống như một mạng lưới phát thanh hoặc truyền hình, phát các tín hiệu mà bất kỳ ai có máy thu thích hợp được bật và điều chỉnh đều có thể thu được. Tín hiệu nội tiết có thể hoạt động cục bộ hoặc ở khoảng cách xa. nhiều loại tế bào nội tiết khác nhau tạo ra và giải phóng các tín hiệu hóa học trực tiếp vào dịch ngoại bào (ECF). Những phân tử này sau đó có thể khuếch tán qua ECF và đi vào máu. Các tín hiệu nội tiết đi vào máu được gọi là hormone và hormone sẽ kích hoạt các tế bào đích ở xa vị trí giải phóng của chúng (Hình 41 .1 A). Irisin là một ví dụ về hormone. Có thể bạn đã quen thuộc với một số loại hormone khác, chẳng hạn như testosterone, estrogen, adrenaline và insulin. Một số tín hiệu nội tiết được giải phóng với số lượng rất nhỏ hoặc bị bất hoạt nhanh chóng bởi các enzyme hoặc được các tế bào tại chỗ hấp thụ hiệu quả đến mức chúng không bao giờ khuếch tán vào máu với số lượng đủ để tác động lên các tế bào ở xa (Hình 41.1 B). Bởi vì những tín hiệu này chỉ ảnh hưởng đến các tế bào đích gần vị trí giải phóng của chúng nên chúng được gọi là paracrine (para, "gần").Một ví dụ về tín hiệu cận tiết là histamine, một trong những chất trung gian gây viêm. Tác động cục bộ nhất mà một tín hiệu nội tiết có thể có là khi nó liên kết với các thụ thể trên hoặc trong cùng tế bào đã tiết ra nó. Khi một tín hiệu hóa học ảnh hưởng đến tế bào tiết ra nó, nó được gọi là autocrine. Nội tiết tố và cận tiết có thể có Tế bào không phải mục tiêu (hormone không thể liên kết) Mạch tuần hoàn (ví dụ: mạch máu) Tế bào tiết nội tiết tố Nội tiết tố di chuyển trong máu và liên kết với các thụ thể trên các tế bào đích ở xa. (B) 41.1 Hệ thống tín hiệu hóa học (A) Hormon được phân phối khắp cơ thể theo dòng máu. (B) Paracrine và autocrine không đi vào máu. Paracrines chỉ đơn giản là khuếch tán đến các tế bào gần đó và autocrine ảnh hưởng đến chính các tế bào giải phóng chúng. autocrine hoạt động như một phương tiện cung cấp phản hồi tiêu cực để kiểm soát tốc độ bài tiết của chính chúng. Một số tế bào nội tiết tồn tại dưới dạng tế bào đơn lẻ trong mô. Ví dụ, hormone của đường tiêu hóa được tiết ra bởi các tế bào nội tiết biệt lập ở thành dạ dày và ruột non. Nhiều hormone được tiết ra bởi sự tập hợp của các tế bào nội tiết trong cơ quan bài tiết gọi là tuyến nội tiết. Một tuyến nội tiết có thể tiết ra nhiều hormone. Tên "nội tiết" (tiếng Hy Lạp, "tách bên trong") phản ánh thực tế là các chất do các tế bào này tiết ra được bài tiết trực tiếp vào "môi trường bên trong"; dịch ngoại bào (xem Phần 40.1). Từ ECF chúng có thể khuếch tán cục bộ hoặc đi vào máu. Ngược lại, các tuyến ngoại tiết có các ống dẫn qua đó các sản phẩm của tế bào ngoại tiết được đưa ra môi trường bên ngoài như bề mặt da hoặc khoang cơ thể như ruột (tuyến mồ hôi và nước bọt là ví dụ).Tên "nội tiết" (tiếng Hy Lạp, "tách bên trong") phản ánh thực tế là các chất do các tế bào này tiết ra được bài tiết trực tiếp vào "môi trường bên trong"; dịch ngoại bào (xem Phần 40.1). Từ ECF chúng có thể khuếch tán cục bộ hoặc đi vào máu. Ngược lại, các tuyến ngoại tiết có các ống dẫn qua đó các sản phẩm của tế bào ngoại tiết được đưa ra môi trường bên ngoài như bề mặt da hoặc khoang cơ thể như ruột (tuyến mồ hôi và nước bọt là ví dụ).Tên "nội tiết" (tiếng Hy Lạp, "tách bên trong") phản ánh thực tế là các chất do các tế bào này tiết ra được bài tiết trực tiếp vào "môi trường bên trong"; dịch ngoại bào (xem Phần 40.1). Từ ECF chúng có thể khuếch tán cục bộ hoặc đi vào máu. Ngược lại, các tuyến ngoại tiết có các ống

dẫn qua đó các sản phẩm của tế bào ngoại tiết được đưa ra môi trường bên ngoài như bề mặt da hoặc khoang cơ thể như ruột (tuyến mồ hôi và nước bọt là ví dụ).

836 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật (A) Nội tiết tố protein 41.2 Ba loại nội tiết tố (A) Các phân tử nội tiết tố lớn nhất là peptide và protein. Lớp này bao gồm insulin và hormone tăng trưởng. (B) Các hormone steroid được biến đổi từ các phân tử cholesterol. Chúng bao gồm các corticosteroid được sản xuất bởi tuyến thượng thận và các steroid sinh dục được sản xuất chủ yếu bởi tuyến sinh dục. (C) Hormon amin là những phân tử nhỏ được tổng hợp từ một axit amin duy nhất. Cả epinephrine và thyroxine đều được tổng hợp từ các đơn vị tyrosine, nhưng thyroxine hòa tan trong lipid và epinephrine hòa tan trong nước. Các phương thức giải phóng và vận chuyển cũng như vị trí của các thụ thể của chúng cũng khác nhau. Để hoàn thành tổng quan về giao tiếp hóa học giữa các tế bào, chúng ta phải đề cập đến các chất dẫn truyền thần kinh, chúng ta sẽ thảo luận chi tiết trong các Chương 45 đến 47. Tế bào thần kinh, các tế bào của hệ thần kinh, dẫn truyền thông tin qua khoảng cách xa dưới dạng tín hiệu điện, nhưng khi đó tế bào thần kinh truyền thông tin đó thông tin đến một tế bào khác, nó làm như vậy bằng cách giải phóng các tín hiệu hóa học gọi là chất dẫn truyền thần kinh. Hầu hết các chất dẫn truyền thần kinh hoạt động rất cục bộ (thường trên cùng một tế bào thần kinh đã giải phóng chúng). Tuy nhiên, một số khuếch tán vào máu và tác động lên các mục tiêu ở xa; chất dẫn truyền thần kinh hoạt động theo cách này được gọi là hormone thần kinh. Hormon có thể được chia thành ba nhóm hóa học. Cấu trúc hóa học của hormone rất đa dạng, nhưng nhìn chung chúng có thể được phân thành ba nhóm: â€¢ Phần lớn hormone là peptide hoặc protein. Những hormone này (ví dụ như insulin; Hình 41.2A) hòa tan trong nước và do đó dễ dàng vận chuyển trong máu mà không cần các phân tử mang. Các hormone peptide và protein có thể được đóng gói trong các túi bên trong các tế bào tạo ra chúng và sau đó được giải phóng bằng quá trình xuất bào. Các thụ thể của chúng nằm trên bề mặt tế bào. O' Corticosteroid CH2OH HO O C = 0 CH2OH C = 0 OH Cortisol Steroid sinh dục (C) Amin hormone HO H H I I hQkc-c-nh3 I I H COOTyrosine HOv H0\^ H H I I /H C-C-N I I XCH OH H 3 Epinephrine Thyroxine thường liên kết với các phân tử mang trong máu. Các thụ thể của chúng chủ yếu là nội bào. • Các hormone amin chủ yếu được tổng hợp từ axit amin tyrosine (thyroxine là một ví dụ; Hình 41.2C). Một số hormone amin hòa tan trong nước và một số khác hòa tan trong lipid; phương thức phát hành của chúng khác nhau tương ứng. • Các hormone steroid (chẳng hạn như estrogen và testosterone) được tổng hợp từ cholesterol steroid (Hình 41 .2B), hòa tan trong lipid và dễ dàng đi qua màng tế bào. Các hormone steroid khuếch tán ra khỏi tế bào tạo ra chúng và hoạt động của hormone được trung gian bởi các thụ thể trên hoặc bên trong tế bào đích của chúng. Các hormone hòa tan trong nước không thể dễ dàng đi qua màng sinh chất, do đó các thụ thể của chúng phải nằm trên bề mặt

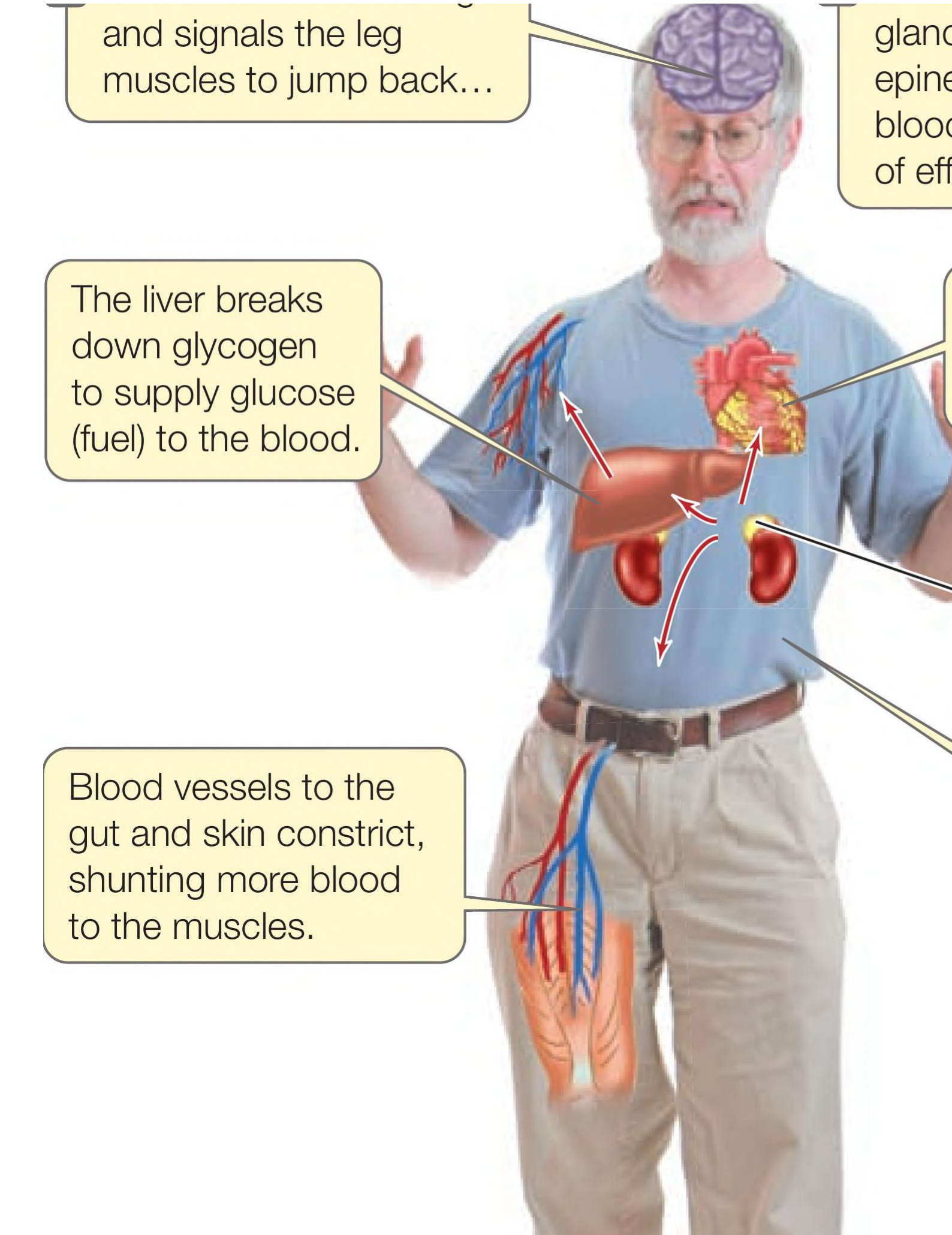
41 .1 Hormon là gì và chúng hoạt động như thế nào? 837 tế bào đích. Các thụ thể này là các phức hợp glycoprotein xuyên màng lớn với ba miền: miền liên kết chiếu ra bên ngoài màng sinh chất, miền xuyên màng giữ chặt thụ thể trong màng và miền tế bào chất kéo dài vào tế bào chất của tế bào. Khi một hormone liên kết với miền liên kết, miền tế bào chất sẽ bắt đầu phản ứng của tế bào đích. Chất truyền tin thứ hai kích hoạt một loạt các sự kiện nội bào, cuối cùng kích hoạt protein kinase hoặc protein phosphatase (xem Hình 7.6 và 7.7). Trong hầu hết các trường hợp, các protein kinase và phosphatase này kích hoạt hoặc làm bất hoạt các enzyme trong tế bào chất dẫn đến phản ứng của tế bào, nhưng dòng tín hiệu do thụ thể khởi xướng cũng có thể tạo ra các tín hiệu đi vào nhân và làm thay đổi biểu hiện gen (xem Hình 7.10). Các hormone hòa tan trong lipid có thể khuếch tán qua màng sinh chất, và do đó các thụ thể của chúng thường ở bên trong tế bào, trong tế bào chất hoặc nhân (mặc dù một số thụ thể gắn màng đối với các hormone hòa tan trong lipid gần đây đã được mô tả). Trong hầu hết các trường hợp, phức hợp được hình thành bởi hormone hòa tan trong lipid và thụ thể của nó hoạt động bằng cách thay đổi biểu hiện gen trong nhân tế bào (xem Hình 7.8). Hoạt động của hormone phụ thuộc vào bản chất của tế bào đích và các thụ thể của nó. Bất cứ khi nào một hormone gặp một tế bào có thụ thể thích hợp, nó có thể liên kết với thụ thể đó và kích hoạt phản ứng. Bản chất của phản ứng phụ thuộc vào tế bào phản ứng và các thụ thể của nó. Do đó, cùng một loại hormone có thể gây ra những phản ứng khác nhau ở các loại tế bào khác nhau. Hãy xem xét hormone adrenaline hoặc epinephrine. Giả sử bạn đang đi dạo trong rừng và suýt dẫm phải một con rắn đuôi chuông. Bạn nhảy lùi lại, tim bạn bắt đầu đập thình thịch và các phản ứng bảo vệ bắt đầu hoạt động. Cú nhảy và nhịp tim đập mạnh được điều khiển bởi hệ thống thần kinh phản

ứng nhanh chóng của bạn. Đồng thời với những phản ứng cơ bắp này, hệ thống thần kinh của bạn sẽ kích thích các tế bào nội tiết ở tuyến thượng thận ngay phía trên thận của bạn để tiết ra epinephrine. Trong vòng vài giây, epinephrine sẽ khuếch tán vào máu và tuần hoàn khắp cơ thể bạn để kích hoạt nhiều thành phần của phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy (Hình 41 .3). Epinephrine liên kết với các thụ thể trong tim bạn, khiến nhịp tim nhanh hơn và mạnh hơn. Tim của bạn bây giờ đang bơm máu nhiều hơn. Epinephrine cũng liên kết với các thụ thể trong một số mạch máu. Bằng cách gây co thắt các mạch máu cung cấp cho da, thận và đường tiêu hóa của bạn (việc tiêu hóa bữa trưa có thể chờ đợi!), hormone này sẽ chuyển nhiều máu hơn đến các cơ cần thiết để bạn thoát khỏi nguy hiểm. Epinephrine liên kết với các tế bào trong gan, kích thích chúng phân hủy glycogen và giải phóng các đơn vị glucose của nó vào máu như một nguồn cung cấp năng lượng nhanh chóng (xem Hình 7.18). Trong mô mỡ, epinephrine kích thích phân hủy chất béo để tạo ra axit béo - một nguồn năng lượng khác.Đây chỉ là một số hành động được kích hoạt bởi một loại hormone. Trong mỗi trường hợp, phản ứng của tế bào phụ thuộc vào các thụ thể của tế bào và tầng tín hiệu nội bào liên quan, nhưng tất cả đều góp phần làm tăng cơ hội sống sót của bạn trong tình huống nguy hiểm. Q Não phát hiện nguy hiểm j và ra hiệu cho cơ chân nhảy lùi lại. . . vJ. . và báo hiệu tuyến thượng thận giải phóng epinephrine vào máu, gây ra một số tác dụng. Gan phân hủy glycogen để cung cấp glucose (nhiên liệu) cho máu _ M 41.3 Phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy Bộ não của một người đột nhiên phải đối mặt với một tình huống đe dọa sẽ gửi tín hiệu đến tuyến thượng thận, tuyến này gần như ngay lập tức giải phóng hormone epinephrine . Epinephrine lưu thông khắp cơ thể và tạo ra các thành phần khác nhau của phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy ở các mô khác nhau. RECAP Nội tiết tố là các tín hiệu hóa học do các tế bào nội tiết giải phóng vào dịch ngoại bào, nơi chúng có thể khuếch tán vào máu và di chuyển đến các tế bào đích ở xa. Các thụ thể của hormone tan trong nước nằm trên bề mặt tế bào đích; thụ thể của hầu hết các hormone tan trong lipid đều nằm bên trong tế bào đích. â € ¢ Ba loại hóa học chung của hormone là gì? Xem trang. 836 và Hình 41.2 â€¢ Mô tả các phương pháp khác nhau để các hormone tan trong nước và tan trong lipid tiếp cận các thụ thể của chúng. Xem trang. 837 â€¢ Làm thế nào một loại hormone có thể có tác dụng đa dạng trong cơ thể? Xem trang. 837 và Hình 41.3 Các nhà khoa học đã phát hiện và làm sáng tỏ hoạt động biến đổi của nhiều hormone trước khi biết được cấu trúc phân tử cụ thể của chúng. Các phương pháp thử nghiệm khéo léo đã được sử dụng để chứng minh rằng một chất hóa học được giải phóng bởi một tế bào có tác dụng lên các tế bào ở xa khác. Các nghiên cứu tiếp theo đã tập trung vào bản chất của tín hiệu và cơ chế hoạt động của nó.â € ¢ Ba loại hóa học chung của hormone là gì? Xem trang. 836 và Hình 41.2 â€¢ Mô tả các phương pháp khác nhau để các hormone tan trong nước và tan trong lipid tiếp cận các thụ thể của chúng. Xem trang. 837 â€¢ Làm thế nào một loại hormone có thể có tác dụng đa dạng trong cơ thể? Xem trang. 837 và Hình 41.3 Các nhà khoa học đã phát hiện và làm sáng tỏ hoạt động biến đổi của nhiều hormone trước khi biết được cấu trúc phân tử cụ thể của chúng. Các phương pháp thử nghiệm khéo léo đã được sử dụng để chứng minh rằng một chất hóa học được giải phóng bởi một tế bào có tác dụng lên các tế bào ở xa khác. Các nghiên cứu tiếp theo đã tập trung vào bản chất của tín hiệu và cơ chế hoạt động của nó.â € ¢ Ba loại hóa học chung của hormone là gì? Xem trang. 836 và Hình 41.2 â€¢ Mô tả các phương pháp khác nhau để các hormone tan trong nước và tan trong lipid tiếp cận các thụ thể của chúng. Xem trang. 837 â€¢ Làm thế nào một loại hormone có thể có tác dụng đa dạng trong cơ thể? Xem trang. 837 và Hình 41.3 Các nhà khoa học đã phát hiện và làm sáng tỏ hoạt động biến đổi của nhiều hormone trước khi biết được cấu trúc phân tử cụ thể của chúng. Các phương pháp thử nghiệm khéo léo đã được sử dụng để chứng minh rằng một chất hóa học được giải phóng bởi một tế bào có tác dụng lên các tế bào ở xa khác. Các nghiên cứu tiếp theo đã tập trung vào bản chất của tín hiệu và cơ chế hoạt động của nó.

and signals the leg muscles to jump back…

glanc
epine
blooc
of eff

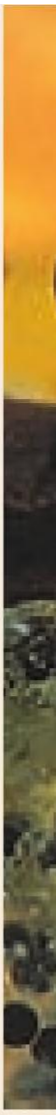
The liver breaks down glycogen to supply glucose (fuel) to the blood.



Blood vessels to the gut and skin constrict, shunting more blood to the muscles.

838 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật Cấu trúc của prolactin giống nhau ở tất cả các nhóm động vật có xương sống. Cá cần thiết cho quá trình điều hòa thẩm thấu ở các loài nước ngọt. Ở các loài nước mặn quay trở lại nước ngọt để sinh sản (ví dụ: cá hồi), việc sản xuất prolactin ở người trưởng thành có thể đóng vai trò tạo ra động lực quay trở lại dòng nước tự nhiên. Động vật lưỡng cư Ở một số loài, tạo ra một "động lực nước" đưa con trưởng thành về địa điểm sinh sản. Kích thích sự phát triển ống dẫn trứng và sản sinh thạch trứng ở con cái. Ở một số loài, kiểm soát sự phát triển của các đặc điểm giới tính. Chim Ở một số loài, nó kích thích hoạt động làm tổ, hành vi ấp trứng và sự chăm sóc của chim bố mẹ ở cả hai giới. Kích thích các tế bào biểu mô của đường Gl trên sinh sôi nảy nở và bong ra tạo thành "sữa cây trồng" để nuôi dưỡng con non. Động vật có vú Ở con cái, kích thích sự phát triển của tuyến vú và sản xuất sữa. Ở người, nó chịu trách nhiệm tạo ra cảm giác thỏa mãn tình dục cũng như thời kỳ chịu đựng của nam giới sau khi quan hệ tình dục. 41.4 Cấu trúc của Prolactin được bảo tồn nhưng chức năng của nó đã tiến hóa Hormon prolactin được tìm thấy ở tất cả các nhóm động vật có xương sống và có lịch sử tiến hóa lâu dài. Chức năng có thể có của nó ở động vật có xương sống thời kỳ đầu là điều chỉnh cân bằng muối và nước của cơ thể (điều hòa thẩm thấu). Nó duy trì chức năng này ở một số loài và đã tiến hóa ở những loài khác để kiểm soát một số quá trình sinh lý, hầu hết đều liên quan đến sinh sản. Các thí nghiệm đã tiết lộ điều gì về hormone và tác dụng của chúng? Tín hiệu hóa học giữa các tế bào rất quan trọng cho sự tiến hóa của đa bào. Sinh vật đơn bào, nấm mốc Dictyostelium, sử dụng tín hiệu hóa học (cAMP) để điều phối sự tập hợp của các tế bào riêng lẻ nhằm tạo thành cấu trúc đậu quả đa bào (xem Hình 27.18). Động vật đa bào ít phức tạp nhất - bọt biển - không có hệ thần kinh, nhưng chúng có sự giao tiếp hóa học giữa các tế bào. Các phân tử khuếch tán giữa các tế bào và truyền đạt thông tin có lịch sử tiến hóa lâu dài trong dòng dõi đa bào. Như chúng ta đã thảo luận ở Chương 37, sự tăng trưởng của thực vật được điều hòa bởi nhiều loại hormone, và các hormone này có thể được nhận dạng trong khắp thế giới động vật. Nghiên cứu sự phát triển của tín hiệu nội tiết tố cho thấy một khái quát thú vị: bản thân các phân tử tín hiệu có tính bảo toàn cao. Chúng tôi tìm thấy các hợp chất hóa học giống nhau trên nhiều nhóm sinh vật, mặc dù chức năng của chúng có thể khác nhau. Khi các sinh vật tiến hóa để chiếm giữ các môi trường khác nhau và có lối sống khác nhau, các hệ thống thụ thể hormone giống nhau cũng đa dạng hóa để phục vụ các chức năng khác nhau. Một ví dụ điển hình về sự đa dạng hóa tiến hóa này được thấy ở hormone prolactin, được mô tả trong Hình 41.4. Sự tồn tại và chức năng của hormone đã được chứng minh bằng thực nghiệm nhiều năm trước khi các phân tử cụ thể được phân lập và xác định về mặt hóa học.Điều đó không có gì đáng ngạc nhiên khi bạn xem xét kích thước nhỏ bé của chúng và số lượng rất nhỏ của một số hormone nhất định tồn tại trong cơ thể. Hormon đầu tiên được phát hiện là hormone đường ruột secretin Secretin, một loại protein được giải phóng từ các tế bào trong ruột, kích thích tuyến tụy tiết dịch tiêu hóa vào ruột. Vào đầu thế kỷ 20, quan điểm phổ biến cho rằng việc tiết dịch tiêu hóa được kiểm soát bởi hệ thần kinh. Quan điểm này một phần là kết quả của công trình nổi tiếng của nhà sinh lý học người Nga Ivan Pavlov, người đã khám phá ra cơ chế thần kinh kiểm soát việc tiết nước bọt của miệng (xem Hình 53.1). Tuy nhiên, Pavlov đã thất bại khi thử các thí nghiệm tương tự với chất tiết của tuyến tụy. Năm 1902, William Bayliss và Ernest Starling, khi nghiên cứu những con chó bị gây mê, đã phẫu thuật cắt bỏ tất cả các dây thần kinh dẫn đến tuyến tụy. Sau đó, họ cho thấy tuyến tụy bị mất thần kinh vẫn tiết ra dịch tiết khi axit dạ dày được tiêm vào ruột. Sau đó, họ lấy mô từ ruột, nghiền nát và tiêm chiết xuất từ chế phẩm này vào máu; chất lỏng được tiêm này đã kích thích bài tiết tuyến tụy. Công trình của Bayliss và Starling đã chứng minh rằng một chất hóa học được chiết xuất từ một mô có thể di chuyển trong máu để gây ra phản ứng ở một mô khác. Họ gọi loại hóa chất này là "hormone". từ tiếng Hy Lạp có nghĩa là "sự thúc đẩy."









41.2 Các thí nghiệm đã tiết lộ điều gì về hormone và tác dụng của chúng? 839 NVESTIGATINGLIFE I 41.5 Tế bào cơ có thể sản sinh ra hormone Một tác dụng của việc tập thể dục là "nám da"; chất béo trắng (xem Hình 40. 5D), làm tăng hoạt động trao đổi chất của chất béo và dẫn đến các lợi ích sức khỏe khác. Bruce Spiegelman và các đồng nghiệp của ông đã nghiên cứu khả năng cơ bắp được tập luyện sẽ tiết ra một loại hormone làm thay đổi đặc tính của mỡ trắng. a GIẢ THUYẾT Các tế bào cơ được tập luyện sẽ sản xuất ra một loại hormone kích thích quá trình chuyển hóa màu nâu của các tế bào mỡ. Phương pháp 1 . Hai loại nuôi cấy tế bào cơ đã được chuẩn bị. Một nền văn hóa đã nhận được phương pháp điều trị bắt chước tác động của việc tập thể dục lên tế bào cơ. 2. Sau khi nuôi cấy, các tế bào cơ được loại bỏ và môi trường đã sử dụng của chúng (dịch nuôi cấy) được thêm vào môi trường nuôi cấy tế bào mỡ đang phát triển. Tế bào cơ Kết quả Tế bào mỡ được xử lý bằng môi trường từ tế bào cơ đối chứng vẫn giữ được các đặc tính của tế bào mỡ trắng. Tế bào mỡ được xử lý bằng phương tiện từ "tập thể dục" tế bào phát triển đặc tính của mỡ nâu. KẾT LUẬN Một chất được tiết ra bởi các tế bào cơ khi vận động sẽ kích thích quá trình "nám hóa"; của chất béo nuôi cấy. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBostrom, P. và cộng sự. 2012. Thiên nhiên 481: 463-469. Việc phát hiện ra irisin được mô tả ở đầu chương này đã đạt được bằng cách sử dụng các phương pháp hiện đại không dựa vào đối tượng động vật (Hình 41 .5). Tuy nhiên, về nguyên tắc, những thí nghiệm này tương tự như thí nghiệm của Bayliss và Starling. Những thí nghiệm ban đầu trên côn trùng chiếu sáng hệ thống tín hiệu nội tiết tố Nhà sinh lý học người Anh, Ngài Vincent Wigglesworth là người tiên phong trong việc nghiên cứu hoạt động và kiểm soát nội tiết tố ở côn trùng. Côn trùng, giống như tất cả các loài động vật chân đốt, có bộ xương ngoài cứng (xem Chương 32). Do đó, sự phát triển của chúng diễn ra theo từng giai đoạn, được nhấn mạnh bằng những lần lột xác (lột bỏ bộ xương ngoài). Mỗi giai đoạn tăng trưởng giữa LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Xác định loại hormone được tiết ra bởi cơ bắp được tập thể dục Giấy gốc Bostrom, P. và 17 người khác. 2012. Một myokine phụ thuộc PGCI-oc thúc đẩy sự phát triển -fat-1 ike màu nâu của mỡ trắng và sinh nhiệt. Thiên nhiên 481 : 463-469. Phân tích dữ liệu Qua nhiều thí nghiệm, Bruce Spiegelman và các đồng nghiệp đã chứng minh rằng các tế bào cơ của động vật có vú khi tập thể dục sẽ tiết ra một chất (được xác định là irisin) mà họ đưa ra giả thuyết là tín hiệu nội tiết tố kích thích các tế bào mỡ trắng phát triển một số đặc điểm của tế bào mỡ nâu. . Họ nuôi cấy tế bào cơ từ chuột hoang dã (tương đương với chuột ít vận động) và từ chuột biến đổi gen biểu hiện quá mức irisin (tương đương với chuột tập thể dục). Sau đó, họ lấy môi trường lỏng từ hai loại nuôi cấy và thêm môi trường đó vào nuôi cấy tế bào mỡ trắng (xem Hình 41.5). Họ so sánh đặc tính của các tế bào mỡ trắng tiếp xúc với các hoạt động "tập thể dục". môi trường tế bào cơ và "ít vận động" môi trường tế bào cơ. CÂU HỎI 1 Trong thí nghiệm 1 (các thanh bên trái trong hình bên dưới),các nhà nghiên cứu đã đo biểu hiện của protein tách cặp 1 (UCP1), một loại protein màng trong của ty thể có nhiều chất béo màu nâu cho phép năng lượng trong chất béo được chuyển hóa thành nhiệt (xem Chương 9). Sau đó, họ chiết xuất mRNA từ các tế bào mỡ đã được xử lý và định lượng lượng mRNA UCP1. Nhìn vào kết quả, việc "tập thể dục" có tác dụng gì? môi trường tế bào cơ có số lượng UCP1 mRNA? Tại sao điều này lại ủng hộ ý kiến cho rằng các tế bào cơ được tập luyện sẽ kích thích "nám da"? mỡ trắng? Khi kiểm tra giả thuyết rằng một loại hormone có liên quan đến việc kích thích biểu hiện UCP1, tại sao việc loại bỏ các tế bào cơ khỏi môi trường điều hòa trước khi thêm môi trường vào tế bào mỡ lại quan trọng? (Xem Hình 41 .5.) CÂU HỎI 2 Trong thí nghiệm thứ hai (các vạch bên phải trong hình), các nhà nghiên cứu lặp lại quy trình trong Hình 41 .5 nhưng xử lý trước môi trường nuôi cấy bằng một kháng thể nhận biết và làm bất hoạt phân tử quan tâm (tức là irisin). Hiệu quả của việc xử lý trước môi trường nuôi cấy bằng kháng thể là gì? Thí nghiệm này đã cung cấp thêm thông tin gì? < z oc CL o 3 c 3 o E 03 0) _03 CD oc Expt 1 Expt 2 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU hai molt được gọi là instar. Trong những năm 1930 và 1940, Wigglesworth đã nghiên cứu hiện tượng lột xác của côn trùng trong một loạt thí nghiệm trên loài bọ hút máu Rhodnius prolixus. Rhodnius mới nở trông giống như những con trưởng thành thu nhỏ nhưng thiếu một số đặc điểm trưởng thành. Một con bọ non lột xác năm lần trướcMột con bọ non lột xác năm lần trướcMột con bọ non lột xác năm lần trước

840 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật phát triển thành con trưởng thành; một bữa ăn máu kích hoạt từng giai đoạn lột xác và tăng trưởng. Rhodnius là một động vật thí nghiệm có sức chịu đựng đáng kinh ngạc - nó có thể sống sót khá lâu sau khi bị cắt đầu. Các nghiên cứu của Wigglesworth tiết lộ rằng, nếu bị chặt đầu trong

vòng một giờ sau khi hút máu, Rhodnius có thể sống sót tới một năm, nhưng nó không bao giờ lột xác. Tuy nhiên, nếu bị chặt đầu một tuần sau bữa ăn máu, nó sẽ lột xác. Wigglesworth đưa ra giả thuyết rằng độ trễ thời gian có nghĩa là chất kích hoạt quá trình lột xác khuếch tán chậm ra khỏi đầu. Ông đã kiểm tra giả thuyết này bằng thí nghiệm được mô tả trong Hình 41.6, cho thấy sự lột xác được kích hoạt bởi một chất khuếch tán khắp cơ thể từ điểm xuất phát trong đầu con bọ. Các thí nghiệm của Wigglesworth mang lại một kết quả kỳ lạ khác. Bất kể sử dụng giai đoạn nào, Rhodnius bị chặt đầu đã lột xác luôn lột xác trực tiếp thành con trưởng thành, bỏ qua giai đoạn non thông thường. Các thí nghiệm bổ sung đã chứng minh rằng một chất khác (khác với chất được xác định trong thí nghiệm ở Hình 41.6) quyết định liệu một con bọ lột xác thành một con bọ non hay một con trưởng thành. Vì phần đầu của Rhodnius dài nên có thể chỉ loại bỏ phần phía trước chứa não và giữ nguyên phần phía sau. Khi những con bọ ở tuổi thứ tư đã ăn máu một tuần trước đó bị chặt đầu một phần theo cách này, chúng lột xác thành những con non ở tuổi thứ năm chứ không phải thành con trưởng thành. Tiếp theo thí nghiệm này là nhiều thí nghiệm khác trong đó Wigglesworth sử dụng ống thủy tinh để nối các con bọ riêng lẻ. Khi một con bọ tuổi thứ năm không được cho ăn, đã bị chặt đầu hoàn toàn, được kết nối với một con bọ tuổi thứ tư được nuôi bằng máu, bị chặt một phần đầu (tức là chỉ cắt bỏ phần trước của đầu), cả hai con bọ đều lột xác thành dạng con non. Một chất từ phần phía sau đầu của bọ 4 tuổi đã ngăn cản cả hai con bọ lột xác thành con trưởng thành. Ba hormone điều hòa sự lột xác và trưởng thành ở động vật chân đốt Hệ thần kinh của động vật chân đốt nhận được nhiều loại thông tin khác nhau về môi trường (ví dụ: độ dài ngày, nhiệt độ, tín hiệu xã hội và dinh dưỡng) giúp xác định thời điểm tối ưu cho các giai đoạn tăng trưởng và phát triển. Khi có điều kiện thích hợp, não sẽ báo hiệu cho tuyến trước ngực sản xuất ra các hormone điều phối các quá trình sinh lý liên quan đến sự phát triển và lột xác. PTTH VÀ ECDYSONE Bây giờ chúng ta biết rằng hai hormone, hormone prothoracicotropic (PTTH) và ecdysone, hoạt động theo trình tự để điều chỉnh sự lột xác ở động vật chân đốt. Các tế bào trong não tạo ra PTTH, đó là lý do tại sao nó còn được gọi là "hormone não". PTTH được vận chuyển đến và lưu trữ trong các cấu trúc ghép đôi gọi là thể tim gắn liền với não (xem Hình 41.7) Sau khi được kích thích thích hợp (đối với Rhodnius là bữa ăn máu), PTTH được giải phóng và khuếch tán qua dịch ngoại bào đến tuyến nội tiết, tuyến tiền liệt.PTTH kích thích tuyến trước ngực tiết ra hormone ecdysone. Ecdysone khuếch tán đến các mô đích và kích thích lột xác. Ecdysone là một hormone steroid (xem Hình 41. 2B) và do đó có liên quan đến hormone estrogen và testosterone của động vật có xương sống NVESTIGATINGLIFE ^^^^^H 41.6 Chất khuếch tán kích hoạt lột xác Bọ hút máu Rhodnius prolixus phát triển từ giai đoạn con non đến con trưởng thành một loạt năm lần lột xác (tuổi) được kích hoạt bằng cách ăn máu. Các thí nghiệm của Ngài Vincent Wigglesworth đã chứng minh rằng bữa ăn máu sẽ kích thích sản xuất một số chất gây lột xác ở đầu côn trùng.9 GIẢ THUYẾT Chất kiểm soát sự lột xác ở R. prolixus được sản sinh ở đoạn đầu và khuếch tán chậm qua cơ thể. Quan sát/Chặt đầu 1 giờ sau khi hút máu Rệp non (tuổi thứ 3) R. prolixus có thể tồn tại tới một năm sau khi phần đầu của nó bị cắt bỏ. Chặt đầu 1 tuần sau khi hút máu Không lột xác (vẫn còn non) Lột xác thành trưởng thành Phương pháp 1 . Chặt đầu con non tuổi thứ ba vào những thời điểm khác nhau sau khi hút máu. 1 giờ sau bữa ăn máu 1 tuần sau bữa ăn máu \ 2. Nối bọ bằng ống thủy tinh Ống cho phép dịch cơ thể truyền từ con bọ này sang con bọ khác Kết quả Cả hai con bọ đều lột xác thành con trưởng thành KẾT LUẬN Bữa ăn máu kích thích sản xuất một số chất bên trong côn trùng' đầu của nó sau đó khuếch tán từ từ khắp cơ thể, gây ra hiện tượng lột xác. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aWigglesworth, V. B. 1934. Tạp chí khoa học vi mô hàng quý 77: 191-223. (cũng đóng vai trò kiểm soát sự tăng trưởng và phát triển). Ecdysone hòa tan trong lipid và dễ dàng đi qua màng sinh chất của tế bào đích (hầu hết là tế bào củaNối bọ bằng ống thủy tinh Ống cho phép dịch cơ thể truyền từ con bọ này sang con bọ khác Kết quả Cả hai con bọ đều lột xác thành con trưởng thành KẾT LUẬN Bữa ăn bằng máu kích thích sản xuất một số chất trong đầu côn trùng, sau đó khuếch tán chậm khắp cơ thể, gây ra sự lột xác . Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aWigglesworth, V. B. 1934. Tạp chí khoa học vi mô hàng quý 77: 191-223. (cũng đóng vai trò kiểm soát sự tăng trưởng và phát triển). Ecdysone hòa tan trong lipid và dễ dàng đi qua màng sinh chất của tế bào đích (hầu hết là tế bào củaNối bọ bằng ống thủy tinh Ống cho phép dịch cơ thể truyền từ con bọ này sang con bọ khác Kết quả Cả hai con bọ đều lột xác thành con trưởng thành KẾT LUẬN Bữa ăn bằng máu kích thích sản xuất một số chất trong đầu côn trùng, sau đó khuếch tán chậm khắp cơ thể, gây ra sự lột xác . Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên

kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aWigglesworth, V. B. 1934. Tạp chí khoa học vi mô hàng quý 77: 191-223. (cũng đóng vai trò kiểm soát sự tăng trưởng và phát triển). Ecdysone hòa tan trong lipid và dễ dàng đi qua màng sinh chất của tế bào đích (hầu hết là tế bào của

41.2 Các thí nghiệm đã tiết lộ điều gì về hormone và tác dụng của chúng? 841 Các tế bào nội tiết trong não tạo ra PTTH, được vận chuyển đến thể tim, nơi nó được giải phóng. PTTH tuyến trước ngực kích thích tuyến trước ngực tiết ra ecdysone (màu đỏ). Corpus al latum Corpus allatum sản xuất hormone vị thành niên (màu xanh) với số lượng giảm dần. Ấu trùng giai đoạn đầu lột xác Mỗi lần phóng thích ecdysone sẽ kích thích lột xác. Ấu trùng tuổi thứ hai | Molt Ấu trùng tuổi thứ ba | Molt Ấu trùng tuổi thứ tư \ Molt..... â € ” Cocoon Ấu trùng tuổi thứ năm 1 Nhộng f Khi hormone J chưa trưởng thành đạt đến mức thấp, ấu trùng sẽ quay kén và lột xác thành nhộng. Nhộng không sản sinh ra hormone non nên biến thái thành con trưởng thành. 41.7 Kiểm soát nội tiết tố biến thái Ba loại hormone kiểm soát sự lột xác và biến thái ở bướm tằm Hyalophora cecropia. Xin chào Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 41 .1 Biến thái hoàn chỉnh Lifel 0e.com/at41 .1 biểu bì). Trong tế bào đích, ecdysone liên kết với một thụ thể có lẽ liên quan đến thụ thể testosterone ở động vật có xương sống. Phức hợp hormone-thụ thể tạo ra sẽ tạo ra sự biểu hiện của các gen mã hóa các enzyme liên quan đến việc tiêu hóa lớp biểu bì cũ và tiết ra lớp biểu bì mới. Hormon vị thành niên Thế còn chất khác được ghi nhận trong các thí nghiệm của Wigglesworth - chất tạo ra tuần tự các giai đoạn tuổi vị thành niên thay vì trưởng thành thì sao? Chất chịu trách nhiệm ngăn ngừa sự trưởng thành hiện nay được biết đến là hormone vị thành niên, một phân tử được giải phóng liên tục từ cơ thể allata (cấu trúc gắn liền với cơ tim, giải phóng PTTH). Khi còn có hormone vị thành niên, Rhodnius sẽ lột xác thành một tuổi vị thành niên khác. Thông thường Rhodnius ngừng sản xuất hormone vị thành niên ở tuổi thứ năm, sau đó lột xác thành con trưởng thành, một vòng đời gọi là biến thái không hoàn toàn (xem Phần 32.4). Vai trò của hormone vị thành niên phức tạp hơn ở côn trùng trải qua quá trình biến thái hoàn toàn (chẳng hạn như bướm). Những động vật này trải qua những thay đổi phát triển mạnh mẽ trong vòng đời của chúng. Trứng được thụ tinh nở thành ấu trùng, chúng ăn và lột xác nhiều lần, mỗi lần trở nên lớn hơn. Sau một số lần lột xác cố định, nó bước vào giai đoạn không hoạt động gọi là nhộng. Nhộng trải qua quá trình tái tổ chức cơ thể và cuối cùng trưởng thành. Một ví dụ về biến thái hoàn toàn là loài bướm tằm Hyalophora cecropia (Hình 41 .7). Khi nồng độ hormone vị thành niên còn ở mức cao, ấu trùng sẽ lột xác thành ấu trùng lớn hơn. Khi nồng độ hormone con non giảm xuống, ấu trùng sẽ quay kén và lột xác thành nhộng. Vì nhộng không sản sinh ra hormone vị thành niên nên chúng lột xác thành con trưởng thành. Nhiều loại thuốc trừ sâu hiện đại sử dụng chất tương tự hormone vị thành niên để ngăn chặn ấu trùng phát triển thành con trưởng thành. Cấu trúc hóa học của hormone được bảo tồn cao ở nhiều sinh vật. Các thí nghiệm ban đầu xác định secretin là một loại hormone đã xác định các đặc điểm truyền tín hiệu nội tiết tố ở động vật có vú.Các nghiên cứu ban đầu về côn trùng tiết lộ nhiều điều về bản chất hoạt động của hormone, mặc dù mãi về sau này cấu trúc hóa học của các phân tử tín hiệu liên quan mới được thiết lập. â€¢ Khi chúng ta nói rằng các phân tử hormone có tính bảo toàn cao có nghĩa là gì? Xem trang. 838 và Hình 41.4 â€¢ Tại sao việc chặt đầu cây Rhodnius lại ngăn ngừa lột xác khi thực hiện 1 ngày sau khi cho ăn nhưng lại không thực hiện được khi thực hiện 1 tuần sau khi cho ăn? Xem trang 840-841 và Hình 41.6 â€¢ Vai trò của hormone vị thành niên trong quá trình biến thái là gì? Xem trang. 841 và Hình 41.7 TỔNG HỢP (41 .2 Việc kiểm soát nội tiết tố trong quá trình lột xác và trưởng thành được mô tả ở trên là cơ chế kiểm soát nội tiết tố chung của động vật chân đốt và minh họa cách hệ thống nội tiết hoạt động với hệ thần kinh để tích hợp thông tin và tạo ra các tác động lâu dài. Phần tiếp theo sẽ trình bày mô tả các mối liên hệ tương tự giữa hệ thần kinh và tuyến nội tiết ở động vật có vú.

842 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật Tuyến tùng Melatonin : điều hòa nhịp sinh học Tuyến giáp (xem Hình 41 .12 và 41 .14) Thyroxine (T3 và T4): tăng chuyển hóa tế bào; cần thiết cho sự tăng trưởng và phát triển thần kinh Calcitonin: kích thích đưa canxi vào xương Tuyến cận giáp (ở mặt sau của tuyến giáp; xem Hình 41 .1 4) Hormon tuyến cận giáp (PTH): kích thích giải phóng canxi từ xương và hấp thu canxi ở ruột và thận Tuyến thượng thận (xem Hình 41.15) Cortex Cortisol: điều hòa các phản ứng trao đổi chất với stress Aldosterone: liên quan đến cân bằng muối và nước Steroid sinh dục Medulla Epinephrine (adrenaline) và norepinephrine (noradrenaline): kích thích phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy ngay lập tức Gonads (xem

Chương 43) Tinh hoàn (nam) Testosterone: phát triển và duy trì các đặc điểm sinh dục nam Buồng trứng (nữ) Estrogen: phát triển và duy trì các đặc điểm sinh dục nữ Progesterone: hỗ trợ mang thai Các cơ quan khác bao gồm các tế bào sản xuất và tiết ra hormone Nội tiết tố nội tạng Mô mỡ Leptin Fleart Peptide natriuretic tâm nhĩ Thận Erythropoietin Dạ dày Gastrin, ghrelin Intestine Secretin, cholecystokinin Somatomedin gan, các yếu tố tăng trưởng giống insulin Vùng dưới đồi (xem Hình 41.9) Giải phóng và ức chế giải phóng các hormone thần kinh kiểm soát tuyến yên trước; ADH và oxytocin được vận chuyển đến và giải phóng từ tuyến yên sau Tuyến yên trước (xem Hình 41.10) Thyrotropin (TSH): kích hoạt tuyến giáp Hormon kích thích nang trứng (FSH): ở nữ giới, kích thích sự trưởng thành của nang noãn; ở nam giới, kích thích sinh tinh trùng Hormon tạo hoàng thể (LH): ở nữ giới, kích thích sự rụng trứng và sản xuất estrogen và progesterone trong buồng trứng; ở nam giới, kích thích sản xuất testosterone Corticotropin (ACTH): kích thích vỏ thượng thận tiết ra cortisol Hormon tăng trưởng (GH): kích thích tổng hợp và tăng trưởng protein Prolactin: kích thích sản xuất sữa Hormon kích thích tế bào hắc tố (MSH): kích thích sản xuất sắc tố melanin Endorphin và enkephalins: kiểm soát cơn đau Tuyến yên sau (xem Hình 41.9) Nhận và giải phóng hai hormone vùng dưới đồi: Oxytocin: kích thích co bóp tử cung, tiết sữa, liên kết giữa các cá thể Hormon chống bài niệu (ADH; còn gọi là vasopressin): thúc đẩy quá trình bảo tồn nước của thận Tuyến ức (giảm ở người lớn) Thymosin: kích hoạt tế bào T của hệ miễn dịch Tuyến tụy (tiểu đảo Langerhans) Insulin: kích thích tế bào hấp thu và sử dụng glucose Glucagon: kích thích gan giải phóng glucose Somatostatin: làm chậm quá trình giải phóng insulin, glucagon và các chức năng của đường tiêu hóa 41.8 Nội tiết Hệ thống của con người Các tế bào sản xuất và tiết ra hormone có thể được tổ chức thành các tuyến nội tiết riêng biệt hoặc chúng có thể nằm trong các mô của các cơ quan khác, chẳng hạn như đường tiêu hóa hoặc thận. Vùng dưới đồi là một phần của não, nhưng nó bao gồm các tế bào tiết ra hormone thần kinh vào dịch ngoại bào. Đi tới Hoạt động 41.1 Các tuyến nội tiết của con người Lifel 0e.com/ac41 .1 Hệ thống thần kinh và nội tiết tương tác với nhau như thế nào? Danh sách các hormone được biết là tồn tại ngày càng dài (như được thể hiện qua việc xác định irisin gần đây). Để làm cho chủ đề có thể quản lý được, chúng ta sẽ tập trung chủ yếu vào thông tin về hệ thống nội tiết của con người (Hình 41.8), phần lớn trong số đó có thể áp dụng cho các động vật có vú khác. Chúng ta sẽ bắt đầu bằng cách xem xét các hormone liên quan đến sự tích hợp các chức năng của hệ thần kinh và hệ nội tiết. Tuyến yên là cơ quan kết nối giữa hệ thống thần kinh và nội tiết. Tuyến yên nằm ở một chỗ lõm ở đáy hộp sọ, ngay phía sau vòm miệng (Hình 41 .9A). Nó được gắn bằng cuống vào vùng dưới đồi, vùng này tham gia vào nhiều hệ thống điều hòa sinh lý (chúng tôi đã trình bày chi tiết vai trò của nó trong việc điều chỉnh nhiệt độ ở Phần 40.5). Thông qua mối liên hệ chặt chẽ với vùng dưới đồi, tuyến yên đóng vai trò là giao diện giữa hệ thần kinh và hệ nội tiết và tham gia vào việc kiểm soát nội tiết tố của nhiều quá trình sinh lý. Tuyến yên có hai phần với nguồn gốc phát triển khác nhau. Tuyến yên trước có nguồn gốc từ sự nhô ra của vòm miệng phôi thai, trong khi tuyến yên sau có nguồn gốc từ sự nhô ra của sàn não đang phát triển. Do đó, tuyến yên trước có nguồn gốc từ mô biểu mô ruột và tuyến yên sau có nguồn gốc từ mô thần kinh. Cả hai phần đều tương tác với hệ thần kinh nhưng theo những cách khác nhau. Tuyến yên trước chứa các tế bào nội tiết được điều khiểnDo đó, tuyến yên trước có nguồn gốc từ mô biểu mô ruột và tuyến yên sau có nguồn gốc từ mô thần kinh. Cả hai phần đều tương tác với hệ thần kinh nhưng theo những cách khác nhau. Tuyến yên trước chứa các tế bào nội tiết được điều khiểnDo đó, tuyến yên trước có nguồn gốc từ mô biểu mô ruột và tuyến yên sau có nguồn gốc từ mô thần kinh. Cả hai phần đều tương tác với hệ thần kinh nhưng theo những cách khác nhau. Tuyến yên trước chứa các tế bào nội tiết được điều khiển

thms

and 41.14)
ell
and neural

n of

surface

ulates release
tion of

onses to

vater balance

pinephrine
te fight-or-



Hypothalamus (see Figure 41.9)
Release and release-inhibiting neurohormones control the anterior pituitary;
ADH and *oxytocin* are transported to and released from the posterior pituitary

Anterior pituitary (see Figure 41.10)
Thyrotropin (TSH): activates the thyroid gland
Follicle-stimulating hormone (FSH): in females, stimulates maturation of ovarian follicles; in males, stimulates spermatogenesis
Luteinizing hormone (LH): in females, triggers ovulation and ovarian production of estrogens and progesterone; in males, stimulates production of testosterone
Corticotropin (ACTH): stimulates adrenal cortex to secrete cortisol
Growth hormone (GH): stimulates protein synthesis and growth
Prolactin: stimulates milk production
Melanocyte-stimulating hormone (MSH): stimulates production of the pigment melanin
Endorphins and *enkephalins*: pain control

Posterior pituitary (see Figure 41.9)
Receives and releases two hypothalamic hormones:

Pineal gland
Melatonin: regulates biological rhythms

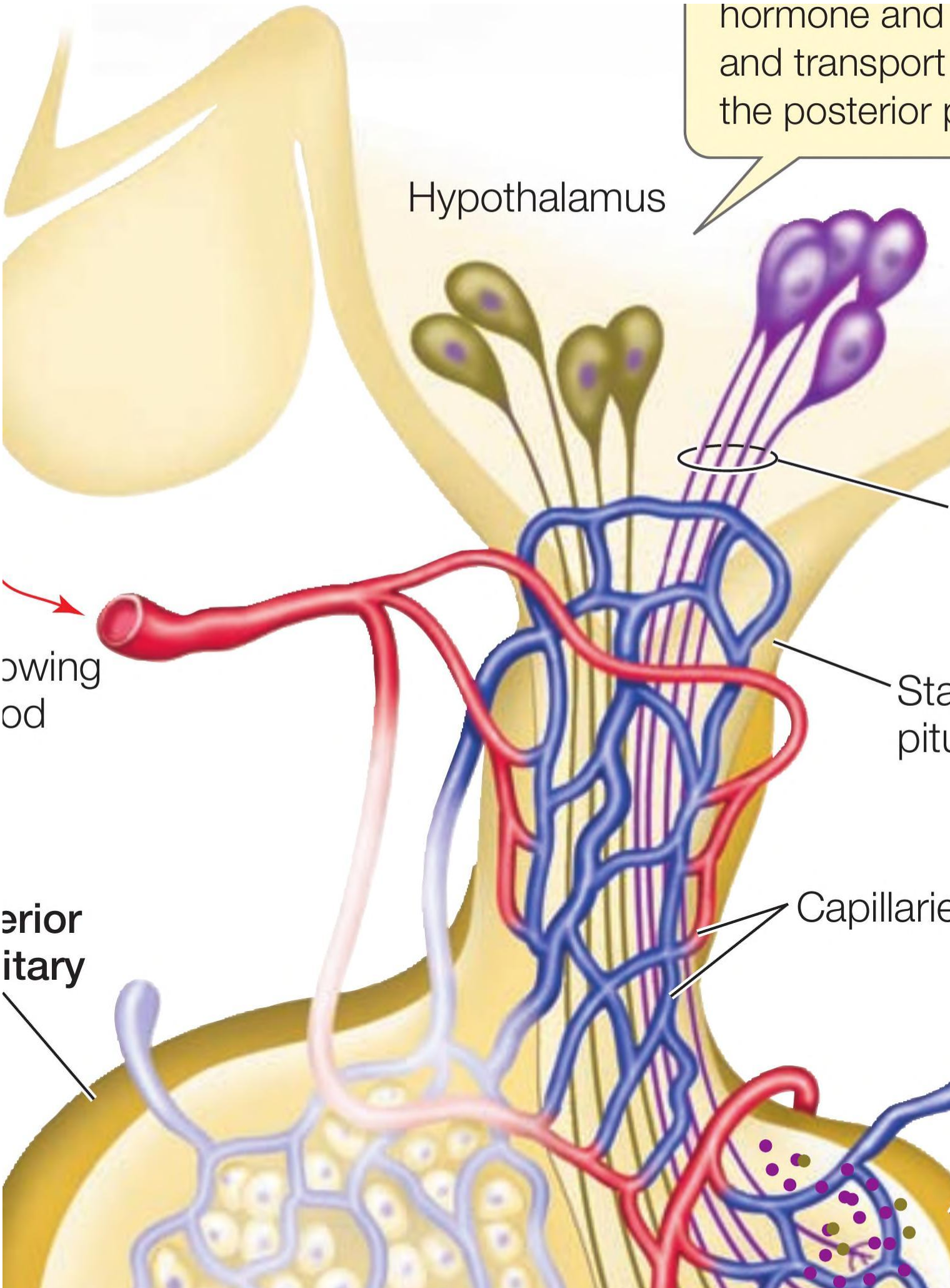
Thyroid gland (see Figures 41.12 and 41.14)
Thyroxine (T_3 and T_4): increases cell metabolism; essential for growth and neural development
Calcitonin: stimulates incorporation of calcium into bone

Parathyroid glands (on posterior surface of thyroid; see Figure 41.14)
Parathyroid hormone (PTH): stimulates release of calcium from bone and absorption of calcium by gut and kidney

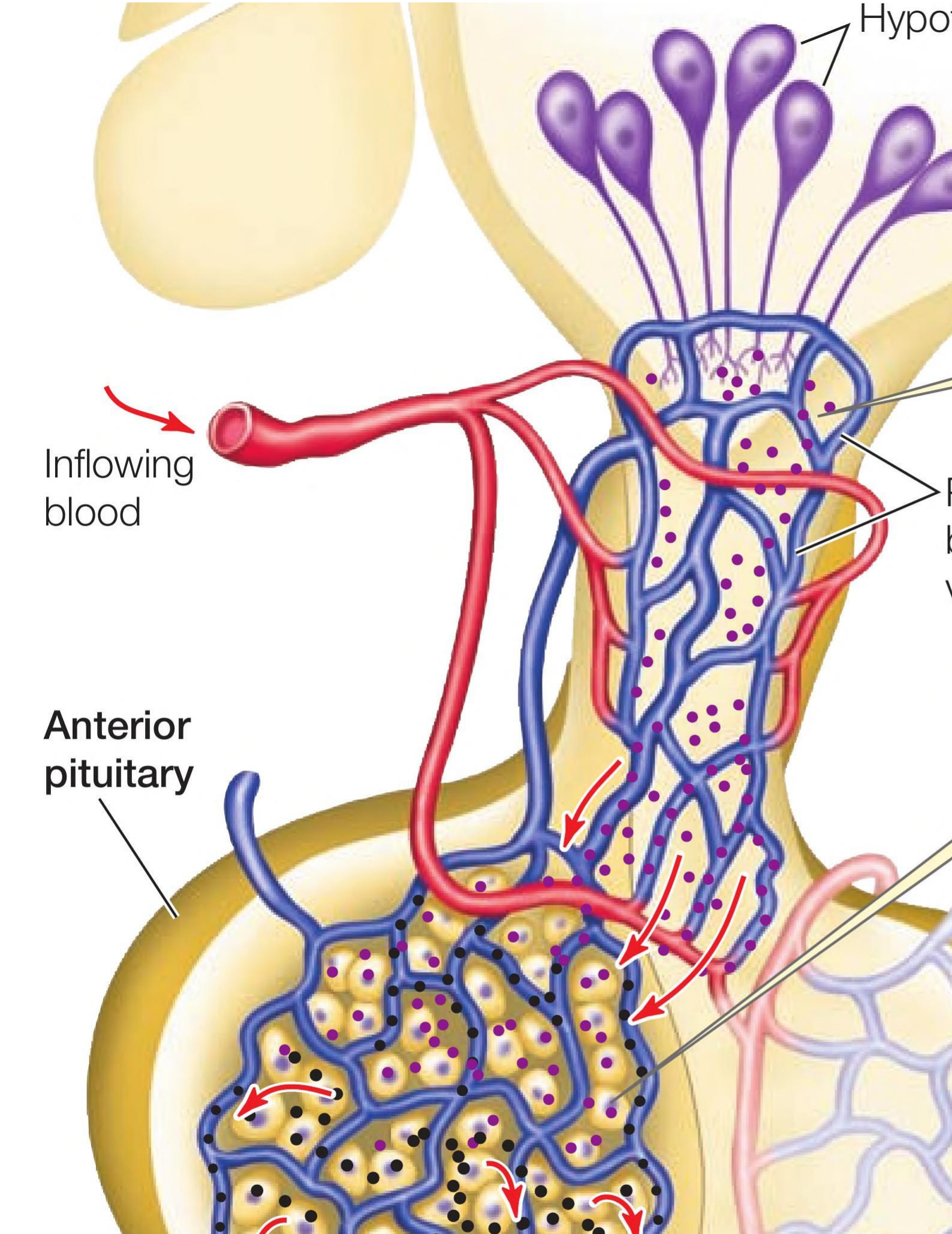
Adrenal gland (see Figure 41.15)
Cortex
Cortisol: mediates metabolic responses to stress
Aldosterone: involved in salt and water balance
Sex steroids

Medulla
Epinephrine (adrenaline) and *norepinephrine* (noradrenaline): stimulate immediate fight-or-flight reactions

41.3 Hệ thần kinh và nội tiết tương tác với nhau như thế nào? 843 bởi các hormone thần kinh do vùng dưới đồi tiết ra. Tuyến yên sau chứa các sợi trục từ các tế bào thần kinh vùng dưới đồi. m Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 41 .2 Cuộc sống trục hạ đồi-tuyến yên-nội tiết 0e.com/at41 .2 TUYẾN SAU Các sợi trục dài kéo dài vào tuyến yên sau từ các tế bào thần kinh ở vùng dưới đồi. Các đầu hoặc cuối của các sợi trục này giải phóng hai hormone thần kinh, hormone chống bài niệu và oxytocin (Hình 41 .9B). Những hormone thần kinh này được đóng gói trong các túi được vận chuyển xuống các sợi trục. Các túi được lưu trữ trong các đầu dây thần kinh cho đến khi có điện thế hoạt động kích thích giải phóng chúng. Tác dụng chính của hormone chống bài niệu (ADH) ở động vật có vú và chim là tăng lượng nước được thận bảo tồn. Khi bài tiết ADH cao, thận chỉ sản xuất một lượng nhỏ nước tiểu có nồng độ cao. Khi bài tiết ADH thấp, thận sẽ sản xuất một lượng lớn nước tiểu loãng. Tuyến yên sau tăng giải phóng ADH khi huyết áp giảm hoặc máu trở nên quá mặn. ADH còn được gọi là vasopressin vì ở nồng độ cao, nó gây co thắt các mạch máu ngoại biên như một biện pháp làm tăng huyết áp. Khi người phụ nữ sắp sinh con, tuyến yên sau của cô ấy sẽ tiết ra oxytocin, chất này kích thích các cơn co bóp tử cung để sinh em bé. Oxytocin cũng tạo ra dòng sữa từ vú mẹ. Việc trẻ bú sẽ kích thích các tế bào thần kinh trong não của người mẹ tiết ra oxytocin. Ngay cả âm thanh của em bé cũng có thể khiến người mẹ cho con bú tiết ra oxytocin và giải phóng sữa mẹ - một ví dụ điển hình về cách hệ thần kinh tích hợp thông tin điều chỉnh các quá trình qua trung gian nội tiết tố. Ngược lại, hormone có thể ảnh hưởng đến hệ thần kinh. Ví dụ, oxytocin thúc đẩy sự gắn kết (xem câu chuyện mở đầu Chương 7). Nếu việc giải phóng oxytocin bị ngăn chặn trên thực nghiệm, các bà mẹ ở động vật có vú, từ chuột đến cừu, sẽ từ chối con mới sinh của chúng, nhưng nếu một con chuột trinh nữ được tiêm một liều oxytocin, nó sẽ nhận nuôi những con chuột con lạ như thể chúng là con của mình. Oxytocin thúc đẩy sự gắn kết cặp đôi và sự tin tưởng ở nhiều loài động vật. Ở người, chất này tiết ra nhiều hơn khi quan hệ tình dục thân mật và nó được mệnh danh là "hormone âu yếm". TUYẾN TUYẾN TRƯỚC Tuyến yên trước sản xuất và giải phóng bốn hormone peptide và protein hoạt động như hormone nhiệt đới, nghĩa là chúng kiểm soát hoạt động của các tuyến nội tiết khác. Bốn loại hormone nhiệt đới này là thyrotropin (hormone kích thích tuyến giáp), hormone luteinizing, hormone kích thích nang trứng và corticotropin. Mỗi loại được sản xuất bởi một loại tế bào tuyến yên khác nhau. Chúng ta sẽ nói nhiều hơn về các hormone nhiệt đới khi mô tả các tuyến mục tiêu của chúng - tuyến giáp, tinh hoàn, buồng trứng và vỏ thượng thận - ở phần sau của chương này và trong Chương 43. Các hormone peptide và protein khác được sản xuất bởi tuyến yên trước là prolactin (xem Hình 41.4),hormone tăng trưởng, enkephalin và endorphin. Hormon tăng trưởng (GH) tác động lên nhiều loại mô để thúc đẩy tăng trưởng. Một trong những tác dụng quan trọng của nó là kích thích dòng máu đi vào Các sợi trục của tế bào thần kinh vùng dưới đồi Thân mao mạch tuyến yên Tuyến yên sau Tế bào thần kinh vùng dưới đồi sản xuất hormone chống bài niệu và oxytocin và vận chuyển chúng đến tuyến yên sau. ...sau đó rời khỏi tuyến yên sau theo máu. Các hormone thần kinh được giải phóng ở tuyến yên sau và khuếch tán vào các mao mạch... 41.9 Tuyến yên sau giải phóng các hormone thần kinh Các tế bào thần kinh ở vùng dưới đồi sản xuất ra hai hormone thần kinh peptide, được lưu trữ và giải phóng bởi tuyến yên sau. tế bào hấp thụ axit amin. Hormon tăng trưởng cũng thúc đẩy tăng trưởng bằng cách kích thích gan tạo ra các tín hiệu hóa học kích thích sự phát triển của xương và sụn. Việc sản xuất quá mức hormone tăng trưởng ở trẻ em gây ra bệnh khổng lồ, trong đó những người bị ảnh hưởng có thể cao tới gần 8 feet. Sản xuất kém gây ra bệnh lùn tuyến yên, trong đó các cá nhân không đạt được chiều cao bình thường khi trưởng thành. Endorphin và enkephalin là thuốc giảm đau tự nhiên của cơ thể. Trong não, những phân tử này hoạt động như chất dẫn truyền thần kinh trong con đường kiểm soát cơn đau. Việc sản xuất chúng ở thùy trước tuyến yên thường khá nhỏ và có lẽ ít có tác dụng đáng kể.


hormone and
and transport
the posterior
Hypothalamus
owing
od
Sta
pitu
erior
itary
Capillarie

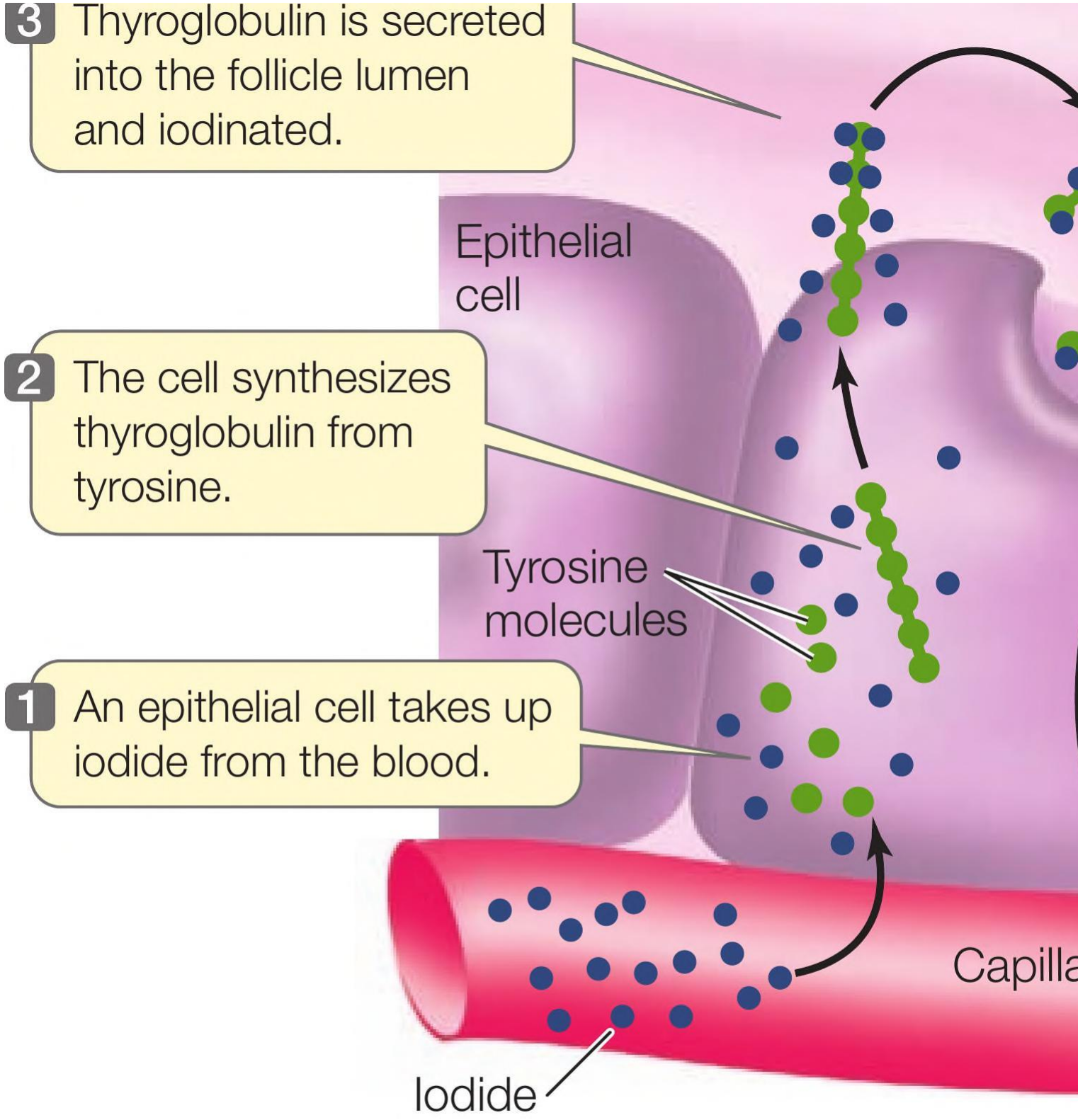
844 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật Tuyến yên trước được điều khiển bởi các hormone thần kinh vùng dưới đồi. Ngược lại với tuyến yên sau, tuyến yên trước tạo ra và tiết ra các hormone của riêng nó, nhưng việc tiết ra các hormone này được kiểm soát bởi vùng dưới đồi. Vùng dưới đồi cảm nhận và nhận thông tin về các tình trạng trong cơ thể và môi trường bên ngoài, đồng thời truyền thông tin đó đến tuyến yên trước bằng cách giải phóng các hormone thần kinh. Nếu thực nghiệm cắt đứt mối liên hệ giữa vùng dưới đồi và tuyến yên, việc giải phóng hormone tuyến yên sẽ không còn thay đổi khi điều kiện môi trường bên trong hoặc bên ngoài thay đổi. Các tế bào thần kinh vùng dưới đồi không mở rộng đến tuyến yên trước như ở tuyến yên sau. Hãy nhớ rằng tuyến yên sau phát triển từ mô thần kinh, trong khi tuyến yên trước phát triển từ mô ruột. Thay vào đó, một tập hợp các mạch máu cửa đặc biệt thu hẹp khoảng cách giữa vùng dưới đồi và tuyến yên trước (Hình 41.10). Các chất tiết từ tế bào thần kinh ở vùng dưới đồi đi vào máu và được dẫn xuống các mạch cửa tới tuyến yên trước, nơi chúng kích thích giải phóng hormone tuyến yên trước. Vào những năm 1960, hai nhóm nhà khoa học lớn do Roger Guillemin và Andrew Schally dẫn đầu đã khởi xướng việc tìm kiếm những chất tiết ở vùng dưới đồi này. Bởi vì số lượng các hormone thần kinh như vậy ở mỗi cá thể động vật có vú sẽ rất nhỏ nên số lượng lớn vùng dưới đồi từ lợn và cừu đã được thu thập từ các lò mổ và chuyển đến các phòng thí nghiệm. Một nỗ lực chiết xuất đã bắt đầu với vùng dưới đồi từ 270.000 con cừu và chỉ thu được 1 miligam hormone giải phóng thyrotropin tinh khiết (TRH). TRH là hormone kích thích giải phóng vùng dưới đồi đầu tiên được phân lập và mô tả. Hóa ra nó là một tripeptide đơn giản bao gồm glutamine, histidine và proline. Nó làm cho một số tế bào tuyến yên trước giải phóng hormone nhiệt đới thyrotropin, từ đó kích thích hoạt động của tuyến giáp. Ngay sau khi phát hiện ra TRH, nhóm của Guillemin và Schally đã xác định được hormone giải phóng gonadotropin (GnRH), kích thích một số tế bào tuyến yên trước giải phóng các hormone nhiệt đới kiểm soát hoạt động của tuyến sinh dục (buồng trứng và tinh hoàn).). Với những khám phá này, Guillemin và Schally đã chia sẻ Giải Nobel Y học năm 1977 với Rosalyn Yalow, người đã phát minh ra một kỹ thuật cho phép đo những lượng rất nhỏ của các phân tử cụ thể (xem Hình 41.19). Nhiều loại hormone thần kinh vùng dưới đồi khác, bao gồm cả hormone giải phóng và ức chế giải phóng, hiện đã được biết đến. Các hormone thần kinh vùng dưới đồi chính kiểm soát chức năng tuyến yên trước là: – Hormon giải phóng thyrotropin – Hormon giải phóng Gonadotropin – Hormon giải phóng và ức chế giải phóng Prolactin Vùng dưới đồi 41.10 Tuyến yên trước được điều khiển bởi các tế bào vùng dưới đồi. Các tế bào của tuyến yên trước sản xuất bốn hormone nhiệt đới kiểm soát các tuyến nội tiết khác, cũng như một số hormone peptide và protein khác. Những tế bào này được điều khiển bởi các hormone thần kinh được sản xuất ở vùng dưới đồi và được phân phối qua các mạch máu cửa chạy giữa vùng dưới đồi và tuyến yên trước qua cuống tuyến yên. “Hormone giải phóng hormone tăng trưởng và hormone ức chế giải phóng hormone tăng trưởng (somatostatin)” Hormon giải phóng Corticotropin Vòng phản hồi tiêu cực điều hòa sự tiết hormone Ngoài việc được kiểm soát bởi các hormone giải phóng và ức chế giải phóng vùng dưới đồi, các tế bào nội tiết của tuyến yên trước cũng chịu sự kiểm soát phản hồi tiêu cực trực tiếp và gián tiếp bởi các hormone của tuyến mục tiêu mà chúng kích thích (Hình 41 .1 1). Ví dụ, cortisol, do tuyến thượng thận sản xuất để đáp ứng với corticotropin do tuyến yên trước tiết ra, đến tuyến yên trong máu tuần hoàn và ức chế sự giải phóng thêm corticotropin. Cortisol còn hoạt động như một tín hiệu phản hồi tiêu cực đến vùng dưới đồi, ức chế sự giải phóng hormone giải phóng corticotropin. Trong một số trường hợp, hormone nhiệt đới cũng có tác dụng kiểm soát phản hồi tiêu cực lên các tế bào vùng dưới đồi tạo ra hormone giải phóng tương ứng.


Hypo
Inflowing
blood
Anterior
pituitary

41 .4 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? 845 “Vòng lặp dài” phản hồi tiêu cực Điều kiện bên ngoài hoặc bên trong I 1 Vùng dưới đồi 1 Giải phóng hormone i Hormon nhiệt đới : Kích thích : Sự ức chế “Vòng lặp ngắn” phản hồi tiêu cực J 41.11 Nhiều vòng phản hồi Kiểm soát bài tiết hormone Nhiều vòng phản hồi tiêu cực điều chỉnh chuỗi lệnh từ vùng dưới đồi đến tuyến yên trước và các tuyến nội tiết. TÓM TẮT Tuyến yên là cơ quan tiếp giáp giữa hệ thần kinh và hệ nội tiết. Tuyến yên sau tiết ra hai hormone thần kinh. Tuyến yên trước, dưới sự kiểm soát của các hormone thần kinh khác từ vùng dưới đồi, sẽ giải phóng các hormone kiểm soát các tuyến nội tiết khác. ™ Mô tả mối quan hệ giải phẫu và chức năng giữa não và hai phần của tuyến yên. Xem trang 842-843 – Mô tả vai trò của các hormone thần kinh vùng dưới đồi và các mạch máu cửa trong việc tiết hormone từ tuyến yên trước. Xem trang. 844 và Hình 41.10 Bây giờ chúng ta đã mô tả một số cơ chế kiểm soát hệ thống nội tiết, chúng ta sẽ xem xét chi tiết hơn các chức năng của các tuyến nội tiết chính của động vật có vú, như trường hợp của con người. Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? Hormon giúp điều chỉnh các chức năng trong tất cả các hệ thống sinh lý của động vật có vú. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số ví dụ chính về hoạt động của hormone trong các quá trình sinh lý. Mặc dù chúng ta sẽ tập trung vào con người nhưng những hệ thống này rất giống nhau ở tất cả các loài động vật có vú. Xin lưu ý rằng đây chỉ là một vài ví dụ; Các hoạt động nội tiết tố đóng một vai trò quan trọng trong hầu hết tất cả các hệ thống sinh lý sẽ được mô tả trong các chương tiếp theo. Tuyến giáp tiết ra thyroxine. Tuyến giáp bao bọc phía trước khí quản (khí quản) và mở rộng thành một thùy ở hai bên (xem Hình 41.8 và 41.14). Có hai loại tế bào trong tuyến giáp, mỗi loại sản xuất một loại hormone cụ thể. Thyroxine được sản xuất bởi các tế bào biểu mô tạo thành các cấu trúc tròn chứa chất keo gọi là nang (Hình 41 .1 2A). Calcitonin được sản xuất bởi các tế bào ở khoảng trống giữa các nang và tham gia vào quá trình điều hòa canxi trong máu (chúng tôi sẽ mô tả sau đây). Thyroxine, một tín hiệu quan trọng trong việc điều hòa chuyển hóa năng lượng tế bào, bắt đầu dưới dạng glycoprotein thyroglobulin, được tổng hợp bởi các tế bào nang và được đóng gói trong các túi tiết. Các tế bào nang tích cực hấp thụ iod từ máu và di chuyển nó vào trong lòng nang. Mỗi phân tử thyroglobulin chứa khoảng 100 đơn vị tyrosine. Khi các túi tiết giải phóng thyroglobulin vào trong lòng nang, chúng cũng giải phóng một loại enzyme xúc tác quá trình iod hóa các đơn vị tyrosine trong thyroglobulin. Khi tuyến giáp được kích thích giải phóng thyroxine, các tế bào nang sẽ hấp thụ thyroglobulin từ nang bằng cơ chế nhập bào.Những mảnh thyroglobulin này sau đó được tách ra để tạo thành các phân tử nhỏ hơn chỉ bao gồm hai đơn vị tyrosine, và những phân tử này rời khỏi tế bào nang và đi vào máu (Hình 41 .1 2B). Nếu các phân tử này được iốt hóa ở tối đa bốn vị trí trên các đơn vị tyrosine, thì hormone đó là tetraiodothyronine, hoặc T4: và nếu chúng chỉ được iốt hóa ở ba vị trí, thì chúng là triiodothyronine, hoặc T3: Tuyến giáp thường tiết ra lượng iod nhiều gấp khoảng mười lần. T4 là T3. Tuy nhiên, T3 là một loại hormone hoạt động mạnh hơn T4, vì vậy khi bạn đọc về tác dụng của thyroxine, hãy nhớ rằng các hành động được thảo luận chủ yếu là của T3. Sự khác biệt trong hoạt động của T3 và T4 giúp kiểm soát tác dụng của thyroxine trong các mô khác nhau. Trong tế bào đích, T4 có thể được chuyển đổi thành T3 nhờ enzyme gọi là deiodinase. Một deiodinase khác có thể chuyển T4 thành một loại hormone không hoạt động được gọi là T3 đảo ngược. Deiodinase cũng có thể làm bất hoạt T3 bằng cách chuyển đổi nó thành T2 hoặc Tv. Do đó, mỗi tế bào đích có thể thiết lập độ nhạy riêng đối với hormone tuyến giáp bằng cách sử dụng các enzyme này để kiểm soát quá trình chuyển đổi T4 thành T3 hoặc đảo ngược T3.

846 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật (B) Tế bào biểu mô của nang trứng Tế bào sản xuất canxitonin Lòng nang Q Thyroglobulin được tiết vào lòng nang trứng và được iốt hóa. thyroglobulin chứa nhiều thyroglobulin được hấp thụ bởi quá trình nhập bào. Iodide 41.12 Tuyến giáp bao gồm nhiều nang (A) Mặt cắt ngang qua tuyến giáp, cho thấy nhiều nang được bao bọc bởi các tế bào biểu mô. Các tế bào tiết calcitonin nằm ở khoảng trống giữa các nang. (B) Các tế bào biểu mô của nang trứng tổng hợp thyroglobulin và tiết nó vào trong lòng nang trứng, nơi nó được iốt hóa và lưu trữ cho đến khi được các tế bào biểu mô xử lý để tạo ra T3 và T4. TSH VÀ TRH ĐIỀU CHỈNH SẢN XUẤT THYROXINE Hormon kích thích tuyến giáp nhiệt đới (TSH, còn được gọi là thyrotropin), được sản xuất bởi tuyến yên trước, kích hoạt các tế bào nang sản xuất thyroxine trong tuyến giáp. Hormon giải phóng thyrotropin (TRH), được sản xuất ở vùng dưới đồi và được vận chuyển đến tuyến yên trước thông qua các mạch máu cửa, kích hoạt các tế bào tuyến yên sản xuất TSH. Vùng dưới đồi sử dụng thông tin môi trường, chẳng hạn như nhiệt độ hoặc độ dài ngày, để xác định xem nên tăng hay giảm tiết

TRH. Trình tự các bước này được điều chỉnh bởi một vòng phản hồi tiêu cực (xem Hình 41.11). Thyroxine lưu hành ức chế phản ứng của tế bào tuyến yên với TRH, do đó TSH được giải phóng ít hơn khi nồng độ thyroxine cao và TSH được giải phóng nhiều hơn khi nồng độ thyroxine thấp. Thyroxine tuần hoàn 41.13 Bướu cổ suy giáp Trong tình trạng này, chế độ ăn thiếu iodide dẫn đến thiếu thyroxine chức năng, dẫn đến tổng hợp quá mức thyroglobulin và sau đó là các nang noãn to ra. cũng gây ra phản hồi tiêu cực về việc sản xuất và giải phóng TRH ở vùng dưới đồi. Vì thyroxine hòa tan trong lipid nên nó dễ dàng xâm nhập vào tế bào và liên kết với các thụ thể trong nhân. Khi kết hợp với thyroxine, các thụ thể này (được tìm thấy trong hầu hết các tế bào của cơ thể) kích thích phiên mã của nhiều gen có sản phẩm là protein vận chuyển, protein cấu trúc và enzyme tham gia vào quá trình trao đổi chất; do đó thyroxine nâng cao tốc độ trao đổi chất của hầu hết các tế bào và mô. Tiếp xúc với cái lạnh trong vài ngày dẫn đến tăng giải phóng thyroxine, tăng chuyển đổi T4 thành và do đó tăng tốc độ trao đổi chất cơ bản (xem Phần 40.5). Trong quá trình phát triển và tăng trưởng, thyroxine thúc đẩy sự hấp thu axit amin và tổng hợp protein. Thiếu thyroxine ở bào thai hoặc trẻ đang lớn sẽ làm chậm đáng kể sự phát triển về thể chất và tinh thần, dẫn đến tình trạng được gọi là bệnh đần độn. Bướu cổ Bướu cổ là tuyến giáp phì đại (Hình 41.1 3) có thể liên quan đến cường giáp (sản xuất quá nhiều thyroxine) hoặc suy giáp (thiếu thyroxine). Vòng phản hồi tiêu cực trong đó thyroxine kiểm soát sự giải phóng TSH giúp giải thích tại sao hai tình trạng dường như trái ngược nhau lại có thể dẫn đến cùng một triệu chứng.â€¢ Nguyên nhân phổ biến nhất gây ra bệnh bướu cổ cường giáp là Graves' bệnh tự miễn liên quan đến kháng thể kháng thụ thể TSH. Kháng thể này liên kết và kích hoạt thụ thể TSH trên tế bào nang, gây ra tình trạng mất kiểm soát.


3 Thyroglobulin is secreted into the follicle lumen and iodinated.
Epithelial cell
2 The cell synthesizes thyroglobulin from tyrosine.
Tyrosine molecules
1 An epithelial cell takes up iodide from the blood.
Capilla
Iodide

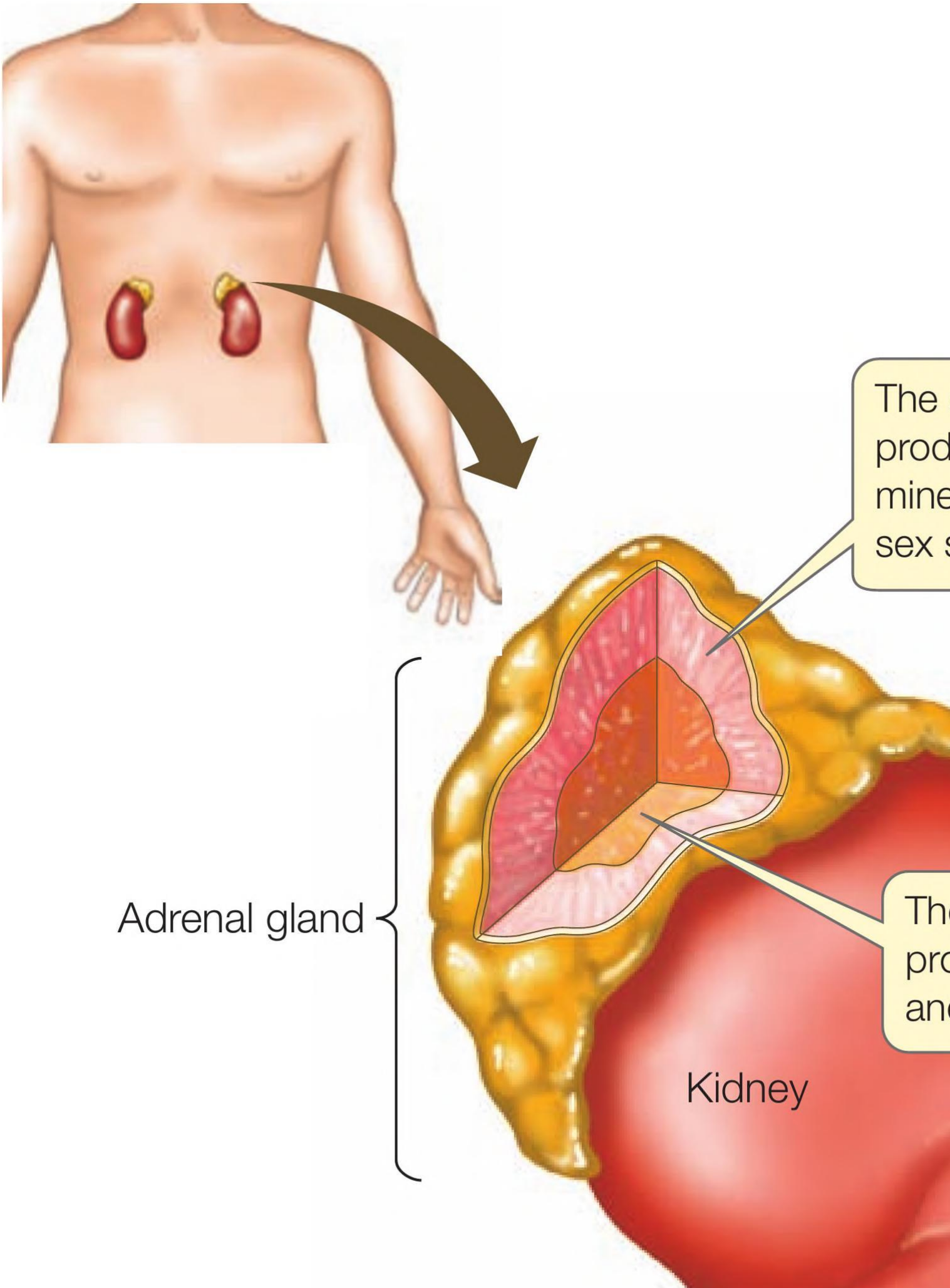
41 .4 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? 847 sản xuất và giải phóng thyroxine. Nồng độ TSH trong máu thấp do phản hồi tiêu cực từ nồng độ thyroxine cao, nhưng tuyến giáp vẫn được kích thích tối đa và phát triển lớn hơn. Những người bị cường giáp có tỷ lệ trao đổi chất cao, thường cảm thấy nóng và có thể tích tụ mỡ phía sau nhãn cầu khiến mắt họ lồi ra. • Bướu cổ suy giáp xảy ra khi không có đủ thyroxine lưu thông để ngừng sản xuất TSH. Nguyên nhân phổ biến nhất là do thiếu iodua trong chế độ ăn uống, nếu không có chất này thì các tế bào nang không thể tạo ra thyroxine. Nếu không có đủ thyroxine, nồng độ TSH vẫn ở mức cao và tuyến giáp tiếp tục sản xuất một lượng lớn thyroglobulin. Tuy nhiên, do không có đủ iốt nên thyroglobulin có hàm lượng iod kém. Khi nó bị phá vỡ bởi các tế bào nang, nó tạo ra ít T3 hoặc T4 chức năng. Nồng độ TSH duy trì ở mức cao và kích thích ngày càng tổng hợp thyroglobulin, tuyến giáp ngày càng to ra. Các triệu chứng của bệnh suy giáp là trao đổi chất kém, không chịu được lạnh và uể oải về thể chất và tinh thần nói chung. Bướu cổ ảnh hưởng đến khoảng 5% dân số thế giới. Việc bổ sung iodua vào muối ăn đã làm giảm đáng kể tỷ lệ mắc bệnh bướu cổ do suy giáp ở các nước công nghiệp phát triển, nhưng tình trạng này vẫn còn phổ biến ở các nơi khác trên thế giới và là nguyên nhân hàng đầu gây suy giảm trí tuệ. /. Cơ chế này được điều khiển bởi 3 loại hormone: calcitonin, hormone tuyến cận giáp và calcitriol (được tổng hợp từ vitamin D). CALCITONIN GIẢM CANXI MÁU Calcitonin được tuyến giáp giải phóng và làm giảm nồng độ canxi trong máu, chủ yếu bằng cách điều hòa quá trình luân chuyển xương (Hình 41 .1 4). Xương liên tục được tái tạo thông qua một quá trình năng động bao gồm cả sự tiêu xương cũ và tổng hợp xương mới, như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 48.3. Các tế bào được gọi là nguyên bào xương phá vỡ xương và giải phóng canxi vào máu, và các tế bào được gọi là nguyên bào xương sẽ lấy canxi từ máu và gửi canxi vào xương mới. Calcitonin làm giảm hoạt động của các tế bào hủy xương và do đó tạo điều kiện cho việc loại bỏ canxi ra khỏi máu và lắng đọng canxi trong xương bởi các tế bào hủy xương. Sự luân chuyển xương ở người trưởng thành không cao lắm nên calcitonin không đóng vai trò chính trong cân bằng nội môi canxi ở người trưởng thành. Nó có lẽ quan trọng hơn ở những người trẻ có xương đang phát triển tích cực. PARATHYROID HORMONE TĂNG CANXI MÁU Tuyến cận giáp là bốn cấu trúc nhỏ bé nằm trong MẤT CÂN BẰNG /\ nồng độ Ca2+ cao nồng độ thấp mg/1 00 ml máu) (<9 mg/1 00 ml máu) Ba hormone điều chỉnh nồng độ canxi trong máu Sự điều hòa của Nồng độ canxi trong máu là rất quan trọng và sự thay đổi nồng độ canxi trong máu trên hoặc dưới một phạm vi hẹp có thể gây ra các vấn đề nghiêm trọng. Khi lượng canxi trong máu giảm xuống dưới mức này, hệ thần kinh sẽ trở nên phấn khích quá mức, dẫn đến co thắt cơ và thậm chí là co giật.Khi lượng canxi trong máu tăng lên trên phạm vi này, hệ thần kinh sẽ trở nên suy yếu và các cơ - bao gồm cả tim - yếu đi. Việc điều hòa lượng canxi trong máu rất khó khăn vì chỉ có khoảng 0,1% lượng canxi trong cơ thể nằm ở dịch ngoại bào. Khoảng 1% nằm trong tế bào và gần 99% nằm trong xương. Do đó, cơ thể phải duy trì một lượng canxi nhỏ trong máu ở một nồng độ chính xác, và lượng canxi nhỏ đó có thể bị ảnh hưởng rất lớn bởi những thay đổi tương đối nhỏ trong lượng canxi lớn hơn nhiều trong tế bào và xương. Cơ thể có nhiều cơ chế để thay đổi nồng độ canxi trong máu, bao gồm: ! I Tuyến giáp tiết ra Tuyến cận giáp calcitonin tiết ra PTH Calcitonin ức chế các hủy cốt bào và chuyển sự cân bằng sang sự hấp thu Ca2+ của các nguyên bào xương, sử dụng Ca2+ từ máu để tạo xương mới. I PTH làm tăng chu chuyển xương bằng cách kích hoạt cả nguyên bào xương và nguyên bào xương; tác dụng thực sự của nó là chuyển canxi từ xương vào máu. Nó cũng kích thích sự lưu giữ canxi của thận. \ Calciferol (vitamin D) Cacitriol i Tăng hấp thu Ca2+ ở thận và ruột â€¢ Sự lắng đọng hoặc hấp thu của xương Nồng độ Ca2+ trong máu giảm Nồng độ Ca2+ trong máu tăng â€¢ Sự bài tiết hoặc giữ lại canxi của thận â€¢ Hấp thu canxi từ cơ thể đường tiêu hóa si Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 41 .3 Điều hòa nội tiết của Canxi Lifel 0e.com/at41 .3 TRÌNH TRẠNG NỘI ĐỒNG Nồng độ Ca2+ trong khoảng từ 9 đến 1 1 mg/1 00 ml máu 41.14 Điều hòa nội tiết của Canxi Calcitonin, hormone tuyến cận giáp (PTH) và calcitriol (dạng hoạt động của calciferol hoặc vitamin D) điều chỉnh nồng độ Ca2+ trong máu.3 BỔ SUNG NỘI ĐỊA Nồng độ Ca2+ từ 9 đến 1 1 mg/1 00 ml máu 41.14 Điều hòa nội tiết tố Canxi Calcitonin, hormone tuyến cận giáp (PTH) và calcitriol (dạng hoạt động của calciferol hoặc vitamin D) điều hòa nồng độ Ca2+ trong máu.3 BỔ SUNG NỘI ĐỊA Nồng độ Ca2+ từ 9 đến 1 1 mg/1 00 ml máu 41.14 Điều hòa nội tiết tố Canxi Calcitonin, hormone tuyến cận giáp (PTH) và calcitriol (dạng hoạt động của calciferol hoặc vitamin D) điều hòa nồng độ Ca2+ trong máu.

 Bề mặt sau của tuyến giáp (xem Hình 41.14). Sản phẩm hormone duy nhất của họ, hormone tuyến cận giáp (PTH, còn được gọi là parahormone), là hormone quan trọng nhất trong việc điều chỉnh nồng độ canxi trong máu. Canxi tuần hoàn kích hoạt các thụ thể trong màng sinh chất của tế bào tuyến cận giáp. Khi các thụ thể này hoạt động, chúng sẽ ức chế sự tổng hợp và giải phóng PTH. Lượng canxi trong máu giảm sẽ loại bỏ sự ức chế này và kích hoạt quá trình tổng hợp và giải phóng PTH. PTH kích thích quá trình luân chuyển xương bằng cách tác động lên cả nguyên bào xương và nguyên bào xương. Kết quả cuối cùng của những hoạt động này của PTH là làm tăng lượng canxi trong máu. PTH cũng làm tăng nồng độ canxi trong máu bằng cách kích thích thận tái hấp thu thay vì bài tiết qua nước tiểu. CALCITRIOL TĂNG CANXI MÁU Từ lâu người ta đã biết rằng tình trạng xương dễ gãy thường gặp ở những người sống ở vĩ độ cao, nơi ngày mùa đông ngắn và chế độ ăn mùa đông thường thiếu cá, các sản phẩm từ sữa và rau quả tươi. Vì tình trạng này có thể được cải thiện bằng cách dùng dầu gan cá tuyết nên người ta cho rằng có liên quan đến tình trạng thiếu vitamin. Vitamin đó là vitamin D, nhưng khi nhận dạng hóa học của nó được xác định, phân tử này hóa ra không phải là vitamin. Vitamin là chất mà cơ thể cần với số lượng nhỏ nhưng không thể tự tổng hợp được và do đó phải lấy từ thực phẩm (hoặc từ các chất bổ sung như thuốc vitamin). Tuy nhiên, vitamin D - hiện được gọi chính xác hơn là calciferol - được tổng hợp tự nhiên từ cholesterol khi tế bào da nhận được tia cực tím. Calciferol không phải là một hormone hoạt động, nhưng thông qua hoạt động của gan và thận, nó được chuyển đổi thành dạng hoạt động gọi là calcitriol, lưu thông trong máu và tác động lên các tế bào ở xa (và do đó là một hormone). Việc chuyển đổi calciferol thành calcitriol được kích hoạt bởi PTH. Calcitriol thúc đẩy sự hấp thu canxi từ thức ăn trong ruột. Do đó, hoạt động kết hợp của PTH và calcitriol làm tăng nồng độ canxi trong máu. PTH làm giảm lượng photphat trong máu Xương được làm từ photphat cũng như canxi, và khi PTH kích thích giải phóng canxi từ xương, nó cũng giải phóng photphat. Nồng độ canxi và photphat trong máu bình thường chỉ thấp hơn mức mà chúng kết tủa ra khỏi dung dịch dưới dạng muối canxi photphat. Ngay cả một mức tăng nhỏ cũng có thể gây ra lượng mưa như vậy, dẫn đến các bệnh lý như sỏi thận và cặn canxi trong động mạch (xơ cứng động mạch). Để giảm nguy cơ này, PTH tác động lên thận để tăng đào thải phốt phát qua nước tiểu. Insulin và glucagon điều hòa nồng độ glucose trong máu Trước những năm 1920, bệnh đái tháo đường gây tử vong. Đặc trưng bởi sự yếu đuối, thờ ơ và sụt giảm khối lượng cơ thể một cách nghiêm trọng, tình trạng này được biết là có liên quan bằng cách nào đó với tuyến tụy - một tuyến lớn nằm ngay dưới dạ dày (xem Hình 41.8) - và với quá trình chuyển hóa glucose bất thường. Tuy nhiên, các liên kết chính xácđã không rõ ràng. Ngày nay chúng ta biết rằng bệnh đái tháo đường là do thiếu insulin nội tiết tố protein (ở bệnh tiểu đường loại I) hoặc do thiếu phản ứng insulin ở các mô đích (ở bệnh tiểu đường loại II). Glucose đi vào tế bào bằng cách khuếch tán, nhưng màng tế bào không dễ thấm vào glucose. Các protein vận chuyển glucose trong màng tế bào tạo điều kiện thuận lợi cho sự di chuyển của glucose vào tế bào và các chất vận chuyển glucose phổ biến nhất ở cơ và mô mỡ được kiểm soát bởi insulin. Khi insulin liên kết với thụ thể của nó trên màng tế bào, nó sẽ làm cho các chất vận chuyển glucose này di chuyển từ túi tế bào chất đến màng tế bào, do đó làm cho tế bào dễ thấm glucose hơn. Khi không có insulin, những chất vận chuyển này sẽ được đưa trở lại nguồn tế bào chất thông qua quá trình nhập bào. Trong trường hợp không có insulin hoặc khả năng đáp ứng của insulin, việc đưa glucose vào tế bào bị suy giảm, dẫn đến lượng glucose tích tụ trong máu quá nhiều đến mức nó bắt đầu tràn vào nước tiểu. Nồng độ glucose cao trong máu làm tăng lượng nước tiểu theo hai cơ chế. Đầu tiên, nó làm cho nước di chuyển từ tế bào vào máu bằng thẩm thấu, và sự gia tăng thể tích máu này dẫn đến tăng sản xuất nước tiểu. Thứ hai, lượng glucose tăng lên trong ống thận sẽ kéo nhiều nước hơn vào nước tiểu bằng cơ chế thẩm thấu. Do đó, những người mắc bệnh tiểu đường có thể bị mất nước, nhưng quan trọng hơn là họ bị thiếu nhiên liệu trao đổi chất. Bởi vì sự hấp thu glucose của cơ và mô mỡ bị suy giảm khi không có insulin, tế bào cơ phải phụ thuộc vào chất béo và protein để làm nhiên liệu và mô mỡ không thể bổ sung lượng dự trữ chất béo trung tính. Nếu tình trạng không được điều trị, cơ thể có thể bị suy nhược. Trong nhiều thế kỷ, viễn cảnh của những người mắc bệnh tiểu đường rất ảm đạm. Một sự thay đổi xảy ra gần như chỉ sau một đêm vào năm 1921, khi bác sĩ Frederick Banting và một sinh viên y khoa, Charles Best, tại Đại học Toronto, phát hiện ra rằng họ có thể làm giảm các triệu chứng của bệnh tiểu đường bằng cách tiêm một chất chiết xuất từ mô tuyến tụy. Thành phần hoạt động của chiết xuất này được tìm thấy là insulin, một loại protein nhỏ chỉ bao gồm 51 axit amin. Tại Hoa Kỳ ngày nay, liệu pháp thay thế insulin bằng insulin sản xuất đã cho phép hơn 1,5 triệu người mắc bệnh tiểu đường loại I có cuộc sống gần như bình

thường. ĐẢO LANGERHANS Insulin được sản xuất trong các cụm tế bào nội tiết trong tuyến tụy. Những cụm này được gọi là đảo nhỏ Langerhans theo tên sinh viên y khoa người Đức đã phát hiện ra chúng. Chúng chứa ba loại tế bào, mỗi loại tạo ra một loại hormone cụ thể: - Tế bào Beta ((3) sản xuất và tiết ra insulin. - Tế bào Alpha (a) sản xuất và tiết ra glucagon, một loại hormone có tác dụng hoàn toàn trái ngược với của insulin. Các tế bào Delta (5) sản xuất hormone somatostatin. Phần còn lại của tuyến tụy được tạo thành từ mô ngoại tiết, tạo ra enzyme và các chất tiết khác đi qua các ống dẫn đến ruột, nơi chúng tham gia vào quá trình tiêu hóa. Sau đó một bưa ăn,nồng độ glucose trong máu tăng lên, kích thích tế bào P của đảo tiết ra insulin. Insulin khiến các tế bào đích khắp cơ thể sử dụng glucose tuần hoàn làm nhiên liệu và chuyển đổi nó thành các sản phẩm dự trữ như glycogen và chất béo. Khi ruột không còn thức ăn, nồng độ glucose trong máu giảm và các đảo nhỏ ngừng tiết insulin. Kết quả là hầu hết các tế bào chuyển sang sử dụng glycogen và chất béo thay vì glucose làm nhiên liệu. Nếu nồng độ glucose trong máu giảm đáng kể dưới mức

41 .4 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? 849 bình thường, tế bào đảo a giải phóng glucagon, kích thích gan phân hủy glycogen dự trữ và giải phóng glucose vào máu. Những hành động này sẽ được thảo luận chi tiết hơn trong Phần 51.4. SOMATOSTATIN Somatostatin được giải phóng từ 8 tế bào của tuyến tụy để đáp ứng với sự gia tăng nhanh chóng lượng glucose và axit amin trong máu. Hormon này có chức năng cận tiết trong các đảo nhỏ, nơi nó ức chế sự giải phóng cả insulin và glucagon. Bên ngoài tuyến tụy, nó hoạt động như một hormone, làm chậm hoạt động tiêu hóa của ruột và kéo dài thời gian hấp thụ chất dinh dưỡng. Somatostatin cũng được sản xuất với số lượng rất nhỏ bởi các tế bào ở vùng dưới đồi. Vùng dưới đồi somatostatin được vận chuyển trong các mạch máu cửa đến tuyến yên trước, nơi nó hoạt động như một hormone thần kinh để ức chế sự giải phóng hormone tăng trưởng và thyrotropin. Tuyến thượng thận là hai tuyến trong một. Tuyến thượng thận nằm phía trên mỗi quả thận, ngay dưới giữa lưng của bạn. Về mặt chức năng và giải phẫu, mỗi tuyến thượng thận bao gồm một tuyến trong một tuyến (Hình 41 .1 5). Phần lõi, hay tủy thượng thận, sản xuất: epinephrine (còn được gọi là adrenaline) và ở mức độ thấp hơn là norepinephrine (noradrenaline). Tủy phát triển từ mô thần kinh và chịu sự kiểm soát của hệ thần kinh. Bao quanh tủy là vỏ thượng thận, nơi sản xuất hormone steroid. Vỏ não chịu sự kiểm soát nội tiết tố, phần lớn là do corticotropin được sản xuất bởi tuyến yên trước. 41.15 Tuyến thượng thận thực sự là hai tuyến Một tuyến thượng thận, bao gồm vỏ ngoài và tủy trong, nằm phía trên mỗi quả thận. Tủy và vỏ não sản xuất các hormone khác nhau. VỎ TUYẾN THUYỀN Các tế bào của vỏ thượng thận sử dụng cholesterol để sản xuất ra ba loại hormone steroid (xem Hình 41. 2B), gọi chung là corticosteroid: â€¢ Mineralocorticoid ảnh hưởng đến sự cân bằng muối và nước của dịch ngoại bào. - Glucocorticoids ảnh hưởng đến nồng độ glucose trong máu cũng như các khía cạnh khác của quá trình chuyển hóa chất béo, protein và carbohydrate. - Steroid giới tính đóng vai trò trong sự phát triển giới tính, hành vi tình dục và quá trình đồng hóa (xây dựng mô). Ở người trưởng thành, vỏ thượng thận chỉ tiết ra lượng steroid sinh dục không đáng kể. Cơ quan sản xuất steroid sinh dục chính là tuyến sinh dục, như chúng ta sẽ thấy ở phần sau. Aldosterone, loại corticoid khoáng chất chính, kích thích thận bảo tồn natri và bài tiết kali, như chúng ta sẽ thảo luận ở Chương 51. Nếu tuyến thượng thận bị cắt bỏ ở động vật, natri phải được bổ sung vào chế độ ăn của nó, nếu không natri sẽ bị cạn kiệt và nó sẽ sẽ chết. Glucocorticoid chính ở người là cortisol, chất này rất quan trọng để điều hòa các phản ứng trao đổi chất của cơ thể đối với căng thẳng. Trong vòng vài phút sau khi bị kích thích căng thẳng (chẳng hạn như kích thích sự sợ hãi hoặc tức giận), nồng độ cortisol trong máu bắt đầu tăng lên.Phản ứng này chậm hơn nhiều so với phản ứng epinephrine và norepinephrine qua trung gian thần kinh đối với căng thẳng, nhưng nó kéo dài lâu hơn. Các tế bào không quan trọng đối với phản ứng căng thẳng kéo dài sẽ được kích thích bởi cortisol để giảm mức sử dụng đường huyết và thay vào đó chuyển sang sử dụng chất béo và protein làm năng lượng. Cortisol cũng ức chế hệ thống miễn dịch (vì việc đối phó với tác nhân gây căng thẳng ngay lập tức quan trọng hơn cảm giác ốm yếu, dị ứng hoặc chữa lành vết thương). Điều này giải thích tại sao cortisol và các loại thuốc bắt chước hoạt động của nó lại hữu ích trong việc giảm viêm và phản ứng dị ứng. Sự giải phóng Cortisol được kiểm soát từ tuyến yên trước bởi corticotropin (còn gọi là hormone vỏ thượng thận, hay ACTH), chất này lần lượt được kiểm soát bởi hormone giải phóng corticotropin (CRH) từ vùng dưới đồi. Tác dụng của ACTH trên vỏ thượng thận là kích thích tổng hợp cortisol. Giống như các hormone steroid khác, cortisol không được lưu trữ trong các túi và do đó có thể giải phóng ngay lập tức. Khi cortisol hoặc các hormone steroid khác khuếch tán vào máu, chúng kết

hợp với các protein vận chuyển và việc giải phóng chúng khỏi các protein này có thể diễn ra trong một thời gian dài, do đó kéo dài hoạt động của chúng. Ngoài ra, nhiều hoạt động của chúng còn kích thích biểu hiện gen ở tế bào đích, việc này cũng cần thời gian nhưng có tác dụng lâu dài. Việc tắt các phản ứng căng thẳng do cortisol kích hoạt cũng quan trọng như việc bật chúng lên. Một nghiên cứu về căng thẳng ở chuột cho thấy chuột già có thể kích hoạt những phản ứng căng thẳng này một cách hiệu quả như chuột non, nhưng chúng đã mất khả năng tắt chúng nhanh chóng. Kết quả là, họ phải chịu những hậu quả quen thuộc của căng thẳng ở con người: các vấn đề về hệ tiêu hóa, các vấn đề về tim mạch, đột quỵ, suy giảm chức năng hệ thống miễn dịch và tăng khả năng mắc bệnh ung thư và các bệnh khác. Phản ứng căng thẳng cấp tính được kiểm soát bởi phản hồi tiêu cực từ cortisol trên cả tế bào tiết ACTH của tuyến yên trước và tế bào tiết CRH của vùng dưới đồi. Với tình trạng căng thẳng mãn tính hoặc kéo dài, các cơ chế kiểm soát nàycortisol không được lưu trữ trong các túi và do đó có thể giải phóng ngay lập tức. Khi cortisol hoặc các hormone steroid khác khuếch tán vào máu, chúng kết hợp với các protein vận chuyển và việc giải phóng chúng khỏi các protein này có thể diễn ra trong một thời gian dài, do đó kéo dài hoạt động của chúng. Ngoài ra, nhiều hoạt động của chúng còn kích thích biểu hiện gen ở tế bào đích, việc này cũng cần thời gian nhưng có tác dụng lâu dài. Việc tắt các phản ứng căng thẳng do cortisol kích hoạt cũng quan trọng như việc bật chúng lên. Một nghiên cứu về căng thẳng ở chuột cho thấy chuột già có thể kích hoạt những phản ứng căng thẳng này một cách hiệu quả như chuột non, nhưng chúng đã mất khả năng tắt chúng nhanh chóng. Kết quả là, họ phải chịu những hậu quả quen thuộc của căng thẳng ở con người: các vấn đề về hệ tiêu hóa, các vấn đề về tim mạch, đột quỵ, suy giảm chức năng hệ thống miễn dịch và tăng khả năng mắc bệnh ung thư và các bệnh khác. Phản ứng căng thẳng cấp tính được kiểm soát bởi phản hồi tiêu cực từ cortisol trên cả tế bào tiết ACTH của tuyến yên trước và tế bào tiết CRH của vùng dưới đồi. Với tình trạng căng thẳng mãn tính hoặc kéo dài, các cơ chế kiểm soát nàycortisol không được lưu trữ trong các túi và do đó có thể giải phóng ngay lập tức. Khi cortisol hoặc các hormone steroid khác khuếch tán vào máu, chúng kết hợp với các protein vận chuyển và việc giải phóng chúng khỏi các protein này có thể diễn ra trong một thời gian dài, do đó kéo dài hoạt động của chúng. Ngoài ra, nhiều hoạt động của chúng còn kích thích biểu hiện gen ở tế bào đích, việc này cũng cần thời gian nhưng có tác dụng lâu dài. Việc tắt các phản ứng căng thẳng do cortisol kích hoạt cũng quan trọng như việc bật chúng lên. Một nghiên cứu về căng thẳng ở chuột cho thấy chuột già có thể kích hoạt những phản ứng căng thẳng này một cách hiệu quả như chuột non, nhưng chúng đã mất khả năng tắt chúng nhanh chóng. Kết quả là, họ phải chịu những hậu quả quen thuộc của căng thẳng ở con người: các vấn đề về hệ tiêu hóa, các vấn đề về tim mạch, đột quỵ, suy giảm chức năng hệ thống miễn dịch và tăng khả năng mắc bệnh ung thư và các bệnh khác. Phản ứng căng thẳng cấp tính được kiểm soát bởi phản hồi tiêu cực từ cortisol trên cả tế bào tiết ACTH của tuyến yên trước và tế bào tiết CRH của vùng dưới đồi. Với tình trạng căng thẳng mãn tính hoặc kéo dài, các cơ chế kiểm soát này


The
prod
mine
sex
Adrenal gland
Th
pro
an
Kidney

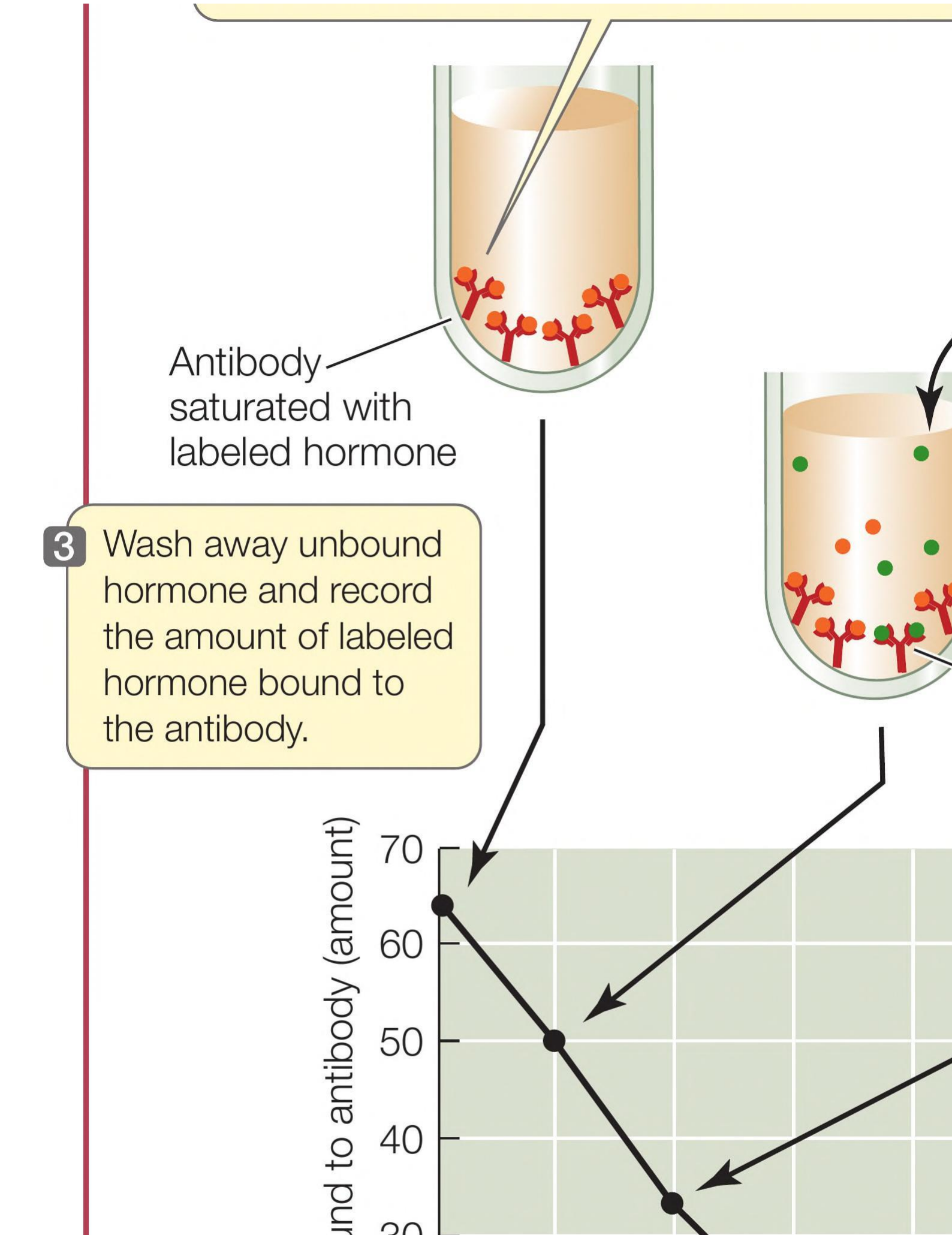
850 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật (A) Epinephrine | Các thụ thể 3-Adrenergic hoạt động thông qua protein G kích thích adenylyl cyclase, làm tăng cAMP trong tế bào. Thụ thể Pi hoặc p2 Epinephrine Bên ngoài tế bào Cycase hoạt hóa Protein G hoạt hóa 1 Bên trong tế bào (B) Norepinephrine r > Thụ thể a2 hoạt động thông qua protein G có tác dụng ức chế adenylyl cyclase, làm giảm cAMP trong tế bào. 41.16 Hormon có thể kích hoạt nhiều con đường truyền tín hiệu khác nhau Epinephrine và norepinephrine liên kết với các thụ thể adrenergic liên kết với protein G hoạt động thông qua các con đường truyền tín hiệu khác nhau. Epinephrine (A) hoạt động như nhau trên cả thụ thể a- và [3-adrenergic; norepinephrine (B) hoạt động chủ yếu trên các thụ thể a-adrenergic. trở nên không đủ và cortisol phải tạo ra phản hồi tiêu cực thông qua một vùng não khác, vùng hải mã. Tuy nhiên, việc tiếp xúc kéo dài với cortisol sẽ gây ra tổn thương và mất tế bào hồi hải mã, dẫn đến giảm khả năng tắt phản ứng căng thẳng. TỦ TUYẾN THUYỀN Thượng thận Sản xuất epinephrine và norepinephrine để đáp ứng với những tình huống căng thẳng, kích thích cơ thể hành động. Như chúng ta đã thấy ở phần trước của chương này, epinephrine làm tăng nhịp tim và huyết áp, đồng thời chuyển hướng lưu lượng máu đến các cơ hoạt động và tránh xa ruột và da. Norepinephrine có chức năng tương tự, nhưng vì nó cũng là chất dẫn truyền thần kinh tham gia vào nhiều quá trình điều hòa sinh lý nên nó có nhiều chức năng liên tục bên cạnh việc tham gia vào các phản ứng bỏ chạy hoặc chiến đấu. Epinephrine và norepinephrine đều tan trong nước và cả hai đều liên kết với cùng một bộ thụ thể trên bề mặt tế bào đích. Các thụ thể adrenergic này có hai loại chung là a-adrenergic và P-adrenergic (Hình 41.16). Các thụ thể aadrenergic phản ứng mạnh hơn với norepinephrine so với epinephrine, trong khi các thụ thể p-adrenergic phản ứng tương đương với cả epinephrine và norepinephrine. Do sự khác biệt về ái lực với thụ thể, thuốc có thể làm giảm phản ứng bỏ chạy hoặc chiến đấu mà không làm gián đoạn quá trình điều hòa sinh lý. Những loại thuốc như vậy được gọi là "thuốc chẹn beta" bởi vì, bằng cách ức chế thụ thể p-adrenergic, chúng có thể làm giảm phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy với epinephrine mà không làm gián đoạn chức năng điều hòa sinh lý của norepinephrine qua trung gian thụ thể a-adrenergic. Thuốc chẹn beta thường được kê đơn để giảm các triệu chứng lo âu như khô miệng và nhịp tim tăng cao (đánh trống ngực). Steroid sinh dục được sản xuất bởi tuyến sinh dục. Tuyến sinh dục - tinh hoàn của nam và buồng trứng của nữ - sản xuất hormone cũng như tinh trùng và trứng. Các hormone steroid nam được gọi chung là androgen và hormone chủ yếu là testosterone. Các steroid nữ là protein G được kích hoạt 3 chất truyền tin thứ hai (\ Thụ thể a1 kích hoạt phospholipase C, làm tăng sản xuất một số chất truyền tin thứ hai. Thụ thể a1 estrogen và progesterone. Estrogen chiếm ưu thế là estradiol,được tổng hợp từ testosterone. Cả nam và nữ đều tổng hợp testosterone, nhưng nữ giới có enzyme (aromatase) chuyển đổi testosterone thành estradiol. [f Đi tới Media Clip 41 .1 Yếu tố Testosterone Lifel 0e.com/mc41 .1 XÁC ĐỊNH GIỚI TÍNH Kiểu hình Các steroid sinh dục xác định liệu phôi của động vật có vú có phát triển thành kiểu hình con cái hay con đực hay không. Ở người, tuyến sinh dục của phôi sớm chưa được phân biệt. Bắt đầu vào khoảng tuần thứ bảy của quá trình phát triển, sự biểu hiện gen trên nhiễm sắc thể Y của cá thể XY thường khiến các tuyến sinh dục không biệt hóa sản xuất ra nội tiết tố androgen. Để đáp ứng với nội tiết tố androgen, hệ thống sinh sản phát triển kiểu hình nam giới. Nếu không có nhiễm sắc thể Y (tức là cá thể có kiểu gen XX), nội tiết tố androgen không được sản xuất tại thời điểm này và các cấu trúc nữ sẽ phát triển (Hình 41.17). Sau khi sinh, steroid sinh dục kiểm soát sự trưởng thành của cơ quan sinh sản cũng như sự phát triển và duy trì các đặc điểm sinh dục thứ cấp, chẳng hạn như ngực và lông mặt. Ở người, các steroid sinh dục được tuyến sinh dục vị thành niên sản xuất ở mức độ thấp, nhưng lượng sản xuất tăng nhanh ở tuổi dậy thì (khoảng 12 hoặc 13 tuổi). Tại sao lại có sự gia tăng đột ngột này? Ở cả người chưa trưởng thành và người trưởng thành, hoạt động của tuyến sinh dục được kiểm soát bởi các hormone nhiệt đới (LH) và hormone kích thích nang trứng (FSH).

41 .4 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? 851 Củ sinh dục Rãnh sinh dục Nếp gấp hậu môn 6 tuần Tuyến sinh dục của con đực di truyền bắt đầu tiết ra nội tiết tố androgen khi phôi được khoảng 7 tuần tuổi. Dương vật khổng lồ Rãnh niệu đạo Sưng bìu Những nếp gấp mô này sẽ tạo thành dương vật ở nam giới hoặc môi bé ở nữ giới. Mô này sẽ hình thành bìu ở nam hoặc môi lớn ở nữ. Nam Nữ 5 tháng Đáy chậu Hậu môn Lỗ âm vật Rãnh niệu đạo Sưng bộ phận sinh dục Lỗ âm vật Lỗ niệu đạo Môi lớn Môi bé Môi nhỏ Màng trinh 41.17 Steroid sinh dục Chỉ đạo sự phát triển của cơ quan sinh dục ở người Các cơ quan sinh dục của phôi người giai đoạn đầu chưa được phân biệt. Androgen thúc đẩy sự phát triển của cơ quan sinh dục nam. Khi

không có nội tiết tố androgen, cơ quan sinh dục nữ sẽ hình thành. cùng nhau là các gonadotropin. Việc sản xuất gonadotropin bởi tuyến yên trước chịu sự kiểm soát của hormone giải phóng gonadotropin (GnRH) do vùng dưới đồi sản xuất. Trước tuổi dậy thì, vùng dưới đồi chỉ sản sinh ra lượng GnRH ở mức thấp. Tuổi dậy thì được bắt đầu bằng việc giảm độ nhạy cảm của các tế bào sản xuất GnRH ở vùng dưới đồi đối với phản hồi tiêu cực từ steroid sinh dục và từ gonadotropin. Kết quả là sản xuất GnRH tăng lên, kích thích tăng sản xuất gonadotropin và do đó tăng sản xuất steroid sinh dục. Ở nữ giới, mức độ LH và FSH tăng lên ở tuổi dậy thì sẽ kích thích buồng trứng tăng sản xuất hormone giới tính nữ. Mức độ tuần hoàn tăng lên của các hormone này bắt đầu sự phát triển các đặc điểm của một phụ nữ trưởng thành về mặt tình dục: ngực, âm đạo và tử cung to ra; hông mở rộng; tăng mỡ dưới da; lông mu; và bắt đầu chu kỳ kinh nguyệt và buồng trứng (xem Hình 43.13). Ở nam giới, mức độ LH ngày càng tăng sẽ kích thích các nhóm tế bào trong tinh hoàn tăng tổng hợp testosterone, từ đó bắt đầu những thay đổi về sinh lý, giải phẫu và tâm lý liên quan đến tuổi thiếu niên. Giọng nói trầm hơn, tóc bắt đầu mọc trên mặt và cơ thể, tinh hoàn và dương vật phát triển to hơn. Testosterone cũng kích thích sự phát triển của xương và cơ xương. FSH ở nam giới kích thích sản xuất tinh trùng. Vai trò của steroid sinh dục trong hành vi tình dục và sinh sản ở người trưởng thành sẽ được mô tả ở Chương 43. Melatonin liên quan đến nhịp sinh học và tính chu kỳ quang tuyến. Tuyến tùng nằm giữa hai bán cầu não và được nối với não bằng một cuống. Nó tổng hợp hormone amin melatonin từ axit amin tryptophan. Tuyến tùng giải phóng melatonin trong bóng tối, và do đó mức độ melatonin cho biết độ dài của đêm. Tiếp xúc với ánh sáng sẽ ức chế sự giải phóng melatonin. Ở động vật có xương sống, melatonin tham gia vào nhịp điệu sinh học, bao gồm cả tính chu kỳ quang học - hiện tượng thay đổi độ dài ngày theo mùa gây ra những thay đổi sinh lý. Ví dụ, nhiều loài bước vào trạng thái sinh sản khi ngày bắt đầu dài ra (Hình 41 .1 8). Con người không có tính chu kỳ quang học mạnh, nhưng melatonin ở người có thể đóng vai trò đồng bộ hóa nhịp sinh học hàng ngày với chu kỳ sáng và tối hàng ngày. Nhiều hóa chất có thể hoạt động như hormone Chúng ta đã thảo luận về các tuyến nội tiết chính của động vật có vú và hormone của chúng trong chương này, nhưng còn nhiều hormone nữa (A) Mùa đông (đêm dài) Mùa hè (đêm ngắn) 41.18 Melatonin điều chỉnh những thay đổi theo mùa (A) Sự giải phóng melatonin xảy ra ở tối và bị ức chế khi tiếp xúc với ánh sáng. Do đó, thời gian giải phóng melatonin hàng ngày thay đổi khi độ dài ngày (quang kỳ) thay đổi, gây ra những thay đổi sinh lý theo mùa đáng kể ở một số động vật. (B) Vào mùa đông, chuột hamster Siberia có màu trắng và không sinh sản. Vào mùa hè, chúng có màu nâu lốm đốm và sinh sản.

852 CHƯƠNG 41 CÓ CÁC CÔNG TRÌNH NGHIÊN CỨU Nội tiết tố động vật. Khi thảo luận về các hệ cơ quan của cơ thể trong các chương tiếp theo, chúng ta sẽ thường xuyên mô tả các hormone do các mô của chúng sản xuất cũng như các hormone kiểm soát các chức năng của chúng. TÓM TẮT Các tuyến nội tiết chính của động vật có vú bao gồm vùng dưới đồi, tuyến yên, tuyến giáp, tuyến cận giáp, tuyến tụy, tuyến thượng thận, tuyến sinh dục và tuyến tùng. Mỗi tuyến này tiết ra và phản ứng với các hormone đóng vai trò quan trọng trong việc kiểm soát sinh lý và sự phát triển. â€¢ Mô tả cách thức sản xuất thyroxine cũng như cách kiểm soát việc sản xuất và giải phóng nó. Xem trang 845-846 và Hình 41.12. Nồng độ canxi trong máu được điều hòa như thế nào? Xem trang 847-848 và Hình 41.14 – Insulin kiểm soát tốc độ hấp thu glucose của tế bào như thế nào? Xem trang. 848 â€¢ Những thay đổi nào trong việc kiểm soát phản hồi của steroid sinh dục dẫn đến tuổi dậy thì? Xem trang 850-851 Nhiều hormone được giải phóng với số lượng rất nhỏ và một số biến mất khỏi dịch ngoại bào một cách nhanh chóng. Các thụ thể của một loại hormone có thể được tìm thấy trên nhiều tế bào khác nhau trên cơ thể và những tế bào đó có thể phản ứng theo những cách khác nhau với cùng một loại hormone. Chúng ta đã vượt qua những khó khăn này như thế nào để tìm hiểu cách hoạt động của hormone? 41 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? 41.19 Xét nghiệm miễn dịch cho phép đo nồng độ nhỏ Xét nghiệm miễn dịch sử dụng các mẫu có nhãn và không nhãn của một hormone tinh khiết (hoặc chất khác cần đo) và một kháng thể đối với hormone đó để xây dựng một đường chuẩn để có thể đo được một mẫu có nồng độ chưa xác định. Sản xuất kháng thể đối với hormone quan tâm. Chuẩn bị một số lọ chứa lượng kháng thể đã biết. Tôi dán nhãn một mẫu hormone quan tâm. Vào lọ đầu tiên, thêm đủ lượng hormone được đánh dấu để chiếm tất cả các vị trí gắn kháng thể. Thêm số lượng đã biết của hormone quan tâm không ghi nhãn vào các lọ tiếp theo trong đó các thụ thể được bão hòa với hormone được đánh dấu. Các phân tử không được đánh dấu thay thế một số phân tử được đánh dấu tại các vị trí gắn kháng

thể. Lặp lại với lượng hormone chưa được đánh dấu khác nhau đã biết. Tổng lượng hormone không được đánh dấu (nồng độ) Lặp lại Bước 4 sẽ tạo ra một đường cong chuẩn cho chúng ta biết mối quan hệ giữa nồng độ của hormone không được đánh dấu và lượng hormone được đánh dấu vẫn liên kết với kháng thể. Mối quan hệ đường cong chuẩn này sau đó được áp dụng cho mẫu lâm sàng để xác định nồng độ hormone quan tâm trong mẫu. Trong thời đại sinh học phân tử hiện nay, chúng ta có thể chia việc nghiên cứu hoạt động của hormone thành nhiều nhóm vấn đề khác nhau. Đầu tiên chúng ta phải có khả năng phát hiện, xác định và đo lường hormone. Tiếp theo chúng ta phải có khả năng xác định và mô tả các thụ thể hormone. Cuối cùng, chúng ta phải hiểu các con đường truyền tín hiệu được kích hoạt bởi các hormone trong các mô khác nhau. Các hormone có thể được phát hiện và đo lường bằng các xét nghiệm miễn dịch Như chúng ta đã thấy, testosterone có nhiều tác động mạnh mẽ và đa dạng,tuy nhiên nồng độ của nó trong máu của nam giới trưởng thành chỉ khoảng 30 đến 100 tỷ gam trên mililit. Việc đo lường các hormone thần kinh vùng dưới đồi đòi hỏi phải hiệu chuẩn trong phạm vi một phần nghìn tỷ gam trên mililit. Khả năng phát hiện và đo lường số lượng nhỏ hormone là một bước đột phá quan trọng. Rosalyn Yalow đã phát triển một phương pháp mà cô đặt tên là xét nghiệm miễn dịch phóng xạ vì nó sử dụng nhãn phóng xạ (cô sử dụng đồng vị phóng xạ của iốt) để theo dõi sự tương tác giữa một kháng nguyên (hormone hoặc chất quan tâm khác cần đo) và một kháng thể được tạo ra đối với kháng nguyên đó. Ngày nay chúng ta thường sử dụng nhãn không phóng xạ hơn nên kỹ thuật này được gọi đơn giản là xét nghiệm miễn dịch (Hình 41 .1 9). Việc đo được lượng hormone trong máu giúp nghiên cứu nhiều cơ chế nội tiết tố quan trọng. Một đặc điểm quan trọng của hormone là thời gian nó tác động. Quá trình thời gian này có thể được đo bằng thời gian bán hủy của hormone trong máu (được định nghĩa là khoảng thời gian cần thiết để một nửa số phân tử hormone biến mất). Ngay sau khi các tế bào nội tiết được kích thích tiết ra hormone, hormone này sẽ đạt nồng độ tối đa trong máu. Bằng cách kiểm tra một loạt mẫu máu bằng xét nghiệm miễn dịch, các nhà nghiên cứu có thể xác định mất bao lâu để hormone lưu thông giảm xuống một nửa nồng độ tối đa. Phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy với epinephrine diễn ra nhanh chóng cả khi bắt đầu và kết thúc; thời gian bán hủy của epinephrine trong


Antibody saturated with labeled hormone
3 Wash away unbound hormone and record the amount of labeled hormone bound to the antibody.
70
60
50
40
nd to antibody (amount)

41.5 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? 853 Liều kích thích một nửa phản ứng tối đa là thước đo độ nhạy cảm với hormone. 41.20 Đường cong phản ứng liều Định lượng phản ứng của cơ thể đối với hormone Giữa ngưỡng và liều tối đa, đường cong phản ứng liều thường có hình chữ S. Bất cứ điều gì làm thay đổi khả năng đáp ứng của hệ thống - chẳng hạn như tăng hoặc giảm số lượng thụ thể trong các tế bào đích - đều ảnh hưởng đến vị trí của đường cong. máu là 1 đến 3 phút. Tác dụng của các hormone khác, chẳng hạn như cortisol và thyroxine, được biểu hiện trong thời gian dài hơn nhiều, với thời gian bán hủy được tính bằng ngày. Các xét nghiệm miễn dịch cũng tạo điều kiện thuận lợi cho việc đo lường mối quan hệ giữa liều lượng và phản ứng. Để đánh giá một loại thuốc hoặc một loại hormone tự nhiên dùng trong điều trị, điều quan trọng là phải biết độ nhạy cảm của cơ thể với loại thuốc hoặc hormone đó. Khả năng đo được nồng độ thuốc hoặc hormone trong máu giúp xây dựng đường cong phản ứng theo liều giúp bác sĩ điều chỉnh liều lượng phù hợp (Hình 41.20). Một hormone có thể hoạt động thông qua nhiều thụ thể. Các thụ thể khác nhau có thể tham gia vào việc điều hòa hoạt động của một hormone duy nhất. Do có sự khác biệt nhỏ giữa các thụ thể đối với một loại hormone cụ thể nên có thể tạo ra các loại thuốc có tính chọn lọc trong việc ngăn chặn hoặc kích thích các phản ứng cụ thể. Một số thụ thể đã được xác định, phân lập và tinh chế thông qua kỹ thuật tách sinh hóa. Ví dụ, một hormone có thể được liên kết với một chất nền như các hạt nhựa được đóng gói trong cột thủy tinh. Khi một dịch chiết của các tế bào bị nghi ngờ có chứa các thụ thể của hormone đó được thêm vào cột, các thụ thể sẽ liên kết với các phân tử hormone trên các hạt. Sau đó, các phức hợp thụ thể hormone có thể được rửa sạch khỏi các hạt và tách riêng các thụ thể. Kỹ thuật này được gọi là sắc ký ái lực. Khi càng có nhiều thụ thể được phân lập và xác định đặc điểm, các nhà nghiên cứu phát hiện ra rằng chúng thường tồn tại trong các họ có đặc điểm cấu trúc chung. Những đặc điểm chung này là kết quả của các chuỗi nucleotide phổ biến trong các gen thụ thể. Phân tích bộ gen đã dẫn đến việc phát hiện ra nhiều thụ thể mới. Các nhà điều tra "quét" bộ gen của các trình tự tương đồng với các trình tự gen thụ thể đã biết; khi họ nhận được một "hit" họ đã tìm thấy một gen ứng cử viên cho một thụ thể mới. Sau đó, họ có thể xác định phân tử mà thụ thể đó liên kết (phối tử của nó), mô tả nơi thụ thể xuất hiện trong cơ thể và mô tả đặc điểm tác dụng sinh lý của thụ thể. Biết được danh tính phân tử của một thụ thể và có thể đo được nồng độ của nó giúp nghiên cứu sự điều hòa của thụ thể đó. Chúng ta đã thấy ở trên rằng việc giải phóng hormone có thể nằm dưới sự kiểm soát phản hồi tiêu cực. Tương tự như vậy, sự phong phú của các cơ quan thụ cảm đối với một loại hormone có thể được kiểm soát bằng phản hồi. Trong một số trường hợp, nồng độ hormone cao liên tục có thể làm giảm số lượng thụ thể của nó, một quá trình được gọi là điều hòa giảm.Số lượng thụ thể tăng lên có thể xảy ra khi sự tiết hormone bị ức chế, dẫn đến sự điều hòa tăng lên. Việc điều chỉnh sự phong phú của thụ thể là một cơ chế quan trọng kiểm soát độ nhạy cảm của cơ thể với tín hiệu nội tiết tố. Một ví dụ về điều hòa giảm xảy ra ở bệnh tiểu đường loại II, được đặc trưng bởi nồng độ insulin trong máu tăng cao và mất thụ thể insulin. Mặc dù các yếu tố di truyền có thể có liên quan, nhưng nguyên nhân trực tiếp có thể gây ra bệnh là do tuyến tụy kích thích quá mức giải phóng insulin do nạp quá nhiều carbohydrate, dẫn đến điều hòa giảm các thụ thể insulin. Một ví dụ về sự điều chỉnh tăng lên có thể thấy ở những người sử dụng thuốc chẹn beta đều đặn (xem trang 850). Khi hoạt động của các thụ thể P-adrenergic bị chặn theo thời gian, nhiều thụ thể này được tạo ra. Nếu người đó ngừng thuốc đột ngột, tác động của các thụ thể sẽ được khuếch đại, dẫn đến lo lắng tăng cao. Do đó, những thay đổi về liều lượng khi sử dụng lâu dài các loại thuốc này thường được giám sát dần dần và cẩn thận. Nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone đòi hỏi khả năng đo nồng độ hormone cũng như xác định và mô tả đặc điểm của các thụ thể hormone. “Mô tả cách thực hiện xét nghiệm miễn dịch. Xem trang. 852 và Hình 41.19 â€¢ Làm thế nào để xác định được các thụ thể của một loại hormone cụ thể? Xem trang. 853 Làm thế nào chúng ta có thể chứng minh rằng một phân tử tìm thấy trong máu là một hormone? TRẢ LỜI Để một phân tử được coi là một hormone, chúng ta phải chứng minh rằng phân tử đó được giải phóng khỏi các tế bào trong một mô nhất định và nó có tác dụng lên các tế bào ở một mô khác ở xa. Chúng tôi cũng phải chứng minh rằng phân tử này là cần thiết để kích thích các tế bào mục tiêu được cho là của nó và nó đủ để kích thích các tế bào mục tiêu đó. Trong thí nghiệm ở Hình 41.6, khi bọ bị chặt đầu ngay sau khi hút máu, hiện tượng lột xác không xảy ra, nhưng khi chúng bị chặt đầu một tuần sau khi hút máu, hiện tượng lột xác đã xảy ra. Những kết quả này cho thấy rằng một số chất từ phần đầu chứ không phải phần đầu là cần thiết cho phản ứng lột xác. Hiệu quả đã được chứng minh bằng cách nối hai con bọ bằng một ống thủy tinh cho phép khuếch tán các chất giữa chúng. Trong thí nghiệm này, cả hai con bọ đều lột xác. Trong các thí nghiệm

irisin (Hình 41.5), người ta đã chứng minh rằng phân tử này đến từ các tế bào cơ và tác động lên các tế bào mỡ; rằng phân tử này có thể kích thích quá trình "làm nâu" tế bào mỡ trắng trong nuôi cấy; (đủ); và rằng khi phân tử bị bất hoạt, nó sẽ chặn quá trình "hóa nâu" này; mỡ trắng (cần thiết).Mặc dù các yếu tố di truyền có thể có liên quan, nhưng nguyên nhân trực tiếp có thể gây ra bệnh là do tuyến tụy kích thích quá mức giải phóng insulin do nạp quá nhiều carbohydrate, dẫn đến điều hòa giảm các thụ thể insulin. Một ví dụ về sự điều chỉnh tăng lên có thể thấy ở những người sử dụng thuốc chẹn beta đều đặn (xem trang 850). Khi hoạt động của các thụ thể P-adrenergic bị chặn theo thời gian, nhiều thụ thể này được tạo ra. Nếu người đó ngừng thuốc đột ngột, tác động của các thụ thể sẽ được khuếch đại, dẫn đến lo lắng tăng cao. Do đó, những thay đổi về liều lượng khi sử dụng lâu dài các loại thuốc này thường được giám sát dần dần và cẩn thận. Nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone đòi hỏi khả năng đo nồng độ hormone cũng như xác định và mô tả đặc điểm của các thụ thể hormone. “Mô tả cách thực hiện xét nghiệm miễn dịch. Xem trang. 852 và Hình 41.19 â€¢ Làm thế nào để xác định được các thụ thể của một loại hormone cụ thể? Xem trang. 853 Làm thế nào chúng ta có thể chứng minh rằng một phân tử tìm thấy trong máu là một hormone? TRẢ LỜI Để một phân tử được coi là một hormone, chúng ta phải chứng minh rằng phân tử đó được giải phóng khỏi các tế bào trong một mô nhất định và nó có tác dụng lên các tế bào ở một mô khác ở xa. Chúng tôi cũng phải chứng minh rằng phân tử này là cần thiết để kích thích các tế bào mục tiêu được cho là của nó và nó đủ để kích thích các tế bào mục tiêu đó. Trong thí nghiệm ở Hình 41.6, khi bọ bị chặt đầu ngay sau khi hút máu, hiện tượng lột xác không xảy ra, nhưng khi chúng bị chặt đầu một tuần sau khi hút máu, hiện tượng lột xác đã xảy ra. Những kết quả này cho thấy rằng một số chất từ phần đầu chứ không phải phần đầu là cần thiết cho phản ứng lột xác. Hiệu quả đã được chứng minh bằng cách nối hai con bọ bằng một ống thủy tinh cho phép khuếch tán các chất giữa chúng. Trong thí nghiệm này, cả hai con bọ đều lột xác. Trong các thí nghiệm irisin (Hình 41.5), người ta đã chứng minh rằng phân tử này đến từ các tế bào cơ và tác động lên các tế bào mỡ; rằng phân tử này có thể kích thích quá trình "làm nâu" tế bào mỡ trắng trong nuôi cấy; (đủ); và rằng khi phân tử bị bất hoạt, nó sẽ chặn quá trình "hóa nâu" này; mỡ trắng (cần thiết).Mặc dù các yếu tố di truyền có thể có liên quan, nhưng nguyên nhân trực tiếp có thể gây ra bệnh là do tuyến tụy kích thích quá mức giải phóng insulin do nạp quá nhiều carbohydrate, dẫn đến điều hòa giảm các thụ thể insulin. Một ví dụ về sự điều chỉnh tăng lên có thể thấy ở những người sử dụng thuốc chẹn beta đều đặn (xem trang 850). Khi hoạt động của các thụ thể P-adrenergic bị chặn theo thời gian, nhiều thụ thể này được tạo ra. Nếu người đó ngừng thuốc đột ngột, tác động của các thụ thể sẽ được khuếch đại, dẫn đến lo lắng tăng cao. Do đó, những thay đổi về liều lượng khi sử dụng lâu dài các loại thuốc này thường được giám sát dần dần và cẩn thận. Nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone đòi hỏi khả năng đo nồng độ hormone cũng như xác định và mô tả đặc điểm của các thụ thể hormone. “Mô tả cách thực hiện xét nghiệm miễn dịch. Xem trang. 852 và Hình 41.19 â€¢ Làm thế nào để xác định được các thụ thể của một loại hormone cụ thể? Xem trang. 853 Làm thế nào chúng ta có thể chứng minh rằng một phân tử tìm thấy trong máu là một hormone? TRẢ LỜI Để một phân tử được coi là một hormone, chúng ta phải chứng minh rằng phân tử đó được giải phóng khỏi các tế bào trong một mô nhất định và nó có tác dụng lên các tế bào ở một mô khác ở xa. Chúng tôi cũng phải chứng minh rằng phân tử này là cần thiết để kích thích các tế bào mục tiêu được cho là của nó và nó đủ để kích thích các tế bào mục tiêu đó. Trong thí nghiệm ở Hình 41.6, khi bọ bị chặt đầu ngay sau khi hút máu, hiện tượng lột xác không xảy ra, nhưng khi chúng bị chặt đầu một tuần sau khi hút máu, hiện tượng lột xác đã xảy ra. Những kết quả này cho thấy rằng một số chất từ phần đầu chứ không phải phần đầu là cần thiết cho phản ứng lột xác. Hiệu quả đã được chứng minh bằng cách nối hai con bọ bằng một ống thủy tinh cho phép khuếch tán các chất giữa chúng. Trong thí nghiệm này, cả hai con bọ đều lột xác. Trong các thí nghiệm irisin (Hình 41.5), người ta đã chứng minh rằng phân tử này đến từ các tế bào cơ và tác động lên các tế bào mỡ; rằng phân tử này có thể kích thích quá trình "làm nâu" tế bào mỡ trắng trong nuôi cấy; (đủ); và rằng khi phân tử bị bất hoạt, nó sẽ chặn quá trình "hóa nâu" này; mỡ trắng (cần thiết).Nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone đòi hỏi khả năng đo nồng độ hormone cũng như xác định và mô tả đặc điểm của các thụ thể hormone. “Mô tả cách thực hiện xét nghiệm miễn dịch. Xem trang. 852 và Hình 41.19 â€¢ Làm thế nào để xác định được các thụ thể của một loại hormone cụ thể? Xem trang. 853 Làm thế nào chúng ta có thể chứng minh rằng một phân tử tìm thấy trong máu là một hormone? TRẢ LỜI Để một phân tử được coi là một hormone, chúng ta phải chứng minh rằng phân tử đó được giải phóng khỏi các tế bào trong một mô nhất định và nó có tác dụng lên các tế bào ở một mô khác ở xa. Chúng tôi cũng phải chứng minh rằng phân tử

này là cần thiết để kích thích các tế bào mục tiêu được cho là của nó và nó đủ để kích thích các tế bào mục tiêu đó. Trong thí nghiệm ở Hình 41.6, khi bọ bị chặt đầu ngay sau khi hút máu, hiện tượng lột xác không xảy ra, nhưng khi chúng bị chặt đầu một tuần sau khi hút máu, hiện tượng lột xác đã xảy ra. Những kết quả này cho thấy rằng một số chất từ phần đầu chứ không phải phần đầu là cần thiết cho phản ứng lột xác. Hiệu quả đã được chứng minh bằng cách nối hai con bọ bằng một ống thủy tinh cho phép khuếch tán các chất giữa chúng. Trong thí nghiệm này, cả hai con bọ đều lột xác. Trong các thí nghiệm irisin (Hình 41.5), người ta đã chứng minh rằng phân tử này đến từ các tế bào cơ và tác động lên các tế bào mỡ; rằng phân tử này có thể kích thích quá trình "làm nâu" tế bào mỡ trắng trong nuôi cấy; (đủ); và rằng khi phân tử bị bất hoạt, nó sẽ chặn quá trình "hóa nâu" này; mỡ trắng (cần thiết).Nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone đòi hỏi khả năng đo nồng độ hormone cũng như xác định và mô tả đặc điểm của các thụ thể hormone. “Mô tả cách thực hiện xét nghiệm miễn dịch. Xem trang. 852 và Hình 41.19 â€¢ Làm thế nào để xác định được các thụ thể của một loại hormone cụ thể? Xem trang. 853 Làm thế nào chúng ta có thể chứng minh rằng một phân tử tìm thấy trong máu là một hormone? TRẢ LỜI Để một phân tử được coi là một hormone, chúng ta phải chứng minh rằng phân tử đó được giải phóng khỏi các tế bào trong một mô nhất định và nó có tác dụng lên các tế bào ở một mô khác ở xa. Chúng tôi cũng phải chứng minh rằng phân tử này là cần thiết để kích thích các tế bào mục tiêu được cho là của nó và nó đủ để kích thích các tế bào mục tiêu đó. Trong thí nghiệm ở Hình 41.6, khi bọ bị chặt đầu ngay sau khi hút máu, hiện tượng lột xác không xảy ra, nhưng khi chúng bị chặt đầu một tuần sau khi hút máu, hiện tượng lột xác đã xảy ra. Những kết quả này cho thấy rằng một số chất từ phần đầu chứ không phải phần đầu là cần thiết cho phản ứng lột xác. Hiệu quả đã được chứng minh bằng cách nối hai con bọ bằng một ống thủy tinh cho phép khuếch tán các chất giữa chúng. Trong thí nghiệm này, cả hai con bọ đều lột xác. Trong các thí nghiệm irisin (Hình 41.5), người ta đã chứng minh rằng phân tử này đến từ các tế bào cơ và tác động lên các tế bào mỡ; rằng phân tử này có thể kích thích quá trình "làm nâu" tế bào mỡ trắng trong nuôi cấy; (đủ); và rằng khi phân tử bị bất hoạt, nó sẽ chặn quá trình "hóa nâu" này; mỡ trắng (cần thiết).

854 CHƯƠNG 41 Nội tiết tố động vật Nội tiết tố là gì và chúng hoạt động như thế nào? Các tế bào nội tiết tiết ra các tín hiệu hóa học gây ra phản ứng ở các tế bào khác có thụ thể đối với các phân tử đó. Trong một số trường hợp, các tế bào nội tiết được tập hợp lại thành các tuyến nội tiết. “Hormone là các tín hiệu nội tiết được tiết ra từ tế bào, lưu thông trong máu và liên kết với các tế bào đích ở xa tế bào tiết. Ôn lại Hình 41.1 â€¢ Hoóc môn được chia thành ba loại chung: protein và peptide, steroid và amin. Các hormone peptide, protein và một số amin tan trong nước; steroid và một số amin hòa tan trong lipid. Ôn lại Hình 41.2 â€¢ Các cơ quan tiếp nhận hormone tan trong nước nằm trên bề mặt tế bào. Các thụ thể của hầu hết các hormone tan trong lipid đều nằm bên trong tế bào. ™ Các hormone có thể gây ra các phản ứng khác nhau ở các tế bào đích khác nhau. Ôn lại Hình 41 .3 Các thí nghiệm tiết lộ điều gì về hormone và tác dụng của chúng? â € ¢ Cấu trúc hóa học của hormone được bảo tồn cao. Tuy nhiên, thông qua quá trình tiến hóa, hormone có được những chức năng khác nhau ở các nhóm động vật khác nhau. Xem lại Hình 41.4 â€¢ Các thí nghiệm ban đầu xác định secretin là một loại hormone đã xác định các đặc điểm của tín hiệu nội tiết tố. Các thí nghiệm hiện đại chứng minh những đặc điểm này để xác định các phân tử hormone. Ôn lại Hình 41.5 – Các thí nghiệm tiên phong minh họa hoạt động của hormone cho thấy hai loại hormone PTTH và ecdysone kiểm soát sự lột xác ở động vật chân đốt. Hormon thứ ba, hormone vị thành niên, ngăn cản sự trưởng thành. Xem lại Hình 41 .6, 41 .7, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 41.1 Hệ thống thần kinh và nội tiết tương tác với nhau như thế nào? â € ¢ Ở người, các tuyến nội tiết chính được phân bố khắp cơ thể. Ôn lại Hình 41 .8f HOẠT ĐỘNG 41.1 â€¢ Tuyến yên là nơi giao tiếp giữa hệ thần kinh và hệ nội tiết. Tuyến yên trước phát triển từ mô miệng phôi thai; tuyến yên sau phát triển từ bộ não đang phát triển. Ôn lại Hình 41.9, 41.10 â€¢ Tuyến yên sau tiết ra hai loại hormone thần kinh: hormone chống bài niệu (ADH) và oxytocin. Tuyến yên trước tiết ra các hormone nhiệt đới (thyrotropin, corticotropin, hormone tạo hoàng thể và hormone kích thích nang trứng) cũng như hormone tăng trưởng, prolactin, endorphin và enkephalin. • Tuyến yên trước được điều khiển bởi các hormone thần kinh do các tế bào ở vùng dưới đồi sản xuất và vận chuyển qua các mạch máu cửa đến tuyến yên trước. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 41.2 CHƯƠNG TÓM TẮT 41 – Việc giải phóng hormone được kiểm soát một phần bởi các vòng phản hồi tiêu cực. Ôn lại Hình 41.1 1 Các tuyến nội tiết và hormone chính là gì? • Tuyến giáp được điều khiển bởi thyrotropin và tiết ra thyroxine, chất kiểm soát quá trình trao đổi chất của tế bào. Ôn

lại Hình 41.12 â€¢ Mức độ canxi trong máu được điều hòa bởi ba loại hormone. Calcitonin từ tuyến giáp làm giảm lượng canxi trong máu bằng cách thúc đẩy quá trình lắng đọng xương.Hormon tuyến cận giáp (PTH) làm tăng canxi trong máu bằng cách thúc đẩy quá trình luân chuyển xương và giảm bài tiết canxi. Calcitriol thúc đẩy sự hấp thụ canxi từ đường tiêu hóa. Ôn lại Hình 41.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 41.3 â€¢ Tuyến tụy tiết ra ba loại hormone. Insulin kích thích sự hấp thu glucose của tế bào và làm giảm lượng đường trong máu, glucagon làm tăng lượng đường trong máu và somatostatin làm chậm tốc độ xử lý chất dinh dưỡng. “Tuyến thượng thận có hai phần, một phần nằm trong phần kia. Phần bên trong, tủy thượng thận, giải phóng epinephrine và norepinephrine để đáp ứng với căng thẳng. Phần bên ngoài, vỏ thượng thận, sản xuất ba loại corticosteroid: glucocorticoid, Mineralocorticoid và một lượng nhỏ steroid sinh dục. Ôn lại Hình 41.15 â€¢ Aldosterone là một loại corticoid khoáng có tác dụng kích thích thận tiết kiệm natri và bài tiết kali. Cortisol là một glucocorticoid được giải phóng để đáp ứng với các kích thích căng thẳng nhưng hoạt động chậm hơn so với các hormone của tủy thượng thận. Các hormone giới tính (androgen ở nam, estrogen và progesterone ở nữ) kiểm soát sự phát triển giới tính, các đặc điểm sinh dục thứ cấp và chức năng sinh sản. Ôn lại Hình 41.17 â€¢ Tuyến tùng tiết ra melatonin, một loại hormone liên quan đến việc kiểm soát nhịp sinh học. Xem lại Hình 41.18 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? â€¢ Kỹ thuật xét nghiệm miễn dịch được sử dụng để đo nồng độ hormone và các chất khác. Ôn lại Hình 41.19 â€¢ Độ nhạy cảm của cơ thể với một loại hormone được đo bằng đường cong phản ứng với liều lượng. Ôn lại Hình 41.20 â€¢ Độ nhạy cảm của tế bào với một hormone có thể bị thay đổi bằng cách điều hòa giảm hoặc tăng điều hòa các thụ thể của hormone trong tế bào đó. Xem HOẠT ĐỘNG 41.2 để biết khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is41một loại hormone liên quan đến việc kiểm soát nhịp sinh học. Xem lại Hình 41.18 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? â€¢ Kỹ thuật xét nghiệm miễn dịch được sử dụng để đo nồng độ hormone và các chất khác. Ôn lại Hình 41.19 â€¢ Độ nhạy cảm của cơ thể với một loại hormone được đo bằng đường cong phản ứng với liều lượng. Ôn lại Hình 41.20 â€¢ Độ nhạy cảm của tế bào với một hormone có thể bị thay đổi bằng cách điều hòa giảm hoặc tăng điều hòa các thụ thể của hormone trong tế bào đó. Xem HOẠT ĐỘNG 41.2 để biết khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is41một loại hormone liên quan đến việc kiểm soát nhịp sinh học. Xem lại Hình 41.18 Chúng ta nghiên cứu cơ chế hoạt động của hormone như thế nào? â€¢ Kỹ thuật xét nghiệm miễn dịch được sử dụng để đo nồng độ hormone và các chất khác. Ôn lại Hình 41.19 â€¢ Độ nhạy cảm của cơ thể với một loại hormone được đo bằng đường cong phản ứng với liều lượng. Ôn lại Hình 41.20 â€¢ Độ nhạy cảm của tế bào với một hormone có thể bị thay đổi bằng cách điều hòa giảm hoặc tăng điều hòa các thụ thể của hormone trong tế bào đó. Xem HOẠT ĐỘNG 41.2 để biết khái niệm của chương này. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is41

Tóm tắt chương 855 Ôn lại chương NHỚ 1. Trước tuổi dậy thì a. tuyến yên tiết ra hormone tạo hoàng thể và hormone kích thích nang trứng, nhưng tuyến sinh dục không đáp ứng. b. vùng dưới đồi không tiết ra nhiều hormone giải phóng gonadotropin. c. nam giới có thể kích thích sự phát triển cơ bắp lớn thông qua một chương trình tập luyện mạnh mẽ. d. testosterone không có vai trò gì trong sự phát triển của cơ quan sinh dục nam. đ. con cái di truyền sẽ phát triển bộ phận sinh dục nam trừ khi có estrogen. 2. Cả epinephrine và cortisol đều được tiết ra để đáp ứng với căng thẳng. Câu nào sau đây cũng đúng với cả hai loại hormone này? Một. Chúng hoạt động để tăng lượng đường trong máu. b. Các thụ thể của chúng nằm trên bề mặt của tế bào đích. c. Chúng được tiết ra bởi vỏ thượng thận. d. Sự bài tiết của chúng được kích thích bởi corticotropin. đ. Chúng được tiết vào máu trong vòng vài giây sau khi bắt đầu căng thẳng. 3. Tuyến yên sau a. tổng hợp oxytocin. b. nằm dưới sự kiểm soát của hormone giải phóng vùng dưới đồi. c. tiết ra hormone nhiệt đới. d. tiết ra các hormone thần kinh. đ. được điều khiển phản hồi bởi thyroxine. 4. PTH a. kích thích các nguyên bào xương tạo ra xương mới. b. làm giảm nồng độ canxi trong máu. c. kích thích giải phóng calcitonin. d. được sản xuất bởi tuyến giáp. đ. được giải phóng khi nồng độ canxi trong máu giảm. 5. Hormon steroid a. chỉ được sản xuất bởi vỏ thượng thận. b. chỉ có các thụ thể trên bề mặt tế bào. c. tan trong nước. d. hoạt động bằng cách thay đổi hoạt động của protein trong tế bào đích. đ. hành động bằng cách thay đổi biểu hiện gen trong tế bào đích.

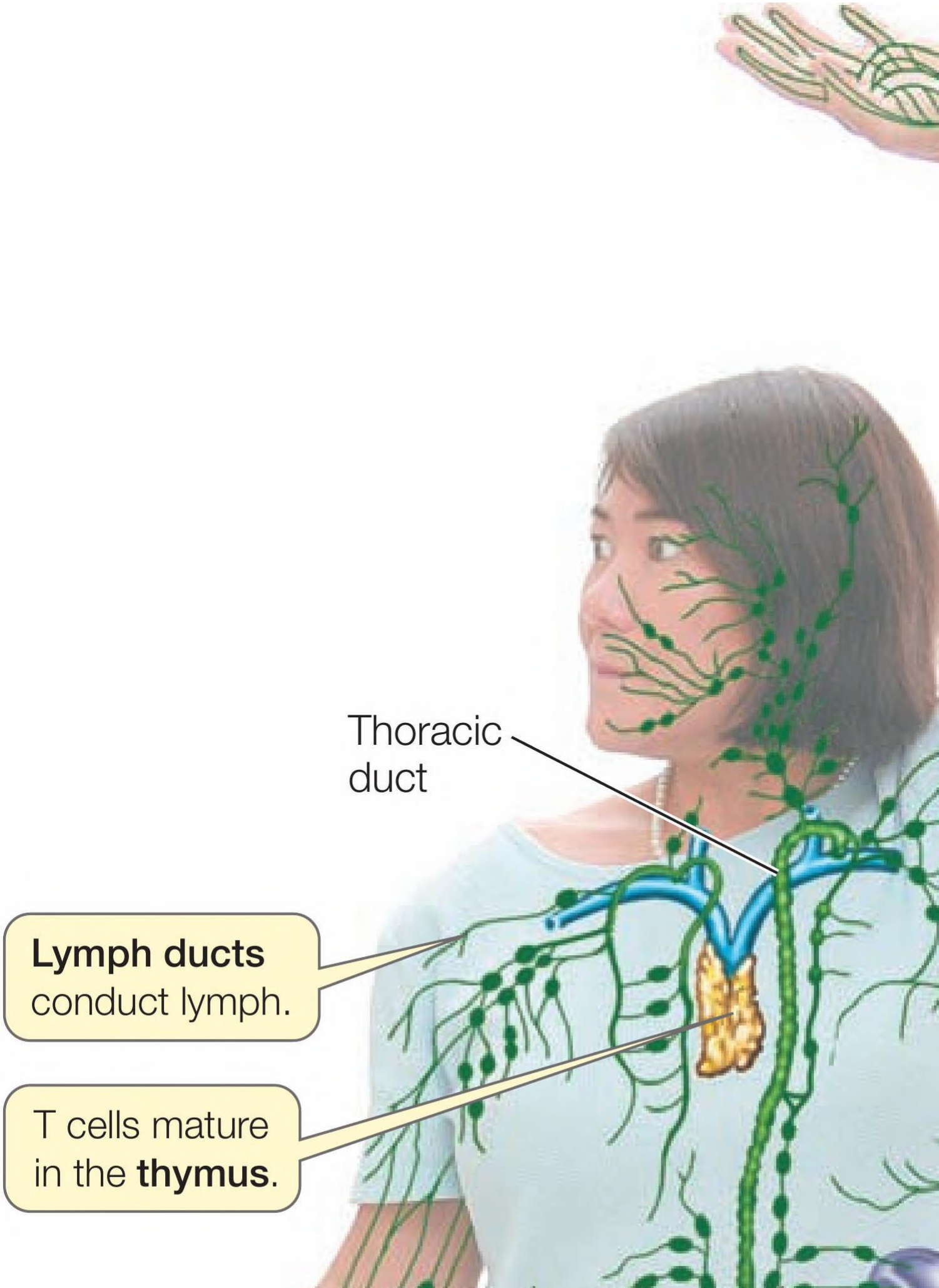
HIỂU & ÁP DỤNG 6. So sánh các đặc điểm mà bạn mong đợi ở hệ thống tín hiệu hormone kiểm soát một quá trình ngắn hạn, chẳng hạn như tiêu hóa, với các đặc điểm mà bạn mong đợi ở hệ thống tín hiệu hormone kiểm soát một quá trình dài hạn, chẳng hạn như sự phát triển của phôi thai. 7. Một số người tập thể hình, nam và nữ, dùng liều cao hormone steroid nam tổng hợp để tăng cường sự phát triển của cơ bắp. Trong số các tác dụng phụ khác, chu kỳ buồng trứng của con cái dừng lại và con đực trở nên vô sinh. Giải thích những hậu quả này theo trục nội tiết tố vùng dưới đồi/tuyến yên/tuyến sinh dục. 8. Giải thích tại sao cả cường giáp và suy giáp đều có thể liên quan đến bệnh bướu cổ. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Ong mật xây tổ từ sáp ong do chúng sản xuất. Sau khi lấy mật từ tổ ong, người nuôi ong sẽ cất giữ tổ ong cho đến khi cần sử dụng lại khi đàn ong tích trữ mật ong. Bướm đêm sáp đẻ trứng trong tổ ong. Ấu trùng ăn sáp khi chúng trải qua chu kỳ lột xác và phát triển cho đến khi biến thái thành bướm trưởng thành. Một người nuôi ong quyết định bảo quản tổ ong của mình trong phòng lạnh. Nhiều tháng sau, khi anh đi lấy những chiếc lược dự phòng ra khỏi phòng lạnh, anh thấy chúng đầy những lỗ lớn và ấu trùng sâu bướm khổng lồ, nhưng không có con sâu bướm trưởng thành nào. Đưa ra giả thuyết về khía cạnh nào của hệ thống nội tiết của bướm đêm bị thay đổi do nhiệt độ thấp. 10.Tế bào thần kinh (tế bào của hệ thần kinh) không cần insulin. Tại sao điều này lại có thể như vậy và tại sao nó lại quan trọng? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

AO\ Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ của động vật CHƯƠNG 42.1 Các hệ thống phòng thủ chính của động vật là gì? 42.2 Đặc điểm của hệ thống phòng thủ bẩm sinh là gì? 42.3 Khả năng miễn dịch thích ứng phát triển như thế nào? 42.4 Đáp ứng miễn dịch thể dịch là gì? 42.5 Phản ứng miễn dịch tế bào là gì? 42.6 Điều gì xảy ra khi hệ thống miễn dịch gặp trục trặc? HAI LÚC NHỎ TRONG TỦ ĐÔNG SÂU, một ở Atlanta và một ở Siberia, là tất cả những gì còn sót lại của virus đậu mùa, một tai họa từ lâu của nhân loại. Lần cuối cùng nó xuất hiện như một mầm bệnh ở người là vào năm 1978, sau khi giết chết hơn 300 triệu người chỉ trong thế kỷ XX. Bệnh đậu mùa đã được loại bỏ bởi hệ thống miễn dịch của con người nhờ sự trợ giúp của vắc xin. Vắc-xin thường là dạng không hoạt động của mầm bệnh hoặc độc tố, tuy nhiên vẫn kích thích hệ thống miễn dịch tạo ra kháng thể: các protein cụ thể chống lại mục tiêu. Hệ thống miễn dịch phá hủy bất cứ thứ gì liên kết với kháng thể. Việc loại trừ bệnh đậu mùa là một thành tựu quốc tế ngoạn mục. Người ta có thể nghĩ rằng việc chủng ngừa các bệnh có khả năng gây tử vong khác như cúm (cúm) sẽ được công chúng chấp nhận rộng rãi. Nhưng ở Mỹ và một số nước phương Tây khác, điều này không nhất thiết phải như vậy. Trên thực tế, một số khảo sát cho thấy hơn 1/3 người Mỹ từ chối tiêm phòng cúm và một số lượng đáng kể các bậc cha mẹ từ chối tiêm phòng cho con mình. Thật không may, những người từ chối tiêm chủng có thể gây hại cho những người khác chứ không phải chính họ. Một chương trình tiêm chủng chỉ có thể kiểm soát hoặc loại bỏ bệnh nếu có tỷ lệ cao (thường là trên 80%) số người được tiêm chủng, do đó làm gián đoạn chuỗi lây nhiễm từ người sang người. Mức độ tiêm chủng này dẫn đến "miễn dịch cộng đồng". có nghĩa là ngay cả những người không thể tiêm chủng hoặc những người có hệ miễn dịch yếu cũng được bảo vệ khỏi bị nhiễm trùng. Sự bảo vệ này sẽ bị mất nếu tỷ lệ tiêm chủng giảm xuống dưới mức cần thiết cho đàn Chống lại bệnh đậu mùa. Hình minh họa năm 1905 này mô tả người dân Paris được chủng ngừa bệnh đậu mùa bằng huyết thanh từ một con bò bị nhiễm bệnh đậu mùa, một căn bệnh tương tự như bệnh đậu mùa gây ra các triệu chứng nhẹ ở người. khả năng miễn dịch. Những người già hoặc ốm yếu và trẻ sơ sinh có hệ miễn dịch chưa phát triển đầy đủ là những người có nguy cơ cao nhất. Cách tốt nhất để phát triển khả năng miễn dịch bầy đàn trong quần thể là tiêm chủng bắt buộc. Ở nhiều quốc gia, tiêm chủng là điều kiện tiên quyết để nhập học, nhập ngũ và được yêu cầu trong thời gian có dịch bệnh. Ví dụ, trong các trận dịch đậu mùa định kỳ trong thế kỷ 20 ở Mỹ, các bác sĩ đi cùng với cảnh sát sẽ đi vào các khu dân cư nơi dịch bệnh hoành hành, tiêm chủng cho tất cả những người không bị nhiễm bệnh và đưa những người nhiễm bệnh đi cách ly. Bạn có thể tưởng tượng phản ứng của những bậc cha mẹ có con cái bị bắt đi, thường là chết. Khi Henning Jacobson, một người nhập cư Thụy Điển ở Massachusetts, từ chối tiêm chủng trong một trận dịch đậu mùa, anh ta đã bị bắt và đưa vụ việc của mình lên Tòa án Tối cao Hoa Kỳ.Nó ra phán quyết vào năm 1905 rằng mặc dù quyền tự do cá nhân là quan trọng nhưng mỗi bang đều có quyền bảo vệ công dân của mình. Điều này đã tạo ra một khuôn khổ pháp lý cho việc tiêm chủng bắt buộc được tiếp tục cho đến ngày nay. Nhưng những thách thức của phe đối lập và tòa án vẫn

tiếp tục. Những trường hợp "tự do v. miễn trừ" này; là một vấn đề nan giải về mặt chính trị. m Tại sao nhiều người chống lại việc tiêm chủng? Xem câu trả lời ở trang 877.



42.1 Hệ thống phòng thủ chính của động vật là gì? 857 Ống ngực 42.1 Hệ thống bạch huyết của con người Một mạng lưới các ống dẫn và mạch thu thập bạch huyết từ các mô cơ thể và mang nó về phía tim, nơi nó trộn với máu để được bơm trở lại các mô. Các mô bạch huyết khác, bao gồm tuyến ức, lá lách và tủy xương, cũng rất cần thiết cho hệ thống phòng thủ của cơ thể. Đi tới Hoạt động 42.1 Hệ thống Phòng vệ Con người Lifel 0e.com/ac42. 1 Trong các hạch bạch huyết, bạch huyết được lọc và các tế bào bạch cầu kiểm tra các mầm bệnh. Tế bào T trưởng thành ở tuyến ức. Tế bào B trưởng thành trong khả năng miễn dịch của tủy xương và một số cơ chế miễn dịch bẩm sinh nhất định được chia sẻ giữa động vật và thực vật. “Phòng thủ thích ứng nhằm vào các mầm bệnh cụ thể và được kích hoạt bởi hệ thống miễn dịch bẩm sinh. Ví dụ, một hệ thống phòng thủ thích ứng có thể tạo ra một loại protein kháng thể có khả năng nhận biết, liên kết và hỗ trợ tiêu diệt một loại vi rút cụ thể nếu vi rút đó xâm nhập vào cơ thể. Cơ chế phòng vệ thích ứng thường phát triển chậm hơn so với phản ứng bẩm sinh và kéo dài hơn. Miễn dịch thích ứng tiến hóa ở động vật có xương sống. Các ống bạch huyết dẫn bạch huyết, v Hệ thống phòng thủ chính của động vật là gì? Động vật có nhiều cách để tự vệ trước các mầm bệnh - các sinh vật và vi rút gây hại có thể gây bệnh. Các hệ thống phòng thủ này dựa trên sự phân biệt giữa bản thân - các phân tử của chính động vật - và các phân tử không thuộc về bản thân hoặc ngoại lai. Phản ứng phòng thủ bao gồm ba giai đoạn: Động vật có vú có cả hai loại cơ chế phòng thủ và là trọng tâm của chương này. Ở động vật có vú và các động vật có xương sống khác, cơ chế bẩm sinh và thích nghi hoạt động cùng nhau như một hệ thống phòng thủ phối hợp. Bảng 42.1 đưa ra cái nhìn tổng quan về các quá trình này trong quá trình lây nhiễm. Khả năng miễn dịch bẩm sinh là tuyến phòng thủ đầu tiên của cơ thể vì hệ thống phòng thủ thích ứng thường cần nhiều ngày hoặc thậm chí vài tuần để phát huy hiệu quả. Các mô máu và bạch huyết đóng vai trò quan trọng trong giai đoạn phòng thủ – Giai đoạn nhận biết. Cơ thể phải có khả năng phân biệt giữa cái tôi và cái không phải là cái tôi. ™ Giai đoạn kích hoạt. Sự kiện nhận biết dẫn đến việc huy động các tế bào và phân tử để chống lại kẻ xâm lược. ™ Giai đoạn tác động. Các tế bào và phân tử được huy động sẽ tiêu diệt kẻ xâm lược. Có hai loại cơ chế phòng vệ chung: • Phòng vệ bẩm sinh, hoặc phòng vệ không đặc hiệu, cung cấp tuyến phòng thủ đầu tiên chống lại mầm bệnh. Chúng thường hoạt động rất nhanh và bao gồm các rào cản như da, các phân tử gây độc cho những kẻ xâm lược và các tế bào thực bào ăn thịt những kẻ xâm lược. (Hãy nhớ lại Phần 6.5 rằng quá trình thực bào là một dạng nhập bào, trong đó tế bào nhấn chìm một hạt lớn hoặc một tế bào khác.) Hệ thống này nhận biết các lớp sinh vật hoặc phân tử rộng rãi và phản ứng nhanh chóng, trong vòng vài phút hoặc vài giờ. Tất cả các loài động vật đều có một mức độ bẩm sinh nhất định. Các thành phần của hệ thống phòng thủ của động vật có vú được phân tán khắp cơ thể và tương tác với hầu hết các mô và cơ quan khác của nó. Các mô lympho,bao gồm tuyến ức, tủy xương, lá lách và các hạch bạch huyết, là những bộ phận thiết yếu của hệ thống phòng thủ (Hình 42.1). Máu và bạch huyết là những hệ thống phức tạp với các chức năng không có chức năng phòng vệ sẽ được thảo luận ở Chương 50. Mỗi hệ thống này cũng có vai trò trung tâm trong cơ chế phòng vệ. Máu và bạch huyết đều bao gồm các chất lỏng trong đó các tế bào lơ lửng: Huyết tương là dung dịch màu vàng chứa các ion, chất hòa tan phân tử nhỏ và protein hòa tan. lơ lửng trong huyết tương là các tế bào hồng cầu, bạch cầu và tiểu cầu (các mảnh tế bào cần thiết cho quá trình đông máu). Trong khi các tế bào hồng cầu thường được tìm thấy trong hệ tuần hoàn kín (tim, động mạch, mao mạch và tĩnh mạch), các tế bào bạch cầu và tiểu cầu cũng được tìm thấy trong bạch huyết.


Thoracic duct
Lymph ducts conduct lymph.
T cells mature in the **thymus**.

858 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ của động vật BẢNG42.1 Phản ứng miễn dịch bẩm sinh và thích nghi đối với phản ứng nhiễm trùng (Thời gian sau khi bị nhiễm mầm bệnh) Cơ chế hệ thống Sớm (0-4 giờ) bẩm sinh, không đặc hiệu (dòng đầu tiên) Hàng rào (da và niêm mạc) các cơ quan) Khô, pH thấp Chất nhầy Lysozyme, defensin Trung bình (>4-96 giờ) Bẩm sinh, không đặc hiệu (dòng thứ hai) Viêm Thực bào Tế bào diệt tự nhiên Hệ thống bổ thể Interferon Muộn (>96 giờ) Thích ứng, đặc hiệu Miễn dịch dịch thể (kháng thể từ B) tế bào) Miễn dịch tế bào (tế bào T) m â€¢ Bạch huyết là chất lỏng có nguồn gốc từ máu (nhưng thiếu hồng cầu) và các mô khác và tích tụ trong các khoảng gian bào khắp cơ thể. Từ những khoảng trống này, bạch huyết di chuyển chậm vào các mạch của hệ bạch huyết. Các mao mạch bạch huyết nhỏ dẫn chất lỏng này đến các ống lớn hơn, cuối cùng nối với nhau, tạo thành một mạch lớn, ống ngực, nối với tĩnh mạch chính (tĩnh mạch dưới đòn trái) gần tim. Bằng hệ thống mạch máu này, bạch huyết cuối cùng sẽ được đưa trở lại máu và hệ tuần hoàn. Tại nhiều vị trí dọc theo mạch bạch huyết là những cấu trúc nhỏ, tròn gọi là hạch bạch huyết, chứa một loại tế bào bạch cầu gọi là tế bào lympho. Khi bạch huyết đi qua một hạch bạch huyết, các tế bào lympho gặp phải các tế bào và phân tử lạ đã xâm nhập vào cơ thể và nếu chúng được nhận ra là không thuộc về chính mình thì phản ứng miễn dịch sẽ được bắt đầu. Các tế bào bạch cầu đóng nhiều vai trò phòng thủ Một mililit máu người thường chứa khoảng 5 tỷ tế bào hồng cầu và 7 triệu tế bào bạch cầu lớn hơn (còn gọi là bạch cầu). Tất cả các tế bào này đều có nguồn gốc từ các tế bào gốc đa năng (liên tục phân chia các tế bào không biệt hóa có thể hình thành nhiều loại tế bào khác nhau; xem Phần 19.2) trong tủy xương. Có hai họ bạch cầu chính: tế bào lympho và thực bào (Hình 42.2). Tế bào lympho bao gồm tế bào B và tế bào T; chúng nhỏ hơn các tế bào bạch cầu khác và không có khả năng thực bào. Thực bào bao gồm hầu hết các tế bào khác được trình bày trong Hình 42.2, và đúng như tên gọi của chúng, chúng là thực bào. Mỗi loại tế bào bạch cầu đều có chức năng chuyên biệt. Một số thực bào còn được gọi chung là bạch cầu hạt vì chúng chứa nhiều hạt (túi chứa các phân tử phòng thủ). Các protein và tín hiệu phòng thủ đóng vai trò cơ bản trong sự tương tác và hoạt động của các tế bào này. Các protein của hệ thống miễn dịch liên kết mầm bệnh hoặc truyền tín hiệu đến các tế bào khác. Các tế bào bảo vệ cơ thể động vật có vú làm việc cùng nhau, tương tác với nhau và với các tế bào của mầm bệnh xâm nhập. Những tương tác tế bào-tế bào này được thực hiện bởi nhiều loại protein quan trọng, bao gồm các thụ thể, các protein bề mặt tế bào khác và các phân tử tín hiệu. Bốn trong số những người chơi chính được liệt kê ở đây và sẽ được thảo luận chi tiết hơn ở phần sau của chương.“Kháng thể là các protein liên kết đặc biệt với một số chất được hệ thống miễn dịch xác định là không phải của chính nó. Họ nhận biết và liên kết các cấu hình cụ thể của các nguyên tử. Các phân tử liên kết kháng thể được gọi là kháng nguyên. Sự ràng buộc này có thể trực tiếp vô hiệu hóa virus và độc tố; trên các tế bào không phải của chính mình, phức hợp kháng thể-kháng nguyên có thể hoạt động như các thẻ, giúp các tế bào của hệ thống miễn dịch dễ dàng nhận biết và tấn công hơn. Kháng thể được sản xuất bởi tế bào B. Các protein phức hợp tương hợp mô chính (MHC) được sử dụng để hiển thị các kháng nguyên trên bề mặt tế bào của bản thân, do đó các kháng nguyên có thể được phát hiện bởi các kháng thể và bởi các tế bào của hệ thống miễn dịch. Protein MHC cũng có chức năng tự nhận dạng quan trọng o o LOẠI TẾ BÀO Bạch cầu ái kiềm (I, A) Bạch cầu ái toan (A) Bạch cầu trung tính (I) Tế bào mast (I) Bạch cầu đơn nhân (I, A) Đại thực bào (I, A) Tế bào đuôi gai (A) Tự nhiên tế bào sát thủ (I) Tế bào lympho B (A) Tế bào lympho T (A) CHỨC NĂNG Giải phóng histamine; có thể thúc đẩy sự phát triển của tế bào T Tiêu diệt ký sinh trùng được phủ kháng thể Kích thích viêm; nhấn chìm và tiêu hóa vi sinh vật Giải phóng histamine khi bị tổn thương Phát triển thành đại thực bào và tế bào đuôi gai Nhấn chìm và tiêu hóa vi sinh vật; kích hoạt tế bào T Trình diện kháng nguyên cho tế bào T Tấn công và ly giải các tế bào cơ thể bị nhiễm virus hoặc ung thư Biệt hóa để hình thành các tế bào sản xuất kháng thể và tế bào trí nhớ Tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc tế bào ung thư; điều hòa hoạt động của các tế bào bạch cầu khác 42.2 Bạch cầu Tế bào bạch cầu có vai trò quan trọng trong cả khả năng miễn dịch bẩm sinh (I) và miễn dịch thích ứng (A). Tế bào lympho là tế bào B và tế bào T; các loại tế bào khác là thực bào. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.1 Tế bào của hệ thống miễn dịch Lifel 0e.com/at42. 1A) Tế bào đuôi gai (A) Tế bào tiêu diệt tự nhiên (I) Tế bào lympho B (A) Tế bào lympho T (A) CHỨC NĂNG Giải phóng histamine; có thể thúc đẩy sự phát triển của tế bào T Tiêu diệt ký sinh trùng được phủ kháng thể Kích thích viêm; nhấn chìm và tiêu hóa vi sinh vật Giải phóng histamine khi bị tổn thương Phát triển thành đại thực bào và tế bào đuôi gai Nhấn chìm và tiêu hóa vi sinh vật; kích hoạt tế bào T Trình diện kháng nguyên cho tế bào T Tấn công và ly giải các tế bào cơ thể bị nhiễm virus hoặc ung thư Biệt hóa để hình thành các tế bào sản xuất

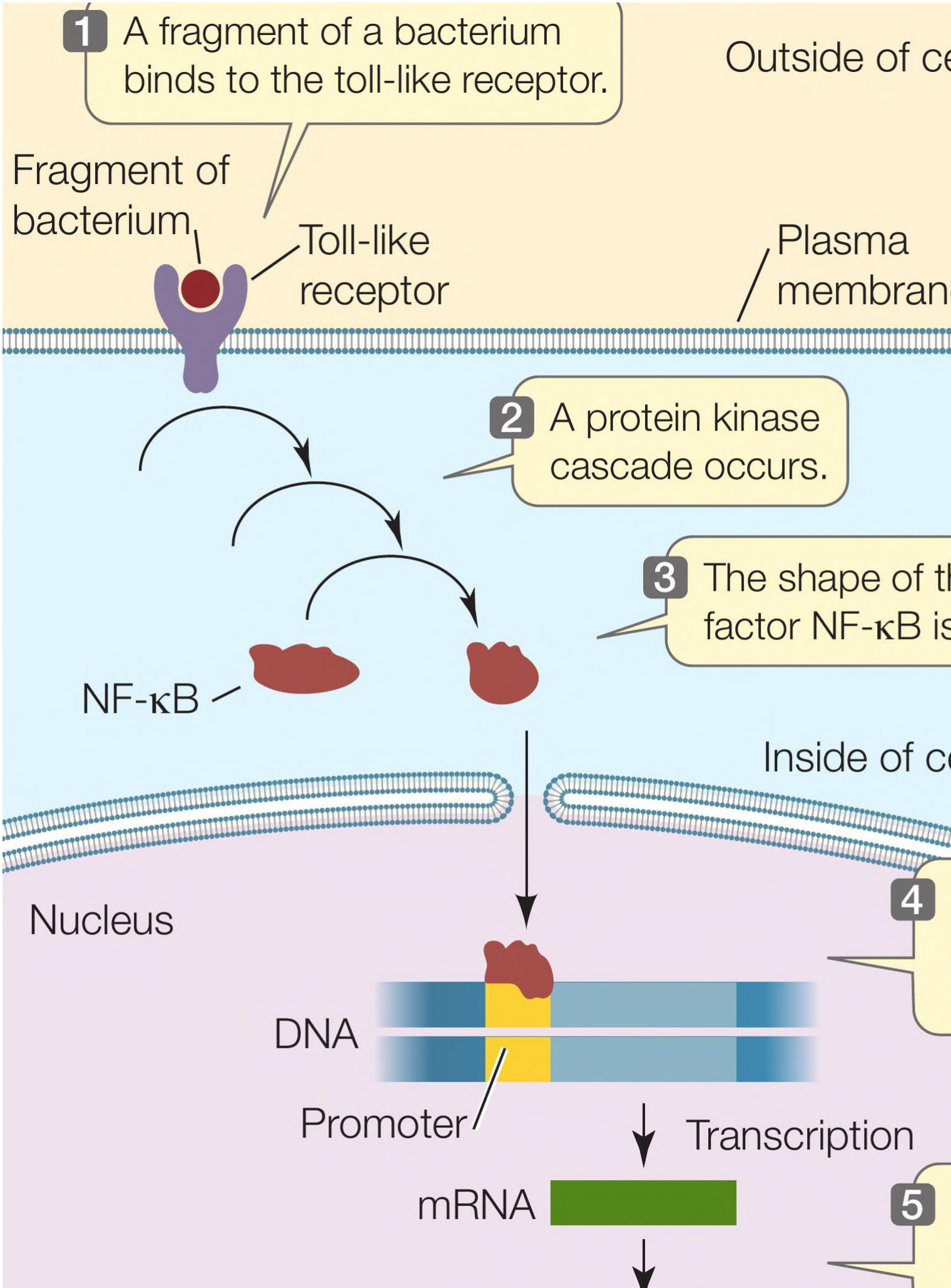
kháng thể và tế bào trí nhớ Tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc tế bào ung thư; điều hòa hoạt động của các tế bào bạch cầu khác 42.2 Bạch cầu Tế bào bạch cầu có vai trò quan trọng trong cả khả năng miễn dịch bẩm sinh (I) và miễn dịch thích ứng (A). Tế bào lympho là tế bào B và tế bào T; các loại tế bào khác là thực bào. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.1 Tế bào của hệ thống miễn dịch Lifel 0e.com/at42. 1A) Tế bào đuôi gai (A) Tế bào tiêu diệt tự nhiên (I) Tế bào lympho B (A) Tế bào lympho T (A) CHỨC NĂNG Giải phóng histamine; có thể thúc đẩy sự phát triển của tế bào T Tiêu diệt ký sinh trùng được phủ kháng thể Kích thích viêm; nhấn chìm và tiêu hóa vi sinh vật Giải phóng histamine khi bị tổn thương Phát triển thành đại thực bào và tế bào đuôi gai Nhấn chìm và tiêu hóa vi sinh vật; kích hoạt tế bào T Trình diện kháng nguyên cho tế bào T Tấn công và ly giải các tế bào cơ thể bị nhiễm virus hoặc ung thư Biệt hóa để hình thành các tế bào sản xuất kháng thể và tế bào trí nhớ Tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc tế bào ung thư; điều hòa hoạt động của các tế bào bạch cầu khác 42.2 Bạch cầu Tế bào bạch cầu có vai trò quan trọng trong cả khả năng miễn dịch bẩm sinh (I) và miễn dịch thích ứng (A). Tế bào lympho là tế bào B và tế bào T; các loại tế bào khác là thực bào. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.1 Tế bào của hệ thống miễn dịch Lifel 0e.com/at42. 1

42.2 Đặc điểm của hệ thống phòng thủ bẩm sinh là gì? 859 nhãn. Có hai loại protein MHC chính: Protein MHC I được tìm thấy trên bề mặt của hầu hết các tế bào trong cơ thể động vật có vú, trong khi protein MHC II được tìm thấy trên các tế bào của hệ thống miễn dịch. • Các thụ thể của tế bào T là các protein màng tích hợp trên bề mặt tế bào T. Chúng nhận biết và liên kết với các kháng nguyên do protein MHC trình bày trên bề mặt của các tế bào khác. ™ Cytokine là các protein tín hiệu hòa tan được giải phóng bởi nhiều loại tế bào. Chúng liên kết với các thụ thể trên bề mặt tế bào và làm thay đổi hoạt động của tế bào đích. Nhiều cytokine khác nhau kích hoạt hoặc làm bất hoạt tế bào B, đại thực bào (xem Hình 42.1) và tế bào T. TÓM TẮT Tất cả các loài động vật đều có khả năng phòng vệ bẩm sinh chống lại mầm bệnh và động vật có xương sống có khả năng phòng vệ bẩm sinh và thích nghi. Cả hai loại cơ chế đều dựa trên khả năng phân biệt cái tôi với cái không phải là cái tôi. Cơ chế phòng vệ bẩm sinh nhắm vào nhiều loại phân tử và sinh vật, trong khi cơ chế phòng vệ thích nghi nhắm vào các mầm bệnh cụ thể. â€¢ Hãy liệt kê những khác biệt giữa cơ chế phòng vệ bẩm sinh và cơ chế phòng vệ thích ứng. Xem trang. 857 – Hai loại bạch cầu là gì và chúng hoạt động như thế nào trong khả năng miễn dịch bẩm sinh hoặc thích nghi? Xem trang. 858 và Hình 42.2 Kết quả của một căn bệnh - sự sống hay cái chết của vật chủ - thường phụ thuộc vào sự thành công của cả phản ứng nhanh, bẩm sinh và phản ứng thích nghi, lâu dài đối với mầm bệnh xâm nhập. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang cơ chế phòng vệ bẩm sinh giúp bảo vệ động vật có xương sống khỏi bệnh tật. Đặc điểm của hệ thống phòng thủ bẩm sinh là gì? Phòng vệ bẩm sinh là cơ chế bảo vệ chung nhằm cố gắng ngăn chặn mầm bệnh xâm nhập vào cơ thể hoặc loại bỏ nhanh chóng những mầm bệnh có khả năng xâm nhập. Chúng được lập trình về mặt di truyền (bẩm sinh) và " sẵn sàng đi," trái ngược với các phản ứng thích ứng, cần có thời gian để phát triển sau khi mầm bệnh hoặc độc tố được xác định là không phải của chính nó. Ở động vật có vú, cơ chế phòng vệ bẩm sinh bao gồm các rào cản vật lý cũng như các cơ chế phòng vệ tế bào và hóa học (Hình 42.3). Rào cản và các tác nhân cục bộ bảo vệ cơ thể chống lại những kẻ xâm lược Tuyến phòng thủ bẩm sinh đầu tiên sẽ gặp phải mầm bệnh tiềm ẩn ngay khi nó đáp xuống bề mặt của động vật. Hãy xem xét một loại vi khuẩn gây bệnh bám trên da người. Những thách thức mà vi khuẩn phải đối mặt để đạt được mục tiêu là rất lớn: • Hàng rào vật lý của da: Vi khuẩn hiếm khi xâm nhập vào vùng da nguyên vẹn; Tương tự như vậy, da bị tổn thương sẽ làm tăng nguy cơ nhiễm trùng. ™ Độ mặn và khô của da: Môi trường này có thể không thuận lợi cho sự phát triển của vi khuẩn. â€¢ Sự hiện diện của hệ thực vật bình thường: Vi khuẩn và nấm thường sống và đôi khi sinh sản với số lượng lớn trên 42.3 Miễn dịch bẩm sinh Các rào cản vật lý, tế bào và protein (bổ sung và interferon) cung cấp khả năng phòng vệ không đặc hiệu chống lại các mầm bệnh xâm nhập. Đi tới Media Clip 42.1 Cuộc rượt đuổi đang diễn ra: Phagocyte đấu với Vi khuẩn Lifel 0e.com/mc42. 1 Bề mặt cơ thể chúng ta không gây bệnh sẽ cạnh tranh không gian và chất dinh dưỡng với mầm bệnh.Nếu mầm bệnh xâm nhập vào mũi hoặc cơ quan nội tạng khác, nó sẽ phải đối mặt với các cơ chế phòng vệ bẩm sinh khác: Chất nhầy là chất tiết trơn được tạo ra bởi màng nhầy được tìm thấy ở bề mặt bên trong của mũi (cũng như hệ thống tiêu hóa, hô hấp và sinh dục).). Chất nhầy bẫy các vi sinh vật để chúng có thể được loại bỏ bằng cách đập vào lông mao (xem Hình 5.17), chúng liên tục di chuyển chất nhầy và các mảnh vụn bị mắc kẹt của nó đi. – Lysozyme là một loại enzyme được tạo ra bởi màng nhầy, tấn công thành tế bào của nhiều vi khuẩn, khiến chúng bị ly giải (nổ

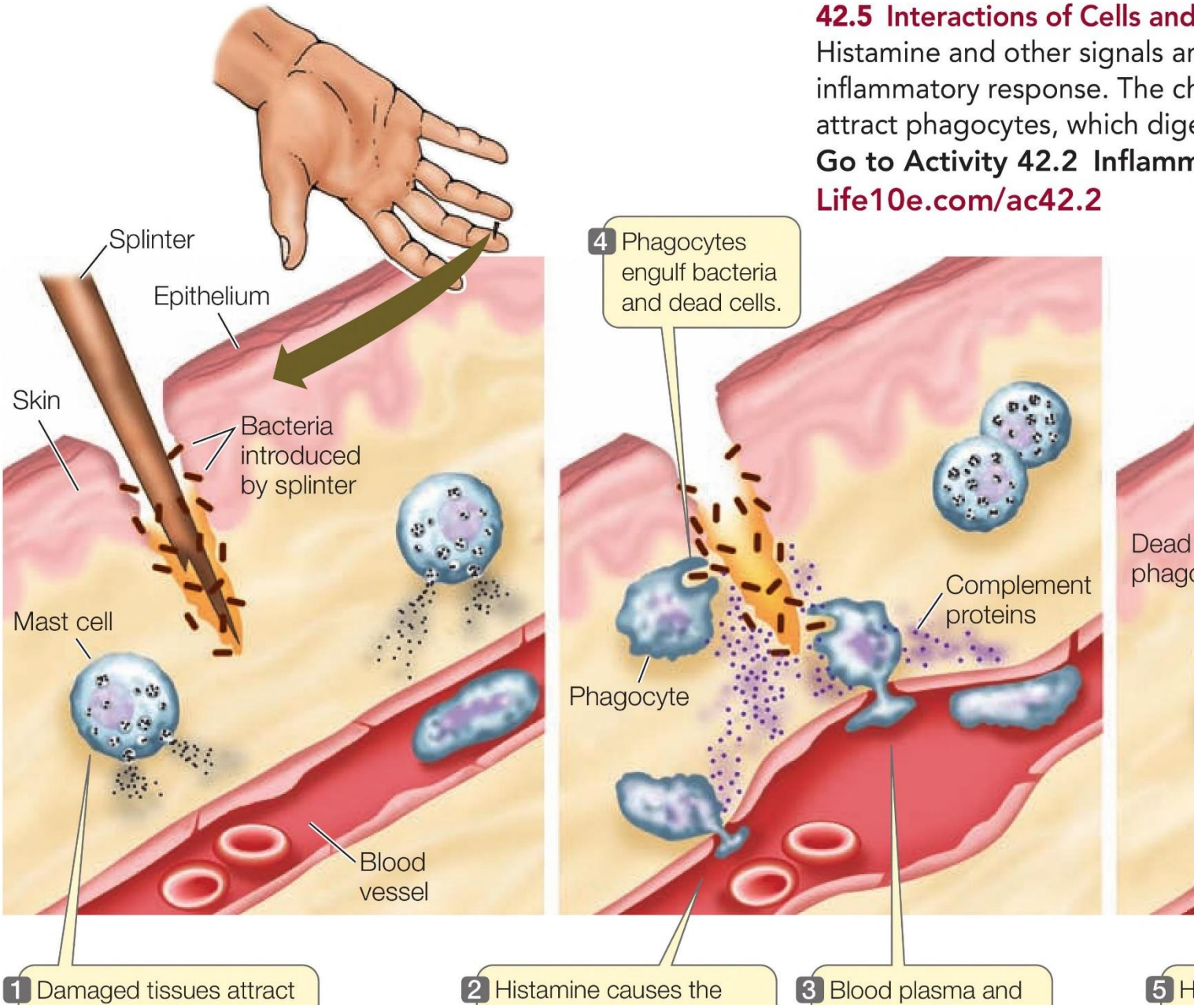
tung). • Defensin, cũng được tạo ra bởi màng nhầy, là các peptide từ 18 đến 45 axit amin có chứa các vùng kỵ nước. Chúng độc hại đối với nhiều loại mầm bệnh, bao gồm vi khuẩn, vi sinh vật nhân chuẩn và vi rút có vỏ bọc. Defensin tự chèn vào màng sinh chất của những sinh vật này và làm cho màng có tính thấm, do đó tiêu diệt những kẻ xâm lược. Defensin cũng được sản xuất trong các tế bào thực bào, nơi chúng tiêu diệt các mầm bệnh được thực bào ăn vào. Thực vật cũng sản xuất defensin để phản ứng với sự tiếp xúc với mầm bệnh (xem Chương 39).

860 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống Phòng vệ Động vật* â€¢ Điều kiện khắc nghiệt trong môi trường bên trong động vật cũng có thể tiêu diệt mầm bệnh. Ví dụ, dịch dạ dày trong dạ dày là môi trường chết chóc đối với nhiều loại vi khuẩn vì axit clohydric và protease được tiết vào đó. Các con đường truyền tín hiệu tế bào kích thích khả năng phòng vệ của cơ thể. Các mầm bệnh có khả năng xâm nhập vào bề mặt bên ngoài và bên trong của cơ thể sẽ gặp phải hệ thống phòng thủ bẩm sinh phức tạp hơn. Chúng bao gồm việc kích hoạt các tế bào phòng thủ. Trong 15 năm qua, người ta đã biết được nhiều điều về hệ thống phòng vệ tế bào bẩm sinh của cả thực vật và động vật. Một đặc điểm quan trọng là các phản ứng phòng vệ được kích hoạt bởi các phân tử không thuộc bản thân chứ không phải của bản thân. Một loại thụ thể được gọi là thụ thể nhận dạng mẫu (PRR) đóng vai trò quan trọng trong việc phân biệt bản thân với bản thân. PRR hiện diện trong các tế bào đóng vai trò trong hệ thống miễn dịch bẩm sinh của cả thực vật và động vật. Ở động vật có vú, chúng bao gồm đại thực bào, tế bào đuôi gai và tế bào tiêu diệt tự nhiên. Các phân tử được PRR công nhận được gọi là các mẫu phân tử liên quan đến mầm bệnh (PAMP). Như chúng tôi đã mô tả trong Chương 39, đây là những phân tử chỉ có ở nhiều nhóm vi khuẩn, chẳng hạn như lipopolysaccharides của vi khuẩn, được tìm thấy trong màng tế bào vi khuẩn. Một mầm bệnh xâm nhập có thể được coi là một tín hiệu. Để đáp lại tín hiệu đó, cơ thể tạo ra các phân tử (protein bổ sung, interferon và các cytokine khác) điều chỉnh quá trình thực bào và các quá trình phòng vệ khác. Không có gì ngạc nhiên khi mối liên hệ giữa tín hiệu và phản hồi là một đường dẫn truyền tín hiệu, tương tự như những đường chúng ta đã xem xét trong Phần 7.3. Một nhóm PRR quan trọng ở động vật có vú là các thụ thể giống thu phí, chúng kích hoạt các đường dẫn truyền tín hiệu liên quan đến cả cơ chế phòng vệ bẩm sinh và thích nghi (Hình 42.4). Protein thu phí lần đầu tiên được xác định ở côn trùng, nơi nó tham gia vào quá trình phát triển và cảm nhận sự lây nhiễm. Bộ gen so sánh đã tiết lộ ít nhất mười thụ thể tương tự ở người. Bruce Beutler, nhà khoa học đầu tiên mô tả các thụ thể này, đã đoạt giải Nobel năm 2011. Việc liên kết PAMP với thụ thể sẽ tạo ra một loạt các thay đổi phân tử, bao gồm cả việc kích hoạt yếu tố phiên mã NF-kB. (NF-kB là viết tắt của chất tăng cường chuỗi nhẹ hạt nhân/tác nhân kappa của các tế bào B đã hoạt hóa.) NF-kB được kích hoạt đi vào nhân, nơi nó kích hoạt quá trình phiên mã của các gen mã hóa các protein phòng thủ. Các protein và tế bào chuyên biệt tham gia vào khả năng miễn dịch bẩm sinh Một số protein được cơ thể sản xuất trước khi nhiễm trùng xảy ra hoặc để đáp ứng với sự xâm nhập của mầm bệnh. Hai nhóm quan trọng là protein bổ sung và interferon. PROTEIN BỔ SUNG Máu động vật có xương sống chứa hơn 20 loại protein khác nhau tạo nên hệ thống bổ sung kháng khuẩn. Hệ thống này có thể được kích hoạt bằng nhiều cơ chế khác nhau, bao gồm cả phản ứng phòng vệ bẩm sinh và thích nghi. Các protein hoạt động theo một trình tự đặc trưng hoặc theo tầng,với mỗi protein kích hoạt protein tiếp theo: | Một mảnh vi khuẩn liên kết với thụ thể giống như thu phí. Bên ngoài tế bào Protein phòng thủ Các gen mã hóa protein phòng thủ được phiên mã. 42.4 Tín hiệu tế bào và phòng thủ Sự liên kết của một phân tử hoặc mảnh gây bệnh với thụ thể giống thu phí sẽ bắt đầu một con đường truyền tín hiệu dẫn đến sự phiên mã của các gen có sản phẩm liên quan đến cơ chế phòng vệ thích nghi và bẩm sinh. Đầu tiên, các protein gắn vào các thành phần cụ thể trên bề mặt vi khuẩn hoặc vào kháng thể đã liên kết với bề mặt vi khuẩn. Trong cả hai trường hợp, sự liên kết giúp thực bào nhận biết và tiêu diệt vi khuẩn. â€¢ Sau đó, các protein bổ thể sẽ kích hoạt phản ứng viêm (xem trang tiếp theo) và thu hút các thực bào đến vị trí nhiễm trùng. Cuối cùng, các protein bổ sung sẽ tiêu hủy các tế bào xâm nhập (chẳng hạn như vi khuẩn). INTERFERONS Khi một tế bào bị nhiễm mầm bệnh, nó sẽ tạo ra một lượng nhỏ protein tín hiệu gọi là interferon làm tăng sức đề kháng của các tế bào lân cận đối với nhiễm trùng. Interferon là một loại cytokine và được tìm thấy ở nhiều loài động vật có xương sống. Nhiều phân tử khác nhau, bao gồm cả RNA sợi đôi (vi rút), tạo ra sự sản xuất interferon. Do đó, interferon đặc biệt quan trọng như là tuyến phòng thủ đầu tiên chống lại virus. Interferon liên kết với các thụ thể trên màng plasma của các tế bào chưa bị nhiễm bệnh, kích thích đường truyền tín hiệu ức chế sự sinh sản của virus nếu

các tế bào sau đó bị nhiễm bệnh. Ngoài ra, interferon kích thích tế bào thủy phân protein của vi khuẩn hoặc virus thành peptide, bước đầu tiên trong khả năng miễn dịch thích ứng (xem Phần 42.3). PHAGOCYTES Một số thực bào di chuyển tự do trong hệ tuần hoàn và bạch huyết; một số khác có thể di chuyển ra khỏi mạch máu và bám vào các mô nhất định. Các tế bào gây bệnh, virus hoặc các mảnh của những kẻ xâm lược này được thực bào nhận ra, sau đó chúng sẽ ăn chúng bằng quá trình thực bào. Defensin, oxit nitric vàInterferon là một loại cytokine và được tìm thấy ở nhiều loài động vật có xương sống. Nhiều phân tử khác nhau, bao gồm cả RNA sợi đôi (vi rút), tạo ra sự sản xuất interferon. Do đó, interferon đặc biệt quan trọng như là tuyến phòng thủ đầu tiên chống lại virus. Interferon liên kết với các thụ thể trên màng plasma của các tế bào chưa bị nhiễm bệnh, kích thích đường truyền tín hiệu ức chế sự sinh sản của virus nếu các tế bào sau đó bị nhiễm bệnh.
Ngoài ra, interferon kích thích tế bào thủy phân protein của vi khuẩn hoặc virus thành peptide, bước đầu tiên trong khả năng miễn dịch thích ứng (xem Phần 42.3). PHAGOCYTES Một số thực bào di chuyển tự do trong hệ tuần hoàn và bạch huyết; một số khác có thể di chuyển ra khỏi mạch máu và bám vào các mô nhất định. Các tế bào gây bệnh, virus hoặc các mảnh của những kẻ xâm lược này được thực bào nhận ra, sau đó chúng sẽ ăn chúng bằng quá trình thực bào. Defensin, oxit nitric vàInterferon là một loại cytokine và được tìm thấy ở nhiều loài động vật có xương sống. Nhiều phân tử khác nhau, bao gồm cả RNA sợi đôi (vi rút), tạo ra sự sản xuất interferon. Do đó, interferon đặc biệt quan trọng như là tuyến phòng thủ đầu tiên chống lại virus. Interferon liên kết với các thụ thể trên màng plasma của các tế bào chưa bị nhiễm bệnh, kích thích đường truyền tín hiệu ức chế sự sinh sản của virus nếu các tế bào sau đó bị nhiễm bệnh. Ngoài ra, interferon kích thích tế bào thủy phân protein của vi khuẩn hoặc virus thành peptide, bước đầu tiên trong khả năng miễn dịch thích ứng (xem Phần 42.3). PHAGOCYTES Một số thực bào di chuyển tự do trong hệ tuần hoàn và bạch huyết; một số khác có thể di chuyển ra khỏi mạch máu và bám vào các mô nhất định. Các tế bào gây bệnh, virus hoặc các mảnh của những kẻ xâm lược này được thực bào nhận ra, sau đó chúng sẽ ăn chúng bằng quá trình thực bào. Defensin, oxit nitric và


1 A fragment of a bacterium binds to the toll-like receptor.
Outside of ce
Fragment of bacterium
Toll-like receptor
Plasma membran
2 A protein kinase cascade occurs.
3 The shape of th factor NF-κB is
NF-κB
Inside of c
Nucleus
4
DNA
Promoter
Transcription
mRNA
5

42.5 Sự tương tác giữa tế bào và tín hiệu hóa học dẫn đến viêm. Histamine và các tín hiệu khác được giải phóng từ dưỡng bào để bắt đầu phản ứng viêm. Các tín hiệu hóa học liên quan đến tình trạng viêm sẽ thu hút các thực bào, giúp tiêu hóa mầm bệnh và các tế bào bị tổn thương. Chuyển đến Hoạt động 42.2 Cuộc sống phản ứng viêm 0e.com/ac42. 2 _ .Splinter Yếu tố tăng trưởng từ bạch cầu và tiểu cầu kích thích sự phân chia tế bào trong tế bào da, chữa lành vết thương. Phagocytes nhấn chìm vi khuẩn và tế bào chết. Biểu mô Vi khuẩn được đưa vào bởi mảnh vụn Thực bào chết Protein bổ sung Phagocyte â– Mạch máu (y Histamine và bổ thể Các mô bị tổn thương thu hút Histamine khiến huyết tương và tế bào mast giải phóng histamine, khuếch tán vào mạch máu. mạch giãn ra và rò rỉ; protein bổ thể rời khỏi mạch và thu hút các thực bào.Các thực bào di chuyển vào mô bị nhiễm bệnh từ các mạch.ra tín hiệu ngừng;các thực bào không còn bị thu hút nữa.Các chất trung gian oxy phản ứng (xem thêm Phần 39.1) bên trong các thực bào này sẽ tiêu diệt các mầm bệnh.Tế bào sát thủ tự nhiên Một loại tế bào lympho, được gọi là tế bào tiêu diệt tự nhiên, có thể phân biệt các tế bào bị nhiễm virus và một số tế bào khối u với các tế bào bình thường của chúng và bắt đầu quá trình tự hủy của các tế bào đích này. TẾ BÀO ĐƯỜNG DENDRITIC Những thực bào này đóng vai trò là sứ giả giữa hệ thống bẩm sinh và hệ thống thích nghi. Chúng có thể nội bào các vi khuẩn, vi rút và thậm chí cả tế bào chủ bị nhiễm vi rút. Khi ở bên trong tế bào đuôi gai, các hạt này sẽ được tiêu hóa thành các mảnh và nếu các mảnh có PAMP, tế bào đuôi gai "trình bày"; một mảnh kháng nguyên trên bề mặt của nó, cùng với các protein MHC lớp II. Ngoài ra, tế bào đuôi gai còn tiết ra các tín hiệu kích hoạt các tế bào của hệ thống miễn dịch thích nghi. Viêm là một phản ứng phối hợp với nhiễm trùng hoặc chấn thương Khi mô của động vật có vú bị tổn thương do nhiễm trùng hoặc chấn thương, cơ thể sẽ phản ứng bằng tình trạng viêm. Phản ứng này có thể xảy ra ở hầu hết mọi nơi trong cơ thể, bên trong cũng như bề mặt. Viêm là một hiện tượng quan trọng: nó cô lập vùng bị tổn thương để ngăn chặn tổn thương lan rộng; nó huy động các tế bào và phân tử đến vị trí bị tổn thương để tiêu diệt kẻ xâm lược; và nó thúc đẩy quá trình chữa bệnh. Cơ quan phản ứng đầu tiên đối với tổn thương mô là tế bào mast, bám vào da và niêm mạc của các cơ quan và giải phóng nhiều tín hiệu hóa học, bao gồm: Yếu tố hoại tử khối u, một loại protein cytokine giết chết tế bào đích và kích hoạt tế bào miễn dịch. • Prostaglandin, dẫn xuất của axit béo có liên quan đến nhiều phản ứng khác nhau, bao gồm cả việc mở rộng mạch máu. Prostaglandin tương tác với các đầu dây thần kinh và một phần chịu trách nhiệm gây ra cơn đau do viêm. ™ Histamine, một dẫn xuất của axit amin gây ngứa,chảy nước mắt và phát ban kèm theo một số loại phản ứng dị ứng. Vết đỏ và nóng do viêm là do mạch máu giãn ra và rò rỉ ở vùng bị nhiễm trùng hoặc bị thương (Hình 42.5). Thực bào xâm nhập vào khu vực bị viêm, nơi chúng nhấn chìm những kẻ xâm lược và tế bào mô chết. Thực bào chịu trách nhiệm cho hầu hết quá trình chữa lành liên quan đến chứng viêm. Chúng tạo ra một số cytokine, trong đó (trong số các chức năng khác) có thể báo hiệu cho não gây sốt. Sự gia tăng cơ thể này



862 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Nhiệt độ của Hệ thống Phòng vệ Động vật làm tăng tốc độ sản xuất tế bào lympho và quá trình thực bào, do đó tăng tốc độ phản ứng miễn dịch. Trong một số trường hợp, mầm bệnh nhạy cảm với nhiệt độ và sự phát triển của chúng bị ức chế. Cơn đau do viêm là do áp lực tăng lên do sưng tấy, hoạt động của các enzyme bị rò rỉ lên các đầu dây thần kinh và hoạt động của prostaglandin, làm tăng độ nhạy cảm của các đầu dây thần kinh với cơn đau. Sau khi bị viêm, mủ có thể tích tụ. Mủ là hỗn hợp của dịch rỉ ra và các tế bào chết: vi khuẩn, bạch cầu trung tính (các tế bào bạch cầu có nhiều nhất - xem Hình 42.2) và các tế bào cơ thể bị tổn thương. Mủ là kết quả bình thường của tình trạng viêm và được tiêu thụ dần dần và được tiêu hóa thêm bởi các đại thực bào. Viêm có thể gây ra các vấn đề y tế Mặc dù viêm nói chung là một điều tốt, nhưng đôi khi phản ứng viêm mạnh không thích hợp, dẫn đến một số bệnh dị ứng, các trường hợp tự miễn dịch và nhiễm trùng huyết. Trong những trường hợp này, phản ứng gây ra nhiều thiệt hại hơn ban đầu. Chúng ta sẽ thảo luận về các bệnh dị ứng và tự miễn dịch trong Phần 42.6. Trong một số trường hợp nhiễm

khuẩn nặng, phản ứng viêm không còn tồn tại cục bộ. Thay vào đó, nó lan rộng khắp dòng máu trong tình trạng gọi là nhiễm trùng huyết. Giống như nhiễm trùng hoặc chấn thương cục bộ, các mạch máu giãn ra nhưng chúng giãn ra khắp cơ thể. Hậu quả của việc hạ huyết áp là một trường hợp cấp cứu y tế và có thể gây tử vong. Các triệu chứng sưng, đau và sốt do viêm quá mức có thể gây khó chịu đến mức mất khả năng hoạt động. Các bệnh như viêm khớp dạng thấp và bệnh phổi tắc nghẽn mãn tính, và các tai nạn như chấn thương thể thao, dẫn đến tổn thương mô và phản ứng viêm. Để kiểm soát tình trạng viêm quá mức, các loại thuốc đã được phát triển có tác dụng lên các cytokine khác nhau và đường truyền tín hiệu để giảm viêm và các triệu chứng của nó. Ví dụ, aspirin hoạt động bằng cách ức chế một loại enzyme trong quá trình tổng hợp tuyến tiền liệt. Các loại thuốc chống viêm khác hoạt động theo con đường prostaglandin, hoạt động của yếu tố hoại tử khối u và hoạt động của histamine. RECAP Khả năng miễn dịch bẩm sinh là tuyến phòng thủ đầu tiên chống lại mầm bệnh. Khả năng miễn dịch bẩm sinh bao gồm các rào cản vật lý như da và các phản ứng của tế bào liên quan đến việc nhận biết các phân tử của bản thân và không phải của bản thân. Sự nhận biết các phân tử không phải của chính mình bởi các tế bào bạch cầu dẫn đến các phản ứng phối hợp như sản xuất protein phòng thủ và viêm. â€¢ Làm thế nào để các protein bổ sung và interferon bảo vệ cơ thể chống lại vi khuẩn? Xem trang. 860 â€¢ Vai trò của các mẫu liên quan đến mầm bệnh (PAMP) và các thụ thể nhận dạng mẫu (PRR) trong khả năng phòng vệ bẩm sinh là gì? Xem trang. 860 và Hình 42.4 â€¢ Mô tả phản ứng viêm. Xem trang 861-862 và Hình 42.5 Thông thường, hệ thống miễn dịch bẩm sinh, với khả năng phòng vệ không đặc hiệu, đủ để ngăn ngừa hoặc chống lại nhiễm trùng gây bệnh.Nhưng trong nhiều trường hợp, hệ thống này hoạt động cùng với khả năng miễn dịch thích ứng, giúp phát hiện và phản ứng với các mầm bệnh cụ thể. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang sự phát triển và hoạt động của khả năng miễn dịch thích ứng. Miễn dịch thích ứng phát triển như thế nào? Trước thế kỷ 20, các nhà khoa học từ lâu đã nghi ngờ rằng máu có liên quan đến khả năng miễn dịch chống lại mầm bệnh. Hơn một thế kỷ trước, Emil von Behring và Shibasaburo Kitasato tại Đại học Marburg ở Đức đã thực hiện một thí nghiệm quan trọng chỉ ra rằng máu là yếu tố quan trọng trong khả năng miễn dịch (Hình 42.6). Họ cho thấy rằng chuột lang được tiêm một lượng độc tố bạch hầu dưới mức gây chết người hoặc vi khuẩn phát triển trong huyết thanh của chúng (dịch không phải tế bào còn sót lại sau khi máu đông lại) là một yếu tố bảo vệ những con chuột lang khác khỏi liều lượng gây chết người của cùng loại độc tố đó. Nói cách khác, người nhận đã phát triển khả năng miễn dịch. Hơn nữa, khả năng miễn dịch rất cụ thể: yếu tố miễn dịch do chuột lang tạo ra chỉ bảo vệ chống lại loại độc tố cụ thể, khỏi một chủng vi khuẩn gây bệnh bạch hầu mà chúng đã được tiêm vào. Trong phần này chúng tôi phác thảo những đặc điểm chính của hệ thống miễn dịch thích ứng, phần lớn trong số đó thực sự xảy ra trong huyết thanh. Chúng ta sẽ xem xét hai loại phản ứng thích ứng chính: phản ứng miễn dịch dịch thể, tạo ra kháng thể; và phản ứng miễn dịch tế bào, tiêu diệt các tế bào bị nhiễm bệnh. Miễn dịch thích ứng có bốn đặc điểm chính Bốn đặc điểm quan trọng của hệ thống miễn dịch thích ứng là: “tính đặc hiệu” khả năng phân biệt bản thân với không phải bản thân “khả năng đáp ứng với sự đa dạng to lớn của các phân tử không phải bản thân” trí nhớ miễn dịch ĐẶC BIỆT Tế bào lympho (tế bào B và T) là thành phần quan trọng của khả năng miễn dịch thích ứng. Các thụ thể của tế bào T và các kháng thể do tế bào B tạo ra nhận biết và liên kết với các chất không phải của chính nó (kháng nguyên), và sự tương tác này bắt đầu một phản ứng miễn dịch thích ứng. Các vị trí cụ thể trên kháng nguyên mà hệ thống miễn dịch nhận ra được gọi là yếu tố quyết định kháng nguyên hoặc epitope: Kháng thể phản ứng với yếu tố quyết định kháng nguyên. Quyết định kháng nguyên là một phần cụ thể của một phân tử lớn, chẳng hạn như một chuỗi axit amin nhất định có thể có trong protein. Kháng nguyên thường là protein hoặcHọ cho thấy rằng chuột lang được tiêm một lượng độc tố bạch hầu dưới mức gây chết người hoặc vi khuẩn phát triển trong huyết thanh của chúng (dịch không phải tế bào còn sót lại sau khi máu đông lại) là một yếu tố bảo vệ những con chuột lang khác khỏi liều lượng gây chết người của cùng loại độc tố đó. Nói cách khác, người nhận đã phát triển khả năng miễn dịch. Hơn nữa, khả năng miễn dịch rất cụ thể: yếu tố miễn dịch do chuột lang tạo ra chỉ bảo vệ chống lại loại độc tố cụ thể, khỏi một chủng vi khuẩn gây bệnh bạch hầu mà chúng đã được tiêm vào. Trong phần này chúng tôi phác thảo những đặc điểm chính của hệ thống miễn dịch thích ứng, phần lớn trong số đó thực sự xảy ra trong huyết thanh. Chúng ta sẽ xem xét hai loại phản ứng thích ứng chính: phản ứng miễn dịch dịch thể, tạo ra kháng thể; và phản ứng miễn dịch tế bào, tiêu diệt các tế bào bị nhiễm bệnh. Miễn dịch thích ứng có bốn đặc điểm chính Bốn đặc điểm quan trọng của hệ thống miễn dịch thích ứng là: “tính đặc hiệu” khả năng phân biệt bản thân với không phải bản thân “khả năng đáp ứng với sự đa dạng to lớn

của các phân tử không phải bản thân" trí nhớ miễn dịch ĐẶC BIỆT Tế bào lympho (tế bào B và T) là thành phần quan trọng của khả năng miễn dịch thích nghi. Các thụ thể của tế bào T và các kháng thể do tế bào B tạo ra nhận biết và liên kết với các chất không phải của chính nó (kháng nguyên), và sự tương tác này bắt đầu một phản ứng miễn dịch thích ứng. Các vị trí cụ thể trên kháng nguyên mà hệ thống miễn dịch nhận ra được gọi là yếu tố quyết định kháng nguyên hoặc epitope: Kháng thể phản ứng với yếu tố quyết định kháng nguyên. Quyết định kháng nguyên là một phần cụ thể của một phân tử lớn, chẳng hạn như một chuỗi axit amin nhất định có thể có trong protein. Kháng nguyên thường là protein hoặcHọ cho thấy rằng chuột lang được tiêm một lượng độc tố bạch hầu dưới mức gây chết người hoặc vi khuẩn phát triển trong huyết thanh của chúng (dịch không phải tế bào còn sót lại sau khi máu đông lại) là một yếu tố bảo vệ những con chuột lang khác khỏi liều lượng gây chết người của cùng loại độc tố đó. Nói cách khác, người nhận đã phát triển khả năng miễn dịch. Hơn nữa, khả năng miễn dịch rất cụ thể: yếu tố miễn dịch do chuột lang tạo ra chỉ bảo vệ chống lại loại độc tố cụ thể, khỏi một chủng vi khuẩn gây bệnh bạch hầu mà chúng đã được tiêm vào. Trong phần này chúng tôi phác thảo những đặc điểm chính của hệ thống miễn dịch thích ứng, phần lớn trong số đó thực sự xảy ra trong huyết thanh. Chúng ta sẽ xem xét hai loại phản ứng thích ứng chính: phản ứng miễn dịch dịch thể, tạo ra kháng thể; và phản ứng miễn dịch tế bào, tiêu diệt các tế bào bị nhiễm bệnh. Miễn dịch thích ứng có bốn đặc điểm chính Bốn đặc điểm quan trọng của hệ thống miễn dịch thích ứng là: "tính đặc hiệu" khả năng phân biệt bản thân với không phải bản thân "khả năng đáp ứng với sự đa dạng to lớn của các phân tử không phải bản thân" trí nhớ miễn dịch ĐẶC BIỆT Tế bào lympho (tế bào B và T) là thành phần quan trọng của khả năng miễn dịch thích ứng. Các thụ thể của tế bào T và các kháng thể do tế bào B tạo ra nhận biết và liên kết với các chất không phải của chính nó (kháng nguyên), và sự tương tác này bắt đầu một phản ứng miễn dịch thích nghi. Các vị trí cụ thể trên kháng nguyên mà hệ thống miễn dịch nhận ra được gọi là yếu tố quyết định kháng nguyên hoặc epitope: Kháng thể phản ứng với yếu tố quyết định kháng nguyên. Quyết định kháng nguyên là một phần cụ thể của một phân tử lớn, chẳng hạn như một chuỗi axit amin nhất định có thể có trong protein. Kháng nguyên thường là protein hoặcQuyết định kháng nguyên là một phần cụ thể của một phân tử lớn, chẳng hạn như một chuỗi axit amin nhất định có thể có trong protein. Kháng nguyên thường là protein hoặcQuyết định kháng nguyên là một phần cụ thể của một phân tử lớn, chẳng hạn như một chuỗi axit amin nhất định có thể có trong protein. Kháng nguyên thường là protein hoặc

42.3 Khả năng miễn dịch thích ứng phát triển như thế nào? 863 NVESTIGATINGLIFE^^^^^H 42.6 Khám phá về khả năng miễn dịch thích nghi Cho đến thế kỷ XX, hầu hết mọi người đều không sống sót sau cuộc tấn công của vi khuẩn gây bệnh bạch hầu, nhưng một số ít đã sống sót. Emil von Behring và Shibasaburo Kitasato đã thực hiện một thí nghiệm quan trọng sử dụng mô hình động vật và chứng minh rằng (các) yếu tố chịu trách nhiệm về khả năng miễn dịch chống lại bệnh bạch hầu nằm trong huyết thanh.3 GIẢ THUYẾT Huyết thanh từ chuột lang được tiêm một lượng độc tố bạch hầu dưới mức gây chết người sẽ bảo vệ các loài chuột lang khác lợn tiếp xúc với cùng một liều độc tố gây chết người. Phương pháp Thí nghiệm A Chuột lang #1 Thí nghiệm B Tiêm liều độc tố dưới mức gây chết người từ chủng vi khuẩn A. Thí nghiệm C Tiêm liều lượng độc tố dưới mức gây chết người từ chủng vi khuẩn B. Huyết thanh từ Huyết thanh từ động vật chưa phơi nhiễm đã tiếp xúc với độc tố A Huyết thanh từ động vật tiếp xúc với độc tố B Guinea Kết quả #2 Tiêm cho tất cả động vật một liều độc tố gây chết người từ chủng vi khuẩn A. Bạch hầu Không bạch hầu Bạch hầu KẾT LUẬN Huyết thanh của chuột lang tiếp xúc với độc tố có tác dụng bảo vệ chống lại việc tiếp xúc sau này với một liều độc tố gây chết người từ cùng một chủng vi khuẩn di truyền, nhưng không phải là một chủng khác nhau. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBehring, E. và S. Kitasato. 1890. Deustche medizinische Wochenschrift 16: 1113-1114. polysaccharides, và có thể có nhiều kháng nguyên trên một vi khuẩn xâm nhập. Một phân tử kháng nguyên có thể có nhiều yếu tố quyết định kháng nguyên khác nhau. Động vật chủ phản ứng với sự hiện diện của kháng nguyên bằng khả năng phòng vệ đặc hiệu cao liên quan đến các thụ thể và kháng thể của tế bào T. Những thụ thể và protein hòa tan này liên kết với các yếu tố quyết định kháng nguyên. Mỗi tế bào T và mỗi kháng thể đều đặc hiệu cho một quyết định kháng nguyên duy nhất. Trong phần còn lại của chương, chúng ta sẽ đề cập đến các yếu tố quyết định kháng nguyên một cách đơn giản là " kháng nguyên." PHÂN BIỆT BẢN THÂN VỚI KHÔNG TỰ TIN Chúng ta đã thấy hệ thống miễn dịch bẩm sinh phân biệt giữa các phân tử của bản thân và không phải của bản

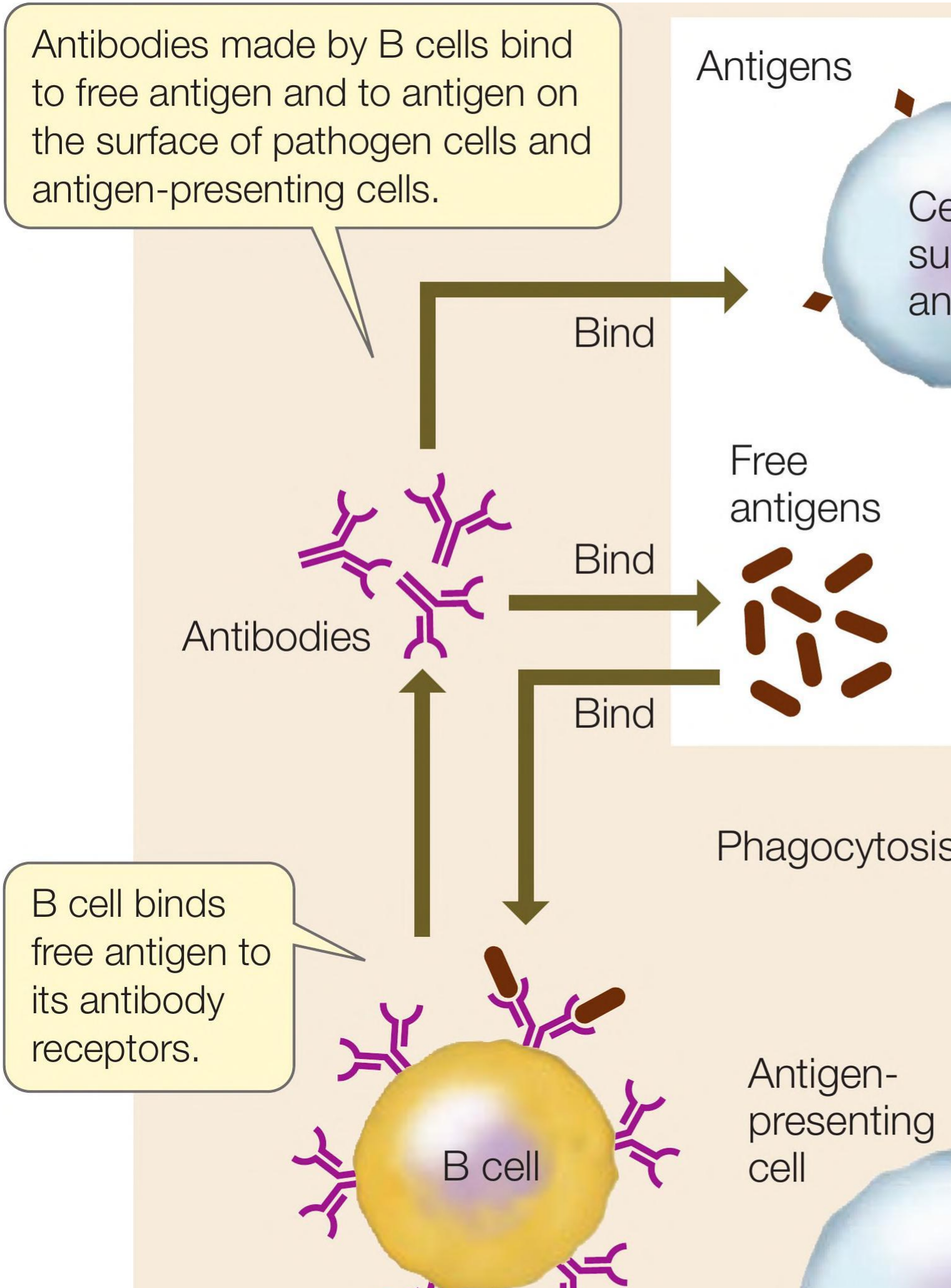
thân như thế nào. Hệ thống miễn dịch thích ứng có một bộ cơ chế khác để phân biệt bản thân với bản thân. Cơ thể con người chứa hàng chục nghìn loại protein khác nhau, mỗi loại có cấu trúc ba chiều cụ thể có khả năng tạo ra phản ứng miễn dịch. Do đó, mọi tế bào trong cơ thể đều mang một số lượng kháng nguyên khổng lồ. Một yêu cầu quan trọng đối với hệ thống miễn dịch thích ứng của một cá nhân là nó nhận ra các kháng nguyên của chính cơ thể và không tấn công chúng. Điều này được thực hiện bằng cách xóa dòng, chọn lọc tiêu cực và hoạt động của tế bào Treg (chúng ta sẽ thảo luận về các cơ chế này ở phần sau của chương.) SỰ ĐA DẠNG Những thách thức đối với hệ thống miễn dịch là rất nhiều. Các mầm bệnh có nhiều dạng: virus, vi khuẩn, sinh vật nguyên sinh, nấm và ký sinh trùng đa bào. Hơn nữa, mỗi loài gây bệnh thường tồn tại dưới dạng nhiều chủng di truyền khác nhau và mỗi chủng sở hữu nhiều đặc điểm bề mặt. Các ước tính khác nhau,nhưng có một phỏng đoán hợp lý là con người có thể phản ứng cụ thể với 10 triệu kháng nguyên khác nhau. Khi nhận ra một kháng nguyên, hệ thống miễn dịch thích nghi sẽ phản ứng bằng cách kích hoạt các tế bào lympho có đặc tính thích hợp. Khả năng này được thực hiện bằng cơ chế tái tổ hợp di truyền đặc biệt mà chúng tôi sẽ mô tả trong Phần 42.4. TRÍ NHỚ MIỄN DỊCH Sau khi hệ thống miễn dịch bẩm sinh phản ứng với một loại mầm bệnh cụ thể một lần, hệ thống miễn dịch thích nghi sẽ "ghi nhớ"; mầm bệnh đó và thường có thể phản ứng nhanh hơn và mạnh mẽ hơn trước cùng một mối đe dọa trong tương lai. Trí nhớ miễn dịch này thường cứu chúng ta khỏi lặp lại các bệnh thời thơ ấu như thủy đậu. Tiêm phòng các bệnh cụ thể có hiệu quả vì hệ thống miễn dịch thích nghi "ghi nhớ" kháng nguyên được đưa vào cơ thể. Tất cả bốn đặc điểm này của phòng vệ miễn dịch thích ứng đều đặc trưng cho cả phản ứng miễn dịch dịch thể và phản ứng miễn dịch tế bào. Hai loại phản ứng miễn dịch thích ứng tương tác với nhau: tổng quan Hệ thống miễn dịch thích ứng gắn kết hai loại phản ứng chống lại kẻ xâm lược: phản ứng miễn dịch dịch thể và phản ứng miễn dịch tế bào. Các tế bào B tạo ra kháng thể là chủ lực của phản ứng miễn dịch dịch thể, và các tế bào T gây độc tế bào (sát thủ) là chủ lực của phản ứng miễn dịch tế bào. Hai phản ứng này hoạt động đồng thời và hợp tác, chia sẻ nhiều cơ chế. Một sự kiện quan trọng diễn ra sớm trong hai quá trình này là sự bộc lộ cấu trúc ba chiều của kháng nguyên không thuộc bản thân đối với hệ thống miễn dịch. Điều này xảy raMột sự kiện quan trọng diễn ra sớm trong hai quá trình này là sự bộc lộ cấu trúc ba chiều của kháng nguyên không thuộc bản thân đối với hệ thống miễn dịch. Điều này xảy raMột sự kiện quan trọng diễn ra sớm trong hai quá trình này là sự bộc lộ cấu trúc ba chiều của kháng nguyên không thuộc bản thân đối với hệ thống miễn dịch. Điều này xảy ra

 Giấy gốc Behring, E. và S. Kitasato. 1890. Uber das Zustandekomnnen der Diptherie-lmmunitat und der Tetanus-lmnnunitat bel thieren. Deustche medizinische Wochenschrift 16: 1 1 13-1 114. Trong Milestones in Microbiology: 1556-1940, do T. D. Brock dịch và biên tập, 1998, tr. 138. ASM Press, Washington, D.C. Phân tích dữ liệu Cho đến đầu thế kỷ XX, bệnh bạch hầu, một căn bệnh truyền nhiễm được mệnh danh là "thiên thần bóp cổ" đã xuất hiện. vì nó làm gián đoạn quá trình hô hấp, gây ra số người chết khủng khiếp, đặc biệt là ở trẻ em. Vào cuối những năm 1800, một nhóm các nhà khoa học do Robert Koch, người đi đầu trong lĩnh vực vi sinh học mới lúc bấy giờ, dẫn đầu, đã tập trung vào các bệnh như bệnh bạch hầu và bệnh uốn ván nguy hiểm không kém. Cả hai căn bệnh đều do vi khuẩn giết chết nạn nhân bằng cách tiết chất độc vào máu. Một thành viên trong nhóm của Koch đến từ Nhật Bản, Shibasaburo Kitasato đã phân lập được vi khuẩn gây bệnh bạch hầu, và Emil Behring, một sinh viên mới tốt nghiệp trường y, đã bắt đầu tìm hiểu xem căn bệnh này có thể được điều trị như thế nào. Họ phát hiện ra rằng những động vật được tiêm vi khuẩn gây bệnh có các chất trong máu có thể ngăn ngừa nhiễm trùng sinh sản ở những động vật chưa bị phơi nhiễm (trước đây chưa phơi nhiễm) và thậm chí làm tăng khả năng sống sót của những động vật đã bị nhiễm bệnh (xem Hình 42.6). Họ gọi những chất này là chất kháng độc tố (chúng ta gọi chúng là kháng thể) và nhanh chóng phát hiện ra rằng chúng không dành riêng cho loài nào: chất chống độc tố từ ngựa có thể được sử dụng để điều trị cho con người. Nghiên cứu này và các nghiên cứu tương tự về bệnh uốn ván đã nhanh chóng dẫn đến sự phát triển của các loại thuốc chống bệnh bạch hầu và uốn ván. Behring cùng nhận giải Nobel Y học đầu tiên vào năm 1901. Trong thí nghiệm của họ, Behring và Kitasato đã sử dụng các liều độc tố khác nhau để kiểm tra khả năng miễn dịch của chuột lang #2 trong mỗi thí nghiệm (xem Hình 42.6). Các kết quả được hiển thị trong bảng. CÂU HỎI 1 Bạn có thể kết luận gì từ những dữ liệu này về mức độ bảo vệ mà huyết thanh mang lại? CÂU HỎI 2 Những thí nghiệm này có thể được thực hiện với kết quả tương tự

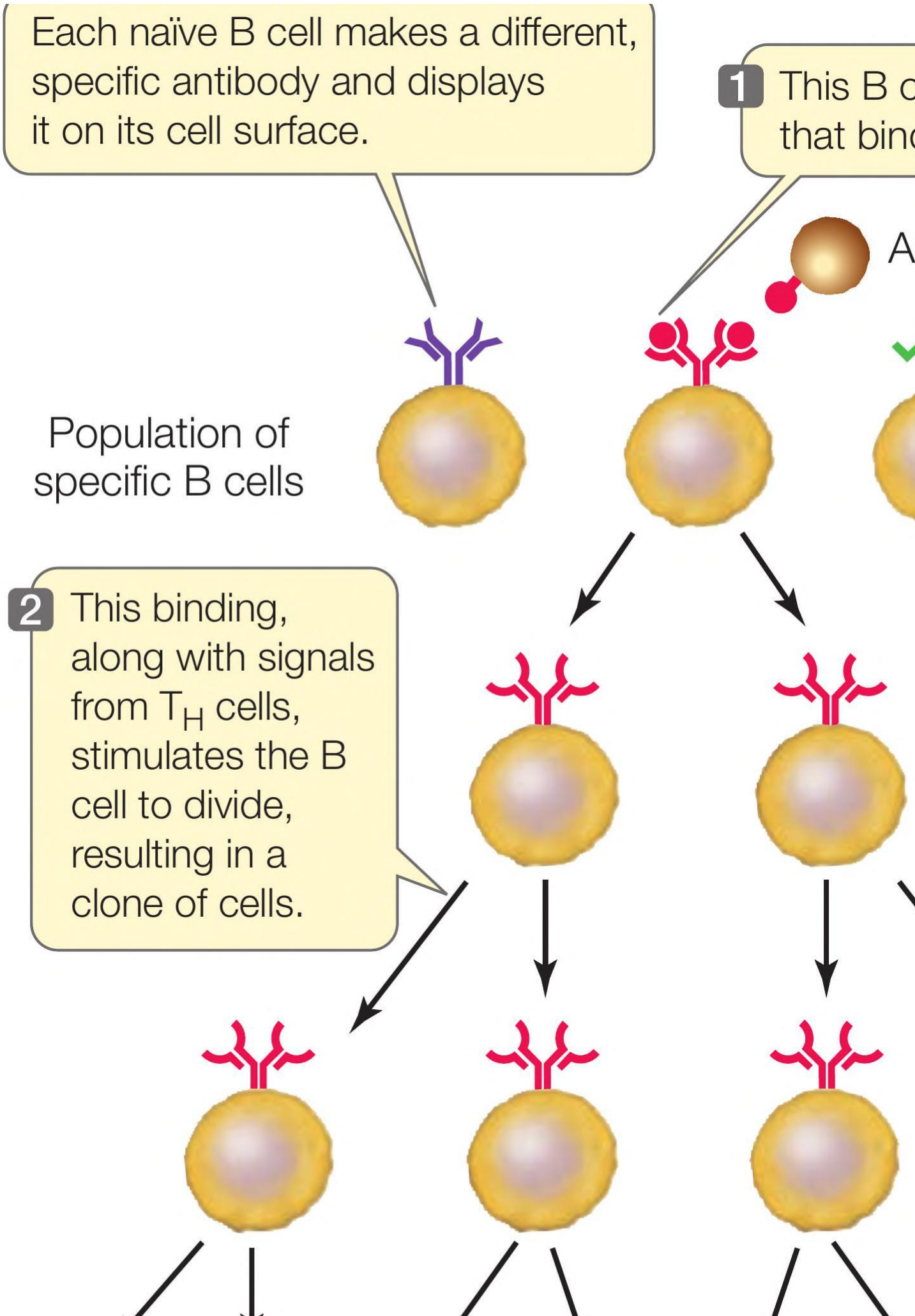
với vi khuẩn nguyên vẹn gây bệnh bạch hầu hoặc dịch lọc không có vi khuẩn của vi khuẩn nuôi cấy 10 ngày tuổi. Giải thích. Triệu chứng Thí nghiệm Liều 0,5 ml Liều 10 ml A Bạch hầu Bạch hầu B Không bạch hầu Không bạch hầu C Bạch hầu Bạch hầu Đi đến BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA khi một phân tử kháng nguyên hoặc một đoạn của phân tử được hiển thị trên bề mặt tế bào và duy nhất Cấu trúc epitop nhô ra khỏi tế bào, nơi nó tiếp xúc với các tế bào T hoặc B gần đó. Các tế bào có thể "trình bày" kháng nguyên đối với hệ thống miễn dịch theo cách này được gọi chung là tế bào trình diện kháng nguyên. Tế bào đuôi gai đóng vai trò quan trọng là tế bào trình diện kháng nguyên, mặc dù các tế bào khác cũng có thể thực hiện chức năng này. Hình 42.7 cung cấp một cái nhìn tổng quan đơn giản về sự trình bày kháng nguyên và vai trò của tế bào T và B trong phản ứng miễn dịch thích nghi.Nhân tố chính tích hợp các phản ứng miễn dịch thể dịch và tế bào là tế bào T-helper (TH). Bằng cách liên kết với kháng nguyên trên tế bào trình diện, tế bào TH sẽ kích thích các sự kiện ở cả hai phản ứng. PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH CỦA THỂ Trong phản ứng miễn dịch dịch thể (từ tiếng Latin hài hước, "chất lỏng"), các kháng thể phản ứng với các kháng nguyên trên mầm bệnh trong máu, bạch huyết và dịch mô. Một con vật có thể tạo ra sự đa dạng đáng kinh ngạc của các kháng thể có khả năng liên kết với hầu hết mọi loại kháng nguyên mà con vật đó gặp phải. Kháng thể được tế bào B tiết ra và di chuyển tự do trong máu và bạch huyết. Một tế bào B cụ thể cũng sở hữu các thụ thể trên bề mặt của nó có tính đặc hiệu tương tự như các kháng thể Jr > "Kháng thể V được tiết ra Lần đầu tiên một kháng nguyên cụ thể xâm nhập vào cơ thể, nó có thể được trình diện và sau đó được phát hiện bằng cách liên kết với thụ thể tế bào T. Sự liên kết này kích hoạt tế bào B có kháng thể thích hợp; tế bào này sinh sôi nảy nở và các tế bào con của nó tạo ra và tiết ra nhiều bản sao của kháng thể. SsSE Hf Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 42.2 Thử thai Lifel 0e.com/at42.2 PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH TẾ BÀO Phản ứng miễn dịch tế bào nhằm chống lại các kháng nguyên đã được thiết lập trong tế bào của động vật chủ. Nó phát hiện và tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc bị đột biến, chẳng hạn như tế bào ung thư biểu hiện các protein đặc biệt do đột biến gây ra. Các tế bào T trong các hạch bạch huyết, dòng máu và khoảng gian bào thực hiện phản ứng miễn dịch tế bào. Những tế bào T này có các protein màng tích hợp - thụ thể tế bào T - nhận biết và liên kết với các kháng nguyên. Các thụ thể tế bào T khá giống với kháng thể về cấu trúc và chức năng, mỗi loại bao gồm các cấu hình phân tử cụ thể liên kết với các kháng nguyên cụ thể. Khi tế bào T liên kết với kháng nguyên, nó sẽ bắt đầu phản ứng miễn dịch và thường dẫn đến sự phá hủy hoàn toàn tế bào chứa kháng nguyên. ¢Thụ thể tế bào T2 PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH TẾ BÀO Phản ứng miễn dịch tế bào nhằm chống lại các kháng nguyên đã được thiết lập trong tế bào của động vật chủ. Nó phát hiện và tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc bị đột biến, chẳng hạn như tế bào ung thư biểu hiện các protein đặc biệt do đột biến gây ra. Các tế bào T trong các hạch bạch huyết, dòng máu và khoảng gian bào thực hiện phản ứng miễn dịch tế bào. Những tế bào T này có các protein màng tích hợp - thụ thể tế bào T - nhận biết và liên kết với các kháng nguyên. Các thụ thể tế bào T khá giống với kháng thể về cấu trúc và chức năng, mỗi loại bao gồm các cấu hình phân tử cụ thể liên kết với các kháng nguyên cụ thể. Khi tế bào T liên kết với kháng nguyên, nó sẽ bắt đầu phản ứng miễn dịch và thường dẫn đến sự phá hủy hoàn toàn tế bào chứa kháng nguyên. ¢Thụ thể tế bào T2 PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH TẾ BÀO Phản ứng miễn dịch tế bào nhằm chống lại các kháng nguyên đã được thiết lập trong tế bào của động vật chủ. Nó phát hiện và tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc bị đột biến, chẳng hạn như tế bào ung thư biểu hiện các protein đặc biệt do đột biến gây ra. Các tế bào T trong các hạch bạch huyết, dòng máu và khoảng gian bào thực hiện phản ứng miễn dịch tế bào. Những tế bào T này có các protein màng tích hợp - thụ thể tế bào T - nhận biết và liên kết với các kháng nguyên. Các thụ thể tế bào T khá giống với kháng thể về cấu trúc và chức năng, mỗi loại bao gồm các cấu hình phân tử cụ thể liên kết với các kháng nguyên cụ thể. Khi tế bào T liên kết với kháng nguyên, nó sẽ bắt đầu phản ứng miễn dịch và thường dẫn đến sự phá hủy hoàn toàn tế bào chứa kháng nguyên. ¢Thụ thể tế bào T

42.3 Khả năng miễn dịch thích ứng phát triển như thế nào? 865 MIỄN DỊCH HUMORAL MIỄN DỊCH TẾ BÀO 42.7 Hệ thống miễn dịch thích ứng Miễn dịch dịch thể liên quan đến việc sản xuất kháng thể bởi các tế bào B. Miễn dịch tế bào liên quan đến việc kích hoạt các tế bào T gây độc tế bào liên kết với các tế bào biểu hiện kháng nguyên. Để biết thêm chi tiết, xem Hình 42.16. Miễn dịch thích ứng phát triển nhờ chọn lọc dòng vô tính. Trước khi các phản ứng vừa mô tả về phản ứng miễn dịch dịch thể và miễn dịch tế bào có thể diễn ra, cơ thể cần tạo ra rất nhiều loại tế bào lympho có khả năng liên kết với các kháng nguyên khác nhau. Làm thế

nào mà sự đa dạng to lớn này phát sinh? Như chúng ta sẽ thảo luận ở Phần 42.4, sự đa dạng này được tạo ra chủ yếu bởi những thay đổi DNA - sắp xếp lại nhiễm sắc thể và các đột biến khác - xảy ra ngay sau khi tế bào B và T được hình thành trong tủy xương. Hàng triệu tế bào B khác nhau phát triển, mỗi tế bào chỉ có thể tạo ra một loại kháng thể. Tương tự, có hàng triệu tế bào T khác nhau, mỗi tế bào có một loại thụ thể tế bào T cụ thể. Do đó, hệ thống miễn dịch thích nghi được "phát triển trước"; - tất cả các bộ máy sẵn có để đáp ứng với sự đa dạng to lớn của các kháng nguyên đều đã có sẵn, ngay cả trước khi chúng ta gặp phải các kháng nguyên. Như chúng tôi đã mô tả, khi một mầm bệnh xâm nhập vào cơ thể động vật có xương sống, nó sẽ kích thích hệ thống miễn dịch bẩm sinh. Ngoài việc kích hoạt các phản ứng phòng thủ của chính nó, hệ thống miễn dịch bẩm sinh còn kích hoạt các phản ứng phòng thủ thích ứng thông qua các kháng nguyên cụ thể được trình bày trên bề mặt của các tế bào trình diện kháng nguyên, đặc biệt là các tế bào đuôi gai. Điều này kích hoạt sự tăng sinh của các tế bào lympho đặc hiệu cho các kháng nguyên cụ thể đó. Sự tăng sinh này diễn ra như thế nào? Câu trả lời nằm ở quá trình chọn lọc dòng vô tính: liên kết kháng nguyên " chọn " một tế bào B hoặc T cụ thể để tăng sinh. Khi một kháng nguyên vừa khít với thụ thể bề mặt trên tế bào B hoặc T và liên kết với nó, tế bào đó sẽ được kích hoạt. Nó phân chia để tạo thành một dòng tế bào (một nhóm giống hệt nhau về mặt di truyền có nguồn gốc từ một tế bào), tất cả đều nhận biết và phản ứng với cùng một kháng nguyên. Quá trình này được minh họa cho các tế bào B trong Hình 42.8. Liên kết và kích hoạt chọn lọc một tế bào lympho cụ thể, trong khi sự tăng sinh tạo ra bản sao, do đó có thuật ngữ "chọn lọc dòng vô tính". Việc xóa dòng vô tính giúp hệ thống miễn dịch phân biệt bản thân với bản thân Thông thường, cơ thể có khả năng chịu đựng các phân tử của chính nó - những phân tử tương tự sẽ tạo ra phản ứng miễn dịch ở một cá thể khác. Một cách mà hệ thống miễn dịch thực hiện điều này là thông qua quá trình xóa dòng vô tính. Điều này xảy ra chủ yếu ở tuyến ức, trong quá trình biệt hóa ban đầu của tế bào T và B, khi các tế bào này gặp phải kháng nguyên của bản thân. Bất kỳ tế bào B hoặc T chưa trưởng thành nào có khả năng tạo ra phản ứng miễn dịch chống lại các kháng nguyên của bản thân đều trải qua quá trình chết tế bào theo chương trình (apoptosis) trong một thời gian ngắn.Trí nhớ miễn dịch dẫn đến phản ứng miễn dịch thứ cấp. Lần đầu tiên động vật có xương sống tiếp xúc với một kháng nguyên cụ thể sẽ có một khoảng thời gian trễ (thường là vài ngày) trước khi các phân tử kháng thể do tế bào B sản xuất và các tế bào T đặc hiệu với kháng nguyên đó tăng lên từ từ. Nhưng trong nhiều năm sau đó - đôi khi là suốt đời - hệ thống miễn dịch "ghi nhớ"; kháng nguyên cụ thể đó, cho phép cơ thể phản ứng nhanh hơn vào lần tiếp theo khi gặp kháng nguyên. Làm thế nào điều này xảy ra? Câu trả lời nằm ở chỗ các tế bào lympho được kích hoạt sẽ phân chia và biệt hóa để tạo ra hai loại tế bào con: tế bào hiệu ứng và tế bào trí nhớ. - Tế bào tác động thực hiện tấn công kháng nguyên. Tế bào Effector B, được gọi là tế bào plasma, tiết ra kháng thể. Tế bào Effector T giải phóng các cytokine và các phân tử khác khởi động các phản ứng tiêu diệt các tế bào không có bản thân hoặc bị biến đổi. Tế bào hiệu ứng chỉ sống được vài ngày. • Các tế bào bộ nhớ (xem Hình 42.8) là các tế bào tồn tại lâu dài, duy trì khả năng bắt đầu phân chia trong thời gian ngắn để tạo ra nhiều tế bào hiệu ứng hơn và nhiều tế bào bộ nhớ hơn. Tế bào B và T trí nhớ có thể tồn tại trong cơ thể hàng chục năm, hiếm khi phân chia. Hai loại tế bào lympho này có thể phản ứng với kháng nguyên theo hai cách khác nhau:

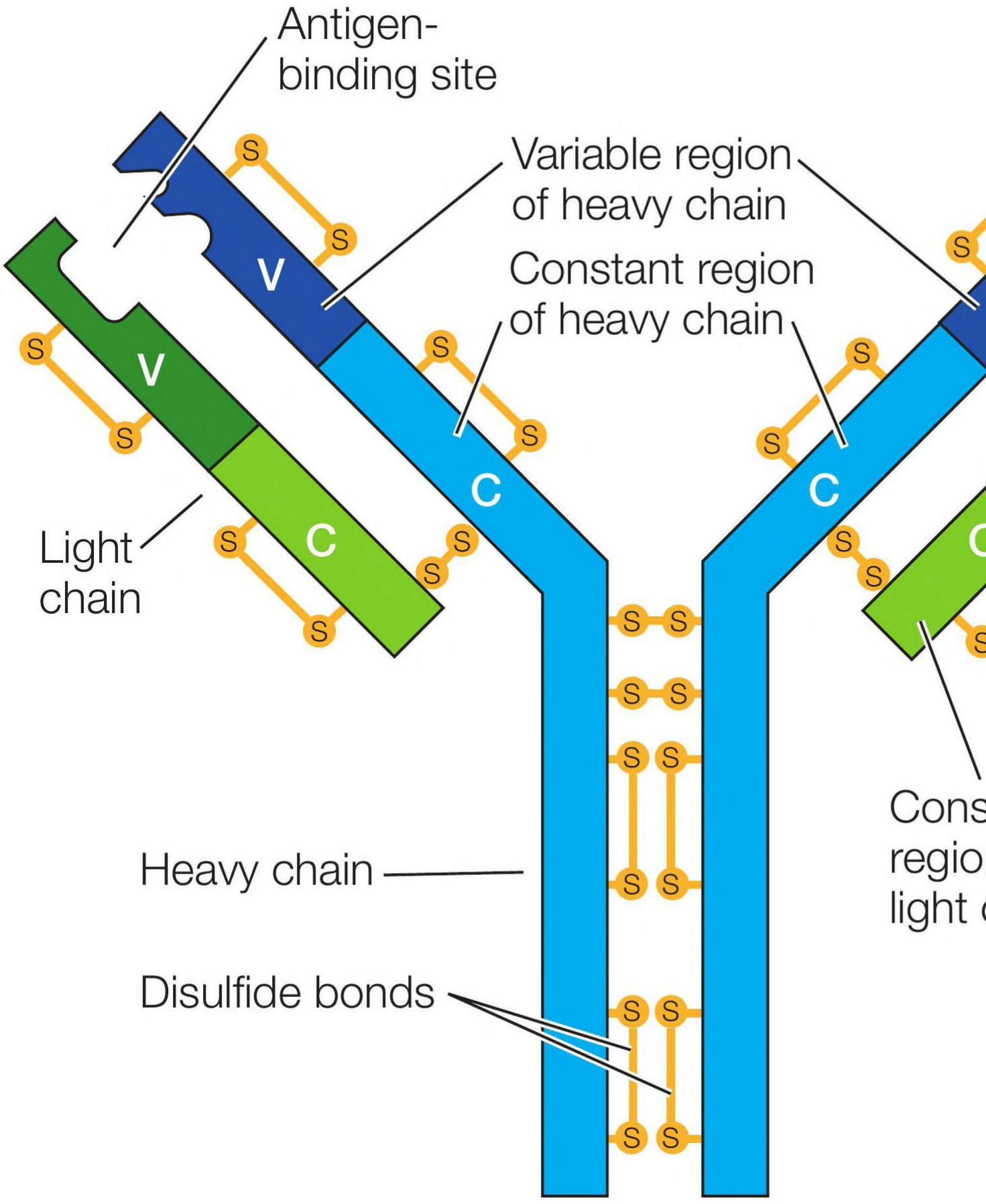

Antibodies made by B cells bind to free antigen and to antigen on the surface of pathogen cells and antigen-presenting cells.
Antigens
Bind
Free antigens
Bind
Antibodies
Bind
Phagocytosis
B cell binds free antigen to its antibody receptors.
B cell
Antigen-presenting cell

866 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ động vật 42.8 Chọn lọc vô tính trong tế bào B Sự liên kết của một kháng nguyên với một thụ thể cụ thể trên bề mặt tế bào B sẽ kích thích tế bào đó phân chia, tạo ra một bản sao của các tế bào giống hệt nhau về mặt di truyền để chống lại kẻ xâm lược đó. Tế bào plasma có mạng lưới nội chất rộng lớn để tổng hợp kháng thể. Mỗi tế bào B ngây thơ tạo ra một kháng thể cụ thể khác nhau và hiển thị nó trên bề mặt tế bào của nó. Tế bào B này tạo ra một kháng thể liên kết với kháng nguyên cụ thể này. Mạng lưới nội chất Khi cơ thể lần đầu tiên gặp một kháng nguyên cụ thể, phản ứng miễn dịch sơ cấp sẽ được kích hoạt, trong đó phản ứng "ngây thơ" sẽ được kích hoạt. Các tế bào lympho (trước đây chưa được tiếp xúc) nhận biết kháng nguyên đó sinh sôi nảy nở để tạo ra các dòng vô tính của tế bào tác động và tế bào trí nhớ. â € ¢ Sau phản ứng miễn dịch ban đầu với một kháng nguyên cụ thể, những lần tiếp xúc tiếp theo với cùng một kháng nguyên sẽ kích hoạt phản ứng miễn dịch thứ cấp nhanh hơn và mạnh mẽ hơn nhiều. Các tế bào trí nhớ liên kết với kháng nguyên đó sẽ sinh sôi nảy nở, tạo ra một đội quân khổng lồ gồm các tế bào plasma và tế bào T tác động. Văc-xin là một ứng dụng của trí nhớ miễn dịch Bạn sẽ nhớ lại thí nghiệm của Behring về việc sử dụng huyết thanh của động vật bị phơi nhiễm bệnh bạch hầu để bảo vệ các động vật khác khỏi bệnh (xem Hình 42.6). Những con vật sống sót và được hiến huyết thanh đã phát triển một phản ứng miễn dịch thích nghi, bao gồm cả các tế bào ghi nhớ giúp bảo vệ lâu dài. Nhờ trí nhớ miễn dịch, việc tiếp xúc với nhiều bệnh tật (bao gồm cả những bệnh thời thơ ấu như thủy đậu) mang lại khả năng miễn dịch tự nhiên đối với những bệnh đó. Hơn nữa, có thể cung cấp khả năng miễn dịch nhân tạo chống lại nhiều bệnh đe dọa tính mạng bằng cách tiêm chủng: đưa kháng nguyên vào cơ thể ở dạng không gây bệnh. Tiêm chủng khởi đầu một phản ứng miễn dịch cơ bản, tạo ra các tế bào ghi nhớ mà không làm cho người đó bị bệnh. Sau đó, nếu một mầm bệnh mang cùng kháng nguyên tấn công thì các tế bào trí nhớ cụ thể đã tồn tại. Chúng nhận ra kháng nguyên và nhanh chóng áp đảo những kẻ xâm lược bằng lượng sản xuất lớn tế bào lympho và kháng thể (Hình 42.9). Vì các kháng nguyên dùng để gây miễn dịch hoặc tiêm chủng được tạo ra bởi các sinh vật gây bệnh nên chúng phải được biến đổi để không thể gây bệnh nhưng vẫn có khả năng kích thích phản ứng miễn dịch. Có ba cách chính để thực hiện việc này: • Bất hoạt bao gồm việc tiêu diệt mầm bệnh bằng nhiệt hoặc hóa chất. • Sự suy giảm liên quan đến việc giảm độc lực của vi-rút bằng cách lây nhiễm vi-rút nhiều lần vào các tế bào trong phòng thí nghiệm; điều này dẫn đến các đột biến ở virus khiến nó không gây bệnh nhưng vẫn được công nhận là không phải của chính nó. Công nghệ DNA tái tổ hợp có thể được sử dụng để tạo ra các đoạn peptide liên kết và kích hoạt tế bào lympho nhưng không có phần gây hại của độc tố protein. Đối với hầu hết trong số khoảng 70 loại vi khuẩn, vi rút, nấm và ký sinh trùng được biết là gây ra các bệnh nghiêm trọng ở người, vắc xin đã có sẵn Quần thể tế bào B cụ thể n Sự liên kết này, cùng với các tín hiệu từ tế bào Th,kích thích tế bào B phân chia, tạo ra một dòng tế bào. Phản ứng miễn dịch sơ cấp: Một số tế bào phát triển thành tế bào plasma (tế bào B tác động) tiết ra kháng thể giống như tế bào mẹ. Bjj Phản ứng miễn dịch thứ cấp tiềm năng: Một số tế bào phát triển thành các tế bào trí nhớ không tiết ra và phân chia với tốc độ thấp, duy trì sự nhân bản. sẵn có hoặc sẽ có trong vài năm tới. Như bạn đã thấy trong câu chuyện mở đầu, việc tiêm chủng đã loại bỏ hoàn toàn hoặc gần như hoàn toàn một số căn bệnh chết người, bao gồm bệnh đậu mùa, bệnh bạch hầu và bệnh bại liệt ở các nước công nghiệp hóa. 42.9 Tiêm chủng Trí nhớ miễn dịch khi tiếp xúc với một kháng nguyên không gây bệnh có thể dẫn đến phản ứng mạnh với tác nhân gây bệnh khi nó xuất hiện muộn hơn.


Each naïve B cell makes a different, specific antibody and displays it on its cell surface.
1 This B c that bin
A
Population of specific B cells
2 This binding, along with signals from T_H cells, stimulates the B cell to divide, resulting in a clone of cells.

42.4 Đáp ứng miễn dịch thể dịch là gì? 867 RECAP Hệ thống miễn dịch thích ứng phản ứng chống lại các phân tử không thuộc bản thân hoặc bị đột biến được gọi là kháng nguyên. Hệ thống này tạo ra sự đa dạng đáng kinh ngạc ở cả kháng thể (do tế bào B sản xuất) và thụ thể tế bào T. Trong phản ứng miễn dịch ban đầu, các tế bào B và tế bào T nhận ra một mầm bệnh cụ thể sẽ sinh sôi nảy nở bằng cách chọn lọc dòng vô tính. Trí nhớ miễn dịch chuẩn bị cho cơ thể phản ứng miễn dịch thứ cấp mạnh mẽ hơn nhiều. â€¢ Làm thế nào để một kháng nguyên bắt đầu phản ứng miễn dịch thích ứng? Xem trang 864-865 và Hình 42.7 â€¢ Mô tả chọn lọc dòng vô tính. Nó đóng góp như thế nào vào trí nhớ miễn dịch? Xem trang 865-866 và Hình 42.8. Vắc xin sử dụng trí nhớ miễn dịch như thế nào? Xem trang. 866 và Hình 42.9 Bây giờ chúng ta đã thảo luận về một số đặc điểm chung của hệ thống miễn dịch thích nghi, hãy tập trung chi tiết hơn vào tế bào lympho B và phản ứng miễn dịch dịch thể. Phản ứng miễn dịch thể dịch là gì? Mỗi ngày, hàng tỷ tế bào B sống sót sau thử nghiệm xóa dòng vô tính và được giải phóng từ tủy xương vào tuần hoàn. Tế bào B là cơ sở cho phản ứng miễn dịch dịch thể. 0^0 Ht Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 42.3 Đời sống đáp ứng miễn dịch dịch thể 0e.com/at42.3 Một số tế bào B phát triển thành tế bào plasma Tế bào B bắt đầu bằng cách tạo ra protein thụ thể trên bề mặt tế bào của nó. Như chúng ta đã thấy, nếu một tế bào B được kích hoạt bằng cách liên kết kháng nguyên với thụ thể này, nó sẽ tạo ra các bản sao của tế bào plasma và tế bào trí nhớ. Các tế bào huyết tương (tác nhân B) tiết ra kháng thể vào máu (xem Hình 42.8). Thông thường, để một tế bào B ngây thơ phát triển thành tế bào plasma tiết kháng thể, tế bào T-helper (TH) có cùng đặc tính cũng phải liên kết với kháng nguyên (xem Hình 42.7). Sự phân chia và biệt hóa của tế bào B được kích thích bởi các tín hiệu hóa học từ tế bào TH. Khi các tế bào plasma phát triển, số lượng ribosome và lượng mạng lưới nội chất trong tế bào chất của chúng tăng lên rất nhiều. Sự gia tăng này cho phép các tế bào tổng hợp và tiết ra một lượng lớn protein kháng thể - lên tới 2.000 phân tử mỗi giây! Tất cả các tế bào plasma phát sinh từ một tế bào B nhất định đều tạo ra các kháng thể đặc hiệu cho kháng nguyên ban đầu liên kết với tế bào B mẹ. Do đó tính đặc hiệu của kháng thể được duy trì khi tế bào B sinh sôi nảy nở. Các kháng thể khác nhau có chung cấu trúc. Kháng thể thuộc một loại protein gọi là globulin miễn dịch. Có một số loại globulin miễn dịch, nhưng tất cả (B) Chuỗi nhẹ 42.10 Cấu trúc của một globulin miễn dịch Bốn chuỗi polypeptide (hai chuỗi nhẹ, hai chuỗi nặng) tạo thành một phân tử globulin miễn dịch. Cả hai biểu diễn sơ đồ (A) và lấp đầy khoảng trống (B) của globulin miễn dịch đều được trình bày ở đây. Chuyển đến Hoạt động 42.3 Cấu trúc globulin miễn dịch Lifel 0e.com/ac42. 3 chứa một tetramer gồm bốn chuỗi polypeptide (Hình 42.10). Trong mỗi phân tử globulin miễn dịch, hai trong số các polypeptide này là chuỗi nhẹ giống hệt nhau và hai chuỗi nặng giống hệt nhau. Liên kết disulfide giữ các chuỗi lại với nhau.Mỗi chuỗi polypeptide có một vùng cố định và một vùng thay đổi: Trình tự axit amin của các vùng cố định giống nhau giữa các globulin miễn dịch. Họ xác định đích đến và chức năng - loại - của mỗi loại globulin miễn dịch. • Trình tự axit amin của các vùng biến đổi là khác nhau đối với từng loại globulin miễn dịch cụ thể. Vị trí gắn kháng nguyên ba chiều của chúng được xác định bởi cấu trúc thứ cấp và chịu trách nhiệm về tính đặc hiệu của kháng thể.

(A)


Antigen-binding site
Variable region of heavy chain
Constant region of heavy chain
Light chain
Heavy chain
Disulfide bonds
V
C
S

868 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ động vật Hai vị trí gắn kháng nguyên trên mỗi phân tử globulin miễn dịch giống hệt nhau, tạo nên kháng thể hóa trị hai (hi, "hai"; hóa trị, "liên kết"). Khả năng liên kết hai phân tử kháng nguyên cùng một lúc, cùng với sự hiện diện của nhiều epitop trên bề mặt của nhiều kháng nguyên (bao gồm các protein lớn, vi rút và vi khuẩn) cho phép các kháng thể tạo thành phức hợp lớn với các kháng nguyên. Những phức hợp này là mục tiêu dễ dàng để thực bào ăn vào và phân hủy. Có năm loại globulin miễn dịch. Trong khi các vùng khác nhau chịu trách nhiệm về tính đặc hiệu của globulin miễn dịch, thì các vùng cố định của chuỗi nặng xác định loại globulin miễn dịch - ví dụ, liệu nó có phải là một thụ thể màng tích hợp hay không (ví dụ, trên bề mặt của tế bào B) hoặc kháng thể hòa tan được tiết vào máu. Năm loại globulin miễn dịch được mô tả trong Bảng 42.2. Lớp phong phú nhất là IgG; những protein kháng thể hòa tan này chiếm khoảng 80% tổng lượng globulin miễn dịch trong máu. Chúng được tạo ra với số lượng lớn nhất trong phản ứng miễn dịch thứ cấp. Các phân tử IgG bảo vệ cơ thể theo nhiều cách. Ví dụ, sau khi một số phân tử IgG liên kết với các kháng nguyên, chúng sẽ được gắn vào bởi TABLE42.2 Lớp kháng thể Lớp Cấu trúc chung Vị trí IgG Monome Y Tự do trong huyết tương; khoảng 80 phần trăm kháng thể lưu hành igM Pentamer & Bề mặt tế bào B; tự do trong huyết tương igD Monomer Y Bề mặt của tế bào B IgA Dimer X Nước bọt, nước mắt, sữa và các chất tiết khác của cơ thể X igE Monomer Y Được tiết ra bởi các tế bào plasma ở da và các mô lót đường tiêu hóa và hô hấp chuỗi nặng của chúng đến đại thực bào. Sự gắn kết này cho phép các đại thực bào tiêu diệt các kháng nguyên bằng quá trình thực bào. Thụ thể kháng thể Màng huyết tương Đại thực bào Sự liên kết của kháng thể với thụ thể sẽ kích hoạt quá trình thực bào. _ Sự đa dạng của globulin miễn dịch là kết quả của sự sắp xếp lại DNA và các đột biến khác. Mỗi tế bào B trưởng thành tạo ra một – và chỉ một – kháng thể đặc hiệu nhắm vào một epitope duy nhất. Như chúng ta đã thấy, có hàng triệu epitope mà con người có thể tiếp xúc hoặc có thể tiếp xúc. Một phép tính đơn giản sử dụng những con số gần đúng cho thấy rằng không thể có một gen duy nhất cho mỗi epitop này: Một gen kháng thể ~ 2.100 cặp bazơ (bp) DNA 10 triệu kháng thể khác nhau ~ 21 tỷ bp DNA Con số này gấp bảy lần kích thước của toàn bộ bộ gen của con người! Phải có cách khác để tạo ra sự đa dạng kháng thể. Hóa ra là thay vì một gen duy nhất mã hóa mỗi globulin miễn dịch, bộ gen của tế bào B đang biệt hóa có số lượng alen hạn chế cho từng vùng (miền) của protein,và sự kết hợp của các alen này tạo ra kháng thể có chức năng phong phú nhất trong các phản ứng miễn dịch sơ cấp và thứ cấp; đi qua nhau thai và cung cấp miễn dịch thụ động cho thụ thể kháng nguyên của thai nhi trên màng tế bào B; lớp kháng thể đầu tiên được tế bào B giải phóng trong phản ứng sơ cấp Thụ thể bề mặt tế bào của tế bào B trưởng thành; quan trọng trong việc kích hoạt tế bào B Bảo vệ bề mặt niêm mạc; ngăn chặn sự gắn kết của mầm bệnh với tế bào biểu mô Liên kết với tế bào mast và tế bào ưa bazơ để làm chúng nhạy cảm với sự liên kết tiếp theo của kháng nguyên, kích hoạt giải phóng histamine góp phần gây viêm và một số phản ứng dị ứng

42.4 Đáp ứng miễn dịch thể dịch là gì? 869 I \ Vùng biến đổi cho chuỗi nặng của một kháng thể cụ thể được mã hóa bởi một gen \/, một gen D và một gen J. Mỗi gen này được lấy từ một nhóm các gen giống nhau. V _ _ y | \ Vùng cố định được chọn từ một nhóm gen khác. Số cách kết hợp có thể có để tạo ra chuỗi nặng globulin miễn dịch từ các nhóm gen ^ này là (100 IQ (30 D)(6 J){ 8 C) = 144.000. _ Gen mã hóa vùng biến đổi (V) Gen mã hóa vùng cố định (C) i V,' V2...V^oo Di_ D2...Dâ€ž3o Ji J2...J6 | i i (biến) (đa dạng) (nối) , i i | gen và gen gen | i i i i DNA !1 2 3 4. ..100 ro GO o 1 ...6 â– 1 \L 5 73 yl y2p y2a s a â– 42.11 Các gen chuỗi nặng Chuỗi nặng globulin miễn dịch của chuột có bốn vùng, mỗi miền được mã hóa bởi một trong nhiều gen có thể được chọn từ một cụm gen tương tự. trình tự mã hóa (VDJ) của vùng biến đổi chuỗi nặng. Vì vậy, số lượng các chuỗi nặng khác nhau có thể được tạo ra thông qua quá trình tái tổ hợp ngẫu nhiên này là khá lớn: 100 Vx30Dx6/ = 18.000 tổ hợp có thể có. Nếu chúng ta giả sử mức độ đa dạng tương tự trong vùng biến đổi của chuỗi nhẹ, thì số lượng tổ hợp có thể có của chuỗi nhẹ và nặng -Các vùng biến đổi chuỗi là: 18.000 chuỗi nhẹ khác nhau x 18.000 chuỗi nặng khác nhau = 324 triệu khả năng! đa dạng. Đầu tiên chúng ta hãy xem xét quá trình xáo trộn bất thường bộ gen này để tạo ra sự đa dạng miễn dịch to lớn đặc trưng cho từng cá thể động vật có vú. Quá trình này ảnh hưởng đến vùng biến đổi, phần của globulin miễn dịch nhận biết một epitope cụ thể. Tiếp theo chúng ta sẽ xem các sự kiện tương tự liên quan đến vùng cố định tạo ra năm loại globulin miễn dịch như thế nào, chúng có vị trí hoặc chức năng tế bào khác nhau trong cơ thể. Mỗi gen mã hóa chuỗi globulin miễn dịch trên thực tế là một "siêu gen". được tập hợp bằng phương pháp tái tổ hợp di truyền từ một số cụm

gen nhỏ hơn nằm rải rác dọc theo một phần của nhiễm sắc thể. Vùng như vậy trong bộ gen của chuột được thể hiện trong Hình 42.1 1 . Mỗi tế bào trong cơ thể có hàng trăm gen globulin miễn dịch nằm trong các cụm riêng biệt có khả năng tham gia vào quá trình tổng hợp cả vùng biến đổi và vùng cố định của chuỗi globulin miễn dịch. Trong hầu hết các tế bào và mô của cơ thể, những gen này vẫn còn nguyên vẹn và tách biệt với nhau. Nhưng trong quá trình phát triển của tế bào B, những gen này bị cắt bỏ, sắp xếp lại và liên kết với nhau trong các sự kiện tái tổ hợp DNA. Một gen từ mỗi cụm được chọn ngẫu nhiên để tham gia và các gen khác sẽ bị xóa. Theo cách này, một siêu gen globulin miễn dịch duy nhất được tập hợp từ các "bộ phận" được chọn ngẫu nhiên; Mỗi tiền thân tế bào B tập hợp hai siêu gen, một siêu gen cho một chuỗi nặng cụ thể và siêu gen kia được lắp ráp độc lập cho một chuỗi nhẹ cụ thể. Ở người và chuột, hai họ gen mã hóa vùng biến đổi của chuỗi nhẹ,và ba họ mã hóa vùng biến đổi của chuỗi nặng. Ví dụ, ở chuột, vùng biến đổi của chuỗi nặng được tập hợp từ 100 V, 30 D và 6/gen (xem Hình 42.11). Mỗi tế bào B chọn ngẫu nhiên một gen từ mỗi cụm này để tạo ra gen cuối cùng. Thậm chí, sự đa dạng hơn còn được tạo ra bởi nhiều loại đột biến xảy ra trong các sự kiện tái tổ hợp. Những đột biến này có thể xảy ra thông qua sự tái tổ hợp không chính xác và tỷ lệ đột biến tự phát cao ở các gen globulin miễn dịch. Những sự kiện di truyền này là không thể đảo ngược - một khi trình tự mã hóa cuối cùng đã được tập hợp cho các vùng biến đổi của chuỗi nhẹ và chuỗi nặng của tế bào B, thì tính đặc hiệu của epitope của tế bào B đó không thể thay đổi. Ví dụ đáng chú ý này về sự biệt hóa tế bào không thể đảo ngược tạo ra sự đa dạng to lớn của các globulin miễn dịch từ cùng một bộ gen ban đầu. Một quá trình tương tự dẫn đến sự đa dạng của các thụ thể tế bào T, điều mà chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn trong Phần 42.5. Sau khi quá trình tiền phiên mã hoàn tất, mỗi siêu gen sẽ được phiên mã và sau đó được dịch mã để tạo ra chuỗi nhẹ hoặc chuỗi nặng globulin miễn dịch. Chúng kết hợp với nhau để tạo thành một protein globulin miễn dịch hoạt động, như trong Hình 42.1 2. Hình này cho thấy vùng biến đổi liên kết với đoạn vùng cố định jlx, tạo thành gen cho globulin miễn dịch thuộc lớp IgM (xem bên dưới). Tuy nhiên, hệ thống di truyền này vẫn có khả năng thực hiện những loại thay đổi khác. Tế bào B hoặc tế bào plasma có thể chuyển đổi lớp globulin miễn dịch mà nó tạo ra trong khi vẫn giữ được tính đặc hiệu của kháng nguyên. 0j$E Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.4 Tế bào A B tạo ra kháng thể SfeSE Lifel 0e.com/at42.4 Vùng cố định có liên quan đến việc chuyển đổi lớp globulin miễn dịch Bảng 42.2 mô tả các loại globulin miễn dịch khác nhau và chức năng của chúng. Nói chung, một ô B chỉ tạo ra một lớpHình này cho thấy vùng biến đổi kết hợp với đoạn vùng cố định jlx, tạo thành gen cho globulin miễn dịch thuộc lớp IgM (xem bên dưới). Tuy nhiên, hệ thống di truyền này vẫn có khả năng thực hiện những loại thay đổi khác. Tế bào B hoặc tế bào plasma có thể chuyển đổi lớp globulin miễn dịch mà nó tạo ra trong khi vẫn giữ được tính đặc hiệu của kháng nguyên. 0j$E Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.4 Tế bào A B tạo ra kháng thể SfeSE Lifel 0e.com/at42.4 Vùng cố định có liên quan đến việc chuyển đổi lớp globulin miễn dịch Bảng 42.2 mô tả các loại globulin miễn dịch khác nhau và chức năng của chúng. Nói chung, một ô B chỉ tạo ra một lớpHình này cho thấy vùng biến đổi kết hợp với đoạn vùng cố định jlx, tạo thành gen cho globulin miễn dịch thuộc lớp IgM (xem bên dưới). Tuy nhiên, hệ thống di truyền này vẫn có khả năng thực hiện những loại thay đổi khác. Tế bào B hoặc tế bào plasma có thể chuyển đổi lớp globulin miễn dịch mà nó tạo ra trong khi vẫn giữ được tính đặc hiệu của kháng nguyên. 0j$E Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.4 Tế bào A B tạo ra kháng thể SfeSE Lifel 0e.com/at42.4 Vùng cố định có liên quan đến việc chuyển đổi lớp globulin miễn dịch Bảng 42.2 mô tả các loại globulin miễn dịch khác nhau và chức năng của chúng. Nói chung, một ô B chỉ tạo ra một lớp

870 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ động vật (A) Sắp xếp lại DNA Vùng biến đổi _ A â€œA r Vùng cố định A _ Đoạn J Đoạn C DNA phôi (B) Phiên mã và ghép RNA VDJ nối DNA tế bào B Phiên mã VDJ Bản phiên mã RNA sơ cấp Nối mRNA Dịch 42.12 Tái tổ hợp gen chuỗi nặng và ghép nối RNA Hai loại sắp xếp lại trong cụm gen chuỗi nặng cần thiết cho sự hình thành kháng thể. (A) Trước khi phiên mã, DNA được sắp xếp lại để nối từng gen V, D và J thành một siêu gen có vùng biến đổi. (B) Sau khi phiên mã, quá trình ghép nối RNA nối vùng VDJ với vùng cố định. Sau khi các đoạn DNA V, D, J và C được nối với nhau, siêu gen chức năng thu được sẽ được phiên mã. Việc ghép bản phiên mã RNA sơ cấp sẽ loại bỏ bất kỳ intron nào. Chuỗi nhẹ Chuỗi nặng tại một thời điểm. Nhưng việc chuyển đổi lớp có thể xảy ra, trong đó tế bào B thay đổi lớp globulin miễn dịch mà nó tổng hợp. Ví dụ, tế bào B tạo IgM có thể chuyển sang tạo IgG. Trong giai đoạn đầu đời, tế bào B tạo ra các phân tử IgM, là các thụ thể chịu trách nhiệm nhận biết một kháng

nguyên cụ thể. Lúc này, vùng cố định của chuỗi nặng được mã hóa bởi gen vùng cố định đầu tiên, gen p (xem Hình 42.11 và 42.12). Nếu tế bào B sau này trở thành tế bào plasma trong phản ứng miễn dịch dịch thể, thì một quá trình xóa khác xảy ra trong DNA của tế bào, định vị các gen vùng biến đổi (bao gồm cùng các gen V, D và /) bên cạnh một vùng cố định gen ở xa hơn trên phân tử DNA ban đầu (Hình 42.1 3). Việc xóa DNA như vậy sẽ tạo ra một globulin miễn dịch mới có vùng cố định khác của chuỗi nặng và do đó có chức năng khác (xem Bảng 42.2). Tuy nhiên, globulin miễn dịch này có cùng vùng biến đổi - và do đó có cùng tính đặc hiệu của kháng nguyên - như IgM do tế bào B gốc tạo ra. Protein globulin miễn dịch mới rơi vào một trong bốn loại còn lại (IgA, IgD, IgE hoặc IgG), tùy thuộc vào gen nào trong số các gen vùng cố định được đặt liền kề với các gen vùng biến đổi. Điều gì kích hoạt chuyển lớp? Tế bào Th chỉ đạo quá trình phản ứng miễn dịch và xác định bản chất của cuộc tấn công vào kháng nguyên. Các tế bào T này gây ra sự chuyển đổi lớp bằng cách gửi tín hiệu cytokine. Các cytokine liên kết với các thụ thể Vùng cố định _ A _ DNA Vùng biến đổi gen IgM DNA mRNA _ Y 2a _ * _ Â £ _ i –Dâ€”J rzp yzu c Phiên mã và ghép nối Sắp xếp lại DNA Việc xóa một phần của vùng cố định gây ra một gen C mới được biểu hiện (IgG thay vì IgM). 42.13 Chuyển lớp: Trao đổi vùng C Siêu gen được tạo ra bằng cách nối các gen V, D, J và C (xem Hình 42.12) sau đó có thể được sửa đổi, khiến cho một vùng C khác được phiên mã. Việc sửa đổi này, được gọi là chuyển lớp, được thực hiện bằng cách xóa một phần của cụm gen vùng cố định. Trên đây là sự chuyển lớp từ IgM sang IgG.

42.5 Phản ứng miễn dịch tế bào là gì? 871 trên các tế bào B mục tiêu, tạo ra các tầng truyền tín hiệu dẫn đến sự tái tổ hợp và làm thay đổi biểu hiện của các gen globulin miễn dịch. Kháng thể đơn dòng có nhiều công dụng. Tính đặc hiệu của kháng thể gợi ý cho các nhà khoa học rằng chúng có thể hữu ích trong việc phát hiện các chất cụ thể trong phòng thí nghiệm. Tuy nhiên, phản ứng miễn dịch đối với một kháng nguyên phức tạp là đa dòng - nghĩa là hầu hết các kháng nguyên đều mang nhiều yếu tố quyết định kháng nguyên khác nhau và sẽ tạo ra một hỗn hợp kháng thể phức tạp, mỗi kháng thể được tạo ra bởi một dòng tế bào B khác nhau. Hơn nữa, như đã nhấn mạnh trong nghiên cứu về hóa sinh của chúng tôi, nhiều phân tử sinh học có chung các vùng có cấu trúc tương tự - ví dụ, tất cả các hormone steroid ở người đều có cấu trúc nhiều vòng tương tự nhau (xem Hình 41.2). Nhóm kháng thể đa dòng nhắm vào estrogen có thể không có nhiều thông tin vì một số kháng thể sẽ liên kết với bất kỳ hormone steroid nào có trong mẫu máu. Hữu ích hơn sẽ là một dòng tế bào B tạo ra một lượng lớn kháng thể chỉ liên kết với một epitop cụ thể - một kháng thể đơn dòng. Có thể sử dụng nhiều phương pháp khác nhau để tạo ra kháng thể đơn dòng trong phòng thí nghiệm. Kháng thể đơn dòng có nhiều ứng dụng: • Xét nghiệm miễn dịch liên quan đến việc sử dụng kháng thể đơn dòng để phát hiện một lượng nhỏ phân tử trong mô và chất lỏng. Ví dụ, kỹ thuật này được sử dụng trong các xét nghiệm mang thai để phát hiện gonadotropin màng đệm ở người, loại hormone được tạo ra bởi phôi đang phát triển. “Liệu pháp miễn dịch liên quan đến việc sử dụng các kháng thể đơn dòng nhằm mục tiêu chống lại các kháng nguyên trên bề mặt tế bào ung thư. Sự kết hợp của phối tử phóng xạ hoặc chất độc với kháng thể biến nó thành một "quả bom thông minh" y tế. Theo cách tiếp cận liên quan, bản thân sự liên kết của kháng thể là đủ để kích hoạt phản ứng miễn dịch tế bào tiêu diệt ung thư. Đây là trường hợp của trastuzumab (Herceptin), một kháng thể đơn dòng liên kết với thụ thể yếu tố tăng trưởng trên một số tế bào ung thư vú. RECAP Đáp ứng miễn dịch dịch thể dựa trên sự tổng hợp các globulin miễn dịch cụ thể của tế bào B. Tính đặc hiệu của globulin miễn dịch bắt nguồn từ trình tự axit amin của các vùng biến đổi của nó. Tế bào B có thể tạo ra hàng triệu globulin miễn dịch với các đặc tính khác nhau bằng cách sắp xếp lại các gen mã hóa các vùng khác nhau của chuỗi nặng và chuỗi nhẹ. Kháng thể đơn dòng đặc hiệu cho một epitope và có thể được sản xuất nhân tạo để sử dụng trong chẩn đoán và điều trị. “Tế bào B phản ứng thế nào với kháng nguyên? Xem trang. 867 – Cấu trúc của phân tử kháng thể liên quan như thế nào đến chức năng của nó? Xem trang 867-868 và Hình 42.10 – Làm thế nào có thể tạo ra hàng triệu kháng thể với các đặc tính khác nhau từ một số lượng gen tương đối nhỏ? Xem trang 869-870 và Hình 42.11 và 42.12. Vai trò của vùng cố định của globulin miễn dịch trong việc chuyển đổi lớp là gì? Xem trang. 870 và Hình 42.13 â€¢ Kháng thể đơn dòng là gì và chúng được sử dụng như thế nào? Xem trang.871 Bằng cách tạo ra kháng thể, tế bào B đóng vai trò chính trong phản ứng miễn dịch dịch thể. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang phản ứng miễn dịch tế bào, trong đó tế bào T hoạt động ở tất cả các giai đoạn. Phản ứng miễn dịch tế bào là gì? Hai loại tế bào T tác động (tế bào T trợ giúp và tế bào T gây độc tế bào) có liên quan đến phản ứng miễn dịch tế bào. Chúng hoạt động cùng với các protein của phức hợp tương hợp mô học

chính (protein MHC), hiện diện các kháng nguyên trên bề mặt tế bào và góp phần vào khả năng chịu đựng của hệ thống miễn dịch đối với các tế bào của chính cơ thể. BĐi tới Hướng dẫn hoạt hình 42.5 Đời sống đáp ứng miễn dịch tế bào 0e.com/at42.5 Các thụ thể tế bào T liên kết với các kháng nguyên trên bề mặt tế bào Giống như tế bào B, tế bào T có các thụ thể màng cụ thể. Tuy nhiên, thụ thể tế bào T không phải là một globulin miễn dịch mà là một glycoprotein có trọng lượng phân tử bằng khoảng một nửa trọng lượng phân tử của IgG. Nó được tạo thành từ hai chuỗi polypeptide, mỗi chuỗi được mã hóa bởi một gen riêng biệt (Hình 42.14). Hai chuỗi có các vùng riêng biệt với trình tự axit amin không đổi và thay đổi. Giống như trong các globulin miễn dịch, các vùng biến đổi cung cấp vị trí để liên kết đặc hiệu với kháng nguyên. Nhưng có một điểm khác biệt chính: trong khi một kháng thể có thể liên kết với bất kỳ kháng nguyên nào, cho dù nó có hiện diện trên bề mặt tế bào hay không, thì thụ thể tế bào T chỉ liên kết với một kháng nguyên được hiển thị bởi protein MHC trên bề mặt kháng nguyên- tế bào trình bày hoặc tế bào đích. 42.14 Thụ thể tế bào T Các thụ thể trên tế bào lympho T nhỏ hơn thụ thể trên tế bào lympho B, nhưng hai polypeptide của chúng chứa cả vùng biến đổi và vùng cố định. Giống như các thụ thể của tế bào B, vùng cố định cố định thụ thể trong màng sinh chất, trong khi các vùng thay đổi thiết lập tính đặc hiệu để liên kết với kháng nguyên.thụ thể tế bào T chỉ liên kết với kháng nguyên được hiển thị bởi protein MHC trên bề mặt của tế bào đích hoặc tế bào trình diện kháng nguyên. 42.14 Thụ thể tế bào T Các thụ thể trên tế bào lympho T nhỏ hơn thụ thể trên tế bào lympho B, nhưng hai polypeptide của chúng chứa cả vùng biến đổi và vùng cố định. Giống như các thụ thể của tế bào B, vùng cố định cố định thụ thể trong màng sinh chất, trong khi các vùng thay đổi thiết lập tính đặc hiệu để liên kết với kháng nguyên.thụ thể tế bào T chỉ liên kết với kháng nguyên được hiển thị bởi protein MHC trên bề mặt của tế bào đích hoặc tế bào trình diện kháng nguyên. 42.14 Thụ thể tế bào T Các thụ thể trên tế bào lympho T nhỏ hơn thụ thể trên tế bào lympho B, nhưng hai polypeptide của chúng chứa cả vùng biến đổi và vùng cố định. Giống như các thụ thể của tế bào B, vùng cố định cố định thụ thể trong màng sinh chất, trong khi các vùng thay đổi thiết lập tính đặc hiệu để liên kết với kháng nguyên.

 Khi tế bào T được kích hoạt khi tiếp xúc với một kháng nguyên cụ thể, nó sẽ sinh sôi nảy nở và tạo thành một bản sao. Con cháu của nó hình thành các bản sao của hai loại tế bào T tác động: Các tế bào T gây độc tế bào, hoặc tế bào Tc, nhận biết các tế bào bị nhiễm virus hoặc bị đột biến và tiêu diệt chúng bằng cách gây ra sự ly giải (xem trang 874). • Tế bào T trợ giúp (tế bào TH, còn được gọi là tế bào T trợ giúp) hỗ trợ cả phản ứng miễn dịch tế bào và thể dịch. Protein MHC trình diện kháng nguyên cho tế bào T. Các thụ thể tế bào T không liên kết trực tiếp với kháng nguyên. Thay vào đó, chúng liên kết với các kháng nguyên liên kết với glycoprotein bề mặt tế bào, một loại protein MHC. Với một số họ gen và hàng trăm alen, protein MHC là dấu hiệu bề mặt tế bào đánh dấu tính cá thể di truyền. Sự đa dạng của protein MHC cũng có nghĩa là có nhiều khả năng trình diện kháng nguyên cho thụ thể tế bào T. Có hai loại protein MHC. Cả hai đều có chức năng trình diện kháng nguyên cho các tế bào lympho T khác nhau: Protein MHC loại I hiện diện trên bề mặt của mọi tế bào có nhân trong cơ thể động vật có xương sống. Chúng cho phép các tế bào Tc nhận ra các tế bào bị nhiễm virus và tiêu diệt chúng. Các đoạn protein virut có tính kháng nguyên được tạo phức với MHC I bên trong tế bào và sau đó phức hợp này được đưa đến màng sinh chất. Sau đó, tế bào Tc có thụ thể tế bào T thích hợp sẽ liên kết với phức hợp kháng nguyên MHC. Để đảm bảo liên kết, tế bào Tc còn có một protein bề mặt tế bào gọi là CD8, có chức năng nhận biết và liên kết với MHC I. Protein MHC loại II được tìm thấy chủ yếu trên bề mặt tế bào B, đại thực bào và các tế bào trình diện kháng nguyên khác, bao gồm cả tế bào đuôi gai (xem Hình 42.2). Khi một trong những tế bào này ăn phải mầm bệnh như vi khuẩn, các kháng nguyên của vi khuẩn sẽ bị phân hủy thành một phagosome. Một phân tử MHC II có thể liên kết với một trong các mảnh và mang nó đến bề mặt tế bào, nơi nó được trình diện cho tế bào Th (Hình 42.1 5). Tế bào Th có một protein bề mặt gọi là CD4, có chức năng nhận biết và liên kết với MHC II. Bảng 42.3 tóm tắt thông tin về protein MHC, nguồn gốc tế bào của kháng nguyên và tế bào lympho T. Để hoàn thành vai trò của mình trong việc trình diện kháng nguyên, mỗi loại protein MHC có một vị trí liên kết kháng nguyên có thể chứa một peptide gồm khoảng 10 đến 20 axit amin. Thụ thể tế bào T không chỉ nhận biết đoạn kháng nguyên mà còn nhận biết protein MHC I hoặc II mà đoạn này gắn vào. Protein MHC đóng vai trò quan trọng trong việc lựa chọn tế bào T trong quá trình phát triển của chúng ở tuyến ức: Kháng nguyên | Tế bào trình diện kháng nguyên tiếp nhận kháng nguyên bằng quá trình thực bào. @Tế bào

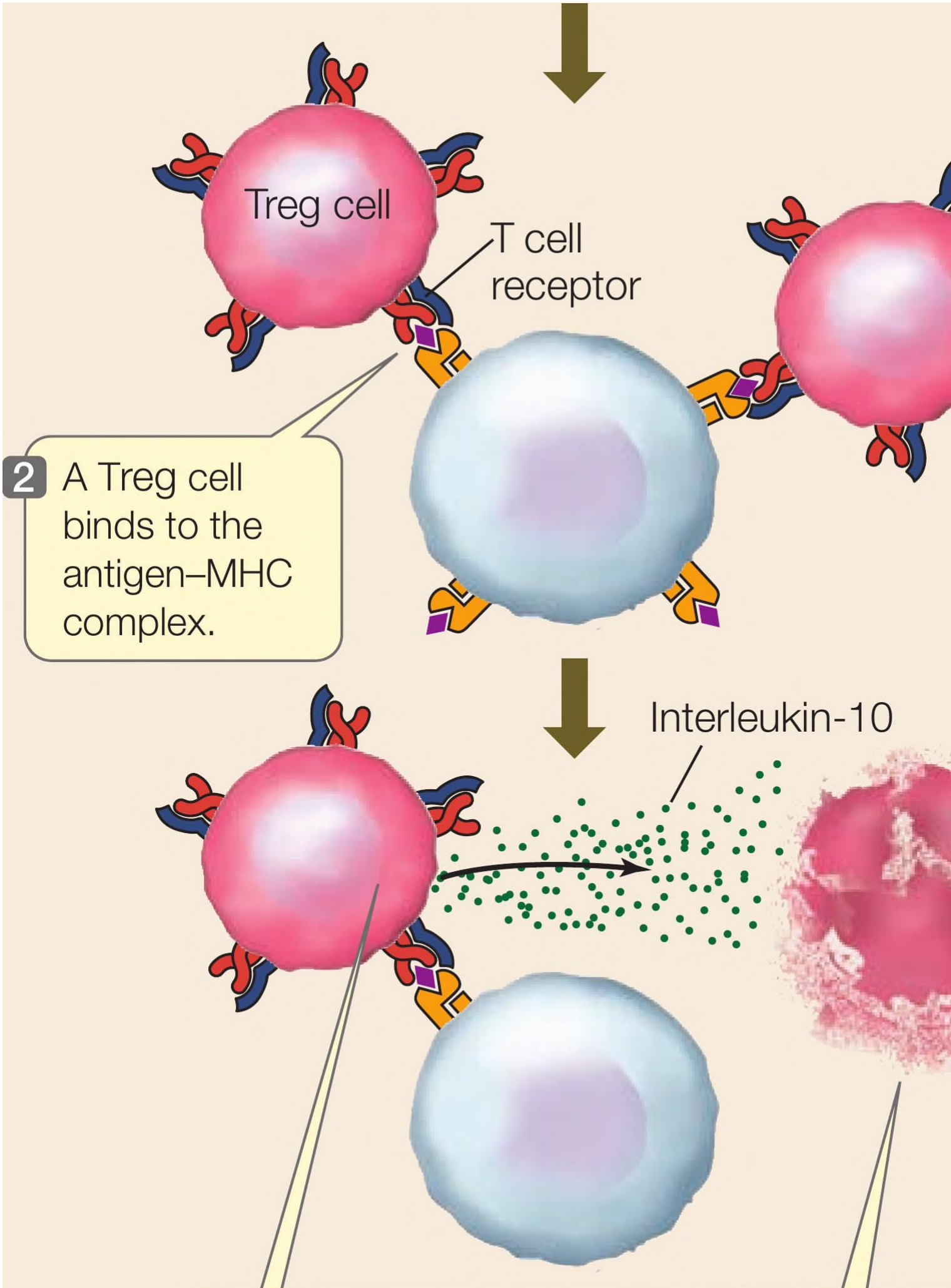
phân hủy kháng nguyên thành các mảnh trong phagosome. Protein MHC lớp II liên kết với một đoạn kháng nguyên. Protein MHC loại II 0 MHC trình diện kháng nguyên cho tế bào TH, 42.15 Đại thực bào là tế bào trình diện kháng nguyên Một đoạn kháng nguyên được MHC II trình diện trên bề mặt của đại thực bào. Các thụ thể tế bào T trên một tế bào T-helper cụ thể sau đó có thể liên kết và tương tác sâu hơn với phức hợp kháng nguyên-MHC II.một cơ chế ngăn chặn hệ thống miễn dịch thích nghi phản ứng với các phân tử của bản thân. Tế bào T trợ giúp và protein MHC II góp phần vào phản ứng miễn dịch dịch thể. Khi tế bào TH sống sót sau quá trình chọn lọc và liên kết với tế bào trình diện kháng nguyên, nó sẽ giải phóng các cytokine kích hoạt tế bào Th để sinh sôi nảy nở, tạo ra một bản sao của tế bào TH với tính đặc hiệu giống nhau. Các bước đến thời điểm này tạo thành giai đoạn kích hoạt phản ứng miễn dịch dịch thể và chúng xảy ra trong các mô bạch huyết. Tiếp theo là giai đoạn tác động, trong đó tế bào Th kích hoạt các tế bào B ngây thơ có cùng đặc tính để tạo ra kháng thể. Tế bào B cũng là tế bào trình diện kháng nguyên. Các tế bào B tiếp nhận các kháng nguyên liên kết với các thụ thể globulin miễn dịch bề mặt của chúng bằng quá trình nhập bào, phá vỡ chúng và hiển thị các đoạn kháng nguyên trên protein MHC lớp II. Khi tế bào Th liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC II được hiển thị, nó sẽ giải phóng các cytokine khiến tế bào B tạo ra một bản sao của tế bào plasma (Hình 42.1 6A). Cuối cùng, các tế bào plasma tiết ra kháng thể, hoàn thành giai đoạn tác động của phản ứng miễn dịch dịch thể. ™ Liên kết với protein MHC. Thụ thể tế bào T không nên liên kết với một mình kháng nguyên mà với phức hợp kháng nguyên-MHC, bởi vì tế bào T được kích hoạt bởi kháng nguyên hiện diện trên bề mặt tế bào chứ không phải kháng nguyên tự do. Ở đây có sự chọn lọc tích cực đối với các tế bào T liên kết với protein MHC. Bất kỳ tế bào T nào không nhận ra protein MHC (và do đó sẽ không liên kết với các tế bào trình diện kháng nguyên) sẽ bị loại bỏ ngay sau khi chúng phát triển; phần còn lại của ô T chuyển sang bước lựa chọn tiếp theo. ™ Liên kết với các peptide tự liên kết với protein MHC tự thân. Trong trường hợp này có sự chọn lọc tiêu cực các tế bào T liên kết với các kháng nguyên tự có trên protein MHC. Điều này giúp loại bỏ việc sản xuất thêm các tế bào T phản ứng với các kháng nguyên của bản thân. Lựa chọn tiêu cực thông qua việc xóa dòng vô tính (xem trang 874) là BẢNG 42.3 Sự tương tác giữa tế bào T và tế bào trình diện kháng nguyên Loại tế bào Trình diện kháng nguyên MHC Lớp T Tế bào loại T Protein bề mặt tế bào Bất kỳ tế bào nào Đoạn protein nội bào Tế bào T độc tế bào loại 1 (Tc) CD8 Đại thực bào, tế bào đuôi gai và tế bào B Các mảnh từ protein ngoại bào Tế bào T trợ giúp loại II (Th) CD4và trình diện các đoạn kháng nguyên trên protein MHC lớp II. Khi tế bào Th liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC II được hiển thị, nó sẽ giải phóng các cytokine khiến tế bào B tạo ra một bản sao của tế bào plasma (Hình 42.1 6A). Cuối cùng, các tế bào plasma tiết ra kháng thể, hoàn thành giai đoạn tác động của phản ứng miễn dịch dịch thể. ™ Liên kết với protein MHC. Thụ thể tế bào T không nên liên kết với một mình kháng nguyên mà với phức hợp kháng nguyên-MHC, bởi vì tế bào T được kích hoạt bởi kháng nguyên hiện diện trên bề mặt tế bào chứ không phải kháng nguyên tự do. Ở đây có sự chọn lọc tích cực đối với các tế bào T liên kết với protein MHC. Bất kỳ tế bào T nào không nhận ra protein MHC (và do đó sẽ không liên kết với các tế bào trình diện kháng nguyên) sẽ bị loại bỏ ngay sau khi chúng phát triển; phần còn lại của ô T chuyển sang bước lựa chọn tiếp theo. ™ Liên kết với các peptide tự liên kết với protein MHC tự thân. Trong trường hợp này có sự chọn lọc tiêu cực các tế bào T liên kết với các kháng nguyên tự có trên protein MHC. Điều này giúp loại bỏ việc sản xuất thêm các tế bào T phản ứng với các kháng nguyên của bản thân. Lựa chọn tiêu cực thông qua việc xóa dòng vô tính (xem trang 874) là BẢNG 42.3 Sự tương tác giữa tế bào T và tế bào trình diện kháng nguyên Loại tế bào Trình diện kháng nguyên MHC Lớp T Tế bào loại T Protein bề mặt tế bào Bất kỳ tế bào nào Đoạn protein nội bào Tế bào T độc tế bào loại 1 (Tc) CD8 Đại thực bào, tế bào đuôi gai và tế bào B Các mảnh từ protein ngoại bào Tế bào T trợ giúp loại II (Th) CD4và trình diện các đoạn kháng nguyên trên protein MHC lớp II. Khi tế bào Th liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC II được hiển thị, nó sẽ giải phóng các cytokine khiến tế bào B tạo ra một bản sao của tế bào plasma (Hình 42.1 6A). Cuối cùng, các tế bào plasma tiết ra kháng thể, hoàn thành giai đoạn tác động của phản ứng miễn dịch dịch thể. ™ Liên kết với protein MHC. Thụ thể tế bào T không nên liên kết với một mình kháng nguyên mà với phức hợp kháng nguyên-MHC, bởi vì tế bào T được kích hoạt bởi kháng nguyên hiện diện trên bề mặt tế bào chứ không phải kháng nguyên tự do. Ở đây có sự chọn lọc tích cực đối với các tế bào T liên kết với protein MHC. Bất kỳ tế bào T nào không nhận ra protein MHC (và do đó sẽ không liên kết với các tế bào trình diện kháng nguyên) sẽ bị loại bỏ ngay sau khi chúng phát triển; phần còn lại của ô T chuyển sang bước lựa chọn tiếp theo. ™ Liên kết với các peptide tự liên kết với protein MHC tự

thân. Trong trường hợp này có sự chọn lọc tiêu cực các tế bào T liên kết với các kháng nguyên tự có trên protein MHC. Điều này giúp loại bỏ việc sản xuất thêm các tế bào T phản ứng với các kháng nguyên của bản thân. Lựa chọn tiêu cực thông qua việc xóa dòng vô tính (xem trang 874) là BẢNG 42.3 Sự tương tác giữa tế bào T và tế bào trình diện kháng nguyên Loại tế bào Trình diện kháng nguyên MHC Lớp T Tế bào loại T Protein bề mặt tế bào Bất kỳ tế bào nào Đoạn protein nội bào Tế bào T độc tế bào loại 1 (Tc) CD8 Đại thực bào, tế bào đuôi gai và tế bào B Các mảnh từ protein ngoại bào Tế bào T trợ giúp loại II (Th) CD4

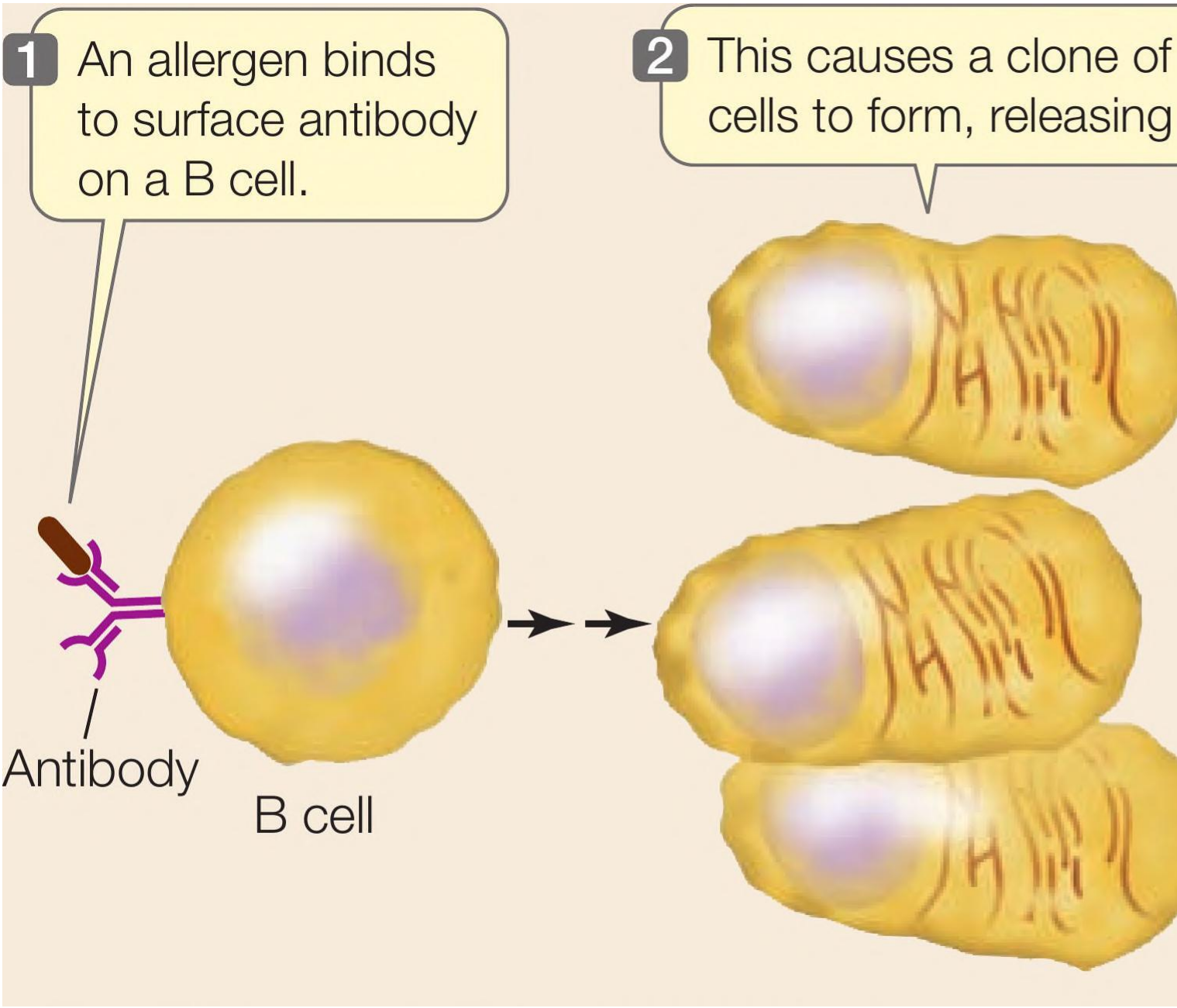
42.5 Phản ứng miễn dịch tế bào là gì? 873 (A) (B) ĐÁP ỨNG MIỄN DỊCH THỂ LỤC PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH TẾ BÀO GIAI ĐOẠN KÍCH HOẠT kJ GIAI ĐOẠN HOẠT ĐỘNG Kháng nguyên sp Protein MHC loại II Đại thực bào T A & 0 Kháng nguyên được thực bào hấp thụ và bị phân hủy trong lysosome. Interleukin-1 (một cytokine) kích hoạt tế bào aTH. Thụ thể tế bào T 0 Thụ thể tế bào T nhận biết một đoạn kháng nguyên liên kết với protein MHC lớp II trên đại thực bào. 0Cytokine do tế bào T|_i tiết ra sẽ kích thích nó sinh sôi nảy nở. Protein MHC lớp I CD8 Kháng nguyên bị nhiễm ^ tế bào thụ thể tế bào T 0 Một protein virut được tạo ra trong tế bào bị nhiễm bệnh sẽ bị phân hủy thành các mảnh và được protein MHC lớp I tiếp nhận. 0 Thụ thể tế bào T nhận ra một đoạn kháng nguyên liên kết với protein MHC lớp I trên tế bào bị nhiễm bệnh. GIAI ĐOẠN TÁC DỤNG 0 Cytokine kích hoạt ^ - - =1 tăng sinh tế bào B. 0 Sự gắn kết của kháng nguyên với một thụ thể IgM cụ thể sẽ kích hoạt quá trình nội bào, thoái hóa và hiển thị kháng nguyên đã được xử lý. Một thụ thể tế bào T nhận ra một đoạn kháng nguyên liên kết với protein MHC lớp II trên tế bào B. GIAI ĐOẠN TÁC DỤNG Tế bào bị nhiễm bệnh (một trong nhiều) thụ thể tế bào AT một lần nữa nhận ra một đoạn kháng nguyên liên kết với protein MHC lớp I. ...làm tiêu hủy tế bào bị nhiễm bệnh trước khi virus có thể nhân lên. 42.16 Các giai đoạn của đáp ứng miễn dịch dịch thể và miễn dịch tế bào Cả phản ứng miễn dịch dịch thể và miễn dịch tế bào đều có các giai đoạn kích hoạt và tác động, tất cả đều liên quan đến tế bào T.

874 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ động vật Tế bào T gây độc tế bào và protein MHC I góp phần vào phản ứng miễn dịch tế bào Protein MHC loại I đóng vai trò trong phản ứng miễn dịch tế bào tương tự như vai trò của protein MHC lớp II trong phản ứng miễn dịch dịch thể . Trong một tế bào bị nhiễm virus hoặc bị đột biến, các protein hoặc đoạn peptide lạ hoặc bất thường kết hợp với các phân tử MHC I. Phức hợp thu được sẽ được hiển thị trên bề mặt tế bào và được trình bày cho các tế bào Tc. Khi tế bào Tc nhận biết và liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC I này, nó sẽ được kích hoạt để sinh sôi nảy nở (Hình 42.1 6B). Trong giai đoạn tác động của phản ứng miễn dịch tế bào, tế bào Tc nhận biết và liên kết với các tế bào mang cùng phức hợp kháng nguyên MHC I. Các tế bào Tc bị liên kết này tạo ra một chất gọi là perforin, chất này làm tiêu hủy tế bào đích bị liên kết. Ngoài ra, các tế bào Tc có thể liên kết với một thụ thể cụ thể (gọi là Fas) trên tế bào đích để khởi động quá trình apoptosis trong tế bào đó. Hai cơ chế này, ly giải tế bào và chết tế bào theo chương trình, phối hợp với nhau để loại bỏ tế bào chủ chứa kháng nguyên. Bởi vì các tế bào Tc nhận ra các protein MHC phức hợp với các kháng nguyên không phải của chính nó, nên chúng giúp loại bỏ các tế bào bị nhiễm virus hoặc ung thư của chính cơ thể. Tế bào T điều hòa ngăn chặn các phản ứng miễn dịch dịch thể và tế bào. Lớp tế bào T thứ ba được gọi là tế bào T điều hòa (Tregs) đảm bảo rằng hệ thống miễn dịch không tấn công bừa bãi các tế bào và phân tử của bản thân. Giống như tế bào TH và Tc, Tregs trưởng thành trong tuyến ức, mang thụ thể tế bào T và được kích hoạt nếu chúng liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC. Nhưng Tregs khác biệt ở một điểm quan trọng: các kháng nguyên mà Tregs nhận ra là kháng nguyên của chính nó. Việc kích hoạt Tregs khiến chúng tiết ra cytokine interleukin-10, ngăn chặn sự kích hoạt tế bào T và dẫn đến apoptosis của các tế bào Tc và TH liên kết với cùng một tế bào trình diện kháng nguyên (Hình 42.17). Do đó Tregs tạo thành một cơ chế khác để phân biệt cái tôi với cái không phải là cái tôi. Làm sao chúng ta biết được điều này? Có hai dòng bằng chứng về vai trò của Tregs. Như trong nhiều nghiên cứu sinh học khác, mối quan hệ nhân quả được xác định bằng cách sử dụng các thao tác thực nghiệm và di truyền: “Nếu Tregs bị phá hủy trong thực nghiệm trong tuyến ức của chuột, chuột sẽ lớn lên với hệ thống miễn dịch ngoài tầm kiểm soát, tạo ra các phản ứng miễn dịch mạnh mẽ đối với các kháng nguyên của bản thân (tự miễn dịch - xem Phần 42.6). Ở người, một bệnh di truyền hiếm gặp liên quan đến nhiễm sắc thể X xảy ra khi một gen quan trọng đối với chức năng Treg bị đột biến. Một trẻ sơ sinh mắc bệnh này, được gọi là IPEX (rối loạn miễn dịch zm, bệnh đa nội tiết và bệnh đường ruột, liên kết với X), tạo ra phản ứng miễn dịch tấn công tuyến tụy, tuyến

giáp và ruột. Hầu hết các cá nhân bị ảnh hưởng đều chết trong vài năm đầu đời. Protein MHC rất quan trọng trong cấy ghép mô Ở người, một hệ quả của phức hợp tương thích mô học chính trở nên quan trọng với sự phát triển của phẫu thuật cấy ghép nội tạng.Bởi vì các protein do tế bào MHC A T sản xuất có thụ thể tế bào T dành cho kháng nguyên của chính nó. I Kháng nguyên tự liên kết với MHC và lộ ra trên bề mặt tế bào. Tế bào tự trình diện kháng nguyên IS Thụ thể tế bào T 42.17 Tregs và khả năng dung nạp Một loại tế bào T đặc biệt gọi là tế bào T điều hòa (Tregs) ức chế sự kích hoạt của hệ thống miễn dịch để đáp ứng với các kháng nguyên của bản thân. đặc trưng cho từng cá thể, chúng hoạt động như những kháng nguyên không thuộc bản thân nếu được cấy vào cá thể khác. Một cơ quan hoặc một mảnh mô được cấy ghép từ người này sang người khác được cơ thể vật chủ thừa nhận là không phải của chính mình và sẽ sớm gây ra phản ứng miễn dịch; mô sau đó sẽ bị giết, hoặc " bị từ chối," bởi hệ thống miễn dịch tế bào của vật chủ. Nhưng nếu việc cấy ghép được thực hiện ngay sau khi sinh hoặc nếu nó đến từ một người giống hệt nhau về mặt di truyền (một cặp song sinh giống hệt nhau), thì vật chất đó sẽ được công nhận là bản thân và không bị đào thải. Vấn đề đào thải có thể được khắc phục bằng cách điều trị cho bệnh nhân bằng một loại thuốc, chẳng hạn như cyclosporin, có tác dụng ức chế hệ thống miễn dịch. Cyclosporin ngăn chặn sự kích hoạt của yếu tố phiên mã cần thiết cho sự phát triển của tế bào T. Tuy nhiên, cách tiếp cận này làm tổn hại đến khả năng tự bảo vệ của người nhận cấy ghép trước mầm bệnh. Vấn đề này phải được giải quyết bằng cách sử dụng thuốc kháng sinh và các loại thuốc khác để chống nhiễm trùng phát triển.


Treg cell
T cell receptor
2 A Treg cell binds to the antigen–MHC complex.
Interleukin-10

42.6 Điều gì xảy ra khi hệ thống miễn dịch gặp trục trặc? 875 RECAP Các thụ thể đặc hiệu trên tế bào T liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC hiển thị trên bề mặt tế bào. Trong quá trình phát triển, các tế bào T được chọn lọc để nhận biết protein MHC. Tế bào T trợ giúp liên kết các kháng nguyên trên protein MHC II và góp phần vào phản ứng miễn dịch dịch thể. Tế bào T gây độc tế bào liên kết các kháng nguyên trên protein MHC I và góp phần đáp ứng miễn dịch tế bào. Phản ứng miễn dịch tế bào có tác dụng chống lại các tế bào cơ thể bị nhiễm virus hoặc bị đột biến. Tregs ngăn chặn phản ứng miễn dịch đối với kháng nguyên của bản thân. • Vai trò của thụ thể tế bào T trong khả năng miễn dịch tế bào là gì? Xem trang. 871 và Hình 42.14 â€¢ Protein MHC đóng vai trò gì trong phản ứng miễn dịch tế bào? Xem trang. 872 và Hình 42.15 â€¢ Điều gì xảy ra trong phản ứng miễn dịch tế bào đối với tế bào bị nhiễm virus? Xem trang 873-874 và Hình 42.16 Với nhiều tương tác tế bào phức tạp và đa dạng kích hoạt hệ thống miễn dịch và tạo ra sự đa dạng của kháng thể, bạn có thể đã nhận thấy nhiều điểm mà hệ thống miễn dịch có thể thất bại. Bây giờ chúng ta sẽ chuyển sang một số tình huống trong đó một hoặc nhiều thành phần của hệ thống phức tạp này gặp trục trặc. Điều gì xảy ra khi hệ thống miễn dịch gặp trục trặc? Đôi khi hệ thống miễn dịch làm chúng ta thất bại theo cách này hay cách khác. Nó có thể phản ứng thái quá, như phản ứng dị ứng; nó có thể tấn công các kháng nguyên của bản thân, như trong một bệnh tự miễn dịch; hoặc nó có thể hoạt động yếu hoặc hoàn toàn không hoạt động, như trong một bệnh suy giảm miễn dịch. Phản ứng dị ứng do quá mẫn cảm Phản ứng dị ứng xảy ra khi hệ thống miễn dịch của con người phản ứng quá mức với (quá mẫn cảm với) một liều kháng nguyên. Mặc dù bản thân kháng nguyên có thể không gây nguy hiểm cho vật chủ nhưng phản ứng miễn dịch không phù hợp có thể gây ra tình trạng viêm và các triệu chứng khác, có thể gây bệnh nghiêm trọng hoặc thậm chí tử vong. Phản ứng dị ứng là ví dụ quen thuộc nhất của hiện tượng này. Phản ứng dị ứng có thể liên quan đến quá mẫn ngay lập tức hoặc quá mẫn muộn. ĐỘ NHẠY CẢM NGAY LẬP TỨC Quá mẫn ngay lập tức phát sinh khi một người bị dị ứng tiếp xúc với một kháng nguyên (trong trường hợp này được gọi là chất gây dị ứng) từ môi trường, chẳng hạn như thực phẩm, phấn hoa hoặc nọc độc của côn trùng. Để đáp ứng với chất gây dị ứng, cá nhân tạo ra một lượng lớn IgE. Khi điều này xảy ra, dưỡng bào trong mô và bạch cầu ái kiềm trong máu liên kết với đầu cố định của IgE. Nếu cá thể đó tiếp xúc lại với cùng một chất gây dị ứng, sự liên kết của chất gây dị ứng với IgE sẽ làm cho dưỡng bào và bạch cầu ái kiềm nhanh chóng giải phóng một lượng lớn histamine (Hình 42.18). Điều này dẫn đến các triệu chứng như giãn mạch máu, viêm và khó thở. Nếu không được điều trị bằng thuốc kháng histamine, phản ứng dị ứng nghiêm trọng có thể dẫn đến tử vong. Người ta không biết tại sao một số người lại sản sinh ra lượng IgE quá mức để đáp ứng với các chất gây dị ứng. Có một số bằng chứng cho thấy các yếu tố di truyền khiến con người có phản ứng dị ứng. PHẢN ỨNG BAN ĐẦU: NHẠY CẢM PHẢN ỨNG SAU Chất gây dị ứng liên kết với IgE trên tế bào mast.Tế bào mast nhanh chóng giải phóng histamine, dẫn đến phản ứng dị ứng. 42.18 Phản ứng dị ứng Chất gây dị ứng là một kháng nguyên kích thích tế bào B tạo ra một lượng lớn kháng thể IgE để liên kết với tế bào mast và bạch cầu ái kiềm. Khi cơ thể gặp lại chất gây dị ứng, các tế bào này sẽ sản sinh ra một lượng lớn histamine, gây ra tác dụng sinh lý có hại.

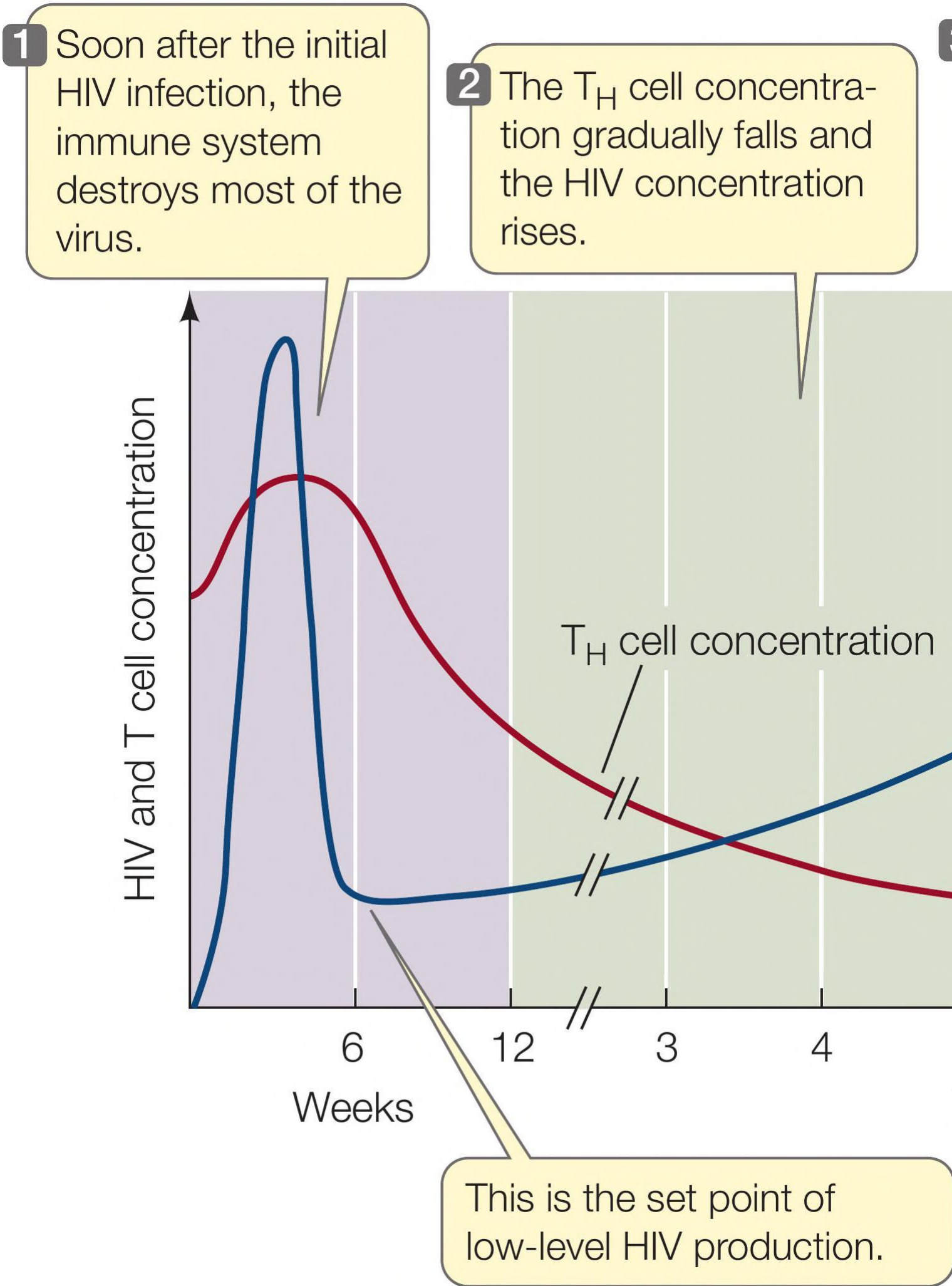


876 CHƯƠNG 42 Miễn dịch học: Hệ thống phòng vệ động vật Dị ứng với phấn hoa có thể được điều trị bằng một quá trình gọi là giải mẫn cảm. Quá trình này bao gồm việc tiêm một lượng nhỏ chất gây dị ứng (thường chỉ là chiết xuất từ mô thực vật vi phạm) vào da - đủ để kích thích sản xuất IgG nhưng không đủ để kích thích sản xuất IgE. Lần tiếp theo khi người đó tiếp xúc với chất gây dị ứng, IgG sẽ liên kết với nó, trói buộc nó trước khi IgE có thể liên kết và phát huy tác dụng có hại của nó. Giải mẫn cảm không có tác dụng đối với các chất gây dị ứng thực phẩm vì phản ứng IgE với những chất đó mạnh đến mức ngay cả một lượng nhỏ kháng nguyên cũng có thể kích hoạt nó. Cách tiếp cận tốt nhất cho những người bị dị ứng thực phẩm - ước tính có khoảng 3 triệu người ở Hoa Kỳ - là tránh những thực phẩm có chứa chất gây dị ứng. Điều này có thể khó khăn nhưng nhãn thực phẩm liệt kê tất cả các thành phần sẽ rất hữu ích. Các nhà sinh học phân tử đang bắt đầu xác định các kháng nguyên hoạt động như chất gây dị ứng, với hy vọng phát triển vắc-xin hoặc thực phẩm biến đổi gen không có các epitope gây dị ứng. ĐÁNH GIÁ TRỄ Quá mẫn cảm muộn là một phản ứng dị ứng không bắt đầu cho đến vài giờ sau khi tiếp xúc với kháng nguyên. Trong trường hợp này, kháng nguyên được tiếp nhận bởi các tế bào trình diện kháng nguyên và phản ứng của tế bào T được bắt đầu. Tế bào TH tạo ra một dòng tế bào tiết ra nhiều loại cytokine khác nhau, gây ra các phản ứng như viêm và phát ban. Những sự

kiện này cần có thời gian (do đó có thuật ngữ "bị trì hoãn"). Một ví dụ là phát ban phát triển sau khi tiếp xúc với cây thường xuân độc. Các bệnh tự miễn dịch là do phản ứng chống lại các kháng nguyên của bản thân. Lỗi trong việc lựa chọn tế bào T trong tuyến ức có thể dẫn đến các tế bào T liên kết với phức hợp kháng nguyên-MHC mang kháng nguyên của bản thân. Mặc dù nguồn gốc chính xác của bệnh tự miễn dịch vẫn chưa được biết đến nhưng có một số giả thuyết: “Sự thất bại của chọn lọc tiêu cực. Một dòng tế bào lympho tạo kháng thể chống lại các kháng nguyên của bản thân mà lẽ ra phải bị tiêu diệt bằng cách xóa dòng sẽ không bị phá hủy. ™ Bắt chước phân tử. Các tế bào T nhận ra kháng nguyên không phải của bản thân, chẳng hạn như virus, cũng nhận ra thứ gì đó trên kháng nguyên của bản thân có cấu trúc tương tự. Tự miễn dịch không phải lúc nào cũng dẫn đến bệnh tật, nhưng một số bệnh tự miễn dịch thường gặp: Người mắc bệnh lupus ban đỏ hệ thống (SLE) có kháng thể chống lại nhiều thành phần tế bào, bao gồm DNA và protein nhân được giải phóng từ các tế bào sắp chết. Những kháng thể kháng nhân này có thể gây ra tổn thương nghiêm trọng khi chúng liên kết với các kháng nguyên mô bình thường và tạo thành phức hợp kháng nguyên kháng thể lưu hành lớn, chúng bị mắc kẹt trong các mô và gây viêm. Những người bị viêm khớp dạng thấp gặp khó khăn trong việc ngăn chặn phản ứng của tế bào T đối với các kháng nguyên của bản thân. Những bệnh nhân này có thể có hoạt tính thấp của CTLA4, một loại protein ức chế ngăn chặn tế bào T phản ứng với các kháng nguyên của bản thân. Điều này dẫn đến viêm khớp và tổn thương mô khác. - Viêm tuyến giáp Hashimoto là bệnh tự miễn phổ biến nhất ở phụ nữ trên 50 tuổi.Các tế bào miễn dịch tấn công mô tuyến giáp, dẫn đến mệt mỏi, trầm cảm, tăng cân và các triệu chứng khác. â € ¢ Bệnh đái tháo đường phụ thuộc insulin, hay còn gọi là bệnh tiểu đường loại I, xảy ra thường xuyên nhất ở trẻ em. Nguyên nhân là do phản ứng miễn dịch chống lại một số protein trong tế bào tuyến tụy sản xuất ra hormone insulin. Phản ứng này giết chết các tế bào sản xuất insulin, vì vậy những người mắc bệnh tiểu đường loại I phải dùng insulin hàng ngày để tồn tại. AIDS là một rối loạn suy giảm miễn dịch. Có một số rối loạn suy giảm miễn dịch di truyền và mắc phải. Ở một số cá thể, tế bào T hoặc B không bao giờ hình thành; ở những người khác, tế bào B mất khả năng tạo ra tế bào plasma. Trong cả hai trường hợp, cá nhân bị ảnh hưởng không thể tạo ra phản ứng miễn dịch thích ứng và do đó thiếu tuyến phòng thủ chính chống lại mầm bệnh. Tế bào Th có lẽ là thành phần trung tâm nhất của hệ thống miễn dịch vì vai trò thiết yếu của nó trong cả phản ứng miễn dịch dịch thể và tế bào (xem Hình 42.7). Tế bào này là mục tiêu của virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV), loại retrovirus gây ra hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải (AIDS). HIV có thể lây truyền từ người này sang người khác qua các chất dịch cơ thể có chứa virus (như máu, tinh dịch, dịch âm đạo hoặc sữa mẹ). Mô nhận là máu (bằng cách truyền máu) hoặc màng nhầy lót trong cơ quan (chất nhầy chứa nồng độ tế bào lympho cao). HIV ban đầu lây nhiễm vào các đại thực bào, tế bào TH và tế bào đuôi gai trình diện kháng nguyên trong máu và các mô. Lúc đầu, có phản ứng miễn dịch đối với nhiễm virus và tế bào TH được kích hoạt. Nhưng vì HIV lây nhiễm vào các tế bào TH nên chúng bị tiêu diệt bởi chính HIV và các tế bào Tc làm tiêu hủy các tế bào Th bị nhiễm bệnh. Do đó, số lượng tế bào Th giảm sau khoảng tháng đầu tiên bị nhiễm trùng. Trong khi đó, việc các tế bào bị nhiễm HIV sản xuất rộng rãi sẽ kích hoạt hệ thống miễn dịch dịch thể. Các kháng thể liên kết với HIV và các phức hợp này sẽ bị thực bào loại bỏ. Mức độ HIV trong máu đi xuống. Tuy nhiên, vẫn có mức độ lây nhiễm thấp do tế bào TH đã cạn kiệt (Hình 42.19). Quá trình này đạt đến mức trạng thái ổn định, thấp được gọi là "điểm đặt." Điểm này khác nhau giữa các cá nhân và là một yếu tố dự báo mạnh mẽ về tốc độ tiến triển của bệnh. Đối với hầu hết mọi người, phải mất từ 8 đến 10 năm nếu không điều trị thì các biểu hiện nghiêm trọng hơn của bệnh AIDS mới phát triển. Ở một số nơi có thể mất ít nhất là một năm; ở những người khác, 20 năm. Trong thời kỳ không hoạt động này, những người mang HIV thường cảm thấy ổn và mức độ tế bào TH của họ đủ để họ tạo ra các phản ứng miễn dịch. Tuy nhiên, cuối cùng, virus sẽ phá hủy các tế bào Th và số lượng của chúng giảm đến mức người nhiễm bệnh dễ bị nhiễm trùng mà các tế bào TH thường loại bỏ. Những bệnh nhiễm trùng này dẫn đến các tình trạng như bệnh sarcoma Kaposi,khối u da do virus herpes gây ra; viêm phổi do nấm Pneumocystis jirovecii; và các khối u ung thư hạch do virus Epstein-Barr gây ra. Những tình trạng này là kết quả của nhiễm trùng cơ hội vì

42.6 Điều gì xảy ra khi hệ thống miễn dịch gặp trục trặc? 877 42.19 Diễn biến của nhiễm HIV Nhiễm HIV có thể kéo dài trong nhiều năm mà không bị nghi ngờ. mầm bệnh lợi dụng hệ thống miễn dịch bị tê liệt của vật chủ. Chúng dẫn đến cái chết trong vòng một hoặc hai năm. Sinh học phân tử của HIV và vòng đời của nó đã

được nghiên cứu chuyên sâu (xem Hình 16.16). Điều này đã dẫn đến sự phát triển của các loại thuốc nhắm vào protein HIV, chẳng hạn như enzyme phiên mã ngược tạo ra cDNA từ RNA virus và protease virus giúp cắt protein tiền thân lớn của virus thành protein hoạt động cuối cùng. Điều trị bằng sự kết hợp của RECAP Các hư hỏng của hệ thống miễn dịch bao gồm phản ứng dị ứng (do quá mẫn cảm với kháng nguyên), bệnh tự miễn (gây ra do phản ứng chống lại kháng nguyên của bản thân) và rối loạn suy giảm miễn dịch. â€¢ Quá mẫn tức thì phát triển như thế nào? Xem trang. 875 và Hình 42.18 â€¢ Bệnh tự miễn là gì? Cho một ví dụ. Xem trang. 876 – Mô tả diễn biến của các sự kiện trong hệ thống miễn dịch của con người trong quá trình nhiễm HIV. Xem trang 876-877 và Hình 42.19 những loại thuốc này đã đạt được thành công ngoạn mục. Bị AIDS trước những năm 1990 là một bản án tử hình, rất ít bệnh nhân sống sót sau một hoặc hai năm. Ngày nay, khả năng sống sót của một người nhiễm bệnh được điều trị không khác nhiều so với khả năng sống sót của một người không nhiễm bệnh. Thật không may, giống như nhiều phương pháp điều trị y tế, thuốc HIV không có sẵn cho tất cả những người cần chúng - đặc biệt là ở các khu vực nghèo trên thế giới, nơi bệnh AIDS phổ biến. Kết quả là mỗi năm trên toàn thế giới có khoảng 1,7 triệu ca tử vong do AIDS. Tại sao nhiều người phản đối tiêm chủng? ĐÁP ÁN Có vẻ như có ba lý do chính khiến một người có thể từ chối tiêm vắc xin. Đầu tiên là sự tự mãn. Bệnh sởi, căn bệnh từng giết chết hàng nghìn trẻ em mỗi năm ở Mỹ và vẫn còn xảy ra ở các nước nghèo, không còn là mối đe dọa rõ ràng đối với sức khỏe cộng đồng. Thứ hai, một số người cho rằng vắc xin dù đã được kiểm tra kỹ lưỡng về độ an toàn nhưng thực tế lại không an toàn và gây bệnh. Internet có đầy những khẳng định như vậy. Thứ ba, mọi người cảnh giác với các chuyên gia vì những cảnh báo sai lầm trong quá khứ. Việc phát hiện ra virus cúm HI N1 (cúm lợn) ở Mexico vào năm 2009 đã dẫn đến tình trạng báo động cao và một chương trình tiêm chủng hàng loạt hóa ra là không cần thiết. Tiêm chủng là một thành công khoa học trong việc tăng cường khả năng miễn dịch và diệt trừ bệnh tật. Nhưng giống như bất kỳ công nghệ nào, việc chấp nhận nó là một vấn đề chính trị.


1 Soon after the initial HIV infection, the immune system destroys most of the virus.
2 The T_H cell concentration gradually falls and the HIV concentration rises.
HIV and T cell concentration
T_H cell concentration
6
12
3
4
Weeks
This is the set point of low-level HIV production.

Hệ thống phòng thủ chính của động vật là gì? “Sự phòng vệ của động vật chống lại mầm bệnh dựa trên khả năng của cơ thể trong việc phân biệt giữa cái tôi và cái không phải là cái tôi. • Cơ chế phòng vệ bẩm sinh (không đặc hiệu) là các cơ chế di truyền giúp bảo vệ cơ thể khỏi nhiều loại mầm bệnh. Họ thường hành động nhanh chóng. â€¢ Cơ chế phòng vệ thích ứng (cụ thể) phản ứng với các mầm bệnh cụ thể. Chúng phát triển chậm hơn khả năng phòng vệ bẩm sinh nhưng tồn tại lâu dài. • Nhiều cơ chế phòng vệ được thực hiện bởi các tế bào và protein mang trong huyết tương và bạch huyết. Ôn lại Hình 42.1, HOẠT ĐỘNG 42.1 â€¢ Bạch cầu được chia thành hai nhóm lớn. Thực bào nhấn chìm mầm bệnh bằng quá trình thực bào. Tế bào lympho, bao gồm tế bào B và tế bào T, tham gia vào các phản ứng thích nghi. Xem lại Hình 42. 2, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 42.1 Đặc điểm của Phòng thủ bẩm sinh là gì? “Khả năng phòng vệ bẩm sinh của động vật bao gồm các rào cản vật lý như da và các vi sinh vật thường trú cạnh tranh được gọi là hệ thực vật bình thường. Ôn lại Hình 42.3 â€¢ Hệ thống bổ sung bao gồm hơn 20 loại protein kháng khuẩn khác nhau có tác dụng làm thay đổi tính thấm của màng và tiêu diệt các tế bào mục tiêu. – Các tế bào phòng thủ tuần hoàn, chẳng hạn như tế bào thực bào và tế bào tiêu diệt tự nhiên, loại bỏ những kẻ xâm lược. “Một đường truyền tín hiệu tế bào liên quan đến thụ thể giống như thu phí sẽ kích thích khả năng phòng vệ của cơ thể. Ôn lại Hình 42.4 â€¢ Viêm bao gồm việc kích hoạt một số loại tế bào và protein có tác dụng chống lại mầm bệnh xâm nhập. Tế bào mast giải phóng histamine, khiến mạch máu giãn ra và trở nên "rò rỉ". Ôn lại Hình 42.5# HOẠT ĐỘNG 42.2 42.3 Miễn dịch thích ứng phát triển như thế nào? “Phản ứng miễn dịch thích ứng nhận ra các kháng nguyên cụ thể, đáp ứng với sự đa dạng to lớn của các yếu tố quyết định kháng nguyên, phân biệt bản thân với bản thân và ghi nhớ các kháng nguyên mà nó đã gặp. Xem lại HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 42.2 â€¢ Mỗi kháng thể và mỗi tế bào T đều đặc hiệu cho một quyết định kháng nguyên duy nhất. Các thụ thể tế bào T liên kết với các kháng nguyên trên bề mặt tế bào bị nhiễm virus và các tế bào bất thường. ™ Phản ứng miễn dịch thể dịch nhằm chống lại các mầm bệnh trong máu, bạch huyết và dịch mô. Phản ứng miễn dịch tế bào nhằm vào kháng nguyên được thiết lập trong tế bào chủ. Cả hai phản ứng đều được thực hiện qua trung gian bởi các mảnh kháng nguyên hiện diện trên bề mặt tế bào cùng với các protein của phức hợp tương hợp mô học chính (MHC). Ôn lại Hình 42.7 – Chọn lọc dòng vô tính giải thích tính đặc hiệu và đa dạng của đáp ứng miễn dịch và trí nhớ miễn dịch. Ôn lại Hình 42.8 â€¢ Một tế bào lympho B hoặc T được kích hoạt tạo ra các tế bào tác động tấn công kháng nguyên và các tế bào trí nhớ tồn tại lâu dài và hiếm khi phân chia. Tế bào B tác động được gọi là tế bào plasma và tiết ra các kháng thể đặc hiệu. - Tiêm chủng là tiêm chủng các mầm bệnh hoặc kháng nguyên đã được biến đổi để kích thích phản ứng miễn dịch nhưng không gây bệnh. Xem lại Hình 42.9 chương tóm tắt(42) Phản ứng miễn dịch dịch thể là gì? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 42.3 – Tế bào B là cơ sở của phản ứng miễn dịch dịch thể. Các tế bào B ngây thơ được kích hoạt bằng cách liên kết với kháng nguyên và được kích thích bởi các tế bào TH có cùng đặc tính, sau đó hình thành các tế bào plasma. Những tế bào này tổng hợp và tiết ra các kháng thể đặc hiệu. • Kháng thể là một globulin miễn dịch, một tetramer gồm bốn polypeptide: hai chuỗi nhẹ giống hệt nhau và hai chuỗi nặng giống hệt nhau, mỗi chuỗi bao gồm một vùng cố định và một vùng biến đổi. Ôn lại Hình 42.1 0f HOẠT ĐỘNG 42.3 â€¢ Các vùng thay đổi xác định tính đặc hiệu của một globulin miễn dịch và các vùng cố định của chuỗi nặng xác định loại của nó. Có năm loại globulin miễn dịch với các vị trí và chức năng cơ thể khác nhau. Bảng ôn lại 42.2 – Bộ gen của tế bào B trải qua quá trình tái tổ hợp ngẫu nhiên các gen mã hóa các vùng của chuỗi polypeptide globulin miễn dịch để mỗi tế bào có thể tạo ra một loại protein kháng thể cụ thể. Chuỗi globulin miễn dịch có nguồn gốc từ “siêu gen” được xây dựng từ sự kết hợp khác nhau của các gen V, D, J và C. Sự sắp xếp lại và nối lại DNA này tạo ra hàng triệu chuỗi globulin miễn dịch khác nhau. Ôn lại Hình 42.1 1f 42.1 2, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 42.4 â€¢ Khi một tế bào B trở thành tế bào plasma, nó có thể trải qua quá trình chuyển đổi lớp, trong đó việc xóa một hoặc nhiều gen vùng cố định dẫn đến việc sản xuất một globulin miễn dịch có hằng số khác vùng và chức năng khác nhau. Ôn lại Hình 42.13 â€¢ Một kháng thể đơn dòng có thể được sử dụng trong chẩn đoán và điều trị. Phản ứng miễn dịch tế bào là gì? Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 42.5 – Tế bào T là tác nhân tác động đến phản ứng miễn dịch tế bào. Các thụ thể của tế bào T có cấu trúc tương tự như các globulin miễn dịch, có các vùng thay đổi và cố định. Ôn lại Hình 42.14 â€¢ Có ba loại tế bào T. Tế bào T gây độc tế bào (tế bào Tc) nhận biết và tiêu diệt các tế bào bị nhiễm virus hoặc tế bào bị đột biến. Tế bào T trợ giúp (Tế bào Th) chỉ đạo cả phản ứng miễn dịch tế bào và thể dịch. Các tế bào T điều hòa (Tregs) ức chế các tế bào T khác tạo ra phản ứng miễn dịch với các kháng nguyên của bản thân. Các gen của phức hợp tương hợp mô chính

(MHC) mã hóa các protein màng liên kết các mảnh kháng nguyên và trình diện chúng cho tế bào T. Ôn lại Hình 42.1 5# 42.16 â€¢ Việc cấy ghép nội tạng bị từ chối khi hệ thống miễn dịch của vật chủ nhận ra protein MHC trên mô được cấy ghép là không phải của chính nó và bắt đầu cơ chế phòng vệ miễn dịch tấn công mô lạ. Điều gì xảy ra khi hệ thống miễn dịch gặp trục trặc? - Phản ứng dị ứng là phản ứng miễn dịch không phù hợp do quá mẫn ngay lập tức hoặc quá mẫn muộn với một số kháng nguyên nhất định. Ôn lại Hình 42.18 â€¢ Bệnh tự miễn xảy ra khi hệ thống miễn dịch tạo ra các tế bào B và T tấn công các kháng nguyên của bản thân. ™ Rối loạn suy giảm miễn dịch là do sự suy giảm của một hoặc một phần khác của hệ thống miễn dịch.Hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải (AIDS) là một rối loạn phát sinh từ sự cạn kiệt của tế bào Th do nhiễm vi rút gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV). Xem lại Hình 42.19 filjrjBfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is42

Tóm tắt chương 879 ÔN LẠI CHƯƠNG NHỚ 1. Thực bào tiêu diệt vi khuẩn có hại bằng cách a. nhập bào. b. sản xuất kháng thể. c. bổ sung protein. d. Kích thích tế bào T. đ. viêm. 2. Câu nào về quyết định kháng nguyên là không đúng? Một. Nó là một nhóm hóa học cụ thể. b. Nó có thể là một phần của nhiều phân tử khác nhau. c. Nó là một phần của kháng nguyên mà kháng thể liên kết. d. Nó có thể là một phần của tế bào. đ. Một protein duy nhất chỉ có một trên bề mặt của nó. 3. Các thụ thể của tế bào T a. là những thụ thể chính của hệ thống miễn dịch dịch thể. b. là carbohydrate. c. không thể hoạt động trừ khi động vật trước đó đã gặp phải kháng nguyên. d. được sản xuất bởi các tế bào plasma. đ. quan trọng trong việc chống lại nhiễm virus. 4. Theo lý thuyết chọn lọc dòng vô tính, a. kháng thể thay đổi hình dạng để phù hợp với kháng nguyên mà nó gặp. b. một động vật riêng lẻ chỉ chứa một loại tế bào B. c. một cá thể động vật chứa nhiều loại tế bào B, mỗi loại tạo ra một loại kháng thể. d. mỗi tế bào B tạo ra nhiều loại kháng thể. đ. nhiều dòng tế bào lympho kháng bản thân xuất hiện trong máu. 5. Sự đa dạng đặc biệt của kháng thể một phần là do a. hoạt động của kháng thể đơn dòng. b. sự nối các phân tử protein. c. hoạt động của tế bào T gây độc tế bào. d. sự sắp xếp lại các gen. đ. tính không đặc hiệu đáng chú ý của chúng. 6. Phức hợp tương hợp mô chính a. mã hóa cho các protein cụ thể được tìm thấy trên bề mặt tế bào. b. không có vai trò gì trong miễn dịch tế bào T. c. không có vai trò trong phản ứng kháng thể. d. không có vai trò trong việc thải ghép da. đ. được mã hoá bởi một locus có nhiều alen. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Mô tả bộ phận của phân tử kháng thể tương tác với kháng nguyên. Nó giống với vị trí hoạt động của enzyme như thế nào? Nó khác với vị trí hoạt động của enzyme như thế nào? 8. So sánh các globulin miễn dịch và thụ thể tế bào T về cấu trúc và chức năng của chúng. 9. Họ gen (gen A, B và D) xác định MHC trên bề mặt tế bào ở người nằm trên một nhiễm sắc thể đơn. Bố có kiểu gen MHC là Al, A3, B5, B7, D9, Dll. Kiểu gen của mẹ là A2, A4, B6, B7, Dll, D12. Con của họ là Al, A4, B6, B7, Dll, D12. Cha mẹ là gì? haplotypes - nghĩa là những alen nào được liên kết trên mỗi nhiễm sắc thể của mỗi bố và mẹ? Giả sử không có sự tái tổ hợp giữa các gen quy định kiểu MHC thì liệu hai bố mẹ này có thể sinh ra con có kiểu gen Al, A2, B7, B8, D9, Dll không? Cha â– Mẹ Al , A3, B5, B7, A2, A4, B6, B7, D9, Dll D11.D12 Con Al, A4, B6, B7, Dll, D12 PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Thảo luận về sự đa dạng của đặc tính kháng thể ở một cá thể trong mối liên hệ với sự đa dạng của enzyme. Có phải mọi tế bào trong động vật đều chứa thông tin di truyền của tất cả các enzyme của sinh vật đó không? Có phải mọi tế bào đều chứa thông tin di truyền của tất cả các loại globulin miễn dịch của cơ thể? 11.Việc phát triển vắc xin HIV hiệu quả đòi hỏi người được tiêm vắc xin phải phát triển cả khả năng miễn dịch tế bào và thể dịch chống lại HIV. Bạn sẽ làm những thí nghiệm nào để kiểm tra xem liệu cả hai loại miễn dịch này có phát triển ở những người được tiêm vắc xin mới tiềm năng hay không? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

43 Sinh sản ở động vật CHƯƠNG 43.1 Động vật sinh sản không cần giới tính như thế nào? 43.2 Động vật sinh sản hữu tính như thế nào? 43.3 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? 43.4 Có thể kiểm soát khả năng sinh sản như thế nào? Chiến lược sinh sản độc đáo Trong số ong mật và các loài côn trùng màng trinh khác, con cái sinh sản duy nhất là ong chúa, được nhìn thấy ở trung tâm. Các nữ công nhân theo học đều vô trùng. ONG MẬT ONG Apis mellifera đã được nghiên cứu trong suốt lịch sử được ghi lại. Tình dục và sinh sản ở những loài côn trùng xã hội này rất hấp dẫn. Một tổ ong mật chỉ có một con cái sinh sản duy nhất, ong chúa và hàng nghìn con ong thợ cái vô sinh. Có rất ít con ong đực trong một tổ ong.

Ong chúa đẻ trứng liên tục trong khi ong thợ xây tổ, tìm kiếm thức ăn, dọn dẹp và bảo vệ tổ cũng như cho ăn và chăm sóc con non. Ở ong mật, trứng được thụ tinh sẽ phát triển thành con cái và trứng không được thụ tinh sẽ phát triển thành con đực. Nữ hoàng kiểm soát trứng nào được thụ tinh. Cô ấy mang tinh trùng từ những con đực mà cô ấy đã giao phối và đôi khi sinh ra những con đực bằng cách không giải phóng tinh trùng vào trứng của mình. Việc sinh ra nhiều con đực không mang lại lợi ích tốt nhất cho nó vì chúng không góp phần nuôi con non hoặc duy trì tổ; chúng chỉ quanh quẩn cho đến khi có cơ hội giao phối rất hiếm. Cuối cùng, tổ ong cần có ong chúa mới. Ong chúa già có thể chết, hoặc nó và một đàn ong thợ có thể rời khỏi một tổ ong đông đúc để bắt đầu một tổ ong mới (một hiện tượng được gọi là bầy ong). Dù ong chúa chết hay bầy đàn, những con ong thợ còn lại sẽ phóng to thêm một vài tế bào trong tổ ong chứa trứng đã thụ tinh do ong chúa già đẻ ra. Ấu trùng từ những quả trứng đó được cho ăn thức ăn đặc biệt để kích thích sự sinh trưởng và phát triển của chúng thành ong chúa tương lai. Nữ hoàng đầu tiên hóa nhộng và xuất hiện từ căn phòng hoàng gia của mình và giết chết những nữ hoàng đang phát triển khác. Sau đó, cô ấy rời tổ ong để thực hiện chuyến bay giao phối của mình. Những con đực từ khắp nơi cảm nhận được một thông điệp hóa học (một pheromone) rằng có một nữ hoàng còn trinh và tụ tập xung quanh cô ấy. Trong khi bay, nó giao phối với 15 đến 20 con đực và mỗi lần giao phối là một sự kiện. Sau khi một người đàn ông cố gắng đưa dương vật của mình vào âm đạo của nữ hoàng, anh ta sẽ phát nổ theo đúng nghĩa đen, để lại không chỉ tinh trùng mà còn cả cơ quan sinh dục của mình (sau này sẽ rơi ra ngoài). Những con đực chết và ong chúa quay về tổ với nguồn cung cấp tinh trùng trọn đời. Mối chúa sống được khoảng 2 năm và đẻ tới 3.000 quả trứng mỗi ngày. Hầu hết những quả trứng đó phát triển thành những con ong thợ cái cống hiến cả cuộc đời để nuôi ong và nuôi nấng chị em của chúng. Chọn lọc tự nhiên đã dẫn đến một số sự thích nghi đáng kinh ngạc, không hơn gì những sự thích nghi liên quan đến sinh sản. Tình dục hay vô tính, kỳ quái hay nói cách khác, giải phẫu, sinh lý, hóa sinh và hành vi xung quanh sự thôi thúc sinh sản đều rất hấp dẫn. Làm sao một nữ hoàng có thể khác biệt với các chị em công nhân của mình khi tất cả họ đều có chung bộ gen? Xem câu trả lời ở trang 899.





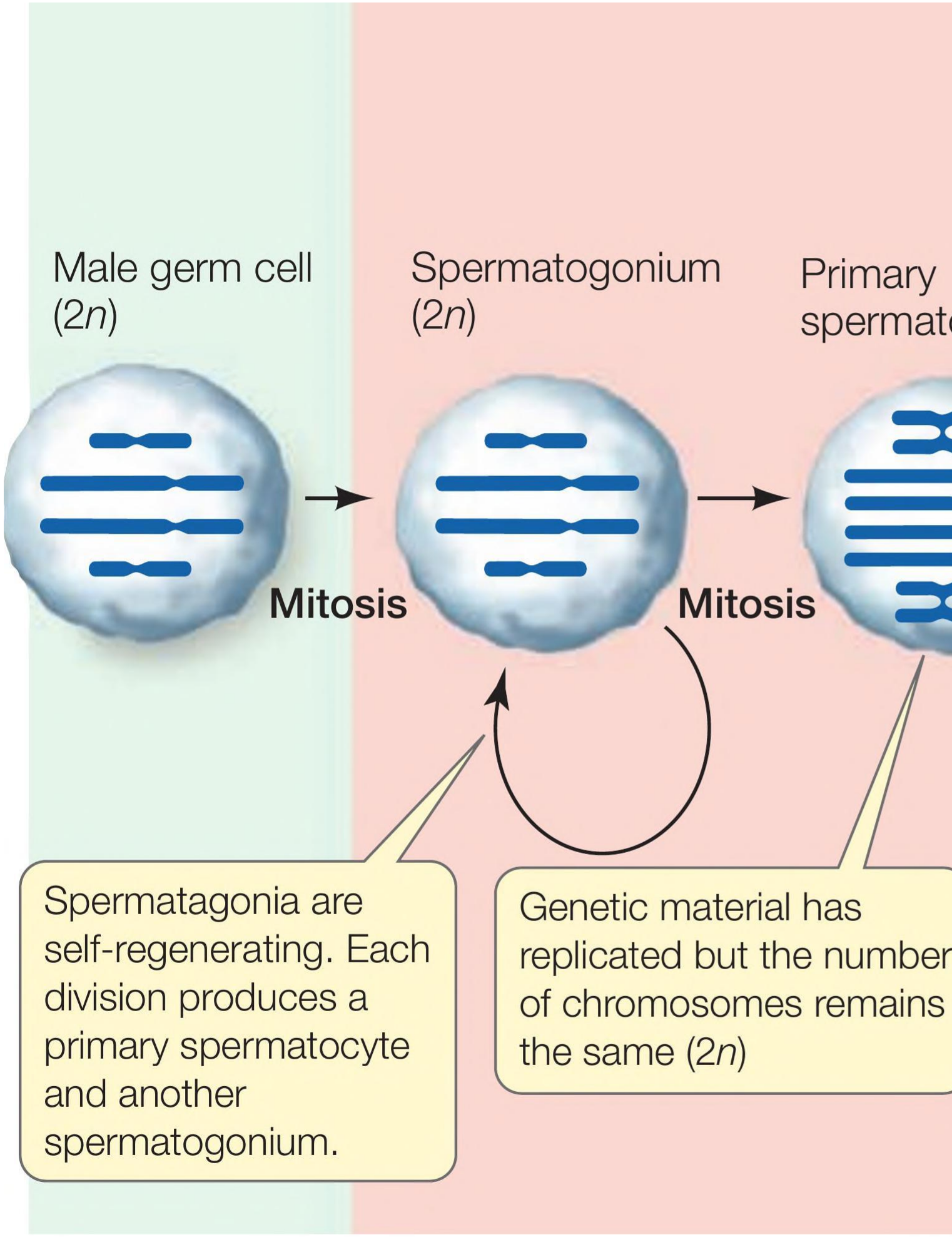
43.1 Động vật sinh sản như thế nào mà không cần quan hệ tình dục? 881 Động vật sinh sản như thế nào mà không cần quan hệ tình dục? Sinh sản hữu tính là một đặc điểm gần như phổ biến ở động vật, mặc dù nhiều loài cũng có thể sinh sản vô tính và một số chỉ sinh sản vô tính. Con cái được sinh ra vô tính giống hệt nhau về mặt di truyền và với bố mẹ chúng. Sinh sản vô tính là hiệu quả vì không lãng phí thời gian và năng lượng cho việc giao phối và mọi thành viên trong quần thể đều có thể chuyển đổi tài nguyên thành con cái. Tuy nhiên, sinh sản vô tính không tạo ra sự đa dạng di truyền trong quần thể như sinh sản hữu tính và sự đa dạng này là nguyên liệu thô cho phép chọn lọc tự nhiên hình thành sự thích nghi để đáp ứng với sự thay đổi môi trường. Khi những thay đổi về môi trường xảy ra, việc thiếu đa dạng di truyền có thể gây bất lợi cho quần thể. Nhiều loại động vật, chủ yếu là động vật không xương sống, sinh sản vô tính. Chúng có xu hướng trở thành những loài gắn liền với chất nền và không thể tìm kiếm bạn tình, hoặc những loài sống trong quần thể thưa thớt và hiếm khi gặp phải bạn tình tiềm năng. Các loài sinh sản vô tính có thể được tìm thấy trong những môi trường tương đối ổn định, nơi mà sự đa dạng di truyền ít quan trọng hơn đối với sự thành công của loài. Trên thực tế, sinh sản vô tính là một cách tốt để bảo tồn kiểu gen thành công trong một môi trường cụ thể - miễn là môi trường đó không thay đổi. Ba phương thức sinh sản vô tính phổ biến là nảy chồi, tái sinh và sinh sản đơn tính. Nảy chồi và tái sinh tạo ra các cá thể mới bằng quá trình nguyên phân. Nhiều động vật đa bào đơn giản sinh sản bằng cách nảy chồi. Các cá thể mới hình thành dưới dạng phát triển hoặc chồi từ cơ thể của động vật cũ. Một chồi phát triển nhờ sự phân chia tế bào phân bào và các tế bào sẽ biệt hóa trước khi chồi tách ra khỏi bố mẹ (Hình 43.1 A). Chồi giống hệt về mặt di truyền với bố mẹ và nó có thể phát triển lớn bằng bố mẹ trước khi trở nên độc lập. Tái sinh thường được coi là sự thay thế các mô bị tổn thương hoặc các chi bị mất, nhưng trong một số trường hợp, các mảnh của sinh vật có thể tái tạo các cá thể hoàn chỉnh. Ví dụ, động vật da gai có khả năng tái sinh vượt trội. Nếu sao biển (sao biển) bị cắt thành từng mảnh, mỗi mảnh bao gồm một cánh tay và một phần đĩa trung tâm có thể phát triển thành một con vật mới (Hình 43.1 B). Vào đầu những năm 1900, những người đánh bắt hàu ở Vịnh Narragansett đã cố gắng loại bỏ những con sao biển đang săn hàu của họ. Bất cứ khi nào họ gặp sao biển, họ dùng dao chặt chúng và ném chúng trở lại nước. Kết quả là số lượng sao biển tăng lên một cách bùng nổ. Sự tái sinh có thể xảy ra khi động vật bị phá vỡ bởi ngoại lực, chẳng hạn như tác động của sóng trong vùng thủy triều. Trong một số trường hợp, sự gãy xảy ra khi không có ngoại lực. Một số loài giun biển phân đoạn phát triển các phân đoạn có đầu thô sơ mang cơ quan cảm giác. Các phân đoạn sau đó tách ra và mỗi phân đoạn tạo thành một con sâu mới.Quá trình sinh sản đơn tính là sự phát triển của trứng không được thụ tinh. Không phải tất cả trứng đều phải được thụ tinh để phát triển. Một phương thức sinh sản vô tính phổ biến ở động vật chân đốt là sự phát triển của con cái từ trứng không được thụ tinh. Hiện tượng này được gọi là sự sinh sản đơn tính, cũng xảy ra ở một số loài cá, động vật lưỡng cư và bò sát. Hầu hết các loài sinh sản đơn tính cũng thực hiện sinh sản hữu tính hoặc ít nhất là hành vi tình dục vào những thời điểm khác. Ở một số loài, quá trình sinh sản đơn tính là một phần của cơ chế xác định giới tính. Như chúng ta đã thấy ở phần đầu của chương này, ở ong mật (cũng như ở hầu hết các loài kiến và ong bắp cày), ong đực phát triển từ trứng không được thụ tinh và có đơn bội. Con cái phát triển từ trứng được thụ tinh và có lưỡng bội. Sinh sản đơn tính ở một số loài đòi hỏi hành vi tình dục mặc dù tinh trùng không được đưa đến đường sinh sản của con cái và trứng không được thụ tinh. David Crews và các sinh viên của ông tại Đại học Texas đã nghiên cứu rộng rãi một trường hợp như vậy, đó là trường hợp sinh sản đơn tính ở một loài thằn lằn đuôi roi. Không có con đực của loài này. Con cái có thể hành động như con đực, tham gia vào tất cả các khía cạnh của việc tán tỉnh và giao phối, mặc dù không có tinh trùng nào được sản xuất hoặc chuyển giao. (Con hydra trong bức ảnh này được nhuộm bằng thuốc nhuộm màu xanh để dễ nhìn hơn.) (B) Fromia sp. (B) Tái sinh: Một cánh tay bị đứt rời và một mảnh đĩa trung tâm của sao biển trưởng thành có thể tái sinh thành toàn bộ động vật.Một cánh tay bị đứt rời và một mảnh đĩa trung tâm của sao biển trưởng thành có thể tái sinh thành toàn bộ động vật.Một cánh tay bị đứt rời và một mảnh đĩa trung tâm của sao biển trưởng thành có thể tái sinh thành toàn bộ động vật.

Mức độ hormone 882 CHƯƠNG 43 Sinh sản ở động vật (B) I Hành động như một Hành động như một Hành động như một Hành động như một con cái Nam nữ Nam Khi nồng độ estrogen cao, thằn lằn hoạt động như một con cái. Khi mức progesterone của nó cao, thằn lằn hoạt động như một con đực. Thời gian 43.2 Sinh sản vô tính có thể yêu cầu hành vi tình dục (A) Thằn lằn đuôi roi sinh sản đơn tính đều là con cái, nhưng chúng

thay phiên nhau đóng vai con đực trong hành vi sinh sản. Sự kích thích từ hành vi tình dục là cần thiết để quá trình rụng trứng xảy ra. (B) Chu kỳ buồng trứng xác định vai trò của từng cá thể đuôi roi. (Hình 43.2). Việc một phụ nữ cụ thể hành động như một phụ nữ hay một nam giới phụ thuộc vào trạng thái nội tiết tố theo chu kỳ. Khi nồng độ estrogen cao, cô ấy hoạt động như một phụ nữ. Khi mức progesterone đạt đến đỉnh điểm, cô ấy hoạt động như một người đàn ông. Sự kích thích do hoạt động tình dục gây ra sự giải phóng trứng từ buồng trứng của con cái đang hành động. TÓM TẮT Hầu hết các loài động vật sinh sản hữu tính, nhưng nhiều loài cũng có thể hoặc chỉ có thể sinh sản vô tính, thông qua nảy chồi, tái sinh hoặc sinh sản đơn tính. - Giải thích tại sao sinh sản vô tính có thể bất lợi cho động vật sống trong môi trường thay đổi. Xem trang. 881 – Quá trình sinh sản đơn tính có liên quan như thế nào đến việc xác định giới tính ở ong mật? Xem trang. 881 Sinh sản vô tính là một cách hiệu quả để sử dụng tài nguyên. Tuy nhiên, vì hầu hết động vật sinh sản hữu tính nên sự đa dạng di truyền được tạo ra bởi sinh sản hữu tính chắc chắn mang lại lợi thế to lớn. Động vật sinh sản hữu tính như thế nào? Với hiệu quả của sinh sản vô tính trong việc duy trì bộ gen của sinh vật, tỷ lệ sinh sản hữu tính có phần đáng ngạc nhiên. Bởi vì một giới tính (tức là nam giới) không thể sinh con nên đây là một chiến lược kém hiệu quả hơn nhiều. Và hành vi giao phối liên quan đến chi phí và rủi ro. Chi phí bao gồm thời gian và sức lực dành cho việc tìm kiếm, thu hút và cạnh tranh để giành được bạn tình, cũng như "chi phí cơ hội"; làm cản trở các hoạt động khác như cho ăn và chăm sóc con cái hiện có. Rủi ro bao gồm việc tăng khả năng bị săn mồi và khả năng gây thiệt hại vật chất. Bất chấp những nhược điểm này, hầu hết các sinh vật nhân chuẩn đều sinh sản hữu tính. Do đó, có vẻ như việc tạo ra sự đa dạng di truyền là một lợi thế tiến hóa vượt trội so với chi phí về giới tính (xem Phần 21.2 và 21.4). Sinh sản hữu tính đòi hỏi sự kết hợp của hai tế bào sinh dục đơn bội để tạo thành một cá thể lưỡng bội. Những tế bào đơn bội hay giao tử này được tạo ra thông qua quá trình tạo giao tử, một quá trình liên quan đến sự phân chia tế bào giảm phân. Hai sự kiện trong quá trình giảm phân góp phần tạo nên sự đa dạng di truyền: trao đổi chéo giữa các nhiễm sắc thể tương đồng và sự phân loại độc lập của các nhiễm sắc thể (xem Phần 11.5 và 12.1). Bản thân sinh sản hữu tính cũng góp phần vào sự đa dạng di truyền. Biến thể di truyền giữa các giao tử của một cá thể và biến thể di truyền giữa hai bố mẹ bất kỳ tạo ra tiềm năng biến đổi di truyền rất lớn giữa hai con cái bất kỳ của một cặp cá thể sinh sản hữu tính.Sinh sản hữu tính ở động vật bao gồm ba bước cơ bản: â€¢ Phát sinh giao tử: tạo giao tử â€¢ Sinh sản hoặc giao phối: đưa các giao tử lại với nhau â€¢ Thụ tinh: hợp nhất các giao tử Quá trình phát sinh giao tử tương tự nhau ở các loài động vật sinh sản hữu tính. Quá trình thụ tinh cũng khá giống nhau ở các loài khác nhau. Do đó, trong khi cuộc thảo luận của chúng ta về quá trình tạo giao tử thường tập trung vào động vật có vú và cuộc thảo luận về quá trình thụ tinh của chúng ta sẽ đề cập đến nhím biển, thì sự thật sẽ không khác biệt đáng kể nếu chúng ta xem xét nhiều nhóm động vật khác. Ngược lại, sự thích nghi để sinh sản và giao phối cho thấy sự đa dạng đáng kinh ngạc về mặt giải phẫu, sinh lý và hành vi giữa các loài. Quá trình tạo giao tử tạo ra trứng và tinh trùng Quá trình tạo giao tử xảy ra ở tuyến sinh dục: tinh hoàn (tinh hoàn đơn) ở nam và buồng trứng (buồng trứng đơn) ở nữ. Các giao tử nhỏ của con đực, tinh trùng, di chuyển bằng cách đập vào lông roi của chúng. Các giao tử lớn hơn của con cái - trứng hoặc ova (noãn đơn lẻ) - không di động. Giao tử được tạo ra từ tế bào mầm, có nguồn gốc từ sự phân chia tế bào sớm nhất của phôi và vẫn khác biệt với tất cả các tế bào khác của cơ thể (tế bào soma). Tế bào mầm được cô lập trong cơ thể phôi cho đến khi tuyến sinh dục của nó bắt đầu hình thành. Sau đó, các tế bào mầm di chuyển đến các tuyến sinh dục đang phát triển, nơi chúng cư trú và sinh sôi nảy nở nhờ

(A) Tạo tinh trùng Phôi trưởng thành Sự biệt hóa và trưởng thành thành giao tử Tinh trùng (n) Tinh trùng (n) Tế bào mầm đực (2n) Tinh trùng (2 n) Tinh trùng có khả năng tự tái sinh. Mỗi bộ phận tạo ra một tế bào sinh tinh sơ cấp và một tế bào sinh tinh khác. (B) Sự phát sinh gen Vật liệu di truyền đã nhân đôi nhưng số lượng nhiễm sắc thể không đổi (2 n) Tinh trùng, mỗi tinh trùng có gen khác nhau sẽ biệt hóa thành từng cá thể tinh trùng. Phôi Tế bào mầm cái trưởng thành (2 n) Oogonium (2 n) Tế bào trứng sơ cấp (2 n) Biệt hóa và phát triển Tế bào trứng thứ cấp (n) Ootid (n) Nguyên phân y Thể cực V thứ hai \\ Trứng (trứng) (n) 3 Thể cực thoái hóa Sự phân bào thứ hai tạo ra một thể cực khác và trứng đơn bội. 43.3 Quá trình tạo giao tử Tế bào mầm đực và cái tăng sinh nhờ nguyên phân và tạo ra các nguyên bào sinh tinh và noãn bào lưỡng bội trưởng thành thành tế bào sinh tinh sơ cấp và tế bào trứng trước khi đi vào phân bào. (A) Tinh trùng tiếp tục phân chia theo nguyên phân ở người trưởng thành, tạo ra nguồn cung cấp ổn định các tế bào sinh tinh phân chia theo cơ chế

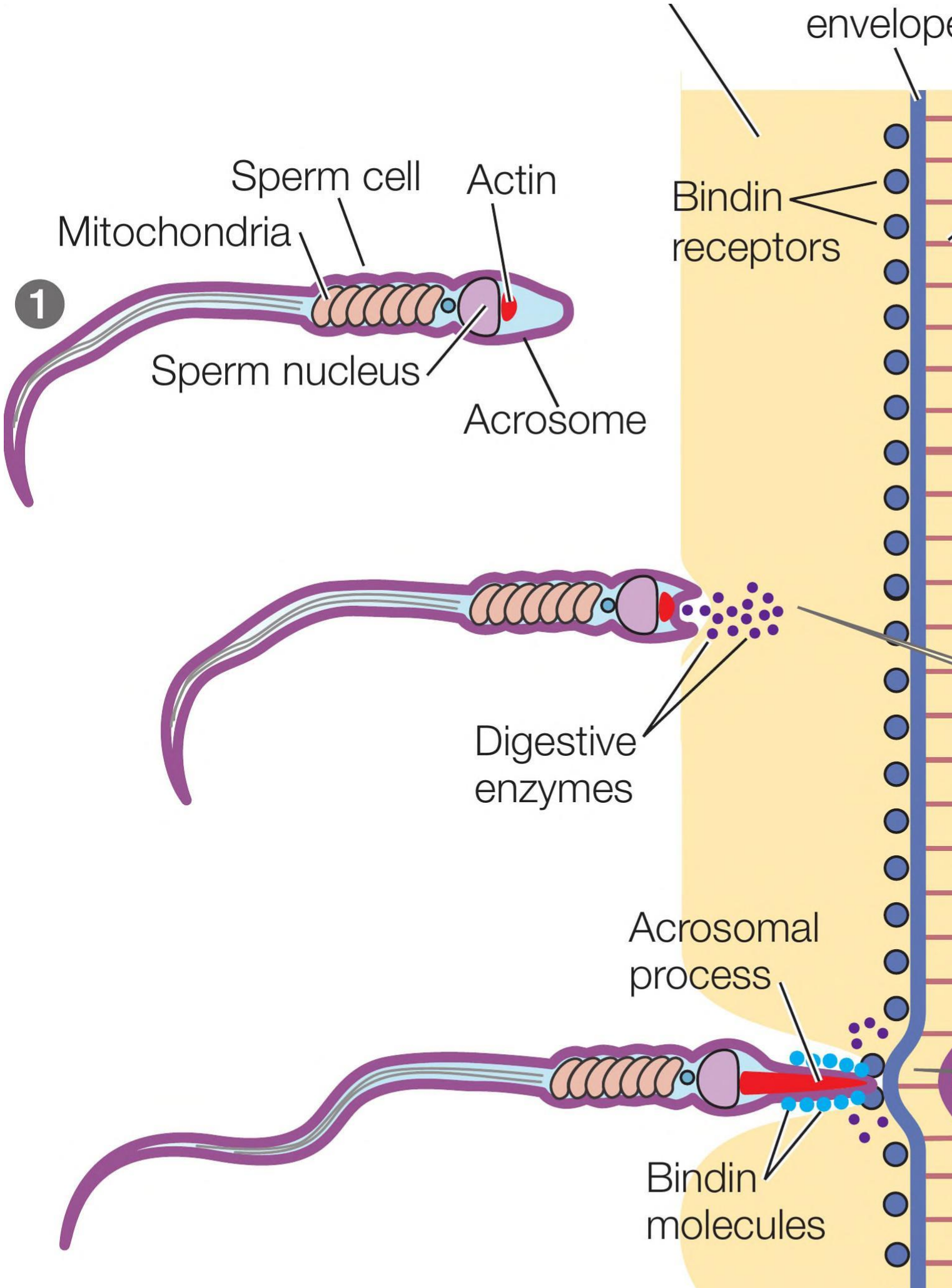
phân bào để tạo ra các tinh trùng đơn bội, biệt hóa thành tinh trùng. Ở nhiều loài, thế hệ tế bào sinh tinh vẫn tiếp xúc thông qua cầu nối tế bào chất cho đến khi tinh trùng trưởng thành. (B) Ở động vật có vú, noogonia ngừng phân chia trong phôi và các tế bào trứng nguyên phát vẫn bị giữ lại ở kỳ đầu I của bệnh teo cơ cho đến khi chúng rụng trứng và thụ tinh. Mỗi tế bào trứng sẽ tạo ra một ootid đơn bội, trưởng thành thành một noãn. nguyên phân, tạo ra tinh nguyên bào (speratogonium số ít) ở con đực và oogonia (noogonium số ít) ở con cái (Hình 43.3). Tinh trùng và oogonia là lưỡng bội, nhân lên bằng nguyên phân và là tế bào gốc. Chúng có khả năng tự tái sinh và cũng tạo ra các thế hệ con cháu - tế bào sinh tinh và tế bào trứng - sẽ bước vào giai đoạn phát sinh giao tử tiếp theo. Trong giai đoạn phát sinh giao tử tiếp theo này, sự phân chia tế bào giảm phân làm giảm nhiễm sắc thể thành số lượng đơn bội (xem Phần 11.5). Con cháu của tinh nguyên bào và noãn bào đi vào giảm phân là tế bào sinh tinh nguyên phát và tế bào trứng nguyên phát. Các bước của quá trình giảm phân giống nhau ở nam và nữ, nhưng có những khác biệt quan trọng về giới tính trong quá trình tạo giao tử. SỰ PHÁT SINH TINH TINH Sự tăng sinh ban đầu của tế bào mầm đực thành tế bào sinh tinh tiến hành bằng quá trình nguyên phân trong phôi. Nhưng trong suốt cuộc đời của con đực, nguyên bào sinh tinh tiếp tục phân chia theo nguyên phân, với một tế bào con duy trì khả năng tự tái tạo của tế bào sinh tinh trong khi tế bào con còn lại trở thành tế bào sinh tinh sơ cấp. Như được minh họa trong Hình 43.3A, các tế bào sinh tinh sơ cấp sau đó trải qua quá trình giảm phân đầu tiên.


Male germ cell
(2n)
Spermatogonium
(2n)
Primary
spermat
Mitosis
Mitosis
Spermatagonia are self-regenerating. Each division produces a primary spermatocyte and another spermatogonium.
Genetic material has replicated but the number of chromosomes remains the same (2n)

884 CHƯƠNG 43 Sự phân chia sinh sản ở động vật - phân chia khử - để tạo thành hai tế bào sinh tinh thứ cấp đơn bội. Sự phân chia giảm phân thứ hai tạo ra bốn tinh trùng đơn bội cho mỗi tế bào sinh tinh sơ cấp đi vào phân bào. Ở động vật có vú, thế hệ con cháu của các tế bào sinh tinh sơ cấp vẫn được kết nối bằng cầu nối tế bào chất sau mỗi lần phân chia. Một lý do khiến các tế bào sinh tinh của động vật có vú vẫn tiếp xúc với tế bào chất trong suốt quá trình phát triển của chúng là sự bất đối xứng của nhiễm sắc thể giới tính ở con đực. Một nửa số tế bào sinh tinh thứ cấp nhận nhiễm sắc thể X, nửa còn lại nhận nhiễm sắc thể Y. Nhiễm sắc thể Y chứa ít gen hơn nhiễm sắc thể X và một số sản phẩm của gen chỉ tìm thấy trên nhiễm sắc thể X rất cần thiết cho sự phát triển của tế bào sinh tinh. Bằng cách duy trì tiếp xúc với tế bào chất, cả bốn tế bào sinh tinh đều có thể chia sẻ các sản phẩm gen của nhiễm sắc thể X, mặc dù chỉ một nửa trong số chúng có nhiễm sắc thể X. Một tinh trùng có ít điểm giống với tinh trùng trưởng thành. Thông qua quá trình biệt hóa sâu hơn (sự tạo tinh trùng), tinh trùng trở nên nhỏ gọn, sắp xếp hợp lý và phát triển một roi để trở nên di động. Chúng ta sẽ xem xét quá trình sản xuất tinh trùng của con người ở Phần 43.3. OOGENESIS Oogonia, giống như ống sinh tinh, sinh sôi nảy nở thông qua quá trình nguyên phân (xem Hình 43.3B). Các tế bào trứng sơ cấp thu được ngay lập tức bước vào kỳ đầu của quá trình phân bào giảm nhiễm đầu tiên. Ở nhiều loài, bao gồm cả con người, tế bào trứng bị ngừng phát triển vào thời điểm này và có thể duy trì ở trạng thái đó trong nhiều ngày, nhiều tháng hoặc nhiều năm. Ở phụ nữ, thời gian ngừng hoạt động này kéo dài ít nhất là 10 năm (tức là cho đến tuổi dậy thì) và một số tế bào trứng nguyên phát vẫn ở kỳ đầu I tới 50 năm (tức là cho đến khi mãn kinh). Ngược lại, quá trình sinh tinh tiếp tục, không bị gián đoạn, cho đến khi hoàn thành sau khi tế bào sinh tinh sơ cấp đã biệt hóa. Trong giai đoạn tiên tri kéo dài I này, hoặc ngay trước khi nó kết thúc, tế bào trứng nguyên phát phát triển lớn hơn thông qua việc tăng sản xuất ribosome, RNA, bào quan tế bào chất và dự trữ năng lượng. Tại thời điểm này, tế bào trứng sơ cấp thu được tất cả năng lượng, nguyên liệu thô và RNA mà noãn cần để tồn tại trong quá trình phân chia tế bào đầu tiên sau khi thụ tinh. Trên thực tế, chất dinh dưỡng trong trứng phải duy trì phôi cho đến khi nó được hệ tuần hoàn của mẹ nuôi dưỡng hoặc có thể tự ăn. Khi một tế bào trứng sơ cấp tiếp tục quá trình phân bào, nhân của nó sẽ hoàn thành quá trình phân chia vi khuẩn đầu tiên gần bề mặt tế bào. Các tế bào con của sự phân chia này nhận được phần tế bào chất không đồng đều. Sự bất đối xứng này thể hiện một sự khác biệt lớn khác so với quá trình sinh tinh, trong đó tế bào chất được phân bổ đều. Tế bào con nhận gần như toàn bộ tế bào chất sẽ trở thành tế bào trứng thứ cấp, và tế bào con nhận hầu như không nhận được tế bào chất nào sẽ tạo thành thể cực thứ nhất (xem Hình 43.3B). Sự phân chia giảm phân thứ hai - của tế bào trứng thứ cấp lớn - cũng đi kèm với sự phân chia không đối xứng của tế bào chất. Một tế bào con tạo thành ootid lớn, đơn bội, cuối cùng biệt hóa thành trứng trưởng thành,và cái còn lại tạo thành thể cực thứ hai. Các thể cực bị thoái hóa, do đó kết quả cuối cùng của quá trình tạo trứng chỉ là một quả trứng trưởng thành cho mỗi tế bào trứng nguyên phát đi vào quá trình phân bào. Tuy nhiên, quả trứng đó là một tế bào lớn và được cung cấp đầy đủ dưỡng chất. Giai đoạn ngừng phát triển thứ hai xảy ra sau khi lần phân bào giảm phân đầu tiên hình thành tế bào trứng thứ cấp. Trứng có thể bị tống ra khỏi buồng trứng trong tình trạng này. Ở nhiều loài, bao gồm cả con người, quá trình phân chia vi khuẩn thứ hai không hoàn thành cho đến khi trứng được thụ tinh bởi tinh trùng. Thụ tinh là sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng. Sự kết hợp giữa tinh trùng đơn bội và trứng đơn bội trong quá trình thụ tinh tạo ra một tế bào lưỡng bội duy nhất, gọi là hợp tử, sẽ phát triển thành phôi. Việc thụ tinh không chỉ khôi phục lại toàn bộ bổ sung di truyền của động vật. Các quá trình liên quan đến thụ tinh giúp trứng và tinh trùng gặp nhau, ngăn chặn sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng của các loài khác nhau và đảm bảo rằng chỉ có một tinh trùng xâm nhập và kích hoạt quá trình trao đổi chất của trứng. Sự thụ tinh bao gồm một chuỗi các sự kiện phức tạp: 1. Tinh trùng và trứng nhận biết nhau về mặt hóa học. 2. Tinh trùng được kích hoạt, cho phép nó tiếp cận màng sinh chất của trứng. 3. Màng sinh chất của trứng kết hợp với màng sinh chất của một tinh trùng. 4. Trứng chặn sự xâm nhập của tinh trùng bổ sung. 5. Trứng được kích hoạt và kích thích về mặt trao đổi chất để bắt đầu phát triển. 6. Nhân của trứng và tinh trùng kết hợp với nhau để tạo ra nhân lưỡng bội của hợp tử. ĐẶC BIỆT TRONG TƯƠNG TÁC TINH TRỨNG-TRỨNG Các phân tử nhận biết cụ thể làm trung gian cho sự tương tác giữa tinh trùng và trứng. Những phân tử này đảm bảo rằng các hoạt động của tinh trùng hướng tới trứng chứ không phải các tế bào khác, đồng thời chúng giúp ngăn trứng được thụ tinh bởi tinh trùng từ loài không phù hợp. Chức năng thứ hai đặc biệt quan trọng ở các loài thủy sản giải phóng trứng và tinh trùng vào vùng nước xung quanh, vì trứng của những loài động vật đó có thể dễ dàng tiếp xúc với tinh trùng của các loài khác. Nhím biển là một ví dụ điển hình về loài này và cơ

chế thụ tinh của nó đã được nghiên cứu kỹ lưỡng. Trứng nhím biển tiết ra chất hấp dẫn hóa học làm tăng khả năng vận động của tinh trùng và khiến chúng bơi về phía trứng. Những chất hấp dẫn hóa học này có tính chất đặc trưng cho từng loài. Ví dụ, trứng của một loài nhím biển tiết ra một peptide cụ thể bao gồm 14 axit amin. Peptide này liên kết với các thụ thể có trên tinh trùng cùng loài. Tinh trùng phản ứng bằng cách tăng hô hấp và khả năng vận động của ty thể. Trước khi tiếp xúc với peptide, tinh trùng bơi theo những vòng tròn nhỏ chặt chẽ, nhưng sau khi liên kết với peptide, chúng bơi mạnh mẽ theo gradient nồng độ của peptide cho đến khi đến được trứng đang giải phóng nó. Khi tinh trùng gặp trứng, chúng phải vượt qua hai lớp bảo vệ trước khi có thể kết hợp với màng tế bào trứng. Trứng nhím biển được bao phủ bởi một lớp thạch bao quanh một lớp vỏ vitelline giàu protein (Hình 43. 4A).Sự thành công của cuộc tấn công của tinh trùng vào các lớp bảo vệ này phụ thuộc vào cấu trúc bọc màng ở phía trước đầu tinh trùng được gọi là acrosome.

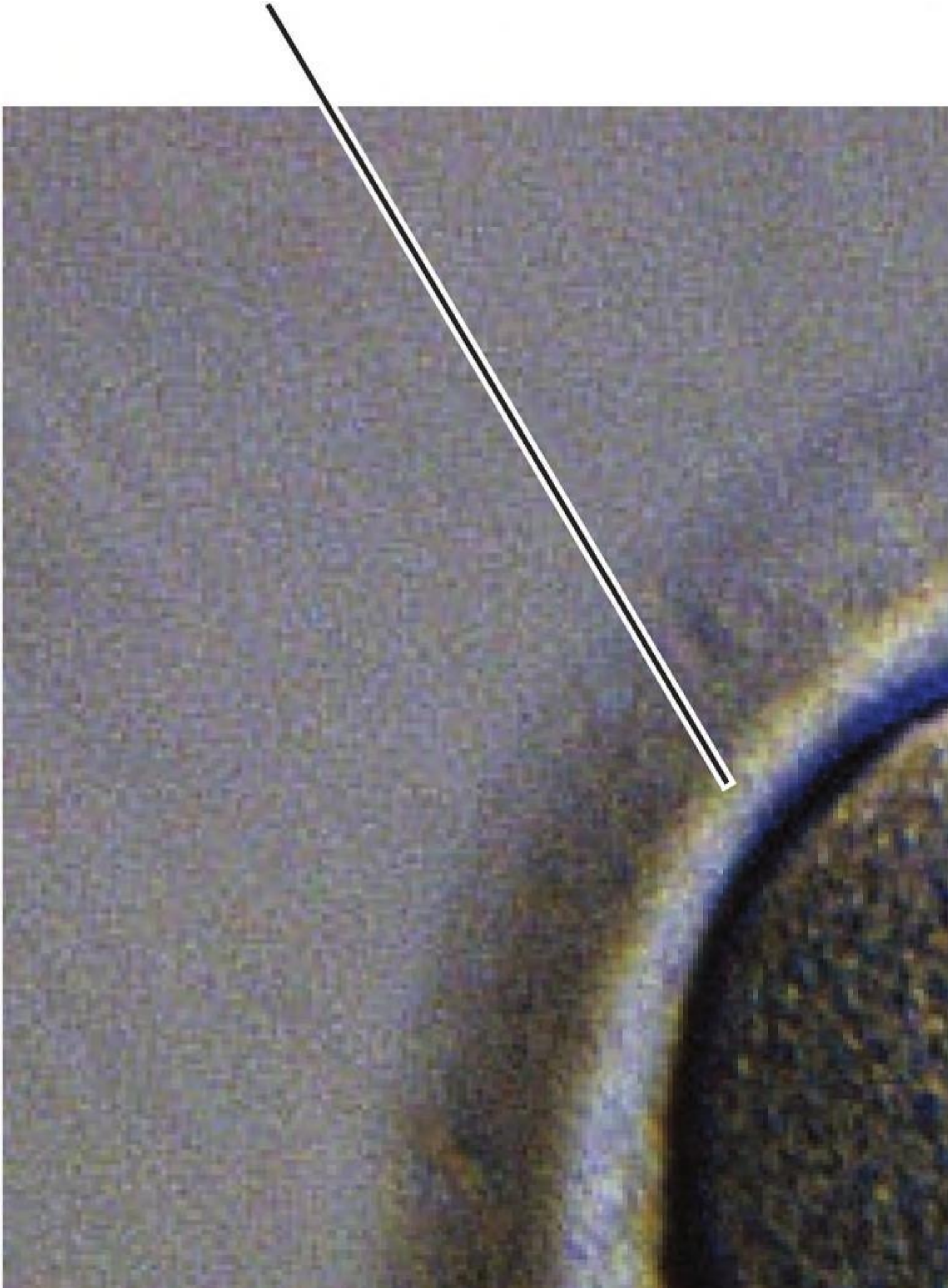
43.2 Động vật sinh sản hữu tính như thế nào? 885 (A) 0 Vỏ Vitelline Â© Lớp vỏ thạch O Tinh trùng 0 Màng huyết tương trứng 0 Tế bào chất Â© Hạt vỏ não Mitochondrion Nucleus 43.4 Sự thụ tinh của Trứng Nhím Biển (A) Trứng nhím biển được bảo vệ bởi một lớp thạch và một lớp vỏ vitelline giàu protein. Tinh trùng phải xâm nhập cả hai để đến được màng tế bào trứng. Nhiều tinh trùng bám vào vỏ vitelline, nhưng chỉ có một tinh trùng xuyên qua màng tế bào trứng và đạt được sự thụ tinh. Các số được khoanh tròn khớp với cấu trúc với các sự kiện được hiển thị trong bảng B. (B) Phản ứng thể thể cho phép tinh trùng nhím biển nhận ra trứng cùng loài và đi qua các lớp bảo vệ của nó. Các enzym từ các hạt vỏ trứng sẽ kích hoạt quá trình chậm hình thành đa tinh trùng. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 43.1 Thụ tinh ở nhím biển Lifel 0e.com/at43. 1 (B) Â© Jelly coat Â© Vitelline Â©Vỏ / màng huyết tương trứng - Liên kết protein 0 Tế bào chất Â© Hạt vỏ Trong phản ứng acrosomal, màng acrosomal bị phá vỡ, giải phóng các enzyme tiêu hóa một con đường xuyên qua trứngâ€ ™ lớp thạch bảo vệ. Quá trình trùng hợp của Actin tạo ra quá trình acrosomal, tiếp xúc với màng tế bào trứng, kích hoạt quá trình phong tỏa nhanh thành đa tinh trùng (sự thay đổi điện tích trên màng). J Các phân tử nhận biết đặc trưng của loài (trong trường hợp này là bindin) trên quá trình acrosomal liên kết với các phân tử thụ thể tương ứng trên vỏ vitelline. I Tinh trùng và màng tế bào trứng hợp nhất. Các thụ thể bindin được kích hoạt sẽ kích thích giải phóng Ca2+, làm cho các hạt vỏ não kết hợp với màng sinh chất. Các bào quan của tinh trùng xâm nhập vào tế bào chất của trứng. Các enzyme hạt vỏ não hòa tan các liên kết giữa vỏ vitelline và màng sinh chất, bắt đầu quá trình phong tỏa chậm thành đa tinh trùng. I Các chất được giải phóng bởi các hạt vỏ não sẽ hấp thụ H2O và trương lên. t Enzyme loại bỏ các thụ thể liên kết với tinh trùng. Vỏ vitelline cứng lại, tạo thành vỏ bọc thụ tinh.


envelope
Sperm cell
Actin
Mitochondria
Bindin
receptors
1
Sperm nucleus
Acrosome
Digestive
enzymes
Acrosomal
process
Bindin
molecules

886 CHƯƠNG 43 Sinh sản ở động vật Thể acrosome chứa enzym và các protein khác. Khi tinh trùng tiếp xúc với trứng cùng loài, các chất trong lớp vỏ thạch sẽ kích hoạt phản ứng thể cực, bắt đầu bằng sự phá vỡ màng sinh chất bao phủ đầu tinh trùng và màng thể thể bên dưới (Hình 43. 4B). Các enzyme acrosomal được giải phóng và tiêu hóa một lỗ xuyên qua lớp thạch. Là kết quả của quá trình trùng hợp Actin được kích hoạt bởi phản ứng thể cực, một quá trình thể thể sẽ kéo dài ra khỏi đầu tinh trùng. Quá trình acrosomal được bao phủ bởi các phân tử nhận biết đặc trưng của loài gọi là bindin và có các thụ thể bindin trên vỏ vitelline của trứng. Sự tương tác của thụ thể bindin và bindin giúp tinh trùng tiếp xúc với màng tế bào trứng. Sự tiếp xúc đó dẫn đến sự hợp nhất giữa màng huyết tương của tinh trùng và trứng và hình thành nón thụ tinh nhấn chìm đầu tinh trùng, đưa nó vào tế bào chất của trứng. Ty thể của tinh trùng, phần lớn tạo thành phần giữa của tinh trùng, cũng được hút vào tế bào chất của trứng, nhưng chúng thoái hóa và biến mất; điều này có nghĩa là ty thể và gen ty thể của nhím mới chỉ có nguồn gốc từ trứng. Ở động vật thực hành thụ tinh bên trong, hành vi giao phối giúp đảm bảo tính đặc hiệu của loài, nhưng cơ chế nhận dạng trứng-tinh trùng vẫn tồn tại. Trứng của động vật có vú được bao quanh bởi một lớp dày gọi là Cumulus, bao gồm một tập hợp lỏng lẻo các tế bào của mẹ trong một chất nền sền sệt (Hình 43.5). Bên dưới đám mây là một lớp vỏ glycoprotein được gọi là zona pellucida, có chức năng tương tự như lớp vỏ vitelline của trứng nhím biển. Khi tinh trùng của động vật có vú được gửi vào đường sinh sản của con cái, chúng sẽ được kích hoạt về mặt trao đổi chất và có khả năng phản ứng cực điểm nếu gặp trứng. Một tinh trùng được kích hoạt có thể xâm nhập vào lớp màng và tương tác với màng trong suốt. Không giống như lớp vỏ thạch của trứng nhím biển, lớp phủ của trứng động vật có vú không gây ra phản ứng acrosomal. Khi tinh trùng tiếp xúc với zona pellucida, một glycoprotein đặc trưng của loài sẽ liên kết với các phân tử nhận biết trên đầu tinh trùng. Sự liên kết này kích hoạt phản ứng của thể thể, giải phóng các enzym thể thể tiêu hóa một con đường xuyên qua màng trong suốt. Khi đầu tinh trùng chạm tới màng tế bào trứng, các protein khác tạo điều kiện cho nó bám dính và kết hợp với màng tế bào trứng. Tầm quan trọng của zona pellucida và các phân tử liên kết với tinh trùng của nó như một cơ chế nhận biết đặc trưng của loài đã được tiết lộ trong các thí nghiệm trên trứng và tinh trùng của động vật có vú trong đĩa nuôi cấy. Khi màng trong suốt được loại bỏ khỏi trứng người và trứng được tiếp xúc với tinh trùng của chuột đồng, quá trình thụ tinh diễn ra, dẫn đến hợp tử lai giữa chuột đồng và người. Hợp tử lai đã không tồn tại được trong lần phân chia tế bào đầu tiên,nhưng thí nghiệm đã chứng minh rằng cơ chế nhận biết ở các loài động vật có vú nằm ở vùng màng trong suốt. CHẶN ĐỐI VỚI POLYSPERMY Sự kết hợp giữa màng huyết tương của tinh trùng và trứng và sự xâm nhập của tinh trùng vào trứng bắt đầu một chuỗi các sự kiện được lập trình sẵn. Phản ứng đầu tiên đối với sự xâm nhập của tinh trùng là ngăn cản đa tinh trùng. Các khối này là cơ chế ngăn chặn nhiều hơn một tinh trùng xâm nhập vào Zona pellucida Màng huyết tương trứng Tinh trùng 43.5 Rào cản đối với tinh trùng Trứng của con người này, giống như trứng của các động vật có vú khác, được bao quanh bởi Cumulus và zona pellucida. Tinh trùng phải xâm nhập cả hai để thụ tinh cho trứng. Chỉ có một tinh trùng sẽ xuyên qua vùng trong suốt và kết hợp với màng sinh chất. quả trứng. Nếu có nhiều hơn một tinh trùng xâm nhập vào trứng thì phôi khó có thể sống sót. Việc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng đã được nghiên cứu rộng rãi ở trứng nhím biển, loại trứng có thể được thụ tinh trong đĩa nước biển. Trong vòng vài giây sau khi màng tinh trùng tiếp xúc với màng trứng, một dòng ion natri sẽ làm thay đổi sự chênh lệch điện tích trên màng plasma của trứng. Sự ngăn chặn nhanh chóng đối với đa tinh trùng này sẽ ngăn chặn sự kết hợp của bất kỳ tinh trùng nào khác với màng tế bào trứng, nhưng nó chỉ là tạm thời. Sự thay đổi điện tích của màng chỉ kéo dài khoảng một phút, nhưng đó là thời gian đủ để cho phép sự phát triển chậm hơn của sự xâm nhập của tinh trùng. Việc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng chậm lại liên quan đến việc chuyển đổi lớp vỏ vitelline thành một hàng rào vật lý mà tinh trùng không thể xâm nhập. Trước khi thụ tinh, vỏ vitelline được liên kết với màng huyết tương trứng. Ngay dưới màng sinh chất là các túi gọi là hạt vỏ não (xem Hình 43.4), chứa enzyme và các protein khác. Trứng nhím biển, giống như tất cả các tế bào động vật, cô lập canxi trong mạng lưới nội chất của nó. Tinh trùng xâm nhập vào trứng sẽ kích thích giải phóng ion canxi từ mạng lưới nội chất và vào tế bào chất của trứng. Sự gia tăng canxi trong tế bào này làm cho các hạt vỏ trứng kết hợp với màng sinh chất và giải phóng chất bên trong chúng. Các enzyme hạt vỏ não phá vỡ liên kết giữa lớp vỏ vitelline và màng sinh chất, đồng thời các protein khác được giải phóng từ các hạt vỏ não sẽ hút nước vào khoảng trống giữa chúng. Kết quả là lớp vỏ vitelline nổi lên tạo thành lớp vỏ thụ tinh. Các enzyme hạt vỏ cũng làm suy giảm các phân tử liên kết với tinh trùng trên bề mặt vỏ thụ tinh và làm cho nó cứng lại, do đó ngăn không cho tinh trùng bổ

sung tiếp xúc với màng sinh chất của trứng. Ở trứng của động vật có vú, sự xâm nhập của tinh trùng không gây ra sự thay đổi nhanh chóng điện thế màng nhưng nó kích hoạt sự giải phónggiống như trứng của động vật có vú khác, được bao quanh bởi lớp màng trong suốt và lớp màng mỏng. Tinh trùng phải xâm nhập cả hai để thụ tinh cho trứng. Chỉ có một tinh trùng sẽ xuyên qua vùng trong suốt và kết hợp với màng sinh chất. quả trứng. Nếu có nhiều hơn một tinh trùng xâm nhập vào trứng thì phôi khó có thể sống sót. Việc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng đã được nghiên cứu rộng rãi ở trứng nhím biển, loại trứng có thể được thụ tinh trong đĩa nước biển. Trong vòng vài giây sau khi màng tinh trùng tiếp xúc với màng trứng, một dòng ion natri sẽ làm thay đổi sự chênh lệch điện tích trên màng plasma của trứng. Sự ngăn chặn nhanh chóng đối với đa tinh trùng này sẽ ngăn chặn sự kết hợp của bất kỳ tinh trùng nào khác với màng tế bào trứng, nhưng nó chỉ là tạm thời. Sự thay đổi điện tích của màng chỉ kéo dài khoảng một phút, nhưng đó là thời gian đủ để cho phép sự phát triển chậm hơn của sự xâm nhập của tinh trùng. Việc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng chậm lại liên quan đến việc chuyển đổi lớp vỏ vitelline thành một hàng rào vật lý mà tinh trùng không thể xâm nhập. Trước khi thụ tinh, vỏ vitelline được liên kết với màng huyết tương trứng. Ngay dưới màng sinh chất là các túi gọi là hạt vỏ não (xem Hình 43.4), chứa enzyme và các protein khác. Trứng nhím biển, giống như tất cả các tế bào động vật, cô lập canxi trong mạng lưới nội chất của nó. Tinh trùng xâm nhập vào trứng sẽ kích thích giải phóng ion canxi từ mạng lưới nội chất và vào tế bào chất của trứng. Sự gia tăng canxi trong tế bào này làm cho các hạt vỏ trứng kết hợp với màng sinh chất và giải phóng chất bên trong chúng. Các enzyme hạt vỏ não phá vỡ liên kết giữa lớp vỏ vitelline và màng sinh chất, đồng thời các protein khác được giải phóng từ các hạt vỏ não sẽ hút nước vào khoảng trống giữa chúng. Kết quả là lớp vỏ vitelline nổi lên tạo thành lớp vỏ thụ tinh. Các enzyme hạt vỏ cũng làm suy giảm các phân tử liên kết với tinh trùng trên bề mặt vỏ thụ tinh và làm cho nó cứng lại, do đó ngăn không cho tinh trùng bổ sung tiếp xúc với màng sinh chất của trứng. Ở trứng của động vật có vú, sự xâm nhập của tinh trùng không gây ra sự thay đổi nhanh chóng điện thế màng nhưng nó kích hoạt sự giải phónggiống như trứng của động vật có vú khác, được bao quanh bởi lớp màng trong suốt và lớp màng mỏng. Tinh trùng phải xâm nhập cả hai để thụ tinh cho trứng. Chỉ có một tinh trùng sẽ xuyên qua vùng trong suốt và kết hợp với màng sinh chất. quả trứng. Nếu có nhiều hơn một tinh trùng xâm nhập vào trứng thì phôi khó có thể sống sót. Việc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng đã được nghiên cứu rộng rãi ở trứng nhím biển, loại trứng có thể được thụ tinh trong đĩa nước biển. Trong vòng vài giây sau khi màng tinh trùng tiếp xúc với màng trứng, một dòng ion natri sẽ làm thay đổi sự chênh lệch điện tích trên màng plasma của trứng. Sự ngăn chặn nhanh chóng đối với đa tinh trùng này sẽ ngăn chặn sự kết hợp của bất kỳ tinh trùng nào khác với màng tế bào trứng, nhưng nó chỉ là nhất thời. Sự thay đổi điện tích của màng chỉ kéo dài khoảng một phút, nhưng đó là thời gian đủ để cho phép sự phát triển chậm hơn của sự xâm nhập của tinh trùng. Việc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng chậm lại liên quan đến việc chuyển đổi lớp vỏ vitelline thành một hàng rào vật lý mà tinh trùng không thể xâm nhập. Trước khi thụ tinh, vỏ vitelline được liên kết với màng huyết tương trứng. Ngay dưới màng sinh chất là các túi gọi là hạt vỏ não (xem Hình 43.4), chứa enzyme và các protein khác. Trứng nhím biển, giống như tất cả các tế bào động vật, cô lập canxi trong mạng lưới nội chất của nó. Tinh trùng xâm nhập vào trứng sẽ kích thích giải phóng ion canxi từ mạng lưới nội chất và vào tế bào chất của trứng. Sự gia tăng canxi trong tế bào này làm cho các hạt vỏ trứng kết hợp với màng sinh chất và giải phóng chất bên trong chúng. Các enzyme hạt vỏ não phá vỡ liên kết giữa lớp vỏ vitelline và màng sinh chất, đồng thời các protein khác được giải phóng từ các hạt vỏ não sẽ hút nước vào khoảng trống giữa chúng. Kết quả là lớp vỏ vitelline nổi lên tạo thành lớp vỏ thụ tinh. Các enzyme hạt vỏ cũng làm suy giảm các phân tử liên kết với tinh trùng trên bề mặt vỏ thụ tinh và làm cho nó cứng lại, do đó ngăn không cho tinh trùng bổ sung tiếp xúc với màng sinh chất của trứng. Ở trứng của động vật có vú, sự xâm nhập của tinh trùng không gây ra sự thay đổi nhanh chóng điện thế màng nhưng nó kích hoạt sự giải phóngViệc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng chậm lại liên quan đến việc chuyển đổi lớp vỏ vitelline thành một hàng rào vật lý mà tinh trùng không thể xâm nhập. Trước khi thụ tinh, vỏ vitelline được liên kết với màng huyết tương trứng. Ngay dưới màng sinh chất là các túi gọi là hạt vỏ não (xem Hình 43.4), chứa enzyme và các protein khác. Trứng nhím biển, giống như tất cả các tế bào động vật, cô lập canxi trong mạng lưới nội chất của nó. Tinh trùng xâm nhập vào trứng sẽ kích thích giải phóng ion canxi từ mạng lưới nội chất và vào tế bào chất của trứng. Sự gia tăng canxi trong tế bào này làm cho các hạt vỏ trứng kết hợp với màng sinh chất và giải phóng chất bên trong chúng. Các enzyme hạt vỏ não phá vỡ liên kết giữa lớp vỏ vitelline và màng sinh chất, đồng thời các protein khác được

giải phóng từ các hạt vỏ não sẽ hút nước vào khoảng trống giữa chúng. Kết quả là lớp vỏ vitelline nổi lên tạo thành lớp vỏ thụ tinh. Các enzyme hạt vỏ cũng làm suy giảm các phân tử liên kết với tinh trùng trên bề mặt vỏ thụ tinh và làm cho nó cứng lại, do đó ngăn không cho tinh trùng bổ sung tiếp xúc với màng sinh chất của trứng. Ở trứng của động vật có vú, sự xâm nhập của tinh trùng không gây ra sự thay đổi nhanh chóng điện thế màng nhưng nó kích hoạt sự giải phóngViệc ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng chậm lại liên quan đến việc chuyển đổi lớp vỏ vitelline thành một hàng rào vật lý mà tinh trùng không thể xâm nhập. Trước khi thụ tinh, vỏ vitelline được liên kết với màng huyết tương trứng. Ngay dưới màng sinh chất là các túi gọi là hạt vỏ não (xem Hình 43.4), chứa enzyme và các protein khác. Trứng nhím biển, giống như tất cả các tế bào động vật, cô lập canxi trong mạng lưới nội chất của nó. Tinh trùng xâm nhập vào trứng sẽ kích thích giải phóng ion canxi từ mạng lưới nội chất và vào tế bào chất của trứng. Sự gia tăng canxi trong tế bào này làm cho các hạt vỏ trứng kết hợp với màng sinh chất và giải phóng chất bên trong chúng. Các enzyme hạt vỏ não phá vỡ liên kết giữa lớp vỏ vitelline và màng sinh chất, đồng thời các protein khác được giải phóng từ các hạt vỏ não sẽ hút nước vào khoảng trống giữa chúng. Kết quả là lớp vỏ vitelline nổi lên tạo thành lớp vỏ thụ tinh. Các enzyme hạt vỏ cũng làm suy giảm các phân tử liên kết với tinh trùng trên bề mặt vỏ thụ tinh và làm cho nó cứng lại, do đó ngăn không cho tinh trùng bổ sung tiếp xúc với màng sinh chất của trứng. Ở trứng của động vật có vú, sự xâm nhập của tinh trùng không gây ra sự thay đổi nhanh chóng điện thế màng nhưng nó kích hoạt sự giải phóng



43.2 Động vật sinh sản hữu tính như thế nào? 887 canxi từ mạng lưới nội chất. Giống như trứng nhím biển, lượng canxi tăng lên làm cho các hạt vỏ não kết hợp trứng với màng sinh chất của trứng. Vỏ thụ tinh không hình thành xung quanh trứng của động vật có vú, nhưng các enzym hạt vỏ não sẽ phá hủy các phân tử liên kết với tinh trùng trong màng trong suốt. Sự gia tăng canxi trong tế bào cũng báo hiệu trứng đã hoàn thành quá trình phân bào. Giai đoạn được thiết lập cho sự phân chia tế bào đầu tiên. Để trứng và tinh trùng gặp nhau Như chúng ta vừa thấy, sinh sản hữu tính đòi hỏi phải tạo ra các giao tử đơn bội (phát sinh giao tử) và sự kết hợp của các giao tử đó với nhau để tạo thành hợp tử lưỡng bội (thụ tinh). Hành vi sinh sản và giao phối giúp trứng và tinh trùng đủ gần nhau để quá trình thụ tinh có thể xảy ra. Sự thụ tinh có thể xảy ra bên ngoài hoặc bên trong. Thụ tinh bên ngoài Trong môi trường nước, động vật có thể mang các giao tử của chúng lại với nhau bằng cách thả chúng xuống nước. Thực hành này, được gọi là sinh sản, dẫn đến sự thụ tinh bên ngoài. Nhiều loài động vật thủy sinh không di động lắm nhưng chúng tạo ra một số lượng lớn giao tử có thể di chuyển xa khỏi điểm phóng thích. Ví dụ, một con hàu cái sẽ giải phóng hàng triệu quả trứng khi nó sinh sản và số lượng tinh trùng do một con hàu đực tạo ra là rất lớn. Tuy nhiên, chỉ riêng con số không đảm bảo rằng các giao tử sẽ gặp nhau. Các hoạt động sinh sản của con đực và con cái trong quần thể phải được đồng bộ hóa vì giao tử được giải phóng có tuổi thọ hạn chế. Các nhà lai tạo theo mùa có thể sử dụng độ dài ngày, sự thay đổi nhiệt độ hoặc thay đổi thời tiết để tính thời gian sản xuất và giải phóng giao tử của chúng. Sự kích thích lẫn nhau cũng rất quan trọng. Việc một cá thể phóng giao tử vào nước có thể kích thích những cá thể khác sinh sản. Hành vi có thể đóng một vai trò quan trọng trong việc đưa các giao tử lại với nhau ngay cả khi thụ tinh bên ngoài. Nhiều loài di chuyển khoảng cách rất xa để tụ tập với bạn tình tiềm năng và giải phóng giao tử của chúng cùng lúc trong một môi trường thích hợp. Cá hồi là một ví dụ điển hình. Chúng nở và phát triển ở các dòng nước ngọt, sau đó di cư ra biển và tồn tại ở đó trong nhiều năm. Khi trưởng thành, chúng di chuyển hàng trăm dặm trở lại dòng suối nơi chúng nở ra để sinh sản. Con đực và con cái tiêu tốn một lượng lớn năng lượng để bơi ngược dòng suối đến nơi sinh sản, nơi chúng kết đôi, chuẩn bị chỗ lõm trong lớp sỏi dưới lòng suối và cùng nhau phóng tinh trùng và trứng. Khi giao tử trôi xuống sỏi, quá trình thụ tinh xảy ra. Thụ tinh bên trong Động vật trên cạn không thể đơn giản phóng giao tử của chúng ra môi trường. Tinh trùng chỉ có thể di chuyển qua chất lỏng và các giao tử mỏng manh được giải phóng vào không khí sẽ bị khô và chết. Động vật trên cạn tránh được những vấn đề này bằng cách thụ tinh bên trong, giải phóng tinh trùng vào đường sinh sản của con cái. Một số động vật thủy sinh cũng thực hiện thụ tinh bên trong, nhưng nó phổ biến ở động vật trên cạn.Động vật đã tiến hóa một cách đa dạng đáng kinh ngạc về khả năng thích nghi về mặt giải phẫu và hành vi đối với quá trình thụ tinh bên trong. Như chúng ta đã thấy ở trên, quá trình tạo giao tử xảy ra ở tuyến sinh dục, là cơ quan sinh dục chính. Tất cả các thành phần giải phẫu bổ sung của hệ thống sinh sản của động vật được gọi là cơ quan sinh dục phụ. Một cơ quan sinh dục phụ rõ ràng ở con đực của nhiều loài là dương vật, giúp con đực đưa tinh trùng vào âm đạo của con cái, đường vào đường sinh sản của nó. Các cơ quan sinh dục phụ bao gồm nhiều tuyến, ống, ống dẫn và các cấu trúc khác. Giao hợp là sự kết hợp vật lý của cơ quan sinh dục phụ nam và nữ. Hầu hết côn trùng đực giao phối và chuyển tinh trùng vào âm đạo của con cái thông qua dương vật. Cơ quan sinh dục - cơ quan sinh dục bên ngoài - của côn trùng thường có hình dạng đặc trưng cho loài để đảm bảo rằng cơ quan sinh dục nam và nữ khớp với nhau theo kiểu ổ khóa. Cơ chế này đảm bảo sự phù hợp chặt chẽ, an toàn giữa cặp giao phối trong thời gian truyền tinh trùng kéo dài. Ở một số loài côn trùng mà con cái giao phối với nhiều con đực, con đực có cấu trúc phức tạp trên dương vật có thể hút tinh trùng do con đực khác gửi ra khỏi đường sinh sản của con cái, thay thế nó bằng tinh trùng của chúng. Việc truyền tinh trùng trong thụ tinh bên trong cũng có thể là gián tiếp. Con đực của nhiều loài không xương sống (ví dụ như bọ ve và bọ cạp) và một số loài động vật có xương sống (ví dụ như kỳ nhông) gửi các tế bào sinh tinh - các gói tinh trùng được bảo vệ khỏi bị hút ẩm - trong môi trường. Khi một con ve cái gặp một tế bào sinh tinh từ bạn tình tiềm năng, nó sẽ cưỡi nó lên và mở một cặp đĩa ở bụng để đầu của tế bào sinh tinh đi vào đường sinh sản của nó và cho phép tinh trùng đi vào. Mực và nhện đực đóng vai trò tích cực hơn trong việc truyền tinh trùng. Nhện đực tiết một giọt chứa tinh trùng lên một mảnh màng, sau đó dùng một cấu trúc đặc biệt ở chân trước để nhặt màng chứa tinh trùng và đưa vào lỗ sinh dục của con cái. Mực đực dùng một xúc tu chuyên dụng để nhặt một tế bào sinh tinh và đưa vào cơ quan sinh dục của con cái. Một số cá thể có thể hoạt động như cả nam và nữ. Ở hầu hết các loài, giao tử được tạo ra bởi các cá thể là nam hoặc nữ. Những loài có thành viên đực và cái riêng biệt được gọi là cùng gốc (tiếng Hy Lạp, "hai ngôi nhà"). Tuy nhiên, ở một số

loài, một cá thể có thể sản xuất cả tinh trùng và trứng. Những loài như vậy là đơn tính ("một nhà") hoặc lưỡng tính. Hầu như tất cả các nhóm động vật không xương sống đều có một số loài lưỡng tính. Giun đất là một ví dụ về lưỡng tính đồng thời, nghĩa là một cá thể vừa là nam vừa là nữ. Khi hai con giun đất giao phối, chúng trao đổi tinh trùng và kết quả là trứng của mỗi con được thụ tinh (xem Hình 32.12C). Một số động vật có xương sống là loài lưỡng tính tuần tự,có nghĩa là một cá nhân có thể hoạt động như nam hoặc nữ vào những thời điểm khác nhau trong cuộc đời. Một ví dụ là cá hải quỳ hay cá hề, một loài sống thành từng nhóm nhỏ trong các loài hải quỳ lớn (Hình 43.6). Tất cả cá hải quỳ sinh ra đều là con đực. Con cá lớn nhất trong nhóm sẽ trở thành con cái có chức năng. Nếu con cá đó bị loại khỏi nhóm, con đực lớn nhất tiếp theo sẽ trở thành con cái. Con cá lớn thứ hai trong nhóm là con đực duy nhất trong tình trạng sinh sản. Lợi thế tiến hóa của lưỡng tính là gì? Một số loài lưỡng tính đồng thời, chẳng hạn như loài ký sinh

888 CHƯƠNG 43 Sinh sản động vật Amphiprion sp. 43.6 Khi kích thước quyết định giới tính Cá hải quỳ (còn gọi là cá hề) sống theo nhóm khoảng chục con tập trung vào một con hải quỳ. Tất cả cá hải quỳ sinh ra đều là con đực; con cá lớn nhất trong nhóm trở thành con cái có chức năng. Vì vậy, một con cá có thể hoạt động như một con đực và một con cái vào những thời điểm khác nhau trong cuộc đời của nó. sán dây có xác suất gặp bạn tình tiềm năng thấp - một cá thể sán dây có thể là con duy nhất trong vật chủ của nó. Sán dây có thể tự thụ tinh cho trứng của mình, nhưng hầu hết các loài lưỡng tính đồng thời phải giao phối với một cá thể khác. Tuy nhiên, vì mọi loài lưỡng tính đồng thời đều là nam và nữ nên khả năng gặp được bạn tình sẽ tăng gấp đôi. Ở một số loài lưỡng tính tuần tự, anh chị em ruột đều là nam hoặc toàn nữ cùng một lúc, do đó làm giảm tỷ lệ cận huyết. Sự tiến hóa của hệ thống sinh sản của động vật có xương sống diễn ra song song với quá trình di chuyển lên cạn. Các động vật có xương sống sớm nhất tiến hóa trong môi trường nước. Họ hàng gần nhất của những động vật có xương sống sớm nhất đó là các loài cá thời hiện đại. Chúng vẫn sống hoàn toàn dưới nước và hầu hết thực hành thụ tinh bên ngoài. Những loài cá nguyên thủy nhất, cá mút đá và cá hagfish, chỉ đơn giản là phóng giao tử của chúng ra môi trường. Tuy nhiên, ở hầu hết các loài cá, hành vi giao phối đưa con cái và con đực đến gần nhau hơn vào thời điểm giải phóng giao tử. Ở cá mập và cá đuối, vây đã tiến hóa thành những cái móc giữ con đực và con cái lại với nhau và cho phép tinh trùng được chuyển trực tiếp vào đường sinh sản của con cái. Động vật lưỡng cư là động vật có xương sống đầu tiên sống trong môi trường trên cạn. Chúng giải quyết thách thức của môi trường khô hạn bằng cách quay trở lại nước để sinh sản, như hầu hết các loài lưỡng cư ngày nay vẫn làm. Bò sát là nhóm động vật có xương sống đầu tiên giải quyết được vấn đề sinh sản ở môi trường trên cạn (Hình 43.7). Giải pháp của họ là trứng ối (xem Hình 33.19 A). Lớp vỏ cứng hoặc bằng da bảo vệ phôi và cản trở sự mất nước đồng thời cho phép khuếch tán oxy vào trứng và carbon dioxide ra khỏi trứng. Vỏ trứng tạo ra một vấn đề rõ ràng cho quá trình thụ tinh. Tinh trùng không thể xuyên qua vỏ nên chúng phải đến được trứng trước khi hình thành vỏ. Do đó sự thụ tinh bên trong và sự tiến hóa của các cơ quan sinh dục phụ là cần thiết cho sự tiến hóa của trứng có màng ối. Rắn đực và thằn lằn có các hemipenes ghép đôi, có thể chứa đầy máu và do đó thoát ra khỏi cơ thể con đực. Mỗi lần chỉ có một hemipenis được đưa vào đường sinh sản của con cái. Nó thường thô hoặc có gai ở phần cuối để giữ chắc chắn trong khi tinh trùng được chuyển xuống một rãnh trên bề mặt của nó. Cơ co rút kéo nửa dương vật trở lại cơ thể con đực khi quá trình giao phối hoàn tất. Một số loài chim cổ xưa về mặt tiến hóa có dương vật cương cứng dẫn tinh trùng dọc theo một rãnh vào đường sinh sản của con cái. Tuy nhiên, những loài chim có nguồn gốc tiến hóa gần đây hơn,không có dương vật cương cứng; thay vào đó, nam và nữ chỉ cần đưa cơ quan sinh dục lại gần nhau để truyền tinh trùng. (A) Chelonia mydas (B) Merops apiaster 43.7 Trứng có vỏ Trứng có vỏ là một bước tiến hóa quan trọng cho phép các loài bò sát và chim sinh sản trong môi trường trên cạn. (A) Một con rùa biển xanh cái đã đẻ trứng vào cát. (B) Trứng đã có vỏ đòi hỏi tinh trùng phải gặp trứng trước khi vỏ hình thành. Do đó, các động vật trên cạn phải thực hiện quá trình thụ tinh bên trong, như những loài ăn ong ở châu Âu này đang làm.

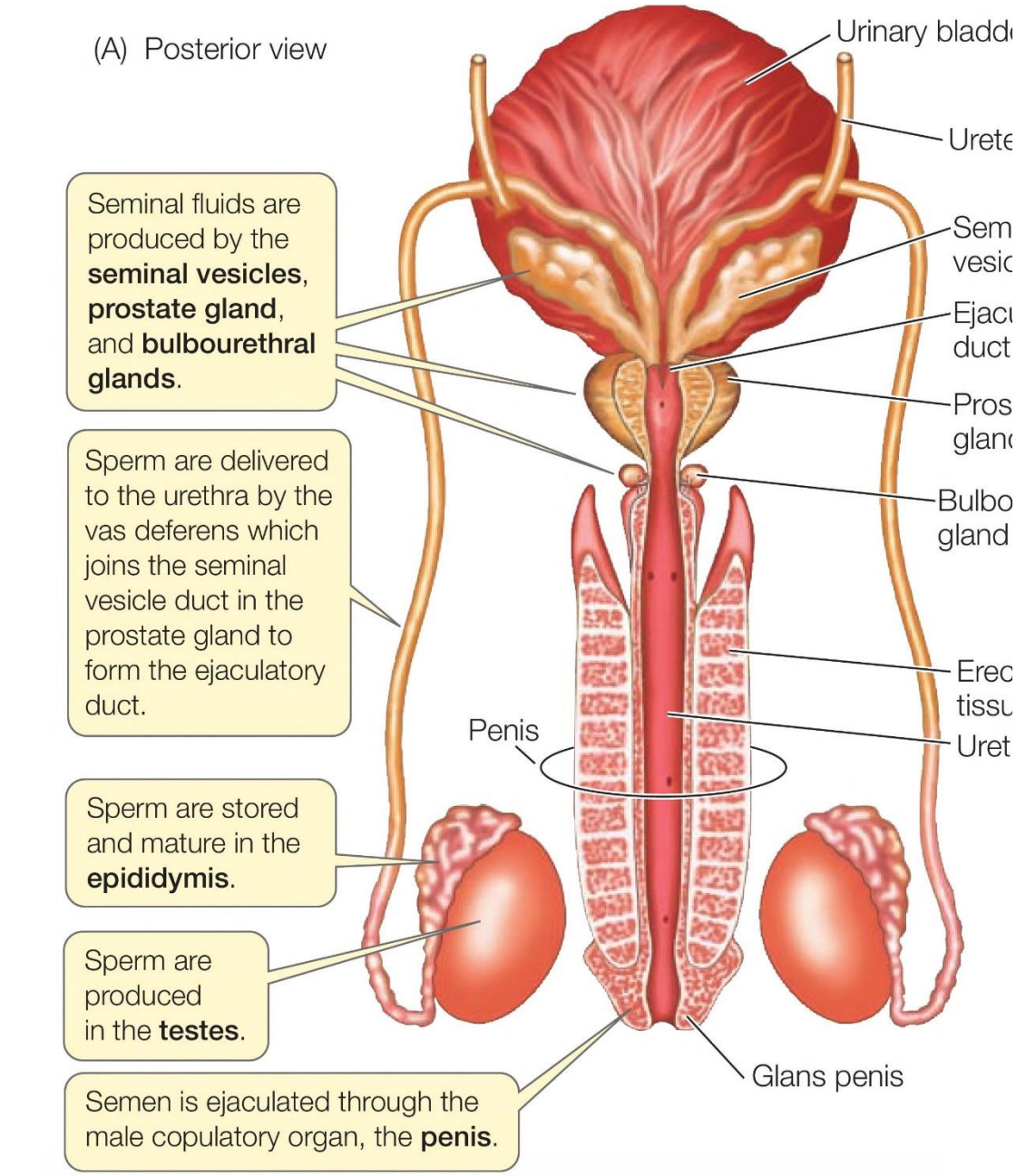
43.3 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? 889 Thông thường, điều này liên quan đến việc nam đứng trên lưng nữ (xem Hình 43.7B). Tất cả các loài động vật có vú đều thực hiện thụ tinh trong. Ngoại trừ động vật có vú nguyên sinh, phôi đang phát triển được giữ lại một thời gian trong đường sinh sản của con cái. Động vật có vú nguyên sinh (động vật có vú đơn huyệt; xem Hình 33.24) đẻ trứng. Các loài

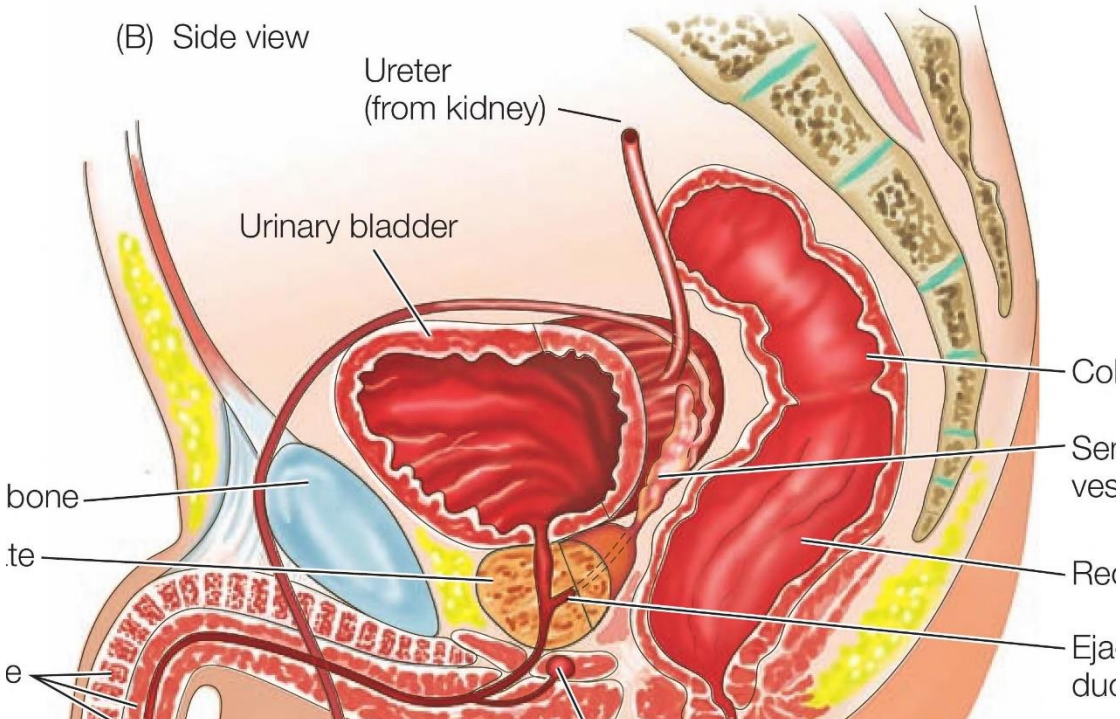
động vật có vú khác (therians) rất khác nhau về giai đoạn phát triển của con cái chúng vào thời điểm sinh ra. Động vật thụ tinh bên trong được phân biệt dựa vào nơi phôi phát triển. Hai kiểu chăm sóc và nuôi dưỡng phôi đã phát triển ở động vật: sự rụng trứng (đẻ trứng) và khả năng sinh sản (đẻ sống). Động vật đẻ trứng đẻ trứng ngoài môi trường và phôi của chúng phát triển bên ngoài cơ thể mẹ. Các động vật đẻ trứng trên cạn như côn trùng, bò sát và chim bảo vệ trứng của chúng khỏi bị hút ẩm bằng màng hoặc vỏ chống thấm nước. Khả năng sinh sản có thể xảy ra vì trứng được dự trữ nhiều chất dinh dưỡng để cung cấp cho nhu cầu của phôi. Một số động vật đẻ trứng tham gia vào nhiều hình thức hành vi khác nhau của bố mẹ để bảo vệ trứng của chúng, nhưng cho đến khi trứng nở, phôi phụ thuộc hoàn toàn vào chất dinh dưỡng dự trữ trong trứng. Động vật sinh con giữ lại phôi trong cơ thể mẹ trong giai đoạn phát triển ban đầu. Mặc dù các ví dụ về khả năng sinh sản tồn tại ở tất cả các nhóm động vật có xương sống ngoại trừ cá sấu, rùa và chim (thậm chí một số loài cá mập còn giữ lại trứng đã thụ tinh trong cơ thể và sinh ra những đứa con sống tự do), nhưng có sự khác biệt lớn giữa khả năng sinh sản ở động vật có vú và ở các loài khác. . Tất cả các động vật có vú ngoại trừ động vật nguyên sinh đều là động vật sinh sản và có một phần chuyên biệt của đường sinh sản cái, tử cung hoặc tử cung, chứa phôi và tương tác với nó để tạo ra nhau thai, cho phép trao đổi chất dinh dưỡng và chất thải giữa máu của động vật. mẹ và của phôi. Rất ít loài không phải động vật có vú đã phát triển được mối liên hệ như vậy giữa phôi và mẹ. Ở hầu hết các loài động vật không phải động vật có vú, chẳng hạn như rắn sọc và các loài cá cảnh nổi tiếng, trứng đã thụ tinh sẽ được giữ lại trong cơ thể mẹ cho đến khi chúng nở. Những phôi này vẫn nhận được dinh dưỡng từ nguồn dự trữ trong trứng, vì vậy sự thích nghi sinh sản này được gọi là ovoviviparity. TÓM TẮT Sinh sản hữu tính bao gồm quá trình tạo giao tử, giao phối và thụ tinh. Sự thụ tinh có thể là bên ngoài hoặc bên trong và bao gồm các cơ chế để đảm bảo rằng chỉ một tinh trùng từ đúng loài đi vào trứng. – Hãy mô tả các bước tinh trùng của nhím biển xâm nhập vào trứng. Xem Hình 43.4 â€¢ Giải thích cách ngăn chặn hiện tượng đa tinh trùng và tại sao việc làm này lại quan trọng. Xem trang 886-887 và Hình 43.4. Sự thích nghi sinh sản nào đã tạo nên sự sống trên cạn? Xem trang. 888 Bây giờ chúng ta đã đề cập đến một số khía cạnh chung của quá trình hình thành giao tử và thụ tinh và đã thảo luận ngắn gọn về sự đa dạng lớn của các hệ thống giao phối,tiếp theo chúng ta sẽ xem xét chi tiết hệ thống sinh sản của con người. Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? Trong phần này, chúng tôi mô tả cấu trúc và chức năng của hệ thống sinh sản nam và nữ ở động vật có vú và chúng tôi sẽ lấy con người làm ví dụ điển hình. Chúng ta cũng sẽ thảo luận về sự điều hòa nội tiết tố của cả hệ thống nam và nữ. Cuộc thảo luận của chúng tôi bao gồm: • Các cơ quan sinh dục chính (tinh hoàn ở nam và buồng trứng ở nữ) tạo ra giao tử và phục vụ các chức năng nội tiết. - Các cơ quan sinh dục phụ, bao gồm các ống dẫn giao tử đi qua, các tuyến khác nhau đổ vào các ống dẫn đó và cơ quan sinh dục ngoài. Các đặc điểm sinh dục thứ cấp không liên quan trực tiếp đến sinh sản nhưng chịu trách nhiệm tạo ra những khác biệt lớn về hình dáng bên ngoài của nam và nữ và rất quan trọng trong việc giao phối và nuôi dưỡng con cái. Cơ quan sinh dục nam sản xuất và cung cấp tinh dịch Tinh dịch là sản phẩm của hệ thống sinh sản nam giới. Tinh dịch chứa tinh trùng và một hỗn hợp phức tạp gồm các chất lỏng và phân tử hỗ trợ tinh trùng và tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình thụ tinh. Tinh trùng chiếm ít hơn 5% thể tích tinh dịch. Cơ quan sinh sản nam giới được biểu diễn trong Hình 43.8. Tinh trùng được sản xuất ở tinh hoàn, tuyến sinh dục nam được ghép đôi. Tinh hoàn của hầu hết các loài động vật có vú nằm bên ngoài khoang cơ thể trong một túi da gọi là bìu. Tại sao tinh hoàn phải nằm bên ngoài khoang cơ thể? Nhiệt độ tối ưu cho quá trình sinh tinh ở hầu hết các loài động vật có vú thấp hơn một chút so với nhiệt độ cơ thể bình thường. Bìu giữ tinh hoàn ở nhiệt độ tối ưu này. Các cơ ở bìu co lại trong môi trường lạnh, đưa tinh hoàn đến gần hơi ấm của cơ thể; trong môi trường nóng, chúng thư giãn, làm mát tinh hoàn bằng cách treo chúng ra xa cơ thể. Quá trình sinh tinh diễn ra trong các ống sinh tinh cuộn chặt trong mỗi tinh hoàn (Hình 43. 9A). Giữa các ống sinh tinh là các cụm tế bào Leydig sản xuất testosterone (Hình 43. 9B). Tinh trùng cư trú ở khu vực bên ngoài của ống sinh tinh, ngay dưới màng đáy. Di chuyển vào trong lòng ống là các tế bào mầm ở các giai đoạn sinh tinh liên tiếp (Hình 43. 9C). Các tế bào mầm liên kết mật thiết với các tế bào Sertoli cung cấp chất dinh dưỡng cho tinh trùng đang phát triển. Khi quá trình phân bào giảm phân thứ hai hoàn tất, mỗi tế bào sinh tinh sơ cấp đã tạo ra bốn tinh trùng (xem Hình 43.3A). Các tinh trùng phát triển thành tinh trùng khi chúng di chuyển vào lòng ống sinh tinh. Nhân trở nên nhỏ gọn và tế bào chất xung quanh bị mất. Một roi - đuôi tinh trùng - phát triển. Ty thể cung cấp năng lượng cho sự di chuyển của tinh trùng được cô đặc lại thành một phần giữa đầu và đuôi. Một acrosome hình thành trên nhân ở đầu tinh trùng. Tinh

trùng chưa trưởng thành được thả vào lòng ống sinh tinh.Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? Trong phần này, chúng tôi mô tả cấu trúc và chức năng của hệ thống sinh sản nam và nữ ở động vật có vú và chúng tôi sẽ lấy con người làm ví dụ điển hình. Chúng ta cũng sẽ thảo luận về sự điều hòa nội tiết tố của cả hệ thống nam và nữ. Cuộc thảo luận của chúng tôi bao gồm: • Các cơ quan sinh dục chính (tinh hoàn ở nam và buồng trứng ở nữ) tạo ra giao tử và phục vụ các chức năng nội tiết. - Các cơ quan sinh dục phụ, bao gồm các ống dẫn giao tử đi qua, các tuyến khác nhau đổ vào các ống dẫn đó và cơ quan sinh dục ngoài. Các đặc điểm sinh dục thứ cấp không liên quan trực tiếp đến sinh sản nhưng chịu trách nhiệm tạo ra những khác biệt lớn về hình dáng bên ngoài của nam và nữ và rất quan trọng trong việc giao phối và nuôi dưỡng con cái. Cơ quan sinh dục nam sản xuất và cung cấp tinh dịch Tinh dịch là sản phẩm của hệ thống sinh sản nam giới. Tinh dịch chứa tinh trùng và một hỗn hợp phức tạp gồm các chất lỏng và phân tử hỗ trợ tinh trùng và tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình thụ tinh. Tinh trùng chiếm ít hơn 5% thể tích tinh dịch. Cơ quan sinh sản nam giới được biểu diễn trong Hình 43.8. Tinh trùng được sản xuất ở tinh hoàn, tuyến sinh dục nam được ghép đôi. Tinh hoàn của hầu hết các loài động vật có vú nằm bên ngoài khoang cơ thể trong một túi da gọi là bìu. Tại sao tinh hoàn phải nằm bên ngoài khoang cơ thể? Nhiệt độ tối ưu cho quá trình sinh tinh ở hầu hết các loài động vật có vú thấp hơn một chút so với nhiệt độ cơ thể bình thường. Bìu giữ tinh hoàn ở nhiệt độ tối ưu này. Các cơ ở bìu co lại trong môi trường lạnh, đưa tinh hoàn đến gần hơi ấm của cơ thể; trong môi trường nóng, chúng thư giãn, làm mát tinh hoàn bằng cách treo chúng ra xa cơ thể. Quá trình sinh tinh diễn ra trong các ống sinh tinh cuộn chặt trong mỗi tinh hoàn (Hình 43. 9A). Giữa các ống sinh tinh là các cụm tế bào Leydig sản xuất testosterone (Hình 43. 9B). Tinh trùng cư trú ở khu vực bên ngoài của ống sinh tinh, ngay dưới màng đáy. Di chuyển vào trong lòng ống là các tế bào mầm ở các giai đoạn sinh tinh liên tiếp (Hình 43. 9C). Các tế bào mầm liên kết mật thiết với các tế bào Sertoli cung cấp chất dinh dưỡng cho tinh trùng đang phát triển. Khi quá trình phân bào giảm phân thứ hai hoàn tất, mỗi tế bào sinh tinh sơ cấp đã tạo ra bốn tinh trùng (xem Hình 43.3A). Các tinh trùng phát triển thành tinh trùng khi chúng di chuyển vào lòng ống sinh tinh. Nhân trở nên nhỏ gọn và tế bào chất xung quanh bị mất. Một roi - đuôi tinh trùng - phát triển. Ty thể cung cấp năng lượng cho sự di chuyển của tinh trùng được cô đặc lại thành một phần giữa đầu và đuôi. Một acrosome hình thành trên nhân ở đầu tinh trùng. Tinh trùng chưa trưởng thành được thả vào lòng ống sinh tinh.Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? Trong phần này, chúng tôi mô tả cấu trúc và chức năng của hệ thống sinh sản nam và nữ ở động vật có vú và chúng tôi sẽ lấy con người làm ví dụ điển hình. Chúng ta cũng sẽ thảo luận về sự điều hòa nội tiết tố của cả hệ thống nam và nữ. Cuộc thảo luận của chúng tôi bao gồm: • Các cơ quan sinh dục chính (tinh hoàn ở nam và buồng trứng ở nữ) tạo ra giao tử và phục vụ các chức năng nội tiết. - Các cơ quan sinh dục phụ, bao gồm các ống dẫn giao tử đi qua, các tuyến khác nhau đổ vào các ống dẫn đó và cơ quan sinh dục ngoài. Các đặc điểm sinh dục thứ cấp không liên quan trực tiếp đến sinh sản nhưng chịu trách nhiệm tạo ra những khác biệt lớn về hình dáng bên ngoài của nam và nữ và rất quan trọng trong việc giao phối và nuôi dưỡng con cái. Cơ quan sinh dục nam sản xuất và cung cấp tinh dịch Tinh dịch là sản phẩm của hệ thống sinh sản nam giới. Tinh dịch chứa tinh trùng và một hỗn hợp phức tạp gồm các chất lỏng và phân tử hỗ trợ tinh trùng và tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình thụ tinh. Tinh trùng chiếm ít hơn 5% thể tích tinh dịch. Cơ quan sinh sản nam giới được biểu diễn trong Hình 43.8. Tinh trùng được sản xuất ở tinh hoàn, tuyến sinh dục nam được ghép đôi. Tinh hoàn của hầu hết các loài động vật có vú nằm bên ngoài khoang cơ thể trong một túi da gọi là bìu. Tại sao tinh hoàn phải nằm bên ngoài khoang cơ thể? Nhiệt độ tối ưu cho quá trình sinh tinh ở hầu hết các loài động vật có vú thấp hơn một chút so với nhiệt độ cơ thể bình thường. Bìu giữ tinh hoàn ở nhiệt độ tối ưu này. Các cơ ở bìu co lại trong môi trường lạnh, đưa tinh hoàn đến gần hơi ấm của cơ thể; trong môi trường nóng, chúng thư giãn, làm mát tinh hoàn bằng cách treo chúng ra xa cơ thể. Quá trình sinh tinh diễn ra trong các ống sinh tinh cuộn chặt trong mỗi tinh hoàn (Hình 43. 9A). Giữa các ống sinh tinh là các cụm tế bào Leydig sản xuất testosterone (Hình 43. 9B). Tinh trùng cư trú ở khu vực bên ngoài của ống sinh tinh, ngay dưới màng đáy. Di chuyển vào trong lòng ống là các tế bào mầm ở các giai đoạn sinh tinh liên tiếp (Hình 43. 9C). Các tế bào mầm liên kết mật thiết với các tế bào Sertoli cung cấp chất dinh dưỡng cho tinh trùng đang phát triển. Khi quá trình phân bào giảm phân thứ hai hoàn tất, mỗi tế bào sinh tinh sơ cấp đã tạo ra bốn tinh trùng (xem Hình 43.3A). Các tinh trùng phát triển thành tinh trùng khi chúng di chuyển vào lòng ống sinh tinh. Nhân trở nên nhỏ gọn và tế bào chất xung quanh bị mất. Một roi - đuôi tinh trùng - phát triển. Ty thể cung cấp năng lượng cho sự di chuyển của tinh trùng

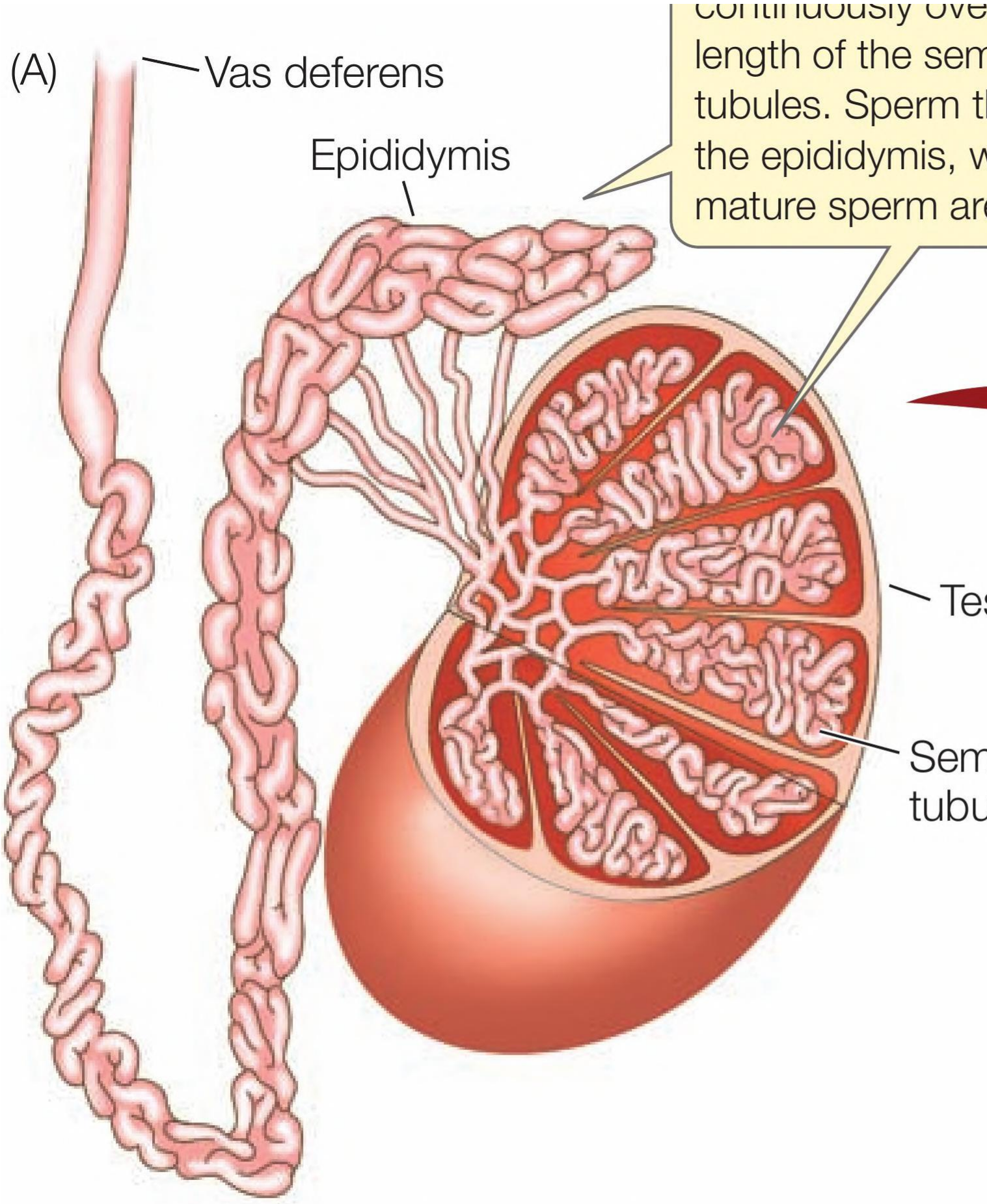
được cô đặc lại thành một phần giữa đầu và đuôi. Một acrosome hình thành trên nhân ở đầu tinh trùng. Tinh trùng chưa trưởng thành được thả vào lòng ống sinh tinh.

890 CHƯƠNG 43 Sinh sản ở động vật (từ thận) Bàng quang tiết niệu x Ống dẫn tinh x Tuyến hành niệu đạo mào tinh hoàn (A) Nhìn từ sau Tinh dịch được sản xuất bởi các túi tinh, tuyến tiền liệt và tuyến hành niệu đạo. Tinh trùng được đưa đến niệu đạo bởi ống dẫn tinh nối với ống túi tinh ở tuyến tiền liệt để tạo thành ống xuất tinh. Tinh trùng được lưu trữ và trưởng thành trong mào tinh hoàn. Tinh trùng được sản xuất trong tinh hoàn. Tinh dịch được xuất tinh qua cơ quan giao cấu của nam giới, dương vật, bàng quang Tiết niệu Nhìn từ bên Niệu quản Xương mu Tuyến tiền liệt Mô cương dương vật Niệu đạo Gians dương vật Bao quy đầu Niệu quản trong túi tinh Ống phóng tinh Tuyến tiền liệt Tuyến hành tây Tuyến niệu đạo Mô cương dương vật Niệu đạo Gians Dương vật B Hậu môn Bìu 43.8 Đường sinh sản của con người Nam Cơ quan sinh sản nam được thể hiện (A) từ phía sau và (B) từ bên cạnh. Đi tới Hoạt động 43.1 Đời sống Đường sinh sản Nam giới của con người 0e.com/ac43. 1 Từ ống sinh tinh, tinh trùng di chuyển vào mào tinh hoàn (xem Hình 43.8), nơi chúng trưởng thành, di động và được lưu trữ. Mào tinh hoàn kết nối với niệu đạo thông qua ống dẫn tinh (số nhiều vasa defer entia) và ống phóng tinh. Niệu đạo bắt nguồn từ bàng quang, chạy qua dương vật và mở ra bên ngoài cơ thể ở đầu dương vật. Nó đóng vai trò là ống dẫn cuối cùng chung cho hệ thống tiết niệu và sinh sản. Các thành phần của tinh dịch ngoài tinh trùng đến từ một số tuyến phụ. Khoảng 60% thể tích tinh dịch được tiết ra bởi các túi tinh đôi, đổ vào ống dẫn tinh ngay trước khi nó nối với niệu đạo. Tinh dịch đặc vì nó chứa chất nhầy và fibrinogen, một loại protein cũng được tìm thấy trong máu, nơi nó có thể trùng hợp để tạo thành cục máu đông. Tinh dịch cũng chứa monosaccharide fructose, nguồn năng lượng cho tinh trùng. Tuyến tiền liệt đóng góp khoảng 30% thể tích tinh dịch. Dịch tuyến tiền liệt có tính kiềm nên nó trung hòa tính axit trong đường sinh sản nam và nữ và làm cho môi trường này trở nên thân thiện hơn với tinh trùng. Tuyến tiền liệt cũng tiết ra một loại enzyme đông máu tạo ra fibrinogen từ túi tinh để chuyển tinh dịch thành một khối đông đặc, sền sệt, tạo điều kiện cho tinh dịch đẩy vào các vùng phía trên của đường sinh sản nữ. Một enzyme tuyến tiền liệt khác, fibrinolysin, sau đó hòa tan tinh dịch đông đặc và giải phóng tinh trùng. Prostaglandin - hormone do tuyến tiền liệt sản xuất - kích thích các cơn co thắt của đường sinh sản nữ. Các tuyến hành niệu đạo tiết ra một lượng nhỏ chất nhầy, kiềm giúp trung hòa axit trong niệu đạo và bôi trơn nó để tạo điều kiện thuận lợi cho tinh dịch di chuyển ngay trước khi giao hợp cao trào. Những chất tiết này có thể mang theo tinh trùng còn sót lại từ hoạt động tình dục trước đó.Do đó, việc mang thai vẫn có thể xảy ra ngay cả khi dương vật được rút ra ngay trước khi đạt cực khoái (một phương pháp ngừa thai cổ xưa nhưng không hiệu quả được gọi là gián đoạn giao hợp). Dương vật và bìu là cơ quan sinh dục nam. Trục dương vật được bao phủ bởi da bình thường, nhưng đầu dương vật rất nhạy cảm, quy đầu, được bao phủ bởi lớp da mỏng hơn, nhạy cảm hơn, đặc biệt phản ứng với kích thích tình dục. Một nếp da gọi là bao quy đầu bao phủ quy đầu dương vật của con người. Thủ tục được gọi là cắt bao quy đầu sẽ loại bỏ một phần bao quy đầu. Kích thích tình dục kích hoạt phản ứng trong hệ thần kinh dẫn đến cương cứng dương vật. Các đầu dây thần kinh giải phóng một chất dẫn truyền thần kinh khiến các tế bào nội mô lót trong mạch máu dương vật giải phóng một chất dẫn truyền thần kinh dạng khí, oxit nitric (NO). NO khuếch tán vào các tế bào cơ kiểm soát đường kính của động mạch dương vật và kích thích chúng tạo ra cGMP thông tin thứ hai (xem Hình 7.15). Tăng cGMP trong các tế bào cơ này khiến chúng giãn ra; các động mạch giãn ra và mang nhiều máu hơn vào dương vật. Tăng lưu lượng máu sưng lên Đại tràng Túi tinh Trực tràng Ống phóng tinh


(A) Posterior view
Urinary bladd
Urete
Seminal fluids are produced by the **seminal vesicles**, **prostate gland**, and **bulbourethral glands**.
Sem
vesic
Ejacu
duct
Pros
glan
Sperm are delivered to the urethra by the vas deferens which joins the seminal vesicle duct in the prostate gland to form the ejaculatory duct.
Bulbo
gland
Erec
tissu
Penis
Uret
Sperm are stored and mature in the **epididymis**.
Sperm are produced in the **testes**.
Glans penis
Semen is ejaculated through the male copulatory organ, the **penis**.


(B) Side view
Ureter
(from kidney)
Urinary bladder
Col
Ser
ves
bone
te
Rec
Eja
duc
e

43.3 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? 891 ~ Ống dẫn tinh f I Tế bào tinh trùng phát triển liên tục dọc theo chiều dài của ống sinh tinh. Tinh trùng sau đó đi vào mào tinh hoàn, nơi lưu trữ tinh trùng trưởng thành. Tinh hoàn Lumen của ống sinh tinh Ống sinh tinh f ' \ Tế bào Leydig ở mô giữa các ống sinh tinh sản sinh ra hormone sinh dục nam. Màng đáy của tế bào Sertoli ống sinh tinh Mỗi tế bào Sertoli bao bọc, nuôi dưỡng và bảo vệ các tế bào tinh trùng đang phát triển. Tinh trùng trưởng thành: Hạt nhân Acrosome Phần giữa (chứa ty thể) Tế bào mầm đực (2 ri) ^ Nguyên phân Spermatogonium (2 n) ^ Nguyên phân Tế bào sinh tinh sơ cấp (2 n) I Giảm phân lần đầu tiên 43.9 Quá trình sinh tinh diễn ra trong ống sinh tinh (A) Ống sinh tinh lấp đầy tinh hoàn, liên tục sản xuất ra hàng triệu tinh trùng. (B) Mặt cắt ngang của ống sinh tinh và tế bào Leydig ở khoảng trống giữa chúng. (C) Sơ đồ dọc này cho thấy khi tinh trùng trưởng thành, chúng di chuyển từ lớp ngoài của ống về phía trung tâm, nơi chúng được thải vào trong lòng ống. Đi tới Hoạt động 43.2 Đời sống sinh tinh 0e.com/ac43. 2 I phân chia Tế bào sinh tinh thứ cấp (n) I Thứ hai A phân chia giảm nhiễm Tinh trùng (n) Sự biệt hóa và trưởng thành lauua I Difl I anc Tinh trùng (tinh trùng trưởng thành; ri) Lumen Tinh trùng trưởng thành được thải vào lòng ống sinh tinh. các trục mô xốp xốp nằm dọc theo chiều dài của dương vật. Sự mở rộng của các khoang chứa đầy máu này sẽ chèn ép các mạch dẫn máu ra khỏi dương vật và mô cương cứng trở nên căng cứng vì máu. Dương vật trở nên cứng và cương cứng, tạo điều kiện thuận lợi cho việc đưa dương vật vào âm đạo. Nhiều loài động vật có vú (không phải con người) có xương ở dương vật, nhưng những loài này vẫn phụ thuộc vào mô cương cứng để giao hợp. Ở đỉnh điểm của giao hợp, 2 đến 6 ml tinh dịch được đẩy qua ống dẫn tinh và niệu đạo theo hai bước, xuất tinh và xuất tinh. Trong quá trình phát ra, các cơn co thắt nhịp nhàng của các cơ trơn ở ống dẫn tinh và các tuyến phụ sẽ di chuyển tinh dịch vào niệu đạo ở gốc dương vật. Xuất tinh là do sự co thắt của các cơ khác ở gốc dương vật bao quanh niệu đạo. Những cơn co thắt này buộc tinh dịch đông lại qua niệu đạo và ra khỏi dương vật. Sự co cơ khi xuất tinh đi kèm với cảm giác khoái cảm mãnh liệt được gọi là cực khoái. Chúng cũng đi kèm với sự gia tăng thoáng qua về nhịp tim, huyết áp, nhịp thở, sự giãn nở đồng tử và sự co thắt cơ xương trên toàn cơ thể. Sau khi xuất tinh, lượng NO giải phóng giảm và enzyme phá vỡ cGMP khiến các mạch máu chảy vào dương vật co lại. Huyết áp trong mô cương dương giảm, làm giảm sự chèn ép của các mạch máu rời khỏi dương vật và khả năng cương cứng giảm sút. Rối loạn chức năng cương dương (ED), hay bất lực, là không có khả năng đạt được hoặc duy trì sự cương cứng. ED có thể có những nguyên nhân khác nhau,trong đó có bệnh tim mạch. Thuốc dùng để điều trị rối loạn cương dương có tác dụng ức chế sự phân hủy cGMP, do đó tăng cường tác dụng của NO được giải phóng trong dương vật, giúp cải thiện khả năng đạt được và duy trì sự cương cứng.

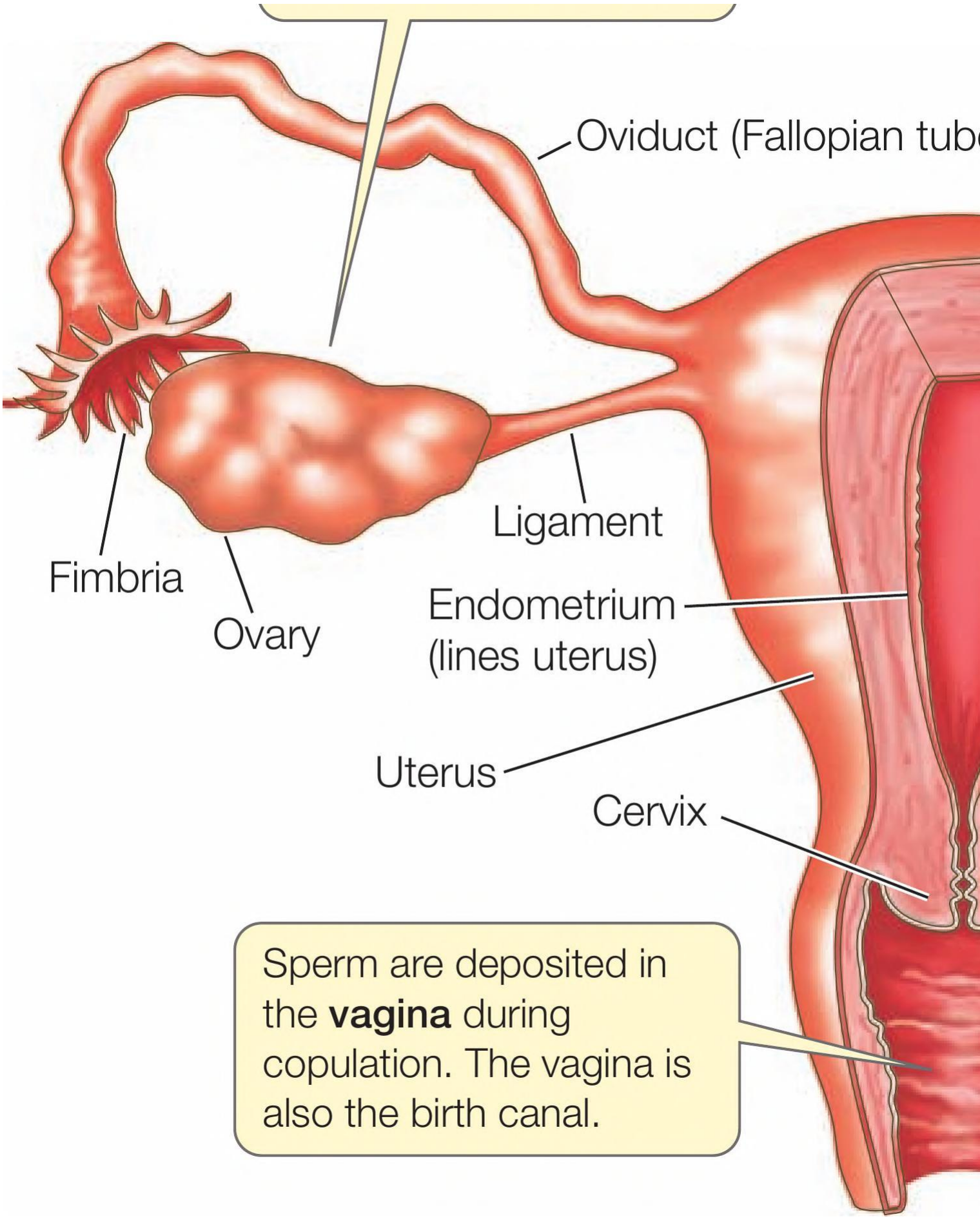

(A)
Vas deferens
Epididymis
length of the sem
tubules. Sperm t
the epididymis, w
mature sperm ar
Tes
Sem
tubu
(C)
Each **Sertoli cell** envelops, nourishe

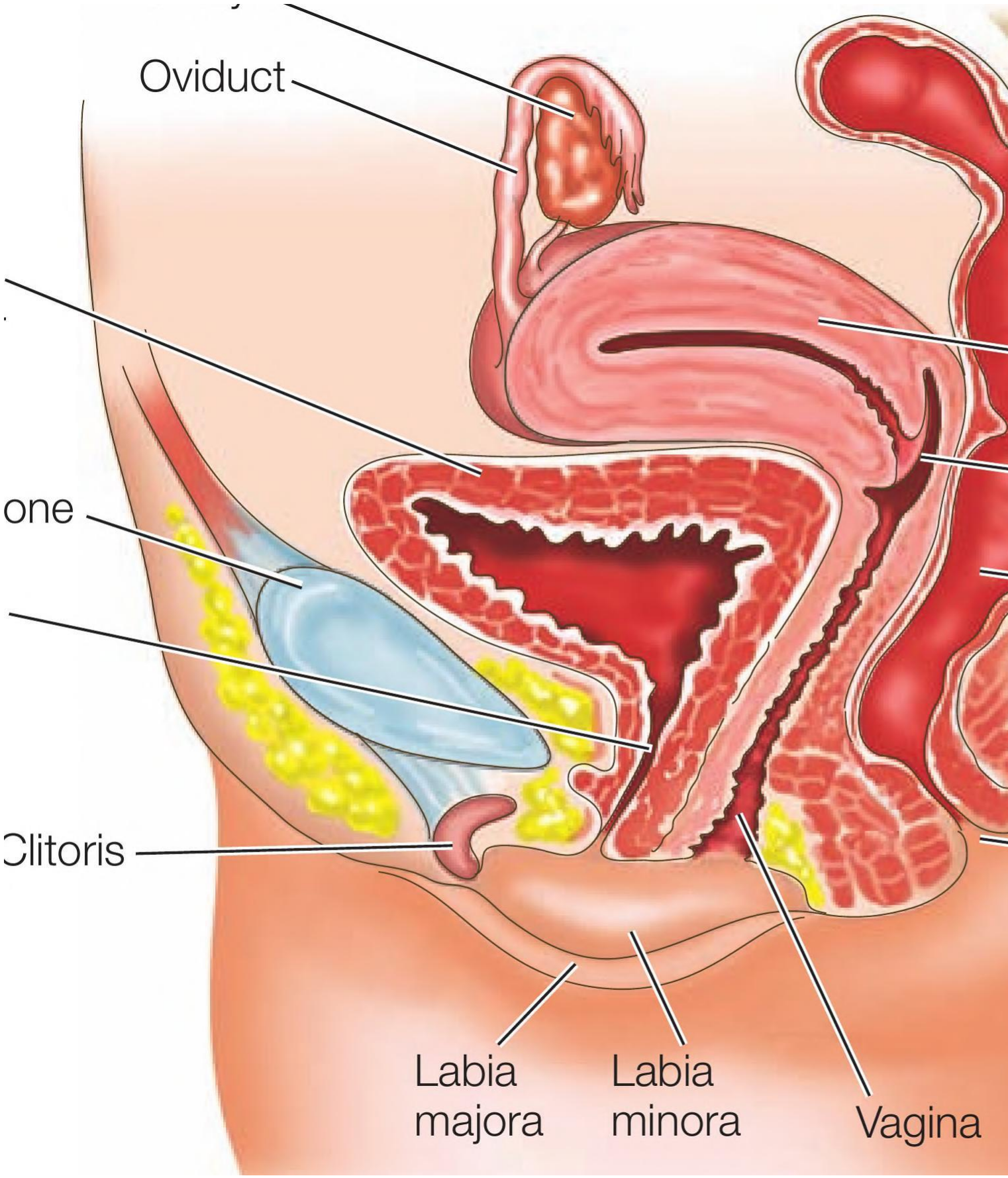
892 CHƯƠNG 43 Sinh sản ở động vật l Đường sinh sản và các cơ quan khác _ A _ Chất ức chế hormone do tế bào Sertoli sản xuất, ức chế sản xuất FSH. 43.10 Nội tiết tố sinh sản nam Hệ thống sinh sản nam chịu sự kiểm soát nội tiết tố bởi vùng dưới đồi và tuyến yên trước. Đường màu đỏ biểu thị sự ức chế; đường màu xanh lá cây biểu thị sự kích thích. Chức năng tình dục của nam giới được kiểm soát bởi hormone Sinh tinh và việc duy trì các đặc điểm sinh dục thứ cấp của nam giới như lông mặt và giọng nói trầm phụ thuộc vào testosterone do tế bào Ley dig của tinh hoàn sản xuất. Như đã mô tả trong Phần 41.3, việc tăng sản xuất testosterone ở tuổi dậy thì là kết quả của việc tăng giải phóng hormone giải phóng gonadotropin (GnRH) ở vùng dưới đồi. GnRH kích thích tế bào thùy trước tuyến yên tiết ra hormone tạo hoàng thể (LH) và hormone kích thích nang trứng (FSH) (Hình 43.10). Mức LH cao hơn sẽ kích thích tế bào Ley dig tăng sản xuất và giải phóng testosterone. Testosterone tạo ra phản hồi tiêu cực lên tuyến yên trước và vùng dưới đồi. Ở tuổi dậy thì, độ nhạy cảm của vùng dưới đồi đối với phản hồi tiêu cực từ testosterone giảm; kết quả là mức độ lưu thông testosterone tăng lên. Tăng testosterone ở các bé trai tuổi dậy thì gây ra sự phát triển của lông mu và mặt, giọng nói trầm hơn, bộ phận sinh dục to hơn và tốc độ tăng trưởng tăng lên. Testosterone cũng thúc đẩy tăng khối lượng cơ và sự trưởng thành của tinh hoàn. Tiếp tục sản xuất testosterone sau tuổi dậy thì là điều cần thiết để duy trì các đặc điểm sinh dục thứ cấp và sản xuất tinh trùng. Quá trình sinh tinh được kiểm soát bởi ảnh hưởng của FSH và testosterone lên tế bào Sertoli trong ống sinh tinh. Các tế bào Sertoli cũng sản xuất ra một loại hormone gọi là chất ức chế, có tác dụng phản hồi tiêu cực lên các tế bào tuyến yên trước sản xuất và tiết ra FSH. Cơ quan sinh dục nữ sản xuất trứng, nhận tinh trùng và nuôi dưỡng phôi Hệ thống sinh sản nữ của con người được thể hiện trên Hình 43.1 1 . Trứng được sản xuất và giải phóng từ buồng trứng nằm ở hai bên khoang bụng dưới. Khi trứng rời khỏi buồng trứng (rụng trứng), nó sẽ đi vào khoang bụng nhưng không đi xa. Buồng trứng nằm gần lỗ của ống dẫn trứng (còn gọi là ống dẫn trứng). Các lỗ này được bao quanh bởi các mô có tua, nhấp nhô gọi là fimbria giúp quét trứng vào ống dẫn trứng. Lông mao lót ống dẫn trứng đẩy trứng về phía tử cung, một khoang có thành dày, cơ bắp ở người có hình dạng giống như một quả lê lộn ngược. Tử cung là nơi phôi sẽ phát triển nếu trứng được thụ tinh. Ở phía dưới, tử cung thu hẹp lại thành một khu vực gọi là cổ tử cung, mở vào âm đạo. Bên ngoài, âm đạo được bao bọc bởi hai nếp gấp da. Các nếp gấp bên trong, mỏng manh hơn là môi bé; các nếp gấp bên ngoài, dày hơn là môi lớn. Đầu trước của môi bé là âm vật,một củ nhỏ chứa mô cương cứng có độ nhạy cao có cùng nguồn gốc phát triển với quy đầu dương vật của nam giới. Môi bé và âm vật trở nên căng đầy máu để đáp ứng với kích thích tình dục. Giữa âm đạo và âm vật là lỗ niệu đạo để nước tiểu chảy qua. Lỗ mở bên ngoài âm đạo của trẻ sơ sinh thường được che phủ một phần, nhưng không phải lúc nào cũng được, bởi một màng mỏng gọi là màng trinh. Cuối cùng, màng trinh có thể bị rách do hoạt động thể chất mạnh mẽ hoặc do quan hệ tình dục lần đầu; đôi khi nó có thể khiến cho lần giao hợp đầu tiên trở nên khó khăn hoặc đau đớn đối với người phụ nữ. Để thụ tinh cho trứng, tinh trùng lắng đọng trong âm đạo sẽ bơi và được đẩy đi nhờ sự co bóp của đường sinh sản nữ qua lỗ cổ tử cung, qua tử cung và hầu hết đi lên ống dẫn trứng. Trước khi gặp tinh trùng, trứng vẫn là một tế bào trứng thứ cấp và quá trình thụ tinh sẽ kích thích nó hoàn thành quá trình phân chia sinh vật thứ hai. Sau sự phân chia đó, nhân đơn bội của tinh trùng và trứng có thể kết hợp để tạo ra nhân hợp tử lưỡng bội. Khi còn ở trong ống dẫn trứng, hợp tử trải qua một số lần phân chia tế bào đầu tiên để trở thành phôi nang. Túi phôi di chuyển xuống ống dẫn trứng đến tử cung, nơi nó bám vào lớp biểu mô của tử cung - nội mạc tử cung. Sau khi được gắn vào, phôi nang sẽ cấy vào nội mạc tử cung và tương tác với nó để hình thành nhau thai, như chúng ta sẽ thấy ở Chương 44. Cơ thể người mẹ nuôi dưỡng phôi qua nhau thai, nơi cũng sản sinh ra các hormone giúp duy trì thai kỳ. Giống như sự trưởng thành của trứng và rụng trứng ở buồng trứng là một quá trình mang tính chu kỳ, các sự kiện quan trọng trong tử cung cũng vậy. Để chuẩn bị nhận phôi nang, nội mạc tử cung dày lên và phát triển nhiều mạch máu. Nếu phôi nang không đến trong một khoảng thời gian nhất định, nội mạc tử cung sẽ thoái triển. Do đó, chức năng sinh sản của phụ nữ bao gồm hai chu kỳ liên kết với nhau: chu kỳ buồng trứng sản xuất trứng và hormone; và một chu kỳ tử cung, hay kinh nguyệt, chuẩn bị nội mạc tử cung cho sự xuất hiện của phôi nang. Hai chu kỳ này phải được đồng bộ hóa để phôi nang đến tử cung vào thời điểm tối ưu để bám vào nội mạc tử cung và tiếp tục phát triển.Trước khi gặp tinh trùng, trứng vẫn là một tế bào trứng thứ cấp và quá trình thụ tinh sẽ kích thích nó hoàn thành quá trình phân chia sinh vật thứ hai. Sau sự phân chia đó, nhân đơn bội của tinh trùng và trứng có thể kết hợp để tạo ra nhân hợp tử lưỡng bội. Khi còn ở trong ống dẫn trứng, hợp tử trải qua một số lần phân chia tế bào đầu tiên để trở thành phôi nang. Túi phôi di chuyển xuống ống dẫn trứng đến tử cung, nơi nó bám

vào lớp biểu mô của tử cung - nội mạc tử cung. Sau khi được gắn vào, phôi nang sẽ cấy vào nội mạc tử cung và tương tác với nó để hình thành nhau thai, như chúng ta sẽ thấy ở Chương 44. Cơ thể người mẹ nuôi dưỡng phôi qua nhau thai, nơi cũng sản sinh ra các hormone giúp duy trì thai kỳ. Giống như sự trưởng thành của trứng và rụng trứng ở buồng trứng là một quá trình mang tính chu kỳ, các sự kiện quan trọng trong tử cung cũng vậy. Để chuẩn bị nhận phôi nang, nội mạc tử cung dày lên và phát triển nhiều mạch máu. Nếu phôi nang không đến trong một khoảng thời gian nhất định, nội mạc tử cung sẽ thoái triển. Do đó, chức năng sinh sản của phụ nữ bao gồm hai chu kỳ liên kết với nhau: chu kỳ buồng trứng sản xuất trứng và hormone; và một chu kỳ tử cung, hay kinh nguyệt, chuẩn bị nội mạc tử cung cho sự xuất hiện của phôi nang. Hai chu kỳ này phải được đồng bộ hóa để phôi nang đến tử cung vào thời điểm tối ưu để bám vào nội mạc tử cung và tiếp tục phát triển.Trước khi gặp tinh trùng, trứng vẫn là một tế bào trứng thứ cấp và quá trình thụ tinh sẽ kích thích nó hoàn thành quá trình phân chia sinh vật thứ hai. Sau sự phân chia đó, nhân đơn bội của tinh trùng và trứng có thể kết hợp để tạo ra nhân hợp tử lưỡng bội. Khi còn ở trong ống dẫn trứng, hợp tử trải qua một số lần phân chia tế bào đầu tiên để trở thành phôi nang. Túi phôi di chuyển xuống ống dẫn trứng đến tử cung, nơi nó bám vào lớp biểu mô của tử cung - nội mạc tử cung. Sau khi được gắn vào, phôi nang sẽ cấy vào nội mạc tử cung và tương tác với nó để hình thành nhau thai, như chúng ta sẽ thấy ở Chương 44. Cơ thể người mẹ nuôi dưỡng phôi qua nhau thai, nơi cũng sản sinh ra các hormone giúp duy trì thai kỳ. Giống như sự trưởng thành của trứng và rụng trứng ở buồng trứng là một quá trình mang tính chu kỳ, các sự kiện quan trọng trong tử cung cũng vậy. Để chuẩn bị nhận phôi nang, nội mạc tử cung dày lên và phát triển nhiều mạch máu. Nếu phôi nang không đến trong một khoảng thời gian nhất định, nội mạc tử cung sẽ thoái triển. Do đó, chức năng sinh sản của phụ nữ bao gồm hai chu kỳ liên kết với nhau: chu kỳ buồng trứng sản xuất trứng và hormone; và một chu kỳ tử cung, hay kinh nguyệt, chuẩn bị nội mạc tử cung cho sự xuất hiện của phôi nang. Hai chu kỳ này phải được đồng bộ hóa để phôi nang đến tử cung vào thời điểm tối ưu để bám vào nội mạc tử cung và tiếp tục phát triển.

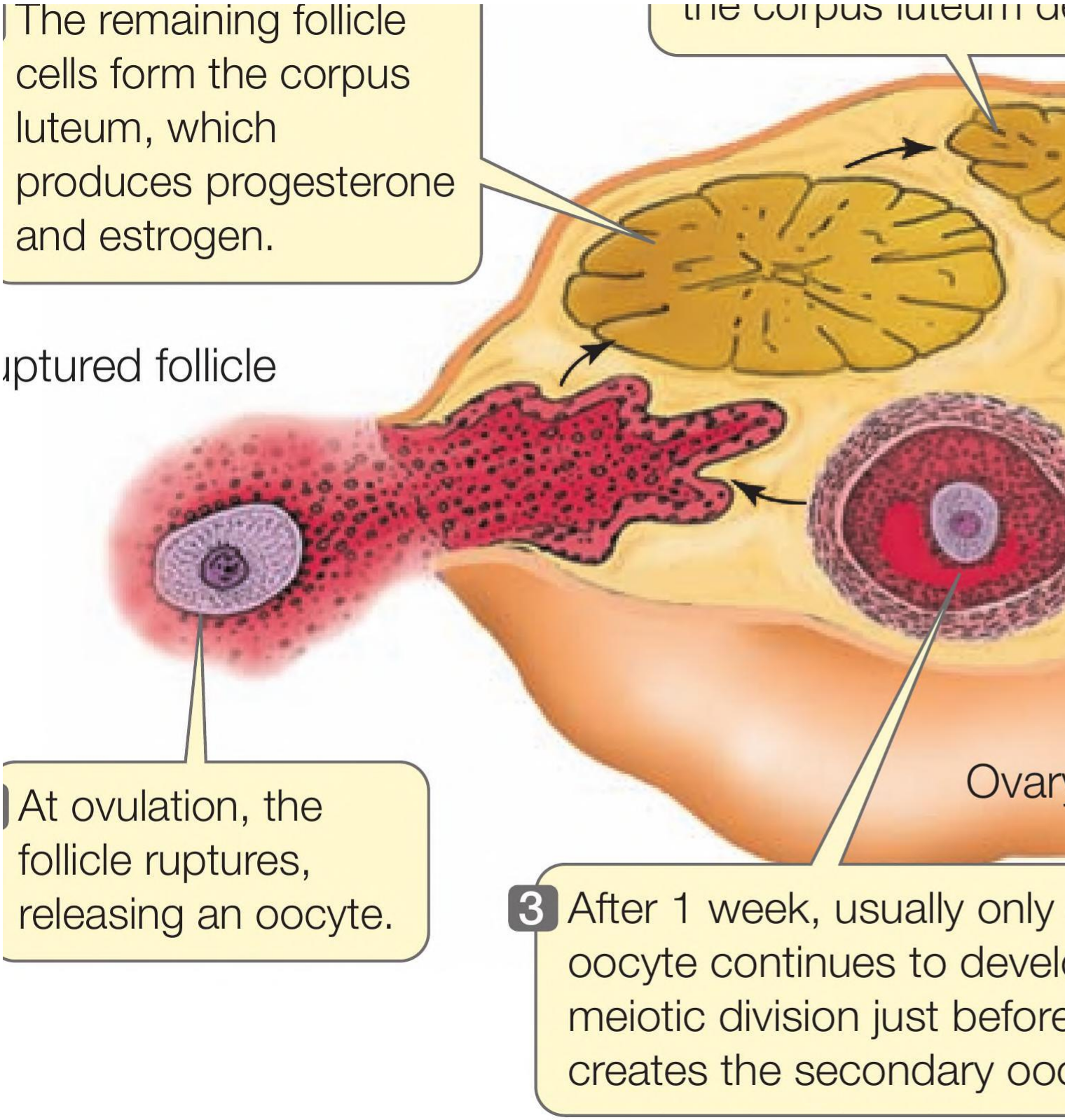
A high level of circulating testosterone, produced by the Leydig cells, inhibits GnRH and LH production.

43.3 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? 893 (A) Nhìn từ phía trước Trứng trưởng thành và được phóng thích bởi buồng trứng. Trứng được đưa vào ống dẫn trứng, nơi chúng di chuyển đến tử cung. Sự thụ tinh xảy ra ở phần trên của ống dẫn trứng, nơi bắt đầu phát triển. Fimbria \ Tinh trùng buồng trứng được lắng đọng trong âm đạo trong quá trình giao hợp. Âm đạo cũng là đường sinh. Túi phôi cấy vào nội mạc tử cung, nơi phôi tiếp tục phát triển. Cổ tử cung là cổ tử cung, vẫn đóng trong khi mang thai và giãn ra để cho phép sinh con. (B) Nhìn từ bên Buồng trứng Ống dẫn trứng Bàng quang tiết niệu Xương mu Niệu đạo Âm vật Trực tràng Hậu môn 43.11 Đường sinh sản của con người Nữ Các cơ quan sinh sản nữ được thể hiện (A) từ phía trước và (B) từ bên cạnh. Đi tới Hoạt động 43.3 Đời sống Đường sinh sản Nữ giới của con người 0e.com/ac43. 3 Chu kỳ buồng trứng tạo ra trứng trưởng thành Một bé gái sơ sinh có khoảng một triệu tế bào trứng nguyên phát trong mỗi buồng trứng. Đến tuổi dậy thì, cô chỉ có khoảng 200.000; số còn lại đã thoái hóa. Trong những năm có khả năng sinh sản của người phụ nữ, buồng trứng trải qua khoảng 450 chu kỳ buồng trứng (Hình 43.1 2A). Trong mỗi chu kỳ, 10 đến 20 tế bào trứng sơ cấp bắt đầu trưởng thành, nhưng thường chỉ có một tế bào trưởng thành hoàn toàn và rụng trứng; những người khác thoái hóa. Vào khoảng 50 tuổi, phụ nữ bước vào thời kỳ mãn kinh - thời điểm kết thúc khả năng sinh sản - và có thể còn rất ít tế bào trứng trong mỗi buồng trứng. Tế bào trứng nguyên phát được bao quanh bởi một lớp tế bào buồng trứng là đơn vị chức năng của buồng trứng - nang trứng (Hình 43.1 2B). Các tế bào nang bao quanh tế bào trứng cung cấp chất dinh dưỡng và các yếu tố tăng trưởng cho nó. Các tế bào nang cũng là nơi sản xuất chính các hormone nữ estrogen và progesterone. Thông thường chỉ có một nang trưởng thành hoàn toàn và đạt đến giai đoạn rụng trứng, giải phóng trứng vào giữa chu kỳ. Nửa sau của chu kỳ buồng trứng được gọi là giai đoạn hoàng thể vì các tế bào nang còn lại trong buồng trứng sau khi trứng rụng sẽ phát triển thành tuyến nội tiết - thể vàng (thân màu vàng) - tiết ra estrogen và progesterone. Nếu trứng không được thụ tinh và không bám vào nội mạc tử cung, hoàng thể sẽ không hoạt động và thoái hóa sau 12 đến 14 ngày. Chu kỳ tử cung chuẩn bị môi trường cho trứng được thụ tinh. Chu kỳ tử cung diễn ra song song với chu kỳ buồng trứng và bao gồm sự tích tụ và sau đó phá vỡ nội mạc tử cung (Hình 43.13). Khoảng 5 ngày sau chu kỳ buồng trứng, nội mạc tử cung bắt đầu dày lên để chuẩn bị tiếp nhận phôi nang. Tử cung đạt trạng thái sẵn sàng tối đa khoảng 5 ngày sau khi rụng trứng và duy trì ở trạng thái đó trong 9 ngày nữa. Nếu phôi nang chưa xuất hiện vào thời điểm đó, nội mạc tử cung sẽ bị phá vỡ và mô bong ra, bao gồm cả máu, sẽ chảy từ cơ thể qua âm đạo - quá trình kinh nguyệt (tiếng Latinh là "tháng").Chu kỳ tử cung của hầu hết các loài động vật có vú ngoài con người không bao gồm kinh nguyệt; thay vào đó, niêm mạc tử cung thường bị tiêu hủy. Ở những loài này, mối tương quan rõ ràng nhất của chu kỳ buồng trứng là trạng thái tiếp nhận tình dục được gọi là động dục ("nhiệt") vào khoảng thời gian rụng trứng. Bạn có thể biết hiện tượng chảy máu ở chó vào thời điểm động dục. Sự tiết dịch này không giống như kinh nguyệt - trên thực tế nó hoàn toàn ngược lại. Chảy máu ở chó xảy ra trong quá trình tăng sinh của niêm mạc tử cung, xảy ra ngay trước khi rụng trứng. Khi động vật có vú cái bước vào giai đoạn động dục, nó chủ động thu hút sự chú ý của con đực và có thể hung dữ với những con cái khác. Con người khác biệt so với các loài động vật có vú ở chỗ con cái có khả năng tiếp nhận tình dục trong suốt chu kỳ buồng trứng và vào tất cả các mùa trong năm.


Oviduct (Fallopian tub
Ligament
Fimbria
Ovary
Endometrium
(lines uterus)
Uterus
Cervix
Sperm are deposited in the **vagina** during copulation. The vagina is also the birth canal.


Oviduct
one
Clitoris
Labia majora
Labia minora
Vagina

Nang A Tế bào trứng sơ cấp Tế bào trứng bị vỡ nang trứng tiếp tục phát triển. Sự phân chia giảm nhiễm ngay trước khi rụng trứng sẽ tạo ra tế bào trứng thứ cấp [n). Các tế bào nang còn lại tạo thành thể vàng, tạo ra progesterone và estrogen. | Khi rụng trứng, nang trứng vỡ ra, giải phóng một tế bào trứng. Các tế bào nang xung quanh nuôi dưỡng noãn bào đang phát triển và giải phóng estrogen, v _ | Nếu không có thai, hoàng thể sẽ thoái hóa Dây chằng (giữ buồng trứng cố định trong bụng) Khoảng một tháng một lần, từ tuổi dậy thì đến thời kỳ mãn kinh, 6-1 2 tế bào trứng nguyên phát bắt đầu trưởng thành. Tế bào trứng sơ cấp và các tế bào xung quanh tạo thành nang trứng. 43.12 Chu kỳ buồng trứng (A) Chu kỳ buồng trứng tiến triển từ sự phát triển của nang trứng đến rụng trứng và cuối cùng là sự phát triển và thoái hóa của thể vàng. (B) Ảnh vi mô này cho thấy một nang trứng trưởng thành của động vật có vú; noãn bào nằm ở trung tâm. S? Đi tới Media Clip 43.1 Vòng đời rụng trứng ở người 0e.com/mc43. 1 Nội tiết tố kiểm soát và điều phối chu kỳ buồng trứng và tử cung Chu kỳ buồng trứng và tử cung được điều phối và định thời gian bởi cùng một loại hormone khởi đầu quá trình trưởng thành sinh dục. Gonadotropin (FSH và LH) do tuyến yên trước tiết ra là yếu tố trung tâm của sự kiểm soát này. Trước tuổi dậy thì (tức là trước khoảng 11 tuổi), lượng FSH và LH tiết ra thấp, buồng trứng không hoạt động. Ở tuổi dậy thì, vùng dưới đồi tăng tiết GnRH, kích thích thùy trước tuyến yên tiết FSH và LH. Để đáp ứng với FSH và LH, mô buồng trứng phát triển và sản xuất estrogen. Sự gia tăng estrogen gây ra sự trưởng thành của các cơ quan sinh dục phụ và sự phát triển của các đặc tính sinh dục thứ cấp ở phụ nữ. Giữa tuổi dậy thì và mãn kinh, sự tương tác của GnRH, gonadotropin và steroid sinh dục kiểm soát chu kỳ buồng trứng và tử cung. Kinh nguyệt đánh dấu sự bắt đầu của mỗi chu kỳ tử cung và buồng trứng. Vài ngày trước khi bắt đầu có kinh, tuyến yên trước bắt đầu tăng tiết FSH và LH. Đáp lại, một số nang bắt đầu trưởng thành trong buồng trứng và các nang này tăng dần (A) Gonadotropin (từ tuyến yên trước) FSH và LH dưới sự kiểm soát của GnRH từ vùng dưới đồi và các hormone buồng trứng estrogen và progesterone (phần C). Estrogen ức chế giải phóng LH và FSH Estrogen kích thích Estrogen ức chế LH và FSH Giải phóng LH và FSH Luteinizing một loại hormone^ LH) / V Kích thích nang trứng / hormone (FSH) / / - - ^ f\ LH tăng đột biến gây rụng trứng. J r " i i_ i i i "1 (B) Các sự kiện trong buồng trứng (chu kỳ buồng trứng) Phát triển FSH tế bào trứng kích thích sự phát triển của nang trứng; sự dâng cao của LH gây ra sự rụng trứng và sau đó là sự phát triển của hoàng thể. Noãn trưởng thành Â© Q) Q) 1_ L Phát triển nang trứng rụng trứng (ngày 14) Hoàng thể 5 0 0 o'# Ife $1 Estrogen và progesterone kích thích sự phát triển của nội mạc tử cung để chuẩn bị mang thai. (C) Nội tiết tố buồng trứng và chu kỳ tử cung Estrogen 43.13 Chu kỳ buồng trứng và tử cung Trong chu kỳ buồng trứng và tử cung của người phụ nữ, những thay đổi phối hợp xảy ra trong (A) sự giải phóng gonadotropin bởi tuyến yên trước, (B) buồng trứng, (C) giải phóng steroid sinh dục nữ, và (D) tử cung. Các chu kỳ bắt đầu khi bắt đầu có kinh nguyệt; ngày rụng trứng ở giữa chu kỳ (thanh màu vàng). si Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 43.2 Chu kỳ buồng trứng và tử cung Lifel 0e.com/at43.2 /Tăng sinh cao và (D) Nội mạc tử cung của tử cung / nội mạc tử cung có mạch máu i — i — i — i — i â € ” tôi – tôi – | — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — | — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — | — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — tôi — | 0 7 14 21 28 Ngày của chu kỳ tử cung



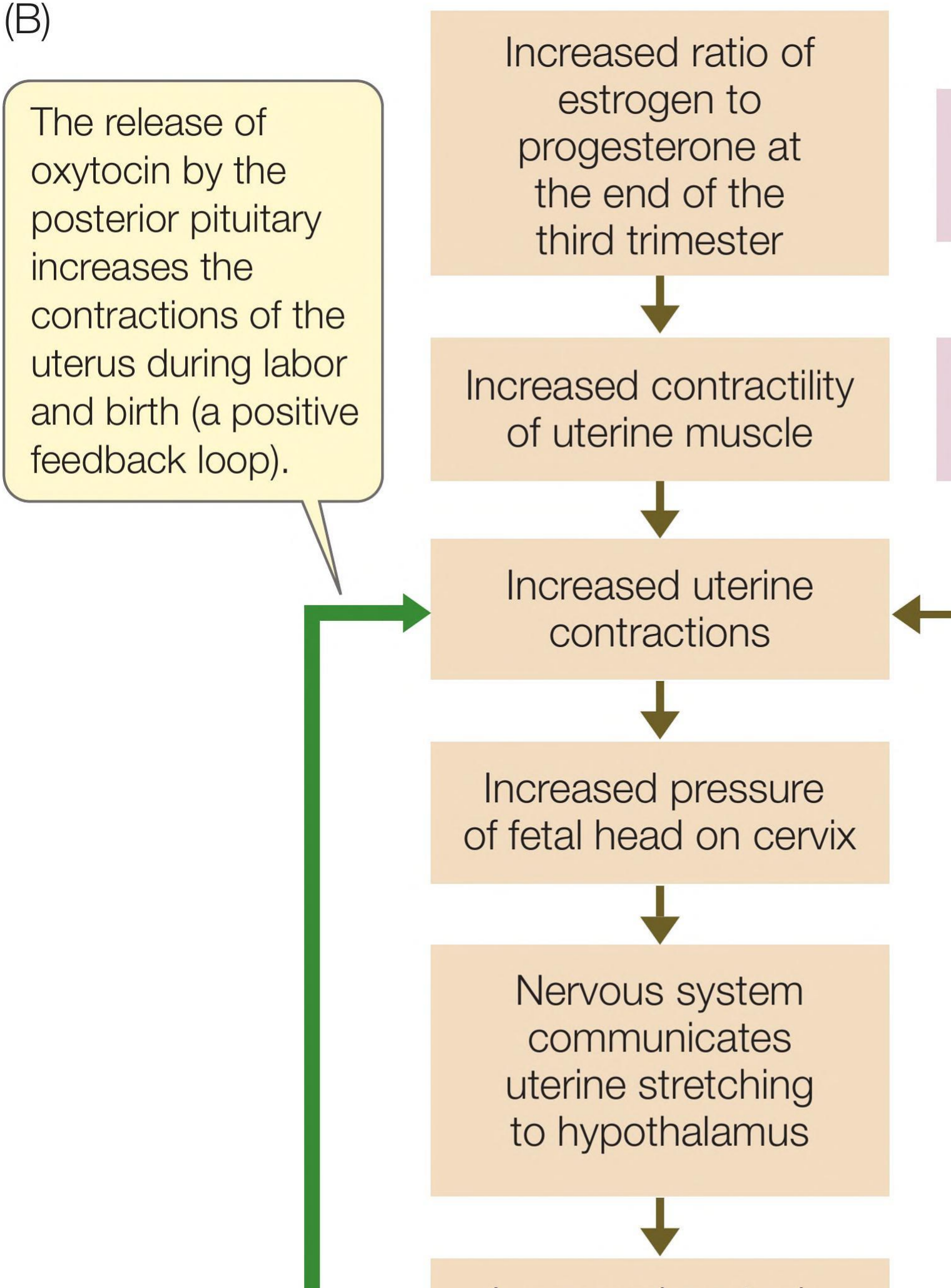
43.3 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? 895 Phản hồi tiêu cực xảy ra trong hầu hết chu kỳ. 43.14 Các hormone kiểm soát chu kỳ buồng trứng và tử cung Chu kỳ buồng trứng và tử cung nằm dưới một loạt phức tạp các kiểm soát phản hồi tích cực và tiêu cực liên quan đến một số hormone. 43,14). Kết quả là xảy ra sự gia tăng LH và mức tăng FSH ít hơn (xem Hình 43.13 A). Sự gia tăng LH khiến nang trứng trưởng thành vỡ ra và giải phóng trứng, đồng thời nó kích thích các tế bào của nang trứng bị vỡ phát triển thành thể vàng. Estrogen và progesterone do thể vàng tiết ra sau khi rụng trứng rất quan trọng cho

sự phát triển và duy trì nội mạc tử cung. Các steroid sinh dục này cũng có tác dụng kiểm soát phản hồi tiêu cực trên tuyến yên, ức chế giải phóng gonadotropin và do đó ngăn ngừa các nang trứng mới trưởng thành. Nếu trứng không được thụ tinh, hoàng thể sẽ thoái hóa vào khoảng ngày thứ 26 của chu kỳ. Nếu hoàng thể không sản xuất progesterone, nội mạc tử cung sẽ bong ra và kinh nguyệt xảy ra. Sự giảm lượng steroid tuần hoàn cũng giải phóng vùng dưới đồi và tuyến yên khỏi sự kiểm soát phản hồi tiêu cực, do đó GnRH, FSH và LH đều bắt đầu tăng. Sự gia tăng các hormone này sẽ tạo ra vòng phát triển nang trứng tiếp theo và chu kỳ buồng trứng bắt đầu lại. Các thụ thể FSH xác định nang nào rụng trứng để sản xuất estrogen. Sau khoảng một tuần, tất cả trừ một trong các nang sẽ khô héo. Estrogen thực hiện kiểm soát phản hồi tiêu cực đối với việc giải phóng gonadotropin bởi tuyến yên trước trong 12 ngày đầu tiên của chu kỳ buồng trứng. Sau đó, vào khoảng ngày thứ 12, estrogen tác động kiểm soát phản hồi tích cực thay vì tiêu cực trên tuyến yên (Hình. Ở giai đoạn đầu của chu kỳ buồng trứng, một số nang bắt đầu phát triển, nhưng chỉ có một nang đạt đến độ trưởng thành hoàn toàn. Điều gì quyết định nang nào sẽ sống sót? Có hai loại Các tế bào nang, được sắp xếp thành hai lớp. Lớp bên trong bao quanh trứng được tạo thành từ các tế bào hạt, và lớp ngoài chứa các tế bào vỏ. Các tế bào vỏ được kích thích bởi LH để sản xuất testosterone. Bài viết gốc Olcese, J., S. Lozier và C. Paradise. 2012. Melatonin và thời gian sinh học hàng ngày của quá trình sinh nở của con người. Khoa học sinh sản, epub trước khi in, ngày 3 tháng 5 năm 2012. Phân tích dữ liệu Phụ nữ mang thai có nhiều khả năng tham gia vào chuyển dạ vào ban đêm so với ban ngày. Tuy nhiên, thông thường, khi phụ nữ chuyển dạ được đưa đến bệnh viện có ánh sáng tốt, các cơn co thắt của họ sẽ giảm đi. James Olcese và các đồng nghiệp của ông cho rằng thời gian của các cơn co thắt chuyển dạ có thể được kiểm soát bởi tín hiệu từ hệ thống thời gian sinh học của não - cụ thể là sự giải phóng hormone melatonin từ tuyến tùng. Melatonin luôn được giải phóng vào ban đêm và sự giải phóng nó bị ức chế bởi ánh sáng (xem Phần 41.5). Các nhà nghiên cứu đưa ra giả thuyết rằng mức độ melatonin tăng lên sẽ làm tăng khả năng co bóp của cơ tử cung. Để kiểm tra giả thuyết này,họ đã thu thập hai loại dữ liệu từ phụ nữ mang thai gần đủ tháng. Họ thu thập mẫu nước bọt của 5 phụ nữ trong khoảng thời gian 30 phút qua đêm và đo nồng độ melatonin trong mẫu. Họ cũng ghi lại tần suất các cơn co thắt của hai phụ nữ có cơn co thắt thường xuyên nhưng sớm vào ban đêm. Trong cả hai tình huống, phụ nữ đều tiếp xúc với ánh sáng chói trong khoảng thời gian từ 1 đến 1 giờ chiều. và nửa đêm. Các kết quả được hiển thị trong bảng. Câu 1: Vẽ số liệu trong bảng. Bạn sẽ giải thích những dữ liệu này như thế nào? Họ có ủng hộ tác giả không? giả thuyết? CÂU HỎI 2 Người ta biết rằng hormone oxytocin của tuyến yên sau kích thích co bóp tử cung dẫn đến tống thai nhi ra khỏi tử cung. Nếu bạn nuôi cấy một số mô cơ tử cung, bạn sẽ nghiên cứu sự tương tác có thể có của oxytocin và melatonin như thế nào? Giả thuyết của bạn sẽ là gì? Tập dữ liệu 1 Tập dữ liệu 2 Thời gian Melatonin nước bọt (phần trăm tối đa; trung bình cho 5 đối tượng) Các cơn co thắt mỗi giờ (2 đối tượng) Chủ đề A Chủ đề B 7 giờ tối. 5 8 giờ tối 5 2 3 9 giờ tối 12 4 5 10 giờ tối 30 5 5 11 giờ tối) Sáng 55 6 2 Chuyến bay lúc nửa đêm 30 1 1 1 giờ sáng 50 2 0 2 giờ sáng 60 2 0 3 giờ sáng 65 2 11 4 giờ sáng 90 5 18 5 giờ sáng 85 5 15 6 giờ sáng 70 4 12 7 giờ sáng 60 2 4 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU

 (tương tự như tế bào Leydig ở con đực). Testosterone khuếch tán vào các tế bào hạt, nơi enzyme aromatase chuyển đổi testosterone thành estrogen. Estrogen cùng với FSH kích thích sự tăng trưởng và trưởng thành của tế bào hạt (tương tự như tế bào Sertoli ở nam giới). Estrogen đóng hai vai trò quan trọng trong việc lựa chọn nang trứng sẽ rụng trứng: (1) estrogen kích thích các tế bào hạt biểu hiện nhiều thụ thể FSH và LH hơn, và (2) estrogen đi vào tuần hoàn sẽ phản hồi lại tuyến yên để giảm sản xuất FSH. Các tế bào hạt cũng sản xuất chất ức chế (tương tự như tế bào Sertoli ở nam giới) và chất ức chế cũng làm giảm sản xuất FSH. Khi nồng độ FSH và LH giảm, nang có nhiều thụ thể FSH và LH nhất sẽ tồn tại và trưởng thành trong khi những nang khác thoái triển. Khi mang thai, các hormone từ màng ngoài phôi sẽ đảm nhiệm vai trò. Nếu trứng được thụ tinh và phôi nang đến tử cung và cấy vào nội mạc tử cung, một loại hormone mới sẽ phát huy tác dụng. Một lớp tế bào bao phủ phôi nang bắt đầu tiết ra gonadotropin màng đệm ở người, hay hCG (Hình 43.1 5A). Gonadotropin này, một phân tử tương tự LH, kích thích hoàng thể tiếp tục sản xuất estrogen và progesterone để hỗ trợ sự phát triển và duy trì nội mạc tử cung và do đó ngăn ngừa kinh nguyệt. Vì nó chỉ hiện diện trong máu của phụ nữ mang thai nên sự hiện diện của hCG là cơ sở để thử thai. Que thử thai sử dụng kháng thể để phát hiện hCG trong nước tiểu; họ chỉ mất vài phút và có thể được thực

hiện ở nhà. Các mô phôi nang và nội mạc tử cung tạo thành nhau thai, nuôi dưỡng phôi. Nhau thai cũng thay thế thể vàng làm nơi sản xuất chính estrogen và progesterone. Nồng độ estrogen và progesterone tiếp tục cao sẽ ngăn cản tuyến yên tiết ra gonadotropin; do đó chu kỳ buồng trứng chấm dứt trong suốt thời gian mang thai. Cơ chế này làm cơ sở cho hoạt động của thuốc tránh thai, có chứa các hormone tổng hợp giống như estrogen và progesterone, có tác dụng kiểm soát phản hồi tiêu cực lên vùng dưới đồi và tuyến yên. Quá trình sinh nở được kích hoạt bởi các kích thích cơ học và nội tiết tố Trong suốt thai kỳ, các cơ của thành tử cung định kỳ trải qua các cơn co thắt chậm, yếu, nhịp nhàng gọi là cơn co Braxton Hicks. Những cơn co thắt này trở nên mạnh hơn trong ba tháng thứ ba của thai kỳ và đôi khi được gọi là chuyển dạ giả. Các cơn co thắt chuyển dạ thực sự đánh dấu sự bắt đầu của quá trình sinh nở. Cả kích thích nội tiết tố và cơ học đều góp phần vào việc bắt đầu chuyển dạ. Progesterone ức chế và estrogen kích thích sự co bóp của cơ tử cung. Vào cuối tam cá nguyệt thứ ba, tỷ lệ estrogen-progesterone thay đổi theo hướng có lợi cho estrogen. Sự khởi đầu chuyển dạ được đánh dấu bằng việc tăng tiết hormone oxytocin ở tuyến yên sau của cả mẹ và thai nhi. Oxytocin là chất kích thích mạnh mẽ sự co cơ tử cung.Oxytocin được sản xuất được sử dụng để kích thích chuyển dạ khi cần thiết. Các kích thích cơ học đến từ sự co giãn của tử cung bởi thai nhi đã phát triển đầy đủ và áp lực của đầu thai nhi lên cổ tử cung. Những kích thích cơ học này làm tăng giải phóng oxytocin bởi tuyến yên sau của người mẹ, do đó (A) Tăng tỷ lệ E/P 43,15 Mang thai và sinh con (A) Khi trứng được thụ tinh làm tổ trong tử cung, các tế bào xung quanh nó sẽ sản sinh ra gonadotropin màng đệm ở người, hoạt động giống như LH và giữ cho hoàng thể hoạt động như một tuyến nội tiết. Chu kỳ buồng trứng và tử cung bị trì hoãn trong suốt thời gian mang thai. (B) Cả hai tín hiệu cơ học và nội tiết tố đều tham gia vào việc kích thích các cơn co tử cung khi chuyển dạ và sinh nở. (C) Một người mới bước vào thế giới đầu tiên.

(B)


The release of oxytocin by the posterior pituitary increases the contractions of the uterus during labor and birth (a positive feedback loop).
Increased ratio of estrogen to progesterone at the end of the third trimester
Increased contractility of uterine muscle
Increased uterine contractions
Increased pressure of fetal head on cervix
Nervous system communicates uterine stretching to hypothalamus

43.4 Có thể kiểm soát khả năng sinh sản như thế nào? 897 làm tăng hoạt động của cơ tử cung, gây thêm áp lực lên cổ tử cung. Vòng phản hồi tích cực này chuyển đổi các cơn co thắt Braxton Hicks yếu, chậm, nhịp nhàng thành các cơn co thắt chuyển dạ mạnh hơn (Hình 43.1 5B). Trong giai đoạn đầu chuyển dạ, sự thay đổi nội tiết tố và áp lực do các cơn co thắt tạo ra khiến cổ tử cung giãn ra (mở rộng) cho đến khi đủ lớn để em bé có thể đi qua. Dần dần các cơn co thắt trở nên thường xuyên và dữ dội hơn. Giai đoạn chuyển dạ này kéo dài trung bình từ 12 đến 15 giờ trong lần mang thai đầu tiên, nhưng thường là 8 giờ hoặc ít hơn ở những lần mang thai tiếp theo. Giai đoạn chuyển dạ thứ hai bắt đầu khi cổ tử cung giãn hoàn toàn với đường kính khoảng 10 cm (Hình 43.1 5C). Đầu của em bé lúc này đã có thể di chuyển vào âm đạo. Thai nhi di chuyển qua âm đạo được hỗ trợ bởi lực đẩy của người mẹ bằng bụng và các cơ khác. Khi đầu và vai của em bé đã thoát khỏi cổ tử cung, phần còn lại của cơ thể sẽ nhanh chóng thoát ra ngoài nhưng vẫn được nối với nhau thai bằng dây rốn. Sau khi em bé ra khỏi ống sinh, nó bắt đầu thở và độc lập với sự tuần hoàn của mẹ. Dây rốn sau đó có thể được kẹp và cắt. Đoạn vẫn còn dính vào cơ thể em bé sẽ khô đi và bong ra sau vài ngày, để lại dấu vết đặc biệt là rốn - hay gọi đúng hơn là rốn. Giai đoạn chuyển dạ thứ ba, nhau thai và màng thai nhi bong ra và bong ra, mất từ vài phút đến một giờ và có thể kèm theo các cơn co tử cung. Việc trẻ bú vú ngay sau khi sinh sẽ kích thích tiết thêm oxytocin, làm tăng co bóp tử cung, giảm kích thước tử cung và giúp cầm máu. TÓM TẮT Hệ thống sinh sản của nam giới và phụ nữ tạo ra giao tử và hormone, và các chức năng này được kiểm soát bởi hormone vùng dưới đồi và tuyến yên trước. Ở phụ nữ, sự kiểm soát nội tiết tố đối với các chức năng sinh sản tạo ra sự liên kết giữa chu kỳ buồng trứng và tử cung. â € ¢ Mô tả con đường mà tinh trùng và trứng của con người di chuyển từ tuyến sinh dục tương ứng của chúng đến điểm xảy ra quá trình thụ tinh. Xem Hình 43.8 và 43.11 â€¢ Ở nam giới, việc tăng sản xuất GnRH ở tuổi dậy thì sẽ kích thích giải phóng hai loại hormone nào của thùy trước tuyến yên? Những hormone này có tác dụng gì? Xem trang. 892 â€¢ Giải thích các sự kiện xảy ra trong chu kỳ buồng trứng dẫn đến việc rụng một trứng mỗi tháng. Những sự kiện nào chuẩn bị cho tử cung đón trứng? Xem Hình 43.12 và 43.13 Hiểu biết về sinh lý sinh sản ở người đã dẫn đến nhiều phương pháp và công nghệ để kiểm soát nó, nhằm ngăn ngừa mang thai ngoài ý muốn hoặc khắc phục tình trạng vô sinh. Khả năng sinh sản có thể được kiểm soát như thế nào? Các vấn đề tình dục và hành vi tình dục là những khía cạnh chủ đạo trong xã hội chúng ta và các công nghệ sinh sản đã có tác động rất lớn đến đời sống tình dục và sinh sản của chúng ta.Con người sử dụng nhiều phương pháp khác nhau để kiểm soát khả năng sinh sản Theo một nghiên cứu gần đây, gần một nửa trong số hơn 6 triệu trường hợp mang thai xảy ra ở Hoa Kỳ mỗi năm là ngoài ý muốn. Đối với phụ nữ ở độ tuổi đại học, một lần giao hợp không được bảo vệ trong hai ngày trước khi rụng trứng có khả năng thụ thai lên tới 50%. Các phương pháp tránh thai an toàn duy nhất là kiêng hoàn toàn hoạt động tình dục hoặc phẫu thuật cắt bỏ tuyến sinh dục. Những lựa chọn đó không được hầu hết mọi người chấp nhận và họ chuyển sang các phương pháp khác để tránh thai. Nhiều phương pháp trong số này ngăn ngừa sự thụ tinh hoặc cấy ghép (thụ thai) và do đó được gọi là biện pháp tránh thai. Bảng 43.1 liệt kê một số biện pháp tránh thai được sử dụng phổ biến nhất và tỷ lệ thất bại tương đối của chúng; lưu ý rằng những phương pháp này khác nhau rất nhiều về hiệu quả của chúng. Hầu hết các phương pháp đều được phụ nữ sử dụng, mặc dù một số phương pháp được đàn ông sử dụng. Khi trứng đã thụ tinh được cấy thành công vào tử cung, mọi hành động chấm dứt thai kỳ đều được gọi là phá thai. Sảy thai tự nhiên là thuật ngữ y học cho hiện tượng thường được gọi là sẩy thai. Sảy thai tự nhiên thường xảy ra sớm trong thai kỳ và thường là kết quả của sự bất thường về nhiễm sắc thể ở thai nhi hoặc do sự cố trong quá trình làm tổ. Nhiều trường hợp sẩy thai tự nhiên xảy ra trước khi người phụ nữ nhận ra mình có thai. Việc phá thai do can thiệp y tế có thể được thực hiện vì mục đích điều trị hoặc để kiểm soát khả năng sinh sản. Phá thai bằng liệu pháp có thể cần thiết để bảo vệ sức khỏe của người mẹ, hoặc có thể được thực hiện vì xét nghiệm tiền sản cho thấy thai nhi có khuyết tật nghiêm trọng. Trong phá thai nội khoa, cổ tử cung bị giãn ra và một số nội mạc tử cung cùng với bào thai được cấy ghép sẽ bị loại bỏ. Khi được thực hiện trong ba tháng đầu của thai kỳ, phá thai nội khoa sẽ ít nguy cơ tử vong cho người mẹ hơn so với mang thai đủ tháng. Nguy cơ tăng lên sau 12 tuần đầu tiên của thai kỳ nhưng vẫn thấp hơn so với thai kỳ đủ tháng cho đến tam cá nguyệt thứ hai. Công nghệ sinh sản giúp giải quyết vấn đề vô sinh Khoảng 15% các cặp vợ chồng ở Hoa Kỳ bị vô sinh - nghĩa là họ không thể có con. Nguyên nhân gây vô sinh có rất nhiều và phân bố đều giữa nam và nữ. Một số công nghệ đã được phát triển để vượt qua các rào cản đối với việc thụ thai và sinh con. Đơn giản nhất trong số này là thụ tinh nhân tạo, trong đó bác sĩ đặt tinh trùng vào đường sinh sản của phụ nữ. Kỹ thuật này rất hữu ích nếu số

lượng tinh trùng của nam giới thấp, nếu tinh trùng của anh ta thiếu khả năng vận động hoặc nếu các vấn đề trong đường sinh sản của nữ giới ngăn cản sự di chuyển bình thường của tinh trùng lên và qua ống dẫn trứng. Thụ tinh nhân tạo cũng được sử dụng rộng rãi trong chăn nuôi vật nuôi như gia súc. Công nghệ hỗ trợ sinh sản, hoặc ART,bao gồm các thủ tục loại bỏ trứng không được thụ tinh khỏi buồng trứng, kết hợp chúng với tinh trùng bên ngoài cơ thể, sau đó đặt trứng đã thụ tinh hoặc hỗn hợp trứng-tinh trùng vào vị trí thích hợp trong đường sinh sản của con cái để quá trình phát triển diễn ra. Các

898 CHƯƠNG 43 Sinh sản ở động vật BẢNG43.1 Các phương pháp tránh thai Phương pháp Phương thức hành động Tỷ lệ thất bại3 Bình luận Không được bảo vệ Không có hình thức ngừa thai nào. 85 Nguy cơ mang thai cao, đặc biệt đối với phụ nữ từ 15-30. Phương pháp phi công nghệ Phương pháp nhịp điệu Vợ chồng kiêng giao hợp trong khoảng thời gian từ ngày 10 đến ngày 20 của chu kỳ buồng trứng (mức sinh sản cao nhất). 15-35 Tỷ lệ thất bại cao do tính toán sai và/hoặc thay đổi các chu kỳ riêng lẻ. Quan hệ tình dục gián đoạn Người đàn ông rút dương vật ra trước khi xuất tinh với mục đích không đưa tinh trùng vào âm đạo. 20-40 Yêu cầu sự tự chủ, đặc biệt là với đàn ông. Tỷ lệ thất bại rất cao. Các phương pháp rào cản1 b Bao cao su Một vỏ bọc bằng vật liệu không thấm nước (thường là mủ cao su) được lắp vào dương vật đang cương cứng. Tinh dịch bị giữ lại trong bao cao su nên không có tinh trùng nào lọt vào âm đạo. 15 Nếu được đeo đúng cách, bao cao su còn nguyên vẹn có thể ngừa thai và bảo vệ khỏi các bệnh lây truyền qua đường tình dục (STD), bao gồm cả HIV (AIDS). Thạch diệt tinh trùng Được bôi bên trong âm đạo, các hợp chất hóa học này sẽ tiêu diệt hoặc làm bất động tinh trùng. 25 Khi sử dụng riêng lẻ, các hợp chất diệt tinh trùng có tỷ lệ thất bại khá cao. Màng chắn, mũ cổ tử cung Dựa trên nội tiết tố Được người phụ nữ đưa vào trước khi giao hợp, những thiết bị này hoạt động bằng cách chặn cổ tử cung để tinh trùng không thể đi vào tử cung. biện pháp tránh thai 10-15 Tỷ lệ thất bại tương đương với tỷ lệ sử dụng bao cao su ở nam giới, nhưng không bảo vệ khỏi các bệnh lây truyền qua đường tình dục. Có thể dùng kết hợp với thạch diệt tinh trùng để tăng cường bảo vệ. Nội tiết tố đường uống ("viên thuốc") Một viên thuốc hàng ngày dành cho phụ nữ có chứa sự kết hợp của estrogen tổng hợp và progesterone. Những hormone này bắt chước mang thai đến mức chu kỳ buồng trứng và rụng trứng bị đình chỉ. Chu kỳ tử cung được phép tiếp tục bằng cách bao gồm một tuần sử dụng không chứa hormone, cứ sau 21-28 ngày. 0-3 Cần được tư vấn y tế và kê đơn. Uống đúng cách, thuốc tránh thai cực kỳ hiệu quả. Ở Mỹ, hơn 12 triệu phụ nữ sử dụng chúng mỗi năm; đôi khi chúng được kê đơn để điều trị rối loạn kinh nguyệt. Nội tiết tố không dùng qua đường uống Sử dụng các tác dụng nội tiết tố tương tự như thuốc viên, các phương pháp này bao gồm tiêm tác dụng kéo dài, miếng dán giải phóng hormone qua da (qua da) và vòng âm đạo có chứa hormone. <1 Tương tự như hormone đường uống. Tỷ lệ thất bại thấp hơn một chút vì người phụ nữ không phải nhớ uống thuốc hàng ngày. Thuốc tránh thai chỉ chứa progestin (Kế hoạch BÂ®) Thuốc tránh thai đường uống được dùng trong vòng 72 giờ sau khi quan hệ tình dục không được bảo vệ. Liều cao progestin trong hai viên thuốc sẽ ngăn cản sự rụng trứng giống như thuốc tránh thai. 5-40 Không phải là "thuốc phá thai" thuốc này sẽ không chấm dứt thai kỳ hiện có. Hiện nay có sẵn cho phụ nữ trên 17 tuổi mà không cần toa bác sĩ. Tỷ lệ thất bại rất khác nhau tùy thuộc vào thời điểm thực hiện. Thuốc chặn cấy ghép Thiết bị đặt trong tử cung (DCTC) Chuyên gia y tế sẽ đưa một thiết bị nhỏ bằng nhựa hoặc kim loại vào tử cung.Phản ứng viêm xảy ra (xem Chương 42) giải phóng prostaglandin, ngăn cản trứng đã thụ tinh làm tổ. 0,5-5 Là biện pháp tránh thai có hiệu quả cao, là biện pháp tránh thai được sử dụng rộng rãi nhất ở Trung Quốc (và do đó là trên thế giới). Với sự theo dõi y tế, có thể giữ nguyên vị trí trong vài năm. Khử trùng Mifepristone (RU-486) Thuốc này ngăn chặn các thụ thể progesterone cần thiết để duy trì nội mạc tử cung trong quá trình làm tổ và mang thai. 0,5-6 Ngăn ngừa sự cấy ghép khi dùng vài ngày sau khi giao hợp không được bảo vệ. Có thể chấm dứt thai kỳ tính đến thời điểm trễ kinh lần đầu. Ở Hoa Kỳ, có sẵn từ các nhà cung cấp chuyên biệt. Thắt ống dẫn tinh Ống dẫn tinh (xem Hình 43.8) được cắt và buộc lại để tinh trùng không thể đi vào niệu đạo được nữa. Tinh trùng tiếp tục được sản xuất nhưng được cơ thể người đàn ông tái hấp thu. Mức độ hormone nam và phản ứng tình dục không bị ảnh hưởng. 0-0,15 Một thủ tục phẫu thuật đơn giản được thực hiện dưới hình thức gây tê cục bộ tại phòng khám của bác sĩ. Mặc dù về mặt lý thuyết nó có thể được đảo ngược nhưng việc thắt ống dẫn tinh nên được coi là vĩnh viễn. Thắt ống dẫn trứng Các ống dẫn trứng (xem Hình 43.1 1 A) bị buộc lại khiến trứng không thể đến tử cung và tinh trùng không thể gặp trứng. Giống như thắt ống dẫn tinh, nồng độ hormone và phản ứng tình dục không bị ảnh hưởng. 0-0,05 Quy trình phẫu thuật này phức tạp hơn một

chút so với thắt ống dẫn tinh. Nó thường được thực hiện cùng với việc sinh con khi người phụ nữ quyết định rằng gia đình của mình đã trọn vẹn. Tỷ lệ may đo đề cập đến số ca mang thai trên 100 phụ nữ mỗi năm bAII các phương pháp rào cản này được cung cấp thường xuyên mà không cần đơn thuốc.Nó thường được thực hiện cùng với việc sinh con khi người phụ nữ quyết định rằng gia đình của mình đã trọn vẹn. Tỷ lệ may đo đề cập đến số ca mang thai trên 100 phụ nữ mỗi năm bAII các phương pháp rào cản này được cung cấp thường xuyên mà không cần đơn thuốc.Nó thường được thực hiện cùng với việc sinh con khi người phụ nữ quyết định rằng gia đình của mình đã trọn vẹn. Tỷ lệ may đo đề cập đến số ca mang thai trên 100 phụ nữ mỗi năm bAII các phương pháp rào cản này được cung cấp thường xuyên mà không cần đơn thuốc.

43.4 Có thể kiểm soát khả năng sinh sản như thế nào? 899 Pipet Pipet giữ trứng Tiêm trứng Tinh trùng 43.16 Tiêm tinh trùng vào bào tương trứng Trong quy trình này, một tinh trùng được tiêm trực tiếp vào tế bào trứng trưởng thành. Trứng được thụ tinh sau đó được đặt vào đường sinh sản của phụ nữ, nơi nó có thể làm tổ và phát triển thành bào thai. ART thành công đầu tiên là thụ tinh trong ống nghiệm (IVF). Trong IVF, con cái được điều trị bằng hormone kích thích nhiều nang trứng trong buồng trứng trưởng thành. Trứng được thu thập từ các nang này và tinh trùng được thu thập từ con đực. Trứng và tinh trùng được kết hợp trong môi trường nuôi cấy bên ngoài cơ thể, nơi quá trình thụ tinh diễn ra. Phôi thu được có thể được tiêm vào tử cung của người mẹ ở giai đoạn phôi nang hoặc giữ đông lạnh để cấy ghép sau này. "Em bé trong ống nghiệm" đầu tiên kết quả từ IVF được sinh ra ở Anh vào năm 1978. Kể từ đó, hàng triệu trẻ sơ sinh đã ra đời từ phương pháp ART này. Nguyên nhân chính dẫn đến thất bại IVF là do tinh trùng không thể tiếp cận được màng tế bào trứng (xem Hình 43.4). Để giải quyết vấn đề này, các phương pháp đã được phát triển để tiêm tế bào tinh trùng trực tiếp vào tế bào chất của trứng. Trong phương pháp tiêm tinh trùng vào bào tương trứng (ICSI), một quả trứng được giữ cố định bằng lực hút của một pipet thủy tinh đánh bóng. Sau đó, một pipet mảnh và sắc sẽ được sử dụng để xuyên qua trứng và tiêm tinh trùng (Hình 43.16). ART này được sử dụng thành công lần đầu tiên vào năm 1992 bởi các nhà nghiên cứu ở Bỉ; hiện nay hàng nghìn thủ thuật này được thực hiện tại các phòng khám ở Hoa Kỳ mỗi năm, với tỷ lệ thành công khoảng 25%. IVF, kết hợp với các kỹ thuật phân tích di truyền, có thể loại bỏ nguy cơ người lớn mang mầm bệnh di truyền sẽ sinh ra những đứa trẻ bị ảnh hưởng. Hiện nay có thể lấy tế bào từ phôi người ở giai đoạn 4 hoặc 8 tế bào (xem Hình 44.4) mà không làm tổn hại đến tiềm năng phát triển của nó. Tế bào được lấy mẫu có thể được phân tích phân tử để xác định xem nó có mang gen gây hại hay không. Thủ tục này, được gọi là chẩn đoán di truyền tiền cấy ghép (PGD), giúp xác định xem phôi do IVF tạo ra có mang khiếm khuyết di truyền đáng lo ngại hay không. RECAP Kiểm soát khả năng sinh sản là một khía cạnh quan trọng của cuộc sống con người hiện đại. Giảm khả năng mang thai đạt được thông qua các phương pháp ngăn chặn tinh trùng và trứng gặp nhau và ngăn cản sự làm tổ. Việc mang thai có thể được tạo điều kiện thuận lợi thông qua công nghệ y tế. â € ¢ Phương pháp tránh thai nào là phương pháp duy nhất có tác dụng bảo vệ chống lại các bệnh lây truyền qua đường tình dục (STD)? Xem Bảng 43.1 â€¢ Giải thích những gì một cặp vợ chồng đều mang gen bệnh có thể làm để đảm bảo rằng con cái của họ sẽ không mắc bệnh này. Xem trang. 899 Trứng được thụ tinh của một sinh vật sinh sản hữu tính là một tế bào đơn lẻ chứa tất cả thông tin di truyền cần thiết để tạo ra một sinh vật mới. Chương 19 và 20 đã giới thiệu một số khía cạnh phân tử của quá trình phát triển ở động vật đa bào.Chương 44 sẽ mô tả các sự kiện sinh lý và giải phẫu trong quá trình phát triển của động vật. Làm sao một nữ hoàng có thể khác biệt với các chị em công nhân của mình khi tất cả họ đều có chung bộ gen? TRẢ LỜI Khi một tổ ong mất đi ong chúa, ong thợ sẽ tạo ra ong chúa mới từ một vài quả trứng mà ong chúa già đẻ ra bằng cách cho ăn một chất gọi là "sữa ong chúa". đến ấu trùng nở ra từ những quả trứng đã chọn. Loại thực phẩm đặc biệt này kích thích tăng trưởng và gần đây đã được phát hiện là có tác dụng biểu sinh mạnh mẽ đối với sự phát triển của ong mật. Như được mô tả trong Chương 16, sự biểu hiện của một gen có thể bị thay đổi ít nhiều vĩnh viễn bằng sự biến đổi hóa học của histone - các protein có liên quan chặt chẽ với DNA - hoặc bằng cách methyl hóa hoặc demethyl hóa chính DNA (xem Phần 16.4). Bởi vì những thay đổi này không làm thay đổi trình tự nucleotide của gen nên chúng được gọi là biểu sinh ("bên ngoài gen"). Một thành phần của sữa ong chúa là phenyl butyrate, một chất ức chế quá trình khử acetyl histone. Hơn nữa, ong chúa có hơn 500 gen được methyl hóa khác với những gen tương tự ở ong thợ. Do đó, có khả năng là sữa ong chúa dành cho nữ hoàng tương lai sẽ làm thay đổi đáng kể biểu hiện bộ gen của bà ấy.



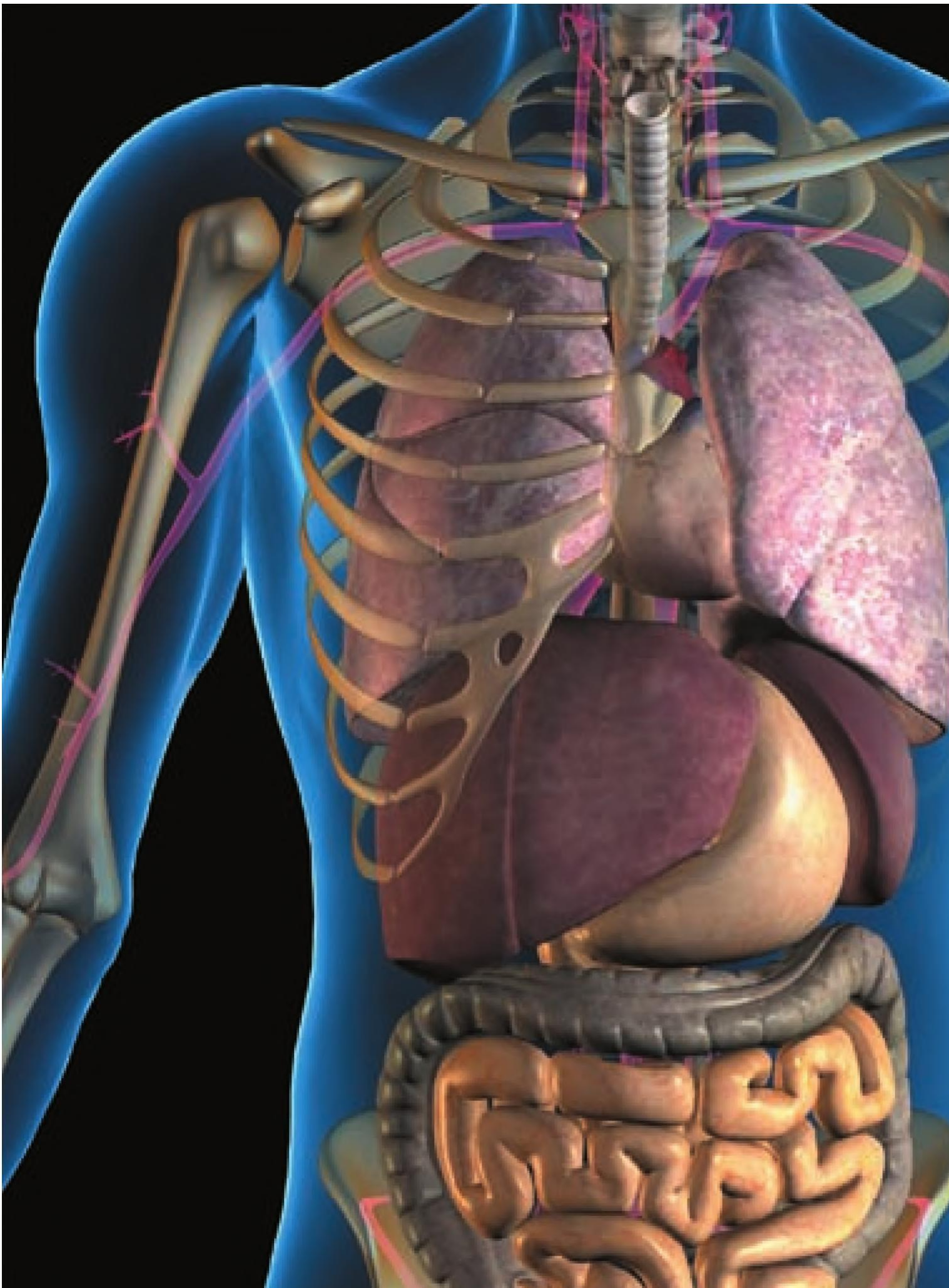
900 CHƯƠNG 43 Sinh sản ở động vật Động vật sinh sản như thế nào mà không cần quan hệ tình dục? CHƯƠNG TÓM TẮT 43 Hệ thống sinh sản nam và nữ của con người hoạt động như thế nào? â € ¢ Sinh sản vô tính tạo ra con cái giống hệt nhau về mặt di truyền với bố mẹ và với nhau; nó không tạo ra sự đa dạng di truyền. Các phương pháp sinh sản vô tính bao gồm nảy chồi, tái sinh và sinh sản đơn tính. Ôn lại các hình 43.1, 43.2 Động vật sinh sản hữu tính như thế nào? Sinh sản hữu tính bao gồm ba bước cơ bản: phát sinh giao tử, sinh sản hoặc giao phối và thụ tinh. Sự hình thành giao tử và sự thụ tinh ở tất cả các loài động vật đều giống nhau, nhưng việc sinh sản và giao phối bao gồm rất nhiều sự thích nghi về giải phẫu, sinh lý và hành vi. ™ Quá trình tạo giao tử xảy ra ở tinh hoàn và buồng trứng. Trong quá trình sinh tinh (sản xuất tinh trùng) và oogen (sản xuất trứng), các tế bào mầm sinh sôi nảy nở theo nguyên phân, trải qua quá trình phân bào và trưởng thành thành giao tử. Mỗi tế bào sinh tinh sơ cấp có thể tạo ra bốn tinh trùng đơn bội thông qua hai lần phân bào giảm phân. Xem lại Hình 43. 3A â€¢ Các tế bào trứng sơ cấp ngay lập tức bước vào kỳ đầu của lần phân chia vi phân đầu tiên, và ở nhiều loài, bao gồm cả con người, sự phát triển của chúng bị dừng lại vào thời điểm này. Mỗi oogonium chỉ tạo ra một quả trứng. Ôn lại Hình 43. 3B â€¢ Quá trình thụ tinh bao gồm hoạt hóa tinh trùng, liên kết đặc hiệu với loài của tinh trùng với trứng, phản ứng thể cực, tiêu hóa con đường xuyên qua lớp vỏ bảo vệ của trứng và sự kết hợp giữa tinh trùng và màng huyết tương trứng. Sự kết hợp của hai màng này sẽ gây ra sự tắc nghẽn đối với đa tinh trùng, ngăn không cho tinh trùng bổ sung xâm nhập vào trứng và ở động vật có vú, báo hiệu cho trứng hoàn thành quá trình phân bào và bắt đầu phát triển. Ôn lại Hình 43.4f HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 43.1 â€¢ Thụ tinh ngoài là hiện tượng phổ biến ở các loài thủy sinh. Sự thụ tinh bên trong là cần thiết ở các loài sống trên cạn và thường liên quan đến sự giao phối. Các loài lưỡng tính hay đơn tính cùng gốc có cả hệ thống sinh sản đực và cái trong cùng một cá thể, tuần tự hoặc đồng thời. Các loài lưỡng tính có cá thể đực và cái riêng biệt. â € ¢ Động vật có thể được phân loại là động vật đẻ trứng hoặc động vật đẻ con, tùy thuộc vào giai đoạn phát triển ban đầu xảy ra bên ngoài hay bên trong cơ thể mẹ. Đàn ông sản xuất tinh dịch bao gồm tinh trùng lơ lửng trong tinh dịch (giúp nuôi dưỡng tinh trùng và tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình thụ tinh). â € ¢ Tinh trùng được tạo ra trong các ống sinh tinh của tinh hoàn, trưởng thành trong mào tinh hoàn và được đưa đến niệu đạo thông qua ống dẫn tinh. Các thành phần khác của tinh dịch được sản xuất trong túi tinh, tuyến tiền liệt và tuyến hành niệu đạo. Ôn lại Hình 43.8f 43.9f HOẠT ĐỘNG 43.1 f 43.2 â€¢ Tất cả các thành phần của tinh dịch đều đi vào niệu đạo ở gốc dương vật và được xuất tinh qua dương vật cương cứng bằng các cơn co cơ ở đỉnh điểm của giao hợp. Sự sinh tinh phụ thuộc vào testosterone do tế bào Leydig của tinh hoàn tiết ra.nằm dưới sự kiểm soát của các hormone được sản xuất ở tuyến yên trước và vùng dưới đồi. Việc sản xuất các hormone này được kiểm soát bởi phản hồi tiêu cực từ testosterone và từ chất ức chế, một loại hormone được sản xuất bởi các tế bào Sertoli của tinh hoàn. Ôn lại Hình 43.10 â€¢ Trứng trưởng thành trong buồng trứng của người phụ nữ và được phóng vào ống dẫn trứng. Tinh trùng lắng đọng trong âm đạo trong quá trình giao hợp di chuyển qua cổ tử cung và tử cung vào ống dẫn trứng. Sự thụ tinh xảy ra ở khu vực phía trên của ống dẫn trứng. Ôn lại Hình 43.1 1, HOẠT ĐỘNG 43.3 â€¢ Sự trưởng thành và giải phóng trứng tạo thành một chu kỳ buồng trứng. Chu kỳ tử cung chuẩn bị cho tử cung tiếp nhận phôi nang. Nếu phôi nang không được cấy ghép, niêm mạc tử cung sẽ bong ra trong quá trình hành kinh. Ôn lại Hình 43.1 3f HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 43.2 â€¢ Cả chu kỳ buồng trứng và tử cung đều nằm dưới sự kiểm soát của các hormone vùng dưới đồi và tuyến yên, do đó các hormone này lại nằm dưới sự kiểm soát phản hồi của estrogen và progesterone. Ôn lại Hình 43.14 â€¢ Quá trình sinh con được bắt đầu bởi các kích thích cơ học và nội tiết tố làm tăng sự co bóp của cơ tử cung. Xem lại Hình 43.15 Làm thế nào để kiểm soát khả năng sinh sản? Các phương pháp tránh thai bao gồm kiêng giao hợp và sử dụng các công nghệ làm giảm khả năng thụ tinh. Bảng đánh giá 43.1 â€¢ Các công nghệ hỗ trợ sinh sản (ART) đã được phát triển để tăng khả năng sinh sản. [ilijfclfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is43[ilijfclfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is43[ilijfclfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is43

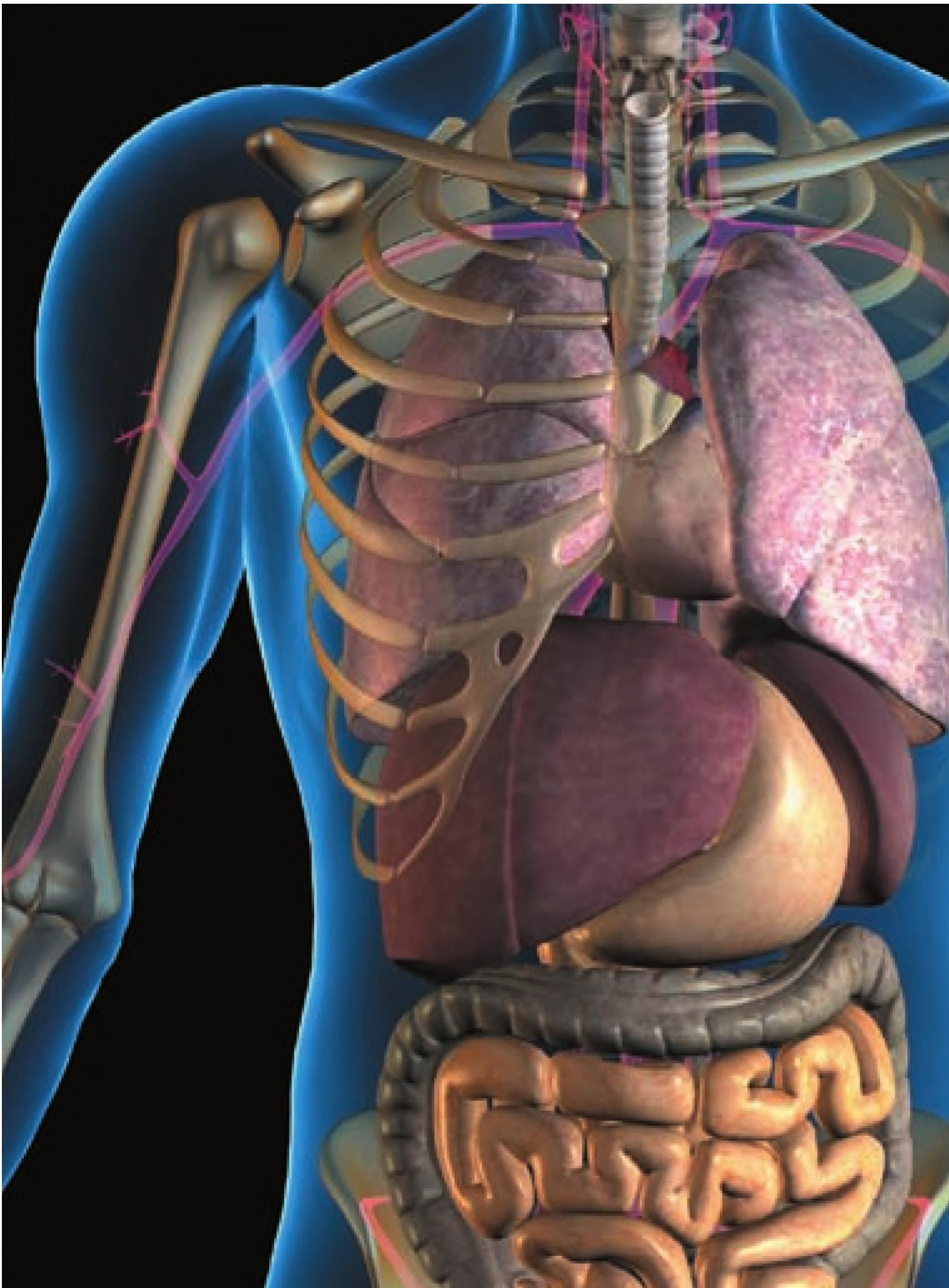
Tóm tắt chương 901 ÔN TẬP CHƯƠNG NHỚ 1. Câu phát biểu nào về tế bào trứng của con người là đúng? Một. Khi sinh ra, một bé gái sơ sinh đã tạo ra nguồn cung cấp noãn bào suốt đời. b. Khi bắt đầu tuổi dậy thì, nang buồng trứng sản xuất tế bào trứng mới để đáp ứng với sự kích thích nội tiết tố. c. Một người phụ nữ

ngừng sản xuất tế bào trứng khi bắt đầu mãn kinh. d. Một người phụ nữ sản xuất tế bào trứng trong suốt tuổi thiếu niên. đ. Tế bào trứng được lưu trữ trong ống dẫn trứng. 2. Sự sinh tinh và tạo trứng khác nhau ở điểm a. quá trình sinh tinh tạo ra các giao tử có lượng nguyên liệu thô dự trữ lớn hơn so với các giao tử được tạo ra bởi quá trình tạo trứng. b. Tế bào sinh tinh tồn tại ở kỳ đầu của lần phân bào giảm phân thứ nhất lâu hơn tế bào trứng. c. quá trình sinh trứng tạo ra bốn tế bào đơn bội có chức năng như nhau trong mỗi lần giảm phân, còn quá trình sinh tinh thì không. d. quá trình sinh tinh tạo ra nhiều giao tử với nguồn dự trữ năng lượng ít ỏi, trong khi quá trình sinh tinh tạo ra tương đối ít giao tử được cung cấp đầy đủ. đ. quá trình sinh tinh bắt đầu trước khi sinh ở người, trong khi quá trình sinh tinh không bắt đầu cho đến khi bắt đầu dậy thì. 3. Tinh dịch có chứa tất cả những chất sau đây, ngoại trừ a. đường fructose. b. chất nhầy. c. enzym đông máu. d. testosteron. đ. một enzyme làm tan cục máu đông hoạt động. 4. Câu nào sau đây về chu kỳ buồng trứng và tử cung là không đúng? Một. Nồng độ estrogen và progesterone giảm gây ra kinh nguyệt. b. LH tăng đột ngột sẽ gây rụng trứng. c. Nồng độ estrogen đạt mức cao nhất trong giai đoạn nang trứng và progesterone đạt mức cao nhất trong giai đoạn hoàng thể của chu kỳ buồng trứng. d. Nếu quá trình thụ tinh xảy ra, hoàng thể sẽ tiết ra hCG. đ. Estrogen được sản xuất bởi các tế bào nang. 5. Sự co bóp của các cơ ở thành tử cung được kích thích bởi a. progesteron. b. estrogen. c. prolactin. d. oxytoxin. đ. gonadotropin màng đệm ở người. 6. Phương pháp tránh thai nào sau đây có khả năng thất bại cao nhất? Một. Phương pháp nhịp điệu b. Thuốc tránh thai c. Cơ hoành d. Thắt ống dẫn tinh e. Bao Cao Su HIỂU & ÁP DỤNG 7. Về đặc điểm và chức năng, hãy giải thích cách ghép các tế bào Ley dig, tế bào Sertoli, tế bào vỏ và tế bào hạt và tại sao. 8. Một loại thuốc có tên RU-486 ngăn chặn hoạt động của progesterone. Nó được gọi là thuốc chống sung huyết vì nó có thể chấm dứt thai kỳ sau khi quá trình thụ tinh xảy ra. RU-486 làm được điều này như thế nào? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Giun biển cái Bonellia viridis phóng trứng đã thụ tinh vào nước. Trứng nở thành ấu trùng bơi lội và sau đó lắng xuống chất nền. Nếu ấu trùng đậu trên cát, chúng đào hang và phát triển thành con cái với thân hình to lớn và vòi vươn dài xuống mặt nước phía trên để kiếm thức ăn. Nếu ấu trùng đậu trên vòi con cái, nó sẽ chui vào cơ thể con cái và trở thành một con đực nhỏ bé có chức năng duy nhất là sản xuất tinh trùng để thụ tinh cho trứng của con cái. Những áp lực chọn lọc nào có thể góp phần tạo ra hiện tượng dị hình giới tính cực đoan này? 10.Nếu một người đàn ông mang một đột biến di truyền ngăn cản việc duy trì các cầu nối tế bào chất giữa các tế bào sinh tinh thứ cấp và tinh trùng của anh ta, bạn có cho rằng anh ta sẽ chỉ sinh con trai hay con gái duy nhất không? Tại sao? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

44 CHƯƠNG NỘI DUNG 44.1 Bón phân kích thích sự phát triển như thế nào? 44.2 Nguyên phân phân chia phôi sớm như thế nào? 44.3 Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? 44.4 Các cơ quan và hệ cơ quan phát triển như thế nào? 44.5 Phôi đang phát triển được duy trì như thế nào? 44.6 Các giai đoạn phát triển của con người là gì? Đi theo dòng chảy Các cơ quan nội tạng của con người không phải lúc nào cũng đối xứng và một số cá nhân được sinh ra với hình ảnh phản chiếu giống như những gì được nhìn thấy ở hầu hết mọi người - một tình trạng gọi là nghịch đảo phủ tạng. Sự bất đối xứng trái-phải của các cơ quan nội tạng được bắt đầu bằng sự kích thích bất đối xứng của lông mao nguyên phát ở giai đoạn phát triển rất sớm. Phát triển Động vật ĐẶT TAY CỦA BẠN lên trái tim của bạn. Tiếp theo chỉ vào phụ lục của bạn. Chắc chắn trước tiên bạn đặt tay lên bên trái ngực rồi chỉ vào bên phải bụng dưới. Giống như các động vật có xương sống khác, con người có tính đối xứng hai bên - nhưng tính đối xứng của chúng ta không phải là tuyệt đối. Một số cơ quan nội tạng của chúng ta được định hướng khác nhau về bên trái và bên phải của cơ thể. Cứ 7.000 người thì có khoảng 1 người có sự sắp xếp của các cơ quan nội tạng bị đảo ngược, một tình trạng được gọi là nghịch đảo phủ tạng ("vị trí đảo ngược"). Sự khác biệt nảy sinh từ các sự kiện rất sớm trong quá trình phát triển của phôi và hầu hết những người mắc bệnh đảo ngược phủ tạng đều có cuộc sống bình thường. Như bạn sẽ học trong chương này, để chuyển từ phôi có một lớp tế bào sang giai đoạn tiếp theo với hai lớp tế bào, một khe ở giữa sẽ hình thành khi các tế bào trong một khu vực của phôi di chuyển vào trong. Nơi bắt đầu chuyển động vào trong của tế bào được gọi là nút. Các tế bào tại nút có lông mao di động đập theo chiều kim đồng hồ và di chuyển dịch ngoại bào trên bề mặt của nút. Chuyển động linh hoạt đó luôn hướng về bên trái - nghĩa là từ bên trái sang bên trái. Tại sao? Hãy tưởng tượng chuyển động của lông mao mô tả một mặt đồng hồ được định hướng sao cho 12 giờ và 6 giờ nằm dọc theo khe giữa của phôi, với 12 giờ gần nhất với đầu tương lai. Các

lông mao nhô ra khỏi bề mặt tế bào theo một góc. Do đó, khi lông mao quay ở vị trí 6 giờ, chúng ở gần bề mặt tế bào hơn và chịu lực cắt (lực cản) lớn hơn so với khi chúng quay ở vị trí 12 giờ. Ở phôi sớm đối xứng hai bên, lông mao đập theo vòng tròn tại điểm quan trọng này - nút - tạo ra thông tin trái-phải. Làm sao chúng ta biết thông tin được tạo ra bằng cách đập vào các lông mao ở nút là quan trọng đối với các kiểu biểu hiện gen và quá trình phát triển không đối xứng trái-phải sau đó? Ở các chủng chuột đột biến không có lông mao hoặc lông mao không di động trong nút, khoảng một nửa số chuột có sự đối xứng của các cơ quan bị đảo ngược. Tương tự, một loạt các rối loạn di truyền hiếm gặp ở người, gọi chung là hội chứng Kartagener, được đặc trưng bởi lông mao không di động,và khoảng 50 phần trăm những cá thể này cũng có vị trí. Làm thế nào dòng chảy định hướng của dịch ngoại bào qua nút kích thích sự bất đối xứng trái-phải trong biểu hiện và phát triển gen? Xem câu trả lời ở trang 921. nghịch đảo.



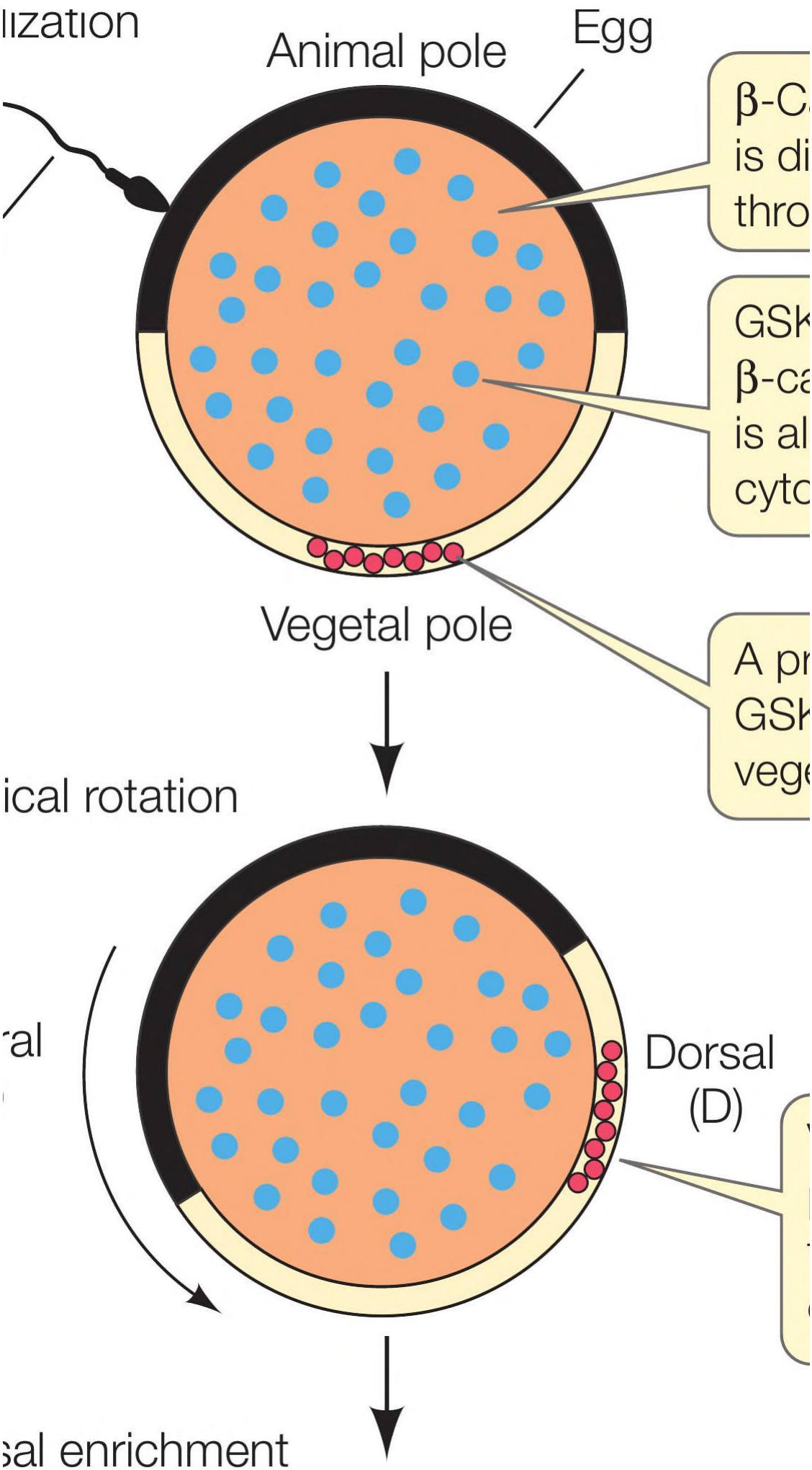


44.1 Bón phân kích thích sự phát triển như thế nào? 903 Sự thụ tinh kích hoạt sự phát triển như thế nào? Thụ tinh là sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng để tạo ra hợp tử lưỡng bội. Do đó, bạn có thể coi nó như sự kiện bắt đầu quá trình phát triển. Tuy nhiên, hãy ghi nhớ hai điều. Đầu tiên, ở động vật sinh sản vô tính, quá trình phát triển diễn ra mà không cần thụ tinh. Và thứ hai, ở những động vật xảy ra quá trình thụ tinh, trước đó là những sự kiện quan trọng trong trứng trưởng thành sẽ ảnh hưởng đến sự phát triển tiếp theo nhưng bị đình chỉ trong quá trình ngừng phát triển. Vì vậy, khi nghiên cứu quá trình thụ tinh, chúng ta đang hỏi làm thế nào nó kích hoạt hoặc khởi động lại sự phát triển đa bào ở động vật sinh sản hữu tính. Sự thụ tinh không chỉ khôi phục lại sự bổ sung lưỡng bội đầy đủ của các gen của bố và mẹ. Sự kết hợp giữa màng huyết tương tinh trùng và trứng mang lại một số tác dụng: • Nó kích thích dòng ion qua màng trứng. “Nó ngăn cản sự xâm nhập của tinh trùng bổ sung vào trứng”. Nó làm thay đổi độ pH của tế bào chất của trứng. - Nó làm tăng sự trao đổi chất của trứng và kích thích tổng hợp protein. â € ¢ Nó bắt đầu một loạt các phân chia tế bào nhanh chóng để tạo ra phôi đa bào. Cơ chế thụ tinh đã được mô tả ở Mục 43.2. Ở đây chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn các tương tác tế bào và phân tử của tinh trùng và trứng trong những bước phát triển đầu tiên. Tinh trùng và trứng có những đóng góp khác nhau cho hợp tử. Ở hầu hết các loài, trứng lớn hơn nhiều so với tinh trùng. Tế bào chất của trứng được dự trữ đầy đủ các bào quan, chất dinh dưỡng và nhiều loại phân tử, bao gồm các yếu tố quyết định tế bào chất như yếu tố phiên mã và mRNA (xem Phần 19.2). Gần như mọi thứ phôi cần trong giai đoạn phát triển ban đầu đều đến từ mẹ, bao gồm cả ty thể (và do đó là tất cả DNA ty thể của nó). Ngoài nhân đơn bội, tinh trùng còn có một đóng góp quan trọng khác cho hợp tử ở hầu hết các loài - trung tử. Trung thể góp phần tạo nên trung thể của hợp tử, nơi tổ chức các trục phân bào cho các lần phân chia tế bào tiếp theo (xem Hình 11.10). Centrioles cũng là nguồn gốc của các vi ống của lông mao sơ cấp, rất quan trọng trong việc truyền tín hiệu tế bào, như chúng ta đã thấy trong câu chuyện mở đầu về nghịch đảo phủ tạng. Các yếu tố quyết định tế bào chất trong trứng đóng vai trò quan trọng trong việc thiết lập các tầng tín hiệu điều phối các sự kiện phát triển chính: quyết định, biệt hóa, hình thành hình thái và tăng trưởng. Sự sắp xếp lại tế bào chất của trứng tạo tiền đề cho việc xác định Các thuộc tính độc đáo của trứng lưỡng cư khiến chúng trở thành mô hình lý tưởng để minh họa sự sắp xếp lại của tế bào chất trứng như thế nào. 44.1 Lưỡi liềm xám Ở trứng lưỡng cư, sự quay vỏ và sắp xếp lại của tế bào chất sau khi thụ tinh tạo ra hình lưỡi liềm màu xám đối diện với điểm sự xâm nhập của tinh trùng. Những sự kiện này rất quan trọng để xác định các trục cơ thể và các sự kiện quan trọng khác trong quá trình phát triển sau này. tạo tiền đề cho sự quyết tâm.Các phân tử trong tế bào chất của trứng lưỡng cư được phân bố không đồng nhất. Sự xâm nhập của tinh trùng vào trứng sẽ kích thích sự sắp xếp lại tế bào chất của trứng để tạo ra tổ chức bổ sung cho trứng. Sự xâm nhập của tinh trùng thiết lập sự phân cực của hợp tử và các phân tử thông tin trong tế bào chất của trứng được tổ chức theo sự phân cực đó. Do đó, khi tế bào bắt đầu phân chia, những phân tử thông tin này - hướng dẫn sự phát triển tiếp theo - không được phân chia đều cho các tế bào con. Sự sắp xếp lại tế bào chất của trứng sau khi thụ tinh có thể dễ dàng quan sát thấy ở một số loài ếch do các sắc tố trong tế bào chất. Chất dinh dưỡng trong trứng ếch không được thụ tinh là những hạt lòng đỏ dày đặc, được tập trung bởi trọng lực ở nửa dưới của quả trứng, gọi là bán cầu thực vật. Nhân đơn bội của trứng nằm ở đầu đối diện, ở bán cầu động vật. Tế bào chất ngoài cùng (vỏ não) của bán cầu động vật có nhiều sắc tố và tế bào chất bên dưới có sắc tố lan tỏa hơn. Bán cầu thực vật không có sắc tố. Do những khác biệt này, có thể dễ dàng quan sát cách tế bào chất sắp xếp lại khi trứng được thụ tinh. Trứng ếch có tính đối xứng hoàn toàn. Bạn có thể xoay nó trên trục cực thực vật-động vật của nó và tất cả các mặt đều giống nhau. Các vị trí liên kết tinh trùng được định vị trên bề mặt bán cầu động vật. Khi tinh trùng liên kết và đi vào trứng, sự đối xứng xuyên tâm của trứng được chuyển thành đối xứng hai bên và trục trước-sau được tạo ra. Tế bào chất vỏ quay về phía vị trí tinh trùng xâm nhập (Hình 44.1). Sự quay này làm cho vùng tế bào chất của động vật và thực vật tiếp xúc với nhau, tạo ra một dải tế bào chất có sắc tố ở phía đối diện với vị trí xâm nhập của tinh trùng. Dải này, được gọi là lưỡi liềm xám, đánh dấu vị trí diễn ra các sự kiện phát triển quan trọng ở một số loài lưỡng cư. Trung thể là phần đóng góp của tinh trùng vào trứng, bắt đầu quá trình tái tổ chức tế bào chất trùng với sự xuất hiện của lưỡi liềm màu xám. Trung thể tổ chức các vi ống trong tế bào chất của bán cầu thực vật thành một mảng song song hướng dẫn sự chuyển động của tế bào chất vỏ não. Những cái nàyChất dinh dưỡng trong trứng ếch không được thụ tinh là những hạt lòng đỏ dày đặc, được tập trung bởi trọng lực ở nửa dưới của quả trứng, gọi là bán cầu thực vật. Nhân đơn bội của trứng nằm ở đầu đối diện, ở bán cầu động vật. Tế bào chất ngoài cùng (vỏ não) của bán cầu động vật có nhiều sắc tố và tế bào chất bên dưới có sắc tố

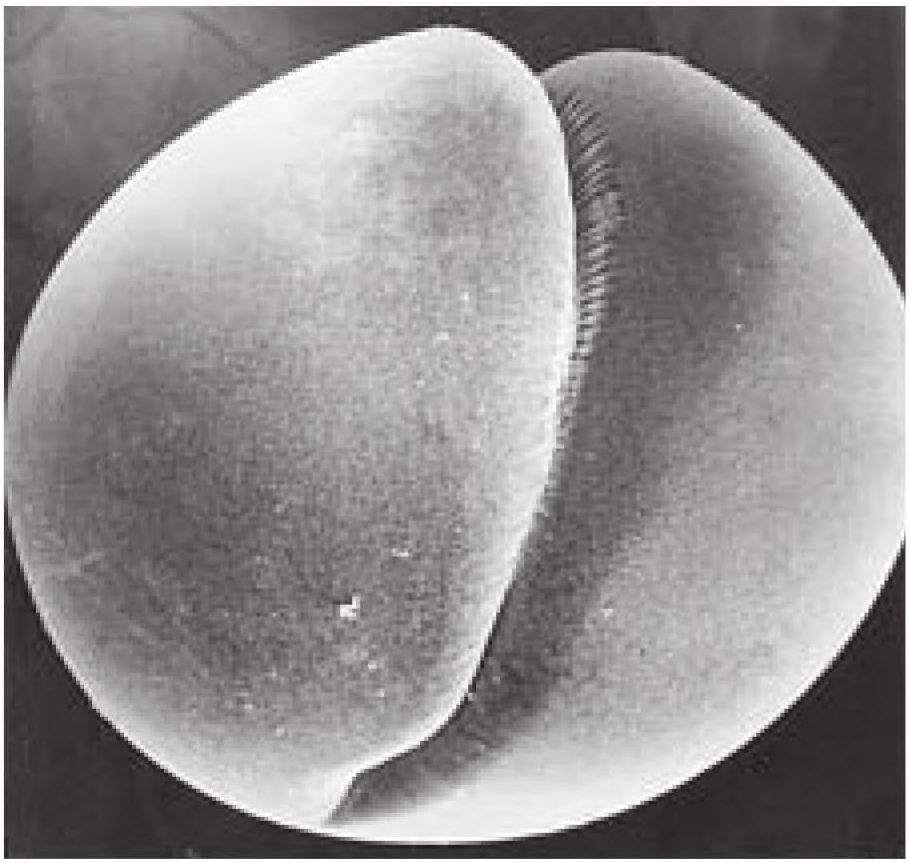
lan tỏa hơn. Bán cầu thực vật không có sắc tố. Do những khác biệt này, có thể dễ dàng quan sát cách tế bào chất sắp xếp lại khi trứng được thụ tinh. Trứng ếch có tính đối xứng hoàn toàn. Bạn có thể xoay nó trên trục cực thực vật-động vật của nó và tất cả các mặt đều giống nhau. Các vị trí liên kết tinh trùng được định vị trên bề mặt bán cầu động vật. Khi tinh trùng liên kết và đi vào trứng, sự đối xứng xuyên tâm của trứng được chuyển thành đối xứng hai bên và trục trước-sau được tạo ra. Tế bào chất vỏ quay về phía vị trí tinh trùng xâm nhập (Hình 44.1). Sự quay này làm cho vùng tế bào chất của động vật và thực vật tiếp xúc với nhau, tạo ra một dải tế bào chất có sắc tố ở phía đối diện với vị trí xâm nhập của tinh trùng. Dải này, được gọi là lưỡi liềm xám, đánh dấu vị trí diễn ra các sự kiện phát triển quan trọng ở một số loài lưỡng cư. Trung thể là phần đóng góp của tinh trùng vào trứng, bắt đầu quá trình tái tổ chức tế bào chất trùng với sự xuất hiện của lưỡi liềm màu xám. Trung thể tổ chức các vi ống trong tế bào chất của bán cầu thực vật thành một mảng song song hướng dẫn sự chuyển động của tế bào chất vỏ não. Những cái nàyChất dinh dưỡng trong trứng ếch không được thụ tinh là những hạt lòng đỏ dày đặc, được tập trung bởi trọng lực ở nửa dưới của quả trứng, gọi là bán cầu thực vật. Nhân đơn bội của trứng nằm ở đầu đối diện, ở bán cầu động vật. Tế bào chất ngoài cùng (vỏ não) của bán cầu động vật có nhiều sắc tố và tế bào chất bên dưới có sắc tố lan tỏa hơn. Bán cầu thực vật không có sắc tố. Do những khác biệt này, có thể dễ dàng quan sát cách tế bào chất sắp xếp lại khi trứng được thụ tinh. Trứng ếch có tính đối xứng hoàn toàn. Bạn có thể xoay nó trên trục cực thực vật-động vật của nó và tất cả các mặt đều giống nhau. Các vị trí liên kết tinh trùng được định vị trên bề mặt bán cầu động vật. Khi tinh trùng liên kết và đi vào trứng, sự đối xứng xuyên tâm của trứng được chuyển thành đối xứng hai bên và trục trước-sau được tạo ra. Tế bào chất vỏ quay về phía vị trí tinh trùng xâm nhập (Hình 44.1). Sự quay này làm cho vùng tế bào chất của động vật và thực vật tiếp xúc với nhau, tạo ra một dải tế bào chất có sắc tố ở phía đối diện với vị trí xâm nhập của tinh trùng. Dải này, được gọi là lưỡi liềm xám, đánh dấu vị trí diễn ra các sự kiện phát triển quan trọng ở một số loài lưỡng cư. Trung thể là phần đóng góp của tinh trùng vào trứng, bắt đầu quá trình tái tổ chức tế bào chất trùng với sự xuất hiện của lưỡi liềm màu xám. Trung thể tổ chức các vi ống trong tế bào chất của bán cầu thực vật thành một mảng song song hướng dẫn sự chuyển động của tế bào chất vỏ não. Những cái nàyTrung thể tổ chức các vi ống trong tế bào chất của bán cầu thực vật thành một mảng song song hướng dẫn sự chuyển động của tế bào chất vỏ não. Những cái nàyTrung thể tổ chức các vi ống trong tế bào chất của bán cầu thực vật thành một mảng song song hướng dẫn sự chuyển động của tế bào chất vỏ não. Những cái này

 (A) Sự thụ tinh Tinh trùng' Cực động vật (B) Xoay vỏ não Bụng (V) (C) -Catenin (màu cam) được phân bố khắp tế bào chất. GSK-3 (màu xanh), nhắm vào p-catenin để thoái hóa, cũng được tìm thấy trong tế bào chất. Một loại protein ức chế GSK-3 có trong các túi cực của thực vật. Các mụn nước ở cực thực vật di chuyển theo đường vi ống sang phía đối diện với sự xâm nhập của tinh trùng. Chất ức chế làm giàu vùng lưng Các túi tiết ra protein ức chế GSK. (D) Ức chế GSK-3 ở mặt lưng ...vì vậy GSK-3 không nhắm mục tiêu p-catenin để phân hủy ở mặt lưng... -Ljcut làm như vậy ở mặt bụng. 44.2 Các yếu tố tế bào chất thiết lập các tầng tín hiệu Chuyển động của tế bào chất làm thay đổi sự phân bố các tín hiệu phát triển quan trọng. Ở hợp tử ếch, sự tương tác giữa protein kinase GSK-3, chất ức chế nó và protein p-catenin là rất quan trọng trong việc xác định trục lưng-bụng của phôi. các vi ống dường như cũng chịu trách nhiệm trực tiếp cho sự di chuyển của các bào quan và protein cụ thể, bởi vì các bào quan và protein này di chuyển từ bán cầu thực vật đến vùng lưỡi liềm xám thậm chí còn nhanh hơn tốc độ quay của tế bào chất vỏ não. Sự chuyển động của tế bào chất, protein và bào quan làm thay đổi sự phân bố các tín hiệu quan trọng. Yếu tố phiên mã quan trọng trong quá trình phát triển ban đầu là p-catenin, được tạo ra từ mRNA của mẹ (mRNA được sản xuất và lưu trữ trong trứng khi nó trưởng thành trong buồng trứng). p-Catenin được tìm thấy khắp tế bào chất của trứng (Hình 44.2). Cũng có mặt trong tế bào chất của trứng là protein kinase, glycogen synthase kinase-3 (GSK-3), có tác dụng phosphoryl hóa P-catenin và do đó nhắm mục tiêu thoái hóa nó. Chất ức chế GSK-3 tập trung ở vỏ thực vật của trứng. Sau khi tinh trùng xâm nhập, chất ức chế này di chuyển dọc theo vi ống đến hình lưỡi liềm màu xám, nơi nó ngăn chặn sự thoái hóa của p-catenin. Kết quả là nồng độ p-catenin ở mặt lưng cao hơn ở mặt bụng của phôi đang phát triển. Trứng chứa đầy chất dinh dưỡng và các phân tử thông tin cung cấp năng lượng và chỉ đạo các giai đoạn phát triển ban đầu. Sự thụ tinh kích hoạt trứng và kích thích sự sắp xếp lại tế bào chất, thiết lập các trục của cơ thể và tổ chức thông tin vị trí sẽ

kiểm soát quá trình xác định và phân biệt. “Sự đóng góp của tinh trùng và trứng đối với hợp tử là gì? Xem trang. 903 â€¢ Giải thích làm thế nào p-catenin tập trung nhiều hơn ở mặt lưng của phôi. Xem trang. 904 và Hình 44.2 Sự phân bố không đồng đều của các phân tử thông tin trong tế bào chất của trứng được thụ tinh là điều cần thiết cho các sự kiện phát triển sau này. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem làm thế nào những phân tử thông tin này tồn tại trong các tế bào khác nhau của phôi đang phát triển. Nguyên phân phân chia phôi sớm như thế nào? p-Catenin đóng vai trò chính trong chuỗi tín hiệu tế bào-tế bào bắt đầu quá trình xác định tế bào và hình thành phôi.Nhưng tín hiệu tế bào đòi hỏi nhiều hơn một tế bào. Hợp tử đơn bào phải trở thành phôi đa bào. Sự phân cắt đóng gói lại tế bào chất Sự phân tách là chuỗi phân chia tế bào sớm biến hợp tử lưỡng bội thành một khối tế bào không phân biệt sẽ phát triển thành phôi. Do tế bào chất của hợp tử không đồng nhất nên sự phân chia tế bào đầu tiên này dẫn đến sự phân bố khác biệt các chất dinh dưỡng và các yếu tố quyết định tế bào chất ở phôi sớm. Ở hầu hết các loài động vật, quá trình phân tách diễn ra với quá trình sao chép và nguyên phân DNA nhanh chóng nhưng không có sự phát triển của tế bào và ít biểu hiện gen. Phôi trở thành một khối cầu đặc gồm các tế bào ngày càng nhỏ hơn. Cuối cùng, quả bóng này tạo thành một khoang chứa đầy chất lỏng ở trung tâm gọi là blastocoel, lúc này phôi được gọi là blastula. Các tế bào riêng lẻ của nó được gọi là phôi bào. Kiểu phân chia ở các loài khác nhau ảnh hưởng đến hình dạng phôi bào của chúng.
TÓM TẮT (44^

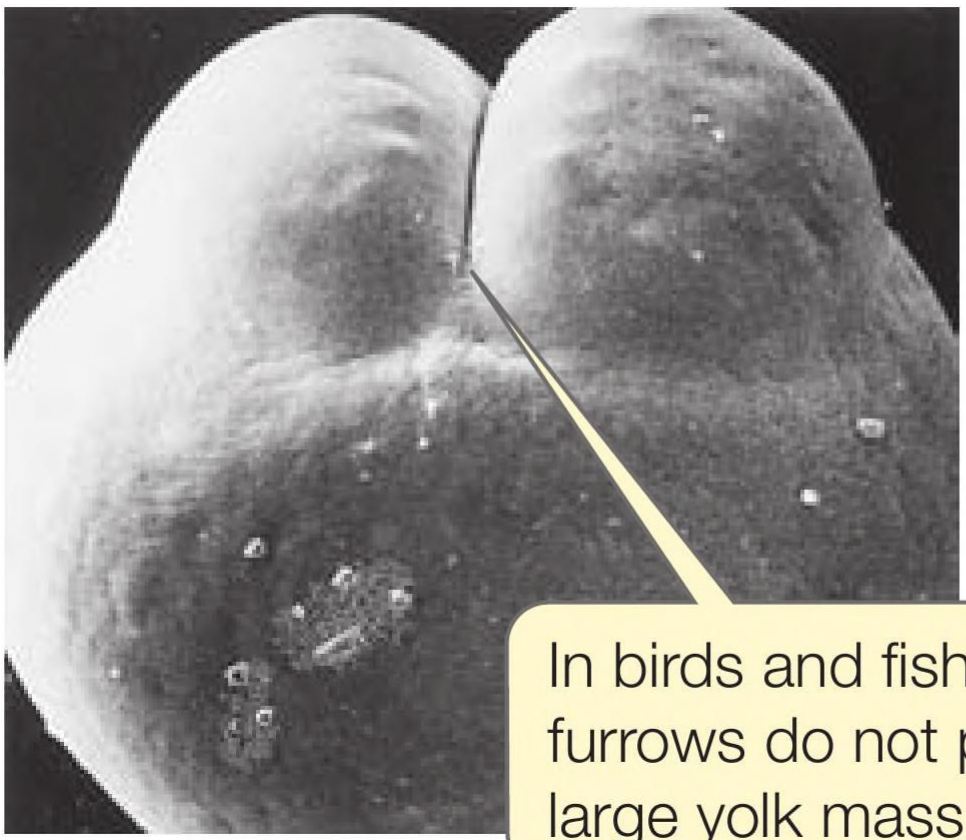

lization
Animal pole
Egg
β-C
is di
thro
GSk
β-ca
is al
cyto
Vegetal pole
A pr
GSk
vege
ical rotation
ral
Dorsal
(D)
sal enrichment

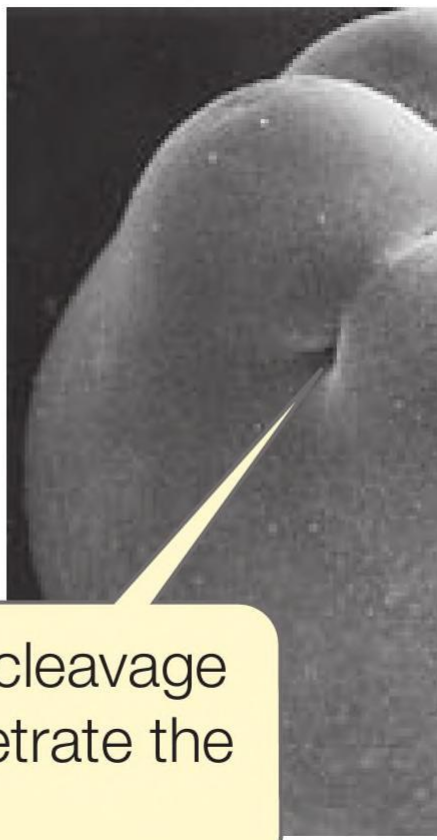
44.2 Nguyên phân phân chia phôi sớm như thế nào? 905 (A) Phân chia hoàn toàn (ếch) Cực động vật Mặt phẳng của phân chia thứ hai chỉ bị dịch chuyển một chút bởi lòng đỏ trong tế bào chất. (B) Sự phân chia không hoàn toàn (cá ngựa vằn) / \ Phôi hình thành dưới dạng một đĩa phôi nằm trên khối lòng đỏ. (- ; - \ Tế bào thực vật có chứa lòng đỏ và do đó lớn hơn tế bào động vật trong phôi 16 tế bào. (C) Sự phân chia bề ngoài (ruồi giấm) f Nguyên phân (phân chia hạt nhân) xảy ra mà không có sự phân chia tế bào. - i â€¢ , â€¢ ;v n Một hợp bào—một tế bào T đơn lẻ với nhiều nhân—được tạo ra. f Các hạt nhân di chuyển đến rìa của màng tế bào. Quá trình ảo hóa xảy ra, T tạo ra phôi bì. 44.3 Một số mô hình khác biệt về sự phân cắt trong các mô hình phát triển phôi sớm phản ánh sự khác biệt trong cách tổ chức tế bào chất của trứng. (A) Ếch là một sinh vật mẫu đại diện cho sự phân tách hoàn toàn trong các vi sóng điện tử quét này. (B) SEM của phôi cá ngựa vằn minh họa sự phân tách không hoàn chỉnh, trong đó phần lớn khối lượng lòng đỏ hạn chế các mặt phẳng phân cắt. (C) Nhuộm hạt nhân cho thấy đặc điểm nhân hợp bào của phôi ban đầu của ruồi giấm. Những hạt nhân này di chuyển ra ngoại vi. Các rãnh phân cắt sau đó di chuyển vào trong để tách nhân thành các tế bào riêng lẻ, hình thành phôi bì . • Sự phân tách hoàn toàn xảy ra ở hầu hết những quả trứng có ít lòng đỏ. Các rãnh phân chia sớm phân chia trứng hoàn toàn. Trứng ếch trải qua quá trình phân cắt hoàn toàn, nhưng vì cực thực vật của nó chứa nhiều lòng đỏ hơn nên sự phân chia tế bào chất không đồng đều và phôi bào ở bán cầu động vật nhỏ hơn phôi bào ở bán cầu thực vật (Hình 44.3A). • Sự phân cắt không hoàn toàn xảy ra ở những loài mà trứng chứa nhiều lòng đỏ và các rãnh phân tách không xuyên qua hết. Sự phân cắt dạng đĩa là một kiểu phân cắt không hoàn toàn phổ biến ở cá, chim và các loài bò sát khác, trong đó phôi hình thành dưới dạng một đĩa tế bào, hay đĩa phôi, nằm trên khối lòng đỏ dày đặc (Hình 44. 3 B). • Sự phân cắt bề ngoài là một biến thể của sự phân cắt không hoàn toàn xảy ra ở các loài côn trùng như ruồi giấm (Drosophila). Ở giai đoạn đầu phát triển, các chu kỳ nguyên phân xảy ra mà không có sự phân chia tế bào, tạo ra hợp bào - một tế bào đơn lẻ có nhiều nhân (Hình 44.3C). Các nhân cuối cùng di chuyển đến ngoại vi của trứng, sau đó màng sinh chất của trứng phát triển vào bên trong, tạo ra phôi bì bằng cách phân chia nhân thành các tế bào riêng lẻ bao quanh lõi lòng đỏ. Vị trí của các trục phân bào trong quá trình phân chia không phải là ngẫu nhiên mà được xác định bởi các yếu tố quyết định tế bào chất được tạo ra từ bộ gen của mẹ và được lưu trữ trong trứng (xem Phần 19.2). Sự định hướng của trục phân bào có thể xác định mặt phẳng phân cắt và sự sắp xếp của phôi bào. Trong sự phân cắt hoàn toàn, nếu các trục phân bào của các lần phân chia tế bào liên tiếp hình thành song song hoặc vuông góc với trục động vật-thực vật của hợp tử, thì sẽ xảy ra kiểu phân cắt xuyên tâm.Hai phân chia tế bào đầu tiên song song với trục động vật-thực vật và phân chia thứ ba vuông góc với trục đó (xem Hình 44.4A). Sự phân cắt xoắn ốc xảy ra khi các trục phân bào nằm ở các góc xiên với trục động vật-thực vật. Trong quá trình phân cắt xoắn ốc, mỗi lớp tế bào mới được dịch chuyển sang trái hoặc phải, tùy thuộc vào hướng của các trục phân bào. Hầu hết các loài nhuyễn thể có sự phân cắt xoắn ốc, được thể hiện ở một số loài bằng kiểu vỏ cuộn (như thấy ở ốc sên). Sự phân chia tế bào sớm ở động vật có vú là duy nhất. Một số đặc điểm của sự phân chia tế bào sớm ở động vật có vú có nhau thai (eutherian) rất khác so với những đặc điểm được thấy ở các nhóm động vật khác. Đầu tiên, quá trình này ở động vật có vú diễn ra rất chậm. Sự phân chia tế bào cách nhau từ 12 đến 24 giờ, so với hàng chục phút đến vài giờ ở các loài không phải động vật có vú. Ngoài ra, tế bào





(B) Incomplete cleavage (zebrafish)

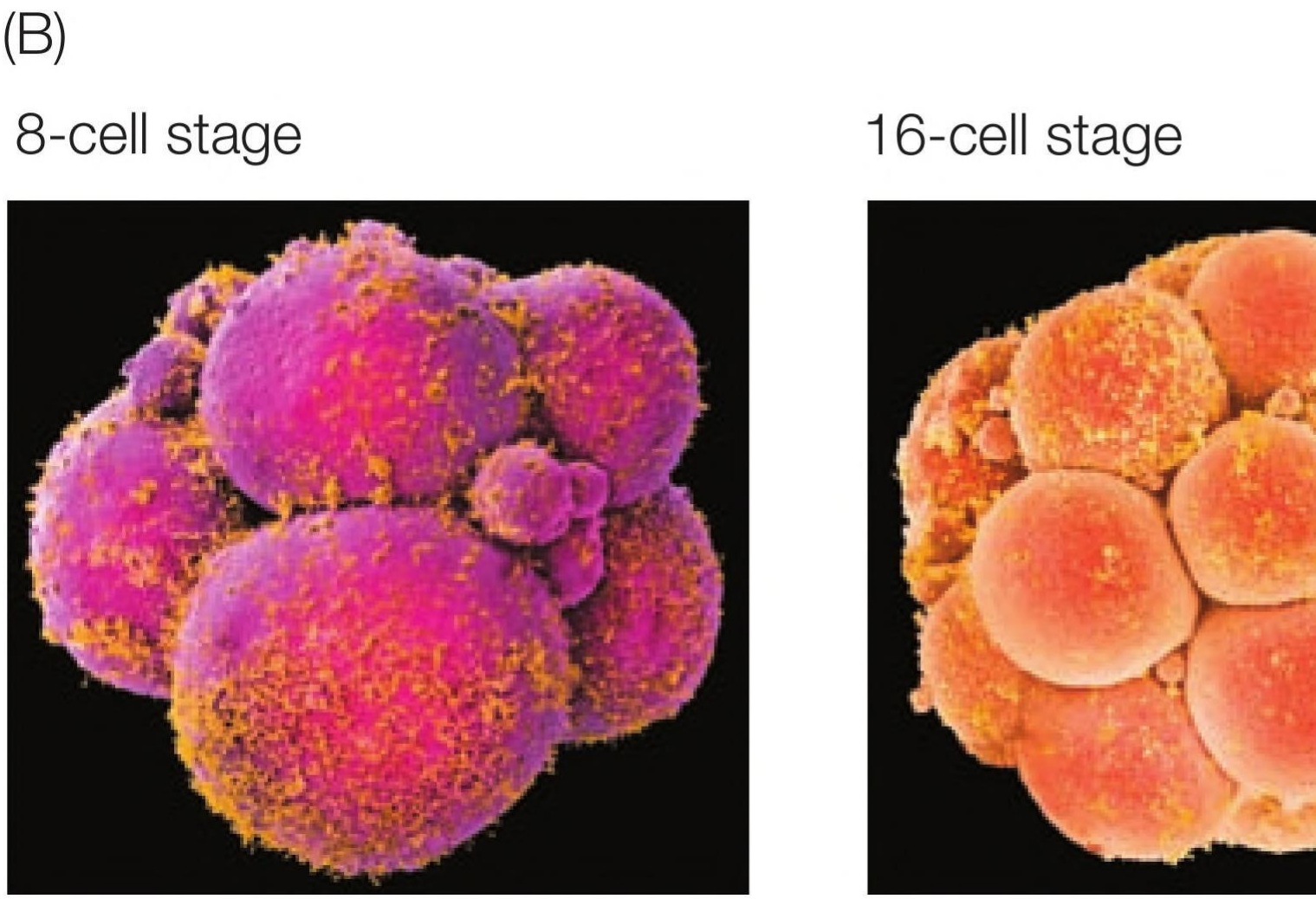




In birds and fishes, cleavage furrows do not penetrate the large yolk mass.

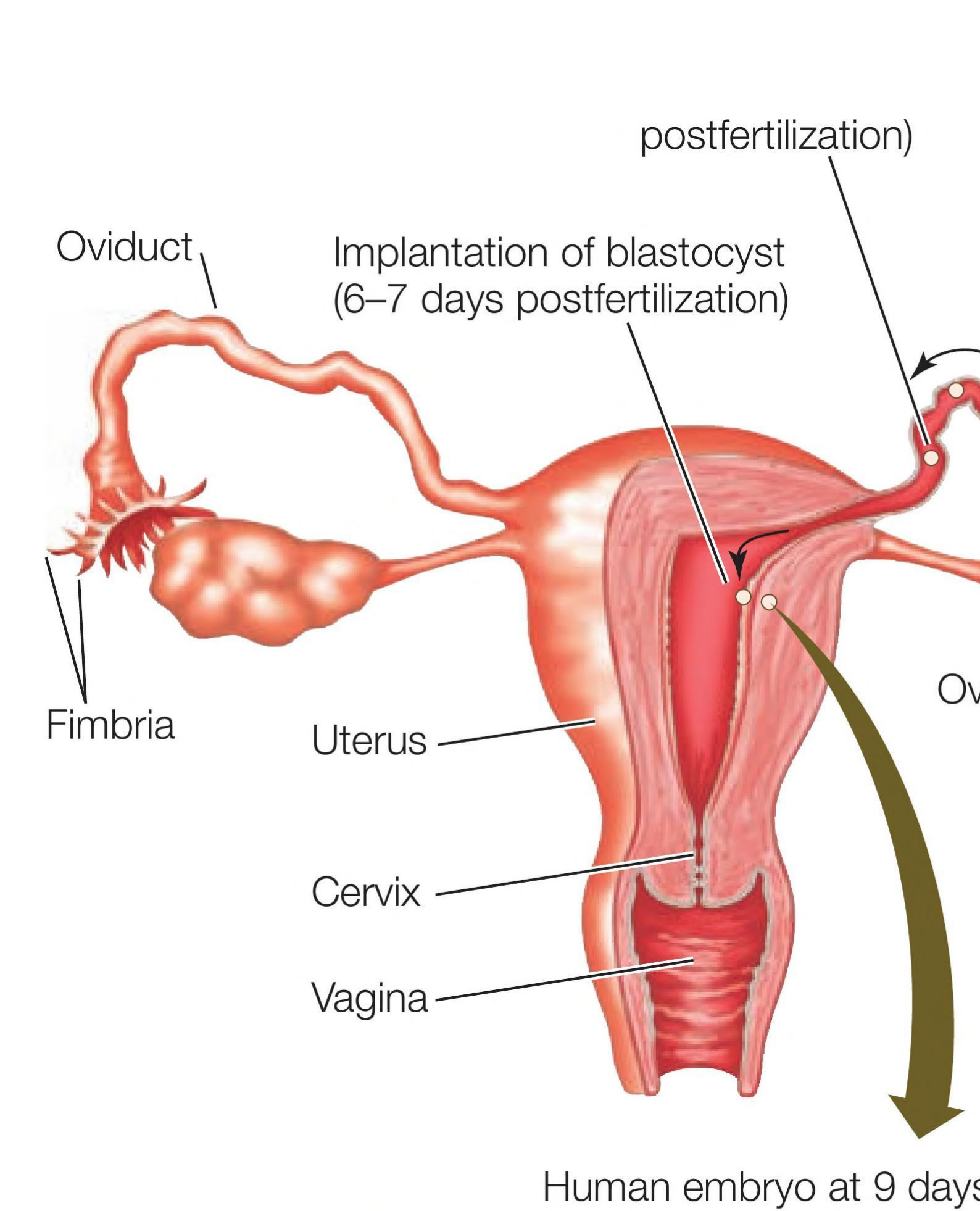
906 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật (A) Mặt phẳng song song của bộ phận thứ hai Mặt phẳng của bộ phận thứ nhất 44.4 Trở thành phôi nang (A) Động vật có vú có sự phân cắt quay, trong đó mặt phẳng phân cắt thứ nhất song song với trục động vật-thực vật (A-V), nhưng lần phân chia tế bào thứ hai bao gồm hai mặt phẳng (màu be) vuông góc với nhau. (B) Quét ảnh vi điện tử (thêm màu) của sự phân cắt sớm (dẫn đến sự hình thành phôi nang) trong phôi người. Các tế bào' bề mặt bên ngoài được bao phủ bởi lông mao (màu vàng sáng). Những quả cầu nhỏ hay còn gọi là "blebs"; chất tế bào chất, nổi bật ở giai đoạn 8 tế bào, tan rã khi quá trình phân tách diễn ra. (C) Nhìn qua mặt cắt ngang dưới kính hiển vi ánh sáng, phôi nang của động vật có vú bao gồm một khối tế bào bên trong liền kề với phôi nang chứa đầy chất lỏng và được bao quanh bởi các tế bào lá nuôi. Mặt phẳng vuông góc của các phân chia thứ hai của phôi bào động vật có vú không đồng bộ với nhau. Do phôi bào không trải qua quá trình nguyên phân cùng một lúc nên số lượng tế bào trong phôi không tăng theo quá trình phát triển đều đặn (2, 4, 8, 16, 32, v.v.) điển hình của các loài khác. Sự phân cắt chậm này của động vật có vú có nghĩa là các gen biểu hiện trong quá trình phân cắt đóng vai trò trong quá trình phân cắt. Ở động vật như nhím biển và ếch, rất ít sự phiên mã gen xảy ra trong phôi bào, với sự phân cắt được điều khiển bởi các phân tử có trong trứng trước khi thụ tinh. Kiểu phân cắt của động vật có vú là duy nhất và được gọi là sự phân cắt quay. Sự phân chia tế bào đầu tiên diễn ra song song với trục động vật-thực vật như trong sự phân chia xuyên tâm, nhưng trong lần phân chia tế bào thứ hai, hai phôi bào phân chia vuông góc với nhau. Một phôi bào phân chia song song với trục động vật-thực vật, trong khi phôi kia phân chia vuông góc với trục này (Hình 44.4A). Giống như ở các động vật khác có sự phân cắt hoàn toàn, sự phân chia tế bào sớm trong hợp tử của động vật có vú tạo ra một khối tế bào liên kết lỏng lẻo. Tuy nhiên, sau giai đoạn 8 tế bào, hoạt động của phôi bào ở động vật có vú thay đổi. Chúng thay đổi hình dạng để tối đa hóa sự tiếp xúc bề mặt với nhau, tạo thành các mối nối chặt chẽ (xem Hình 6.7) và trở thành một khối tế bào nhỏ gọn (Hình 44.4B). Ngay sau khi chuyển sang giai đoạn 32 tế bào, các tế bào sẽ tách thành hai nhóm. Khối tế bào bên trong sẽ phát triển như phôi, trong khi các tế bào bên ngoài xung quanh trở thành một túi bao quanh gọi là lá nuôi. Tế bào lá nuôi dưỡng tiết ra chất lỏng, tạo ra một khoang - phôi bào - với khối tế bào bên trong ở một đầu. Ở giai đoạn này phôi của động vật có vú được gọi là phôi nang, phân biệt nó với phôi nang của các nhóm động vật khác (Hình 44.4C). Các tế bào đa năng của khối tế bào bên trong được gọi là tế bào gốc phôi và là đối tượng của nhiều nghiên cứu vì tiềm năng điều trị của chúng (xem Phần 19.5).Tại sao sự phân chia của động vật có vú lại khác nhau đến vậy? Yếu tố then chốt là trứng của động vật có vú chứa ít hoặc không có lòng đỏ và phải lấy toàn bộ chất dinh dưỡng từ mẹ. Để hỗ trợ phôi đang phát triển, cần có sự kết nối giữa hệ thống tuần hoàn của phôi và mẹ. Như chúng ta sẽ thấy ở phần sau của chương này, các cấu trúc cung cấp sự kết nối này là nhau thai và dây rốn. Do đó, phôi nang của động vật có vú có nhau thai phải tạo ra cả phôi (từ khối tế bào bên trong) và các cấu trúc hỗ trợ của nó (từ lá nuôi). Sự thụ tinh ở động vật có vú xảy ra ở phần trên của ống dẫn trứng và sự phân cắt xảy ra khi hợp tử di chuyển xuống ống dẫn trứng đến tử cung (Hình 44.5). Khi phôi nang đến tử cung, lá nuôi phôi sẽ bám vào niêm mạc tử cung (nội mạc tử cung), bắt đầu quá trình làm tổ. Ở người, quá trình làm tổ bắt đầu khoảng 6 ngày sau khi thụ tinh và được hỗ trợ bởi các phân tử bám dính và enzyme do nguyên bào nuôi tiết ra. Khi phôi nang di chuyển xuống ống dẫn trứng đến tử cung, nó không được dính vào thành ống dẫn trứng (ống dẫn trứng), nếu không sẽ dẫn đến mang thai ngoài tử cung hoặc ống dẫn trứng - một tình trạng rất nguy hiểm. Việc làm tổ sớm bị ngăn cản bởi zona pellucida, bao quanh trứng (xem Hình 43.5) và vẫn còn xung quanh khối tế bào đang phân cắt. Vào khoảng thời gian phôi nang đến tử cung, nó nở ra từ vùng trong suốt và quá trình làm tổ có thể xảy ra. Các phôi bào cụ thể tạo ra các mô và cơ quan cụ thể Sự phân tách dẫn đến việc đóng gói lại tế bào chất của trứng thành một số lượng lớn các tế bào nhỏ bao quanh phôi nang chứa đầy chất lỏng. Ngoại trừ ở động vật có vú, có rất ít biểu hiện gen trong quá trình phân chia. Tuy nhiên, các tế bào ở các vùng khác nhau của phôi nang có các chất bổ sung khác nhau về chất dinh dưỡng và các yếu tố quyết định tế bào chất có trong trứng. Ví dụ. Hình 44.2 minh họa các quá trình trong đó (3-catenin tập trung ở vùng hợp tử sẽ trở thành mặt sau của phôi.nó không được bám vào thành ống dẫn trứng (ống dẫn trứng), nếu không sẽ dẫn đến mang thai ngoài tử cung hoặc ống dẫn trứng - một tình trạng rất nguy hiểm. Việc làm tổ sớm bị ngăn cản bởi zona pellucida, bao quanh trứng (xem Hình 43.5) và vẫn còn xung quanh khối tế bào đang phân cắt. Vào khoảng thời gian phôi nang đến tử cung, nó nở ra từ vùng trong suốt và quá trình làm tổ có thể xảy ra. Các phôi bào cụ thể tạo ra các mô và cơ quan cụ thể Sự phân tách dẫn đến việc đóng gói lại tế bào chất của trứng thành một số lượng lớn các tế bào nhỏ bao quanh phôi nang chứa đầy chất lỏng. Ngoại trừ

ở động vật có vú, có rất ít biểu hiện gen trong quá trình phân chia. Tuy nhiên, các tế bào ở các vùng khác nhau của phôi nang có các chất bổ sung khác nhau về chất dinh dưỡng và các yếu tố quyết định tế bào chất có trong trứng. Ví dụ. Hình 44.2 minh họa các quá trình trong đó (3-catenin tập trung ở vùng hợp tử sẽ trở thành mặt sau của phôi.nó không được bám vào thành ống dẫn trứng (ống dẫn trứng), nếu không sẽ dẫn đến mang thai ngoài tử cung hoặc ống dẫn trứng - một tình trạng rất nguy hiểm. Việc làm tổ sớm bị ngăn cản bởi zona pellucida, bao quanh trứng (xem Hình 43.5) và vẫn còn xung quanh khối tế bào đang phân cắt. Vào khoảng thời gian phôi nang đến tử cung, nó nở ra từ vùng trong suốt và quá trình làm tổ có thể xảy ra. Các phôi bào cụ thể tạo ra các mô và cơ quan cụ thể Sự phân tách dẫn đến việc đóng gói lại tế bào chất của trứng thành một số lượng lớn các tế bào nhỏ bao quanh phôi nang chứa đầy chất lỏng. Ngoại trừ ở động vật có vú, có rất ít biểu hiện gen trong quá trình phân chia. Tuy nhiên, các tế bào ở các vùng khác nhau của phôi nang có các chất bổ sung khác nhau về chất dinh dưỡng và các yếu tố quyết định tế bào chất có trong trứng. Ví dụ. Hình 44.2 minh họa các quá trình trong đó (3-catenin tập trung ở vùng hợp tử sẽ trở thành mặt sau của phôi.



44.2 Nguyên phân phân chia phôi sớm như thế nào? 907 16-32 Tế bào (3-4 ngày 44.5 Một phôi nang ở người khi cấy ghép Các phân tử bám dính và enzyme phân giải protein được tiết ra bởi các tế bào nguyên bào nuôi cho phép phôi nang đào sâu vào nội mạc tử cung. Một khi phôi nang được cấy vào thành tử cung, các tế bào nguyên bào nuôi sẽ gửi đi tạo ra nhiều phần nhô ra - nhung mao màng đệm - làm tăng diện tích tiếp xúc của phôi với máu của người mẹ. Blastocoel ngăn cản các tế bào từ các vùng khác nhau của phôi bào tiếp xúc và tương tác, nhưng điều đó sẽ sớm thay đổi. Trong giai đoạn phát triển tiếp theo, các tế bào của phôi bào sẽ di chuyển xung quanh và liên kết với nhau, truyền đạt các chỉ dẫn cho nhau và bắt đầu biệt hóa. đều đặn và được phối hợp tốt đến mức có thể dán nhãn cho từng phôi bào cụ thể bằng thuốc nhuộm, từ đó tạo ra các bản đồ số

phận xác định các mô và cơ quan được hình thành từ thế hệ con cháu của mỗi phôi bào (Hình 44.6). Blastomeres trở nên quyết tâm - cam kết với những số phận cụ thể - vào những thời điểm khác nhau ở các loài khác nhau. Ở một số loài, chẳng hạn như giun đũa, số phận của phôi bào bị hạn chế ngay từ giai đoạn hai tế bào. Nếu một trong những phôi bào này bị loại bỏ bằng thực nghiệm, một phần cụ thể của phôi sẽ không hình thành. Kiểu phát triển này được gọi là phát triển khảm vì mỗi phôi bào dường như đóng góp một bộ "gạch" cụ thể; đến bức tranh khảm cuối cùng; đó là con vật trưởng thành. Ngược lại với sự phát triển thể khảm, sự mất đi một số tế bào trong quá trình phân chia trong quá trình phát triển điều hòa không ảnh hưởng đến phôi đang phát triển vì các tế bào còn lại bù đắp cho sự mất mát. Sự phát triển có tính điều hòa là điển hình của nhiều loài động vật có xương sống. Vì sự phát triển có tính quy luật ở người nên một phôi bào có thể được loại bỏ khỏi phôi sớm mà không làm tổn hại đến các phôi bào còn lại hoặc làm gián đoạn sự phát triển bình thường. Các tế bào được lấy ra khỏi phôi được tạo ra bằng phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm có thể được sử dụng để chẩn đoán di truyền trước khi làm tổ nhằm đảm bảo rằng phôi khỏe mạnh được chọn để cấy vào người mẹ. Nếu một số phôi bào có thể thay đổi số phận của chúng để bù đắp cho sự mất mát của các tế bào khác trong quá trình phân tách và hình thành phôi bào, liệu những tế bào đó có thể tạo thành toàn bộ phôi không? Ở một mức độ nhất định, có. Ví dụ, trong quá trình phân chia hoặc hình thành phôi bào sớm ở động vật có vú, nếu phôi bào được tách thành hai nhóm về mặt vật lý thì cả hai nhóm đều có thể tạo ra phôi hoàn chỉnh. Vì hai phôi đến từ cùng một hợp tử nên chúng sẽ là cặp song sinh đơn nhân - giống hệt nhau về mặt di truyền. Cặp song sinh không giống hệt nhau xảy ra khi hai quả trứng riêng biệt được thụ tinh bởi hai tinh trùng riêng biệt. Do đó, mặc dù các cặp song sinh giống hệt nhau luôn có cùng giới tính, nhưng các cặp song sinh không giống hệt nhau có 50% cơ hội là cùng giới tính (nghĩa là giống như hai anh chị em không phải song sinh). Trong khoảng 1 trên 50.000 ca mang thai ở người,yếu tố di truyền hoặc môi trường khiến khối tế bào bên trong bị phân chia một phần. Kết quả là các cặp song sinh bị dính liền ở một điểm nào đó trên cơ thể và thường có chung một số cơ quan và chi. Ngoại bì thần kinh Cực động vật J (đường giữa) wi" tạo thành rz " _ _ /y^\ hệ thần kinh. Ectoderm tôi sẽ ^ _ â€” - _ hình thành lớp biểu bì của da. rjj Blastocoel r?A \ / \ Hình lưỡi liềm màu xám là nơi bắt đầu chuyển động của tế bào chính (xem Hình 33.1). VJ Nội tiết cực thực vật sẽ hình thành nên niêm mạc ruột, gan và phổi. V J z \ Mesoderm sẽ hình thành cơ, xương, thận, máu, tuyến sinh dục và các mô liên kết. VJ 44.6 Bản đồ số phận của một con ếch Blastula Màu sắc cho biết các phần của blastula sẽ hình thành ba lớp mầm và sau đó là các mô và cơ quan của ếch. Hình ảnh cắt rời này cho thấy bên trong của blastula. Các tế bào được dự định trở thành trung bì nằm ở lớp tế bào sâu hơn, trong khi các lớp tế bào bề mặt hầu hết sẽ hình thành ngoại bì và nội bì.



Human embryo at 9 days



908 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật Tế bào mầm là một dòng độc nhất ngay cả ở những loài có sự phát triển điều hòa. Các phân tử có trong tế bào chất của trứng quyết định dòng tế bào nào cuối cùng sẽ tập trung vào tuyến sinh dục và trở thành tế bào gốc sinh sản - oogonia và Speratogonia. Ở ruồi giấm, ở lần phân chia nhân thứ chín (hãy nhớ rằng trứng là một hợp bào đa nhân ở giai đoạn này), một nhóm nhân di chuyển đến cực sau của trứng nơi chúng được bao quanh bởi chất cực cực - tế bào chất chứa một hỗn hợp phức tạp. của các sợi nhỏ, ty thể, các protein và mRNA cụ thể. Khi quá trình tế bào của phôi bì diễn ra, các hạt nhân trong chất cực sẽ hình thành dòng tế bào mà cuối cùng sẽ di chuyển đến tuyến sinh dục (khi chúng hình thành) và tạo ra tế bào mầm (trứng và tinh trùng). Giống như ở ruồi giấm, dòng tế bào mầm ở ếch bắt đầu bằng một loại tế bào chất đặc biệt - chất tế bào mầm - tập trung ở một phần của trứng. Do sự phân cắt, chất tế bào mầm được bao bọc trong một số tế bào ở bán cầu thực vật; con cháu của những tế bào này cuối cùng sẽ di chuyển đến tuyến sinh dục khi các cấu trúc đó hình thành. Các thành phần của chất tế bào mầm chưa được mô tả đầy đủ, nhưng có một giả thuyết cho rằng chúng bao gồm các chất ức chế phiên mã và dịch mã ngăn cản các tế bào này biệt hóa thành bất kỳ thứ gì khác ngoài tế bào mầm. RECAP Sự phân cắt phân chia tế bào chất của hợp tử sao cho các phôi bào khác nhau chứa các tổ hợp phân tử thông tin khác nhau. Lượng chất dinh dưỡng được lưu trữ trong trứng ảnh hưởng đến kiểu phân chia tế bào tạo ra phôi nang. Vụ nổ ở động vật có vú khác với các động vật có xương sống khác. Các tế bào sẽ tạo ra dòng tế bào mầm được tách ra từ rất sớm trong quá trình phát triển. â€¢ Nói chung, hãy mô tả sự khác biệt giữa sự phân tách hoàn toàn và không đầy đủ. Xem trang. 905 và Hình 44.3 â€¢ Bản đồ số phận cho chúng ta biết điều gì? Bản đồ số phận được xây dựng như thế nào? Xem trang. 907 và Hình 44.6 â€¢ Giải thích phát biểu rằng "dòng tế bào mầm tồn tại bên ngoài quá trình xác định và biệt hóa." Xem trang. 908 Về giai đoạn phát triển tiếp theo - quá trình tạo dạ dày - nhà sinh vật học phát triển Lewis Wolpert đã từng nói, "Không phải sự sinh ra, kết hôn hay cái chết, mà sự hình thành dạ dày mới là thời điểm quan trọng nhất trong cuộc đời bạn." Trong quá trình tạo dạ dày, các chuyển động của tế bào tạo ra các tiếp xúc giữa tế bào với tế bào mới, từ đó thiết lập các tầng tín hiệu bắt đầu quá trình biệt hóa tế bào và mô và tạo tiền đề cho sự xuất hiện của sơ đồ cơ thể. Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? Blastula thường là một khối tế bào chứa đầy chất lỏng.Làm thế nào mà quả bóng tế bào đơn giản này lại trở thành một phôi thai được tạo thành từ nhiều lớp mô với đầu và đuôi cũng như mặt lưng và mặt bụng? Quá trình tạo dạ dày là quá trình trong đó phôi nang được biến đổi nhờ sự chuyển động lớn của tế bào thành phôi có nhiều lớp mô và các trục cơ thể riêng biệt. Mối quan hệ không gian tạo ra giữa các mô tạo nên sự tương tác quy nạp giữa các tế bào kích hoạt sự biệt hóa và hình thành cơ quan (xem Hình 19.4). Ở động vật tam bội (xem Phần 33.1), ba lớp mầm (còn gọi là lớp tế bào hoặc lớp mô, và đừng nhầm lẫn với tế bào mầm) hình thành trong quá trình hình thành dạ dày: â€¢ Nội bì là lớp mầm trong cùng, được tạo ra như một số phôi bào di chuyển vào bên trong phôi. Nội bì tạo nên lớp lót của đường tiêu hóa, đường hô hấp, tuyến tụy, tuyến giáp và gan. â€¢ Ngoại bì là lớp mầm bên ngoài, được hình thành từ những tế bào còn lại ở bên ngoài phôi. Ngoại bì tạo nên hệ thần kinh, bao gồm mắt và tai; và đến lớp biểu bì của da và các cấu trúc có nguồn gốc từ da, chẳng hạn như tóc, lông, móng tay hoặc móng vuốt, tuyến mồ hôi, tuyến dầu, thậm chí cả răng và các mô khác của miệng. • Trung bì là lớp giữa và được tạo thành từ các tế bào di chuyển giữa nội bì và ngoại bì. Trung bì đóng góp các mô cho nhiều cơ quan, bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào

biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.Mối quan hệ không gian tạo ra giữa các mô tạo nên sự tương tác quy nạp giữa các tế bào kích hoạt sự biệt hóa và hình thành cơ quan (xem Hình 19.4). Ở động vật tam bội (xem Phần 33.1), ba lớp mầm (còn gọi là lớp tế bào hoặc lớp mô, và đừng nhầm lẫn với tế bào mầm) hình thành trong quá trình hình thành dạ dày: â€¢ Nội bì là lớp mầm trong cùng, được tạo ra như một số phôi bào di chuyển vào bên trong phôi. Nội bì tạo nên lớp lót của đường tiêu hóa, đường hô hấp, tuyến tụy, tuyến giáp và gan. â€¢ Ngoại bì là lớp mầm bên ngoài, được hình thành từ những tế bào còn lại ở bên ngoài phôi. Ngoại bì tạo nên hệ thần kinh, bao gồm mắt và tai; và đến lớp biểu bì của da và các cấu trúc có nguồn gốc từ da, chẳng hạn như tóc, lông, móng tay hoặc móng vuốt, tuyến mồ hôi, tuyến dầu, thậm chí cả răng và các mô khác của miệng. • Trung bì là lớp giữa và được tạo thành từ các tế bào di chuyển giữa nội bì và ngoại bì. Trung bì đóng góp các mô cho nhiều cơ quan, bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.Mối quan hệ không gian tạo ra giữa các mô tạo nên sự tương tác quy nạp giữa các tế bào kích hoạt sự biệt hóa và hình thành cơ quan (xem Hình 19.4). Ở động vật tam bội (xem Phần 33.1), ba lớp mầm (còn gọi là lớp tế bào hoặc lớp mô, và đừng nhầm lẫn với tế bào mầm) hình thành trong quá trình hình thành dạ dày: â€¢ Nội bì là lớp mầm trong cùng, được tạo ra như một số phôi bào di chuyển vào bên trong phôi. Nội bì tạo nên lớp lót của đường tiêu hóa, đường hô hấp, tuyến tụy, tuyến giáp và gan. â€¢ Ngoại bì là lớp mầm bên ngoài, được hình thành từ những tế bào còn lại ở bên ngoài phôi. Ngoại bì tạo nên hệ thần kinh, bao gồm mắt và tai; và đến lớp biểu bì của da và các cấu trúc có nguồn gốc từ da, chẳng hạn như tóc, lông, móng tay hoặc móng vuốt, tuyến mồ hôi, tuyến dầu, thậm chí cả răng và các mô khác của miệng. • Trung bì là lớp giữa và được tạo thành từ các tế bào di chuyển giữa nội bì và ngoại bì. Trung bì đóng góp các mô cho nhiều cơ quan, bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.• Nội bì là lớp mầm trong cùng, được tạo ra khi một số phôi bào di chuyển vào bên trong phôi. Nội bì tạo nên lớp lót của đường tiêu hóa, đường hô hấp, tuyến tụy, tuyến giáp và gan. â€¢ Ngoại bì là lớp mầm bên ngoài, được hình thành từ

những tế bào còn lại ở bên ngoài phôi. Ngoại bì tạo nên hệ thần kinh, bao gồm mắt và tai; và đến lớp biểu bì của da và các cấu trúc có nguồn gốc từ da, chẳng hạn như tóc, lông, móng tay hoặc móng vuốt, tuyến mồ hôi, tuyến dầu, thậm chí cả răng và các mô khác của miệng. • Trung bì là lớp giữa và được tạo thành từ các tế bào di chuyển giữa nội bì và ngoại bì. Trung bì đóng góp các mô cho nhiều cơ quan, bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.• Nội bì là lớp mầm trong cùng, được tạo ra khi một số phôi bào di chuyển vào bên trong phôi. Nội bì tạo nên lớp lót của đường tiêu hóa, đường hô hấp, tuyến tụy, tuyến giáp và gan. â€¢ Ngoại bì là lớp mầm bên ngoài, được hình thành từ những tế bào còn lại ở bên ngoài phôi. Ngoại bì tạo nên hệ thần kinh, bao gồm mắt và tai; và đến lớp biểu bì của da và các cấu trúc có nguồn gốc từ da, chẳng hạn như tóc, lông, móng tay hoặc móng vuốt, tuyến mồ hôi, tuyến dầu, thậm chí cả răng và các mô khác của miệng. • Trung bì là lớp giữa và được tạo thành từ các tế bào di chuyển giữa nội bì và ngoại bì. Trung bì đóng góp các mô cho nhiều cơ quan, bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế

bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.bao gồm tim, mạch máu, cơ và xương. Ba lớp mầm được minh họa cho một phôi thai rất sớm trong bản đồ số phận được trình bày ở Hình 44.6. Một số thách thức thú vị và quan trọng nhất trong quá trình phát triển của động vật đã giải quyết hai câu hỏi liên quan: điều gì điều khiển chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày và điều gì chịu trách nhiệm cho các mô hình biệt hóa tế bào và hình thành cơ quan? Các nhà khoa học đã đạt được tiến bộ đáng kể trong việc trả lời cả hai câu hỏi này ở cấp độ phân tử. Trong cuộc thảo luận sau đây, chúng ta sẽ bắt đầu với quá trình tạo dạ dày của nhím biển vì đây là cách khái niệm đơn giản nhất về mặt không gian. Sau đó chúng ta sẽ mô tả kiểu hình dạ dày phức tạp hơn ở ếch, rồi đến những kiểu hình còn phức tạp hơn nữa ở loài bò sát, chim và động vật có vú. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 44.1 Gastrulation Lifel 0e.com/at44.1 Sự xâm lấn của cực thực vật đặc trưng cho quá trình tạo dạ dày ở nhím biển Blastula nhím biển là một quả bóng rỗng gồm các tế bào chỉ dày một lớp tế bào. Sự kết thúc của quá trình phôi hóa được đánh dấu bằng tốc độ nguyên phân chậm lại và sự bắt đầu của quá trình tạo dạ dày được đánh dấu bằng sự dẹt của bán cầu thực vật (Hình 44.7). Một số tế bào ở cực thực vật tách ra khỏi các tế bào lân cận và di chuyển vào khoang. Những tế bào này trở thành trung mô - tế bào của lớp mầm giữa, trung bì. Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.Các tế bào trung mô không được tổ chức thành các tấm hoặc ống xếp chặt chẽ như tế bào biểu mô; chúng hoạt động như những đơn vị độc lập, di chuyển vào và giữa các lớp mô khác.

44.3 Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? 909 Cực thực vật của blastula dẹt. Bán cầu thực vật {*1 Một số tế bào thay đổi hình dạng và di chuyển vào trong tạo thành trung tâm ruột. @ Các tế bào khác vỡ ra, trở thành trung mô sơ cấp. Nhiều tế bào thoát ra hơn, hình thành trung mô thứ cấp. Phần mở rộng mỏng của các tế bào này (filopodia) gắn vào ngoại bì phía trên. | Cung trung tâm được kéo dài ra nhờ sự co lại của màng nhầy trung mô và sự sắp xếp lại tế bào. Miệng sẽ hình thành nơi trung tâm gặp ngoại bì. Blastopore Trung mô thứ cấp Ectoderm Endoderm Archenteron Trung mô sơ cấp 44.7 Sự hình thành dạ dày ở nhím biển Trong quá trình hình thành dạ dày, các tế bào di chuyển đến vị trí mới và hình thành ba lớp mầm từ đó các mô biệt hóa phát triển. | Blastopore sẽ tạo thành hậu môn của động vật trưởng thành. Sự dẹt ở cực thực vật là kết quả của sự thay đổi hình dạng của từng phôi bào. Những tế bào này, ban đầu có hình khối, trở thành hình nêm, với các cạnh bên ngoài nhỏ hơn và các cạnh bên trong lớn hơn. Kết quả là cực thực vật phình ra vào trong hoặc lõm vào trong, như thể ai đó đang thọc ngón tay vào một quả bóng rỗng (xem Hình 44.7). Các tế bào xâm lấn trở thành nội bì và tạo thành ruột nguyên thủy, được gọi là trung tâm ruột. Ở đầu vòm trung bì, nhiều tế bào đi vào phôi nang để hình thành trung bì. Những thay đổi về hình dạng tế bào gây ra sự xâm lấn ban đầu của cung trung gian, nhưng cuối cùng cung trung tâm bị các tế bào trung mô kéo vào trong. Những tế bào này, được gắn vào đầu của vòm trung tâm, gửi ra các phần mở rộng gọi là filmaia bám vào ngoại bì nằm phía trên. Khi sợi nấm co lại, chúng kéo cung trung tâm về phía ngoại bì ở đầu đối diện của phôi nơi bắt đầu quá trình xâm lấn. Miệng của động vật hình thành nơi trung bì tiếp xúc với ngoại bì nằm phía trên này. Lỗ mở được tạo ra do sự thụt vào của cực thực vật được gọi là lỗ phôi và nó sẽ trở thành hậu môn của động vật. Cơ chế nào kiểm soát các chuyển động khác nhau của tế bào trong quá trình hình thành dạ dày của nhím biển? Câu trả lời ngay lập tức là các đặc tính cụ thể của từng phôi bào cụ thể sẽ thay đổi. Ví dụ, một số tế bào thực vật thay đổi hình dạng và phình ra thành phôi nang, và những tế bào này trở thành trung mô. Một khi chúng mất liên lạc với các tế bào lân cận trên bề mặt phôi nang, chúng sẽ phóng ra sợi nấm sau đó di chuyển dọc theo một ma trận ngoại bào gồm các protein được sắp xếp bởi các tế bào lót phôi bào. Hiểu biết sâu hơn về quá trình tạo dạ dày đòi hỏi chúng ta phải khám phá các cơ chế phân tử nhờ đó các phôi bào khác nhau phát triển các đặc tính khác nhau. Sự phân chia có hệ thống phân chia tế bào chất của trứng. Blastula nhím biển ở giai đoạn 64 tế bào có tính đối xứng hoàn toàn, nhưng nó có tính phân cực, như được mô tả trong Phần 19.2. Nó bao gồm các tầng tế bào. Giống như ở ếch blastula, phía trên là cực động vật và phía dưới là cực thực vật. Nếu các tầng tế bào blastula khác nhau được tách ra bằng thực nghiệm,chúng cho thấy những tiềm năng phát

triển khác nhau; chỉ những tế bào từ cực thực vật mới có khả năng bắt đầu sự phát triển của ấu trùng hoàn chỉnh. Người ta đề xuất rằng những khác biệt này là do sự phân bố không đồng đều của các protein điều hòa phiên mã khác nhau trong tế bào chất của trứng. Khi quá trình phân tách diễn ra, những protein này sẽ xuất hiện ở các nhóm tế bào khác nhau. Do đó, các bộ gen cụ thể được kích hoạt trong các tế bào khác nhau, quyết định khả năng phát triển khác nhau của chúng. Tiếp theo, chúng ta sẽ chuyển sang quá trình tạo dạ dày ở ếch và các phân tử tín hiệu quan trọng có liên quan. Quá trình tạo dạ dày ở ếch bắt đầu từ lúc phôi nang màu xám hình lưỡi liềm. Phôi lưỡng cư có lòng đỏ đáng kể và dày hơn một lớp tế bào; do đó quá trình tạo dạ dày ở động vật lưỡng cư phức tạp hơn ở nhím biển. Sự khác biệt là đáng kể giữa các loài lưỡng cư khác nhau, vì vậy tài liệu ngắn gọn này mô tả kết quả từ các nghiên cứu được thực hiện trên các loài khác nhau để tạo ra một bức tranh tổng quát về sự phát triển của loài lưỡng cư. Quá trình tạo dạ dày của động vật lưỡng cư bắt đầu khi một số tế bào nhất định trong vùng hình lưỡi liềm màu xám (xem Hình 44.1) thay đổi hình dạng và đặc tính bám dính tế bào của chúng. Những tế bào này phình ra phía trong phôi nang trong khi chúng vẫn được gắn vào bề mặt bên ngoài của phôi bào bằng những chiếc cổ mảnh mai; vì hình dạng của chúng nên chúng được gọi là tế bào chai. Các tế bào chai đánh dấu vị trí hình thành môi sau của phôi bào (Hình 44.8). Khi các tế bào chai di chuyển vào trong, môi lưng được tạo ra và một tấm tế bào di chuyển qua nó vào phôi bào. Quá trình này được gọi là sự tiến triển. Một nhóm tế bào liên quan là nội bì tiềm năng; những tế bào này tạo thành ruột nguyên thủy, hay còn gọi là archenteron. Một nhóm khác sẽ di chuyển giữa nội bì và các tế bào ngoài cùng để tạo thành trung bì. Những sự sắp xếp lại này là do những thay đổi trong thuộc tính ô được gọi là phần mở rộng hội tụ. Các tế bào kéo dài theo hướng chuyển động nhưng chúng cũng xen vào nhau (di chuyển vào giữa nhau). Nếu chúng chỉ kéo dài ra, nhóm tế bào di chuyển sẽ trở nên nhiều hơn.vì vậy tài khoản ngắn gọn này mô tả kết quả từ các nghiên cứu được thực hiện trên các loài khác nhau để tạo ra một bức tranh tổng quát về sự phát triển của loài lưỡng cư. Quá trình tạo dạ dày của động vật lưỡng cư bắt đầu khi một số tế bào nhất định trong vùng hình lưỡi liềm màu xám (xem Hình 44.1) thay đổi hình dạng và đặc tính bám dính tế bào của chúng. Những tế bào này phình ra phía trong phôi nang trong khi chúng vẫn được gắn vào bề mặt bên ngoài của phôi bào bằng những chiếc cổ mảnh mai; vì hình dạng của chúng nên chúng được gọi là tế bào chai. Các tế bào chai đánh dấu vị trí hình thành môi sau của phôi bào (Hình 44.8). Khi các tế bào chai di chuyển vào trong, môi lưng được tạo ra và một tấm tế bào di chuyển qua nó vào phôi bào. Quá trình này được gọi là sự tiến triển. Một nhóm tế bào liên quan là nội bì tiềm năng; những tế bào này tạo thành ruột nguyên thủy, hay còn gọi là archenteron. Một nhóm khác sẽ di chuyển giữa nội bì và các tế bào ngoài cùng để tạo thành trung bì. Những sự sắp xếp lại này là do những thay đổi trong thuộc tính ô được gọi là phần mở rộng hội tụ. Các tế bào kéo dài theo hướng chuyển động nhưng chúng cũng xen vào nhau (di chuyển vào giữa nhau). Nếu chúng chỉ kéo dài ra, nhóm tế bào di chuyển sẽ trở nên nhiều hơn.vì vậy tài khoản ngắn gọn này mô tả kết quả từ các nghiên cứu được thực hiện trên các loài khác nhau để tạo ra một bức tranh tổng quát về sự phát triển của loài lưỡng cư. Quá trình tạo dạ dày của động vật lưỡng cư bắt đầu khi một số tế bào nhất định trong vùng hình lưỡi liềm màu xám (xem Hình 44.1) thay đổi hình dạng và đặc tính bám dính tế bào của chúng. Những tế bào này phình ra phía trong phôi nang trong khi chúng vẫn được gắn vào bề mặt bên ngoài của phôi bào bằng những chiếc cổ mảnh mai; vì hình dạng của chúng nên chúng được gọi là tế bào chai. Các tế bào chai đánh dấu vị trí hình thành môi sau của phôi bào (Hình 44.8). Khi các tế bào chai di chuyển vào trong, môi lưng được tạo ra và một tấm tế bào di chuyển qua nó vào phôi bào. Quá trình này được gọi là sự tiến triển. Một nhóm tế bào liên quan là nội bì tiềm năng; những tế bào này tạo thành ruột nguyên thủy, hay còn gọi là archenteron. Một nhóm khác sẽ di chuyển giữa nội bì và các tế bào ngoài cùng để tạo thành trung bì. Những sự sắp xếp lại này là do những thay đổi trong thuộc tính ô được gọi là phần mở rộng hội tụ. Các tế bào kéo dài theo hướng chuyển động nhưng chúng cũng xen vào nhau (di chuyển vào giữa nhau). Nếu chúng chỉ kéo dài ra, nhóm tế bào di chuyển sẽ trở nên nhiều hơn.

910 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật 44.8 Quá trình tạo dạ dày trong phôi ếch Màu vàng, xanh lam và đỏ trong sơ đồ này khớp với các màu đó trong Hình 44.6, bản đồ số phận của ếch. Cực động vật 6 Quá trình tạo dạ dày bắt đầu khi các tế bào ở vùng lưỡi liềm màu xám di chuyển vào trong, tạo thành môi phôi bào ở lưng. Cực thực vật Trung bì lưng Ectoderm Archenteron (đường tiêu hóa tương lai) Môi lưng - > Endoderm Ectoderm Mesoderm (dây sống) Lỗ chân lông lưng môi Lòng đỏ Sự thoái hóa bụng tạo ra cung trung tâm và

phá hủy phôi bào. Môi phôi bào tạo thành một vòng tròn, với các tế bào di chuyển vào bên trong xung quanh phôi bào; nút noãn hoàng có thể nhìn thấy qua phôi bào, v _ _ J Các tế bào của cực động vật lan ra, đẩy các tế bào bề mặt bên dưới chúng về phía và ngang qua môi lưng. Những tế bào này xâm nhập vào bên trong phôi, nơi chúng tạo thành nội bì và trung bì. v _ _ _ / Blastocoel dịch chuyển Archenteron Mesoderm Môi lưng Nội bì Trung bì lưng Trung mô bụng Anterior Ectoderm Chordamesoderm Dorsal blastopore Môi Sau Có! \ Vào Media Clip 44.1 Vòng đời thời gian trôi qua của ếch 0e.com/mc44.1 thu hẹp hơn; bằng cách xen kẽ, chúng duy trì độ rộng của nhóm ô di chuyển. Khi quá trình tạo dạ dày diễn ra, các tế bào từ bán cầu động vật xẹp xuống và di chuyển về phía vị trí thoái hóa trong một quá trình gọi là epiboly. Môi phôi bào mở rộng và cuối cùng tạo thành một vòng tròn hoàn chỉnh bao quanh một "phích cắm"; của các tế bào giàu lòng đỏ. Khi các tế bào tiếp tục di chuyển vào bên trong qua phôi bào, vòm trung tâm phát triển, dần dần thay thế phôi nang. Khi quá trình tạo dạ dày kết thúc, phôi lưỡng cư bao gồm ba lớp mầm: ngoại bì ở bên ngoài, nội bì ở bên trong và trung bì ở giữa. Phôi cũng có tổ chức lưng-bụng và trước-sau. Quan trọng nhất là số phận của các vùng cụ thể của nội bì, trung bì và ngoại bì đã được xác định. Những thí nghiệm tuyệt vời tiết lộ quá trình quyết định diễn ra như thế nào trong phôi lưỡng cư là một câu chuyện xưa nhưng thú vị. Môi lưng của phôi bào tổ chức sự hình thành phôi Vào đầu những năm 1900, nhà sinh vật học người Đức Hans Spemann đang nghiên cứu sự phát triển của trứng kỳ nhông. Ông quan tâm đến việc tìm hiểu xem liệu hạt nhân của phôi bào có còn khả năng điều khiển sự phát triển của phôi hoàn chỉnh hay liệu những hạt nhân này có mất đi tiềm năng phát triển nào đó hay không. Với sự kiên nhẫn và khéo léo tuyệt vời, anh ấy đã tạo thành những vòng từ những sợi tóc đơn lẻ lấy từ một đứa trẻ (thực tế là con gái anh ấy) và buộc chúng xung quanh những quả trứng đã được thụ tinh dọc theo mặt phẳng phân chia tế bào đầu tiên, chia đôi trứng một cách hiệu quả, với nhân được giới hạn ở một bên. Bên đó trải qua quá trình phân chia tế bào và phát triển thành kỳ nhông; nửa còn lại đơn giản là thoái hóa. Cho đến giai đoạn 16 tế bào, nếu một nhân thoát ra phía bên kia của chỗ thắt, kỳ nhông đôi có thể phát triển.Do đó, mỗi nhân của blastula (ít nhất là đến giai đoạn 16 tế bào) đều có khả năng điều khiển và hỗ trợ sự phát triển của toàn bộ sinh vật. Như thường lệ trong khoa học, các thí nghiệm chia đôi của Spemann đã tiết lộ một hiện tượng mới. Đôi khi một nửa phôi nang nhận được nhân thoát ra ngoài không phát triển được. Khi các vòng của anh ta chia đôi hình lưỡi liềm màu xám, cả hai nửa hợp tử đã phát triển thành một phôi thai hoàn chỉnh. Tuy nhiên, khi ông buộc các vòng sao cho hình lưỡi liềm màu xám chỉ ở một bên của điểm thắt, thì chỉ một nửa hợp tử đó phát triển thành phôi hoàn chỉnh (Hình 44.9). Phần vật chất hình lưỡi liềm màu xám bị thiếu một nửa trải qua quá trình phân chia tế bào, nhưng ngay cả khi có chứa nhân, nó vẫn trở thành một cụm tế bào không phân biệt mà Spemann gọi là "mảnh bụng". Spemann đưa ra giả thuyết rằng các yếu tố tế bào chất phân bố không đồng đều trong trứng được thụ tinh là cần thiết cho quá trình hình thành dạ dày và sự phát triển của một con kỳ nhông bình thường.

44.3 Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? 911 Hình lưỡi liềm màu xám bị cắt đôi Sử dụng tóc của em bé, Spemann đã ép một hợp tử kỳ nhông dọc theo mặt phẳng phân chia đầu tiên. Lưỡi liềm xám bị cô lập. Sự thắt này chia đôi lưỡi liềm màu xám. m Sự co thắt này giới hạn lưỡi liềm màu xám ở một nửa hợp tử. Lưỡi liềm xám Q Chỉ những nửa có lưỡi liềm xám phát triển bình thường. Bình thường Bình thường Bình thường 44.9 Sự hình thành dạ dày và Lưỡi liềm xám Nghiên cứu của Spemann cho thấy rằng sự hình thành dạ dày và sự phát triển bình thường tiếp theo ở kỳ nhông phụ thuộc vào các yếu tố quyết định tế bào chất nằm ở vùng lưỡi liềm màu xám. Để kiểm tra thêm giả thuyết rằng các tế bào nhận được sự bổ sung khác nhau của các yếu tố tế bào chất có số phận phát triển khác nhau, Spemann đã cấy các mảnh dạ dày ban đầu vào các vị trí khác nhau trên các dạ dày khác. Được hướng dẫn bởi bản đồ số phận (xem Hình 44.6), anh ta có thể lấy một mảnh ngoại bì mà anh ta biết sẽ phát triển thành lớp biểu bì của da và cấy ghép nó vào vùng thường trở thành một phần của hệ thần kinh và ngược lại. Khi anh ấy thực hiện những ca cấy ghép này ở dạ dày ban đầu - khi phôi bào mới bắt đầu hình thành - các mảnh được cấy ghép luôn phát triển thành các mô thích hợp với vị trí chúng được đặt. Các tế bào được cấy ghép sẽ trở thành lớp biểu bì ở vị trí ban đầu của chúng sẽ phát triển thành mô hệ thần kinh và các tế bào được cấy ghép sẽ trở thành mô hệ thần kinh ở vị trí ban đầu sẽ phát triển thành lớp biểu bì của vật chủ. Do đó Spemann biết được rằng số phận của các tế bào được cấy ghép chưa được xác định trước khi cấy ghép. Tuy nhiên, ở những dạ dày muộn, thí nghiệm tương tự lại mang lại kết quả ngược lại. Các tế bào được cấy ghép sẽ trở thành lớp biểu bì ở vị trí ban đầu của chúng tạo ra các mảng tế bào

da trong hệ thần kinh của vật chủ và các tế bào được cấy ghép từ các vùng sẽ phát triển thành mô của hệ thần kinh sẽ tạo ra mô thần kinh trong da của người nhận. Tại một thời điểm nào đó trong quá trình hình thành dạ dày, số phận của các tế bào phôi đã được xác định. Thí nghiệm tiếp theo của Spemann, được thực hiện với học trò của ông là Hilde Mangold, đã mang lại kết quả quan trọng: họ đã cấy ghép môi sau của phôi bào (Hình 44.1 0). Khi mảnh mô nhỏ này được cấy vào vùng bụng giả định của một dạ dày khác, nó đã kích thích vị trí dạ dày thứ hai - và một phôi hoàn chỉnh thứ hai hình thành từ bụng đến bụng với phôi ban đầu. Vì môi lưng của phôi bào rõ ràng có khả năng kích thích mô chủ hình thành phôi hoàn chỉnh nên Spemann và Mangold gọi mô môi lưng là tổ chức phôi chính, hay đơn giản là tổ chức. Trong hơn 90 năm, nhà tổ chức là một lĩnh vực nghiên cứu tích cực. Các yếu tố phiên mã và yếu tố tăng trưởng làm nền tảng cho hoạt động của tổ chức Với sự ra đời của các phương pháp phân tử hiện đại,cơ quan tổ chức phôi sơ cấp đã được nghiên cứu chuyên sâu để khám phá các cơ chế phân tử liên quan đến hoạt động của nó. Sự phân bố của yếu tố phiên mã p-catenin ở phôi bào muộn tương ứng với vị trí của nhân tố tổ chức ở dạ dày sớm, vì vậy p-catenin là ứng cử viên cho vai trò là nhân tố khởi xướng hoạt động tổ chức. Để chứng minh rằng protein là tín hiệu cảm ứng, người ta phải chứng minh rằng nó vừa cần vừa đủ để đạt được hiệu quả đề xuất. Nói cách khác, hiệu ứng sẽ không xảy ra nếu protein ứng cử viên không có mặt (cần thiết) và protein ứng cử viên phải có khả năng tạo ra hiệu ứng ở nơi mà lẽ ra nó sẽ không xảy ra (đủ). Các tiêu chí cần và đủ của p-catenin đã được đáp ứng. Nếu các bản phiên mã p-catenin mRNA bị cạn kiệt do tiêm RNA antisense vào trứng (xem Phần 18.4), hiện tượng tạo dạ dày sẽ không xảy ra. Nếu p-catenin được biểu hiện quá mức trong thực nghiệm ở một vùng khác của phôi nang, nó có thể tạo ra trục hình thành phôi thứ hai, giống như môi lưng được cấy ghép đã làm trong các thí nghiệm Spemann-Mangold. Do đó, p-catenin dường như vừa cần vừa đủ cho sự hình thành tổ chức phôi sơ cấp - nhưng nó chỉ là một thành phần của quá trình truyền tín hiệu phức tạp. Làm thế nào sự hiện diện của p-catenin tạo ra chất tổ chức và cách thức chất tổ chức tạo ra sự khởi đầu của sơ đồ cơ thể, bao gồm một chuỗi tương tác phức tạp giữa các yếu tố phiên mã và yếu tố tăng trưởng kiểm soát biểu hiện gen. Những gì tiếp theo chỉ là một phần của câu chuyện phức tạp và vẫn đang nổi lên này. Những gì bạn nên rút ra từ mô tả này không phải là tên của các gen và các sản phẩm gen có liên quan. Đúng hơn, chúng tôi hy vọng bạn sẽ hiểu cơ bản về cách các phân tử tín hiệu tương tác để tạo ra các tổ hợp tín hiệu khác nhau truyền tải thông tin không gian và thời gian. Thông tin này hướng dẫn các tế bào đi vào các con đường xác định và phân biệt khác nhau. Các nghiên cứu về dạ dày ban đầu cho thấy hoạt động tổ chức phôi nguyên phát được tạo ra bởi sự tương tác của p-catenin với các tín hiệu đến từ tế bào thực vật. Chúng cùng nhau kích hoạt sự biểu hiện của yếu tố phiên mã Goosesecoid. Sự biểu hiện của gen Goosecoid phụ thuộc vào hai con đường truyền tín hiệu. Con đường đầu tiên trong số này liên quan đến yếu tố phiên mã thúc đẩy ngỗng được gọi là Siamois. Gen siamois bình thườngCác tiêu chí cần và đủ của p-catenin đã được đáp ứng. Nếu các bản phiên mã p-catenin mRNA bị cạn kiệt do tiêm RNA antisense vào trứng (xem Phần 18.4), hiện tượng tạo dạ dày sẽ không xảy ra. Nếu p-catenin được biểu hiện quá mức trong thực nghiệm ở một vùng khác của phôi nang, nó có thể tạo ra trục hình thành phôi thứ hai, giống như môi lưng được cấy ghép đã làm trong các thí nghiệm Spemann-Mangold. Do đó, p-catenin dường như vừa cần vừa đủ cho sự hình thành tổ chức phôi sơ cấp - nhưng nó chỉ là một thành phần của quá trình truyền tín hiệu phức tạp. Làm thế nào sự hiện diện của p-catenin tạo ra chất tổ chức và cách thức chất tổ chức tạo ra sự khởi đầu của sơ đồ cơ thể, bao gồm một chuỗi tương tác phức tạp giữa các yếu tố phiên mã và yếu tố tăng trưởng kiểm soát biểu hiện gen. Những gì tiếp theo chỉ là một phần của câu chuyện phức tạp và vẫn đang nổi lên này. Những gì bạn nên rút ra từ mô tả này không phải là tên của các gen và các sản phẩm gen có liên quan. Đúng hơn, chúng tôi hy vọng bạn sẽ hiểu cơ bản về cách các phân tử tín hiệu tương tác để tạo ra các tổ hợp tín hiệu khác nhau truyền tải thông tin không gian và thời gian. Thông tin này hướng dẫn các tế bào đi vào các con đường xác định và phân biệt khác nhau. Các nghiên cứu về dạ dày ban đầu cho thấy hoạt động tổ chức phôi nguyên phát được tạo ra bởi sự tương tác của p-catenin với các tín hiệu đến từ tế bào thực vật. Chúng cùng nhau kích hoạt sự biểu hiện của yếu tố phiên mã Goosesecoid. Sự biểu hiện của gen Goosecoid phụ thuộc vào hai con đường truyền tín hiệu. Con đường đầu tiên trong số này liên quan đến yếu tố phiên mã thúc đẩy ngỗng được gọi là Siamois. Gen siamois bình thườngCác tiêu chí cần và đủ của p-catenin đã được đáp ứng. Nếu các bản phiên mã p-catenin mRNA bị cạn kiệt do tiêm RNA antisense vào trứng (xem Phần 18.4), hiện tượng tạo dạ dày sẽ không xảy ra. Nếu p-catenin được biểu hiện quá mức trong thực nghiệm ở một vùng khác của phôi nang, nó có thể tạo ra trục hình thành phôi thứ hai, giống như môi lưng được cấy

ghép đã làm trong các thí nghiệm Spemann-Mangold. Do đó, p-catenin dường như vừa cần vừa đủ cho sự hình thành tổ chức phôi sơ cấp - nhưng nó chỉ là một thành phần của quá trình truyền tín hiệu phức tạp. Làm thế nào sự hiện diện của p-catenin tạo ra chất tổ chức và cách thức chất tổ chức tạo ra sự khởi đầu của sơ đồ cơ thể, bao gồm một chuỗi tương tác phức tạp giữa các yếu tố phiên mã và yếu tố tăng trưởng kiểm soát biểu hiện gen. Những gì tiếp theo chỉ là một phần của câu chuyện phức tạp và vẫn đang nổi lên này. Những gì bạn nên rút ra từ mô tả này không phải là tên của các gen và các sản phẩm gen có liên quan. Đúng hơn, chúng tôi hy vọng bạn sẽ hiểu cơ bản về cách các phân tử tín hiệu tương tác để tạo ra các tổ hợp tín hiệu khác nhau truyền tải thông tin không gian và thời gian. Thông tin này hướng dẫn các tế bào đi vào các con đường xác định và phân biệt khác nhau. Các nghiên cứu về dạ dày ban đầu cho thấy hoạt động tổ chức phôi nguyên phát được tạo ra bởi sự tương tác của p-catenin với các tín hiệu đến từ tế bào thực vật. Chúng cùng nhau kích hoạt sự biểu hiện của yếu tố phiên mã Goosesecoid. Sự biểu hiện của gen Goosecoid phụ thuộc vào hai con đường truyền tín hiệu. Con đường đầu tiên trong số này liên quan đến yếu tố phiên mã thúc đẩy ngỗng được gọi là Siamois. Gen siamois bình thườngCác nghiên cứu về dạ dày ban đầu cho thấy hoạt động tổ chức phôi nguyên phát được tạo ra bởi sự tương tác của p-catenin với các tín hiệu đến từ tế bào thực vật. Chúng cùng nhau kích hoạt sự biểu hiện của yếu tố phiên mã Goosesecoid. Sự biểu hiện của gen Goosecoid phụ thuộc vào hai con đường truyền tín hiệu. Con đường đầu tiên trong số này liên quan đến yếu tố phiên mã thúc đẩy ngỗng được gọi là Siamois. Gen siamois bình thườngCác nghiên cứu về dạ dày ban đầu cho thấy hoạt động tổ chức phôi nguyên phát được tạo ra bởi sự tương tác của p-catenin với các tín hiệu đến từ tế bào thực vật. Chúng cùng nhau kích hoạt sự biểu hiện của yếu tố phiên mã Goosesecoid. Sự biểu hiện của gen Goosecoid phụ thuộc vào hai con đường truyền tín hiệu. Con đường đầu tiên trong số này liên quan đến yếu tố phiên mã thúc đẩy ngỗng được gọi là Siamois. Gen siamois bình thường

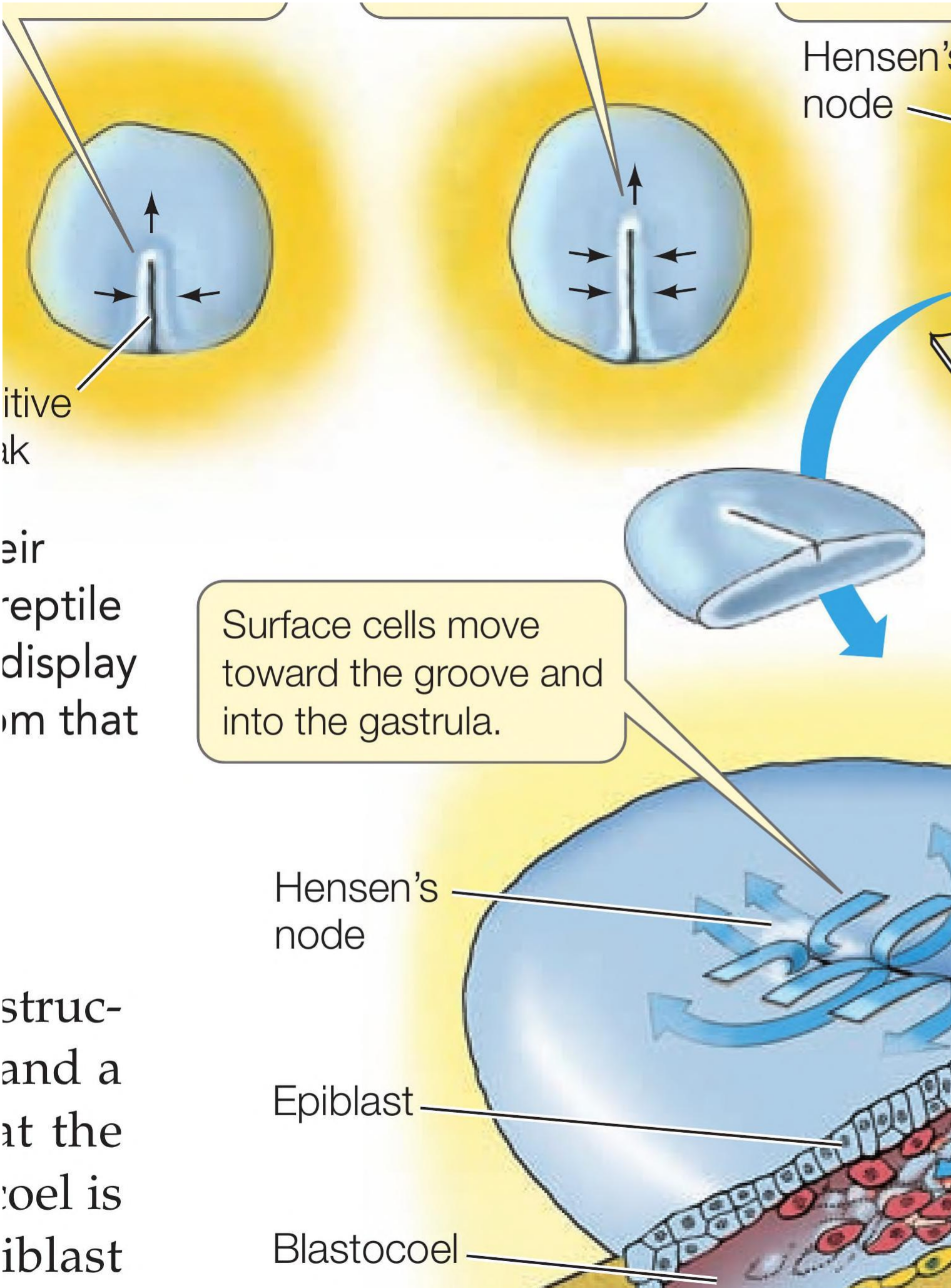
912 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật NVESTIGATINGLIFE ^^ ^^ ^^ ^^ ^^ H 44.10 Môi lưng tạo ra sự tổ chức phôi Trong một thí nghiệm cổ điển, Hans Spemann và Hilde Mangold đã cấy trung bì môi phôi bào lưng của phôi kỳ nhông giai đoạn dạ dày sớm.3 kết quả cho thấy các tế bào của vùng phôi thai này, được họ gọi là "tế bào tổ chức", có thể chỉ đạo sự hình thành của toàn bộ phôi. GIẢ THUYẾT Môi phôi phôi sớm tổ chức quá trình biệt hóa tế bào ở phôi lưỡng cư. Phương pháp 1 . Cắt bỏ một mảng mô trung bì phía trên môi phôi bào của phôi kỳ nhông giai đoạn dạ dày sớm (người cho). 2. Cấy mô của người hiến tặng vào phôi người nhận ở cùng giai đoạn. Mô của người hiến tặng được cấy vào một vùng ngoại bì sẽ trở thành lớp biểu bì (da). Blastocoel Sự xâm lấn sơ cấp (nơi nhận môi lưng) Lớp biểu bì giả định Trung bì giả định Môi túi phôi kết quả fp . . .và tập hợp cấu trúc thần kinh lưng thứ hai của Hi ippH hình thành trong phôi nhận thần kinh. Hệ thống Mô của người hiến tạo ra sự thoái hóa thứ cấp... Hệ thần kinh Nội bì Cuối cùng, một phôi thứ cấp hoàn chỉnh hình thành, gắn với phôi ban đầu ở bụng. KẾT LUẬN Các tế bào của môi phôi bào lưng có thể khiến các tế bào khác thay đổi số phận phát triển của chúng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aSpemann, H. và H. Mangold. 1924. Roux' Vòm. Entw. Máy móc. 100: 599-638. Bản dịch của Viktor Hamburger xuất hiện trong Foundations of Experimental Embryology, 1964, (B.H. Willier và J.M. Oppenheimer, eds.), trang 146-184. Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 44.2 Cấy ghép mô tiết lộ quá trình xác định Lifel 0e.com/at42.2 bị ức chế bởi một yếu tố phiên mã phổ biến có tên là Tcf-3, nhưng trong các tế bào (có mặt 3-catenin), sự tương tác giữa Tcf-3 và (3-catenin gây ra sự biểu hiện của siamois (Hình 44.1 1). Nhưng chỉ riêng protein Siamois là không đủ để biểu hiện ở thể ngỗng. Con đường thứ hai liên quan đến các mRNA từ tế bào chất của trứng ban đầu đối với một họ protein được gọi là yếu tố tăng trưởng biến đổi-p (TGF-p) .TGF-p tương tác với protein Siamois để khởi động quá trình phiên mã của ngỗng. Như vậy bạn có thể thấy nó là sự kết hợp phức tạp của các yếu tố quyết định tế bào nào trở thành tế bào tổ chức chính. Tế bào tổ chức thay đổi hoạt động của nó khi nó di chuyển từ môi sau. Các tế bào tổ chức bắt đầu quá trình hình thành môi sau của phôi bào. Cụ thể, các tế bào này nằm ở trung tâm của môi lưng và liên kết, di chuyển về phía trước trên đường giữa (tức là điểm giữa của trục trước-sau). Các tế bào tổ chức đầu tiên xâm nhập vào phôi sẽ di chuyển về phía trước để trở thành nội bì đầu và trung bì đầu. Tại đây, chúng kích thích các tế bào lân cận tham gia vào việc tạo nên cấu trúc của đầu. Các tế bào tổ chức liên quan đến phôi sau sẽ tạo ra các cấu trúc của thân cây,và tế bào tổ chức cuối cùng di chuyển vào trong từ môi lưng sẽ tạo ra các cấu trúc của đuôi. Bản chất của các tế bào tổ chức thay đổi như thế nào để cho phép chúng

tạo ra các cấu trúc đầu, thân hoặc đuôi? Tương tác mô cảm ứng có thể ức chế cũng như kích hoạt. Như chúng ta đã tìm hiểu ở trên, các tế bào tổ chức ban đầu biểu hiện yếu tố phiên mã Goosesecoid, yếu tố này kích hoạt các gen mã hóa các tín hiệu hòa tan. Khi các tế bào này di chuyển về phía trước trong phôi bào, chúng tiếp xúc với các quần thể tế bào mới tạo ra một số yếu tố tăng trưởng khác nhau. Để hình thành cấu trúc đầu, một số yếu tố tăng trưởng này phải bị ức chế. Các tế bào tổ chức phía trước nhất, dưới tác động của Goosesecoid, sản xuất và giải phóng các chất đối kháng với các yếu tố tăng trưởng đó. Việc tạo ra các cấu trúc thân cây đòi hỏi phải ngăn chặn một loạt các yếu tố tăng trưởng khác nhau. Ở những tế bào tổ chức liên quan muộn hơn tế bào tổ chức đầu, Goosesecoid không còn là yếu tố phiên mã chiếm ưu thế và các tế bào này biểu hiện các chất đối kháng yếu tố tăng trưởng khác nhau. Việc hình thành các cấu trúc đuôi vẫn đòi hỏi các hoạt động khác nhau của các tế bào tổ chức liên quan đến cuối cùng. Do đó, các tế bào tổ chức biểu hiện các tập hợp chất đối kháng yếu tố tăng trưởng thích hợp vào đúng thời điểm để đạt được các kiểu biệt hóa khác nhau trên trục trước-sau. Sự khởi đầu phát triển của hệ thần kinh cũng liên quan đến sự tương tác ức chế mô. Trong một thời gian dài, người ta cho rằng các tế bào tổ chức liên quan đã chủ động tạo ra lớp ngoại bì phía trên để hình thành mô thần kinh thay vì trở thành lớp biểu bì. Bây giờ chúng tôiTrong một thời gian dài, người ta cho rằng các tế bào tổ chức liên quan đã chủ động tạo ra lớp ngoại bì phía trên để hình thành mô thần kinh thay vì trở thành lớp biểu bì. Bây giờ chúng tôiTrong một thời gian dài, người ta cho rằng các tế bào tổ chức liên quan đã chủ động tạo ra lớp ngoại bì phía trên để hình thành mô thần kinh thay vì trở thành lớp biểu bì. Bây giờ chúng tôi

44.3 Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? 913 nếu việc ức chế siamois bằng protein Tcf-3 ngăn cản sự biểu hiện của các gen đặc hiệu của tổ chức. Không có p-catenin y p-Catenin hình lưỡi liềm màu xám trong tế bào thực vật bên dưới hình lưỡi liềm màu xám ngăn chặn Tcf-3 biểu hiện gen siamois. Không phiên mã Protein P-Catenin gen siamois /V\ được kích hoạt Phiên mã | Con đường truyền tín hiệu liên quan đến protein Siamois Q TGF-p hoạt động hiệp đồng với Siamois để kích hoạt gen Goosecoid. Q Protein Goosesecoid kích hoạt nhiều gen trong cơ quan tổ chức. 44.11 Cơ chế phân tử của vật tổ chức Ở động vật lưỡng cư, khả năng tổ chức của lưỡi liềm xám phụ thuộc vào hoạt động của gen Goosecoid, gen này lần lượt được kích hoạt bằng các con đường truyền tín hiệu được thiết lập trong các tế bào thực vật bên dưới lưỡi liềm xám. NVESTIGATINGLIFE^^^^^ 44.12 Sự biệt hóa có thể là do sự ức chế của các yếu tố tăng trưởng Khi các tế bào tổ chức liên quan đến ngoại bì lưng dọc theo đường giữa của phôi, ngoại bì nằm phía trên đó sẽ trở thành mô thần kinh chứ không phải da (biểu bì). Nhưng các tế bào tổ chức có làm cho ngoại bì lưng trở thành mô thần kinh hay chúng ngăn cản ngoại bì này trở thành da?3 GIẢ THUYẾT Trạng thái mặc định của ngoại bì lưng lưỡng cư là thần kinh; nó được kích thích bởi trung bì bên dưới để trở thành biểu bì. Phương pháp 1 . Cắt bỏ phôi phôi ếch giai đoạn cuối và phân tán tế bào vào môi trường nuôi cấy để không có sự tiếp xúc giữa tế bào với tế bào. Blastula Animal I ^ cap Hình lưỡi liềm màu xám Các tế bào mũ động vật phân tán trong môi trường nuôi cấy 2. Chuẩn bị bốn mẫu nuôi cấy tế bào ngoại bì phôi riêng biệt. Ủ không bổ sung (đối chứng); với BMP4 (phân lập từ tế bào trung bì) với chất ức chế BMP4 (phân lập từ tế bào tổ chức) và với cả hai phân tử. Thêm chất ức chế Thêm chất đối chứng BMP4 Thêm BMP4 của chất ức chế BMP4 + Ủ 3. Sau khi ủ, chiết xuất các mRNA từ tế bào ngoại bì và phân tích sự hiện diện của mRNA đối với các protein đánh dấu NCAM (phân tử bám dính tế bào thần kinh, một loại protein thần kinh) và/hoặc keratin (một loại protein thần kinh). protein biểu bì). tuy nhiên, hãy biết rằng lớp biểu bì không phải là trạng thái mặc định của ngoại bì lưng. Đúng hơn, lớp trung bì bên dưới tiết ra các yếu tố gọi là protein BMP khiến lớp ngoại bì trở thành lớp biểu bì. Vai trò của các tế bào tổ chức liên quan là ngăn chặn sự cảm ứng đó, cho phép các tế bào ngoại bì phía trên đi theo con đường thực sự là con đường mặc định của chúng - biệt hóa thành mô thần kinh (Hình 44.1 2). Sự hình thành dạ dày của bò sát và gia cầm là sự thích nghi với trứng có lòng đỏ. Trứng của bò sát và chim chứa một lượng lớn lòng đỏ, và phôi bào của các nhóm này phát triển thành một đĩa tế bào phía trên lòng đỏ (xem Hình 44.3B). Chúng ta sẽ sử dụng quả trứng gà để chỉ ra quá trình tạo dạ dày diễn ra như thế nào trong một đĩa tế bào phẳng chứ không phải trong một quả cầu tế bào. Sự phân tách ở gà con tạo ra một lớp tế bào phẳng, tròn gọi là đĩa phôi (Hình 44.1 3). Giữa đĩa phôi và khối lòng đỏ là một khoảng chứa đầy chất lỏng.Một số tế bào từ đĩa phôi thoát ra và di chuyển vào không gian này. Những tế bào này kết hợp với nhau để tạo thành một lớp liên tục gọi là nguyên bào dưới, sau này sẽ góp phần tạo nên màng ngoài phôi để

hỗ trợ và nuôi dưỡng phôi đang phát triển. Các tế bào phía trên tạo nên e pi blast, từ đó phôi sẽ hình thành. Kết quả Ngoại bì kiểm soát (không thêm yếu tố quy nạp) biểu thị dấu hiệu thần kinh. Với sự hiện diện của BMP4 trung bì, ngoại bì biểu hiện dấu hiệu biểu bì. Nếu BMP4 bị ức chế, ngoại bì sẽ biểu hiện dấu hiệu thần kinh. BMP4 BMP4 + Kiểm soát Chất ức chế chất ức chế BMP4 Protein đánh dấu NCAM Keratin “Kiểm soát tải” Thông báo kiểm soát này đến từ một gen được biểu hiện trong tất cả các tế bào và xác minh rằng mỗi mẫu có chứa lượng mRNA tương tự nhau. KẾT LUẬN Trạng thái mặc định của ngoại bì lưng lưỡng cư là thần kinh. Protein MP4 từ trung bì có thể tạo ra các tế bào ngoại bì biệt hóa thành biểu bì. Vì vậy, tế bào tổ chức phải tiết ra chất ức chế BMP4. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aWilson, P. A. và A. Hemmati-Brivanlou. 1995. Thiên nhiên 376: 331-333.

914 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật Phôi gà nhìn từ trên xuống Đĩa phôi phẳng Lòng đỏ O Các tế bào biểu mô phía sau thay đổi hình dạng và dày lên, tạo thành vệt nguyên thủy. Các tế bào lòng đỏ phôi di chuyển, hội tụ ở vệt nguyên thủy và khiến nó dài ra. 0] Vệt nguyên thủy thu hẹp và kéo dài.. gl ...tạo thành rãnh nguyên thủy— lỗ phôi gà. Tế bào xâm nhập vào bên trong phôi thông qua nút Fiensen ở đầu trước của rãnh. Các tế bào được tạo ra trong nút Hensen và đi vào dạ dày sẽ di chuyển về phía trước và hình thành các cấu trúc đầu và dây sống. Đường giữa Vệt nguyên thủy 44.13 Sự hình thành dạ dày ở chim Bởi vì trứng của chúng chứa một lượng lớn lòng đỏ, phôi chim và bò sát có một đĩa phôi dẹt và thể hiện kiểu hình dạ dày rất khác so với kiểu hình của động vật lưỡng cư. Do đó, blastula gia cầm là một cấu trúc dẹt bao gồm một epiblast trên và một hypoblast dưới, được nối với nhau ở rìa của blastodisc. Blastocoel là không gian chứa đầy chất lỏng giữa epiblast và hypoblast. Sự hình thành dạ dày bắt đầu bằng sự dày lên ở vùng sau của thượng bì, gây ra bởi sự di chuyển của các tế bào về phía đường giữa và sau đó tiến dọc theo đường giữa (xem Hình 44.13). Kết quả là một đường gờ ở giữa được gọi là vệt nguyên thủy. Một vết lõm gọi là rãnh nguyên thủy hình thành dọc theo chiều dài của vệt nguyên thủy. Rãnh nguyên thủy hoạt động như lỗ phôi và các tế bào di chuyển qua rãnh này vào phôi nang để trở thành nội bì và trung bì. Trong phôi gà, không hình thành trung bì nhưng nội bì và trung bì di chuyển về phía trước để hình thành ruột và các cấu trúc khác. Ở đầu phía trước của rãnh nguyên thủy là một nốt dày lên gọi là nút Hensen, ở bò sát, chim và động vật có vú, nút này tương đương với môi lưng của phôi bào lưỡng cư. Nhiều phân tử tín hiệu đã được xác định trong cơ quan tổ chức của ếch cũng được thể hiện trong nút Hensen. Các tế bào di chuyển vào phôi nang và di chuyển về phía trước từ nút Hensen trở thành dây sống và tổ chức phôi gà theo cách tương tự như phôi ếch. Phôi của động vật có vú có nhau thai thiếu lòng đỏ Phôi động vật có vú (ngoại trừ động vật đơn huyệt) lấy chất dinh dưỡng từ tuần hoàn của mẹ, và do đó trứng của động vật có vú không có lượng lớn lòng đỏ hạn chế sự phân tách và phát triển sớm của chúng. Mặt cắt ngang qua phôi gà Tuy nhiên, động vật có vú đã tiến hóa từ tổ tiên của loài bò sát, vì vậy không có gì đáng ngạc nhiên khi động vật có vú, chim và bò sát có chung những mô hình phát triển ban đầu nhất định. Trước đó chúng tôi đã mô tả sự phát triển của khối tế bào bên trong của động vật có vú (tương đương với đĩa phôi của gia cầm) và lá nuôi bên ngoài. Giống như trong quá trình phát triển của loài chim, ở động vật có vú có nhau thai, khối tế bào bên trong phân chia thành lớp trên gọi là epiblast và lớp dưới gọi là hypoblast. Phôi hình thành từ epiblast,trong khi nguyên bào dưới đóng góp vào màng ngoài phôi để bao bọc phôi đang phát triển và giúp hình thành nhau thai (xem Hình 44.5). Epiblast cũng góp phần tạo nên màng ngoài phôi; cụ thể là nó tách ra một lớp tế bào phía trên để tạo thành màng ối. Màng ối sẽ phát triển bao quanh phôi đang phát triển như một túi màng chứa đầy nước ối. Sự hình thành dạ dày xảy ra ở epiblast của động vật có vú giống như ở epiblast của gia cầm. Một rãnh nguyên thủy hình thành và các tế bào thượng bì di chuyển qua rãnh để trở thành các lớp nội bì và trung bì. Ở trên cùng của rãnh là nút, như chúng ta đã học ở đầu chương này, là nơi hoạt động của các lông mao tế bào nút tạo ra dòng chảy không đối xứng của dịch ngoại bào. Sự bất đối xứng


Hensen's node
Surface cells move toward the groove and into the gastrula.
Hensen's node
Epiblast
Blastocoel

44.4 Các cơ quan và hệ cơ quan phát triển như thế nào? 915 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Dòng chảy nút và các cơ quan đảo ngược Giấy gốc Nonaka, S., H. Shiratori và H. Hamata. 2002. Xác định mô hình trái-phải của phôi chuột bằng dòng chảy nút nhân tạo. Thiên nhiên 418: 96-99. Phân tích dữ liệu Kiểu hình của chủng chuột đột biến inversus viscerum (iv/iv) bắt chước nghịch đảo phủ tạng ở người. Những con chuột này có lông mao sơ cấp không di động ở nút bụng (phía bụng) của phôi giai đoạn đầu. Còn lại, khoảng một nửa số phôi chuột iv/iv sẽ phát triển với sự bất đối xứng cơ quan trái-phải bình thường trong khi nửa còn lại cho thấy sự bất đối xứng đảo ngược. Các nhà nghiên cứu ở Nhật Bản đã sử dụng phôi iv/iv để kiểm tra giả thuyết rằng dòng dịch ngoại bào chảy sang trái được tạo ra bởi sự đập của các lông mao nguyên phát ở nút là tác nhân kích thích phá vỡ tính đối xứng hai bên trong quá trình phát triển cơ quan. Các nhà nghiên cứu đã neo phôi chuột từ rất sớm với các đầu đốt của chúng hướng lên trên trong một buồng chứa đầy môi trường nuôi cấy. Môi trường nuôi cấy sau đó được bơm nhân tạo qua buồng từ bên trái (bình thường) hoặc từ bên phải (đảo ngược) và với tốc độ dòng chảy chậm hoặc nhanh. Sau 4 ngày, phôi được đánh giá về hướng vòng (bình thường hoặc đảo ngược) của ống tim đang phát triển của chúng. Các nhà nghiên cứu đã so sánh tác động của tốc độ và hướng của dòng môi trường nuôi cấy đối với phôi hoang dại và phôi đột biến đang ở giai đoạn chuẩn bị khi chúng được đặt vào buồng. Nhóm thí nghiệm thứ hai khám phá tác động của dòng chảy nhanh, đảo ngược đối với phôi kiểu hoang dã đang ở giai đoạn phát triển sau này (1, 2 hoặc 3 đốt) khi được đặt trong buồng. Kết quả được thể hiện trong bảng dưới đây. CÂU HỎI 1 Dữ liệu có ủng hộ giả thuyết rằng dòng chảy nút là tác nhân kích thích xác định sự bất đối xứng của cơ quan trái-phải không? Tại sao hoặc tại sao không? CÂU HỎI 2 Bạn giải thích thế nào về các kết quả khác nhau đối với dòng chảy chậm sang phải ở chuột hoang dã và chuột iv/iv? CÂU HỎI 3 Bạn kết luận gì từ kết quả trên phôi loại hoang dã 1, 2 và 3 một số? Kiểu gen, giai đoạn Tốc độ và hướng nuôi cấy môi trường dòng chảy Nhanh trái Chậm trái Chậm phải Nhanh phải iv/iv, presomite ION, OR, 10Ta 8N, 2R, 10T 3N, 25R, 34T IN, 1 1 R, 12T Wild-type, presomite 9N, OR, 10T 12N, 4R, 16T 13N, 3R, 16T 2N, 21 R, 24T Loại hoang dã, 1 -somite — — — — 9N, OR, 12T Loại hoang dã, 2-somite â €” – €” – 22N, OR, 22T Loại hoang dã, 3 somite – €” – €” – 14N, OR, 14T Hướng bình thường của dòng chất lỏng được giữ nguyên. Kết quả phát triển được biểu thị như sau: N, bình thường; R, đảo ngược; T, tổng số phôi trong mẫu. Lưu ý rằng một số phôi không bình thường cũng không đảo ngược mà được tính vào tổng số. Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA kích thích lông mao không di động, tạo ra các tầng tín hiệu xác định sự bất đối xứng trái-phải của bên trong. Các chuyển động của tế bào trong quá trình tạo dạ dày chuyển phôi nang thành phôi có ba lớp mô. Các liên hệ mới giữa các tế bào thiết lập các tương tác tín hiệu quy nạp để xác định số phận của tế bào.Mô môi lưng là nguồn cung cấp các tế bào tổ chức giúp phát triển các cấu trúc sơ bộ của đầu, thân và đuôi. â€¢Mô tả và so sánh các chuyển động của tế bào xảy ra trong quá trình hình thành dạ dày ở nhím biển, ếch và chim. Xem các hình 44.7, 44.8 và 44.13 â€¢ Giải thích cơ sở phân tử về khả năng quy nạp của người tổ chức. Xem trang 912-913 và Hình 44.11 và 44.12 Chúng tôi đã mô tả cách trứng được thụ tinh phát triển thành phôi với ba lớp mầm và cách các tín hiệu tế bào kích hoạt các kiểu biệt hóa khác nhau. Trong phần tiếp theo chúng tôi sẽ mô tả cách các cơ quan và hệ thống cơ quan phát triển. Các cơ quan và hệ cơ quan phát triển như thế nào? Quá trình tạo phôi tạo ra một phôi có ba lớp mầm được định vị để tác động lẫn nhau thông qua các tương tác mô cảm ứng. Trong giai đoạn phát triển tiếp theo, được gọi là sự hình thành cơ quan, các cơ quan và hệ cơ quan phát triển đồng thời và phối hợp với nhau. Ở các dây sống (xem Phần 33.1), quá trình hình thành cơ quan ban đầu là sự thần kinh, sự khởi đầu của hệ thần kinh. Chúng ta sẽ xem xét sự hình thành thần kinh ở phôi lưỡng cư, nhưng nó cũng xảy ra theo kiểu tương tự ở bò sát, chim và động vật có vú. Giai đoạn này được thiết lập bởi môi sau của phôi bào Như chúng ta đã học ở phần trước, một nhóm tế bào đi qua môi sau của phôi bào sẽ di chuyển về phía trước và trở thành lớp nội bì của đường tiêu hóa. Một nhóm tế bào khác liên quan đến môi lưng trên đường giữa trở thành dây da, được đặt tên như vậy vì nó tạo thành một thanh trung bì - dây sống - kéo dài xuống phía dưới.một nhóm tế bào đi qua môi sau của phôi bào sẽ di chuyển về phía trước và trở thành lớp nội bì của đường tiêu hóa. Một nhóm tế bào khác liên quan đến môi lưng trên đường giữa trở thành dây da, được đặt tên như vậy vì nó tạo thành một thanh trung bì - dây sống - kéo dài xuống phía dưới.một nhóm tế bào đi qua môi sau của phôi bào sẽ di chuyển về phía trước và trở thành lớp nội bì của đường tiêu hóa. Một nhóm tế bào khác liên quan đến môi lưng trên đường giữa trở thành dây da, được đặt tên như vậy vì nó tạo thành một thanh trung bì - dây sống - kéo dài xuống phía dưới.

916 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật (A) Tấm thần kinh A (B) Nếp gấp thần kinh ^ /Rãnh thần kinh Notochord Ectoderm Mesoderm Endoderm Ống thần kinh Biểu bì 44.14 Thần kinh ở động vật có xương sống (A) Khi bắt đầu quá trình thần kinh, ngoại bì của tấm thần kinh (màu xanh lá cây) là căn hộ. (B) Tấm thần kinh lõm vào và gấp lại, tạo thành một ống. (C,D) Ống thần kinh đã hình thành hoàn chỉnh được nhìn thấy (C) ở dạng sơ đồ và (D) trong ảnh hiển vi điện tử quét của phôi gà. trung tâm của phôi. Những ô này cũng có chức năng tổ chức quan trọng (xem Hình 44.8). Dây sống hỗ trợ cấu trúc cho phôi đang phát triển và ở động vật có xương sống được thay thế bằng cột sống. Khả năng tổ chức của chordamesoderm cho phép ngoại bì nằm phía trên trở thành ngoại bì thần kinh (xem Hình 44.12). Nó thực hiện điều này bằng cách biểu hiện các phân tử tín hiệu (một phân tử được gọi một cách thích hợp là Noggin và một phân tử khác gọi là Chodin) khởi đầu sự phân biệt các bộ phận khác nhau của hệ thần kinh. Thần kinh liên quan đến sự hình thành một ống thần kinh bên trong từ một tấm tế bào bên ngoài. Các dấu hiệu đầu tiên của sự rối loạn thần kinh là lớp ngoại bì nằm trên dây sống bị dẹt và dày lên; vùng dày lên này tạo thành tấm thần kinh (Hình 44.1 4A). Các cạnh của tấm thần kinh chạy theo hướng trước sau tiếp tục dày lên để tạo thành các đường gờ hoặc nếp gấp. Giữa các nếp gấp thần kinh này, một rãnh hình thành và sâu hơn khi các nếp gấp cuộn qua nó để hội tụ về đường giữa. Các nếp gấp hợp nhất lại, tạo thành một hình trụ, ống thần kinh và một lớp ngoại bì biểu bì nằm phía trên liên tục (Hình 44.1 4B-D). Các tế bào từ phần bên nhất của tấm thần kinh không trở thành một phần của ống thần kinh mà tách ra khỏi nó và nằm giữa ống thần kinh và lớp biểu bì phía trên. Các tế bào mào thần kinh này di chuyển ra ngoài để dẫn dắt sự phát triển các kết nối giữa hệ thần kinh trung ương (não và tủy sống) và phần còn lại của cơ thể. Ống thần kinh phát triển phình ra ở đầu trước, trở thành các bộ phận chính của não; phần còn lại của ống trở thành tủy sống. Ở người, việc các nếp gấp thần kinh không hợp nhất ở vùng sau này sẽ dẫn đến tật nứt đốt sống, một dị tật bẩm sinh trong đó tủy sống bị lộ ra do các đốt sống không hợp nhất. Nếu các nếp gấp không hợp nhất ở đầu trước, trẻ sơ sinh có thể phát triển mà không có não trước (tình trạng này gọi là bệnh thiếu não). Mặc dù một số yếu tố di truyền có thể gây ra những khiếm khuyết này nhưng các yếu tố khác là do môi trường, bao gồm cả chế độ ăn uống của người mẹ. Tỷ lệ dị tật ống thần kinh ở Hoa Kỳ vào đầu những năm 1900 cao tới 1 trên 300 ca sinh sống; ngày nay nó ít hơn 1 trên 1.000. Yếu tố chính trong sự cải thiện này là việc đưa axit folic (một loại vitamin B, còn được gọi là folate) vào chế độ ăn của người mẹ. Điều cần thiết là phụ nữ mang thai cần bổ sung đủ axit folic. Sự phân chia cơ thể phát triển trong quá trình thần kinh. Sơ đồ cơ thể của động vật có xương sống, giống như động vật chân đốt,bao gồm các phân đoạn lặp lại được sửa đổi trong quá trình phát triển. Những phân đoạn này được thể hiện rõ nhất dưới dạng lặp đi lặp lại của các đốt sống, xương sườn, dây thần kinh và cơ dọc theo trục trước-sau. Khi ống thần kinh hình thành, các mô trung bì tập hợp dọc theo hai bên của dây sống để tạo thành các khối tế bào phân đoạn, riêng biệt gọi là somite (Hình 44.1 5). Một số tế bào tạo ra các tế bào sẽ trở thành đốt sống, xương sườn, cơ của thân và các chi. Các dây thần kinh kết nối não và tủy sống với các mô và cơ quan trên khắp cơ thể cũng được sắp xếp theo từng đoạn. Các đốt này giúp hướng dẫn việc tổ chức các dây thần kinh ngoại biên này, nhưng các dây thần kinh này không có nguồn gốc từ trung bì. Như chúng ta đã thấy ở trên, khi ống thần kinh hợp nhất, các tế bào mào thần kinh vỡ ra và di chuyển vào trong giữa lớp biểu bì và một số nơi và qua một số nơi. Những tế bào mào thần kinh này có số phận khác nhau, bao gồm cả sự phát triển của các dây thần kinh ngoại biên. Khi sự phát triển tiến triển, các phần khác nhau của cơ thể sẽ thay đổi. Các vùng của tủy sống khác nhau, các vùng của cột sống khác nhau ở chỗ một số đốt sống phát triển các xương sườn với nhiều kích cỡ khác nhau, số khác thì không, chân trước phát sinh ở phần trước của phôi và chân sau phát sinh ở vùng sau. Các gen Hox kiểm soát sự phát triển dọc theo trục trước-sau. Làm thế nào mà lớp trung bì ở phần trước của phôi chuột được lập trình để tạo ra chân trước thay vì chân sau? Trong Phần 19.4, chúng ta đã thấy các gen nội địa kiểm soát sự phân chia cơ thể ở Drosophila như thế nào. Chúng tôi cũng biết được rằng tất cả các gen ở nhà đều chứa mộtchúng ta đã thấy các gen nội địa kiểm soát sự phân chia cơ thể ở Drosophila như thế nào. Chúng tôi cũng biết được rằng tất cả các gen ở nhà đều chứa mộtchúng ta đã thấy các gen nội địa kiểm soát sự phân chia cơ thể ở Drosophila như thế nào. Chúng tôi cũng biết được rằng tất cả các gen ở nhà đều chứa một

44.4 Các cơ quan và hệ cơ quan phát triển như thế nào? 917(A)…và trung mô dưới sẽ hình thành nên sụn đốt sống và xương sườn. Di chuyển tế bào trung mô Phôi gà 7 ngày Các tế bào mào thần kinh di chuyển giữa các lớp và sẽ tạo ra dây thần kinh và các mô khác. Phôi gà 2 ngày Mào thần kinh Lớp biểu bì Một số ống thần

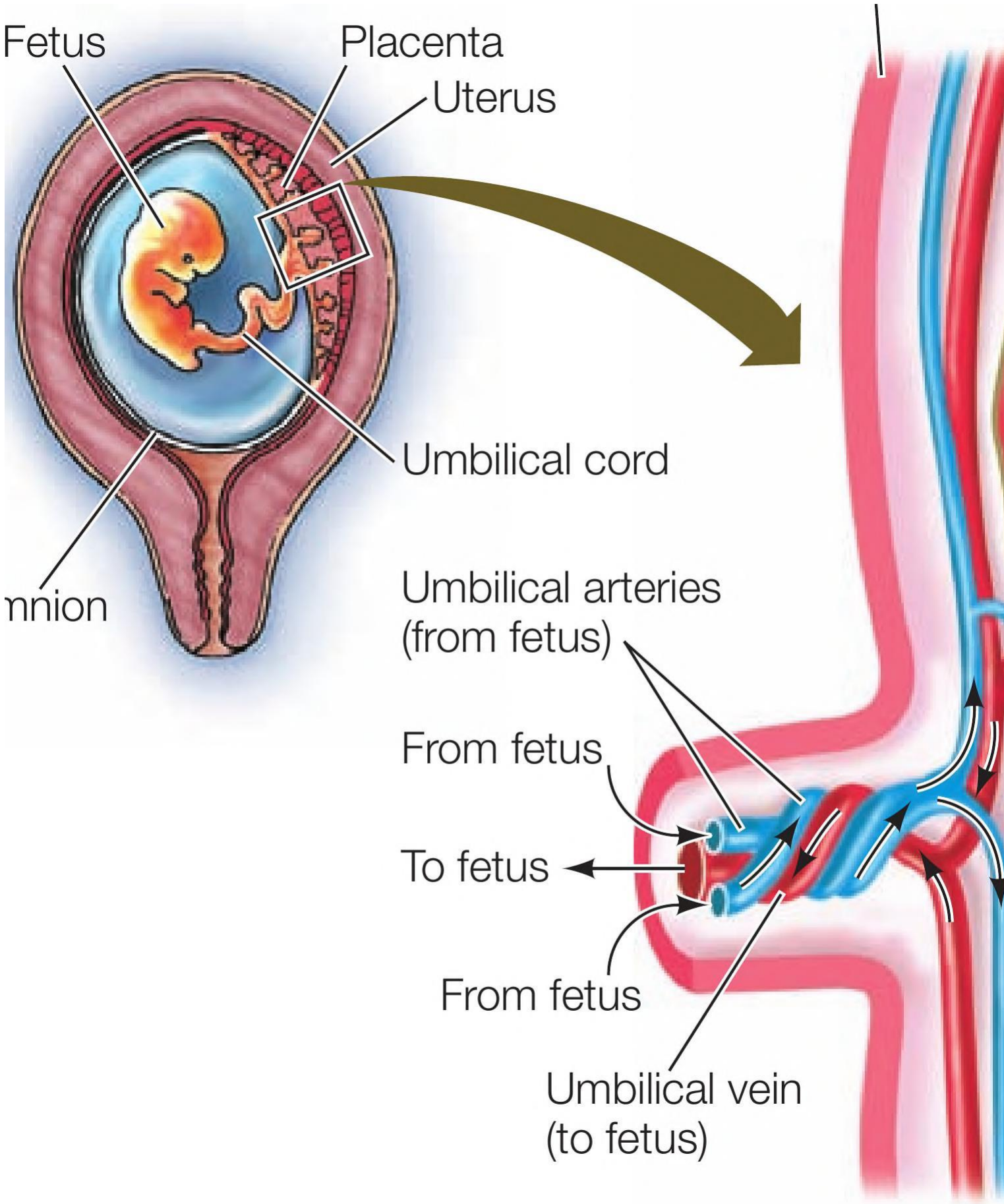
kinh Dây sống Phôi gà 4 ngày Tế bào mào thần kinh Ống thần kinh Các đoạn mô-somites lặp đi lặp lại từ trung bì ở hai bên của ống thần kinh. Mỗi nơi chia thành ba lớp tế bào. Phần trên sẽ góp phần hình thành nên lớp hạ bì của da... ...phần giữa của các cơ... Hình thành một phần nào đó Ống thần kinh Một số Mô trung bì (sẽ trở thành một số phần) 44.15 Sự phân chia cơ thể đang phát triển (A) Các khối mô lặp đi lặp lại được gọi là một phần hình thành trên hai bên ống thần kinh. Cơ, sụn, xương và lớp bên trong của da hình thành từ một số nơi. (B) Trong ảnh chụp vi điện tử quét này về sự hình thành một số điểm trong phôi gà, lớp ngoại bì phía trên đã được loại bỏ và ống thần kinh và một số điểm được nhìn thấy từ phía trên. Trình tự DNA được gọi là homeobox. Một số gen điều khiển quá trình tạo dạ dày ở ếch là gen hộp nội địa - ví dụ, ngỗng và siamois. Ở động vật có xương sống, các gen nội địa kiểm soát sự biệt hóa dọc theo trục cơ thể trước-sau được gọi là gen Hox. Ở động vật có vú, bốn phức hợp gen Hox cư trú trên các nhiễm sắc thể khác nhau thành từng cụm khoảng 10 gen. Đáng chú ý, sự biểu hiện theo thời gian và không gian của các gen này tuân theo cùng một kiểu như trật tự tuyến tính trên nhiễm sắc thể của chúng. Tức là các gen Hox gần nhất với gen 3' phần cuối của mỗi phức hợp gen được biểu hiện đầu tiên và ở phần trước của phôi. Các gen Hox ở vị trí 5' phần cuối của phức hợp gen được biểu hiện muộn hơn và ở phần sau của phôi. Kết quả là, các đoạn khác nhau của phôi nhận được sự kết hợp khác nhau của các sản phẩm gen Hox, đóng vai trò là yếu tố phiên mã (Hình 44.1 6; xem thêm Hình 20.2). Trong khi các gen Hox cung cấp cho tế bào thông tin về vị trí của chúng trên trục cơ thể trước-sau, các gen khác cung cấp thông tin về vị trí lưng-bụng của chúng. Các mô ở mỗi đoạn cơ thể phân biệt theo vị trí lưng bụng của chúng. Dây sống cung cấp nhiều tín hiệu như vậy. Một ví dụ về sự khác biệt giữa lưng-bụng được thấy ở tủy sống; các kết nối thần kinh cảm giác phát triển ở vùng lưng và các kết nối thần kinh vận động ở vùng bụng. Protein Sonic hedgehog (được đặt tên theo nhân vật trong trò chơi điện tử), được biểu hiện trong dây sống của động vật có vú, tạo ra các tế bào trong ống thần kinh phía trên (tức là các tế bào gần như bụng của ống) trở thành tế bào thần kinh vận động. bl b2 b3 b4 â– II I b5 b6 b7 b8 b9 Hoxb Độ dốc biểu hiện từ trước ra sau của phôi 44.16 Sự phân chia cơ thể kiểm soát gen Hox Các gen Hox được biểu hiện dọc theo trục trước-sau của phôi theo thứ tự giống như sự sắp xếp của chúng giữa các 3' và 5' đầu cuối của phức hợp gen.Là kết quả của sự sao chép gen trong quá trình tiến hóa, động vật có xương sống có bốn bản sao của phức hợp gen Hox.

918 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật Phôi gà 5 ngày Sau khi cơ thể phát triển phân chia, quá trình hình thành các cơ quan và hệ cơ quan diễn ra nhanh chóng. Sự phát triển của một cơ quan bao gồm các tương tác quy nạp sâu rộng thuộc loại chúng ta đã thấy trong ví dụ về mắt của động vật có xương sống (xem Hình 19.4). Những tương tác quy nạp này là trọng tâm nghiên cứu hiện nay của các nhà sinh học phát triển. RECAP Gastrulation thiết lập các tương tác mô để bắt đầu quá trình hình thành cơ quan. Quá trình thần kinh được bắt đầu bởi trung bì tổ chức tạo thành dây sống. - Trình bày sự hình thành ống thần kinh ở động vật có xương sống. Xem trang. 916 và Hình 44.14 â€¢ Một số vết liên quan như thế nào đến sự phân chia trục cơ thể? Xem trang. 916 và Hình 44.15 â€¢ Giải thích gen Hox là gì và chúng hướng dẫn các kiểu phân biệt dọc theo trục cơ thể như thế nào. (Bạn có thể muốn tham khảo lại Phần 19.4 để biết thêm thông tin về gen Hox.) Xem trang 916-917 và Hình 44.16 Chúng ta đã thấy cấu trúc cơ bản của phôi đang phát triển phát sinh như thế nào, thông qua việc hình thành phần trước-sau và phần lưng. - trục bụng, sự hình thành ống thần kinh và sự xuất hiện của sơ đồ cơ thể phân đoạn. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét các sự kiện phát triển dẫn đến sự hình thành các cấu trúc hỗ trợ phôi đang phát triển: màng ngoài phôi và nhau thai. Phôi đang phát triển được duy trì như thế nào? Có nhiều điều về một loài bò sát, chim hoặc động vật có vú đang phát triển hơn là bản thân phôi thai. Như đã đề cập trước đó, phôi của những động vật có xương sống này được bao quanh bởi một số màng ngoài phôi có nguồn gốc từ phôi nhưng không phải là một phần của nó. Màng ngoài phôi có chức năng dinh dưỡng, trao đổi khí và loại bỏ chất thải. Ở động vật có vú, chúng tương tác với các mô của mẹ để tạo thành nhau thai. Mối quan hệ tiến hóa giữa màng ngoài phôi của chim và động vật có vú đã được thảo luận ở Phần 33.4. Màng ngoài phôi hình thành với sự đóng góp của tất cả các lớp mầm. Con gà là một ví dụ điển hình về cách màng ngoài phôi hình thành từ các lớp mầm được tạo ra trong quá trình hình thành dạ dày. Ở gà con, bốn màng hình thành - túi noãn hoàng, màng allantoic, màng ối và màng đệm. Túi noãn hoàng là túi đầu tiên được hình thành và nó được hình thành bằng cách mở rộng lớp nguyên bào dưới cùng với một số trung bì lân cận. Túi noãn hoàng phát triển để bao bọc toàn bộ lòng đỏ vào trong trứng (Hình 44.17). Nó co lại

ở phía trên tạo thành một ống nối liền với ruột của phôi. Tuy nhiên, lòng đỏ không đi qua ống này. Lòng đỏ được tiêu hóa bởi các tế bào của túi noãn hoàng và các chất dinh dưỡng được vận chuyển đến phôi thông qua các mạch máu hình thành từ trung bì và lót bề mặt ngoài của túi noãn hoàng. Màng ối cũng là sự phát triển tự nhiên của Phôi (đầu) Màng ối. Màng ngoài phôi đầu tiên là túi noãn hoàng, đang hình thành trong phôi 5 ngày. Trung bì và ngoại bì vượt ra ngoài phôi để tạo thành màng đệm và màng ối.Các mô trung bì và nội bì tạo thành allantois, một túi chứa chất thải trao đổi chất. - - - y Khoang ối Chorion Túi lòng đỏ Allantois Allantoic Màng phôi Ruột Amnion / \ Các lớp trung bì và ngoại bì hợp nhất bên dưới lòng đỏ sao cho màng đệm nằm dọc theo vỏ. - - - y 44.17 Màng ngoài phôi Ở chim và động vật có vú, phôi cấu tạo nên bốn màng ngoài phôi. Ở chim, túi noãn hoàng bao quanh lòng đỏ, màng ối và màng đệm bao quanh phôi. Chất lỏng do màng ối tiết ra lấp đầy khoang ối, cung cấp môi trường nước cho phôi. Màng đệm cùng với màng allantoic làm trung gian trao đổi khí giữa phôi và môi trường của nó. Allantois lưu trữ các chất thải của phôi. (Xem thêm Hình 33.19.) Đến Hoạt động 44.1 Màng ngoài phôi Lifel 0e.com/ac44. 1 nội bì ngoài phôi cộng với trung bì liền kề. Nó tạo thành allantois, một túi để lưu trữ chất thải trao đổi chất. Ngoại bì và trung bì kết hợp và vượt ra ngoài giới hạn của phôi để tạo thành các màng ngoài phôi khác. Hai lớp tế bào trải dài dọc theo bên trong vỏ trứng, cả trên phôi và bên dưới túi noãn hoàng. Nơi gặp nhau, chúng hợp nhất, tạo thành hai màng, màng ối bên trong và màng đệm bên ngoài. Màng ối bao quanh phôi, tạo thành khoang ối. Màng ối tiết chất lỏng vào khoang, cung cấp môi trường bảo vệ cho phôi. Màng ngoài, màng đệm, tạo thành một màng liên tục ngay dưới vỏ trứng (xem Hình 44.17). Nó hạn chế sự mất nước từ trứng và cũng hoạt động với màng allantoic mở rộng để trao đổi khí hô hấp giữa phôi và thế giới bên ngoài.Màng ối tiết chất lỏng vào khoang, cung cấp môi trường bảo vệ cho phôi. Màng ngoài, màng đệm, tạo thành một màng liên tục ngay dưới vỏ trứng (xem Hình 44.17). Nó hạn chế sự mất nước từ trứng và cũng hoạt động với màng allantoic mở rộng để trao đổi khí hô hấp giữa phôi và thế giới bên ngoài.Màng ối tiết chất lỏng vào khoang, cung cấp môi trường bảo vệ cho phôi. Màng ngoài, màng đệm, tạo thành một màng liên tục ngay dưới vỏ trứng (xem Hình 44.17). Nó hạn chế sự mất nước từ trứng và cũng hoạt động với màng allantoic mở rộng để trao đổi khí hô hấp giữa phôi và thế giới bên ngoài.

44.6 Các giai đoạn phát triển của con người là gì? 919 2 Tháng Màng ối Màng đệm (phần thai nhi Phần màng ối của nhau thai) của nhau thai Tĩnh mạch rốn (đến thai nhi) Lông nhung màng đệm Tĩnh mạch mẹ x Động mạch mẹ (đến mẹ) (từ mẹ) 44.18 Nhau thai của động vật có vú Ở người và hầu hết các động vật có vú khác, chất dinh dưỡng và Chất thải được trao đổi giữa máu mẹ và máu thai nhi trong nhau thai, hình thành từ màng đệm và các mô của thành tử cung. Phôi được gắn vào nhau thai bằng dây rốn. Các mạch máu phôi xâm nhập vào mô nhau thai để hình thành các nhung mao màng đệm giống như ngón tay. Máu mẹ chảy vào các khoảng trống xung quanh nhung mao và máu nhau thai chảy qua nhung mao để các chất dinh dưỡng và khí hô hấp có thể được trao đổi giữa máu mẹ và máu thai nhi. Màng ngoài phôi ở động vật có vú tạo thành nhau thai Ở động vật có vú có nhau thai, màng ngoài phôi đầu tiên được hình thành là lá nuôi (xem Hình 44.4C và 44.5). Khi phôi nang đến tử cung và nở ra từ vùng trong suốt bao bọc của nó, các tế bào nguyên bào nuôi sẽ tương tác trực tiếp với nội mạc tử cung. Các phân tử bám dính biểu hiện trên bề mặt của các tế bào này sẽ gắn chúng vào thành tử cung. Bằng cách tiết ra các enzym phân giải protein, nguyên bào nuôi đào sâu vào nội mạc tử cung, bắt đầu quá trình làm tổ. Cuối cùng, toàn bộ nguyên bào nuôi nằm trong thành tử cung. Các tế bào nguyên bào nuôi phóng ra vô số lông nhung, để tăng diện tích bề mặt tiếp xúc với máu mẹ. Trong khi đó, các tế bào nguyên bào dưới sinh sôi nảy nở để hình thành nên túi noãn hoàng ở chim. Nhưng hầu như không có lòng đỏ trong trứng của động vật có vú có nhau thai, vì vậy túi noãn hoàng đóng góp các mô trung bì tương tác với các mô nguyên bào nuôi để tạo thành màng đệm. Màng đệm cùng với các mô của thành tử cung tạo ra nhau thai, cơ quan trao đổi chất dinh dưỡng, khí hô hấp và chất thải trao đổi chất giữa mẹ và phôi (Hình 44.18). Đồng thời, túi noãn hoàng đang hình thành từ nguyên bào dưới, nguyên bào ngoại tạo ra màng ối, màng ối phát triển để bao bọc toàn bộ phôi trong khoang ối chứa đầy chất lỏng. Sự vỡ màng ối và màng đệm cũng như mất nước ối ("vỡ ối") báo trước sự bắt đầu chuyển dạ ở con người. Allantois cũng phát triển ở động vật có vú, nhưng tầm quan trọng của nó phụ thuộc vào mức độ chất thải nitơ có thể được vận chuyển qua nhau thai. Nhau thai con người xử lý hiệu quả các chất thải nitơ của thai nhi, do đó túi niệu của con người có kích thước nhỏ. Ngược lại, nhau thai lợn không có khả năng loại bỏ chất thải nitơ từ bào thai tốt nên túi mật của

lợn có kích thước lớn. Ở người và các động vật có vú có nhau thai khác, các mô túi niệu góp phần hình thành dây rốn, nhờ đó phôi được gắn vào nhau thai (xem Hình 33.19B). Thông qua các mạch máu của dây rốn, chất dinh dưỡng và oxy từ mẹ đến được thai nhi đang phát triển và thải ra ngoài,bao gồm carbon dioxide và urê, được loại bỏ. TÓM TẮT Màng ngoài phôi của loài bò sát, chim và động vật có vú duy trì phôi đang phát triển. Ở loài bò sát và chim, những màng này bao quanh phôi bên trong quả trứng có vỏ. Ở động vật có vú, màng ngoài phôi tạo thành nhau thai, một cơ quan trao đổi chất dinh dưỡng, khí hô hấp và chất thải trao đổi chất giữa mẹ và phôi. â€¢Mô tả từng màng trong số bốn màng ngoài phôi và chức năng của chúng trong quá trình phát triển của trứng gà. Xem trang. 918 và Hình 44.17 â€¢ Giải thích vai trò của nguyên bào nuôi trong sự phát triển ban đầu của phôi động vật có vú. Xem trang. 919 và Hình 44.5 Các giai đoạn phát triển của con người là gì? Ở người, quá trình mang thai hay mang thai kéo dài khoảng 266 ngày hoặc 9 tháng. Thời gian mang thai ngắn hơn ở động vật có vú nhỏ hơn - chẳng hạn như 21 ngày ở chuột - và ở động vật có vú lớn hơn thì dài hơn - 330 ngày ở ngựa và 600 ngày ở voi. Các sự kiện mang thai của con người có thể được chia thành ba tam cá nguyệt, mỗi tam cá nguyệt khoảng 3 tháng.


Fetus
Placenta
Uterus
Umbilical cord
nnion
Umbilical arteries
(from fetus)
From fetus
To fetus
From fetus
Umbilical vein
(to fetus)

920 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật (A) 4 tuần 44.19 Các giai đoạn phát triển của con người (A) Ở tuần thứ 4, hầu hết các hệ cơ quan của phôi đã được hình thành và tim đang đập. (B) Cấu trúc cơ thể của phôi thai 8 tuần tuổi này đang hình thành nhanh chóng và rõ ràng nó là con đực. Dây rốn gắn phôi vào nhau thai (phía trên bên trái). (C) Khi được 4 tháng, thai nhi đã hình thành đầy đủ các chi bằng ngón tay, ngón chân và di chuyển tự do trong khoang ối. (D) Thai nhi này vẫn khỏe mạnh ở tháng thứ chín. Chẳng bao lâu nữa, phổi của nó sẽ đủ trưởng thành để bắt đầu các cơn co thắt và sinh nở. Chiều dài thực tế ~0,4 cm (4 mm) (B) 8 Tuần Chiều dài thực tế -3 cm (C) 4 tháng (D) 9 tháng Chiều dài thực tế -10 cm Chiều dài thực tế -40 cm Sự phát triển của cơ quan bắt đầu trong ba tháng đầu Quá trình cấy ghép của con người phôi nang bắt đầu khoảng 6 ngày sau khi thụ tinh. Sau khi làm tổ, quá trình hình thành dạ dày xảy ra, các mô biệt hóa, nhau thai hình thành và các cơ quan bắt đầu phát triển. Tim bắt đầu đập vào tuần thứ 4 và các chi được hình thành vào tuần thứ 8 (Hình 44.1 9A,B). Vào cuối tam cá nguyệt đầu tiên, hầu hết các cơ quan đã bắt đầu hình thành. Phôi dài khoảng 8 cm và nặng khoảng 40 gram (dưới 2 ounce). Vào khoảng thời gian này, phôi người được gọi là bào thai về mặt y tế và pháp lý. (Sự khác biệt giữa phôi và thai nhi không được thực hiện ở các động vật có vú khác; chẳng hạn, chuột đang phát triển vẫn còn là phôi cho đến khi chúng được sinh ra.) Ba tháng đầu tiên là thời gian phân chia tế bào và biệt hóa mô nhanh chóng. Các tầng truyền tín hiệu và chuỗi phân nhánh của các quá trình phát triển đang ở giai đoạn đầu. Do đó, ba tháng đầu tiên là giai đoạn phôi thai nhạy cảm nhất với tổn thương do phóng xạ, thuốc, hóa chất và mầm bệnh có thể gây dị tật bẩm sinh. Phôi thai có thể bị hư hỏng trước khi người mẹ nhận ra mình đang mang thai. Một trường hợp điển hình là thalidomide, một loại thuốc được kê đơn rộng rãi ở châu Âu vào cuối những năm 1950 để điều trị chứng buồn nôn. Những phụ nữ dùng thuốc này vào tuần thứ 4 và thứ 5 của thai kỳ, khi các chi của phôi thai đang bắt đầu hình thành sẽ sinh ra những đứa trẻ bị thiếu tay chân hoặc dị dạng nghiêm trọng. Hệ thống cơ quan phát triển và trưởng thành trong tam cá nguyệt thứ hai và thứ ba. Trong tam cá nguyệt thứ hai, thai nhi phát triển nhanh chóng với trọng lượng khoảng 600 gram. Các chi của thai nhi dài ra, các ngón tay, ngón chân và các đặc điểm trên khuôn mặt trở nên hoàn thiện (Hình 44.1 9C). Lông mày và móng tay mọc dài, hệ thần kinh của thai nhi cũng phát triển nhanh chóng. Những chuyển động của thai nhi được người mẹ cảm nhận lần đầu tiên vào đầu tam cá nguyệt thứ hai và dần dần trở nên mạnh mẽ và phối hợp hơn. Thai nhi phát triển nhanh chóng trong tam cá nguyệt thứ ba (Hình 44.1 9D). Khi giai đoạn cuối cùng này kết thúc, các cơ quan nội tạng trưởng thành. Hệ thống tiêu hóa bắt đầu hoạt động, gan dự trữ glycogen, thận sản xuất nước tiểu và não trải qua các chu kỳ ngủ và thức.Một đứa trẻ sơ sinh được sinh ra khi cơ quan quan trọng cuối cùng của nó - phổi - trưởng thành. Mặc dù phôi thai trong ba tháng đầu là đối tượng dễ bị ảnh hưởng bởi tác dụng phụ của thuốc, hóa chất và bệnh tật nhất nhưng khả năng bị ảnh hưởng nghiêm trọng do tiếp xúc với các yếu tố môi trường vẫn tồn tại trong suốt thai kỳ. Suy dinh dưỡng protein và tiếp xúc với rượu và khói thuốc lá là những ví dụ về các yếu tố có thể dẫn đến cân nặng khi sinh thấp, chậm phát triển trí tuệ và các biến chứng phát triển khác. Những thay đổi phát triển tiếp tục trong suốt cuộc đời Sự phát triển không kết thúc khi sinh ra. Sự tăng trưởng tiếp tục cho đến khi đạt được kích thước trưởng thành và ngay cả khi ngừng tăng trưởng, các cơ quan của cơ thể vẫn tiếp tục tự sửa chữa và làm mới thông qua các chu kỳ thay thế tế bào bởi thế hệ tế bào gốc không biệt hóa. Đặc biệt ở con người, những thay đổi phát triển to lớn xảy ra trong não trong những năm từ sơ sinh đến tuổi thiếu niên. Đặc biệt trong những năm đầu đời, tổ chức của hệ thần kinh có rất nhiều tính linh hoạt khi các kết nối giữa các tế bào thần kinh phát triển.

44.6 Các giai đoạn phát triển của con người là gì? 921 Ví dụ, một đứa trẻ có mắt lệch (một tình trạng được gọi là lác) sẽ chủ yếu sử dụng một mắt. Các kết nối với não từ một mắt sẽ trở nên mạnh mẽ trong khi các kết nối từ mắt kia vẫn yếu và trẻ sẽ phát triển với thị lực và nhận thức sâu sắc giảm. Nếu sự liên kết của mắt được điều chỉnh trong 3 năm đầu đời, các kết nối giữa mắt và não có thể được cải thiện và trẻ có khả năng phát triển thị lực bình thường. Sau 3 tuổi, các biện pháp khắc phục ít có khả năng mang lại sự cải thiện và tình trạng suy giảm thị lực có thể vẫn tồn tại. Do đó, tính linh hoạt trong quá trình phát triển hệ thống thị giác của con người suy giảm trong thời thơ ấu. Tuy nhiên, dữ liệu gần đây chỉ ra rằng nó không bị mất hoàn toàn và có thể được kích hoạt lại ngay cả ở tuổi trưởng thành. Quá trình mang thai của con người kéo dài 9 tháng và được chia thành ba tam cá nguyệt. Vào cuối tam cá nguyệt thứ nhất, thai nhi còn rất nhỏ nhưng hầu hết các cơ quan đã bắt đầu hình thành. Trong tam cá nguyệt thứ hai, chân tay dài ra và thai nhi cử động. Đến cuối tam cá nguyệt

thứ ba, hầu hết các cơ quan đã bắt đầu hoạt động. â€¢ Tại sao phôi thai trong ba tháng đầu lại đặc biệt nhạy cảm với các rủi ro môi trường? Xem trang. 920 Sau khi phác thảo ngắn gọn cách các mô đa bào và hệ cơ quan hình thành từ một tế bào (trứng được thụ tinh), phần còn lại của học phần này sẽ thảo luận về chức năng sinh lý của các hệ cơ quan. Ba chương tiếp theo sẽ mô tả hoạt động của hệ thần kinh có lẽ phức tạp nhất trong số này, hệ thần kinh của động vật có xương sống. Bón phân kích hoạt sự phát triển như thế nào? â € ¢ Tinh trùng và trứng đóng góp khác nhau cho hợp tử. Tinh trùng đóng góp một nhân đơn bội và ở hầu hết các loài là một trung thể. Trứng đóng góp nhân đơn bội, chất dinh dưỡng, ribosome, ty thể, mRNA và protein. â € ¢ Ở động vật lưỡng cư, nội dung tế bào chất của trứng không được phân bố đồng nhất và chúng được sắp xếp lại sau khi thụ tinh để hình thành các trục chính của phôi tương lai. Các phân tử dinh dưỡng thường được tìm thấy ở bán cầu thực vật, trong khi hạt nhân được tìm thấy ở bán cầu động vật. Ôn lại Hình 44.1, 44.2 Nguyên phân phân chia phôi sớm như thế nào? Sự phân cắt là thời kỳ tế bào phân chia nhanh chóng. Ngoại trừ ở động vật có vú, rất ít biểu hiện gen xảy ra trong quá trình phân chia. Sự phân cắt có thể hoàn toàn hoặc không đầy đủ, và kiểu phân chia tế bào phụ thuộc vào hướng của các trục phân bào. Kết quả của sự phân cắt là một quả bóng hoặc khối tế bào được gọi là blastula. Ôn lại Hình 44.3 â€¢ Sự phân chia tế bào sớm ở động vật có vú là đặc biệt ở chỗ diễn ra chậm và cho phép biểu hiện gen sớm trong quá trình này. Những phân chia tế bào này tạo ra một phôi nang bao gồm một khối tế bào bên trong trở thành phôi và một khối tế bào bên ngoài phát triển thành lá nuôi. Vào thời điểm làm tổ, lá nuôi phôi tiết ra các phân tử giúp phôi nang bám vào thành tử cung. Ôn lại các hình 44.4, 44.5 Làm thế nào dòng chảy định hướng của dịch ngoại bào qua nút kích thích sự bất đối xứng trái-phải trong biểu hiện và phát triển gen? ĐÁP ÁN Bao quanh nút là các tế bào có lông mao không di động được cho là có khả năng cảm nhận hướng dòng chất lỏng chảy qua nút. Có hai giả thuyết về cách thức hoạt động của các lông mao này, một giả thuyết về mặt hóa học và một giả thuyết về cơ học. Cả hai cơ chế cảm giác đều được lông mao sử dụng ở những nơi khác trong cơ thể. Ở mũi, các lông mao của tế bào khứu giác cảm nhận được các chất hóa học. Trong tai, lông mao bị sóng âm uốn cong, mở ra các kênh ion. Dòng chất lỏng chảy qua nút sang trái chắc chắn có thể tạo ra lực cơ học lên các lông mao không cử động được phân bố ở hai bên nút. Tuy nhiên, nghiên cứu khác lại ủng hộ khả năng truyền tín hiệu hóa học. Nghiên cứu trên nút chuột cho thấy rằng việc đập của lông mao khiến các protein có phạm vi kích thước nhất định tạo thành một gradient nồng độ trên nút. Quan trọng hơn, người ta phát hiện ra rằng các tế bào hạch tiết ra các túi nhỏ bị dòng chảy cuốn về phía bên trái của hạch và vỡ ra khi chúng tiếp xúc với các lông mao không di động của các tế bào xung quanh. Nội dung của các túi này có thể là các tín hiệu hóa học khởi đầu sự bất đối xứng trái phải trong quá trình biểu hiện và phát triển gen. CHƯƠNG 44 – Một bản đồ số phận có thể được tạo ra bằng cách dán nhãn các phôi bào cụ thể và quan sát những mô và cơ quan nào được hình thành bởi thế hệ con cháu của chúng. Ôn lại Hình 44.6 – Một số loài trải qua quá trình phát triển khảm, trong đó số phận của mỗi tế bào được xác định trong quá trình phân chia ban đầu. Các loài khác, bao gồm cả động vật có xương sống, trải qua quá trình phát triển có điều hòa, trong đó các tế bào còn lại có thể bù đắp cho các tế bào bị mất trong quá trình phân chia sớm. Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? ™ Quá trình tạo dạ dày bao gồm các chuyển động lớn của tế bào tạo ra ba lớp mầm và đặt các tế bào từ các vùng khác nhau của phôi bào vào các liên kết mới với nhau. Xem lại Hình 44.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 44.1 â€¢ Bước đầu tiên của quá trình hình thành dạ dày của nhím biển và lưỡng cư là sự chuyển động vào trong của một số phôi bào nhất định. Vị trí chuyển động vào trong trở thành blastopore. Các tế bào di chuyển vào phôi nang sẽ trở thành nội bì và trung bì; các tế bào còn lại ở bên ngoài sẽ trở thành ngoại bì. Các yếu tố tế bào chất trong tế bào cực thực vật rất cần thiết để bắt đầu sự phát triển. Ôn lại Hình 44.7, 44.8 â€¢ Môi lưng của phôi bào lưỡng cư là vị trí quan trọng để xác định tế bào. Nó được gọi là chất tổ chức phôi chính vì nó tạo ra sự quyết định trong các tế bào đi qua nó trong quá trình hình thành dạ dày. Ôn lại Hình 44.8, 44.9, 44.10, HƯỚNG DẪN Animated 44.2 tiếp theoCả hai cơ chế cảm giác đều được lông mao sử dụng ở những nơi khác trong cơ thể. Ở mũi, các lông mao của tế bào khứu giác cảm nhận được các chất hóa học. Trong tai, lông mao bị sóng âm uốn cong, mở ra các kênh ion. Dòng chất lỏng chảy qua nút sang trái chắc chắn có thể tạo ra lực cơ học lên các lông mao không cử động được phân bố ở hai bên nút. Tuy nhiên, nghiên cứu khác lại ủng hộ khả năng truyền tín hiệu hóa học. Nghiên cứu trên nút chuột cho thấy rằng việc đập của lông mao khiến các protein có phạm vi kích thước nhất định tạo thành một gradient nồng độ trên nút. Quan trọng hơn, người ta phát hiện ra rằng các tế bào hạch tiết ra các túi nhỏ bị dòng chảy cuốn về phía bên trái của hạch và vỡ ra khi chúng tiếp xúc với các

lông mao không di động của các tế bào xung quanh. Nội dung của các túi này có thể là các tín hiệu hóa học khởi đầu sự bất đối xứng trái phải trong quá trình biểu hiện và phát triển gen. CHƯƠNG 44 – Một bản đồ số phận có thể được tạo ra bằng cách dán nhãn các phôi bào cụ thể và quan sát những mô và cơ quan nào được hình thành bởi thế hệ con cháu của chúng. Ôn lại Hình 44.6 – Một số loài trải qua quá trình phát triển khảm, trong đó số phận của mỗi tế bào được xác định trong quá trình phân chia ban đầu. Các loài khác, bao gồm cả động vật có xương sống, trải qua quá trình phát triển có điều hòa, trong đó các tế bào còn lại có thể bù đắp cho các tế bào bị mất trong quá trình phân chia sớm. Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? ™ Quá trình tạo dạ dày bao gồm các chuyển động lớn của tế bào tạo ra ba lớp mầm và đặt các tế bào từ các vùng khác nhau của phôi bào vào các liên kết mới với nhau. Xem lại Hình 44.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 44.1 â€¢ Bước đầu tiên của quá trình hình thành dạ dày của nhím biển và lưỡng cư là sự chuyển động vào trong của một số phôi bào nhất định. Vị trí chuyển động vào trong trở thành blastopore. Các tế bào di chuyển vào phôi nang sẽ trở thành nội bì và trung bì; các tế bào còn lại ở bên ngoài sẽ trở thành ngoại bì. Các yếu tố tế bào chất trong tế bào cực thực vật rất cần thiết để bắt đầu sự phát triển. Ôn lại Hình 44.7, 44.8 â€¢ Môi lưng của phôi bào lưỡng cư là vị trí quan trọng để xác định tế bào. Nó được gọi là chất tổ chức phôi chính vì nó tạo ra sự quyết định trong các tế bào đi qua nó trong quá trình hình thành dạ dày. Ôn lại Hình 44.8, 44.9, 44.10, HƯỚNG DẪN Animated 44.2 tiếp theoCả hai cơ chế cảm giác đều được lông mao sử dụng ở những nơi khác trong cơ thể. Ở mũi, các lông mao của tế bào khứu giác cảm nhận được các chất hóa học. Trong tai, lông mao bị sóng âm uốn cong, mở ra các kênh ion. Dòng chất lỏng chảy qua nút sang trái chắc chắn có thể tạo ra lực cơ học lên các lông mao không cử động được phân bố ở hai bên nút. Tuy nhiên, nghiên cứu khác lại ủng hộ khả năng truyền tín hiệu hóa học. Nghiên cứu trên nút chuột cho thấy rằng việc đập của lông mao khiến các protein có phạm vi kích thước nhất định tạo thành một gradient nồng độ trên nút. Quan trọng hơn, người ta phát hiện ra rằng các tế bào hạch tiết ra các túi nhỏ bị dòng chảy cuốn về phía bên trái của hạch và vỡ ra khi chúng tiếp xúc với các lông mao không di động của các tế bào xung quanh. Nội dung của các túi này có thể là các tín hiệu hóa học khởi đầu sự bất đối xứng trái phải trong quá trình biểu hiện và phát triển gen. CHƯƠNG 44 – Một bản đồ số phận có thể được tạo ra bằng cách dán nhãn các phôi bào cụ thể và quan sát những mô và cơ quan nào được hình thành bởi thế hệ con cháu của chúng. Ôn lại Hình 44.6 – Một số loài trải qua quá trình phát triển khảm, trong đó số phận của mỗi tế bào được xác định trong quá trình phân chia ban đầu. Các loài khác, bao gồm cả động vật có xương sống, trải qua quá trình phát triển có điều hòa, trong đó các tế bào còn lại có thể bù đắp cho các tế bào bị mất trong quá trình phân chia sớm. Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? ™ Quá trình tạo dạ dày bao gồm các chuyển động lớn của tế bào tạo ra ba lớp mầm và đặt các tế bào từ các vùng khác nhau của phôi bào vào các liên kết mới với nhau. Xem lại Hình 44.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 44.1 â€¢ Bước đầu tiên của quá trình hình thành dạ dày của nhím biển và lưỡng cư là sự chuyển động vào trong của một số phôi bào nhất định. Vị trí chuyển động vào trong trở thành blastopore. Các tế bào di chuyển vào phôi nang sẽ trở thành nội bì và trung bì; các tế bào còn lại ở bên ngoài sẽ trở thành ngoại bì. Các yếu tố tế bào chất trong tế bào cực thực vật rất cần thiết để bắt đầu sự phát triển. Ôn lại Hình 44.7, 44.8 â€¢ Môi lưng của phôi bào lưỡng cư là vị trí quan trọng để xác định tế bào. Nó được gọi là chất tổ chức phôi chính vì nó tạo ra sự quyết định trong các tế bào đi qua nó trong quá trình hình thành dạ dày. Ôn lại Hình 44.8, 44.9, 44.10, HƯỚNG DẪN Animated 44.2 tiếp theoNội dung của các túi này có thể là các tín hiệu hóa học khởi đầu sự bất đối xứng trái phải trong quá trình biểu hiện và phát triển gen. CHƯƠNG 44 – Một bản đồ số phận có thể được tạo ra bằng cách dán nhãn các phôi bào cụ thể và quan sát những mô và cơ quan nào được hình thành bởi thế hệ con cháu của chúng. Ôn lại Hình 44.6 – Một số loài trải qua quá trình phát triển khảm, trong đó số phận của mỗi tế bào được xác định trong quá trình phân chia ban đầu. Các loài khác, bao gồm cả động vật có xương sống, trải qua quá trình phát triển có điều hòa, trong đó các tế bào còn lại có thể bù đắp cho các tế bào bị mất trong quá trình phân chia sớm. Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? ™ Quá trình tạo dạ dày bao gồm các chuyển động lớn của tế bào tạo ra ba lớp mầm và đặt các tế bào từ các vùng khác nhau của phôi bào vào các liên kết mới với nhau. Xem lại Hình 44.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 44.1 â€¢ Bước đầu tiên của quá trình hình thành dạ dày của nhím biển và lưỡng cư là sự chuyển động vào trong của một số phôi bào nhất định. Vị trí chuyển động vào trong trở thành blastopore. Các tế bào di chuyển vào phôi nang sẽ trở thành nội bì và trung bì; các tế bào còn lại ở bên ngoài sẽ trở thành ngoại bì. Các yếu tố tế bào chất trong tế bào cực thực vật rất cần thiết để bắt đầu sự phát triển. Ôn lại Hình 44.7, 44.8 â€¢

Môi lưng của phôi bào lưỡng cư là vị trí quan trọng để xác định tế bào. Nó được gọi là chất tổ chức phôi chính vì nó tạo ra sự quyết định trong các tế bào đi qua nó trong quá trình hình thành dạ dày. Ôn lại Hình 44.8, 44.9, 44.10, HƯỚNG DẪN Animated 44.2 tiếp theoNội dung của các túi này có thể là các tín hiệu hóa học khởi đầu sự bất đối xứng trái phải trong quá trình biểu hiện và phát triển gen. CHƯƠNG 44 – Một bản đồ số phận có thể được tạo ra bằng cách dán nhãn các phôi bào cụ thể và quan sát những mô và cơ quan nào được hình thành bởi thế hệ con cháu của chúng. Ôn lại Hình 44.6 – Một số loài trải qua quá trình phát triển khảm, trong đó số phận của mỗi tế bào được xác định trong quá trình phân chia ban đầu. Các loài khác, bao gồm cả động vật có xương sống, trải qua quá trình phát triển có điều hòa, trong đó các tế bào còn lại có thể bù đắp cho các tế bào bị mất trong quá trình phân chia sớm. Quá trình tạo dạ dày tạo ra nhiều lớp mô như thế nào? ™ Quá trình tạo dạ dày bao gồm các chuyển động lớn của tế bào tạo ra ba lớp mầm và đặt các tế bào từ các vùng khác nhau của phôi bào vào các liên kết mới với nhau. Xem lại Hình 44.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 44.1 â€¢ Bước đầu tiên của quá trình hình thành dạ dày của nhím biển và lưỡng cư là sự chuyển động vào trong của một số phôi bào nhất định. Vị trí chuyển động vào trong trở thành blastopore. Các tế bào di chuyển vào phôi nang sẽ trở thành nội bì và trung bì; các tế bào còn lại ở bên ngoài sẽ trở thành ngoại bì. Các yếu tố tế bào chất trong tế bào cực thực vật rất cần thiết để bắt đầu sự phát triển. Ôn lại Hình 44.7, 44.8 â€¢ Môi lưng của phôi bào lưỡng cư là vị trí quan trọng để xác định tế bào. Nó được gọi là chất tổ chức phôi chính vì nó tạo ra sự quyết định trong các tế bào đi qua nó trong quá trình hình thành dạ dày. Ôn lại Hình 44.8, 44.9, 44.10, HƯỚNG DẪN Animated 44.2 tiếp theo

922 CHƯƠNG 44 Sự phát triển của động vật – Protein (3-catenin kích hoạt một tầng tín hiệu tạo ra cơ quan tổ chức phôi chính và thiết lập trục cơ thể trước sau. Xem lại Hình 44.2f 44.11 â€¢ Quá trình tập trung ở bò sát và chim khác với ở biển nhím và ếch vì lượng lớn lòng đỏ làm cho phôi bào tạo thành một đĩa tế bào dẹt. Xem lại Hình 44.13 â€¢ Mặc dù trứng của chúng không có lòng đỏ, nhưng động vật có vú có nhau thai có kiểu hình dạ dày tương tự như kiểu bò sát và chim. Các cơ quan và hệ cơ quan phát triển? â€¢ Quá trình tạo dạ dày được theo sau bởi sự hình thành cơ quan, quá trình các mô tương tác để hình thành các cơ quan và hệ cơ quan. â€¢ Trong quá trình hình thành hệ thần kinh của động vật có xương sống, một nhóm tế bào di chuyển qua môi phôi bào là quyết tâm trở thành dây sống, dây sống tổ chức cho ngoại bì bên trên dày lên, tạo thành các đường gờ song song, gấp vào nhau tạo thành ống thần kinh ở phía dưới ngoại bì biểu bì, hệ thần kinh phát triển từ ống thần kinh này. Ôn lại Hình 44.14 â€¢ Các tế bào dây sống và mào thần kinh tham gia vào việc tổ chức các phân đoạn của trung bì thành các cấu trúc gọi là các đốt dọc theo trục cơ thể. Các cơ quan và hệ thống cơ quan thô sơ hình thành trong các giai đoạn này. Ôn lại Hình 44.15 â€¢ Ở động vật có xương sống, gen Hox xác định kiểu phân biệt trước-sau dọc theo trục cơ thể. Các gen khác, chẳng hạn như Sonic hedgehog, góp phần tạo nên sự khác biệt giữa lưng và bụng. Xem lại Hình 44.16 Phôi đang phát triển được duy trì như thế nào? â€¢ Phôi của các loài bò sát, chim và động vật có vú được bảo vệ và nuôi dưỡng bởi bốn màng ngoài phôi. Ở chim và bò sát, túi noãn hoàng bao quanh noãn hoàng và cung cấp chất dinh dưỡng cho phôi, màng đệm lót vỏ trứng và tham gia trao đổi khí, màng ối bao quanh phôi và bao bọc nó trong môi trường nước, và allantois lưu trữ chất thải trao đổi chất. Ôn lại Hình 44.1 7, HOẠT ĐỘNG 44.1 â€¢ Ở động vật có vú, màng đệm và tế bào nguyên bào nuôi tương tác với tử cung của mẹ để hình thành nhau thai, cung cấp chất dinh dưỡng và trao đổi khí cho phôi. Màng ối bao bọc phôi trong môi trường nước. Ôn lại Hình 44.18 Các giai đoạn phát triển con người là gì? â € ¢ Quá trình mang thai hoặc thai kỳ của con người có thể được chia thành ba tam cá nguyệt. Phôi hình thành trong ba tháng đầu; trong thời gian này, trẻ dễ bị tổn thương nhất trước các yếu tố môi trường có thể dẫn đến dị tật bẩm sinh. Trong tam cá nguyệt thứ hai và thứ ba, thai nhi phát triển, các chi dài ra và hệ thống cơ quan trưởng thành. â€¢ Sự phát triển tiếp tục trong suốt thời thơ ấu và suốt cuộc đời. |PP Vào phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is44 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Sự phân chia ở động vật có vú khác với sự phân chia ở ếch như thế nào? Một. Tốc độ phân chia tế bào chậm hơn b. Hình thành các mối nối chặt chẽ c. Sự biểu hiện bộ gen của phôi d.Sự tách sớm của các tế bào sẽ không góp phần hình thành phôi e. Tất cả những điều trên 2. Câu nào về bệnh dạ dày là đúng? Một. Ở ếch, quá trình tạo dạ dày bắt đầu ở bán cầu thực vật. b. Ở nhím biển, quá trình tập trung tạo ra dây sống. c. Ở chim, các tế bào từ bề mặt của đĩa phôi di chuyển xuống qua rãnh nguyên thủy để tạo thành nguyên bào dưới. d. Ở động vật có vú, quá trình tạo dạ dày xảy ra ở nguyên bào

dưới. đ. Ở nhím biển, quá trình tạo dạ dày chỉ tạo ra hai lớp mầm. 3. Kết luận nào sau đây là kết luận từ thí nghiệm của Spemann và Mangold? Một. Các yếu tố quyết định sự phát triển của tế bào chất được phân bố đồng nhất trong hợp tử lưỡng cư. b. Ở phôi nang muộn, một số vùng tế bào nhất định được xác định để hình thành da hoặc mô thần kinh. c. Môi lưng của phôi bào có thể được tách ra và sẽ tạo thành phôi hoàn chỉnh. d. Môi lưng của phôi nang có thể bắt đầu quá trình tạo dạ dày. đ. Môi sau của phôi bào tạo ra ống thần kinh. 4. Điều nào sau đây mô tả đặc điểm của thần kinh? Một. Dây sống tạo thành một ống thần kinh. b. Ống thần kinh được hình thành từ ngoại bì. c. Một ống thần kinh hình thành xung quanh dây sống. d. Ống thần kinh hình thành một số chỗ. đ. Ở loài chim, ống thần kinh hình thành từ rãnh nguyên thủy. 5. Phát biểu nào về nguyên bào nuôi là đúng? Một. Chúng có khả năng sinh ra các cặp song sinh đơn nhân. b. Chúng có nguồn gốc từ nguyên bào thần kinh của phôi nang. c. Chúng là các tế bào nội bì. d. Chúng tiết ra các enzyme phân giải protein. đ. Chúng ngăn không cho màng trong suốt bám vào ống dẫn trứng.Chúng ngăn không cho màng trong suốt bám vào ống dẫn trứng.Chúng ngăn không cho màng trong suốt bám vào ống dẫn trứng.

Tóm Tắt Chương 923 HIỂU & ÁP DỤNG 6. Protein ức chế glycogen synthase kinase-3 (GSK-3) trong trứng lưỡng cư là sản phẩm của gen Disheveled. Nếu bạn có cả protein Disheveled và chất ức chế protein Disheveled, bạn có thể làm những thí nghiệm nào để kiểm tra xem liệu P-catenin có cần thiết và đủ để bắt đầu quá trình tạo dạ dày hay không? 7. Nếu bạn sử dụng tia laser để tiêu diệt một số lượng nhỏ tế bào ở đường giữa của môi phôi nang phía sau của phôi lưỡng cư, bạn dự kiến sẽ thấy những khiếm khuyết nào trong quá trình phát triển tiếp theo? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 8. Trong quá trình hình thành dạ dày ở chim, gen Sonic hedgehog chỉ biểu hiện ở bên trái hạch Hensen. Điều gì có thể là nguyên nhân của mẫu biểu thức này và tầm quan trọng của nó là gì? Bạn có thể kiểm tra giả thuyết của mình bằng cách nào? 9. Khi tế bào trứng hoặc tế bào sinh tinh phân chia theo nguyên phân, một tế bào con vẫn là tế bào gốc mầm và một tế bào con trở thành tế bào trứng hoặc tế bào sinh tinh sơ cấp. Cơ chế nào có thể giải thích cho số phận tế bào khác nhau này? 10. Có nhiều tranh cãi về việc nhân bản trị liệu như một cách thu được tế bào gốc phôi để điều trị bệnh. Cho rằng sự phát triển của con người là có tính quy luật, hãy đề xuất một cách để tạo ra nguồn tế bào gốc đồng phân (tức là giống hệt với cơ thể của một người) cho một cá nhân mà không cần dùng đến phương pháp nhân bản trị liệu. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

AK\ Tế bào thần kinh, Glia và hệ thần kinh CHƯƠNG 45.1 Tế bào nào là duy nhất của hệ thần kinh? 45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 45.3 Tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào khác như thế nào? 45.4 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? NÃO CỦA BẠN CHO PHÉP BẠN tìm hiểu tài liệu trong chương này. Nó cho phép bạn đọc từ, hiểu hình minh họa và lưu trữ thông tin đó để bạn có thể sử dụng nó để trả lời các câu hỏi ở cuối chương. Bạn phải dành thời gian nghiên cứu để nắm vững chương này; nó có thể là công việc khó khăn, nhưng cuối cùng bạn sẽ học được điều gì đó về cách bộ não tiếp nhận và xử lý thông tin. Hãy tưởng tượng mọi chuyện sẽ như thế nào nếu bạn không thể học được bất kỳ tài liệu nào trong số này - cho dù bạn có đọc cuốn sách bao nhiêu đi chăng nữa, cho dù bạn có cố gắng thế nào đi chăng nữa. Đây là tình huống mà những người bị khuyết tật học tập phải đối mặt, một phần của tình trạng được gọi là hội chứng Down, cứ 700 trẻ sinh ra ở Hoa Kỳ thì có 1 trẻ bị ảnh hưởng. Những người mắc hội chứng Down được sinh ra với ba bản sao của nhiễm sắc thể 21. Nhiễm sắc thể soma nhỏ nhất của con người này chỉ chứa khoảng 250 gen, nhưng việc có thêm một bản sao của các gen này sẽ gây ra nhiều vấn đề về phát triển và chức năng, bao gồm cả khuyết tật học tập trong đó não không tiếp nhận và lưu trữ thông tin mới đúng cách. Làm thế nào chúng ta có thể hiểu được nguyên nhân của tình trạng khuyết tật này và có thể tìm ra cách khắc phục nó? Một cách hiệu quả để điều tra nguyên nhân và phương pháp điều trị khả thi cho một căn bệnh hoặc tình trạng thiếu hụt ở người là phát triển mô hình động vật. Thông qua kỹ thuật di truyền, các nhà nghiên cứu đã tạo ra một "chuột mắc hội chứng Down"; có hầu hết các gen giống nhau gấp ba lần như ở người mắc hội chứng Down. Sử dụng mô hình chuột này, các nhà sinh vật học phát hiện ra rằng khuyết tật học tập Cố gắng và Học tập Ở các mức độ khác nhau, những người mắc hội chứng Down không thể học các khái niệm và nhiệm vụ cơ bản mặc dù bản thân họ và giáo viên đã nỗ lực rất nhiều. Hiểu được cơ sở tế bào của khuyết tật học tập này có thể dẫn đến những cách mới để giảm bớt nó. của những

con chuột này là do sự ức chế quá mức trong não và khi sự ức chế này giảm đi khi dùng thuốc, khả năng học hỏi của những con chuột này đã tăng lên. Nhưng chúng ta có ý nghĩa gì khi nói "sự ức chế quá mức trong não"? Chúng ta thường nghĩ bộ não như một người điều khiển con rối, giật dây để kích hoạt các cơ và các cơ quan trong cơ thể. Trên thực tế, bộ não giống như một người chỉ huy dàn nhạc, làm cho một số đoạn to hơn, một số khác nhẹ nhàng hơn, tăng tốc, chậm lại. Bộ não phải liên tục duy trì sự cân bằng tinh tế giữa kích thích và ức chế, hành động theo một số tín hiệu và bỏ qua những tín hiệu khác. Trong não của "chuột mắc hội chứng Down", luôn có quá nhiều sự ức chế. Nếu sự ức chế giảm đi khi sử dụng một số loại thuốc, chuột dường như có khả năng học hỏi.Nghiên cứu như thế này là bước đầu tiên hướng tới việc đưa các liệu pháp tiềm năng cho con người vào thử nghiệm lâm sàng với hy vọng một ngày nào đó sẽ giảm bớt đau khổ. m Điều gì gây ra sự ức chế quá mức trong hệ thần kinh và làm cách nào để giảm bớt nó? Xem câu trả lời ở trang 943.


BT

45.1 Tế bào nào là duy nhất của hệ thần kinh? 925 Tế bào nào là duy nhất cho hệ thần kinh? Hệ thống thần kinh là hệ thống thông tin. Chúng mã hóa, xử lý và lưu trữ nhiều loại thông tin từ môi trường bên ngoài và bên trong, đồng thời chúng sử dụng thông tin đó để kiểm soát và điều chỉnh các quá trình sinh lý cũng như hành vi của sinh vật. Hệ thống thần kinh có thể thực hiện các chức năng này nhờ đặc tính của hai loại tế bào duy nhất: tế bào thần kinh hoặc tế bào thần kinh và tế bào thần kinh đệm hoặc tế bào thần kinh đệm. Nhiều loại tế bào thần kinh khác nhau có cấu trúc và hình dáng rất khác nhau, nhưng tất cả tế bào thần kinh đều dễ bị kích thích, nghĩa là chúng có thể tạo ra và truyền tín hiệu điện; các tín hiệu điện do tế bào thần kinh tạo ra được gọi là điện thế hoạt động. Nói chung, glia không tạo ra điện thế hoạt động, nhưng chúng tương tác mật thiết với tế bào thần kinh, điều chỉnh hoạt động của chúng và hỗ trợ chúng theo nhiều cách. Cấu trúc của nơ-ron phản ánh chức năng của chúng Tất cả các nơ-ron đều có cấu trúc cơ bản bao gồm bốn vùng (Hình 45.1). Thân tế bào chứa nhân và hầu hết các bào quan của tế bào. Sợi trục dẫn điện thế hoạt động ra khỏi thân tế bào. Các đầu sợi trục khớp thần kinh với một ô đích. V _ Hậu synap Tế bào tiền synap Thông tin được thu thập bởi các sợi nhánh được tích hợp vào gò sợi trục, tạo ra điện thế hoạt động. 45.1 Một nơ-ron tổng quát Sơ đồ này cho thấy các đặc điểm điển hình của hầu hết các nơ-ron. Hình thức của những đặc điểm này, bao gồm chiều dài của sợi trục đơn lẻ, mật độ và kiểu phân nhánh của đuôi gai, rất khác nhau giữa nhiều loại tế bào thần kinh khác nhau. Các sợi nhánh rậm rạp thu thập thông tin từ nhiều tế bào khác. Đuôi gai Tiểu não (tế bào Purkinje) I \ Các tế bào thần kinh có ít đuôi gai hơn xử lý ít đầu vào hơn. Một số giao tiếp ở khoảng cách xa thông qua các sợi trục dài d Một số tế bào thần kinh phân nhánh trên một phạm vi rộng. Thân tế bào Axon cr Vỏ não (tế bào hình chóp) Võng mạc (tế bào lưỡng cực) 45.2 Tế bào thần kinh có nhiều dạng và đa dạng Sự khác biệt về hình thái trong tế bào thần kinh từ các phần khác nhau của hệ thần kinh động vật có vú có liên quan đến sự thích nghi chức năng cụ thể của chúng. Mẫu nhỏ ở đây cho thấy hai tế bào thần kinh loại từ não người (tế bào Purkinje và tế bào hình chóp) và tế bào thần kinh cảm giác từ võng mạc của mắt người. - Thân tế bào chứa nhân và hầu hết các bào quan của tế bào. â€¢ Các phần nhô ra giống như bụi cây được gọi là đuôi gai (dendron trong tiếng Hy Lạp, "cây") có thể kéo dài từ thân tế bào. Các sợi nhánh mang thông tin từ các tế bào thần kinh hoặc tế bào cảm giác khác đến cơ thể tế bào. Các tế bào thần kinh có ít đuôi gai đang nhận thông tin từ các nguồn cụ thể và hạn chế, trong khi các tế bào thần kinh có mảng đuôi gai lớn có thể thu thập và tích hợp thông tin từ nhiều nguồn khác nhau. Ở hầu hết các tế bào thần kinh, một phần nhô ra - sợi trục - dài hơn nhiều so với những phần còn lại.Các sợi trục mang thông tin dưới dạng điện thế hoạt động từ thân tế bào ban đầu (tế bào trước khớp thần kinh) đến tế bào đích nhận (tế bào sau khớp thần kinh). • Tại tế bào sau khớp thần kinh, sợi trục phân chia thành một chùm các đầu dây thần kinh nhỏ. Ở đầu mỗi đầu dây thần kinh nhỏ này có một chỗ sưng gọi là đầu sợi trục. Có thể thấy nhiều dạng khác nhau trong số nhiều loại tế bào thần kinh khác nhau (Hình 45.2), nhưng tất cả các tế bào thần kinh đều có chung cơ chế nhờ đó màng plasma của chúng tạo ra và dẫn truyền điện thế hoạt động. Thông tin được nhận bởi đuôi gai

926 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và Hệ thần kinh được tích hợp trong cơ thể tế bào và kết quả của sự tích hợp đó có thể tạo ra một điện thế hoạt động được truyền xuống sợi trục tới các đầu cuối của nó tại tế bào đích. Điện thế hoạt động có thể di chuyển với tốc độ lên tới 100 m/giây (360 km/giờ), giúp một cá nhân có thể cảm nhận, xử lý và hành động theo thông tin rất nhanh. Đầu sợi trục tiến rất gần (tiếp giáp) màng tế bào đích, tạo thành khớp thần kinh tại đó thông tin được truyền bởi điện thế hoạt động được truyền từ tế bào trước khớp thần kinh đến tế bào sau khớp thần kinh (xem Hình 45.1). Như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 45.3, khớp thần kinh có thể là chất hóa học hoặc chất điện. Các khớp thần kinh điện cho phép điện thế hoạt động truyền trực tiếp giữa hai tế bào thần kinh. Tuy nhiên, ở động vật có xương sống, hầu hết các khớp thần kinh đều là chất hóa học. Tại các khớp thần kinh hóa học, một không gian rộng khoảng 25 nanomet (khoảng 1/2000 chiều rộng của sợi tóc người) ngăn cách màng trước và sau khớp thần kinh. Một điện thế hoạt động đến đầu sợi trục khiến nó giải phóng các phân tử truyền tin hóa học gọi là chất dẫn truyền thần kinh. Các chất dẫn truyền thần kinh khuếch tán khắp không gian và liên kết với các thụ thể trên màng sinh chất của tế bào sau khớp thần kinh (đích). Sự ràng buộc này làm thay đổi hoạt động của tế bào thần kinh sau khớp thần kinh. Một số sự kết hợp chất dẫn truyền thần kinh-thụ thể ức chế hoạt động của tế bào thần kinh sau khớp thần kinh, và các sự kết hợp chất dẫn truyền thần kinh-thụ thể khác lại kích thích nó. Các nơ-ron tích hợp thông tin bằng cách tổng hợp các đầu vào kích thích và ức chế. Glia là "đối tác thầm lặng" Số lượng tế bào thần kinh Bộ não con người có số

lượng tế bào thần kinh đệm nhiều hơn khoảng 10 lần so với tế bào thần kinh. Một nhà sinh học thần kinh đã từng nói rằng " Các tế bào thần kinh hào nhoáng thu hút mọi sự chú ý, nhưng các tế bào thần kinh đệm thực hiện hầu hết công việc của não và là nguyên nhân gây ra nhiều bệnh tật." Việc nghiên cứu chức năng của tế bào thần kinh trở nên dễ dàng hơn vì có thể quan sát được tiềm năng hoạt động của chúng. Các tế bào thần kinh đệm chủ yếu im lặng khó nghiên cứu hơn và do đó chúng ta biết ít hơn về chúng. Kiến thức của chúng ta về glia sẽ phát triển vượt bậc trong những năm tới và chắc chắn sẽ có nhiều điều bất ngờ. Giống như tế bào thần kinh, glia có nhiều dạng và có chức năng đa dạng. Trong não và tủy sống, glia gọi là tế bào ít nhánh quấn quanh các sợi trục của tế bào thần kinh, bao phủ chúng bằng các lớp màng plasma cách điện đồng tâm. Bên ngoài não và tủy sống, tế bào thần kinh đệm gọi là tế bào Schwann bọc sợi trục (Hình 45.3). Myelin là lớp vỏ được tạo ra bởi các tế bào ít nhánh và tế bào Schwann, nó mang lại cho nhiều bộ phận của hệ thần kinh một vẻ ngoài màu trắng lấp lánh. Không phải tất cả các sợi trục đều có myelin hóa, nhưng những sợi trục có thể dẫn điện thế hoạt động nhanh hơn các sợi trục không có myelin hóa, vì những lý do mà chúng tôi sẽ mô tả trong Phần 45.2. Các bệnh ảnh hưởng đến myelin có thể có sức tàn phá nặng nề vì chúng làm suy giảm khả năng dẫn truyền điện thế hoạt động.Bệnh mất myelin phổ biến nhất là bệnh đa xơ cứng - nghĩa đen là "nhiều vết sẹo". - xảy ra ở khoảng 1 trên 700 người ở Hoa Kỳ. Những người mắc bệnh tự miễn dịch này tạo ra kháng thể chống lại protein trong myelin trong não và tủy sống. Các triệu chứng và tổn thương do bệnh gây ra phụ thuộc vào vị trí xảy ra các cuộc tấn công kháng thể trong hệ thần kinh. Suy giảm vận động là phổ biến. Một ví dụ về sự khử myelin (A) Tế bào Schwann sản xuất myelin Vị trí và hướng phát triển myelin Các nút của Ranvier Ty thể Sợi trục Nhiều lớp myelin cách điện sợi trục. v _ 0.1 chiều 45.3 Bao bọc một sợi trục (A) Tế bào Schwann sản xuất ra các lớp myelin, một loại màng plasma cung cấp chất cách điện cho sợi trục. Tại các khoảng giữa các tế bào Schwann - các nút của Ranvier - sợi trục lộ ra. Điện thế hoạt động di chuyển dọc theo sợi trục bằng cách "nhảy" từ nút này sang nút khác. (B) Một sợi trục có bao myelin, được nhìn thấy trên mặt cắt ngang qua kính hiển vi điện tử. bệnh tấn công myelin bên ngoài não và tủy sống là hội chứng Guillain-Barre, thường là kết quả của nhiễm trùng nặng. Các yếu tố môi trường như tiếp xúc với thuốc trừ sâu cũng có thể làm hỏng myelin. Không có phương pháp chữa trị nào được biết đến đối với các bệnh mất myelin. Glia gọi là tế bào hình sao (vì chúng trông giống như những ngôi sao) góp phần tạo nên hàng rào máu não, giúp bảo vệ não khỏi các hóa chất độc hại trong máu. Các mạch máu khắp cơ thể rất dễ thấm nhiều hóa chất, kể cả những chất độc hại, sẽ đến não nếu hàng rào này không tồn tại. Tế bào hình sao giúp hình thành hàng rào máu não bằng cách bao quanh các mạch máu nhỏ nhất, dễ thấm nhất trong não. Tuy nhiên, rào cản này không hoàn hảo. Bởi vì nó bao gồm các màng sinh chất nên các chất hòa tan trong chất béo như thuốc gây mê và rượu có thể thấm qua (điều này giải thích tại sao những chất này có tác dụng nhanh chóng và rõ rệt đến hệ thần kinh). Ngoài vai trò của chúng trong hàng rào máu não, tế bào hình sao còn có một số chức năng đã biết ở khớp thần kinh: “Chúng có thể tiếp nhận chất dẫn truyền thần kinh đã được giải phóng vào khớp thần kinh và do đó kiểm soát sự giao tiếp giữa các tế bào trước và sau khớp thần kinh. “Chúng có thể cung cấp chất dinh dưỡng cho tế bào thần kinh. Tế bào thần kinh không có nguồn dự trữ năng lượng, nhưng tế bào hình sao lưu trữ glycogen mà chúng có thể phân hủy để cung cấp nhiên liệu cho tế bào thần kinh. â€¢ Chúng có đặc tính báo hiệu. Mặc dù hầu hết các tế bào hình sao không tạo ra điện thế hoạt động nhưng chúng giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh có thể làm thay đổi hoạt động của các tế bào thần kinh.Một ví dụ về sự khử myelin (A) Tế bào Schwann sản xuất myelin Vị trí và hướng phát triển myelin Các nút của Ranvier Ty thể Sợi trục Nhiều lớp myelin cách điện sợi trục. v _ 0.1 chiều 45.3 Bao bọc một sợi trục (A) Tế bào Schwann sản xuất ra các lớp myelin, một loại màng plasma cung cấp chất cách điện cho sợi trục. Tại các khoảng giữa các tế bào Schwann - các nút của Ranvier - sợi trục lộ ra. Điện thế hoạt động di chuyển dọc theo sợi trục bằng cách "nhảy" từ nút này sang nút khác. (B) Một sợi trục có bao myelin, được nhìn thấy trên mặt cắt ngang qua kính hiển vi điện tử. bệnh tấn công myelin bên ngoài não và tủy sống là hội chứng Guillain-Barre, thường là kết quả của nhiễm trùng nặng. Các yếu tố môi trường như tiếp xúc với thuốc trừ sâu cũng có thể làm hỏng myelin. Không có phương pháp chữa trị nào được biết đến đối với các bệnh mất myelin. Glia gọi là tế bào hình sao (vì chúng trông giống như những ngôi sao) góp phần tạo nên hàng rào máu não, giúp bảo vệ não khỏi các hóa chất độc hại trong máu. Các mạch máu khắp cơ thể rất dễ thấm nhiều hóa chất, kể cả những chất độc hại, sẽ đến não nếu hàng rào này không tồn tại. Tế bào hình sao giúp hình thành hàng rào máu não bằng cách bao quanh các mạch máu nhỏ nhất, dễ thấm nhất trong não. Tuy nhiên, rào cản này không hoàn hảo. Bởi vì nó bao gồm các

màng sinh chất nên các chất hòa tan trong chất béo như thuốc gây mê và rượu có thể thấm qua (điều này giải thích tại sao những chất này có tác dụng nhanh chóng và rõ rệt đến hệ thần kinh). Ngoài vai trò của chúng trong hàng rào máu não, tế bào hình sao còn có một số chức năng đã biết ở khớp thần kinh: “Chúng có thể tiếp nhận chất dẫn truyền thần kinh đã được giải phóng vào khớp thần kinh và do đó kiểm soát sự giao tiếp giữa các tế bào trước và sau khớp thần kinh. “Chúng có thể cung cấp chất dinh dưỡng cho tế bào thần kinh. Tế bào thần kinh không có nguồn dự trữ năng lượng, nhưng tế bào hình sao lưu trữ glycogen mà chúng có thể phân hủy để cung cấp nhiên liệu cho tế bào thần kinh. â€¢ Chúng có đặc tính báo hiệu. Mặc dù hầu hết các tế bào hình sao không tạo ra điện thế hoạt động nhưng chúng giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh có thể làm thay đổi hoạt động của các tế bào thần kinh.Một ví dụ về sự khử myelin (A) Tế bào Schwann sản xuất myelin Vị trí và hướng phát triển myelin Các nút của Ranvier Ty thể Sợi trục Nhiều lớp myelin cách điện sợi trục. v _ 0.1 chiều 45.3 Bao bọc một sợi trục (A) Tế bào Schwann sản xuất ra các lớp myelin, một loại màng plasma cung cấp chất cách điện cho sợi trục. Tại các khoảng giữa các tế bào Schwann - các nút của Ranvier - sợi trục lộ ra. Điện thế hoạt động di chuyển dọc theo sợi trục bằng cách "nhảy" từ nút này sang nút khác. (B) Một sợi trục có bao myelin, được nhìn thấy trên mặt cắt ngang qua kính hiển vi điện tử. bệnh tấn công myelin bên ngoài não và tủy sống là hội chứng Guillain-Barre, thường là kết quả của nhiễm trùng nặng. Các yếu tố môi trường như tiếp xúc với thuốc trừ sâu cũng có thể làm hỏng myelin. Không có phương pháp chữa trị nào được biết đến đối với các bệnh mất myelin. Glia gọi là tế bào hình sao (vì chúng trông giống như những ngôi sao) góp phần tạo nên hàng rào máu não, giúp bảo vệ não khỏi các hóa chất độc hại trong máu. Các mạch máu khắp cơ thể rất dễ thấm nhiều hóa chất, kể cả những chất độc hại, sẽ đến não nếu hàng rào này không tồn tại. Tế bào hình sao giúp hình thành hàng rào máu não bằng cách bao quanh các mạch máu nhỏ nhất, dễ thấm nhất trong não. Tuy nhiên, rào cản này không hoàn hảo. Bởi vì nó bao gồm các màng sinh chất nên các chất hòa tan trong chất béo như thuốc gây mê và rượu có thể thấm qua (điều này giải thích tại sao những chất này có tác dụng nhanh chóng và rõ rệt đến hệ thần kinh). Ngoài vai trò của chúng trong hàng rào máu não, tế bào hình sao còn có một số chức năng đã biết ở khớp thần kinh: “Chúng có thể tiếp nhận chất dẫn truyền thần kinh đã được giải phóng vào khớp thần kinh và do đó kiểm soát sự giao tiếp giữa các tế bào trước và sau khớp thần kinh. “Chúng có thể cung cấp chất dinh dưỡng cho tế bào thần kinh. Tế bào thần kinh không có nguồn dự trữ năng lượng, nhưng tế bào hình sao lưu trữ glycogen mà chúng có thể phân hủy để cung cấp nhiên liệu cho tế bào thần kinh. â€¢ Chúng có đặc tính báo hiệu. Mặc dù hầu hết các tế bào hình sao không tạo ra điện thế hoạt động nhưng chúng giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh có thể làm thay đổi hoạt động của các tế bào thần kinh.Các mạch máu khắp cơ thể rất dễ thấm nhiều hóa chất, kể cả những chất độc hại, sẽ đến não nếu hàng rào này không tồn tại. Tế bào hình sao giúp hình thành hàng rào máu não bằng cách bao quanh các mạch máu nhỏ nhất, dễ thấm nhất trong não. Tuy nhiên, rào cản này không hoàn hảo. Bởi vì nó bao gồm các màng sinh chất nên các chất hòa tan trong chất béo như thuốc gây mê và rượu có thể thấm vào (điều này giải thích tại sao những chất này có tác dụng nhanh chóng và rõ rệt đến hệ thần kinh). Ngoài vai trò của chúng trong hàng rào máu não, tế bào hình sao còn có một số chức năng đã biết ở khớp thần kinh: “Chúng có thể tiếp nhận chất dẫn truyền thần kinh đã được giải phóng vào khớp thần kinh và do đó kiểm soát sự giao tiếp giữa các tế bào trước và sau khớp thần kinh. “Chúng có thể cung cấp chất dinh dưỡng cho tế bào thần kinh. Tế bào thần kinh không có nguồn dự trữ năng lượng, nhưng tế bào hình sao lưu trữ glycogen mà chúng có thể phân hủy để cung cấp nhiên liệu cho tế bào thần kinh. â€¢ Chúng có đặc tính báo hiệu. Mặc dù hầu hết các tế bào hình sao không tạo ra điện thế hoạt động nhưng chúng giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh có thể làm thay đổi hoạt động của các tế bào thần kinh.Các mạch máu khắp cơ thể rất dễ thấm nhiều hóa chất, kể cả những chất độc hại, sẽ đến não nếu hàng rào này không tồn tại. Tế bào hình sao giúp hình thành hàng rào máu não bằng cách bao quanh các mạch máu nhỏ nhất, dễ thấm nhất trong não. Tuy nhiên, rào cản này không hoàn hảo. Bởi vì nó bao gồm các màng sinh chất nên các chất hòa tan trong chất béo như thuốc gây mê và rượu có thể thấm vào (điều này giải thích tại sao những chất này có tác dụng nhanh chóng và rõ rệt đến hệ thần kinh). Ngoài vai trò của chúng trong hàng rào máu não, tế bào hình sao còn có một số chức năng đã biết ở khớp thần kinh: “Chúng có thể tiếp nhận chất dẫn truyền thần kinh đã được giải phóng vào khớp thần kinh và do đó kiểm soát sự giao tiếp giữa các tế bào trước và sau khớp thần kinh. “Chúng có thể cung cấp chất dinh dưỡng cho tế bào thần kinh. Tế bào thần kinh không có nguồn dự trữ năng lượng, nhưng tế bào hình sao lưu trữ glycogen mà chúng có thể phân hủy để cung cấp nhiên liệu cho tế bào thần kinh. â€¢ Chúng có đặc tính báo hiệu. Mặc dù hầu hết các tế

bào hình sao không tạo ra điện thế hoạt động nhưng chúng giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh có thể làm thay đổi hoạt động của các tế bào thần kinh.

45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 927 45.4 Tế bào hình sao giao tiếp với nhiều khớp thần kinh Các kháng thể đặc hiệu với loại tế bào đã được sử dụng để dán nhãn cho tế bào hình sao và các quá trình của chúng (màu đỏ) và các tế bào thần kinh và các quá trình của chúng (màu xanh lá cây) trong ảnh hiển vi huỳnh quang này. Nhãn màu xanh hiển thị nhân của cả hai loại tế bào. - Chúng hỗ trợ việc sửa chữa và tái tạo tế bào thần kinh. “Chúng tiếp xúc với cả mạch máu và tế bào thần kinh và do đó có thể báo hiệu những thay đổi trong thành phần của máu. Tế bào hình sao đóng vai trò quan trọng nhưng chưa được hiểu rõ trong việc điều chỉnh hoạt động của khớp thần kinh. Các hình chiếu của một tế bào hình sao có thể tiếp xúc với hơn 100.000 khớp thần kinh (Hình 45.4). Sự tiếp xúc của tế bào hình sao với các thành phần tế bào thần kinh của khớp thần kinh chặt chẽ đến mức nó đã truyền cảm hứng cho khái niệm về khớp thần kinh ba bên - ý tưởng cho rằng khớp thần kinh không chỉ bao gồm các tế bào thần kinh trước và sau khớp thần kinh mà còn bao gồm các kết nối từ tế bào hình sao. Microglia là một loại tế bào thần kinh đệm khác. Hàng rào máu não thường ngăn chặn các kháng thể trong tuần hoàn chung xâm nhập vào não và tủy sống. Microglia có nguồn gốc trong quá trình phát triển từ các tế bào gốc trong tủy xương cư trú trong hệ thần kinh và hoạt động như các đại thực bào và trung gian của các phản ứng viêm, do đó cung cấp cho hệ thần kinh khả năng phòng vệ miễn dịch. RECAP Hệ thần kinh có hai loại tế bào riêng biệt: tế bào thần kinh và tế bào thần kinh đệm. Có nhiều loại tế bào thần kinh, nhưng chúng đều tạo ra điện thế hoạt động. Một tế bào thần kinh có bốn vùng: thân tế bào, đuôi gai, sợi trục và đầu sợi trục. Các tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào đích tại các khớp thần kinh, có thể là hóa học hoặc điện. Mặc dù glia không tạo ra điện thế hoạt động nhưng chúng có nhiều chức năng đa dạng mà chỉ mới bắt đầu được làm sáng tỏ. ™ Mô tả các phần khác nhau của tế bào thần kinh và chức năng của chúng. Xem trang 925-926 và Hình 45.1. Một số loại tế bào thần kinh đệm là gì và chức năng của chúng là gì? Xem trang 926-927 ““khớp thần kinh ba bên” nghĩa là gì? Xem trang. 927 Một đặc điểm chung của tất cả các tế bào thần kinh là chúng xử lý thông tin dưới dạng điện thế hoạt động. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ tập trung vào cách tạo ra và truyền tải điện thế hoạt động. Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? Bơm natri-kali tạo ra các gradient nồng độ trên tất cả các màng tế bào động vật, với nồng độ Na+ bên ngoài tế bào cao hơn và nồng độ K+ bên trong cao hơn. Cả bên trong và bên ngoài tế bào, điện tích dương của các ion này được cân bằng bởi các ion tích điện âm. Nhưng trên màng sinh chất có sự chênh lệch điện tích, bên trong tế bào âm so với bên ngoài. Điều này là do có 'Kênh Teak" chỉ cho phép một số ion nhất định - thường là K+ - rò rỉ thụ động qua màng tế bào. Vì nồng độ K+ bên trong tế bào cao hơn nồng độ K+ ở dịch ngoại bào bên ngoài.K+ khuếch tán ra khỏi tế bào theo gradient nồng độ. Nhưng khi K+ rò rỉ ra khỏi tế bào, nó để lại một điện tích âm không cân bằng có xu hướng kéo K+ trở lại tế bào. Trạng thái cân bằng đạt được khi xu hướng K+ khuếch tán ra ngoài bị cản trở bởi điện tích kéo K+ trở lại. Kết quả là sự chênh lệch điện tích - điện thế màng - xuyên qua màng, với bên trong tế bào tương đối âm. ra bên ngoài. Điện thế màng tồn tại trong tất cả các tế bào. Trong tế bào thần kinh, điện thế màng ở trạng thái ổn định được gọi là điện thế nghỉ. Điện thế hoạt động là sự đảo ngược đột ngột, lớn và nhất thời của điện thế nghỉ được tạo ra bởi sự mở và đóng đột ngột của các kênh ion. Trước khi mô tả chi tiết các đặc tính của kênh ion và điện thế hoạt động, việc xem lại một số khái niệm đơn giản về điện có thể hữu ích. Các khái niệm điện đơn giản làm cơ sở cho chức năng thần kinh Điện áp (hiệu điện thế) là lực làm cho các hạt tích điện chuyển động giữa hai điểm. Điện áp liên quan đến dòng chảy của các hạt tích điện cũng như áp suất đối với dòng nước. Nếu cực âm và cực dương của pin nối với nhau bằng dây dẫn thì sẽ có dòng điện chạy qua dây dẫn do có sự chênh lệch điện áp giữa hai cực. Dòng điện này có thể được sử dụng để sinh công, giống như dòng nước có thể được sử dụng để sinh công. Trong dây dẫn, dòng điện được mang bởi các electron, nhưng trong dung dịch và trên màng tế bào, dòng điện được mang bởi các ion. Các ion chính mang điện tích qua màng plasma của tế bào thần kinh là natri (Na+), kali (K+), canxi (Ca2+) và clorua (Cl-). Hãy nhớ rằng các ion có điện tích trái dấu sẽ hút nhau và các ion có điện tích cùng loại sẽ đẩy nhau. Làm thế nào những nguyên tắc cơ bản của điện sinh học này thiết lập được điện thế nghỉ của màng tế bào thần kinh? Và làm thế nào dòng ion qua các kênh màng được bật và tắt để tạo ra điện thế hoạt động? Chúng tôi sẽ giải quyết những câu hỏi này tiếp theo.Các khái niệm điện đơn giản làm cơ sở cho chức năng thần kinh Điện áp (hiệu điện thế) là lực làm cho các hạt tích điện chuyển động

giữa hai điểm. Điện áp liên quan đến dòng chảy của các hạt tích điện cũng như áp suất đối với dòng nước. Nếu cực âm và cực dương của pin nối với nhau bằng dây dẫn thì sẽ có dòng điện chạy qua dây dẫn do có sự chênh lệch điện áp giữa hai cực. Dòng điện này có thể được sử dụng để sinh công, giống như dòng nước có thể được sử dụng để sinh công. Trong dây dẫn, dòng điện được mang bởi các electron, nhưng trong dung dịch và trên màng tế bào, dòng điện được mang bởi các ion. Các ion chính mang điện tích qua màng plasma của tế bào thần kinh là natri (Na+), kali (K+), canxi (Ca2+) và clorua (Cl-). Hãy nhớ rằng các ion có điện tích trái dấu sẽ hút nhau và các ion có điện tích cùng loại sẽ đẩy nhau. Làm thế nào những nguyên tắc cơ bản của điện sinh học này thiết lập được điện thế nghỉ của màng tế bào thần kinh? Và làm thế nào dòng ion qua các kênh màng được bật và tắt để tạo ra điện thế hoạt động? Chúng tôi sẽ giải quyết những câu hỏi này tiếp theo.Các khái niệm điện đơn giản làm cơ sở cho chức năng thần kinh Điện áp (hiệu điện thế) là lực làm cho các hạt tích điện chuyển động giữa hai điểm. Điện áp liên quan đến dòng chảy của các hạt tích điện cũng như áp suất đối với dòng nước. Nếu cực âm và cực dương của pin nối với nhau bằng dây dẫn thì sẽ có dòng điện chạy qua dây dẫn do có sự chênh lệch điện áp giữa hai cực. Dòng điện này có thể được sử dụng để sinh công, giống như dòng nước có thể được sử dụng để sinh công. Trong dây dẫn, dòng điện được mang bởi các electron, nhưng trong dung dịch và trên màng tế bào, dòng điện được mang bởi các ion. Các ion chính mang điện tích qua màng plasma của tế bào thần kinh là natri (Na+), kali (K+), canxi (Ca2+) và clorua (Cl-). Hãy nhớ rằng các ion có điện tích trái dấu sẽ hút nhau và các ion có điện tích cùng loại sẽ đẩy nhau. Làm thế nào những nguyên tắc cơ bản của điện sinh học này thiết lập được điện thế nghỉ của màng tế bào thần kinh? Và làm thế nào dòng ion qua các kênh màng được bật và tắt để tạo ra điện thế hoạt động? Chúng tôi sẽ giải quyết những câu hỏi này tiếp theo.

928 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và hệ thần kinh CÁC CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 45.5 Đo điện thế màng Một điện cực có thể nằm bên trong màng plasma của một sợi trục và một điện cực khác được đặt làm từ một pipet thủy tinh có đầu rất sắc chứa đầy dung dịch bên ngoài sợi trục , có thể đo được sự khác biệt về điện áp, điện tích dẫn điện. Nếu đặt một điện cực d Axon Một điện cực làm từ một pipet thủy tinh (kéo đến đầu nhọn và hở ở đầu) chứa đầy dung dịch dẫn điện... Bên ngoài sợi trục Màng plasma ...và được nối bằng dây với một bộ khuếch đại. | Hai điện cực, một bên trong và một bên ngoài sợi trục, phát hiện sự khác biệt về điện áp. EJSự khác biệt nhỏ T được khuếch đại... (p ...và hiển thị trên màn hình dao động ký. -60 Thời gian Trong một tế bào thần kinh chưa được kích thích, sự chênh lệch không đổi -60 mV giữa bên ngoài và bên trong là điện thế nghỉ. Điện thế màng có thể đo được bằng điện cực Chúng ta có thể ghi lại các sự kiện điện trong tế bào bằng cách sử dụng điện cực. Hình 45.5 cho thấy kỹ thuật này được áp dụng như thế nào trên một sợi trục chưa được kích thích để đo điện thế nghỉ, thường nằm trong khoảng từ -60 đến -70 milivolt (mV). Dấu trừ cho biết rằng bên trong tế bào âm điện so với bên ngoài. Điện thế nghỉ cung cấp phương tiện để tế bào thần kinh phản ứng với một kích thích. Do sự chênh lệch điện áp trên màng và nồng độ ion khác nhau ở hai bên màng, các ion sẽ đi qua màng nếu có thể. Ví dụ, các ion Na+ ở bên ngoài tế bào nhiều hơn bên trong và bên trong tế bào đang nghỉ ngơi mang điện tích âm. Do đó, nếu màng đột nhiên trở nên thấm Na+, các ion tích điện dương đó sẽ lao vào tế bào. Bất kỳ kích thích hóa học hoặc vật lý nào làm thay đổi tính thấm của màng plasma đối với các ion sẽ tạo ra sự thay đổi điện thế màng tế bào. Sự thay đổi lớn nhất về điện thế màng là điện thế hoạt động, sự đảo ngược đột ngột và nhanh chóng về điện áp trên một phần của màng tế bào. Trong 1 hoặc 2 mili giây, các ion tích điện dương sẽ chảy vào tế bào, làm cho bên trong tế bào tích điện dương hơn bên ngoài. SsEE Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 45.1 Tuổi thọ màng ^estâ€˜n9 tiềm năng 0e.com/at45. Các kênh và chất vận chuyển ion tạo ra điện thế màng Màng plasma của tế bào thần kinh, giống như màng của tất cả các tế bào khác, là những lớp lipid kép không cho ion thấm qua nhưng chứa nhiều phân tử protein đóng vai trò là chất vận chuyển ion và các kênh. Các kênh và chất vận chuyển ion chịu trách nhiệm phân phối điện tích qua màng tạo ra điện thế nghỉ và điện thế hoạt động. Các chất vận chuyển ion cần năng lượng để di chuyển các ion ngược lại nồng độ hoặc gradient điện của chúng và do đó được gọi là bơm ion. Chất vận chuyển ion chính trong màng plasma của tế bào thần kinh (và tất cả các tế bào khác) là bơm natri-kali, gọi như vậy vì nó chủ động trục xuất các ion Na+ ra khỏi bên trong tế bào,trao đổi chúng với ion K+ từ bên ngoài tế bào (Hình 45. 6A). Bơm Na+-K+ còn được gọi là natri-kali ATPase, một thuật ngữ nhấn mạnh rằng nó là một phức hợp enzyme cần ATP để thực hiện công việc của nó. Bơm Na+-K+ giữ cho nồng độ K+ bên trong tế bào lớn hơn

nồng độ K+ của dịch ngoại bào và nồng độ Na+ bên trong tế bào thấp hơn nồng độ K+ của dịch ngoại bào. Sự chênh lệch nồng độ do chất vận chuyển tích cực này thiết lập có nghĩa là K+ sẽ khuếch tán ra khỏi tế bào và Na+ sẽ khuếch tán vào nếu các ion có thể xuyên qua lớp kép lipid. Các gradient nồng độ này liên quan như thế nào đến các gradient điện mà chúng ta đã thảo luận ở trên? Các kênh ion cho phép các ion khuếch tán qua màng. Các kênh này là các lỗ chứa đầy nước được hình thành bởi các protein xuyên qua lớp lipid kép và thường có tính chọn lọc.

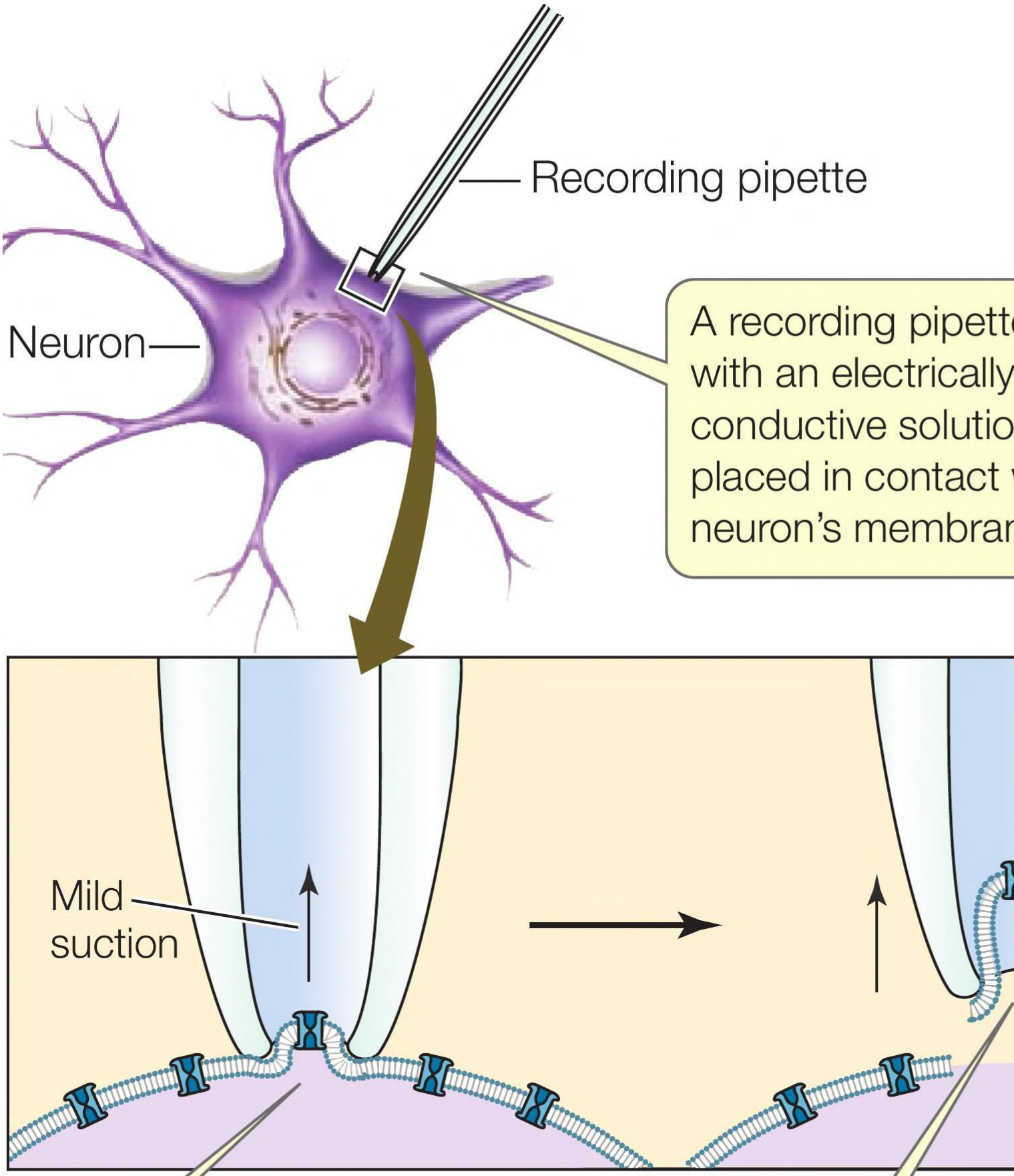
45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 929 (A) Bơm Na+-K+ (ATPase) Bên ngoài tế bào Q Na+ Bơm natri kali \ 9 9 9 99 Pi k+9 9 Bên trong tế bào Na+9 (B) Kênh Na+-K+ o Bên trong tế bào 9 Đóng , Â® 9 Kênh Na+ có cổng mở Bên ngoài tế bào Rò rỉ kênh K+ 45.6 Kênh và vận chuyển ion (A) Bơm natri-kali là một chất vận chuyển tích cực di chuyển K+ vào bên trong tế bào thần kinh và Na+ ra bên ngoài. (B) Các kênh ion cho phép các ion cụ thể khuếch tán theo gradient nồng độ của chúng; K+ có xu hướng rời khỏi tế bào thần kinh khi kênh kali mở và Na+ có xu hướng đi vào tế bào thần kinh khi kênh natri mở. Các kênh rò rỉ như kênh K+ được hiển thị luôn mở và tạo ra điện thế màng nghỉ. Các kênh có cổng giống như kênh Na+ được minh họa được mở bằng kích thích hóa học hoặc điện. cho phép một số loại ion đi qua dễ dàng hơn các loại khác (Hình 45. 6B). Do đó, có kênh kali, kênh natri, kênh clorua và kênh canxi và có nhiều loại kênh khác nhau cho mỗi ion. Các ion có thể khuếch tán qua các kênh này theo một trong hai hướng. Hướng và cường độ chuyển động ròng của các ion qua một kênh phụ thuộc vào gradient nồng độ của loại ion đó trên màng plasma, cũng như sự chênh lệch điện áp trên màng đó. Hai động lực này tác dụng lên một ion được gọi là gradient điện hóa của nó. Mặc dù gradient điện hóa điều khiển chuyển động của các ion qua các kênh, nhưng chuyển động đó bị biến đổi bởi các cổng đóng và mở kênh. Các kênh kali là các kênh mở hoặc rò rỉ phổ biến nhất trong màng plasma của các tế bào thần kinh đang nghỉ ngơi (không bị kích thích). Kết quả là, các tế bào thần kinh ở trạng thái nghỉ có khả năng thấm K+ cao hơn bất kỳ ion nào khác. Do đó, kênh kali mở phần lớn chịu trách nhiệm cho điện thế nghỉ của màng. Bởi vì các kênh kali làm cho màng tế bào có tính thấm K+ và do bơm Na+-K+ giữ nồng độ K+ bên trong tế bào cao hơn nhiều so với bên ngoài tế bào, K+ có xu hướng khuếch tán theo gradient điện hóa ra khỏi tế bào qua các kênh. Khi các ion kali tích điện dương này khuếch tán ra khỏi tế bào, chúng để lại các điện tích âm không cân bằng, tạo ra một điện thế qua màng có xu hướng kéo K+ trở lại tế bào. Điện thế màng tại đó quá trình khuếch tán K+ ra khỏi tế bào chấm dứt (nghĩa là điểm mà tại đó K+ khuếch tán ra ngoài do gradient nồng độ được cân bằng bởi sự di chuyển của nó vào do điện thế âm) là điện thế cân bằng kali, hoặc EK. Giá trị EK có thể được tính từ nồng độ K+ ở hai bên màng bằng phương trình Nernst (Hình 45.7). Phương trình này, được phát triển vào cuối những năm 1800, cho thấy sự tồn tại của các kênh ion trong màng thần kinh đã được đưa ra giả thuyết từ rất lâu trước khi các cấu trúc và tính chất cụ thể của chúng được mô tả. Vào cuối những năm 1940, A. L.Hodgkin và A. F. Huxley tại Đại học Cambridge bắt đầu nghiên cứu các tính chất điện của màng sợi trục. Với các kỹ thuật sẵn có vào thời điểm đó, các phép đo cần thiết chỉ có thể được thực hiện nếu bạn có một sợi trục rất lớn để làm việc. Một sợi trục như vậy tồn tại trong tự nhiên, trong tế bào thần kinh khổng lồ kiểm soát phản ứng trốn thoát của mực. Hodgkin và Huxley đã sử dụng các điện cực để đo điện áp trên màng plasma của sợi trục lớn này, như trong Hình 45.7, và truyền dòng điện vào nó để thay đổi điện thế màng của nó. Họ cũng thay đổi nồng độ Na+ và K+ cả bên trong và bên ngoài sợi trục của mực và đo lường những thay đổi về điện thế màng. Trên cơ sở nhiều thí nghiệm cẩn thận của mình, Hodgkin và Huxley đã phát triển hầu như tất cả các khái niệm cơ bản của chúng ta về tính chất điện của tế bào thần kinh và cùng đoạt giải Nobel năm 1963. Ngày nay, chúng ta biết rằng, nói chung, điện thế nghỉ ít âm hơn điện thế nghỉ. EK được tính từ phương trình Nernst. Điều này có nghĩa là điện thế nghỉ không chỉ do rò rỉ kênh K+. Màng tế bào thần kinh có tính thấm nhẹ đối với các ion khác, đặc biệt là Na+ và Cl-, và sự chuyển động của các ion này ảnh hưởng đến điện thế nghỉ. Một phương trình khác tính đến (1) tất cả các ion có thể đi qua màng và (2) tính thấm tương đối của màng đối với các ion đó. Phương trình này, được gọi là phương trình Goldman, dự đoán điện thế màng chính xác hơn phương trình Nernst (xem trang 931). Các kênh ion và tính chất của chúng giờ đây có thể được nghiên cứu trực tiếp Bởi vì Hodgkin và Huxley đã làm việc từ rất lâu trước khi có các kỹ thuật trong phòng thí nghiệm có thể nghiên cứu các kênh ion nên họ chỉ có thể đưa ra giả thuyết về các tính chất của chúng. Những giả thuyết này không thể được kiểm chứng cho đến cuối những năm 1970, khi B. Sakmann và E. Neher phát triển một kỹ thuật gọi là kỹ thuật kẹp miếng vá,

nhờ đó họ đã cùng nhận giải Nobel năm 1991. Kẹp miếng vá, được mô tả trong Hình 45.8, được sử dụng rộng rãi bởi các nhà sinh học thần kinh, cho phép họ ghi lại trong thời gian thực các dòng điện cực nhỏ gây ra bởi sự đóng mở của các kênh ion đơn lẻ.và cùng nhận giải Nobel năm 1963. Ngày nay chúng ta biết rằng, nói chung, thế nghỉ ít âm hơn EK tính được từ phương trình Nernst. Điều này có nghĩa là điện thế nghỉ không chỉ do rò rỉ kênh K+. Màng tế bào thần kinh có tính thấm nhẹ đối với các ion khác, đặc biệt là Na+ và Cl-, và sự chuyển động của các ion này ảnh hưởng đến điện thế nghỉ. Một phương trình khác tính đến (1) tất cả các ion có thể đi qua màng và (2) tính thấm tương đối của màng đối với các ion đó. Phương trình này, được gọi là phương trình Goldman, dự đoán điện thế màng chính xác hơn phương trình Nernst (xem trang 931). Các kênh ion và tính chất của chúng giờ đây có thể được nghiên cứu trực tiếp Bởi vì Hodgkin và Huxley đã làm việc từ rất lâu trước khi có các kỹ thuật trong phòng thí nghiệm có thể nghiên cứu các kênh ion nên họ chỉ có thể đưa ra giả thuyết về các tính chất của chúng. Những giả thuyết này không thể được kiểm chứng cho đến cuối những năm 1970, khi B. Sakmann và E. Neher phát triển một kỹ thuật gọi là kỹ thuật kẹp miếng vá, nhờ đó họ đã cùng nhận giải Nobel năm 1991. Kẹp miếng vá, được mô tả trong Hình 45.8, được sử dụng rộng rãi bởi các nhà sinh học thần kinh, cho phép họ ghi lại trong thời gian thực các dòng điện cực nhỏ gây ra bởi sự đóng mở của các kênh ion đơn lẻ.và cùng nhận giải Nobel năm 1963. Ngày nay chúng ta biết rằng, nói chung, thế nghỉ ít âm hơn EK tính được từ phương trình Nernst. Điều này có nghĩa là điện thế nghỉ không chỉ do rò rỉ kênh K+. Màng tế bào thần kinh có tính thấm nhẹ đối với các ion khác, đặc biệt là Na+ và Cl-, và sự chuyển động của các ion này ảnh hưởng đến điện thế nghỉ. Một phương trình khác tính đến (1) tất cả các ion có thể đi qua màng và (2) tính thấm tương đối của màng đối với các ion đó. Phương trình này, được gọi là phương trình Goldman, dự đoán điện thế màng chính xác hơn phương trình Nernst (xem trang 931). Các kênh ion và tính chất của chúng giờ đây có thể được nghiên cứu trực tiếp Bởi vì Hodgkin và Huxley đã làm việc từ rất lâu trước khi có các kỹ thuật trong phòng thí nghiệm có thể nghiên cứu các kênh ion nên họ chỉ có thể đưa ra giả thuyết về các tính chất của chúng. Những giả thuyết này không thể được kiểm chứng cho đến cuối những năm 1970, khi B. Sakmann và E. Neher phát triển một kỹ thuật gọi là kỹ thuật kẹp miếng vá, nhờ đó họ đã cùng nhận giải Nobel năm 1991. Kẹp miếng vá, được mô tả trong Hình 45.8, được sử dụng rộng rãi bởi các nhà sinh học thần kinh, cho phép họ ghi lại trong thời gian thực các dòng điện cực nhỏ gây ra bởi sự đóng mở của các kênh ion đơn lẻ.

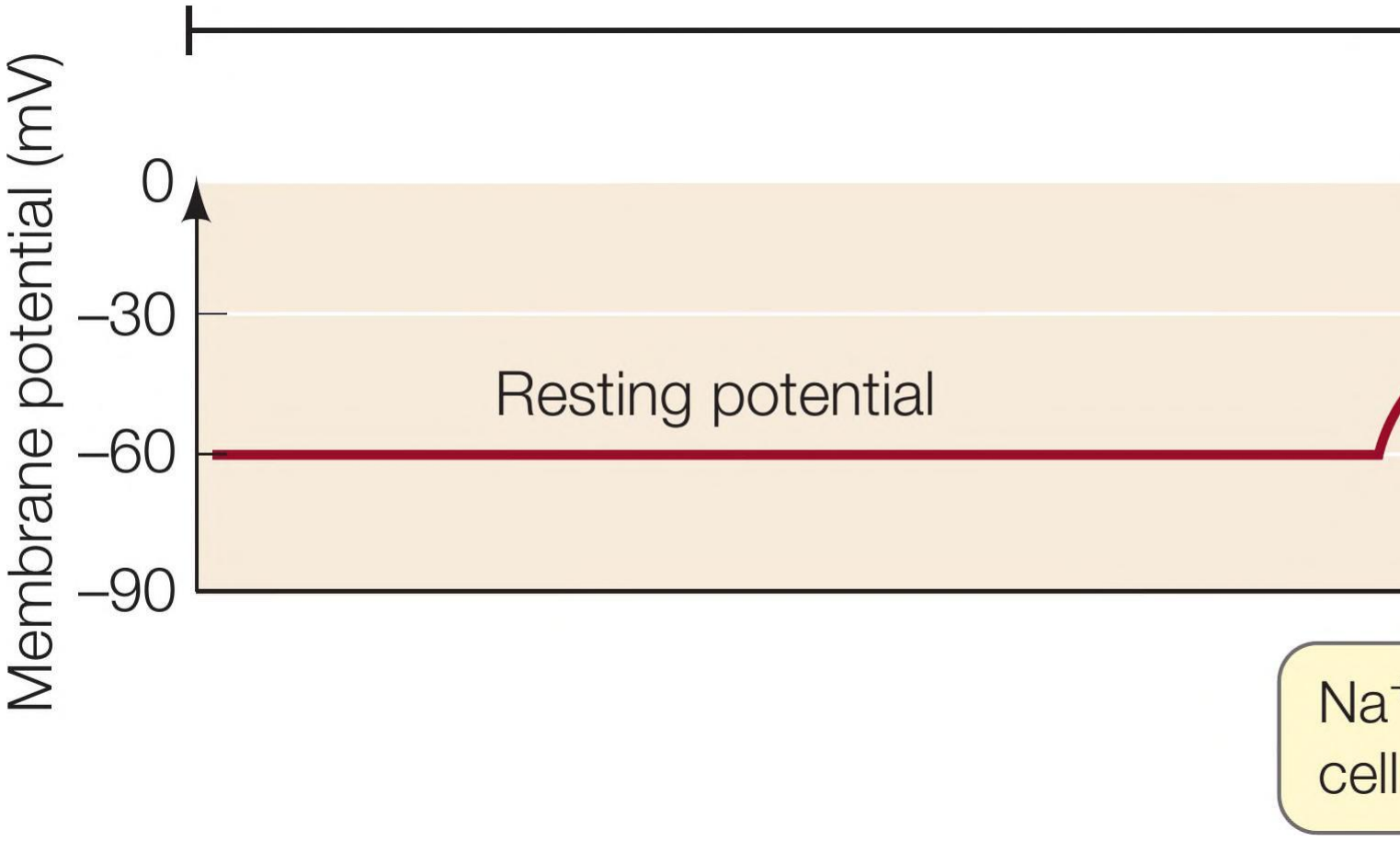
930 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và hệ thần kinh ^ â– CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 45.7 Sử dụng phương trình Nernst Phương trình Nernst có thể đi qua một màng ngăn cách các dung dịch với tính toán điện thế màng khi chỉ có một loại ion có nồng độ khác nhau của ion đó. 1. Đo nồng độ ion bên trong và bên ngoài tế bào thần kinh. Để đo được nồng độ ion trong tế bào thần kinh, tế bào thần kinh (và sợi trục của nó) phải lớn. Mực có các tế bào thần kinh khổng lồ kiểm soát phản ứng trốn thoát của chúng (xem Hình 45.1 7C). Có thể lấy mẫu tế bào chất của các sợi trục này, có đường kính khoảng 1 mm. Sợi trục mực 1 mm Màng huyết tương Điện cực tế bào chất 2. Sử dụng phương trình Nernst để tính toán điện thế màng sẽ là bao nhiêu nếu nó thấm qua từng ion có nồng độ khác nhau ở hai mặt của màng: Na+, K+, Ca2+ và Cl". Phương trình Nernst dự đoán điện thế màng do tính thấm của màng đối với một loại ion có nồng độ khác nhau ở hai bên màng. Phương trình được viết E\n\ RT [ion] 2.3â€” log - — y zF [ion]. Trong đó E là điện thế màng cân bằng (ở trạng thái nghỉ) (điện áp trên màng tính bằng mV), R là hằng số khí phổ quát, T là nhiệt độ tuyệt đối, z là điện tích trên ion (+1 , +1 , +2, hoặc -1) và F là hằng số Faraday. Các chỉ số o và i lần lượt chỉ ra nồng độ ion bên ngoài và bên trong tế bào. Tại thời điểm này, bạn chỉ có thể "cắm và chạy", nhưng bạn có hiểu phương trình này không? Sự chênh lệch nồng độ của các ion trên màng tạo ra một lực hóa học đẩy các ion qua màng; tuy nhiên, điện tích không cân bằng sẽ kéo các ion trở lại theo hướng khác. Ở trạng thái cân bằng, công thực hiện chuyển động của các ion theo mỗi hướng sẽ như nhau. Năng lượng hóa học đẩy các ion sẽ bằng 2,3 RT log [ion]0/[ion]| Năng lượng điện kéo các ion sẽ bằng zEF. Vì vậy, ở trạng thái cân bằng: [ionl zEF = 2,3 RT log - â€" [ion]. Sắp xếp lại phương trình để giải E, ta thu được phương trình Nernst: RT [ion] EiÂ°" = 2'3^ 'Â°9 "[ion]â€ Chúng ta có thể đơn giản hóa phương trình bằng cách chọn nhiệt độ— hãy sử dụng "nhiệt độ phòng," hoặc 20Â°Cã €" và giải được 2,3 RT/F. Ở 20°C, 2,3 RT/F bằng 58. Do đó: [ion] Ei0n=58/z|og – 3. Đo nồng độ ion trong tế bào chất sợi trục khổng lồ của mực và trong nước biển, sau đó giải phương trình Nernst cho mỗi ion, chúng tôi tìm thấy: Nồng độ ion (mM) Ion trong sợi trục mực trong nước biển K+ 400 20 Na+ 50

460 Ca2+ 0,5 10 Clâ€ 50 560 Điện thế màng dự đoán (mV) -75 +56 +38 -60 4. Vì điện thế màng đo được là -66 mV, rõ ràng là điện thế nghỉ của sợi trục là do tính thấm của màng đối với nhiều loại ion. Các kênh ion có cổng làm thay đổi điện thế màng Các kênh ion được gọi là kênh rò rỉ luôn mở,nhưng các kênh ion khác trong màng plasma của tế bào thần kinh hoạt động như thể chúng chứa các "cổng"; chúng mở trong một số điều kiện và đóng trong các điều kiện khác. Các kênh kiểm soát điện áp mở hoặc đóng để đáp ứng với sự thay đổi điện áp trên màng plasma. Các kênh có cổng hóa học mở hoặc đóng tùy thuộc vào sự hiện diện hay vắng mặt của một phân tử cụ thể liên kết với protein kênh hoặc vào một thụ thể riêng biệt làm thay đổi protein kênh. Các kênh có cổng cơ học mở hoặc đóng để phản ứng với lực cơ học tác dụng lên màng plasma. Các kênh kiểm soát đóng vai trò quan trọng trong chức năng thần kinh. Việc mở và đóng các kênh cổng làm thay đổi điện thế màng. Ví dụ, hãy tưởng tượng điều gì sẽ xảy ra nếu kênh natri trong màng sinh chất đột nhiên mở ra. Na+ khuếch tán vào tế bào thần kinh theo gradient điện hóa để tiếp cận

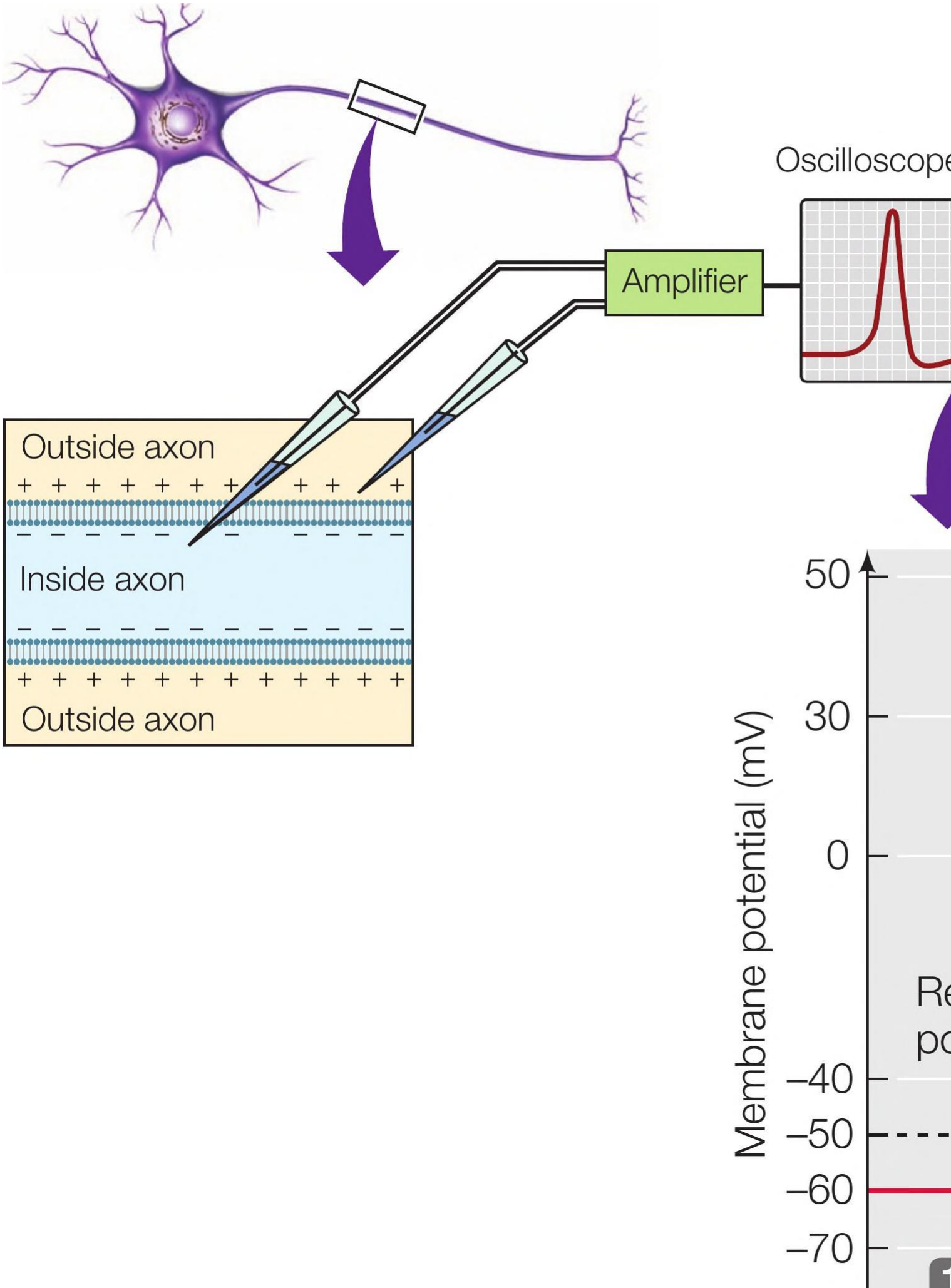
45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 931 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Cân bằng màng tiềm năng: Phương trình Goldman Giấy tờ gốc Goldman, D. E. 1943. Tiềm năng, trở kháng và chỉnh lưu trong màng. Tạp chí Sinh lý học đại cương 27: 37-60. Hodgkin, A. L. và B. Katz. 1949. Ảnh hưởng của ion natri lên hoạt động điện của sợi trục khổng lồ của mực. Tạp chí Sinh lý học 108: 37-71. Phân tích dữ liệu Hình 45.7 trình bày phương trình Nernst nhờ đó có thể xác định được điện thế màng cho một ion. Nhưng chúng ta cũng thấy (ở cuối Hình 45.7) rằng điện thế màng cân bằng là tích của nhiều hơn một ion. Phương trình Goldman (đôi khi được gọi là phương trình Goldman, Hodgkin, Katz) tính toán điện thế màng cân bằng bằng cách tính đến tất cả các ion có thể khuếch tán qua một màng nhất định và độ thấm tương đối của màng đối với các ion đó. Các ion liên quan đến tế bào thần kinh của động vật có vú ở đây là K+, Na+ và Ch, và phương trình Goldman là RT ffK[Kl + tv[Na*]i+Pcl[cr]: " F ((â'K[K*],+ PN.[Na*l+Pc,[cr]oi Độ thấm tương đối (p) được biểu thị bằng phần trăm. Độ thấm của màng đối với các ion kali là cao nhất, do đó pK = 1,0. Khi đó pNa = 0,05 và pc| = 0,45. Các phần tử trong ngoặc đề cập đến nồng độ ion bên trong và bên ngoài, như trong phương trình Nernst. giá trị và phương trình Goldman để tính toán điện thế màng. Tham khảo Hình 45.7 để so sánh với các tính toán dựa trên phương trình Nernst. (Gợi ý: Khi soạn thảo lại phương trình, bạn có thể thay thế "2.3 RT/F log" cho "RT/ F In" bên trong tế bào thần kinh trở nên ít âm hơn (hoặc dương hơn) so với trạng thái nghỉ, màng sinh chất của nó bị khử cực (Hình 45.9). Một sự thay đổi ngược lại trong điện thế màng xảy ra nếu kênh K+ có cổng mở. Khi dòng K+ từ tế bào thần kinh tăng lên so với dòng rò bình thường (sự chuyển động của K+ qua các kênh rò rỉ), điện thế màng thậm chí còn trở nên âm hơn và màng plasma bị siêu phân cực. CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 45.8 Kẹp miếng vá Kẹp miếng vá là một micropipette thủy tinh chứa đầy dung dịch dẫn điện có thành phần tương tự như chất lỏng ngoại bào. Khi pipet/điện cực này được đặt sát vào màng tế bào và tác dụng một lực hút nhẹ, một lớp bịt kín sẽ hình thành. Nếu một kênh ion đơn lẻ (hoặc một vài kênh ion) nằm trong miếng màng được bao bọc bởi lớp bịt kín thì việc mở và đóng các kênh riêng lẻ có thể được ghi lại bằng điện cực. Nếu rút pipet lại, nó có thể xé màng được vá ra khỏi tế bào,và hoạt động của các kênh ion trong miếng vá có thể tiếp tục được ghi lại. Máy hiện sóng theo dõi dòng ion Việc mở và đóng các kênh ion dẫn đến thay đổi điện áp trên màng plasma là cơ chế cơ bản mà tế bào thần kinh phản ứng với các kích thích, có thể là điện, hóa học hoặc cơ học. Làm thế nào những thay đổi cục bộ về điện thế màng được truyền đến các phần khác của tế bào? Sự thay đổi cục bộ điện thế màng gây ra dòng ion làm lan truyền sự thay đổi điện thế màng sang các vùng lân cận của màng. Ví dụ, khi Na+ đi vào tế bào thần kinh thông qua các kênh natri mở tại một vị trí, các ion tích điện dương đó sẽ bị hút vào các khu vực lân cận bên trong màng có điện tích âm hơn và do đó xuất hiện một dòng điện ion nhanh chóng (chuyển động của các ion tích điện) ra khỏi vị trí của kênh Na+ mở. Tuy nhiên,


Recording pipette
Neuron
A recording pipett
with an electrically
conductive solutio
placed in contact
neuron's membra
Mild
suction
Slight suction creates a seal
between the pipette tip and
a patch of the membrane.
Retracting the pip
the membrane pa
one or more ion c

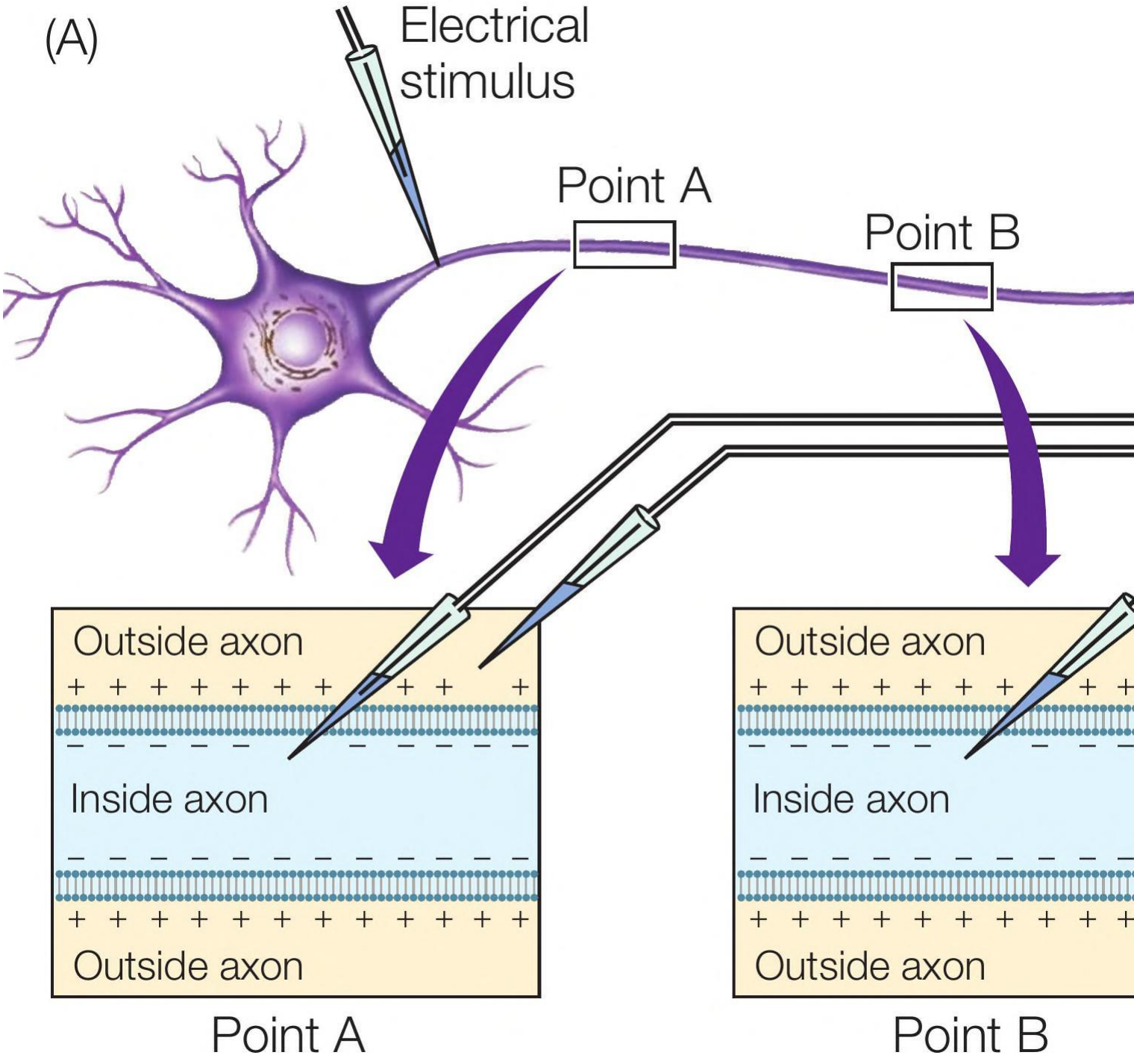
932 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và hệ thần kinh Điện thế nghỉ Chỉ mở kênh K+ Khử cực Siêu phân cực Mở kênh Na+ cổng điện áp Mở kênh K+ cổng hóa học Bên ngoài tế bào NaA. â€¢ â€¢ Kênh K+ Cổng điện áp Kênh Na+ cổng hóa học Kênh K+ â€¢ â€¢ . â€¢ â€¢ â€¢ 45.9 Màng có thể bị khử cực hoặc siêu phân cực Điện thế nghỉ được tạo ra bởi các kênh K+ rò rỉ. Sự thay đổi từ điện thế nghỉ sang điện thế màng ít âm hơn, xảy ra khi Na+ đi vào tế bào qua kênh natri bị kiểm soát, được gọi là khử cực. Quá trình siêu phân cực xảy ra khi điện thế màng trở nên âm hơn, như khi K+ bổ sung rời khỏi tế bào thông qua các kênh K+ bị kiểm soát, điều này xảy ra rộng rãi trong não của bạn khi bạn chìm vào giấc ngủ. dòng điện ion cục bộ này phân rã khi nó lan rộng và do đó không lan rộng lắm. Một số lượng nhỏ các ion tích điện đi vào sẽ bị pha loãng nhanh chóng bởi số lượng lớn các hạt tích điện trái dấu và Na+/K+ ATPase liên tục bơm chúng ra ngoài. Những thay đổi theo cấp độ trong điện thế màng có thể tích hợp thông tin. Mặc dù dòng điện ion dọc theo màng plasma chỉ có thể kéo dài trên một khoảng cách ngắn, nhưng nó có thể gây ra những thay đổi theo cấp độ trong điện thế màng cục bộ. Điện thế màng phân loại là sự thay đổi so với điện thế nghỉ. Những thay đổi như vậy có thể là do ảnh hưởng hóa học hoặc cơ học lên các kênh ion. Điện thế phân loại là phương tiện tích hợp các đầu vào vào tế bào vì màng có thể phản ứng với các đầu vào đó với lượng khử cực hoặc siêu phân cực tương ứng. Điện thế phân loại có thể truyền tín hiệu trong khoảng cách rất ngắn và đóng vai trò quan trọng tại điểm nối thần kinh cơ (xem Phần 45.3). Trong chương tiếp theo, chúng ta sẽ tìm hiểu xem chúng đóng vai trò quan trọng như thế nào trong hệ thống cảm giác. Tuy nhiên, sợi trục quá dài để truyền thông tin dưới dạng dòng điện ion liên tục. Do đó, các sợi trục mã hóa thông tin dưới dạng các điện thế hoạt động rời rạc di chuyển dọc theo màng của chúng. Tuy nhiên, điện thế phân loại đóng vai trò quan trọng trong việc tạo ra điện thế hoạt động. Những thay đổi đột ngột trong kênh Na+ và K+ tạo ra điện thế hoạt động Điện thế hoạt động là những thay đổi lớn, đột ngột, nhất thời về điện thế màng. Trong các sợi trục không có myelin (những sợi trục không được bọc trong myelin bởi các tế bào ít nhánh hoặc tế bào Schwann), chúng có thể được dẫn truyền với tốc độ lên tới 2 mét mỗi giây, nhưng ở các sợi trục có bao myelin, tốc độ dẫn truyền có thể là 100 mét mỗi giây. Hãy nghĩ đến việc chạy 100 mét - kỷ lục thế giới chỉ dưới 10 giây. Nếu chúng ta đặt đầu của một cặp điện cực ở hai bên màng plasma của sợi trục nghỉ và đo sự chênh lệch điện áp, số đọc có thể vào khoảng -60 mV, như chúng ta đã thấy trong Hình 45.5. Nếu các điện cực này được đặt đúng vị trí khi điện thế hoạt động di chuyển xuống sợi trục, chúng sẽ ghi nhận sự thay đổi nhanh chóng về điện thế màng, từ -60 mV đến khoảng +50 mV.Sau đó, điện thế màng nhanh chóng trở lại mức nghỉ -60 mV khi điện thế hoạt động đi qua (Hình 45.10). Điện thế hoạt động được tạo ra bởi hoạt động của các kênh Na+ và K+ có điện áp trong màng sinh chất của sợi trục. Ở điện thế nghỉ, hầu hết các kênh này đều đóng (hình bóng 1 trong Hình 45.10). Sự khử cực nhẹ của màng sẽ khiến chúng mở ra. Ví dụ, nếu một tế bào thần kinh được kích thích đủ để làm cho màng sinh chất của thân tế bào của nó khử cực nhẹ, thì điện thế được phân loại đó có thể lan truyền theo dòng điện cục bộ đến gò sợi trục, vùng của thân tế bào ở đáy sợi trục (xem Hình 45.1). kiểm soát điện áp



45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 933 45.10 Quá trình của điện thế hoạt động Điện thế hoạt động là kết quả của sự thay đổi nhanh chóng trong các kênh Na+ và K+ phụ thuộc vào điện thế. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 45.2 Tiềm năng hành động Life10e.com/at45. 2 Bên ngoài ô â€¢ â€¢ ' i K+ kênh 1 1 Ml Jill â€¢ # Kênh Na+ có điện áp Bên trong tế bào v\ W M W W \M u A jj-, (81 MTI A jjj \ Cổng kích hoạt 'Cổng bất hoạt Rò rỉ Kênh K+ tạo ra điện thế nghỉ . Các kênh cổng Na+ bị đóng. Một số kênh Na+ cổng điện áp mở ra, khử cực tế bào đến ngưỡng. Các cổng kích hoạt kênh Na+ cổng điện áp bổ sung mở ra, gây ra sự khử cực tăng đột biến - một điện thế hoạt động. Các cổng bất hoạt kênh Na+ đóng lại ;kênh K+ cổng mở ra, tái phân cực và thậm chí siêu phân cực tế bào. Tất cả các kênh cổng đóng lại. Tế bào trở lại trạng thái tiềm năng nghỉ ngơi. Cổng bất hoạt Na+ mở lại. Kênh Na+ tập trung ở gò sợi trục. Sự khử cực nhẹ của màng sinh chất ở khu vực này làm cho một số kênh kiểm soát điện áp này mở ra trong thời gian ngắn - chưa đến một phần nghìn giây (hình bóng 2 trong Hình 45.10). Khi các kênh này mở, Na+ lao vào sợi trục và khử cực màng nhiều hơn, khiến nhiều kênh Na+ mở ra hơn – một hiệu ứng phản hồi tích cực. Khi màng được khử cực ở mức cao hơn điện thế nghỉ khoảng 5 đến 10 mV, sẽ đạt đến ngưỡng; một lượng lớn kênh natri mở ra (quả bóng 3 trong Hình 45.10), và điện thế màng trở nên dương - một điện thế hoạt động. Giai đoạn tăng của điện thế hoạt động dừng đột ngột sau 1 đến 2 mili giây và điện thế màng nhanh chóng trở lại âm. Nguyên nhân nào khiến sợi trục quay trở lại trạng thái nghỉ? Có hai yếu tố góp phần: kênh Na+ phụ thuộc vào điện áp đóng và kênh K+ phụ thuộc vào điện áp mở (bóng 4 trong Hình 45.10). Các kênh K+ phụ thuộc vào điện áp mở chậm hơn các kênh Na+ và duy trì mở lâu hơn, cho phép K+ mang điện tích dương dư thừa ra khỏi sợi trục. Kết quả là, điện thế màng trở về giá trị âm và thường thậm chí còn âm hơn điện thế nghỉ cho đến khi các kênh K+ đóng lại (bóng 5 trong Hình 45.10). Một đặc điểm khác của kênh Na+ điều khiển bằng điện áp là khi chúng mở và đóng, chúng có khoảng thời gian trơ từ 1 đến 2 mili giây trong thời gian đó chúng không thể mở lại. Tính chất này có thể được giải thích bằng các kênh có hai cổng, một cổng

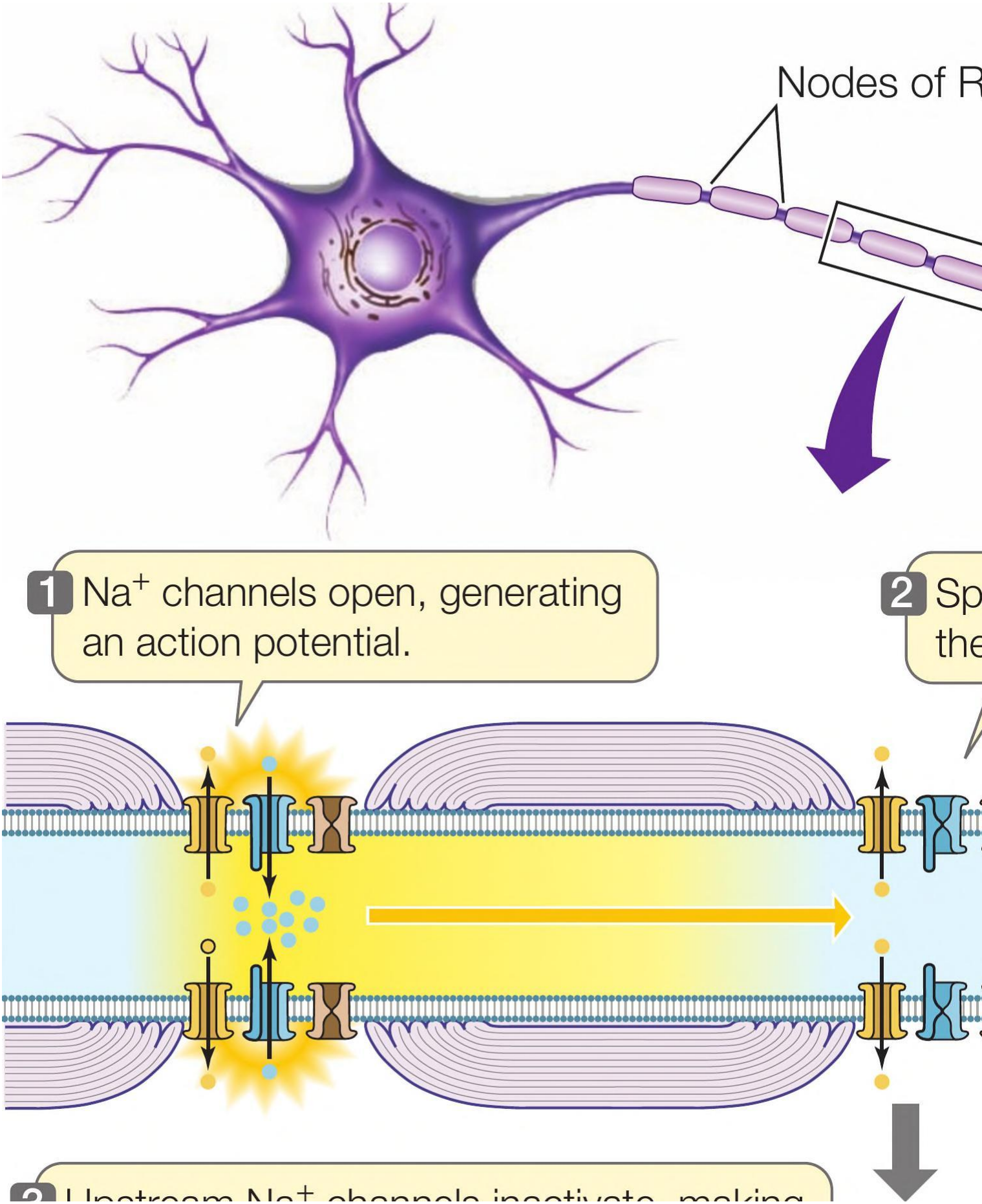

Oscilloscope
Amplifier
Outside axon
Inside axon
Outside axon
Membrane potential (mV)
50
30
0
–40
–50
–60
–70

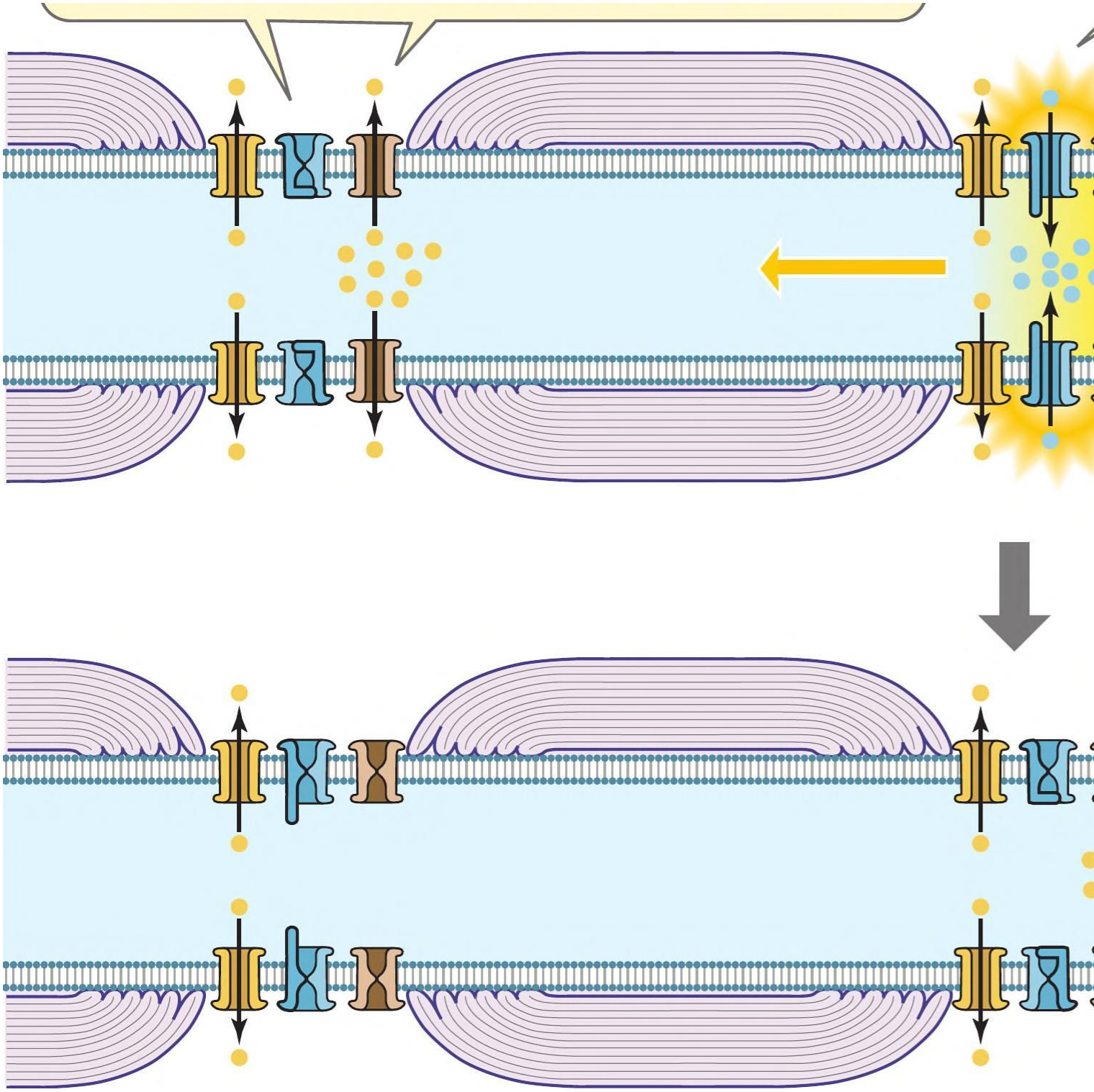
(B) Thời gian 1 Các kênh Na+ phụ thuộc vào điện áp mở ra để đáp ứng với kích thích điện, tạo ra điện thế hoạt động. Dòng điện khử cực lan truyền xuống sợi trục. Điểm B (C) Thời gian 2 0 Kênh Na+ ngược dòng ' bất hoạt, làm cho màng chịu nhiệt. Các kênh K+ phụ thuộc vào điện áp mở ra, siêu phân cực sợi trục rồi đóng lại. fsj Khi nó di chuyển xuống sợi trục, điện thế hoạt động sẽ kích thích nhiều kênh Na+ hơn mở ra trong dòng tự kéo dài về phía trước. Điểm A 45.11 Điện thế hoạt động truyền dọc theo sợi trục (A) Không bị mất tín hiệu khi điện thế hoạt động di chuyển dọc theo sợi trục. (B) Khi điện thế hoạt động được kích thích ở một vùng của màng, dòng điện sẽ chạy đến các vùng lân cận của màng và khử cực chúng. (C) Làn sóng khử cực tăng dần làm cho nhiều kênh Na+ mở ra hơn và điện thế hoạt động được tạo ra một lần nữa ở phần tiếp theo của màng. Trong khi đó, ở vùng mà điện thế hoạt động vừa được kích hoạt, các kênh Na+ bị bất hoạt và các kênh K+ phụ thuộc vào điện áp vẫn mở, khiến phần sợi trục này không có khả năng tạo ra điện thế hoạt động. Do đó, tiềm năng hành động không thể "dự phòng" nhưng liên tục di chuyển về phía trước, tự tái tạo khi nó di chuyển. cổng kích hoạt và cổng bất hoạt (xem Hình 45.10). Trong điều kiện nghỉ, cổng kích hoạt đóng và cổng bất hoạt mở. Quá trình khử cực của màng đến mức ngưỡng làm cho cả hai cổng thay đổi trạng thái, nhưng cổng kích hoạt phản ứng nhanh hơn. Kết quả là kênh được mở trong một thời gian ngắn từ khi mở cổng kích hoạt đến khi đóng cổng bất hoạt. Các cổng bất hoạt vẫn đóng trong 1 đến 2 mili giây trước khi chúng tự động mở lại, do đó giải thích tại sao màng có thời gian chịu nhiệt trước khi nó có thể kích hoạt một điện thế hoạt động khác. Vào thời điểm cổng bất hoạt mở lại, cổng kích hoạt sẽ đóng lại và màng sẵn sàng tạo ra một điện thế hoạt động khác. Một đóng góp khác cho thời kỳ trơ là khoảng thời gian mở kênh K+ phụ thuộc điện áp, như chúng ta đã thấy ở trên. Sự giảm điện thế màng theo sau điện thế hoạt động được gọi là hậu siêu phân cực hoặc quá mức. Sự khác biệt về nồng độ Na+ qua màng sinh chất và điện thế nghỉ âm tạo thành "pin"; điều đó thúc đẩy tiềm năng hành động. Pin hết nhanh như thế nào? Có vẻ như một số lượng đáng kể các ion sẽ phải đi qua màng để điện thế màng thay đổi từ -60 mV đến +50 mV và quay trở lại -60 mV. Trên thực tế, chỉ có một phần trăm rất nhỏ Na+ tập trung ngay bên ngoài màng sinh chất di chuyển qua các kênh trong quá trình truyền điện thế hoạt động. Do đó, ảnh hưởng của một điện thế hoạt động đơn lẻ lên gradient nồng độ của Na+ và K+ là rất nhỏ, và trong hầu hết các trường hợp, bơm natri-kali có thể duy trì "pin" ở mức bình thường. tính phí,ngay cả khi tế bào thần kinh đang tạo ra nhiều điện thế hoạt động mỗi giây. Điện thế hoạt động được truyền dọc theo sợi trục mà không làm mất tín hiệu Điện thế hoạt động có thể truyền đi một khoảng cách xa mà không bị mất tín hiệu. Nếu chúng ta đặt hai cặp điện cực ở hai vị trí khác nhau dọc theo sợi trục, chúng ta có thể ghi lại điện thế hoạt động tại hai vị trí đó khi nó di chuyển dọc theo sợi trục (Hình 45.11 A). Độ lớn của điện thế hoạt động không thay đổi giữa hai vị trí ghi. Sự cố định này có thể xảy ra bởi vì điện thế hoạt động là một hiện tượng tự phục hồi, toàn diện. • Điện thế hoạt động là tất cả hoặc không do sự tương tác giữa các kênh Na+ phụ thuộc điện thế và điện thế màng. Nếu màng bị khử cực nhẹ, một số kênh Na+ phụ thuộc vào điện thế sẽ mở ra. Một số ion natri đi qua màng plasma và khử cực nó nhiều hơn, mở ra nhiều kênh Na+ có điện áp hơn, v.v., tạo ra điện thế hoạt động. Phản hồi tích cực này



45.2 Tế bào thần kinh tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? 935 Nút của kênh Na+ ngược dòng Ranvier H bị bất hoạt, khiến màng trở nên trơ. Các kênh K+ phụ thuộc vào điện áp mở ra, tái phân cực sợi trục. | Điện thế hoạt động nhảy nhanh đến nút mới và . . . cơ chế đảm bảo cho điện thế hoạt động luôn tăng đến giá trị cực đại. • Điện thế hoạt động có khả năng tự tái tạo vì nó lan truyền theo dòng điện cục bộ đến các vùng lân cận của màng sinh chất. Kết quả khử cực sẽ đưa các vùng lân cận của màng đến ngưỡng. Vì vậy, khi điện thế hoạt động xảy ra tại một vị trí trên sợi trục, nó sẽ kích thích vùng sợi trục lân cận tạo ra điện thế hoạt động, và cứ như vậy dọc theo chiều dài của sợi trục. Chúng ta có thể sử dụng một điện cực để kích thích một sợi trục, khiến nó khử cực và tạo ra một điện thế hoạt động sau đó được truyền dọc theo sợi trục. Hình 45.1 1 B cho thấy những thay đổi trong kênh ion trong màng chịu trách nhiệm dẫn điện thế hoạt động dọc theo sợi trục mà

không làm giảm biên độ. Thông thường, điện thế hoạt động chỉ được truyền theo một hướng - ra khỏi thân tế bào. Nó không thể tự đảo ngược vì các kênh Na+ có điện thế trong vùng màng mà nó xuất phát đang ở thời kỳ trơ (Hình 45.1 1C). Điện thế hoạt động không truyền dọc theo tất cả các sợi trục với cùng tốc độ. Chúng di chuyển nhanh hơn trong các sợi trục có đường kính lớn so với các sợi trục có đường kính nhỏ vì khả năng chống lại dòng ion giảm khi đường kính sợi trục lớn hơn. Chúng di chuyển trên sợi trục có myelin nhanh hơn so với sợi trục không có myelin vì chúng có thể di chuyển xuống sợi trục trong những "bước nhảy" ngắn; (hãy nghĩ về một con kangaroo đang nhảy xuống một con đường) (Hình 45.12). Động vật không xương sống chủ yếu phụ thuộc vào đường kính sợi trục tăng lên để dẫn truyền nhanh, nhưng động vật có xương sống chủ yếu phụ thuộc vào quá trình myel hóa sợi trục để tăng tốc độ dẫn truyền. Điện thế hoạt động nhảy dọc theo các sợi trục có bao myelin. Trong hệ thần kinh của động vật có xương sống, việc tăng tốc độ của điện thế hoạt động bằng cách tăng đường kính sợi trục là không khả thi vì có số lượng sợi trục liên quan rất lớn. Ví dụ, mỗi mắt của chúng ta có khoảng một triệu sợi trục kết nối nó với não. Những sợi trục này dẫn điện thế hoạt động với tốc độ tương đương với sợi trục của mực khổng lồ - khoảng 20 mét mỗi giây - tuy nhiên đường kính của mỗi sợi trục lại nhỏ hơn 200 lần so với đường kính của sợi trục của mực. Hãy tưởng tượng có vùng quang học lớn hơn 200 lần. Một cách khác để tăng tốc độ dẫn truyền của sợi trục đã phát triển ở động vật có xương sống và sự thích nghi đó là sự myel hóa. Khi glia quấn quanh sợi trục, chúng bao phủ các sợi trục bằng các lớp myelin đồng tâm (xem Hình 45.3). Tuy nhiên, chúng để lại những khoảng trống cách đều nhau gọi là nút Ranvier, nơi sợi trục không bị che phủ (xem Hình 45.12). Sự rò rỉ ion qua các vùng của màng plasma được bao bọc bởi myelin giảm đi, do đó dòng điện ion có thể lan rộng hơn45.12 Tiềm năng hành động muối Tiềm năng hành động "nhảy" từ nút này sang nút khác trong sợi trục có bao myelin, cho phép truyền thông tin nhanh hơn. dọc theo bên trong sợi trục có myelin hơn là dọc theo sợi trục không có myelin. Ngoài ra, các kênh ion kiểm soát điện áp được tập hợp tại các nút Ranvier. Do đó, một sợi trục chỉ có thể kích hoạt điện thế hoạt động tại các nút và những điện thế hoạt động đó không thể được truyền qua vùng màng lân cận được bao phủ bởi myelin. Tuy nhiên, các điện tích dương chảy vào sợi trục tại nút cũng chảy xuống bên trong sợi trục dưới dạng dòng điện ion. Khi dòng điện đến nút tiếp theo, màng sinh chất tại nút đó sẽ được khử cực đến ngưỡng và kích hoạt một điện thế hoạt động khác. Do đó, điện thế hoạt động nhảy từ nút này sang nút khác dọc theo sợi trục. Tốc độ dẫn truyền tăng lên trong các sợi trục được bọc myelin này vì dòng điện ion chạy qua tế bào chất nhanh hơn nhiều so với các kênh ion có thể mở và đóng. Hình thức truyền xung nhanh này được gọi là dẫn truyền muối (tiếng Latin saltare, "nhảy").


Nodes of R
1 Na^+ channels open, generating an action potential.
2 Sp
the



936 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và hệ thần kinh RECAP Các tế bào thần kinh có điện thế màng do sự khác biệt về nồng độ ion trên màng của chúng và do các kênh rò rỉ làm cho màng có khả năng thấm khác nhau đối với các ion. Những thay đổi về độ thấm của kênh ion gây ra những thay đổi theo cấp độ về điện thế màng. Sự mở và đóng đột ngột của các kênh ion bị kiểm soát trong màng tạo ra điện thế hoạt động. Điện thế hoạt động là những thay đổi nhanh chóng, hoàn toàn hoặc không có trong điện thế màng được dẫn dọc theo các sợi trục từ thân tế bào đến các đầu sợi trục. • Điện thế nghỉ của màng được tạo ra và thay đổi như thế nào? Xem trang 928-929 và Hình 45.6 và 45.9. Phương trình Nernst tính toán điều gì và tại sao phép tính đó không bằng điện thế nghỉ đo được của màng? Xem trang. 929 và Hình 45.7 â€¢ Điện thế hoạt động được tạo ra như

thế nào? Xem trang 932-934 và Hình 45.10. Điện thế hoạt động được truyền dọc theo sợi trục như thế nào? Xem trang 934-936 và Hình 45.11 và 45.12 Sau khi đã mô tả cách tạo ra và truyền điện thế hoạt động dọc theo các sợi trục, tiếp theo chúng ta sẽ giải quyết câu hỏi điều gì xảy ra khi điện thế hoạt động đến đầu sợi trục. Làm thế nào tín hiệu của nó được truyền đến tế bào tiếp theo - có thể là tế bào thần kinh khác, tế bào cơ hoặc tế bào chế tiết? Làm thế nào để các tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào khác? Các tế bào thần kinh giao tiếp với nhau và với các tế bào khác tại các khớp thần kinh. Trong các khớp thần kinh điện, thường gặp ở động vật không xương sống, điện thế hoạt động lan truyền trực tiếp từ tế bào trước khớp thần kinh đến tế bào sau khớp thần kinh. Loại khớp thần kinh phổ biến nhất trong hệ thần kinh của động vật có xương sống là khớp thần kinh hóa học, trong đó các chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng từ tế bào trước khớp thần kinh gây ra những thay đổi ở tế bào sau khớp thần kinh. Chúng ta sẽ bắt đầu phần này bằng việc thảo luận về các khớp thần kinh giữa tế bào thần kinh và tế bào cơ. Sau đó chúng ta sẽ xem xét tính đa dạng của các khớp thần kinh và cách chúng tích hợp thông tin. Mối nối thần kinh cơ là một khớp thần kinh hóa học kiểu mẫu. Mối nối thần kinh cơ là khớp thần kinh giữa tế bào thần kinh và tế bào cơ xương. Chúng là những mô hình tuyệt vời về cách hoạt động của quá trình truyền dẫn qua khớp thần kinh hóa học. Giống như các tế bào thần kinh khác, tế bào thần kinh vận động chỉ có một sợi trục, nhưng sợi trục đó có thể phân nhánh thành nhiều đầu sợi trục tạo thành nhiều khớp thần kinh với tế bào cơ. Ở mỗi đầu sợi trục có một núm hoặc cấu trúc giống như nút mở rộng chứa các túi chứa đầy các phân tử dẫn truyền thần kinh. Chất dẫn truyền thần kinh được sử dụng bởi tất cả các khớp thần kinh cơ của động vật có xương sống là acetylcholine (ACh). ACh được giải phóng bằng quá trình ngoại bào khi màng của túi kết hợp với màng trước synap của đầu sợi trục. Chất dẫn truyền thần kinh đến từ đâu? Một số chất dẫn truyền thần kinh, chẳng hạn như ACh, được tổng hợp ở đầu sợi trục và được đóng gói trong các túi. Tuy nhiên, các enzyme cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp ACh được sản xuất trong thân tế bào của tế bào thần kinh vận động và được vận chuyển dọc theo các vi ống xuống sợi trục đến tận cùng. Ngược lại,chất dẫn truyền thần kinh peptide được sản xuất trong cơ thể tế bào và được bộ máy Golgi đóng gói thành các túi có màng. Những túi này được vận chuyển xuống sợi trục đến tận cùng. Màng sau synap của mối nối thần kinh cơ là một phần được sửa đổi của màng plasma tế bào cơ được gọi là tấm cuối vận động. Nó xuất hiện dưới dạng chỗ lõm trên màng tế bào cơ, và các đầu tận cùng của tế bào thần kinh vận động nằm ở chỗ lõm. Khoảng trống giữa màng trước synap và màng sau synap là khe hở tiếp hợp, trong các khớp thần kinh hóa học rộng khoảng 20 đến 40 nanomet. ACh được tế bào tiền synap giải phóng vào khe hở sẽ khuếch tán qua màng sau synap (Hình 45.13). Sự xuất hiện của điện thế hoạt động gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh Chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng khi điện thế hoạt động đến đầu sợi trục và gây ra sự mở các kênh Ca2+ có điện thế trong màng trước synap. Vì nồng độ Ca2+ bên ngoài tế bào lớn hơn bên trong tế bào nên Ca2+ đi vào đầu sợi trục. Sự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapMàng sau synap của mối nối thần kinh cơ là một phần được sửa đổi của màng plasma tế bào cơ được gọi là tấm cuối vận động. Nó xuất hiện dưới dạng chỗ lõm trên màng tế bào cơ, và các đầu tận cùng của tế bào thần kinh vận động nằm

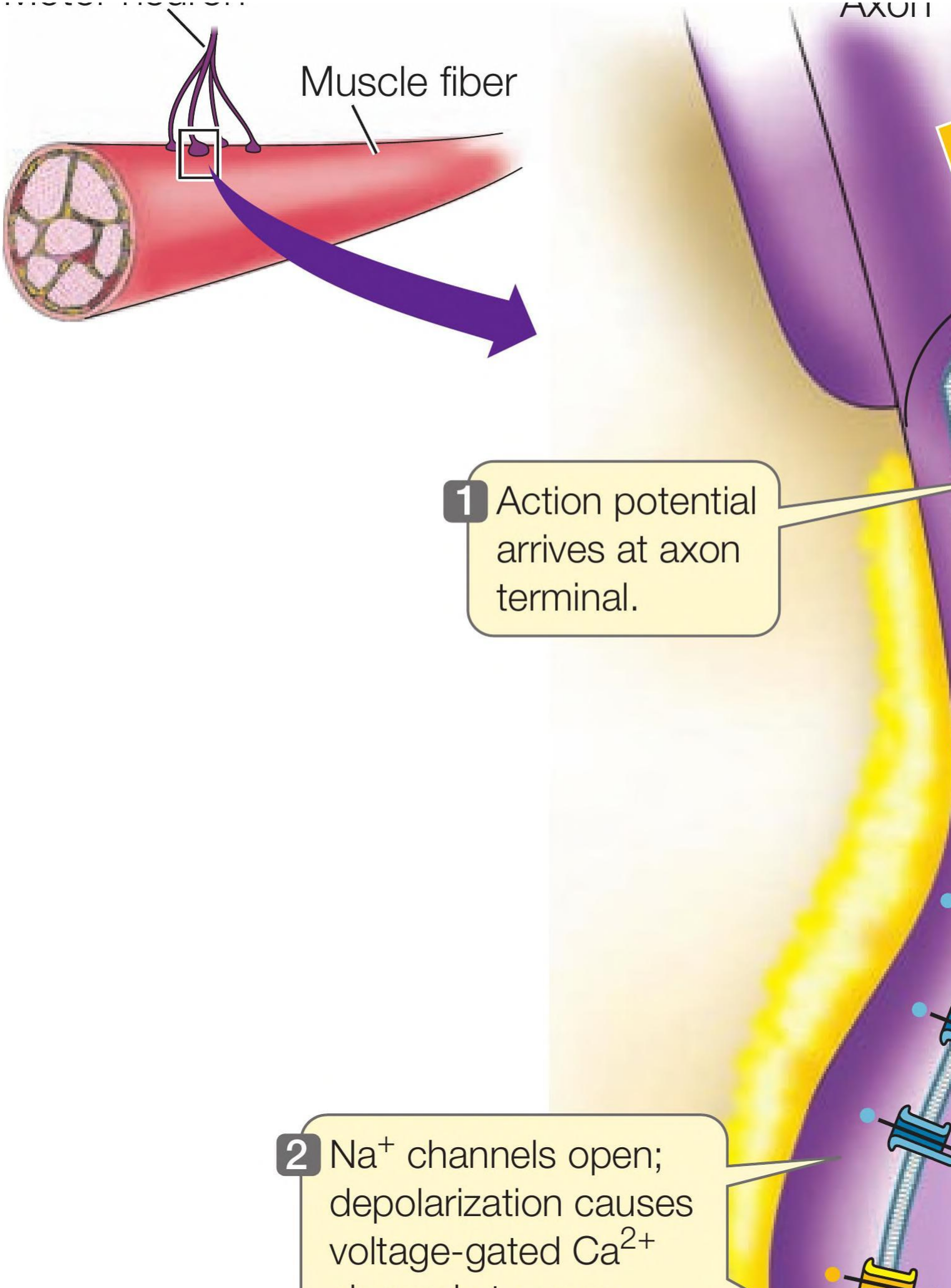
ở chỗ lõm. Khoảng trống giữa màng trước synap và màng sau synap là khe hở tiếp hợp, trong các khớp thần kinh hóa học rộng khoảng 20 đến 40 nanomet. ACh được tế bào tiền synap giải phóng vào khe hở sẽ khuếch tán qua màng sau synap (Hình 45.13). Sự xuất hiện của điện thế hoạt động gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh Chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng khi điện thế hoạt động đến đầu sợi trục và gây ra sự mở các kênh Ca2+ có điện thế trong màng trước synap. Vì nồng độ Ca2+ bên ngoài tế bào lớn hơn bên trong tế bào nên Ca2+ đi vào đầu sợi trục. Sự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapMàng sau synap của mối nối thần kinh cơ là một phần được sửa đổi của màng plasma tế bào cơ được gọi là tấm cuối vận động. Nó xuất hiện dưới dạng chỗ lõm trên màng tế bào cơ, và các đầu tận cùng của tế bào thần kinh vận động nằm ở chỗ lõm. Khoảng trống giữa màng trước synap và màng sau synap là khe hở tiếp hợp, trong các khớp thần kinh hóa học rộng khoảng 20 đến 40 nanomet. ACh được tế bào tiền synap giải phóng vào khe hở sẽ khuếch tán qua màng sau synap (Hình 45.13). Sự xuất hiện của điện thế hoạt động gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh Chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng khi điện thế hoạt động đến đầu sợi trục và gây ra sự mở các kênh Ca2+ có điện thế trong màng trước synap. Vì nồng độ Ca2+ bên ngoài tế bào lớn hơn bên trong tế bào nên Ca2+ đi vào đầu sợi trục. Sự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapKhoảng trống giữa màng trước synap và màng sau synap là khe hở tiếp hợp, trong các khớp thần kinh hóa học rộng khoảng 20 đến 40 nanomet. ACh được tế bào tiền synap giải phóng vào khe hở sẽ khuếch tán qua màng sau synap (Hình 45.13). Sự xuất hiện của điện thế hoạt động gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh Chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng khi điện thế hoạt động đến đầu sợi trục và gây ra sự mở các kênh Ca2+ có điện thế

trong màng trước synap. Vì nồng độ Ca2+ bên ngoài tế bào lớn hơn bên trong tế bào nên Ca2+ đi vào đầu sợi trục. Sự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapKhoảng trống giữa màng trước synap và màng sau synap là khe hở tiếp hợp, trong các khớp thần kinh hóa học rộng khoảng 20 đến 40 nanomet. ACh được tế bào tiền synap giải phóng vào khe hở sẽ khuếch tán qua màng sau synap (Hình 45.13). Sự xuất hiện của điện thế hoạt động gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh Chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng khi điện thế hoạt động đến đầu sợi trục và gây ra sự mở các kênh Ca2+ có điện thế trong màng trước synap. Vì nồng độ Ca2+ bên ngoài tế bào lớn hơn bên trong tế bào nên Ca2+ đi vào đầu sợi trục. Sự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapSự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết

cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapSự gia tăng Ca2+ bên trong đầu sợi trục làm cho các túi chứa chất dẫn truyền thần kinh kết hợp với màng trước khớp thần kinh và đổ chất chứa của chúng vào khe hở tiếp hợp. Trong các khớp thần kinh cơ, sự kết hợp và làm rỗng túi tinh là hoàn toàn hoặc không. Màng túi được tích hợp vào màng trước synap, kết quả là màng này thực sự trở nên lớn hơn - ít nhất là cho đến khi màng bổ sung được tái chế thông qua quá trình nhập bào. Màng này được tế bào tái xử lý thành các túi mới được nạp lại chất dẫn truyền thần kinh. Chức năng khớp thần kinh liên quan đến nhiều protein. Mô tả ở trên về sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ màng trước synap có vẻ đơn giản, nhưng nó liên quan đến hàng trăm protein chịu trách nhiệm cho các khía cạnh khác nhau của quá trình: hình thành túi, vận chuyển chất dẫn truyền thần kinh vào túi, neo các túi để các yếu tố khung tế bào, sự gắn kết của các túi với màng trước synap, sự hợp nhất của màng tế bào và màng tế bào, và sự nhập bào của màng túi để tái chế. Một số protein này là mục tiêu của chất độc. Ví dụ, độc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapĐộc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau synap phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synapĐộc tố botulinum và uốn ván từ vi khuẩn thuộc chi Clostridium tác động lên một số protein cần thiết cho việc gắn các túi nước vào màng trước khớp thần kinh, dẫn đến các bệnh thường gây tử vong. Độc tố botulinum làm suy yếu sự co cơ, trong khi độc tố uốn ván gây ra sự co cơ không kiểm soát được. Tuy nhiên, chất độc có thể trở thành thuốc. Độc tố Botulinum (ở dạng BotoxÂ®) được sử dụng trong điều trị để làm giảm co thắt cơ và làm mờ nếp nhăn về mặt thẩm mỹ. Màng sau khớp thần kinh phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh. Khi acetylcholine được giải phóng ở khớp thần kinh, một số chất này sẽ khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể ACh trên màng sau khớp thần kinh (Hình 45.14). Hậu synap

45.3 Tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào khác như thế nào? 937 Tế bào thần kinh vận động Axon Tế bào tiền synap (tế bào thần kinh vận động) 45.13 Sự dẫn truyền thần kinh hóa học bắt đầu bằng sự xuất hiện của một điện thế hoạt động Mối nối thần kinh cơ là một khớp thần kinh hóa học điển hình. Các sự kiện được trình bày ở đây về việc giải phóng acetylcholine cũng tương tự đối với các chất dẫn truyền thần kinh khác. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 45.3 Lifel truyền qua khớp thần kinh 0e.com/at45.3 fp Acetylcholine bị phá vỡ và các thành phần được tế bào tiền synap lấy lại. Acetylcholine và túi được tái chế. Điện thế hoạt động Sự khử cực lan rộng sẽ tạo ra một điện thế hoạt động ở màng sau synap. Khi các thụ thể liên kết với acetylcholine, chúng sẽ mở các kênh cation và khử cực màng sau synap. | Các phân tử acetylcholine khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể trên màng sau synap. Vào Media Clip 45.1 Thêm một ít ACh vào đó! Cuộc sống 0e.com/mc45. 1 màng của tấm đầu motor bị gấp nhiều. Các thụ thể ACh nằm trên đỉnh của các nếp gấp, và các kênh cation có điện thế nằm ở dưới cùng của các nếp gấp và trong màng tế bào cơ xung quanh (xem Hình 45.13). Các thụ thể ACh là các kênh có cổng hóa học cho phép cả Na+ và K+ chảy qua, nhưng do gradient điện hóa tạo điều kiện cho Na+ đi vào thực sự, nên phản ứng của tấm đầu động cơ đối với ACh là

khử cực. Điện thế được phân loại đó phản ánh số lượng thụ thể được kích hoạt sẽ lan đến độ sâu của các nếp gấp của màng tấm cuối động cơ và đến màng tế bào cơ xung quanh, nơi chứa các kênh Na+ phụ thuộc điện áp. 45.14 Thụ thể Acetylcholine Thụ thể ACh là các kênh ion có cổng hóa học được tìm thấy ở tấm cuối động cơ và các loại màng sau khớp thần kinh khác. Khi một trong những thụ thể này liên kết với ACh, lỗ kênh của nó mở ra và Na+ di chuyển vào tế bào sau khớp thần kinh, khử cực màng của nó. Enzym acetylcholinesterase (AChE) phá vỡ ACh trong khớp thần kinh, đóng kênh. Các sản phẩm phân hủy (acetate và choline) sau đó được màng trước synap hấp thụ và tái tổng hợp thành nhiều ACh hơn. Kênh qua trung gian thụ thể acetylcholine thường đóng. Khi ACh liên kết tại các vị trí cụ thể trên thụ thể, kênh sẽ mở ra, cho phép Na+ đi vào tế bào sau synap. Bên ngoài tế bào Na+ Acetylcholinesterase phá vỡ ACh, khiến kênh đóng lại một lần nữa. Acetylcholinesterase (AChE) â€¢ Thụ thể V ACh Bên trong tế bào â€¢ â€¢


Muscle fiber
1 Action potential arrives at axon terminal.
2 Na^+ channels open; depolarization causes voltage-gated Ca^{2+}

938 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và Hệ thần kinh 45.15 Thông tin về tổng hợp tế bào thần kinh sau khớp thần kinh Mỗi tế bào thần kinh riêng lẻ tổng hợp các điện thế sau khớp thần kinh bị kích thích và ức chế theo không gian (A) và thời gian (B). Khi tổng các điện thế khử cực khối sợi trục đến ngưỡng, tế bào thần kinh sẽ tạo ra một điện thế hoạt động. Nếu đầu sợi trục của tế bào thần kinh vận động giải phóng đủ lượng ACh để khử cực tấm cuối động cơ, thì quá trình khử cực lan rộng đó sẽ kích hoạt các kênh Na+ phụ thuộc điện áp và gây ra sự kích hoạt điện thế hoạt động. Điện thế hoạt động này sau đó được dẫn truyền khắp hệ thống màng của tế bào cơ, khiến tế bào co lại. Chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn về sự co của tế bào cơ ở Phần 48.1. Bao nhiêu chất dẫn truyền thần kinh là đủ? Cả một phân tử ACh đơn lẻ cũng như lượng chứa trong toàn bộ túi (khoảng 10.000 phân tử ACh) sẽ không đưa màng tế bào cơ đến ngưỡng. Tuy nhiên, một điện thế hoạt động duy nhất ở đầu sợi trục sẽ giải phóng nội dung của khoảng 100 túi - quá đủ để tạo ra một điện thế hoạt động trong tế bào cơ và khiến nó co lại. 2 I Kích thích 3 I khớp thần kinh c Q) O Q. CD C 05 _Q + 60 -50 Tổng không gian xảy ra khi một số điện thế sau khớp thần kinh bị kích thích (EPSP) đến gò sợi trục cùng một lúc. Ngưỡng EPSP / 3 4 1+2 1+2+3 Số khớp thần kinh Tổng hợp tạm thời có nghĩa là các điện thế sau khớp thần kinh được tạo ra ở cùng một khớp thần kinh trong chuỗi liên tiếp nhanh chóng có thể được tổng hợp 4 4 44 44 444 i i ii trong Điện thế nghỉ J _ l _ l _ l _ l _ l _ l _ l _ l _ l _ l _ l _ L Thời gian (msec) - â–º Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 45.4 Tế bào thần kinh và khớp thần kinh Lifel 0e.com/at45.4 Các khớp thần kinh có thể bị kích thích hoặc ức chế Ở động vật có xương sống, các khớp thần kinh giữa tế bào thần kinh vận động và tế bào cơ luôn bị kích thích; nghĩa là, các tấm cuối của động cơ luôn phản ứng với ACh với điện thế được phân loại ít âm hơn điện thế nghỉ (khử cực). Tuy nhiên, các khớp thần kinh giữa các tế bào thần kinh thường bị ức chế; khớp thần kinh như vậy gây ra sự siêu phân cực của màng sau khớp thần kinh. Ví dụ, hãy nhớ lại rằng có nhiều ion clorua (Cl-) bên ngoài tế bào hơn bên trong tế bào. Nếu các thụ thể trên màng sau synap mở kênh Cl. Các ion Cl- đi vào tế bào sau synap và làm nó siêu phân cực. Quá trình siêu phân cực đưa màng ra xa điện thế ngưỡng đối với các kênh Na+ phụ thuộc vào điện thế, và do đó làm cho tế bào ít có khả năng kích hoạt điện thế hoạt động. Hãy nhớ lại rằng hầu hết các tế bào thần kinh đều có nhiều sợi nhánh. Các đầu sợi trục từ nhiều tế bào thần kinh khác có thể hình thành các khớp thần kinh với các đuôi gai đó và với thân tế bào. Đầu sợi trục của các tế bào thần kinh tiền synap khác nhau có thể lưu trữ và giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh khác nhau, đồng thời màng sinh chất của đuôi gai và thân tế bào của tế bào thần kinh sau khớp thần kinh có thể có các thụ thể cho nhiều loại chất dẫn truyền thần kinh.Sự kết hợp của hoạt động khớp thần kinh tác động lên tế bào sẽ khiến tế bào có điện thế màng được phân loại có thể dương hơn hoặc âm hơn điện thế nghỉ của nó. Tế bào sau khớp thần kinh tổng hợp đầu vào kích thích và ức chế Điều gì quyết định khi nào một tế bào thần kinh riêng lẻ sẽ tạo ra một điện thế hoạt động? Như chúng ta vừa học, tổng điện thế kích thích và ức chế sau khớp thần kinh tạo ra một điện thế màng phân loại trong thân tế bào sau khớp thần kinh. Khả năng tổng hợp này là cơ chế chính giúp hệ thần kinh tích hợp thông tin. Mỗi nơ-ron nhận được 1.000 đầu vào khớp thần kinh trở lên, nhưng nó chỉ có một đầu ra: điện thế hoạt động trong một sợi trục. Tại bất kỳ thời điểm nào, thông tin từ tất cả các đầu vào hoạt động sẽ được chuyển thành tốc độ mà tế bào thần kinh đó tạo ra điện thế hoạt động trong sợi trục của nó. Đối với hầu hết các tế bào thần kinh, quá trình tổng hợp diễn ra ở gò sợi trục ở đáy sợi trục. Màng plasma của gò sợi trục không được cách ly bởi glia và có nhiều kênh Na+ có điện thế. Điện thế kích thích và ức chế sau khớp thần kinh từ các khớp thần kinh ở bất kỳ vị trí nào trên sợi nhánh hoặc thân tế bào lan truyền đến gò sợi trục bằng dòng điện cục bộ. Nếu điện thế phân loại thu được khử cực gò sợi trục đến ngưỡng, nó sẽ tạo ra một điện thế hoạt động. Bởi vì điện thế sau synap giảm cường độ khi chúng lan ra từ vị trí của khớp thần kinh, nên khớp thần kinh ở đầu sợi nhánh có ít ảnh hưởng hơn so với khớp thần kinh trên thân tế bào, gần gò sợi trục. Điện thế sau khớp thần kinh bị kích thích và ức chế được tổng hợp theo không gian và theo thời gian. Tổng không gian cộng lại những ảnh hưởng đồng thời của các khớp thần kinh ở các vị trí khác nhau trên tế bào sau khớp thần kinh (Hình 45.1 5A). Tổng hợp theo thời gian cộng các điện thế sau khớp thần kinh được tạo ra tại cùng một vị trí theo trình tự nhanh chóng (Hình 45.1 5B). Các khớp thần kinh có thể nhanh hoặc chậm. Hầu hết các thụ thể dẫn truyền thần kinh gây ra những thay đổi ở tế bào sau khớp thần kinh bằng cách mở hoặc đóng các kênh ion. Cách chúng làm như vậy là cơ sở để nhóm các thụ thể thành hai loại chung: “Bản thân các thụ thể ionotropic là các kênh ion. Chất dẫn truyền thần kinh liên kết với thụ thể ionotropic gây ra sự thay đổi trực tiếp trong chuyển động của ion qua màng sinh chất của tế bào sau khớp thần kinh. Những protein này cho phép phản ứng nhanh, trong thời gian ngắn.quá trình tổng hợp

diễn ra ở gò sợi trục ở gốc sợi trục. Màng plasma của gò sợi trục không được cách ly bởi glia và có nhiều kênh Na+ có điện thế. Điện thế kích thích và ức chế sau khớp thần kinh từ các khớp thần kinh ở bất kỳ vị trí nào trên sợi nhánh hoặc thân tế bào lan truyền đến gò sợi trục bằng dòng điện cục bộ. Nếu điện thế phân loại thu được khử cực gò sợi trục đến ngưỡng, nó sẽ tạo ra một điện thế hoạt động. Bởi vì điện thế sau synap giảm cường độ khi chúng lan ra từ vị trí của khớp thần kinh, nên khớp thần kinh ở đầu sợi nhánh có ít ảnh hưởng hơn so với khớp thần kinh trên thân tế bào, gần gò sợi trục. Điện thế sau khớp thần kinh bị kích thích và ức chế được tổng hợp theo không gian và theo thời gian. Tổng không gian cộng lại những ảnh hưởng đồng thời của các khớp thần kinh ở các vị trí khác nhau trên tế bào sau khớp thần kinh (Hình 45.1 5A). Tổng hợp theo thời gian cộng các điện thế sau khớp thần kinh được tạo ra tại cùng một vị trí theo trình tự nhanh chóng (Hình 45.1 5B). Các khớp thần kinh có thể nhanh hoặc chậm. Hầu hết các thụ thể dẫn truyền thần kinh gây ra những thay đổi ở tế bào sau khớp thần kinh bằng cách mở hoặc đóng các kênh ion. Cách chúng làm như vậy là cơ sở để nhóm các thụ thể thành hai loại chung: “Bản thân các thụ thể ionotropic là các kênh ion. Chất dẫn truyền thần kinh liên kết với thụ thể ionotropic gây ra sự thay đổi trực tiếp trong chuyển động của ion qua màng sinh chất của tế bào sau khớp thần kinh. Những protein này cho phép phản ứng nhanh, trong thời gian ngắn.quá trình tổng hợp diễn ra ở gò sợi trục ở gốc sợi trục. Màng plasma của gò sợi trục không được cách ly bởi glia và có nhiều kênh Na+ có điện thế. Điện thế kích thích và ức chế sau khớp thần kinh từ các khớp thần kinh ở bất kỳ vị trí nào trên sợi nhánh hoặc thân tế bào lan truyền đến gò sợi trục bằng dòng điện cục bộ. Nếu điện thế phân loại thu được khử cực gò sợi trục đến ngưỡng, nó sẽ tạo ra một điện thế hoạt động. Bởi vì điện thế sau synap giảm cường độ khi chúng lan ra từ vị trí của khớp thần kinh, nên khớp thần kinh ở đầu sợi nhánh có ít ảnh hưởng hơn so với khớp thần kinh trên thân tế bào, gần gò sợi trục. Điện thế sau khớp thần kinh bị kích thích và ức chế được tổng hợp theo không gian và theo thời gian. Tổng không gian cộng lại những ảnh hưởng đồng thời của các khớp thần kinh ở các vị trí khác nhau trên tế bào sau khớp thần kinh (Hình 45.1 5A). Tổng hợp theo thời gian cộng các điện thế sau khớp thần kinh được tạo ra tại cùng một vị trí theo trình tự nhanh chóng (Hình 45.1 5B). Các khớp thần kinh có thể nhanh hoặc chậm. Hầu hết các thụ thể dẫn truyền thần kinh gây ra những thay đổi ở tế bào sau khớp thần kinh bằng cách mở hoặc đóng các kênh ion. Cách chúng làm như vậy là cơ sở để nhóm các thụ thể thành hai loại chung: “Bản thân các thụ thể ionotropic là các kênh ion. Chất dẫn truyền thần kinh liên kết với thụ thể ionotropic gây ra sự thay đổi trực tiếp trong chuyển động của ion qua màng sinh chất của tế bào sau khớp thần kinh. Những protein này cho phép phản ứng nhanh, trong thời gian ngắn.

45.3 Tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào khác như thế nào? 939 Thụ thể ACh của tấm cuối động cơ là một ví dụ về thụ thể ionotropic. Mỗi trong số năm tiểu đơn vị của nó kéo dài qua màng sinh chất. Khi tập hợp lại, các đơn vị con tạo ra một lỗ trung tâm cho phép các ion đi qua (xem Hình 45.14). Trong số nhiều loại tiểu đơn vị khác nhau, chỉ có một loại có khả năng liên kết với ACh. Mỗi thụ thể chức năng có hai tiểu đơn vị liên kết ACh và ba tiểu đơn vị khác. Các thụ thể metabotropic không phải là các kênh ion, nhưng chúng tạo ra các tầng tín hiệu trong tế bào sau khớp thần kinh, thứ hai dẫn đến những thay đổi trong các kênh ion (xem Hình 7.10A). Phản ứng của tế bào sau synap qua trung gian thụ thể metabotropic thường chậm hơn và tồn tại lâu hơn so với phản ứng do thụ thể ionotropic gây ra. Các thụ thể trao đổi chất cũng là các protein xuyên màng, nhưng thay vì hoạt động như các kênh ion, chúng bắt đầu một quá trình truyền tín hiệu nội bào dẫn đến việc mở hoặc đóng kênh ion và những thay đổi khác trong tế bào sau khớp thần kinh. Các khớp thần kinh điện nhanh nhưng không tích hợp thông tin tốt Các khớp thần kinh điện khác với các khớp thần kinh hóa học vì chúng kết hợp các tế bào thần kinh về mặt điện. Các khớp thần kinh điện chứa nhiều mối nối khoảng cách. Tại các khớp thần kinh này, màng tế bào trước và sau khớp thần kinh được phân tách bằng một khoảng cách chỉ 2 hoặc 3 nanomet, và các protein màng gọi là connexin liên kết hai tế bào thần kinh bằng cách hình thành các lỗ nối tế bào chất của hai tế bào (xem Hình 7.19A). Các ion và phân tử nhỏ có thể truyền trực tiếp từ tế bào này sang tế bào khác thông qua các lỗ này. Sự truyền ở các khớp thần kinh điện rất nhanh và có thể tiến hành theo một trong hai hướng, trong khi sự truyền ở các khớp thần kinh hóa học chậm hơn và một chiều. Các khớp thần kinh điện ít phổ biến hơn trong hệ thần kinh của động vật có xương sống so với các khớp thần kinh hóa học vì nhiều lý do. Đầu tiên, tính liên tục về điện giữa các tế bào thần kinh không cho phép tính tổng theo thời gian của các đầu vào khớp thần kinh. Thứ hai, một khớp thần kinh điện hiệu quả đòi hỏi diện tích tiếp

xúc lớn giữa các tế bào trước và sau khớp thần kinh. Tình trạng này loại trừ khả năng có hàng nghìn đầu vào khớp thần kinh đến một nơ-ron đơn lẻ - vốn là tiêu chuẩn trong các hệ thống thần kinh phức tạp. Thứ ba, các khớp thần kinh điện không thể bị ức chế. Do đó, các khớp thần kinh điện rất hữu ích cho việc giao tiếp nhanh chóng nhưng chúng ít hữu ích hơn cho quá trình tích hợp và học tập. Hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào thụ thể mà nó liên kết. Hơn 100 chất dẫn truyền thần kinh hiện đã được công nhận và chắc chắn sẽ còn nhiều hơn nữa được phát hiện. ACh, như chúng ta đã thấy, là một chất dẫn truyền thần kinh quan trọng vì đó là cách hệ thống thần kinh ra lệnh cho các cơ co bóp. ACh cũng đóng vai trò trong một số khớp thần kinh nhất định giữa các tế bào thần kinh trong não, nhưng nó chỉ chiếm một phần trăm nhỏ trong tổng lượng chất dẫn truyền thần kinh trong não. Chất dẫn truyền thần kinh chủ yếu của não là ba axit amin đơn giản: glutamate, có tác dụng kích thích,và glycine và axit y-aminobutyric (GABA), có tác dụng ức chế. Việc tích hợp thông tin ở cấp độ tế bào là sự cân bằng giữa kích thích và ức chế, vì vậy có thể hiểu rằng NVESTIGATINGLIFE 45.16 Giảm sự ức chế thần kinh có thể tăng cường khả năng học tập Học tập và trí nhớ ở chuột có thể được nghiên cứu bằng cách sử dụng "nhiệm vụ nhận dạng đối tượng mới" được mô tả trong phương pháp dưới đây. Những con chuột được biến đổi gen là mô hình cho hội chứng Down (tức là các gen được biết là có trên nhiễm sắc thể số 21 của con người đã được nhân đôi ở chuột) không thể thực hiện nhiệm vụ này. Việc điều trị những con chuột mô hình này bằng một loại thuốc ngăn chặn một phần thụ thể GABA (GABA là chất ức chế truyền qua khớp thần kinh) dường như làm tăng khả năng học hỏi của chúng.3 GIẢ THUYẾT Sự ức chế quá mức các tế bào thần kinh bởi GABA làm suy yếu khả năng học tập trong mô hình chuột mắc hội chứng Down. Phương pháp 1. Đặt chuột vào đấu trường có hai đồ vật và cho phép chúng khám phá, điều tra; loại bỏ chuột. 2. Sau 24 giờ, thay đổi một trong hai đồ vật và đưa chuột trở lại đấu trường. So sánh lượng thời gian con chuột dành cho đối tượng cũ và đối tượng mới. Nếu con chuột dành nhiều thời gian hơn cho đối tượng mới, nó sẽ nhớ đối tượng cũ (đã "học"). 3. Lặp lại thí nghiệm với chuột bình thường và chuột mắc hội chứng Down trước và sau khi chuột đối tượng được điều trị bằng thuốc ngăn chặn thụ thể GABA (GABAr). Kết quả Sự khác biệt giữa lần tiếp xúc đầu tiên và lần tiếp xúc thứ hai thể hiện việc học tập. Kiểm soát GABAr bị chặn Kiểm soát GABAr bị chặn Lần tiếp xúc ban đầu Lần tiếp xúc thứ hai (24 giờ sau; đối tượng mới được giới thiệu) KẾT LUẬN Việc chặn các thụ thể GABA đã cải thiện khả năng học tập ở chuột mô hình mắc hội chứng Down. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aFemandez, F. và cộng sự. 2007. Khoa học thần kinh tự nhiên 10: 411-413. sự ức chế quá mức như chúng ta đã thấy ở những con chuột mắc hội chứng Down được mô tả ở đầu chương này có thể làm giảm khả năng xử lý và tích hợp thông tin mới của động vật. Thật vậy, khi tác dụng ức chế GABA ở những con chuột này bị giảm đi do một loại thuốc ngăn chặn thụ thể GABA, khả năng học tập của những con chuột này đã tăng lên (Hình 45.16). Một nhóm chất dẫn truyền thần kinh quan trọng khác trong não là monoamines, là dẫn xuất của axit amin. HọViệc điều trị những con chuột mô hình này bằng một loại thuốc ngăn chặn một phần thụ thể GABA (GABA là chất ức chế truyền qua khớp thần kinh) dường như làm tăng khả năng học hỏi của chúng.3 GIẢ THUYẾT Sự ức chế quá mức các tế bào thần kinh bởi GABA làm suy yếu khả năng học tập trong mô hình chuột mắc hội chứng Down. Phương pháp 1. Đặt chuột vào đấu trường có hai đồ vật và cho phép chúng khám phá, điều tra; loại bỏ chuột. 2. Sau 24 giờ, thay đổi một trong hai đồ vật và đưa chuột trở lại đấu trường. So sánh lượng thời gian con chuột dành cho đối tượng cũ và đối tượng mới. Nếu con chuột dành nhiều thời gian hơn cho đối tượng mới, nó sẽ nhớ đối tượng cũ (đã "học"). 3. Lặp lại thí nghiệm với chuột bình thường và chuột mắc hội chứng Down trước và sau khi chuột đối tượng được điều trị bằng thuốc ngăn chặn thụ thể GABA (GABAr). Kết quả Sự khác biệt giữa lần tiếp xúc đầu tiên và lần tiếp xúc thứ hai thể hiện việc học tập. Kiểm soát GABAr bị chặn Kiểm soát GABAr bị chặn Lần tiếp xúc ban đầu Lần tiếp xúc thứ hai (24 giờ sau; đối tượng mới được giới thiệu) KẾT LUẬN Việc chặn các thụ thể GABA đã cải thiện khả năng học tập ở chuột mô hình mắc hội chứng Down. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aFemandez, F. và cộng sự. 2007. Khoa học thần kinh tự nhiên 10: 411-413. sự ức chế quá mức như chúng ta đã thấy ở những con chuột mắc hội chứng Down được mô tả ở đầu chương này có thể làm giảm khả năng xử lý và tích hợp thông tin mới của động vật. Thật vậy, khi tác dụng ức chế GABA ở những con chuột này bị giảm đi do một loại thuốc ngăn chặn thụ thể GABA, khả năng học tập của những con chuột này đã tăng lên (Hình 45.16). Một nhóm chất dẫn truyền thần kinh quan trọng khác trong não là monoamines, là dẫn xuất của axit amin. HọViệc

điều trị những con chuột mô hình này bằng một loại thuốc ngăn chặn một phần thụ thể GABA (GABA là chất ức chế truyền qua khớp thần kinh) dường như làm tăng khả năng học hỏi của chúng.3 GIẢ THUYẾT Sự ức chế quá mức các tế bào thần kinh bởi GABA làm suy yếu khả năng học tập trong mô hình chuột mắc hội chứng Down. Phương pháp 1. Đặt chuột vào đấu trường có hai đồ vật và cho phép chúng khám phá, điều tra; loại bỏ chuột. 2. Sau 24 giờ, thay đổi một trong hai đồ vật và đưa chuột trở lại đấu trường. So sánh lượng thời gian con chuột dành cho đối tượng cũ và đối tượng mới. Nếu con chuột dành nhiều thời gian hơn cho đối tượng mới, nó sẽ nhớ đối tượng cũ (đã "học"). 3. Lặp lại thí nghiệm với chuột bình thường và chuột mắc hội chứng Down trước và sau khi chuột đối tượng được điều trị bằng thuốc ngăn chặn thụ thể GABA (GABAr). Kết quả Sự khác biệt giữa lần tiếp xúc đầu tiên và lần tiếp xúc thứ hai thể hiện việc học tập. Kiểm soát GABAr bị chặn Kiểm soát GABAr bị chặn Lần tiếp xúc ban đầu Lần tiếp xúc thứ hai (24 giờ sau; đối tượng mới được giới thiệu) KẾT LUẬN Việc chặn các thụ thể GABA đã cải thiện khả năng học tập ở chuột mô hình mắc hội chứng Down. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aFemandez, F. và cộng sự. 2007. Khoa học thần kinh tự nhiên 10: 411-413. sự ức chế quá mức như chúng ta đã thấy ở những con chuột mắc hội chứng Down được mô tả ở đầu chương này có thể làm giảm khả năng xử lý và tích hợp thông tin mới của động vật. Thật vậy, khi tác dụng ức chế GABA ở những con chuột này bị giảm đi do một loại thuốc ngăn chặn thụ thể GABA, khả năng học tập của những con chuột này đã tăng lên (Hình 45.16). Một nhóm chất dẫn truyền thần kinh quan trọng khác trong não là monoamines, là dẫn xuất của axit amin. Họsự ức chế quá mức như chúng ta đã thấy ở những con chuột mắc hội chứng Down được mô tả ở đầu chương này có thể làm giảm khả năng xử lý và tích hợp thông tin mới của động vật. Thật vậy, khi tác dụng ức chế GABA ở những con chuột này bị giảm đi do một loại thuốc ngăn chặn thụ thể GABA, khả năng học tập của những con chuột này đã tăng lên (Hình 45.16). Một nhóm chất dẫn truyền thần kinh quan trọng khác trong não là monoamines, là dẫn xuất của axit amin. Họsự ức chế quá mức như chúng ta đã thấy ở những con chuột mắc hội chứng Down được mô tả ở đầu chương này có thể làm giảm khả năng xử lý và tích hợp thông tin mới của động vật. Thật vậy, khi tác dụng ức chế GABA ở những con chuột này bị giảm đi do một loại thuốc ngăn chặn thụ thể GABA, khả năng học tập của những con chuột này đã tăng lên (Hình 45.16). Một nhóm chất dẫn truyền thần kinh quan trọng khác trong não là monoamines, là dẫn xuất của axit amin. Họ

 bao gồm dopamine và norepinephrine (dẫn xuất của tyrosine) và serotonin (dẫn xuất của tryptophan). Peptide cũng có chức năng dẫn truyền thần kinh; ví dụ, endorphin và enkephalin là thuốc phiện của cơ thể và điều chỉnh cảm giác đau. Một peptide khác, chất P, truyền cảm giác đau. Ngay cả một loại khí, oxit nitric, cũng được tế bào thần kinh sử dụng như một chất truyền tin giữa các tế bào (xem Hình 7.15). Sự dẫn truyền thần kinh phức tạp một phần vì mỗi chất dẫn truyền thần kinh có nhiều loại thụ thể. Ví dụ, ACh có hai loại thụ thể: thụ thể nicotinic, là chất hướng ion; và các thụ thể muscarinic, có tính chất chuyển hóa. Cả hai loại thụ thể ACh đều được tìm thấy trong não và tủy sống, nơi thụ thể nicotinic có xu hướng kích thích và thụ thể muscarinic có xu hướng ức chế. Hành động của ACh cũng có thể khác nhau bên ngoài não và tủy sống. ACh hoạt động thông qua các thụ thể nicotinic làm cho cơ trơn của ruột tăng khả năng vận động, nhưng ACh hoạt động thông qua các thụ thể muscarinic khiến cơ tim siêu phân cực và do đó hoạt động chậm lại. Còn nhiều ví dụ khác về chất dẫn truyền thần kinh có tác dụng khác nhau ở các mô khác nhau, nhưng điều quan trọng cần nhớ là hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào thụ thể mà nó liên kết. Ngoài ra, hãy nhớ rằng việc tắt hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh cũng quan trọng như việc bật nó lên. Đi tới Hoạt động 45.1 Chất dẫn truyền thần kinh Lifel 0e.com/ac45. 1 Để tắt phản ứng, các khớp thần kinh phải được loại bỏ chất dẫn truyền thần kinh. Nếu các phân tử dẫn truyền thần kinh được giải phóng vẫn tồn tại trong khe hở tiếp hợp, màng sau khớp thần kinh sẽ trở nên bão hòa và các thụ thể sẽ liên tục được kích hoạt. Tế bào sau khớp thần kinh sẽ vẫn bị siêu phân cực hoặc khử cực và sẽ không phản ứng với những thay đổi ngắn hạn của tế bào trước khớp thần kinh. Các tế bào thần kinh có thể phản ứng với đầu vào càng nhanh thì chúng càng có thể xử lý nhiều thông tin hơn trong một khoảng thời gian nhất định. Do đó, chất dẫn truyền thần kinh phải được loại bỏ khỏi khe hở tiếp hợp ngay sau khi nó được giải phóng bởi đầu sợi trục. Hoạt động dẫn truyền thần kinh có thể bị chấm dứt theo nhiều cách. Đầu tiên, enzyme có thể phá hủy chất dẫn truyền thần kinh. Ví dụ, acetylcholine bị phá hủy nhanh chóng bởi enzyme

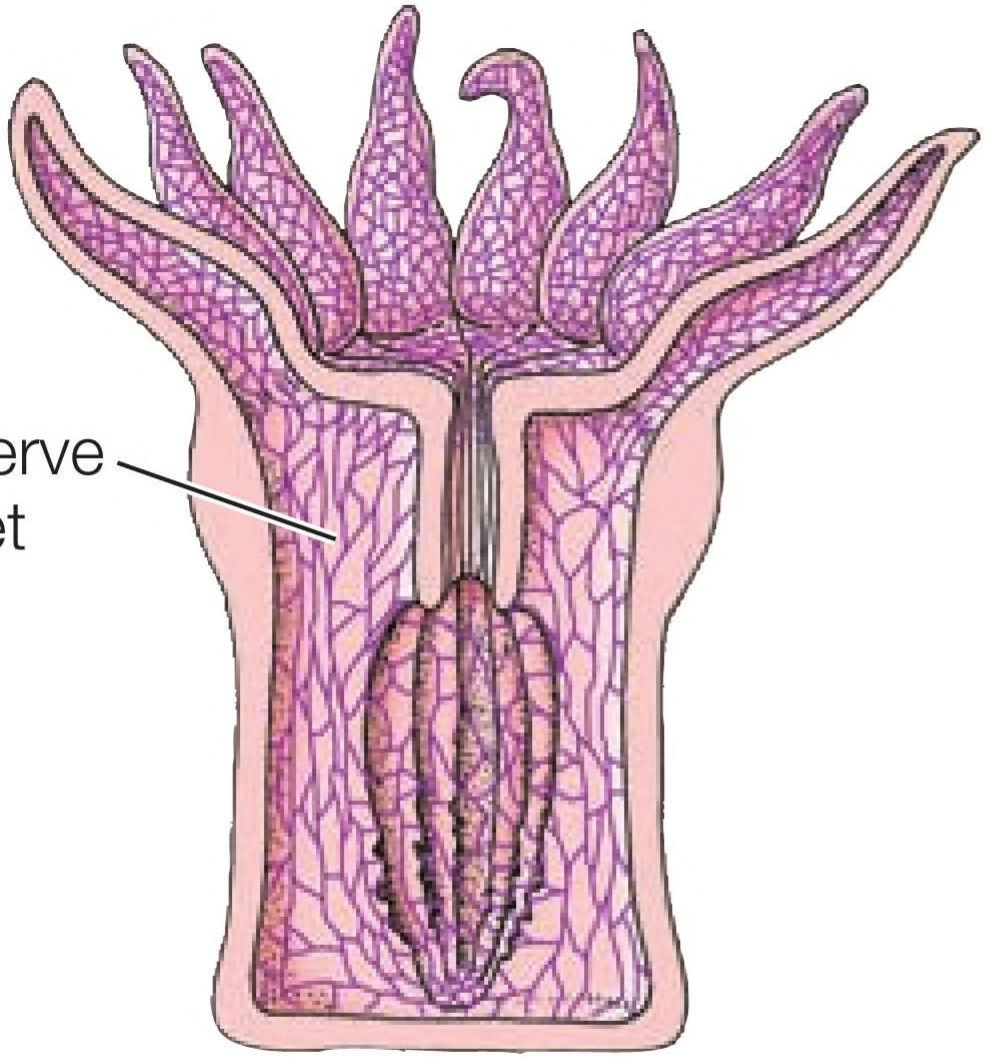
acetylcholinesterase (AChE), hiện diện trong khe hở tiếp hợp và liên kết chặt chẽ với các thụ thể ACh trên màng sau synap (xem Hình 45.14). Khi AChE bị ức chế, ACh tồn tại trong khe hở tiếp hợp, gây liệt cơ (co cứng) và thường dẫn đến tử vong. Một số loại khí thần kinh nguy hiểm nhất được phát triển cho chiến tranh hóa học hoạt động bằng cách ức chế AChE. Một số loại thuốc trừ sâu nông nghiệp, chẳng hạn như malathion, cũng ức chế AChE và có thể gây ngộ độc cho công nhân nông trại nếu sử dụng mà không có biện pháp phòng ngừa an toàn. Chất dẫn truyền thần kinh cũng có thể khuếch tán ra khỏi khe hở hoặc được hấp thụ thông qua vận chuyển tích cực bởi các màng tế bào gần đó, đáng chú ý nhất là màng tế bào thần kinh đệm.Thuốc chống trầm cảm thường được kê đơn dưới nhãn hiệu Prozac làm chậm quá trình tái hấp thu chất dẫn truyền thần kinh serotonin, do đó tăng cường hoạt động của serotonin ở khớp thần kinh. Sự đa dạng của các thụ thể làm cho tính đặc hiệu của thuốc trở nên khả thi. Nhiều loại thuốc dùng để điều trị hệ thần kinh hoạt động bằng cách điều chỉnh các tương tác cụ thể ở khớp thần kinh. Thuốc bắt chước hoặc tăng cường tác dụng của chất dẫn truyền thần kinh được gọi là chất chủ vận; những chất ngăn chặn hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh được gọi là chất đối kháng. Ví dụ, morphin là chất chủ vận ở thụ thể endorphin và do đó ngăn chặn cơn đau. Propranolol, một loại thuốc được sử dụng rộng rãi (thuốc chẹn 3 chất, là chất đối kháng của một số thụ thể adrenergic nhất định và do đó làm giảm các cơn hoảng loạn và lo lắng. Điểm nhấn chính trong sinh học thần kinh là xác định các phân nhóm thụ thể dẫn truyền thần kinh và thiết kế các loại thuốc liên kết có chọn lọc với chúng để có tác dụng đặc hiệu cao đối với RECAP Các khớp thần kinh hóa học liên quan đến việc giải phóng các phân tử dẫn truyền thần kinh được lưu trữ trong các túi ở đầu cuối trước khớp thần kinh. Điện thế hoạt động đạt đến đầu cuối đó gây ra sự hợp nhất của các túi với màng trước khớp thần kinh, giải phóng chất dẫn truyền thần kinh mà sau đó có thể liên kết với các thụ thể trên màng sau khớp thần kinh và ảnh hưởng tiềm năng màng của nó. Có rất nhiều chất dẫn truyền thần kinh và thụ thể của chúng. â€¢ Mô tả vai trò của kênh Ca2+ trong các sự kiện khớp thần kinh. Xem trang 936 và Hình 45.13 â€¢ Làm thế nào một số khớp thần kinh có thể bị kích thích và một số khác có thể ức chế? Xem trang 938 â€¢ Làm thế nào để các nơ-ron tích hợp đầu vào từ các khớp thần kinh khác nhau?Xem trang 938 và Hình 45.15 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành Hệ thống xử lý thông tin như thế nào? Hệ thống thần kinh có thể xử lý thông tin vì tế bào thần kinh của chúng được tổ chức thành mạng lưới thần kinh. Các mạng này bao gồm ba loại tế bào thần kinh chức năng, có thể được coi là có liên quan đến đầu vào, đầu ra và sự tích hợp: • Các tế bào thần kinh hướng tâm mang thông tin cảm giác vào hệ thống thần kinh. Thông tin đó đến từ các tế bào cảm giác chuyên biệt có chức năng chuyển hóa (chuyển đổi) các loại kích thích cảm giác khác nhau (ví dụ: ánh sáng, nhiệt, áp suất) thành điện thế hoạt động. Các tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (ví dụ như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn giản, không làm được gì nhiều ngoài việc cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). CácThuốc bắt chước hoặc tăng cường tác dụng của chất dẫn truyền thần kinh được gọi là chất chủ vận; những chất ngăn chặn hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh được gọi là chất đối kháng. Ví dụ, morphin là chất chủ vận ở thụ thể endorphin và do đó ngăn chặn cơn đau. Propranolol, một loại thuốc được sử dụng rộng rãi (thuốc chẹn 3 chất, là chất đối kháng của một số thụ thể adrenergic nhất định và do đó làm giảm các cơn hoảng loạn và lo lắng. Điểm nhấn chính trong sinh học thần kinh là xác định các phân nhóm thụ thể dẫn truyền thần kinh và thiết kế các loại thuốc liên kết có chọn lọc với chúng để có tác dụng đặc hiệu cao đối với RECAP Các khớp thần kinh hóa học liên quan đến việc giải phóng các phân tử dẫn truyền thần kinh được lưu trữ trong các túi ở đầu cuối trước khớp thần kinh. Điện thế hoạt động đạt đến đầu cuối đó gây ra sự hợp nhất của các túi với màng trước khớp thần kinh, giải phóng chất dẫn truyền thần kinh mà sau đó có thể liên kết với các thụ thể trên màng sau khớp thần kinh và ảnh hưởng tiềm năng màng của nó. Có rất nhiều chất dẫn truyền thần kinh và thụ thể của chúng. â€¢ Mô tả vai trò của kênh Ca2+ trong các sự kiện khớp thần kinh. Xem trang 936 và Hình 45.13 â€¢ Làm thế nào một số khớp thần kinh có thể bị kích thích và một số khác có thể ức chế? Xem trang 938 â€¢ Làm thế nào để các nơ-ron tích hợp đầu vào từ các khớp thần kinh khác nhau?Xem trang 938 và Hình 45.15 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành Hệ thống xử lý thông tin như thế nào? Hệ thống thần kinh có thể xử lý thông tin vì tế bào thần kinh của chúng được tổ chức thành mạng lưới thần kinh. Các mạng này bao gồm ba loại tế bào thần

kinh chức năng, có thể được coi là có liên quan đến đầu vào, đầu ra và sự tích hợp: • Các tế bào thần kinh hướng tâm mang thông tin cảm giác vào hệ thống thần kinh. Thông tin đó đến từ các tế bào cảm giác chuyên biệt có chức năng chuyển hóa (chuyển đổi) các loại kích thích cảm giác khác nhau (ví dụ: ánh sáng, nhiệt, áp suất) thành điện thế hoạt động. Các tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (ví dụ như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn giản, không làm được gì nhiều ngoài việc cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). CácThuốc bắt chước hoặc tăng cường tác dụng của chất dẫn truyền thần kinh được gọi là chất chủ vận; những chất ngăn chặn hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh được gọi là chất đối kháng. Ví dụ, morphin là chất chủ vận ở thụ thể endorphin và do đó ngăn chặn cơn đau. Propranolol, một loại thuốc được sử dụng rộng rãi (thuốc chẹn 3 chất, là chất đối kháng của một số thụ thể adrenergic nhất định và do đó làm giảm các cơn hoảng loạn và lo lắng. Điểm nhấn chính trong sinh học thần kinh là xác định các phân nhóm thụ thể dẫn truyền thần kinh và thiết kế các loại thuốc liên kết có chọn lọc với chúng để có tác dụng đặc hiệu cao đối với RECAP Các khớp thần kinh hóa học liên quan đến việc giải phóng các phân tử dẫn truyền thần kinh được lưu trữ trong các túi ở đầu cuối trước khớp thần kinh. Điện thế hoạt động đạt đến đầu cuối đó gây ra sự hợp nhất của các túi với màng trước khớp thần kinh, giải phóng chất dẫn truyền thần kinh mà sau đó có thể liên kết với các thụ thể trên màng sau khớp thần kinh và ảnh hưởng tiềm năng màng của nó. Có rất nhiều chất dẫn truyền thần kinh và thụ thể của chúng. â€¢ Mô tả vai trò của kênh Ca2+ trong các sự kiện khớp thần kinh. Xem trang 936 và Hình 45.13 â€¢ Làm thế nào một số khớp thần kinh có thể bị kích thích và một số khác có thể ức chế? Xem trang 938 â€¢ Làm thế nào để các nơ-ron tích hợp đầu vào từ các khớp thần kinh khác nhau?Xem trang 938 và Hình 45.15 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành Hệ thống xử lý thông tin như thế nào? Hệ thống thần kinh có thể xử lý thông tin vì tế bào thần kinh của chúng được tổ chức thành mạng lưới thần kinh. Các mạng này bao gồm ba loại tế bào thần kinh chức năng, có thể được coi là có liên quan đến đầu vào, đầu ra và sự tích hợp: • Các tế bào thần kinh hướng tâm mang thông tin cảm giác vào hệ thống thần kinh. Thông tin đó đến từ các tế bào cảm giác chuyên biệt có chức năng chuyển hóa (chuyển đổi) các loại kích thích cảm giác khác nhau (ví dụ: ánh sáng, nhiệt, áp suất) thành điện thế hoạt động. Các tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (ví dụ như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn giản, không làm được gì nhiều ngoài việc cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). CácRECAP Các khớp thần kinh hóa học liên quan đến việc giải phóng các phân tử dẫn truyền thần kinh được lưu trữ trong các túi ở đầu tận cùng trước khớp thần kinh. Điện thế hoạt động đạt tới điểm cuối đó gây ra sự hợp nhất của các túi với màng trước synap, giải phóng chất dẫn truyền thần kinh mà sau đó có thể liên kết với các thụ thể trên màng sau synap và ảnh hưởng đến điện thế màng của nó. Có rất nhiều chất dẫn truyền thần kinh và cơ quan thụ cảm của chúng. • Mô tả vai trò của kênh Ca2+ trong các hoạt động tiếp hợp. Xem trang. 936 và Hình 45.13 â€¢ Làm thế nào một số khớp thần kinh có thể bị kích thích và một số khác lại có tính ức chế? Xem trang. 938 – Làm thế nào để các nơ-ron tích hợp đầu vào từ các khớp thần kinh khác nhau? Xem trang. 938 và Hình 45.15 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? Hệ thống thần kinh có thể xử lý thông tin vì tế bào thần kinh của chúng được tổ chức thành mạng lưới thần kinh. Các mạng này bao gồm ba loại tế bào thần kinh chức năng, có thể được coi là có liên quan đến đầu vào, đầu ra và sự tích hợp: • Các tế bào thần kinh hướng tâm mang thông tin cảm giác vào hệ thống thần kinh. Thông tin đó đến từ các tế bào cảm giác chuyên biệt có nhiệm vụ chuyển hóa (chuyển đổi) các loại kích thích cảm giác khác nhau (ví dụ: ánh sáng, nhiệt, áp suất) thành điện thế hoạt động. Các tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (chẳng hạn như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn

giản, có chức năng ít hơn là cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). CácRECAP Các khớp thần kinh hóa học liên quan đến việc giải phóng các phân tử dẫn truyền thần kinh được lưu trữ trong các túi ở đầu tận cùng trước khớp thần kinh. Điện thế hoạt động đạt tới điểm cuối đó gây ra sự hợp nhất của các túi với màng trước synap, giải phóng chất dẫn truyền thần kinh mà sau đó có thể liên kết với các thụ thể trên màng sau synap và ảnh hưởng đến điện thế màng của nó. Có rất nhiều chất dẫn truyền thần kinh và cơ quan thụ cảm của chúng. • Mô tả vai trò của kênh Ca2+ trong các hoạt động tiếp hợp. Xem trang. 936 và Hình 45.13 â€¢ Làm thế nào một số khớp thần kinh có thể bị kích thích và một số khác lại có tính ức chế? Xem trang. 938 – Làm thế nào để các nơ-ron tích hợp đầu vào từ các khớp thần kinh khác nhau? Xem trang. 938 và Hình 45.15 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? Hệ thống thần kinh có thể xử lý thông tin vì tế bào thần kinh của chúng được tổ chức thành mạng lưới thần kinh. Các mạng này bao gồm ba loại tế bào thần kinh chức năng, có thể được coi là có liên quan đến đầu vào, đầu ra và sự tích hợp: • Các tế bào thần kinh hướng tâm mang thông tin cảm giác vào hệ thống thần kinh. Thông tin đó đến từ các tế bào cảm giác chuyên biệt có chức năng chuyển hóa (chuyển đổi) các loại kích thích cảm giác khác nhau (ví dụ: ánh sáng, nhiệt, áp suất) thành điện thế hoạt động. Các tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (ví dụ như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn giản, không làm được gì nhiều ngoài việc cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). CácCác tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (ví dụ như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn giản, không làm được gì nhiều ngoài việc cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). CácCác tế bào thần kinh hoạt động mang mệnh lệnh đến các cơ quan tác động sinh lý và hành vi như cơ và các tuyến. ™ Các tế bào thần kinh trung gian tích hợp và lưu trữ thông tin cũng như giao tiếp giữa các tế bào thần kinh hướng tâm và ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp. Các động vật đơn giản như cnidarians (ví dụ như hải quỳ) xử lý thông tin với một số lượng hạn chế các mạng lưới thần kinh đơn giản, không làm được gì nhiều ngoài việc cung cấp các đường truyền thông trực tiếp từ tế bào cảm giác đến cơ quan tác động; có rất ít hoặc không có sự tích hợp hoặc xử lý tín hiệu (Hình 45.1 7A). Các

45.4 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? 941 (D) Con người 45.17 Hệ thống thần kinh có kích thước và độ phức tạp khác nhau Ở các loài động vật có khả năng cảm giác và hành vi ngày càng phức tạp, việc xử lý thông tin ngày càng tập trung ở hạch (tập hợp các tế bào thần kinh) hoặc trong não. Hạch thị giác (A) Hải quỳ Lưới thần kinh (B) Giun đất Hạch trước Dây thần kinh phân đoạn (C) Hạch mực Dây thần kinh hình sao với sợi trục khổng lồ. . .mà giao tiếp với các tế bào và cơ quan của cơ thể thông qua hệ thống thần kinh ngoại biên. đối xứng hai bên, các hạch thường đi theo cặp, mỗi hạch ở một bên cơ thể. Ngoài ra, khi động vật ngày càng phức tạp, một số hạch có thể to ra hoặc hợp nhất với nhau ở đầu trước, tạo thành não. Hệ thống thần kinh nhỏ của động vật không xương sống có thể rất phức tạp. Hãy xem xét hệ thống thần kinh của loài nhện, chúng đã được lập trình bên trong chúng hàng nghìn chuyển động chính xác cần thiết để xây dựng một mạng lưới phức tạp mà không cần có kinh nghiệm hoặc cơ hội tìm hiểu cấu trúc mạng cụ thể của loài chúng trước đó. Ở động vật có xương sống, hầu hết các tế bào của hệ thần kinh đều được tìm thấy trong hệ thần kinh trung ương (CNS). CNS bao gồm não và tủy sống, là nơi xử lý, lưu trữ và phục hồi hầu hết thông tin (Hình 45.1 7 D). Thông tin được truyền từ các tế bào cảm giác đến CNS và từ CNS đến cơ quan tác động thông qua các tế bào thần kinh kéo dài hoặc cư trú bên ngoài não và tủy sống. Các tế bào thần kinh cảm giác và tác động này cùng các tế bào hỗ trợ của chúng là hệ thần kinh ngoại biên (PNS). Tủy sống dẫn truyền thông tin theo cả hai hướng giữa não và các tế bào thần kinh ngoại biên của các cơ quan trong cơ thể. Mạng lưới thần kinh tích hợp thông tin đến từ hệ thần kinh ngoại biên và đưa ra các lệnh vận

động. Một ví dụ về mạng lưới xử lý thông tin ở người là phản xạ giật đầu gối ở cột sống. Hạch trong dây thần kinh bụng Dây thần kinh đến cơ Não và tủy sống của con người là hệ thống thần kinh trung ương... A \ Ở mực, các hành vi phức tạp hơn được phục vụ bởi tập hợp các tế bào thần kinh trong hạch chuyên biệt xử lý và tích hợp thông tin. Tôi | Ở giun đất, hạch ở mỗi đốt phối hợp vận động, còn hạch trước điều khiển hành vi phức tạp hơn. Tôi | Mạng lưới thần kinh phục vụ các hành vi đơn giản như co bóp và thư giãn. \ _ _ _ / mạng lưới thần kinh của cnidarian phát triển nhất xung quanh các xúc tu và lỗ miệng, nơi tạo điều kiện thuận lợi cho việc phát hiện thức ăn hoặc nguy hiểm và khiến các xúc tu kéo dài ra hoặc rút lại. Những động vật phức tạp hơn và di chuyển để tìm kiếm thức ăn và bạn tình phải xử lý và tích hợp lượng thông tin lớn hơn. Ngay cả giun đất cũng phù hợp với mô tả này và nhu cầu xử lý thông tin ngày càng tăng của chúng được đáp ứng nhờ số lượng tế bào thần kinh cao hơn được tổ chức thành các cụm thân tế bào thần kinh gọi là hạch (hạch đơn). Các hạch phục vụ các chức năng khác nhau có thể được phân bố khắp cơ thể,như ở giun đất và mực (Hình 45.1 7B,C). Ở động vật Phản xạ giật đầu gối được điều khiển bởi một mạng lưới thần kinh đơn giản. Mặt cắt ngang của tủy sống con người cho thấy một vùng chất xám trung tâm có hình con bướm, được bao quanh bởi một vùng chất trắng (xem Hình 45.18) . Trong hệ thần kinh, chất xám có nhiều thân tế bào thần kinh và chất trắng chứa các sợi trục có myelin. Chất xám của tủy sống chứa các thân tế bào của các tế bào thần kinh cột sống; chất trắng chứa các sợi trục có myelin dẫn truyền thông tin lên xuống tủy sống.



Anterior

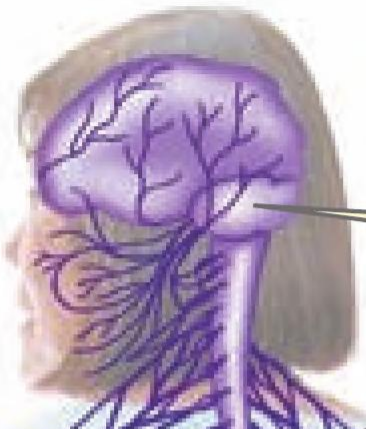
Segmental
nerve



A **nerve net** serves simple behaviors such as contraction and relaxation.

In the ear
segment
and anter
more con

Human



The human brain and spinal cord are the **central nervous syst**

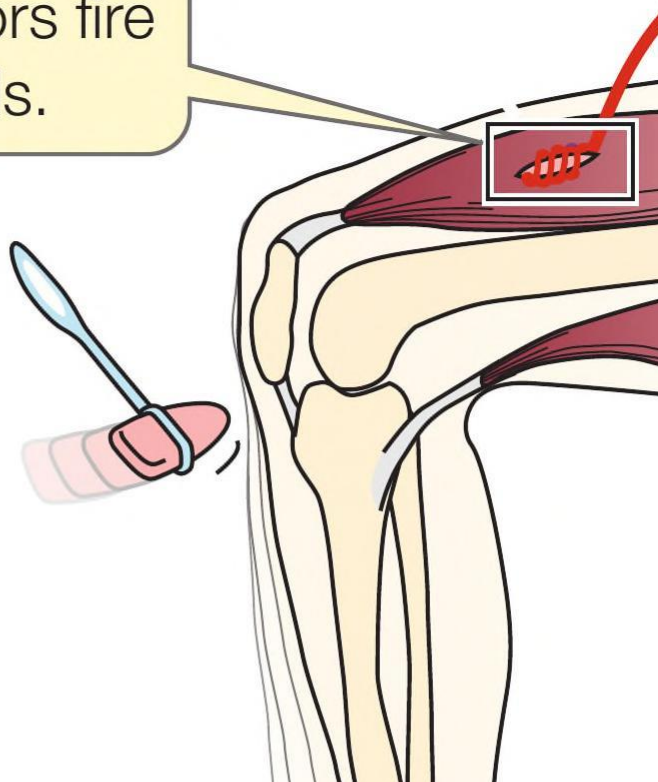
942 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, thần kinh đệm và hệ thần kinh 45.18 Mạng lưới thần kinh trong tủy sống tạo ra phản xạ giật đầu gối Thông tin cảm giác (hướng tâm) đi vào tủy sống thông qua sừng sau (đường màu đỏ) và đầu ra vận động (hướng tâm) rời khỏi nó qua sừng bụng (con đường màu xanh). Thông tin đi đến não trong các vùng chất trắng. Các tế bào thần kinh nội tạng tạo ra các kết nối bên trong tủy sống dẫn đến một mô hình hành vi phối hợp phức tạp. Chất xám Chất trắng 01 Trong con đường đơn tiếp hợp, tế bào thần kinh cảm giác khớp thần kinh với tế bào thần kinh vận động ở sừng bụng của tủy sống. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 45.5 Xử lý thông tin trong tủy sống 0e.com/at45.5 Rễ lưng (dây thần kinh hướng tâm) Sừng lưng -Sừng bụng "Rễ bụng Cột sống (dây thần kinh nội tạng hướng tâm) Các dây thần kinh cột sống kéo dài từ tủy sống theo những khoảng cách đều đặn mỗi bên. Mỗi dây thần kinh cột sống có hai rễ, một rễ nối với sừng sau của chất xám, rễ kia nối với sừng bụng. Các sợi trục hướng tâm (cảm giác) trong dây thần kinh cột sống đi vào tủy sống qua rễ lưng và các sợi trục ly tâm (vận động) đi vào tủy sống qua rễ bụng. Sự chuyển đổi thông tin hướng tâm thành thông tin ly tâm trong tủy sống mà không có sự tham gia của não được gọi là phản xạ tủy sống. Mạng lưới thần kinh liên quan đến một phản xạ cột sống như vậy - phản xạ "giật đầu gối"; – được biểu diễn trong Hình 45.1 8. Tác nhân kích thích phản xạ đặc biệt này là một cú gõ nhẹ vào đầu gối bằng một cái vồ nhỏ. Vòi đó kéo căng gân đi qua đầu gối, gắn cơ bắp chân trên với xương ở chân dưới. Kéo căng gân sẽ kéo căng các sợi cơ ở chân trên và các thụ thể căng trong cơ đó chuyển kích thích vật lý thành điện thế hoạt động. Các điện thế hoạt động sau đó được dẫn truyền bởi một tế bào thần kinh cảm giác vào sừng sau của tủy sống. Tế bào thần kinh cảm giác đó đi đến tận sừng bụng và khớp thần kinh với tế bào thần kinh vận động, nơi kích hoạt các điện thế hoạt động. Sợi trục của tế bào thần kinh vận động đó đi ra ngoài qua sừng bụng của tủy sống và kéo dài đến tận cơ ban đầu bị kéo căng, khiến cơ đó co lại. Chức năng của mạch đơn giản này là cảm nhận tải trọng tăng lên trên cơ và tăng sức co bóp của nó để bù đắp cho tải bổ sung đó. Bởi vì chỉ có một khớp thần kinh giữa các nơ-ron hướng tâm và hướng tâm trong mạng lưới đơn giản này nên nó được gọi là phản xạ đơn khớp thần kinh; hầu hết các mạng lưới cột sống phức tạp hơn. Ví dụ, chuyển động của chi được điều khiển bởi các nhóm cơ đối kháng hoạt động chống lại nhau. Khi một thành viên của một nhóm cơ đối kháng co lại, nó sẽ uốn cong (gập) chi; do đó nó được gọi là máy uốn. Cơ đối kháng, cơ duỗi, làm thẳng (duỗi) chi. Để một chi có thể cử động, một cơ của cặp cơ phải giãn ra trong khi cơ kia co lại.Do đó, đầu vào cảm giác kích hoạt tế bào thần kinh vận động của một cơ cũng ức chế chất đối kháng của nó. Sự phối hợp này đạt được nhờ một nơron trung gian, tạo ra một khớp thần kinh ức chế trên nơron vận động của cơ đối kháng (xem Hình 45.18). Do đó, sự ức chế tương hỗ của các cơ đối kháng liên quan đến một nơron trung gian giữa tế bào cảm giác và nơron vận động của cơ bị ức chế, và do đó có ít nhất hai khớp thần kinh. Phản xạ rút lui là một ví dụ về phản xạ tủy sống đa khớp liên quan đến nhiều tế bào thần kinh trung gian. Khi bạn giẫm phải một chiếc đinh, bạn ngay lập tức rút chân về phía sau: chiếc đinh sẽ kích thích các cơ quan thụ cảm đau ở bàn chân và các tế bào thần kinh cảm giác sẽ truyền điện thế hoạt động đến sừng sau của tủy sống ở cùng một phía của cơ thể. Ở sừng sau, các tế bào thần kinh này khớp thần kinh với các tế bào thần kinh trung gian để gửi thông tin qua các sợi trục của chúng đến não, dẫn đến cảm giác đau đớn có ý thức. Tuy nhiên, trước khi não nhận biết được cơn đau, các khớp thần kinh của tế bào thần kinh cảm giác với các tế bào thần kinh trung gian khác sẽ kích thích và ức chế nhiều loại tế bào thần kinh vận động khác nhau trong tủy sống. Các tế bào thần kinh ở cùng một phía của tủy sống phối hợp hoạt động của các cơ rút bàn chân và cẳng chân. ĐẾN

the spinal cord
d pathway), and
es it via the ventral
mation travels to the
Interneurons make
al cord that result in a
vior pattern.

3 In a monosynaptic pathwa
the sensory neuron synap
with a motor neuron in the
ventral horn of the spinal c

Tutorial 45.5
essing in the Spinal Cord
5.5

2 Stretch receptors fire action potentials.



1 A hammer tap stretches the tendon in the knee, stretching receptors in the extensor muscle.

45.4 Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? 943 Não người Ở người, phần lớn bộ não được dành cho việc tích hợp các hành vi phức tạp, học tập và trí nhớ, v _ _ _ / lum Thùy não Vùng não xử lý thông tin khứu giác ở lợn tương đối phát triển hơn ở người . Thùy khứu giác của cá mập cá sấu 4 \ Tiểu não tích hợp thông tin cảm giác và vận động. -\ Cấu trúc thân não phục vụ các chức năng sinh lý cơ bản. 45.19 Bộ não khác nhau về kích thước và độ phức tạp Bộ não của bốn loài động vật có xương sống - tất cả đều có thể có khối lượng cơ thể tương tự nhau - cho thấy sự khác biệt to lớn. Lưu ý rằng thân não, cơ quan tham gia điều hòa sinh lý và hành vi khuôn mẫu, giữa các loài này ít khác biệt hơn so với não, cơ quan chịu trách nhiệm về hành vi và học tập phức tạp. tuy nhiên, khi kéo ra thì chân kia phải duỗi ra và phải chuyển đổi thăng bằng. Sự phối hợp của những hoạt động này liên quan đến các tế bào thần kinh nội tạng tạo ra các kết nối xuyên qua tủy sống với các tế bào thần kinh vận động ở phía đối diện. Do đó, một loạt các chuyển động khá phức tạp được điều phối bởi một mạng lưới trong tủy sống. Nói cách khác, bạn có thể đánh giá cao mức độ phức tạp của mạng lưới thần kinh để cho phép bạn thực hiện các chuyển động phức tạp theo thời gian theo âm nhạc và phối hợp với người khác - nói cách khác là khiêu vũ. Bộ não của động vật có xương sống là nơi chứa đựng sự phức tạp về hành vi. Động vật có xương sống khác nhau rất nhiều về độ phức tạp trong hành vi cũng như các chuyên môn sinh lý và mạng lưới thần kinh của chúng phản ánh sự đa dạng này. Hình 45.19 cho thấy bộ não của bốn loài động vật có xương sống có khối lượng cơ thể tương tự nhau được vẽ theo cùng một tỷ lệ. Hệ thống thần kinh của con người chứa khoảng 1011 tế bào thần kinh. Một tế bào thần kinh nhất định trong não có thể có 1.000 khớp thần kinh trở lên. Do đó, bộ não con người có thể chứa 1014 khớp thần kinh (1011 nơ-ron x 103 khớp thần kinh trên mỗi nơ-ron). Sau đó là glia. Một tế bào hình sao có thể tham gia vào 100.000 khớp thần kinh đồng thời theo dõi các tín hiệu trong dịch ngoại bào và máu. Và ngoài những con số này, các khớp thần kinh không cố định mà có thể rất dẻo. Chúng có thể tăng hoặc giảm về số lượng và kích thước và có thể trở nên nhạy cảm hơn hoặc ít hơn. Số lượng nơ-ron và khớp thần kinh khổng lồ này được chia thành hàng nghìn mạng lưới riêng biệt nhưng tương tác với nhau, hoạt động song song. Số lượng mạng thông tin có thể có trong não là gần như vô hạn, và trong đó có khả năng đáng kinh ngạc của bộ não con người trong việc xử lý thông tin, học hỏi, thực hiện các nhiệm vụ phức tạp, ghi nhớ và có cảm xúc. RECAP Hệ thống thần kinh bao gồm các mạng lưới thần kinh bao gồm các tế bào thần kinh hướng tâm, tế bào thần kinh trung gian và tế bào thần kinh ly tâm. Hệ thống thần kinh có nhiều mức độ phức tạp, từ mạng lưới thần kinh đơn giản đến não người. Phản xạ giật đầu gối cột sống là một ví dụ về mạng lưới thần kinh đơn giản, nhưng các mạng kiểm soát hành vi phức tạp hơn ngày càng trở nên phức tạp. â€¢ Hạch là gì,và tại sao chúng lại tập trung ở vùng phía trước của nhiều loài động vật không xương sống? Xem trang. 941 và Hình 45.17 â€¢ Giải thích các thành phần của mạng lưới phản xạ cột sống. Làm thế nào cùng một kích thích có thể gây co ở một cơ và giãn ở cơ khác? Xem trang. 942 và Hình 45.18 Nguyên nhân gây ra tình trạng ức chế quá mức trong hệ thần kinh và làm cách nào để giảm bớt tình trạng này? ĐÁP ÁN Một số sự kết hợp chất dẫn truyền thần kinh-thụ thể kích thích hoạt động ở tế bào thần kinh sau khớp thần kinh, khử cực nó và khiến nó có khả năng tạo ra điện thế hoạt động. Sự kết hợp chất dẫn truyền thần kinh-thụ thể khác ức chế phản ứng của tế bào sau khớp thần kinh. Các tế bào thần kinh tích hợp thông tin bằng cách tổng hợp các đầu vào khớp thần kinh bị kích thích và ức chế. Sự ức chế quá mức trong hệ thống thần kinh có thể phát sinh khi giải phóng quá nhiều chất dẫn truyền thần kinh ức chế (như GABA), hoặc nếu các tế bào sau khớp thần kinh có quá nhiều thụ thể cho chất dẫn truyền thần kinh ức chế. Các loại thuốc làm giảm sự tổng hợp và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh ức chế có thể làm giảm sự ức chế, cũng như các loại thuốc ngăn chặn các thụ thể của chất dẫn truyền thần kinh đó. Trong trường hợp chuột mô hình mắc hội chứng Down, các loại thuốc ngăn chặn thụ thể GABA cũng là Cl" các kênh làm giảm mức độ ức chế trong hệ thần kinh của chuột, dường như làm tăng khả năng học hỏi và hình thành ký ức của chuột.

944 CHƯƠNG 45 Tế bào thần kinh, Glia và hệ thần kinh Những tế bào nào là duy nhất đối với hệ thần kinh? chương tóm tắt (45) Làm thế nào để các tế bào thần kinh giao tiếp với các tế bào khác? ™ Các tế bào của hệ thần kinh bao gồm nhiều loại tế bào thần kinh và thần kinh đệm. “Tất cả các tế bào thần kinh đều có thể bị kích thích, có nghĩa là chúng có thể tạo ra và dẫn truyền các tín hiệu điện gọi là điện thế hoạt động. Glia hỗ trợ và điều chỉnh hoạt động của tế bào thần kinh nhưng không tạo ra điện thế hoạt động. • Một nơ-ron thường nhận thông tin qua các sợi nhánh của nó, trong đó có thể có nhiều sợi nhánh, và truyền thông tin qua một sợi

trục duy nhất của nó, kết thúc ở các đầu sợi trục. Ôn lại Hình 45.1 â€¢ Nơi tế bào thần kinh và tế bào đích của chúng gặp nhau, thông tin được truyền qua các mối nối chuyên biệt gọi là khớp thần kinh. • Glia bao gồm tế bào Schwann và tế bào ít nhánh, cả hai đều tạo ra các tấm myelin trên sợi trục. Glia cũng bao gồm tế bào hình sao, hỗ trợ tế bào thần kinh trao đổi chất, điều chỉnh tín hiệu khớp thần kinh và góp phần tạo nên hàng rào máu não. Xem lại các hình 45.3, 45.4 Các nơ-ron tạo ra và truyền tín hiệu điện như thế nào? • Các tế bào thần kinh có sự chênh lệch điện tích trên màng plasma của chúng, tức là điện thế màng. Điện thế màng được tạo ra bởi các kênh và chất vận chuyển ion. Khi một tế bào thần kinh không tạo ra điện thế hoạt động, điện thế màng của nó được gọi là điện thế nghỉ. Ôn lại Hình 45.5, 45.6, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.1 â€¢ Bơm natri-kali tập trung K+ vào bên trong tế bào thần kinh và Na+ ở bên ngoài. Các kênh rò rỉ kali cho phép K+ khuếch tán ra khỏi tế bào thần kinh, để lại các điện tích âm không cân bằng. Ôn lại Hình 45.6, 45.7 â€¢ Kẹp vá cho phép nghiên cứu các kênh ion đơn lẻ. Ôn lại Hình 45.8 â€¢ Điện thế nghỉ bị nhiễu loạn khi các kênh ion mở hoặc đóng, làm thay đổi tính thấm của màng plasma đối với các ion tích điện. Thông qua cơ chế này, màng plasma có thể bị khử cực hoặc siêu phân cực và do đó có phản ứng điện thế màng được phân loại đối với đầu vào. Ôn lại Hình 45.9 – Điện thế hoạt động là kết quả của sự đảo ngược điện tích nhanh chóng trên một phần màng sinh chất do sự đóng mở tuần tự của các kênh Na+ và K+ phụ thuộc vào điện thế. Những thay đổi trong kênh kiểm soát điện áp này xảy ra khi màng sinh chất khử cực đến mức ngưỡng. Xem lại Hình 45.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 45.2 â€¢ Tiềm năng hành động là tất cả hoặc không, các sự kiện tự tái tạo. Chúng được dẫn xuống các sợi trục vì dòng điện cục bộ khử cực các vùng lân cận của màng và đưa chúng đến ngưỡng. Ôn lại Hình 45.11 â€¢ Trong các sợi trục có myelin, điện thế hoạt động dường như nhảy giữa các nút Ranvier, những vùng màng sợi trục không được bao phủ bởi myelin. Ôn lại Hình 45.12 â€¢ Các tế bào thần kinh giao tiếp với nhau và với các loại tế bào khác bằng cách truyền thông tin qua các khớp thần kinh điện hoặc bằng cách truyền các tín hiệu phân tử được gọi là chất dẫn truyền thần kinh qua các khớp thần kinh hóa học.™ Mối nối thần kinh cơ là một khớp thần kinh hóa học được nghiên cứu kỹ lưỡng giữa tế bào thần kinh vận động và tế bào cơ xương. Chất dẫn truyền thần kinh của nó là acetylcholine (ACh), chất này gây ra sự khử cực của màng sau khớp thần kinh khi nó liên kết với thụ thể của nó ở tấm cuối vận động. Ôn lại Hình 45.13, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 45.3 â€¢ Khi điện thế hoạt động chạm đến đầu sợi trục, nó sẽ giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh, chúng khuếch tán qua khe hở tiếp hợp và liên kết với các thụ thể trên màng sau khớp thần kinh. Ôn lại Hình 45.13, 45.14, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.4 â€¢ Các khớp thần kinh giữa các tế bào thần kinh có thể bị kích thích hoặc ức chế. Một tế bào thần kinh sau khớp thần kinh tích hợp thông tin bằng cách tổng hợp các tiềm năng kích thích và ức chế sau khớp thần kinh theo cả không gian và thời gian. Ôn lại Hình 45.15 â€¢ Các thụ thể ionotropic là các kênh ion hoặc ảnh hưởng trực tiếp đến các kênh ion. Các thụ thể metabotropic ảnh hưởng đến tế bào sau synap thông qua các con đường truyền tín hiệu khác nhau và có thể dẫn đến việc mở hoặc đóng các kênh ion. Hoạt động của các khớp thần kinh ionotropic thường nhanh hơn so với các khớp thần kinh metabotropic. â€¢ Có nhiều chất dẫn truyền thần kinh khác nhau và thậm chí nhiều loại thụ thể hơn. Hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào loại thụ thể mà nó liên kết. Xem HOẠT ĐỘNG 45.1 â€¢ Các phân tử chất dẫn truyền thần kinh không được phép tích lũy trong khớp thần kinh mà phải được làm sạch để tắt các phản ứng ở tế bào sau khớp thần kinh. Điều này có thể được thực hiện bằng cách phân hủy enzyme, khuếch tán đơn giản hoặc tái hấp thu chất dẫn truyền thần kinh. Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? ™ Ở động vật có xương sống, não và tủy sống tạo thành hệ thống thần kinh trung ương (CNS), giao tiếp với phần còn lại của cơ thể thông qua hệ thống thần kinh ngoại biên (PNS). Hệ thần kinh trung ương ngày càng phức tạp từ động vật không xương sống đến động vật có xương sống và từ cá đến động vật có vú. Ôn lại Hình 45.17, 45.19 â€¢ Mạng lưới thần kinh bao gồm các nơ-ron hướng tâm và các nơ-ron hướng tâm, thường được kết nối thông qua các nơ-ron trung gian. • Phản xạ cột sống là một ví dụ về mạng lưới thần kinh đơn giản tích hợp thông tin và kiểm soát phản ứng. Xem lại Hình 45.18, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.5 0ri|0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is45Một tế bào thần kinh sau khớp thần kinh tích hợp thông tin bằng cách tổng hợp các tiềm năng kích thích và ức chế sau khớp thần kinh theo cả không gian và thời gian. Ôn lại Hình 45.15 â€¢ Các thụ thể ionotropic là các kênh ion hoặc ảnh hưởng trực tiếp đến các kênh ion. Các thụ thể metabotropic ảnh hưởng đến tế bào sau synap thông qua các con đường truyền tín hiệu khác nhau và có thể dẫn đến việc mở hoặc đóng các kênh ion. Hoạt động của các khớp thần kinh ionotropic thường

nhanh hơn so với các khớp thần kinh metabotropic. â€¢ Có nhiều chất dẫn truyền thần kinh khác nhau và thậm chí nhiều loại thụ thể hơn. Hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào loại thụ thể mà nó liên kết. Xem HOẠT ĐỘNG 45.1 â€¢ Các phân tử chất dẫn truyền thần kinh không được phép tích lũy trong khớp thần kinh mà phải được làm sạch để tắt các phản ứng ở tế bào sau khớp thần kinh. Điều này có thể được thực hiện bằng cách phân hủy enzyme, khuếch tán đơn giản hoặc tái hấp thu chất dẫn truyền thần kinh. Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? ™ Ở động vật có xương sống, não và tủy sống tạo thành hệ thống thần kinh trung ương (CNS), giao tiếp với phần còn lại của cơ thể thông qua hệ thống thần kinh ngoại biên (PNS). Hệ thần kinh trung ương ngày càng phức tạp từ động vật không xương sống đến động vật có xương sống và từ cá đến động vật có vú. Ôn lại Hình 45.17, 45.19 â€¢ Mạng lưới thần kinh bao gồm các nơ-ron hướng tâm và các nơ-ron hướng tâm, thường được kết nối thông qua các nơ-ron trung gian. • Phản xạ cột sống là một ví dụ về mạng lưới thần kinh đơn giản tích hợp thông tin và kiểm soát phản ứng. Xem lại Hình 45.18, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.5 0ri|0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is45Một tế bào thần kinh sau khớp thần kinh tích hợp thông tin bằng cách tổng hợp các tiềm năng kích thích và ức chế sau khớp thần kinh theo cả không gian và thời gian. Ôn lại Hình 45.15 â€¢ Các thụ thể ionotropic là các kênh ion hoặc ảnh hưởng trực tiếp đến các kênh ion. Các thụ thể metabotropic ảnh hưởng đến tế bào sau synap thông qua các con đường truyền tín hiệu khác nhau và có thể dẫn đến việc mở hoặc đóng các kênh ion. Hoạt động của các khớp thần kinh ionotropic thường nhanh hơn so với các khớp thần kinh metabotropic. â€¢ Có nhiều chất dẫn truyền thần kinh khác nhau và thậm chí nhiều loại thụ thể hơn. Hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào loại thụ thể mà nó liên kết. Xem HOẠT ĐỘNG 45.1 â€¢ Các phân tử chất dẫn truyền thần kinh không được phép tích lũy trong khớp thần kinh mà phải được làm sạch để tắt các phản ứng ở tế bào sau khớp thần kinh. Điều này có thể được thực hiện bằng cách phân hủy enzyme, khuếch tán đơn giản hoặc tái hấp thu chất dẫn truyền thần kinh. Các nơ-ron và Glia được tổ chức thành các hệ thống xử lý thông tin như thế nào? ™ Ở động vật có xương sống, não và tủy sống tạo thành hệ thống thần kinh trung ương (CNS), giao tiếp với phần còn lại của cơ thể thông qua hệ thống thần kinh ngoại biên (PNS). Hệ thần kinh trung ương ngày càng phức tạp từ động vật không xương sống đến động vật có xương sống và từ cá đến động vật có vú. Ôn lại Hình 45.17, 45.19 â€¢ Mạng lưới thần kinh bao gồm các nơ-ron hướng tâm và các nơ-ron hướng tâm, thường được kết nối thông qua các nơ-ron trung gian. • Phản xạ cột sống là một ví dụ về mạng lưới thần kinh đơn giản tích hợp thông tin và kiểm soát phản ứng. Xem lại Hình 45.18, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.5 0ri|0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is45• Phản xạ cột sống là một ví dụ về mạng lưới thần kinh đơn giản tích hợp thông tin và kiểm soát phản ứng. Xem lại Hình 45.18, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.5 0ri|0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is45• Phản xạ cột sống là một ví dụ về mạng lưới thần kinh đơn giản tích hợp thông tin và kiểm soát phản ứng. Xem lại Hình 45.18, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 45.5 0ri|0 Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is45

Tóm tắt chương 945 ÔN LẠI CHƯƠNG NHỚ 1. Pha tăng của điện thế hoạt động là do a. đóng kênh K+. b. mở các kênh Na+ bị đóng cổng hóa học. c. đóng các kênh Ca2+ có điện áp. d. mở các kênh Na+ có điện thế. đ. dòng điện dương lan truyền dọc theo màng tế bào. 2. Phát biểu nào về sự dẫn truyền qua synap là không đúng? Một. Các khớp thần kinh giữa tế bào thần kinh và tế bào cơ xương sử dụng ACh làm chất dẫn truyền thần kinh. b. Một túi dẫn truyền thần kinh có thể khiến tế bào cơ co lại. c. Sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh tại điểm nối thần kinh cơ làm cho tấm đầu vận động bị khử cực. d. Ở động vật có xương sống, các khớp thần kinh giữa tế bào thần kinh vận động và sợi cơ luôn bị kích thích. đ. Các khớp thần kinh ức chế làm cho điện thế nghỉ của màng sau khớp thần kinh trở nên âm hơn. 3. Câu nào mô tả chính xác điện thế hoạt động? Một. Độ lớn của nó tăng dọc theo sợi trục. b. Độ lớn của nó giảm dọc theo sợi trục. c. Tất cả các điện thế hoạt động trong một nơron đều có cùng độ lớn. d. Trong điện thế hoạt động, điện thế màng của tế bào thần kinh không đổi. đ. Điện thế hoạt động làm dịch chuyển vĩnh viễn điện thế màng tế bào thần kinh ra khỏi giá trị nghỉ của nó. 4. Phân loại điện thế màng a. có thể siêu phân cực. b. có thể khử cực. c. tích hợp nhiều đầu vào khớp thần kinh vào một ô. d. là những phương tiện quan trọng để tổng hợp các đầu vào giác quan. đ. Tất cả

những điều trên 5. Sự gắn kết của chất dẫn truyền thần kinh ức chế với các thụ thể sau khớp thần kinh của tế bào thần kinh ở trạng thái nghỉ của nó dẫn đến a. khử cực của màng. b. tạo ra điện thế hoạt động. c. quá trình siêu phân cực của màng. d. tăng tính thấm của màng đối với các ion natri. đ. tăng tính thấm của màng với ion canxi. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Nếu bạn kích thích một sợi trục ở giữa, điện thế hoạt động sẽ được dẫn truyền theo cả hai hướng. Tuy nhiên, khi một điện thế hoạt động được tạo ra ở gò sợi trục, nó chỉ đi về phía các đầu sợi trục và không quay trở lại. Giải thích tại sao điện thế hoạt động là hai chiều trong ví dụ đầu tiên và một chiều trong ví dụ thứ hai. 7. Làm thế nào để một tế bào thần kinh tích hợp các khớp thần kinh kích thích và ức chế? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 8. Benzodiazepin là thuốc làm tăng tác dụng của GABA lên thụ thể của nó. Bạn có thể mong đợi quan sát thấy những tác dụng gì ở người dùng những loại thuốc này? 9. Ngôn ngữ của hệ thần kinh bao gồm một "từ" tiềm năng hành động. Làm thế nào từ đơn lẻ này có thể truyền tải nhiều thông tin đa dạng? Làm thế nào thông tin đó có thể được định lượng và làm thế nào nó có thể được tích hợp? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

46 Hệ thống cảm giác CHƯƠNG NỘI DUNG 46.1 Các tế bào thụ cảm cảm giác chuyển đổi kích thích thành tiềm năng hành động như thế nào? 46.2 Hệ thống cảm giác phát hiện các kích thích hóa học bằng cách nào? 46.3 Hệ thống cảm giác phát hiện lực cơ học như thế nào? 46.4 Hệ thống cảm giác phát hiện ánh sáng như thế nào? RẮN CHUỘT có thể nhìn thấy để tấn công loài gặm nhấm đang chạy trong bóng tối hoàn toàn. Làm sao có thể như vậy được, khi "nhìn thấy"; có nghĩa là dùng mắt để phát hiện sóng ánh sáng và "bóng tối hoàn toàn" nghĩa là không có ánh sáng? Có thể thực hiện được vì những định nghĩa này đều dựa trên khả năng của con người. Cái mà chúng tôi gọi là "ánh sáng" thực tế chỉ là một phần nhỏ (đỏ, cam, vàng, lục, lam, chàm và tím) của quang phổ bức xạ điện từ. Các loài động vật khác nhìn thấy bước sóng mà con người không thể nhìn thấy. Trong Chương 27, chúng ta đã thấy rằng côn trùng cảm nhận được các họa tiết trên hoa phản chiếu các bước sóng cực tím mà con người không thể nhìn thấy. Tương tự như vậy, rắn đuôi chuông "thấy" bước sóng hồng ngoại mà chúng ta không thể (mặc dù ở mức cường độ đủ cao, con người cảm nhận bước sóng hồng ngoại là nhiệt). Không phải mắt rắn cảm nhận được ánh sáng hồng ngoại. Rắn đuôi chuông và họ hàng của chúng có các cơ quan nằm giữa lỗ mũi và mắt ở mỗi bên hộp sọ, nơi chứa mật độ cao các tế bào thần kinh nhạy cảm với tia hồng ngoại. Hai hố được định vị sao cho các tế bào thụ cảm cảm giác trong hố nhận được thông tin định hướng. Các trường "xem" của các hố song phương chồng lên nhau và do đó truyền tải một phối cảnh ba chiều. Thông tin từ các cơ quan hố đi đến cùng một vùng não với thông tin từ mắt, vì vậy rắn đuôi chuông thực sự có khả năng "nhìn thấy"; thế giới trong một phạm vi bức xạ điện từ khác với quang phổ thị giác của con người. Định nghĩa của chúng ta về sự im lặng cũng tùy tiện như định nghĩa của chúng ta về bóng tối. "Âm thanh" thực ra là sóng áp suất trong môi trường, và nhiều loài động vật rất nhạy cảm với sóng áp suất có tần số hoặc cao độ, chúng ta không thể cảm nhận được bức xạ hồng ngoại Cái "lỗ" bên phải mắt của con rắn chuông lưng kim cương này là một trong những cơ quan ở hố hai bên của nó. Các cơ quan trong hố phát hiện bức xạ hồng ngoại từ con mồi ưa thích của rắn - loài gặm nhấm nhỏ - với độ chính xác tuyệt đối, ngay cả trong bóng tối hoàn toàn. Chiếc lưỡi chẻ đôi còn cung cấp thông tin về vị trí, thu nhận các tín hiệu phân tử được truyền đến não bởi một cơ quan chuyên biệt trên vòm miệng của rắn. nghe. Voi giao tiếp bằng sóng âm thanh nằm dưới tầm nghe của con người; những con sóng dài như vậy truyền đi khoảng cách rất xa, một lợi thế cho những động vật lớn đi lang thang trên những khu vực rộng lớn. Dơi phát ra những xung âm thanh cực kỳ lớn và ngắn vượt quá tầm nghe của chúng ta. Một con dơi bay nghe thấy tiếng vọng của những xung này nảy ra từ các vật thể trong môi trường. Các xung rất lớn và tiếng vang yếu đến mức giống như một công nhân xây dựng đang cố nghe lỏm một cuộc trò chuyện thì thầm trong khi sử dụng máy khoan khí nén. "Thực tế" là những gì mắt chúng ta nhìn thấy,tai chúng ta nghe, mũi chúng ta ngửi và những gì chúng ta chạm và nếm. Nhưng con người chỉ cảm nhận được một phạm vi hạn chế của thông tin sẵn có. Động vật có mức độ nhạy cảm khác nhau xử lý các nguồn thông tin khác nhau và có thể nhận thức được "thực tế"; Im lặng khác biệt. m Làm thế nào loài dơi có thể phát ra những xung âm thanh lớn và không bị điếc trước những tiếng vọng yếu ớt quay trở lại trong vòng một phần nghìn giây? Xem câu trả lời ở trang 963.

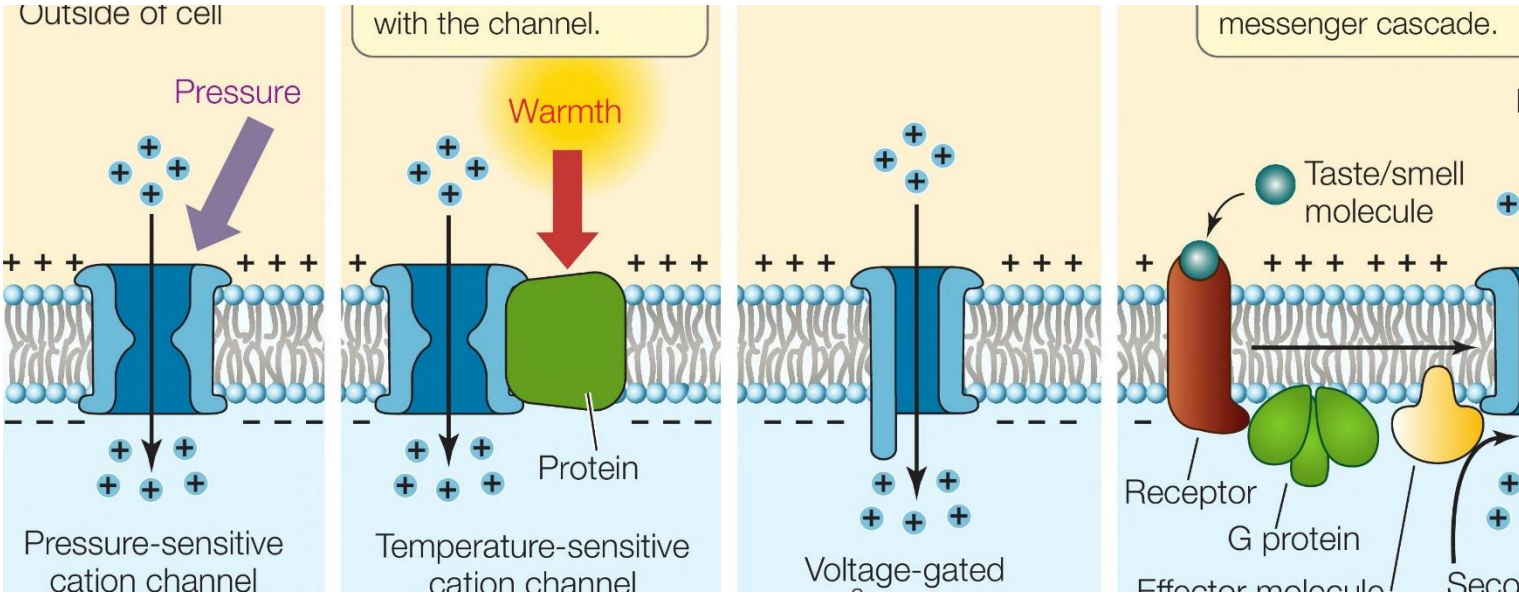


46.1 Các tế bào thụ cảm giác quan chuyển đổi kích thích thành tiềm năng hành động như thế nào? 947 Â©Các tế bào thụ cảm giác quan chuyển đổi kích thích thành tiềm năng hành động như thế nào? Các tế bào thụ thể cảm giác, thường được gọi đơn giản là cảm biến hoặc thụ thể, truyền tải (chuyển đổi) các kích thích vật lý và hóa học như sóng ánh sáng và âm thanh, áp suất (xúc giác), các phân tử mùi và vị thành tín hiệu thần kinh. Những tín hiệu này sau đó được truyền đến hệ thống thần kinh trung ương (CNS) để xử lý và giải thích. Bước đầu tiên trong quá trình truyền cảm giác này là sự thay đổi điện thế màng của tế bào thụ thể để đáp ứng với một loại kích thích cụ thể. Sự truyền cảm giác liên quan đến những thay đổi về điện thế màng Sự truyền cảm giác thường bắt đầu bằng một protein thụ thể mở hoặc đóng các kênh ion để đáp ứng với một kích thích cụ thể như nhiệt, ánh sáng, hóa chất, lực cơ học (bao gồm cả sóng âm) hoặc điện trường. Kết quả là sự thay đổi dòng ion làm thay đổi điện thế màng tế bào thụ thể. Sự thay đổi điện thế màng của tế bào thụ thể để đáp ứng với kích thích được gọi là điện thế thụ thể. Điện thế thụ thể là điện thế màng được phân loại chỉ lan truyền trong khoảng cách ngắn. Để truyền tín hiệu qua khoảng cách xa trong hệ thần kinh, điện thế thụ thể phải tạo ra điện thế hoạt động, chúng có thể thực hiện theo hai cách: • Điện thế thụ thể có thể kích hoạt điện thế hoạt động trong chính tế bào thụ thể. • Điện thế thụ thể có thể khiến tế bào thụ thể giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh có thể tạo ra tế bào thần kinh sau khớp thần kinh tạo ra điện thế hoạt động. Một mô hình tốt về cách tế bào thụ cảm tạo ra điện thế hoạt động là thụ thể căng của tôm càng (Hình 46.1). Việc kéo căng cơ nơi gắn thụ thể căng sẽ gây ra điện thế thụ thể. Các điện thế thụ thể này lan truyền đến đáy sợi trục của tế bào, nơi chúng tạo ra các điện thế hoạt động truyền xuống sợi trục đến hệ thần kinh trung ương. Tốc độ phóng điện thế hoạt động phụ thuộc vào độ lớn của điện thế thụ thể; đến lượt nó, độ lớn đó lại phụ thuộc vào mức độ căng của cơ. Trong một tế bào thụ thể không kích hoạt điện thế hoạt động (chẳng hạn như các tế bào cảm quang ở mắt động vật có xương sống), điện thế thụ thể lan rộng đến một mảng màng tế bào trước khớp thần kinh và gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh. Cường độ kích thích ảnh hưởng đến lượng chất dẫn truyền thần kinh được giải phóng. Chất dẫn truyền thần kinh đó liên kết với các protein thụ thể trên tế bào thần kinh cảm giác liên quan, làm thay đổi điện thế màng của nó và khiến nó tăng hoặc giảm tốc độ kích hoạt điện thế hoạt động. Trong một số trường hợp, tế bào thứ hai này cũng không tạo ra điện thế hoạt động mà chỉ thay đổi tốc độ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên tế bào thần kinh khác. Tuy nhiên, cuối cùng, sự kích thích của một tế bào cảm giác luôn được mã hóa như một sự thay đổi trong việc kích hoạt các điện thế hoạt động trong mạch cảm giác.Các protein thụ thể cảm giác hoạt động trên các kênh ion Các protein thụ thể cảm giác phản ứng với các kích thích bằng cách mở hoặc đóng các kênh ion trực tiếp hoặc gián tiếp trong tế bào cảm giác Kéo căng - tế bào thần kinh thụ thể Thân tế bào^ Axon hillock x Axon[jjuuJI - 4 /â– Jill Kết quả khử cực là một điện thế thụ thể lan truyền đến cơ thể tế bào... ...và ở gò sợi trục gây ra sự hình thành điện thế hoạt động. Điện thế hoạt động di chuyển xuống sợi trục. 46.1 Kích thích tế bào cảm giác tạo ra điện thế thụ thể Sự truyền tín hiệu trong thụ thể căng của tôm càng có thể được nghiên cứu bằng cách đo điện thế màng tại các vị trí khác nhau trên tế bào thần kinh thụ thể căng trong khi kéo căng cơ được chi phối bởi tế bào thần kinh cảm giác đó. (Hình 46.2), dẫn đến điện thế hoạt động hoặc giải phóng chất dẫn truyền thần kinh. Phần 45.3 lưu ý rằng các protein thụ thể ở khớp thần kinh là ionotropic hoặc metabotropic; sự phân biệt tương tự có thể được áp dụng cho các protein thụ thể cảm giác. Các protein thụ thể cảm giác ionotropic tự chúng là các kênh ion hoặc ảnh hưởng trực tiếp đến việc mở kênh ion. Ví dụ như các cơ quan thụ cảm phản ứng với lực vật lý (cơ quan cảm nhận cơ học) và những cơ quan phản ứng với nhiệt độ (cơ quan cảm nhận nhiệt). Các cảm biến điện rất có thể không có protein thụ thể, nhưng chúng được nhóm cùng với các thụ thể hướng ion; Màng sinh chất của các tế bào cảm giác điện rất nhạy cảm với điện áp chạy qua nó và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh để đáp ứng với những thay đổi nhỏ về điện thế màng. Các protein thụ thể cảm giác chuyển hóa ảnh hưởng gián tiếp đến các kênh ion, thông qua protein G và chất truyền tin thứ hai như được mô tả trong Chương 7. Ví dụ là hầu hết các chất nhận cảm hóa học và chất cảm quang. Cảm giác phụ thuộc vào việc tế bào thần kinh nào nhận được điện thế hoạt động từ tế bào cảm giác. Tất cả các hệ thống cảm giác đều xử lý thông tin dưới dạng điện thế hoạt động. Nhưng những cảm giác mà chúng ta cảm nhận được - nhiệt, áp suất, ánh sáng, mùi, âm thanh - khác nhau vì các thông điệp từ các loại tế bào cảm giác khác nhau đến những vị trí khác nhau trong hệ thần kinh trung ương. Điện thế hoạt động đến vỏ não thị giác3 lưu ý rằng các protein thụ thể khớp thần kinh là ionotropic hoặc metabotropic; sự phân biệt tương tự có thể được áp dụng cho các protein thụ thể cảm giác. Các protein thụ thể cảm giác ionotropic tự chúng là các kênh ion hoặc ảnh hưởng trực tiếp đến việc mở kênh

ion. Ví dụ như các cơ quan thụ cảm phản ứng với lực vật lý (cơ quan cảm nhận cơ học) và những cơ quan phản ứng với nhiệt độ (cơ quan cảm nhận nhiệt). Các cảm biến điện rất có thể không có protein thụ thể, nhưng chúng được nhóm cùng với các thụ thể hướng ion; Màng sinh chất của các tế bào cảm giác điện rất nhạy cảm với điện áp chạy qua nó và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh để đáp ứng với những thay đổi nhỏ về điện thế màng. Các protein thụ thể cảm giác chuyển hóa ảnh hưởng gián tiếp đến các kênh ion, thông qua protein G và chất truyền tin thứ hai như được mô tả trong Chương 7. Ví dụ là hầu hết các chất nhận cảm hóa học và chất cảm quang. Cảm giác phụ thuộc vào việc tế bào thần kinh nào nhận được điện thế hoạt động từ tế bào cảm giác. Tất cả các hệ thống cảm giác đều xử lý thông tin dưới dạng điện thế hoạt động. Nhưng những cảm giác mà chúng ta cảm nhận được - nhiệt, áp suất, ánh sáng, mùi, âm thanh - khác nhau vì các thông điệp từ các loại tế bào cảm giác khác nhau đến những vị trí khác nhau trong hệ thần kinh trung ương. Điện thế hoạt động đến vỏ não thị giác3 lưu ý rằng các protein thụ thể khớp thần kinh là ionotropic hoặc metabotropic; sự phân biệt tương tự có thể được áp dụng cho các protein thụ thể cảm giác. Các protein thụ thể cảm giác ionotropic tự chúng là các kênh ion hoặc ảnh hưởng trực tiếp đến việc mở kênh ion. Ví dụ như các cơ quan thụ cảm phản ứng với lực vật lý (cơ quan cảm nhận cơ học) và những cơ quan phản ứng với nhiệt độ (cơ quan cảm nhận nhiệt). Các cảm biến điện rất có thể không có protein thụ thể, nhưng chúng được nhóm cùng với các thụ thể hướng ion; Màng sinh chất của các tế bào cảm giác điện rất nhạy cảm với điện áp chạy qua nó và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh để đáp ứng với những thay đổi nhỏ về điện thế màng. Các protein thụ thể cảm giác chuyển hóa ảnh hưởng gián tiếp đến các kênh ion, thông qua protein G và chất truyền tin thứ hai như được mô tả trong Chương 7. Ví dụ là hầu hết các chất nhận cảm hóa học và chất cảm quang. Cảm giác phụ thuộc vào việc tế bào thần kinh nào nhận được điện thế hoạt động từ tế bào cảm giác. Tất cả các hệ thống cảm giác đều xử lý thông tin dưới dạng điện thế hoạt động. Nhưng những cảm giác mà chúng ta cảm nhận được - nhiệt, áp suất, ánh sáng, mùi, âm thanh - khác nhau vì các thông điệp từ các loại tế bào cảm giác khác nhau đến những vị trí khác nhau trong hệ thần kinh trung ương. Điện thế hoạt động đến vỏ não thị giác

948 CHƯƠNG 46 Hệ thống cảm giác Các thụ thể cảm giác ionotropic Các thụ thể cảm giác metabotropic Một thụ thể cơ học Áp suất mở ra một kênh ion. Nhiệt độ bên ngoài tế bào Cảm biến nhiệt ảnh hưởng đến protein màng là kênh cation hoặc liên kết chặt chẽ với kênh. r Một cơ quan cảm thụ điện Một điện tích sẽ mở ra một kênh ion. Chemoreceptor Một phân tử liên kết với một thụ thể, tạo ra tín hiệu điều khiển kênh ion thông qua tầng truyền tin thứ hai. Ánh sáng của tế bào cảm quang làm thay đổi protein thụ thể, khởi động một tầng tín hiệu điều khiển kênh ion. Kênh Na+ có cổng cGMP áp suất Kênh cation nhạy cảm với áp suất Bên trong tế bào Kênh cation nhạy cảm với nhiệt độ Kênh Ca2+ có cổng điện áp Thụ thể j" Phân tử tác động protein G' Chất truyền tin thứ hai Chất truyền tin thứ hai 46.2 Protein thụ thể màng tế bào cảm giác đáp ứng với các kích thích Các protein thụ thể trong các thụ thể cơ học là các kênh ion. Các protein thụ thể được kích hoạt của các chất nhận cảm hóa học metabotropic và các chất cảm quang bắt đầu các tầng truyền tín hiệu mà cuối cùng sẽ mở hoặc đóng các kênh ion. của não, chẳng hạn, được hiểu là ánh sáng, trong khi những thứ đến khứu giác được coi là mùi. Một mảng da nhỏ trên cánh tay của bạn chứa một số tế bào thụ cảm cảm giác làm tăng tốc độ kích hoạt khi da được làm ấm và những tế bào khác tăng hoạt động khi da được làm mát. Các tế bào cảm giác khác trong cùng một vùng da phản ứng khi chạm vào, các chất kích thích như vết côn trùng cắn và các kích thích gây đau. Những tế bào thụ thể này truyền tải thông điệp của chúng qua các sợi trục đi vào hệ thần kinh trung ương ở tủy sống. Các khớp thần kinh được tạo ra bởi các sợi trục trong tủy sống và các đường dẫn truyền tiếp theo xác định xem sự kích thích lên da trên cánh tay của bạn có được cảm nhận là ấm, lạnh, chạm, ngứa hay đau hay không; mặc dù điện thế hoạt động được mang bởi tất cả các sợi trục cảm giác này trông giống nhau, nhưng khả năng kết nối của mỗi sợi trục là đặc trưng cho một phương thức cảm giác nhất định. Cường độ của một cảm giác nhất định được mã hóa bằng tần số của điện thế hoạt động. Một số tế bào cảm giác truyền tải thông tin về tình trạng bên trong cơ thể mà chúng ta có thể không nhận thức được một cách có ý thức. Não liên tục nhận được thông tin về nhiệt độ cơ thể, nồng độ carbon dioxide và oxy trong máu, huyết áp, độ căng cơ và vị trí của các chi. Tất cả thông tin này đều quan trọng đối với cân bằng nội môi nhưng không nhất thiết dẫn đến cảm giác có ý thức. Một số tế bào thụ thể cảm giác được tập hợp với các loại tế bào khác thành các cơ quan cảm giác, chẳng hạn như mắt, tai và mũi, giúp tăng cường khả năng thu thập, lọc và khuếch đại các kích thích của tế bào cảm giác. Hệ thống cảm giác bao gồm các tế bào cảm giác, các cơ quan

liên quan và mạng lưới thần kinh xử lý thông tin. Nhiều thụ thể thích nghi với sự kích thích lặp đi lặp lại Một số tế bào cảm giác có phản ứng giảm dần đối với sự kích thích được duy trì hoặc lặp đi lặp lại. Hiện tượng này,được gọi là sự thích ứng, cho phép động vật bỏ qua các điều kiện cơ bản hoặc không thay đổi trong khi vẫn nhạy cảm với những thay đổi và thông tin mới. (Lưu ý rằng cách sử dụng thuật ngữ "thích ứng" này khác với cách áp dụng nó trong bối cảnh tiến hóa.) Khi mặc quần áo, bạn cảm thấy từng món đồ chạm vào da mình, nhưng cảm giác quần áo chạm vào da bạn không liên tục. tâm trí của bạn suốt cả ngày. Tuy nhiên, bạn ngay lập tức nhận ra những cảm giác mới, chẳng hạn như giày của bạn bị cởi hoặc ai đó chạm vào lưng bạn. Một số tế bào cảm giác thích nghi rất ít hoặc rất chậm; ví dụ là một số loại cơ quan thụ cảm đau và cơ quan cảm thụ cơ học kiểm soát sự cân bằng. Bạn không muốn bỏ qua cơn đau, điều này thường báo hiệu rằng có điều gì đó không ổn trong cơ thể bạn và để duy trì trạng thái cân bằng, bạn phải liên tục nhận biết (dù là vô thức) những căng thẳng và lực tác động lên tất cả các khớp và cơ của mình. RECAP Các tế bào thụ thể cảm giác có các protein thụ thể đáp ứng với các kích thích cụ thể từ môi trường bên ngoài hoặc bên trong bằng cách mở hoặc đóng các kênh ion, dẫn đến việc tạo ra điện thế hoạt động trong các tế bào thần kinh cảm giác. • Sự khác biệt giữa các protein thụ thể cảm giác ionotropic và metabotropic là gì? Xem trang. 947 và Hình 46.2 â€¢ Làm thế nào chúng ta có thể nhận biết được các điện thế hoạt động - tất cả đều giống nhau về cơ bản - như những cảm giác khác nhau? Xem trang 947-948 Bây giờ chúng ta đã có cái nhìn tổng quát về cách hệ thống cảm giác mã hóa và xử lý thông tin, tiếp theo chúng ta sẽ thảo luận về cách hệ thống cảm giác thu thập và lọc các kích thích, chuyển các kích thích cụ thể thành điện thế hoạt động và truyền tiềm năng hành động đến hệ thần kinh trung ương , nhận thức chúng dưới nhiều hình thức khác nhau.2 – Làm thế nào chúng ta có thể nhận biết các điện thế hoạt động - tất cả đều giống nhau về cơ bản - như những cảm giác khác nhau? Xem trang 947-948 Bây giờ chúng ta đã có cái nhìn tổng quát về cách hệ thống cảm giác mã hóa và xử lý thông tin, tiếp theo chúng ta sẽ thảo luận về cách hệ thống cảm giác thu thập và lọc các kích thích, chuyển các kích thích cụ thể thành điện thế hoạt động và truyền tiềm năng hành động đến hệ thần kinh trung ương , nhận thức chúng dưới nhiều hình thức khác nhau.2 – Làm thế nào chúng ta có thể nhận biết các điện thế hoạt động - tất cả đều giống nhau về cơ bản - như những cảm giác khác nhau? Xem trang 947-948 Bây giờ chúng ta đã có cái nhìn tổng quát về cách hệ thống cảm giác mã hóa và xử lý thông tin, tiếp theo chúng ta sẽ thảo luận về cách hệ thống cảm giác thu thập và lọc các kích thích, chuyển các kích thích cụ thể thành điện thế hoạt động và truyền tiềm năng hành động đến hệ thần kinh trung ương , nhận thức chúng dưới nhiều hình thức khác nhau.



46.2 Hệ thống cảm giác phát hiện các kích thích hóa học bằng cách nào? 949 46 2 Hệ thống cảm giác phát hiện các kích thích hóa học bằng cách nào? Một đàn san hô phản ứng với một lượng nhỏ chiết xuất thịt trong nước biển bằng cách mở rộng cơ thể và các xúc tu của chúng để tìm kiếm thức ăn; dung dịch một axit amin có thể kích thích phản ứng này. Ngược lại, một lượng nhỏ nước biển có san hô bị nghiền nát sẽ kích thích sự co

rút phòng thủ của các polyp san hô. Con người cũng phản ứng mạnh mẽ với một số kích thích hóa học. Khi ngửi thấy mùi bánh mì mới nướng, chúng ta chảy nước miếng và cảm thấy đói, trong khi khi ngửi thấy mùi thịt thối, chúng ta cảm thấy buồn nôn. Tất cả các loài động vật đều nhận được thông tin về các kích thích hóa học thông qua các cơ quan thụ cảm hóa học, là các protein thụ thể liên kết với các phân tử cụ thể - phối tử của chúng - và chịu trách nhiệm về mùi và vị. Các thụ thể hóa học cũng chịu trách nhiệm theo dõi một số khía cạnh của môi trường bên trong, chẳng hạn như mức độ carbon dioxide trong máu. Khứu giác là khứu giác Khứu giác, khứu giác, phụ thuộc vào các cơ quan cảm nhận hóa học. Ở động vật có xương sống, cảm biến khứu giác là các tế bào thần kinh nằm trong một lớp mô biểu mô ở vùng trên cùng của khoang mũi. Các sợi trục từ các tế bào thần kinh này kéo dài vào hành khứu giác (vùng tích hợp khứu giác của não), trong khi đuôi gai của chúng kết thúc ở lông mao khứu giác trên bề mặt biểu mô mũi. Một lớp chất nhầy bảo vệ bao phủ biểu mô. Các phân tử từ môi trường phải khuếch tán qua chất nhầy này để đến được các protein thụ thể trên lông mao khứu giác. Khi bạn bị cảm lạnh, lượng chất nhầy trong mũi tăng lên và biểu mô sưng lên. Với suy nghĩ này, hãy nghiên cứu Hình 46.3, bạn sẽ dễ dàng hiểu tại sao nhiễm trùng đường hô hấp có thể khiến bạn mất khứu giác. Chất tạo mùi là một phân tử trong môi trường liên kết và kích hoạt protein thụ thể khứu giác trên lông mao của tế bào thần kinh thụ thể khứu giác (ORN). Các protein thụ thể khứu giác khác nhau liên kết các tập hợp con cụ thể của các phân tử chất tạo mùi. Một phân tử chất tạo mùi liên kết với thụ thể của nó trên ORN sẽ kích hoạt protein G. Sau đó, protein G kích hoạt một enzyme gây ra sự gia tăng chất truyền tin thứ hai (cAMP ở động vật có xương sống) trong tế bào chất (xem Hình 7.17). Chất truyền tin thứ hai liên kết và mở các kênh cation trong màng plasma của ORN, tạo ra dòng Na+ chảy vào ORN - sau đó khử cực đến ngưỡng và kích hoạt điện thế hoạt động. Một tính năng thú vị của ORN là chúng được tái tạo liên tục. Bởi vì chúng nằm trong biểu mô mũi, giống như các lớp biểu mô khác, thường xuyên bị bong ra nên ORN phải được thay thế liên tục. Thế giới khứu giác có vô số mùi và số lượng lớn protein thụ thể khứu giác tương ứng. Vào những năm 1990, Linda Buck và Richard Axel đã phát hiện ra một họ khoảng 1.000 gen ở chuột (khoảng 3% bộ gen của chuột) mã hóa các protein thụ thể khứu giác.Mỗi protein thụ thể được biểu hiện được tìm thấy trong một số lượng ORN hạn chế trong biểu mô khứu giác và mỗi ORN chỉ biểu hiện một loại thụ thể. Bằng cách sử dụng sự kết hợp giữa kẹp vá (xem Hình 45.8) và kỹ thuật phân tử, các nhà nghiên cứu đã có thể kết hợp các sản phẩm gen cụ thể với các chất tạo mùi mà họ phát hiện được. Vì những khám phá của họ về bản chất phân tử của hệ thống khứu giác. Buck và Axel đã nhận được giải thưởng Nobel năm 2004. Độ nhạy khứu giác cho phép phân biệt nhiều chất tạo mùi hơn số cơ quan thụ cảm khứu giác. Một phân tử chất tạo mùi có thể khá phức tạp và các vùng khác nhau của phân tử đó có thể liên kết với các protein thụ thể khác nhau. Giai đoạn tiếp theo của quá trình xử lý thông tin khứu giác là trong hành khứu giác, nơi các sợi trục từ ORN biểu hiện cùng một cụm protein thụ thể Các phân tử mùi 46.3 Các thụ thể khứu giác Giao tiếp trực tiếp với não Các tế bào thụ thể của hệ thống khứu giác của con người được nhúng vào các mô biểu mô lót trong khoang mũi và gửi các sợi trục của chúng tới hành khứu giác của não. Các tế bào thần kinh trong cầu thận chỉ nhận đầu vào từ các tế bào thụ thể biểu hiện cùng một gen thụ thể. Xương Mô liên kết Tế bào cơ bản Tế bào thần kinh thụ thể khứu giác (ORN) Tế bào hỗ trợ Dendrite Phân tử cầu thận Màng nhầy Lông mao khứu giác có các thụ thể liên kết các phân tử mùi cụ thể. Điện thế hoạt động được tạo ra bởi sự liên kết của chất tạo mùi được truyền đến các cầu thận trong hành khứu giác.

 Các hệ thống cảm giác kết hợp với nhau trên các tế bào thần kinh khứu giác, tạo thành các cấu trúc gọi là cầu thận (xem Hình 46.3). Một phân tử chất tạo mùi phức tạp có thể kích hoạt sự kết hợp độc đáo của các cầu thận trong khứu giác, do đó, hệ thống khứu giác với hàng trăm protein thụ thể khác nhau có thể phân biệt số lượng lớn các mùi. Càng nhiều phân tử mùi liên kết với ORN thì tần số điện thế hoạt động càng lớn và do đó cường độ cảm nhận mùi càng lớn. Con người có hệ thống khứu giác nhạy cảm, nhưng so với hầu hết các loài động vật có vú, chúng ta phụ thuộc nhiều vào thị giác hơn là khứu giác. Biểu mô mũi của một con chó điển hình lớn hơn con người từ 15 đến 20 lần và có khoảng 1 tỷ cơ quan thụ cảm mùi, so với khoảng 20 triệu ở người bình thường. Đối với một số mùi hương, ngưỡng nhạy cảm của chó thấp hơn 100 triệu lần; Mũi của chó tiết lộ một lượng thông tin khổng lồ mà con người không thể tiếp cận được. Một số cơ quan thụ cảm hóa học phát hiện pheromone. Một loại tín hiệu hóa học chuyên biệt được sử dụng để liên lạc giữa các loài cùng loài (các cá thể cùng loài) được gọi là pheromone. Các cá thể động vật tiết ra các phân tử

pheromone vào môi trường, gây ra phản ứng hành vi ở các cá thể khác cùng loài. Pheromone có thể truyền tín hiệu báo động, đánh dấu đường đi tìm thức ăn hoặc xác định lãnh thổ, cùng nhiều mục đích sử dụng khác. Chức năng của chúng trong việc giao phối và thu hút bạn tình đặc biệt minh họa cho độ nhạy vượt trội của hệ thống cảm giác hóa học, và loài bướm tằm Bombyx mori là một ví dụ được nghiên cứu rộng rãi. Để thu hút bạn tình, bướm tằm cái tiết ra một loại pheromone gọi là bomykol từ một tuyến ở đầu bụng (Hình 46.4A). Con tằm đực có khoảng 10.000 cơ quan tiếp nhận phân tử này trên mỗi râu của nó (Hình 46. 4B). Một phân tử bomykol có thể đủ để tạo ra điện thế hoạt động trong dây thần kinh anten, dây thần kinh này truyền tín hiệu đến hệ thần kinh trung ương của nam giới. Độ nhạy cực cao của thụ thể Bombykol đực đảm bảo rằng thông điệp tình dục được gửi bởi bướm cái có khả năng đến được bất kỳ con đực nào trong khu vực có gió lớn. Khi khoảng 200 sợi lông mỗi giây được kích hoạt, con đực sẽ định hướng ngược gió để tìm kiếm con cái. Vì tốc độ tác động vào dây thần kinh cảm giác của con đực tỷ lệ thuận với nồng độ Bombykol trong không khí nên nó có thể đi theo gradient nồng độ trong không khí để "về nhà". trên con cái báo hiệu. Cơ quan vomeronasal chứa các cơ quan thụ cảm hóa học Cơ quan vomeronasal (VNO) là một cấu trúc hình ống nhỏ, ghép đôi, nằm trong biểu mô mũi của động vật lưỡng cư, bò sát và nhiều động vật có vú (mặc dù không phải ở người). Ở động vật có vú, VNO nằm trên vách ngăn chia hai lỗ mũi (xem Hình 53.3). Cơ quan vomeonasal có lỗ mở vào khoang mũi. Khi con vật đánh hơi, VNO sẽ đập và hút một mẫu dịch mũi lên các cơ quan thụ cảm hóa học gắn trên thành của nó.Thông tin từ các cơ quan thụ cảm hóa học này đi đến khứu giác phụ trong não và từ đó đến các vùng não liên quan đến các hành vi tình dục và bản năng khác. Ở rắn, VNO mở vào vòm miệng. Mỗi khi chiếc lưỡi chia đôi của con rắn lao vào và ra, những chiếc nĩa sẽ khớp với các lỗ VNO và đưa ra các cơ quan thụ cảm hóa học nằm ở đó với một mẫu phân tử từ không khí xung quanh (xem ảnh mở đầu chương). Vì thế con rắn dùng lưỡi để ngửi môi trường chứ không phải để nếm. Tại sao con rắn không đơn giản sử dụng luồng không khí đến và đi từ phổi của nó như chúng ta để ngửi môi trường? Ở loài bò sát, không khí di chuyển đến và đi từ (A) / Bướm cái tiết ra pheromone từ một tuyến ở đầu bụng. Pheromone có thể di chuyển hàng nghìn mét theo chiều gió. Một con sâu bướm đực phát hiện ra pheromone này trong không khí đi qua râu của nó, được bao phủ bởi những sợi lông nhạy cảm với hóa chất. 46.4 Pheromone có thể giao tiếp qua khoảng cách lớn Giao phối ở bướm tằm thuộc chi Bombyx được điều phối bởi một pheromone gọi là bomykol.

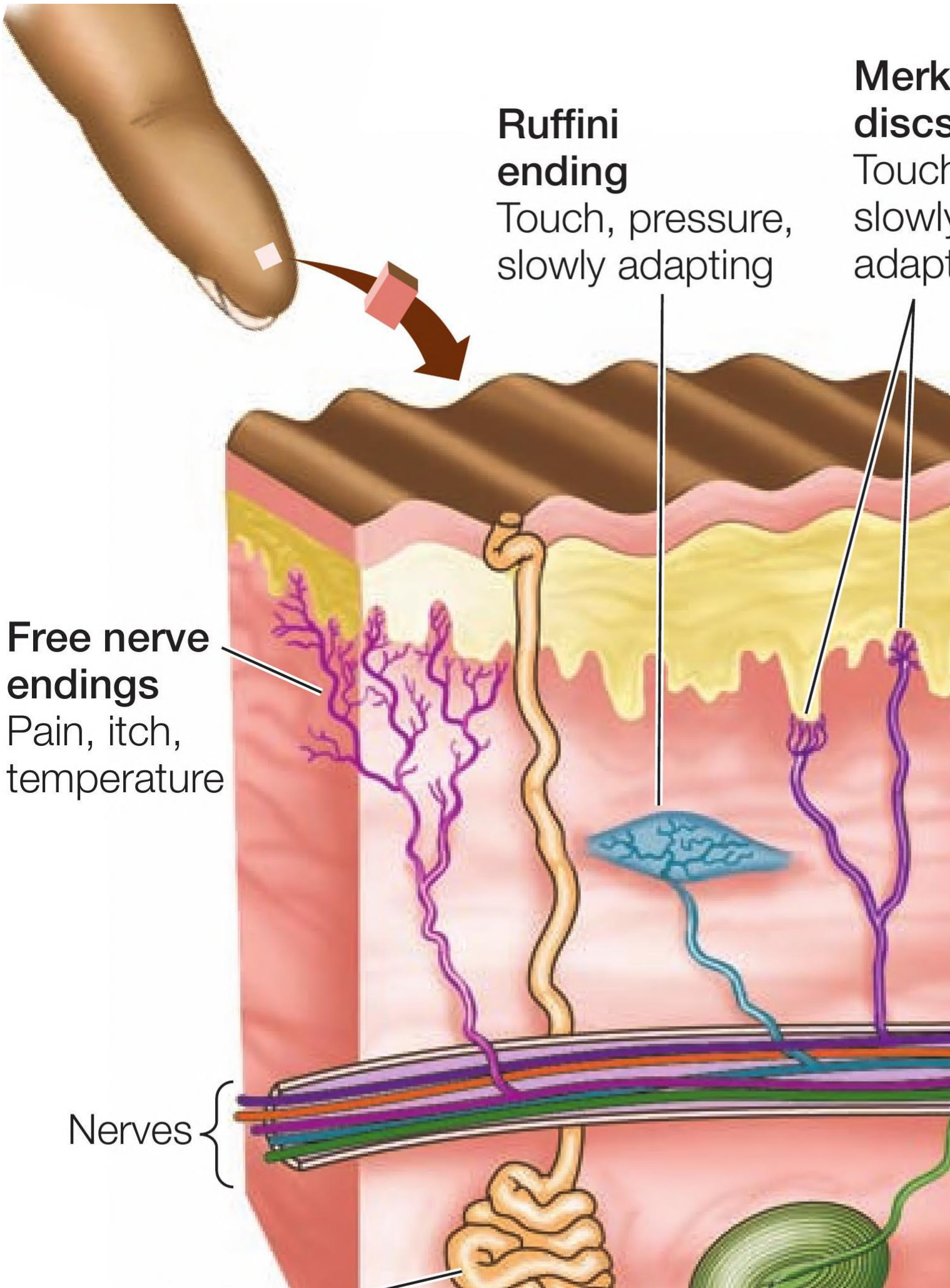
46.2 Hệ thống cảm giác phát hiện các kích thích hóa học bằng cách nào? Phổi hoạt động chậm rãi (và thậm chí có thể ngừng hoạt động hoàn toàn trong thời gian dài), nhưng lưỡi có thể ra vào nhanh chóng. Nó là một nguồn thông tin khứu giác nhanh chóng. Các nghiên cứu trên chuột đã dẫn đến giả thuyết rằng VNO của động vật có vú là cơ quan khứu giác chuyên biệt phát hiện pheromone. Lawrence Katz và các đồng nghiệp tại Đại học Duke đã ghi lại hoạt động của các tế bào thần kinh trong bóng khứu giác phụ kiện của chuột, nơi nhận đầu vào từ các cảm biến hóa học trong VNO. Các tế bào thần kinh khứu giác phụ kiện này được kích hoạt khi một con chuột gắn với điện cực ghi âm đánh hơi một con chuột khác được đặt trong cùng một lồng. Tuy nhiên, các tế bào thần kinh hoạt động khác nhau, tùy thuộc vào giới tính và chủng loại của "kẻ xâm nhập". chuột. Các nghiên cứu khác về hành vi của chuột đã ủng hộ vai trò của VNO trong việc xác định giới tính và hành vi tình dục có liên quan đến nhận thức về pheromone (xem Phần 53.2). Vị giác là vị giác Ở người và các động vật có xương sống khác, vị giác, vị giác, phụ thuộc vào các cụm cơ quan thụ cảm hóa học được gọi là nụ vị giác. Vị giác của động vật có xương sống trên cạn chỉ giới hạn trong khoang miệng, nhưng một số loài cá có vị giác ở da giúp tăng cường khả năng cảm nhận môi trường. Một số loài cá sống ở vùng nước đục rất nhạy cảm với một lượng nhỏ axit amin trong nước và có thể tìm thấy thức ăn mà không cần sử dụng thị giác. Thú mỏ vịt, một loài động vật có vú nguyên sinh (xem Hình 33.26), có tài năng tương tự nhờ các nụ vị giác trên vùng da nhạy cảm của mỏ. Lưỡi con người có 5.000 đến 10.000 nụ vị giác nằm trong biểu mô. Hầu hết chúng được tìm thấy ở hai bên của nhú (Hình 46.5). (Hãy nhìn lưỡi của bạn trong gương - các nhú làm cho nó trông mờ đi.) Bề mặt bên ngoài của nụ vị giác có một lỗ chân lông để lộ các đầu của tế bào thụ cảm giác quan. Microvilli (những phần nhô ra giống như sợi tóc nhỏ) làm tăng diện tích bề mặt của các tế bào này, nơi đầu của chúng hội tụ tại lỗ chân lông. Các tế bào cảm giác hóa học này tạo ra điện thế hoạt động và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh ở đáy của chúng, nơi chúng hình thành các khớp thần kinh với các tế bào thần kinh cảm giác truyền tín hiệu vào hệ thần kinh trung ương. Lưỡi phải làm rất nhiều công việc khó khăn nên biểu mô của nó cùng với các tế bào của nụ vị giác bị bong ra và thay thế với tốc độ nhanh chóng. Các tế bào nụ vị

giác riêng lẻ tồn tại khoảng 10 ngày trước khi chúng được thay thế, nhưng các tế bào thần kinh cảm giác liên quan đến chúng vẫn tồn tại và liên tục hình thành các khớp thần kinh mới khi các nụ vị giác mới hình thành. Con người cảm nhận được năm loại vị: ngọt, mặn, chua, đắng và umami. Tuy nhiên, nụ vị giác có thể phân biệt giữa nhiều loại phân tử có vị ngọt và nhiều loại phân tử có vị đắng, đồng thời các họ gen nhỏ quy định các protein thụ thể phản ứng với vị ngọt và đắng đã được phát hiện. Umami là một vị thịt thơm ngon có nguồn gốc từ các cơ quan thụ cảm axit amin, bao gồm bột ngọt (MSG), một chất tăng hương vị thường được sử dụng. Ngoài ra,vị cay/nóng liên quan đến việc kích hoạt cảm biến nhiệt và vị bạc hà kích hoạt cảm biến lạnh. Sự phức tạp hoàn toàn của tính nhạy cảm hóa học cho phép chúng ta thưởng thức hương vị tinh tế của thực phẩm đến từ sự kích hoạt kết hợp của các thụ thể vị giác và khứu giác. Sợi trục tới hệ thần kinh trung ương Tế bào cảm giác nụ vị giác Tế bào hỗ trợ Các tế bào cảm giác giải phóng chất dẫn truyền thần kinh làm khử cực các sợi nhánh của tế bào thần kinh cảm giác. Các phân tử tế bào thần kinh cảm giác Dendrite liên kết với các thụ thể trên vi nhung mao của tế bào cảm giác. Microvilli Lỗ chân lông vị giác 46.5 Nụ vị giác là cụm tế bào cảm giác Lưỡi của con người có tới 10.000 nụ vị giác, hầu hết chúng được tìm thấy trên các nhú. đó là lý do tại sao bạn có thể mất vị giác khi bị cảm lạnh. Vị giác bắt đầu bằng các protein thụ thể trong màng vi nhung mao của tế bào cảm giác nụ vị giác (xem Hình 46.5). Bản chất của các protein này và cơ chế khử cực của chúng đối với các tế bào thụ cảm cảm giác là khác nhau đối với các mùi vị khác nhau. Các protein thụ thể vị mặn có tính hướng ion và cho phép Na+ khuếch tán vào các tế bào cảm giác vị giác thông qua các kênh Na+ mở, khử cực tế bào cảm giác. Các thụ thể vị chua có lẽ cũng có tính hướng ion và sự khử cực của chúng cũng là do tác động trực tiếp của ion H+ lên kênh Na+. Ngược lại, khả năng tiếp nhận vị ngọt, đắng và vị umami là chất chuyển hóa, liên quan đến các họ protein thụ thể kết hợp với protein G. Vị đắng có thể đã phát triển như một cơ chế bảo vệ, vì nó cho phép động vật phát hiện các hợp chất thực vật độc hại như quinine, caffeine và nicotine. Bởi vì nhiều hợp chất độc hại như vậy xuất hiện trong thực vật, nơi chúng tiến hóa để đáp ứng với các loài săn mồi ăn cỏ, nên sự đa dạng của các thụ thể là rất cần thiết. Tương tự, một số lượng lớn các phân tử trong thực phẩm có thể biểu thị giá trị dinh dưỡng, do đó nhiều loại thụ thể có giá trị. Sự đa dạng của các thụ thể vị ngọt giúp giải thích tại sao người ta có thể phát minh ra nhiều chất làm ngọt nhân tạo khác biệt về mặt hóa học. Bất kể cơ chế truyền vị giác của các tế bào cảm giác của nụ vị giác là gì, tất cả các tế bào này đều giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên các tế bào thần kinh cảm giác. Sau đó, các tế bào thần kinh này tạo ra điện thế hoạt động được dẫn đến hệ thần kinh trung ương, nơi chúng được hiểu là cảm giác vị giác cụ thể.Vị giác bắt đầu bằng các protein thụ thể trong màng vi nhung mao của tế bào cảm giác nụ vị giác (xem Hình 46.5). Bản chất của các protein này và cơ chế khử cực của chúng đối với các tế bào thụ cảm cảm giác là khác nhau đối với các mùi vị khác nhau. Các protein thụ thể vị mặn có tính hướng ion và cho phép Na+ khuếch tán vào các tế bào cảm giác vị giác thông qua các kênh Na+ mở, khử cực tế bào cảm giác. Các thụ thể vị chua có lẽ cũng có tính hướng ion và sự khử cực của chúng cũng là do tác động trực tiếp của ion H+ lên kênh Na+. Ngược lại, khả năng tiếp nhận vị ngọt, đắng và vị umami là chất chuyển hóa, liên quan đến các họ protein thụ thể kết hợp với protein G. Vị đắng có thể đã phát triển như một cơ chế bảo vệ, vì nó cho phép động vật phát hiện các hợp chất thực vật độc hại như quinine, caffeine và nicotine. Bởi vì nhiều hợp chất độc hại như vậy xuất hiện trong thực vật, nơi chúng tiến hóa để đáp ứng với các loài săn mồi ăn cỏ, nên sự đa dạng của các thụ thể là rất cần thiết. Tương tự, một số lượng lớn các phân tử trong thực phẩm có thể biểu thị giá trị dinh dưỡng, do đó nhiều loại thụ thể có giá trị. Sự đa dạng của các thụ thể vị ngọt giúp giải thích tại sao người ta có thể phát minh ra nhiều chất làm ngọt nhân tạo khác biệt về mặt hóa học. Bất kể cơ chế truyền vị giác của các tế bào cảm giác của nụ vị giác là gì, tất cả các tế bào này đều giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên các tế bào thần kinh cảm giác. Sau đó, các tế bào thần kinh này tạo ra điện thế hoạt động được dẫn đến hệ thần kinh trung ương, nơi chúng được hiểu là cảm giác vị giác cụ thể.Vị giác bắt đầu bằng các protein thụ thể trong màng vi nhung mao của tế bào cảm giác nụ vị giác (xem Hình 46.5). Bản chất của các protein này và cơ chế khử cực của chúng đối với các tế bào thụ cảm cảm giác là khác nhau đối với các mùi vị khác nhau. Các protein thụ thể vị mặn có tính hướng ion và cho phép Na+ khuếch tán vào các tế bào cảm giác vị giác thông qua các kênh Na+ mở, khử cực tế bào cảm giác. Các thụ thể vị chua có lẽ cũng có tính hướng ion và sự khử cực của chúng cũng là do tác động trực tiếp của ion H+ lên kênh Na+. Ngược lại, khả năng tiếp nhận vị ngọt, đắng và vị umami là chất chuyển hóa, liên quan đến các họ protein thụ thể kết hợp với protein G. Vị đắng có thể đã phát triển như một cơ chế bảo vệ, vì nó cho phép động vật phát hiện các hợp chất thực vật độc hại như

quinine, caffeine và nicotine. Bởi vì nhiều hợp chất độc hại như vậy xuất hiện trong thực vật, nơi chúng tiến hóa để đáp ứng với các loài ăn thịt ăn cỏ, nên sự đa dạng của các thụ thể là rất cần thiết. Tương tự, một số lượng lớn các phân tử trong thực phẩm có thể biểu thị giá trị dinh dưỡng, do đó nhiều loại thụ thể có giá trị. Sự đa dạng của các thụ thể vị ngọt giúp giải thích tại sao người ta có thể phát minh ra nhiều chất làm ngọt nhân tạo khác biệt về mặt hóa học. Bất kể cơ chế truyền vị giác của các tế bào cảm giác của nụ vị giác là gì, tất cả các tế bào này đều giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên các tế bào thần kinh cảm giác. Sau đó, các tế bào thần kinh này tạo ra điện thế hoạt động được dẫn đến hệ thần kinh trung ương, nơi chúng được hiểu là cảm giác vị giác cụ thể.nơi chúng được hiểu là cảm giác vị giác cụ thể.nơi chúng được hiểu là cảm giác vị giác cụ thể.

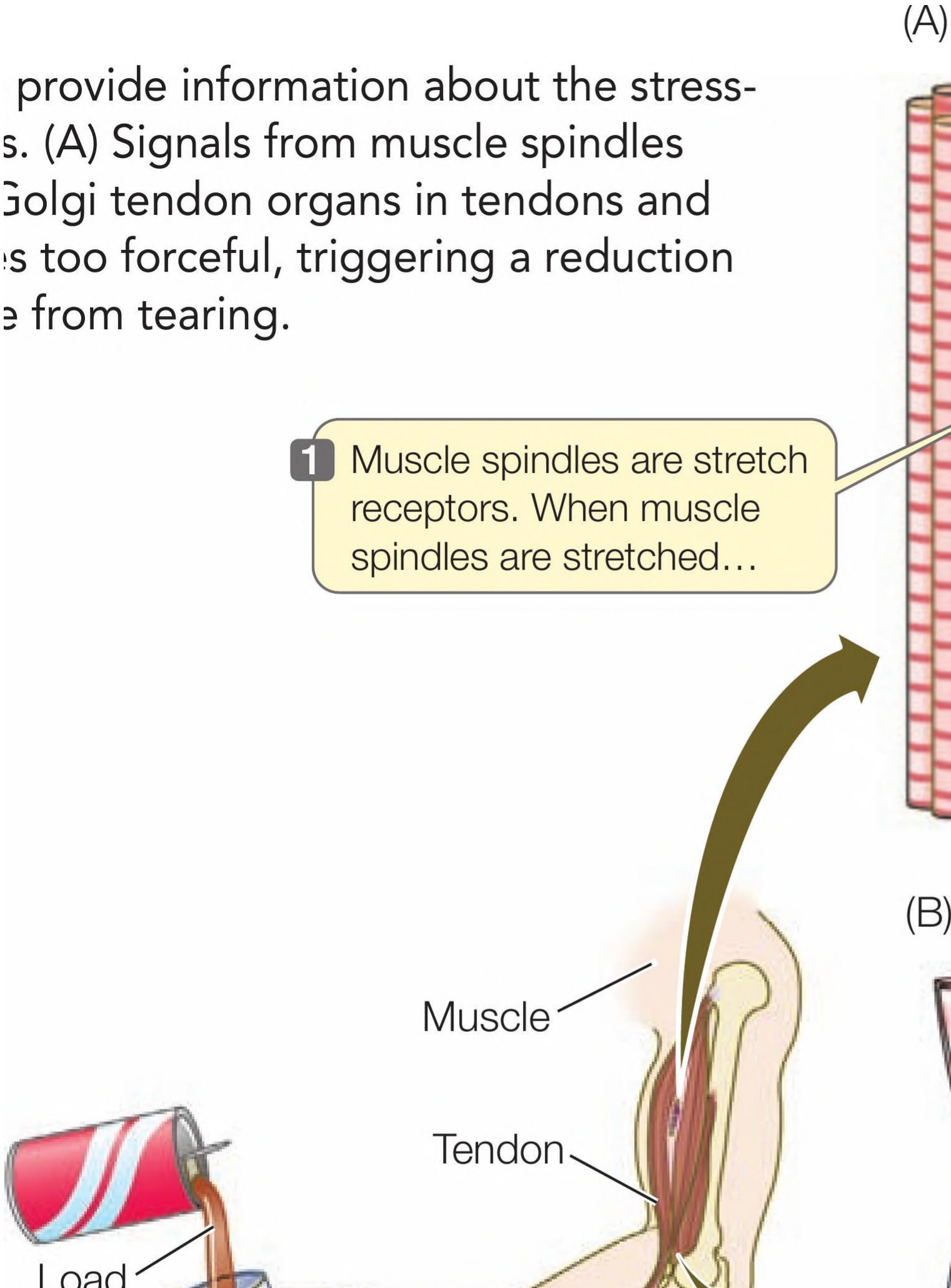
952 CHƯƠNG 46 Hệ thống cảm giác TÓM TẮT Tất cả động vật đều nhận được thông tin về các kích thích hóa học thông qua các thụ thể hóa học, chúng có cấu trúc đa dạng và liên kết với rất nhiều phân tử kích thích. Các cơ quan thụ cảm hóa học là cơ sở của cảm giác khứu giác, vị giác và sự tiếp nhận pheromone. Họ cũng giám sát một số khía cạnh của môi trường bên trong động vật. “Tại sao chúng ta có thể phân biệt được nhiều mùi khác nhau như vậy? Tại sao một số loài động vật có mùi nhiều hơn hoặc khác với những loài khác? Xem trang 949-950 và Hình 46.3. Điểm khác biệt giữa pheromone và phân tử chất tạo mùi là gì? Xem trang. 950 â€¢ Mô tả cách các chất khác nhau trong thực phẩm được chuyển hóa thành điện thế hoạt động ở nụ vị giác. Xem trang. 951 và Hình 46.5 Bây giờ chúng ta đã thấy các cơ quan thụ cảm hóa học làm phát sinh cảm giác về mùi và vị như thế nào cũng như cách một số động vật sử dụng khả năng cảm nhận hóa học để giao tiếp với những loài khác cùng loài. Tiếp theo chúng ta sẽ mô tả các tế bào cảm giác phản ứng với các lực cơ học, bao gồm cả những rung động mà chúng ta cảm nhận được là âm thanh. Hệ thống cảm giác phát hiện lực cơ học như thế nào? >â– Dây thần kinh hạ bì Tiểu thể Meissner Xúc giác nhạy cảm, thích ứng nhanh j- Biểu bì Tuyến mồ hôi Tiểu thể Pacinian Áp lực, thích ứng nhanh Các đầu dây thần kinh tự do Đau, ngứa, nhiệt độ Đĩa đệm của Merkel Chạm vào, thích nghi chậm Đầu Ruff ini Chạm vào, áp lực , thích nghi từ từ 46.6 Da cảm nhận được nhiều cảm giác Ngay cả một mảng da rất nhỏ cũng chứa nhiều loại tế bào cảm giác, khiến da trở thành một cơ quan thụ cảm đa phương thức có thể cảm nhận được nhiệt độ, áp suất, kết cấu, cảm giác đau, khi chạm và ngứa. Cơ quan thụ cảm cơ học phản ứng với các lực cơ học (vật lý). Sự biến dạng vật lý của màng plasma của cơ quan thụ cảm cơ học làm cho các kênh ion mở ra, làm thay đổi điện thế màng của tế bào để tạo ra điện thế thụ thể theo mức độ, từ đó dẫn đến giải phóng chất dẫn truyền thần kinh hoặc tạo ra điện thế hoạt động. Tốc độ của điện thế hoạt động cho CNS biết cường độ kích thích đối với cơ quan thụ cảm cơ học. Sự đa dạng đáng kể của các tế bào cơ cảm giác liên quan đến nhiều hệ thống cảm giác đã phát triển. Chức năng của các tế bào này bao gồm từ việc giải thích cảm giác trên da, cảm nhận huyết áp, thính giác và duy trì sự cân bằng. Nhiều tế bào khác nhau phản ứng với sự va chạm và áp lực Da người (và của các động vật có vú khác) chứa rất nhiều cơ quan thụ cảm cơ học khác nhau tạo ra những cảm giác khác nhau (Hình 46.6). Cơ quan thụ cảm xúc giác quan trọng nhất, được tìm thấy ở cả da có lông và không có lông, là các đĩa đệm của Merkel, chúng thích nghi khá chậm và cung cấp thông tin liên tục về bất cứ thứ gì chạm vào da. Các tiểu thể Meissner, chủ yếu được tìm thấy ở vùng da không có lông, rất nhạy cảm nhưng thích nghi nhanh chóng; chúng cung cấp thông tin về những thay đổi của những thứ chạm vào da. Sự thích nghi nhanh chóng của các tiểu thể Meissner là lý do tại sao bạn cuộn một vật nhỏ giữa các ngón tay (thay vì giữ nó yên) để phân biệt hình dạng và kết cấu của nó: khi bạn cuộn nó,vật đó liên tục kích thích tiểu thể Meissner. Ở sâu hơn trong da, các đầu mút Ruffini thích ứng chậm và cung cấp thông tin tốt về các kích thích rung động ở tần số thấp, trong khi các tiểu thể Pacinian, thích ứng nhanh chóng, cung cấp thông tin về các kích thích rung động ở tần số cao hơn. Thậm chí sâu hơn trong da, các sợi nhánh của tế bào thần kinh cảm giác quấn quanh nang lông. Khi các sợi lông trên bề mặt bị dịch chuyển, những tế bào thần kinh đó sẽ bị kích thích. Mật độ của các tế bào cơ chế xúc giác khác nhau trên bề mặt cơ thể. Bằng cách chạm vào da bằng hai chiếc tăm cùng lúc, bạn có thể xác định được hai kích thích cách nhau bao xa trước khi một người có thể biết được cảm giác được tạo ra bởi một hay hai chiếc tăm. Ví dụ, trên lưng của một người, các kích thích phải cách nhau tương đối xa trước khi chúng được coi là hai kích thích riêng biệt. Nhưng khi cùng một "bài kiểm tra phân biệt không gian hai điểm" được áp dụng cho môi hoặc đầu ngón tay, một người có thể xác định hai kích thích là riêng biệt ngay cả khi chúng ở khá gần nhau, nghĩa là mật độ thụ thể ở những vùng này lớn hơn nhiều. Các cơ quan thụ cảm cơ học cũng được tìm

thấy trong cơ, gân và dây chằng. Một con vật nhận được thông tin từ các cơ quan thụ cảm cơ học về vị trí của các chi cũng như áp lực lên cơ và khớp của nó. Các cơ quan thụ cảm cơ học này cung cấp thông tin liên tục cho CNS và thông tin này rất cần thiết cho việc kiểm soát tư thế và phối hợp các chuyển động. Các cơ quan thụ cảm cơ học trong cơ xương là các trục cơ. Những thụ thể căng này là các tế bào cơ đã được biến đổi gắn vào mô liên kết bên trong cơ và được phân bố bởi các tế bào thần kinh cảm giác (Hình 46.7A). Khi cơ bị kéo căng, các trục cơ cũng bị kéo căng, báo hiệu các tế bào thần kinh trục cơ truyền điện thế hoạt động đến hệ thần kinh trung ương. Hình 46.1 cho thấy các thụ thể căng của tôm càng chuyển lực vật lý thành điện thế hoạt động như thế nào; hoạt động của các trục cơ là tương tự nhau. CNS sử dụng thông tin từmột người có thể xác định hai kích thích riêng biệt ngay cả khi chúng ở khá gần nhau, nghĩa là mật độ thụ thể ở những vùng này lớn hơn nhiều. Các cơ quan thụ cảm cơ học cũng được tìm thấy trong cơ, gân và dây chằng. Một con vật nhận được thông tin từ các cơ quan thụ cảm cơ học về vị trí của các chi cũng như áp lực lên cơ và khớp của nó. Các cơ quan thụ cảm cơ học này cung cấp thông tin liên tục cho CNS và thông tin này rất cần thiết cho việc kiểm soát tư thế và phối hợp các chuyển động. Các cơ quan thụ cảm cơ học trong cơ xương là các trục cơ. Những thụ thể căng này là các tế bào cơ đã được biến đổi gắn vào mô liên kết bên trong cơ và được phân bố bởi các tế bào thần kinh cảm giác (Hình 46.7A). Khi cơ bị kéo căng, các trục cơ cũng bị kéo căng, báo hiệu các tế bào thần kinh trục cơ truyền điện thế hoạt động đến hệ thần kinh trung ương. Hình 46.1 cho thấy các thụ thể căng của tôm càng chuyển lực vật lý thành điện thế hoạt động như thế nào; hoạt động của các trục cơ là tương tự nhau. CNS sử dụng thông tin từmột người có thể xác định hai kích thích riêng biệt ngay cả khi chúng ở khá gần nhau, nghĩa là mật độ thụ thể ở những vùng này lớn hơn nhiều. Các cơ quan thụ cảm cơ học cũng được tìm thấy trong cơ, gân và dây chằng. Một con vật nhận được thông tin từ các cơ quan thụ cảm cơ học về vị trí của các chi cũng như áp lực lên cơ và khớp của nó. Các cơ quan thụ cảm cơ học này cung cấp thông tin liên tục cho CNS và thông tin này rất cần thiết cho việc kiểm soát tư thế và phối hợp các chuyển động. Các cơ quan thụ cảm cơ học trong cơ xương là các trục cơ. Những thụ thể căng này là các tế bào cơ đã được biến đổi gắn vào mô liên kết bên trong cơ và được phân bố bởi các tế bào thần kinh cảm giác (Hình 46.7A). Khi cơ bị kéo căng, các trục cơ cũng bị kéo căng, báo hiệu các tế bào thần kinh trục cơ truyền điện thế hoạt động đến hệ thần kinh trung ương. Hình 46.1 cho thấy các thụ thể căng của tôm càng chuyển lực vật lý thành điện thế hoạt động như thế nào; hoạt động của các trục cơ là tương tự nhau. CNS sử dụng thông tin từ

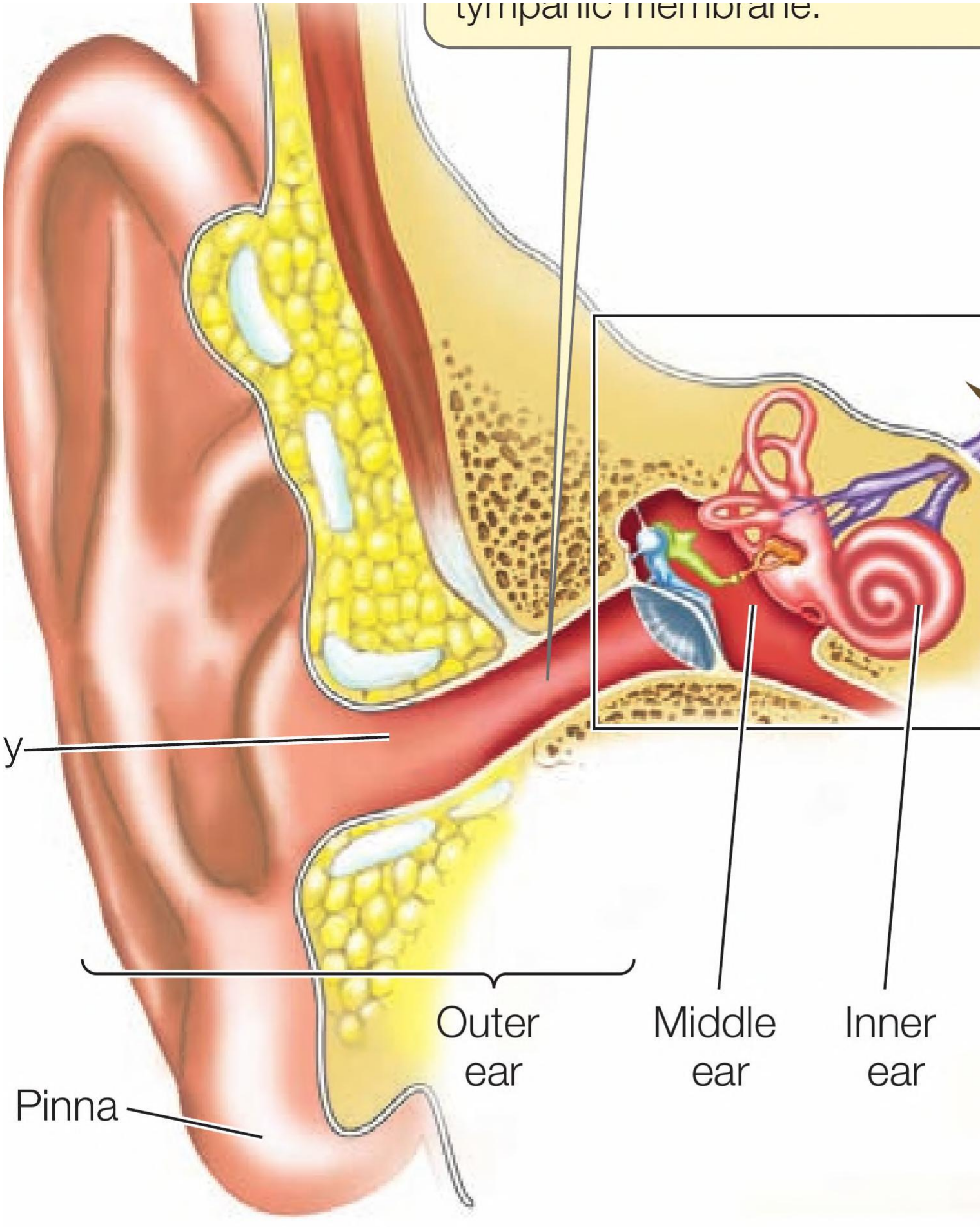

Ruffini ending
Touch, pressure, slowly adapting
Merk discs
Touch slowly adapt
Free nerve endings
Pain, itch, temperature
Nerves

46.3 Hệ thống cảm giác phát hiện lực cơ học như thế nào? 953 Trục cơ 46.7 Thụ thể căng Cơ quan thụ cảm căng cung cấp thông tin về áp lực lên cơ và khớp ở các chi của động vật. (A) Tín hiệu từ các thoi cơ đến hệ thần kinh trung ương bắt đầu co cơ. (B) Các cơ quan gân Golgi ở gân và dây chằng ức chế sự co bóp trở nên quá mạnh, làm giảm sức căng cơ và bảo vệ cơ khỏi bị rách. trục cơ để điều chỉnh cường độ co cơ sao cho phù hợp với tải trọng đặt lên cơ; do đó một người có thể giữ vững chiếc cốc khi nó đang được đổ đầy. Một loại cơ quan thụ cảm cơ học khác, cơ quan gân Golgi, được tìm thấy trong gân và dây chằng và cung cấp thông tin về lực do cơ co bóp tạo ra (Hình 46.7B). Khi cơn co trở nên quá mạnh, điện thế hoạt động từ cơ quan gân Golgi sẽ ức chế các tế bào thần kinh vận động tủy sống chi phối cơ đó, khiến cơ thư giãn và bảo vệ cơ khỏi bị rách. (Bạn có thể nhớ lại một cơ quan tế bào được gọi là bộ máy Golgi. Hai cấu trúc rất khác nhau này có điểm chung là do nhà giải phẫu học người Ý Camillo Golgi phát hiện vào cuối thế kỷ 19.) Tế bào tóc là cơ quan thụ cảm cơ học của hệ thống thính giác và tiền đình. các cơ quan thụ cảm cơ học cho hệ thống thính giác của động vật có xương sống (nhận biết âm thanh) và hệ thống tiền đình (duy trì trạng thái cân bằng). Cả hai hệ thống này đều nằm trong cấu trúc phức tạp của tai động vật có xương sống. Stereocilia - các trục cơ giống như ngón tay là cơ quan thụ cảm căng. Khi các trục cơ bị kéo căng. . . Cơ Cơ bắp co trục chính o CD O) ^ - L_ O LL CO xSensory 0 CO .tế bào thần kinh cảm giác liên kết với chúng truyền điện thế hoạt động đến CNS. Những tín hiệu này kích thích tế bào thần kinh vận động bắt đầu co cơ. . . .các tế bào thần kinh cảm giác gửi điện thế hoạt động đến hệ thần kinh trung ương để ức chế tế bào thần kinh vận động và cơ bắp thư giãn. phần mở rộng của màng tế bào được làm cứng bằng các sợi Actin liên kết chéo - nhô ra khỏi bề mặt của mỗi tế bào lông giống như một bộ ống nội tạng (Hình 46. 8 A). Stereocilia uốn cong để đáp ứng với sóng áp lực; sự uốn cong của các lông mao lập thể theo một hướng sẽ khử cực tế bào lông, và sự uốn cong theo hướng khác sẽ làm tế bào lông siêu phân cực (Hình 46. 8 B). Các lông mao lập thể (B) Các lông mao lập thể phóng vào một không gian chứa chất lỏng có hàm lượng K+ cao và hàm lượng Na+ thấp. Do đó, khi kênh K+ mở, K+ đi vào và khử cực tế bào. - Tế bào lông 46.8 Tế bào lông có các cơ quan cảm biến cơ học trên các lông mao lập thể (A) Tế bào lông có các lông mao lập thể được nối với nhau bằng các sợi nhỏ. (B) Khi một lông mao bị uốn cong theo một hướng, dây tóc sẽ mở ra một kênh ion cảm giác cơ học ở đầu của lông mao lân cận. Tế bào lông bị khử cực sẽ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên tế bào thần kinh cảm giác. Q Khử cực màng mở ra các kênh Ca2+ phụ thuộc điện thế, gây giải phóng chất dẫn truyền thần kinh. Các kênh ion mở ra khi các lông mao lập thể bị uốn cong theo một hướng...Tế bào lông Stereocilia Ca2+ Các sợi liên kết các stereocilia ...và đóng lại khi chúng bị uốn cong theo hướng ngược lại. Mụn nước - Tế bào thần kinh cảm giác

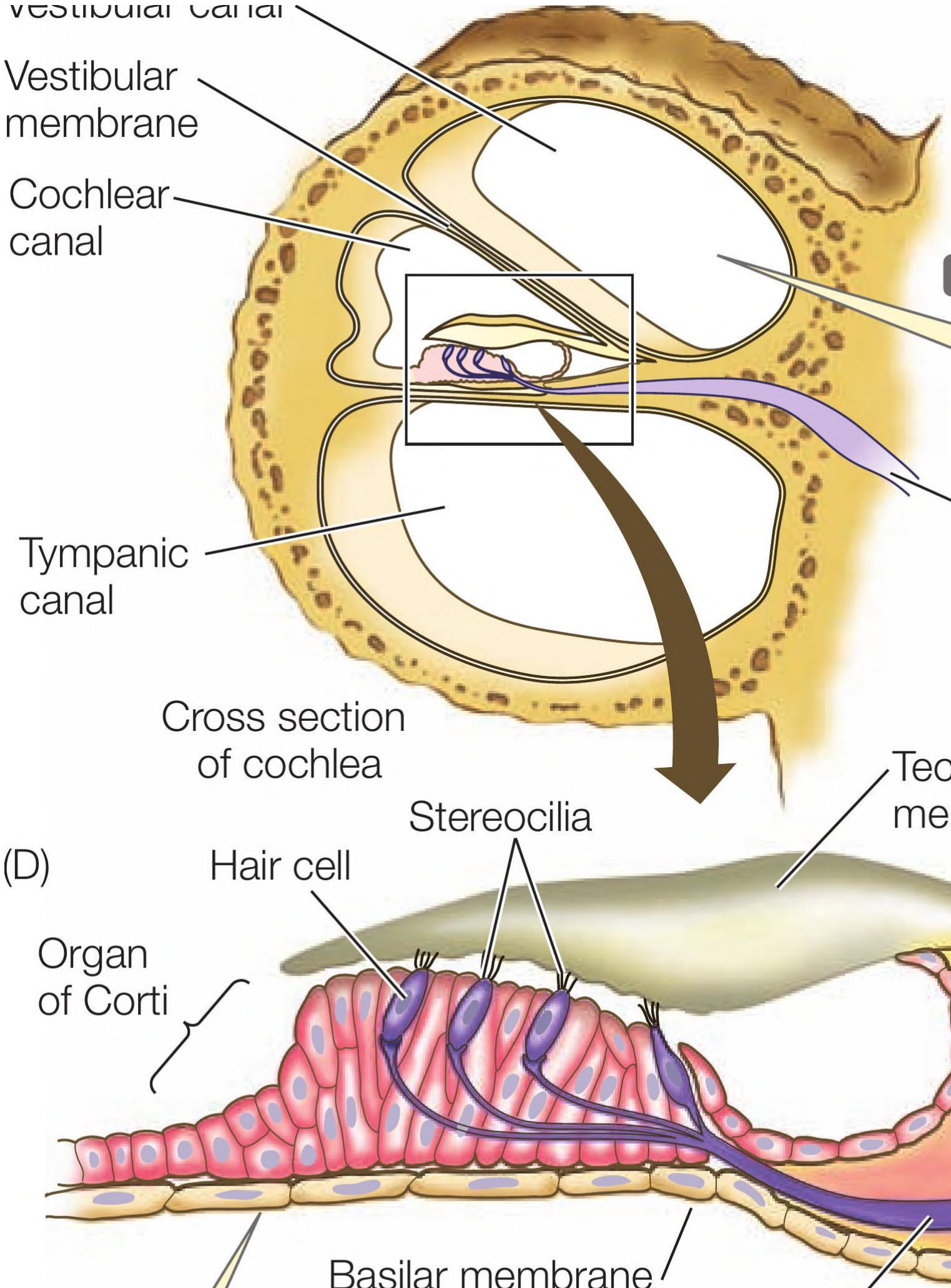
provide information about the stress-
s. (A) Signals from muscle spindles
Golgi tendon organs in tendons and
s too forceful, triggering a reduction
e from tearing.



(A) | Sóng âm truyền qua ống thính giác và làm rung màng nhĩ. Các xương nhỏ truyền rung động của màng nhĩ đến cửa sổ hình bầu dục của ốc tai. | Sự rung động ở cửa sổ hình bầu dục tạo ra sóng áp suất trong ống ốc tai chứa đầy chất lỏng. Ống tai thính giác Pinna 46.9 Cấu trúc của tai người (A) Loa tai truyền sóng âm thanh xuống ống thính giác để tác động lên màng nhĩ. Màng nhĩ truyền các sóng áp lực này một cách cơ học thành chuyển động của các xương nhỏ trong tai giữa. (B) Các xương nhỏ truyền chuyển động của chúng thành các sóng áp suất trong chất lỏng của ốc tai ở cửa sổ bầu dục. (C) Ốc tai được chia thành các khoang chứa đầy chất lỏng; sóng áp lực từ các xương nhỏ làm cho màng giữa các khoang bị uốn cong. (D) Sự uốn cong của màng đáy làm uốn cong các lông lập thể trên tế bào lông trong cơ quan Corti. Đi tới Hoạt động 46.1 Cấu trúc của tai người 0e.com/ac46. 1 Các phép đo bằng vi điện cực đã chỉ ra rằng sự uốn cong của các lông mao lập thể tạo ra dòng điện cục bộ gần đầu của chúng, cho thấy rằng các kênh ion gần đầu của chúng phải mở hoặc đóng. Hình ảnh kính hiển vi điện tử cho thấy những sợi nhỏ nối đầu mỗi stereocilium với hàng xóm cao hơn của nó. Người ta đưa ra giả thuyết rằng những sợi này là những phân tử gắn kết tốt với các kênh ion và chúng hoạt động giống như lò xo mở các kênh. Nếu stereocilium lân cận cao hơn bị uốn cong đi, lò xo sẽ siết chặt và kênh ion được mở ra. Nếu hàng xóm cao hơn uốn cong về phía hàng xóm thấp hơn của nó, lò xo bị lỏng và kênh đóng lại (xem Hình 46.8B). Hệ thống thính giác sử dụng tế bào lông để cảm nhận sóng âm (C) Ống tiền đình Màng tiền đình Ống tai 0 Sóng áp suất uốn cong màng trong v | kênh ốc tai. Dây thần kinh ốc tai | Khi màng đáy bị uốn cong, nó sẽ uốn cong các lông mao lập thể nằm trong màng mái che phủ. Ip Chuyển động của các lông mao lập thể được chuyển thành điện thế hoạt động trong dây thần kinh ốc tai. Những kích thích mà động vật cảm nhận được là âm thanh là sóng áp suất. Hệ thống thính giác sử dụng cơ quan thụ cảm cơ học để chuyển đổi sóng áp suất thành điện thế thụ thể. Hệ thống thính giác bao gồm các cấu trúc đặc biệt thu thập sóng âm thanh, hướng chúng đến cơ quan cảm giác và khuếch đại tác động của chúng lên các cơ quan thụ cảm cơ học. Một ví dụ điển hình về hệ thống thính giác là tai người, có thể được chia thành ba khu vực chính: tai ngoài, tai giữa và tai trong (Hình 46.9A). TAI NGOÀI Tai ngoài bao gồm loa tai (số ít, loa tai) và ống thính giác. Loa tai thu thập sóng âm thanh và hướng chúng vào các kênh thính giác; quan sát một con chó thay đổi hướng của tai để tập trung vào một âm thanh cụ thể nhằm hiểu được vai trò của loa tai trong thính giác. Bao phủ phần cuối của ống thính giác là màng nhĩ (thường được gọi là màng nhĩ), rung lên để phản ứng với các sóng áp lực truyền xuống ống tai, do đó chuyển đổi sóng áp lực thành lực vật lý trong tai giữa.TAI GIỮA Phía bên kia của màng nhĩ là tai giữa, một khoang chứa đầy không khí nối với cổ họng ở phía sau miệng thông qua ống eustachian (còn gọi là ống hầu). Bởi vì eustachian



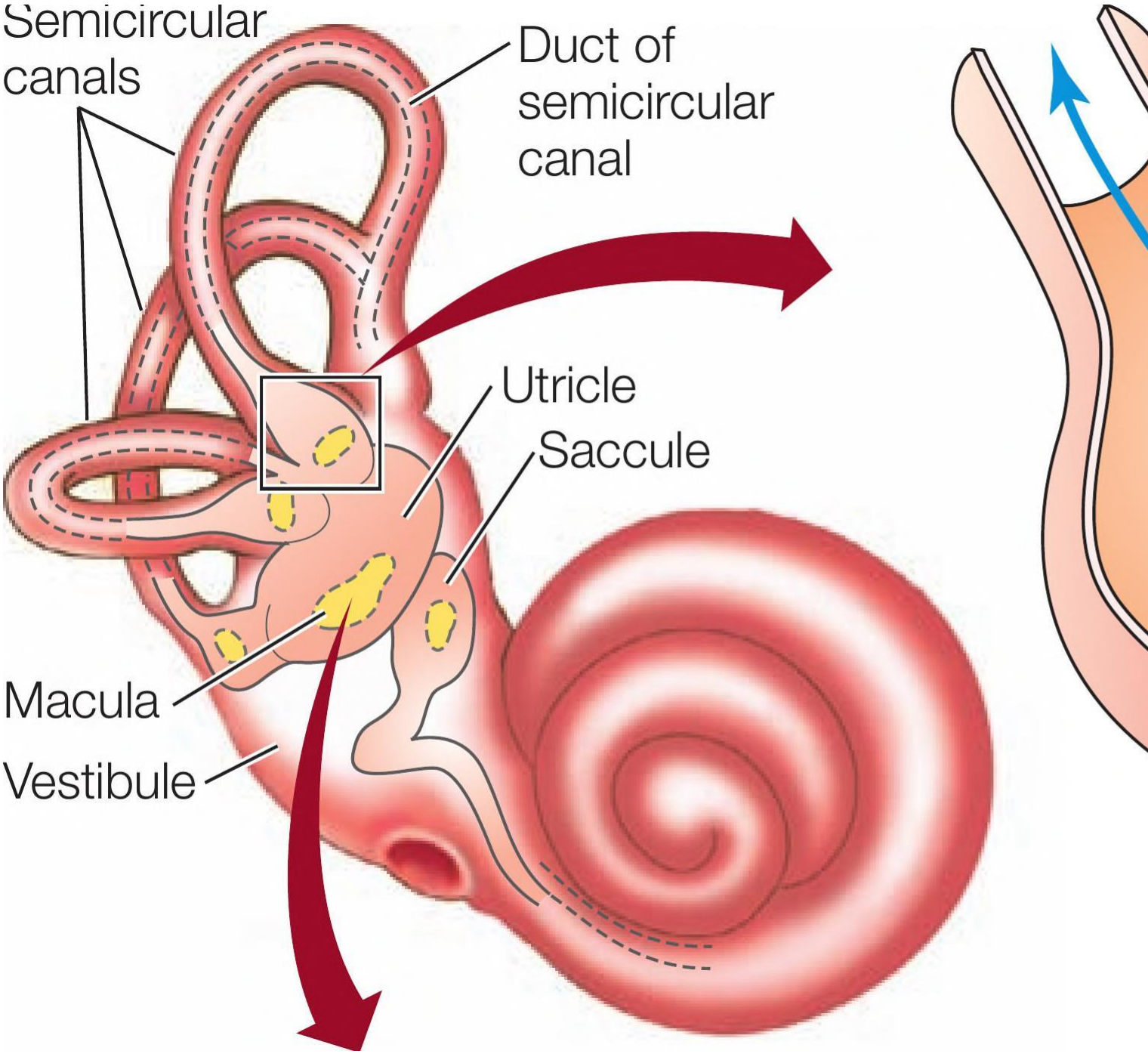
:ructures of the Human Ear (A) The pinnae dir

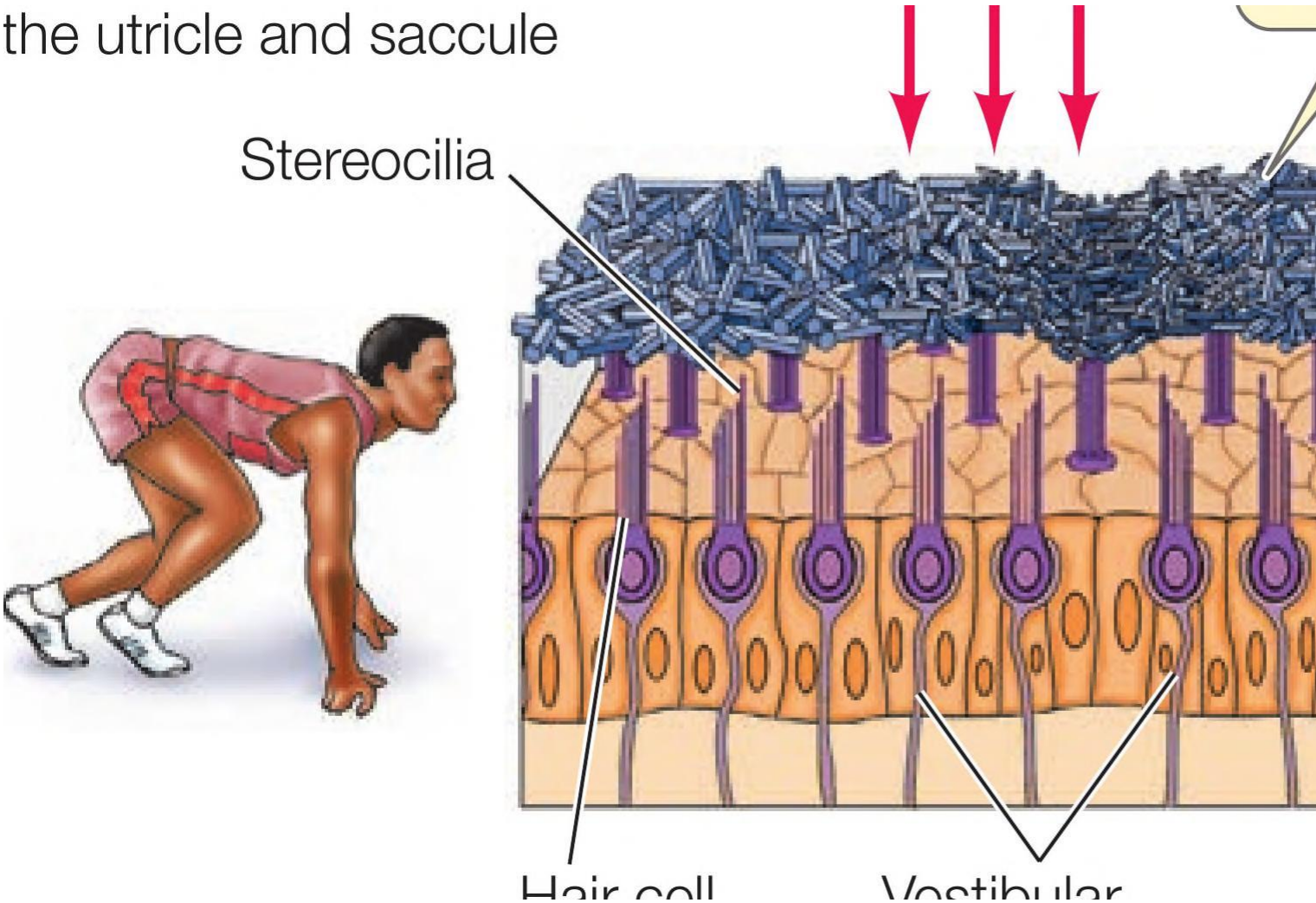

Vestibular membrane
Cochlear canal
Tympanic canal
Cross section of cochlea
(D)
Hair cell
Stereocilia
Organ of Corti
Basilar membrane

46.3 Hệ thống cảm giác phát hiện lực cơ học như thế nào? Ống 955 cũng được lấp đầy không khí, áp suất cân bằng giữa tai giữa và môi trường. Khi bạn bị cảm lạnh, ống tai có thể bị tắc do chất nhầy hoặc sưng mô và bạn gặp khó khăn trong việc cân bằng áp suất ở tai giữa với áp suất không khí bên ngoài (như bạn phải làm khi thay đổi độ cao trên máy bay). Tai giữa chứa các xương con, ba xương mỏng manh được đặt tên riêng là xương búa ("búa"), xương đe (" đe") và xương bàn đạp ("khuấy") (Hình 46. 9B). Các xương nhỏ truyền rung động của màng nhĩ đến một màng linh hoạt khác, cửa sổ hình bầu dục. Các xương nhỏ hoạt động như một đòn bẩy (giống như một chiếc búa rút một chiếc đinh), biến một chuyển động lớn của màng nhĩ thành một chuyển động nhỏ hơn của cửa sổ hình bầu dục, nhưng là một chuyển động có lực lớn hơn. Vì cửa sổ bầu dục nhỏ hơn nhiều so với màng nhĩ nên áp lực mà xương bàn đạp truyền đến cửa sổ bầu dục lớn hơn 20 lần so với áp lực do sóng âm tác động lên màng nhĩ. Đằng sau cửa sổ hình bầu dục là tai trong chứa đầy chất lỏng. Chuyển động của cửa sổ hình bầu dục làm thay đổi áp suất đối với chất lỏng kèm theo đó. Những sóng áp suất này được chuyển thành điện thế hoạt động. TAI TRONG Tai trong là một cấu trúc xương bao gồm hai bộ ống. Một bên là cơ quan giữ thăng bằng, hệ thống tiền đình, còn bên kia là cơ quan thính giác, ốc tai. Ốc tai ("ốc sên" hoặc "vỏ xoắn ốc") là một cấu trúc dài, thuôn nhọn, cuộn lại. Mặt cắt ngang của ốc tai cho thấy nó bao gồm ba ống song song được ngăn cách bởi hai màng, màng tiền đình và màng đáy (Hình 46.9C). Nằm trên màng đáy là cơ quan Corti, có nhiệm vụ chuyển sóng áp suất thành điện thế hoạt động. Cơ quan Corti chứa các tế bào lông có lông mao (xem Hình 46.8). Đầu của các tế bào lông được gắn vào một lớp nhô ra dạng sền sệt gọi là màng mái (Hình 46.9D). Các lông mao lập thể không di động được nhưng do đầu của chúng gắn vào màng mái cứng hơn nên các lông mao lập thể sẽ uốn cong khi màng nền uốn cong. Phản ứng của tế bào lông là một điện thế màng được phân loại. Các tế bào lông không tạo ra điện thế hoạt động, nhưng những thay đổi trong điện thế màng của chúng làm thay đổi tốc độ tế bào lông giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên các tế bào thần kinh cảm giác mà các sợi trục của chúng tạo nên dây thần kinh thính giác và truyền điện thế hoạt động đến não. Các ống tiền đình và ống nhĩ tách biệt cho đến khi chúng đến đầu xa của ốc tai (đầu xa nhất so với cửa sổ hình bầu dục), nơi chúng nối với nhau; do đó chúng tạo thành một kênh liên tục tự quay trở lại (xem Hình 46.10). Giống như cửa sổ hình bầu dục là một màng linh hoạt ở đầu ống tiền đình, cửa sổ tròn là màng linh hoạt ở cuối ống nhĩ. Khi cửa sổ hình bầu dục dao động,các sóng áp suất chất lỏng tạo ra các sóng di chuyển hoặc các uốn cong trong màng đáy. Sự uốn cong của màng nền được coi là âm thanh Điều gì khiến màng đáy bị uốn cong và cơ chế này phân biệt các âm thanh có tần số khác nhau như thế nào? Không khí Giả định ốc tai bị bung Rung động từ màng nhĩ * \ Cửa sổ hình bầu dục (dưới xương bàn đạp) / \ Âm độ thấp: Sóng áp lực truyền xa xuống ống tiền đình và làm cong màng đáy, kích hoạt điện thế hoạt động trong các cảm biến tần số thấp. \ _ I _ w màng ống cửa sổ Các sợi thần kinh ốc tai Cao độ trung bình: Sóng áp lực chỉ truyền một phần xuống ống tủy trên trước khi uốn cong màng nền và kích hoạt các cảm biến tần số trung bình. 3.000 Hz 22.000 Hz f. ~\ Cao độ: Sóng áp suất truyền đi một khoảng cách ngắn trước khi làm cong màng đáy và kích hoạt các cảm biến tần số cao. 46.10 Cảm nhận sóng áp suất ở tai trong Sóng áp suất có tần số khác nhau làm uốn cong màng đáy ở các vị trí khác nhau. Thông tin về tần số âm thanh được xác định bởi các tế bào lông được kích hoạt. Để đơn giản, cách trình bày này minh họa ốc tai không được cuộn và bỏ đi tai giữa. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 46.1 Sự truyền âm thanh trong tai người Lifel 0e.com/at46.1 có khả năng nén cao nhưng chất lỏng thì không; do đó sóng áp suất có thể truyền trong không khí mà không chiếm chỗ nhiều không khí, trong khi sóng áp suất trong chất lỏng chiếm chỗ chất lỏng đó. Khi xương bàn đạp đẩy vào cửa sổ hình bầu dục, chất lỏng trong ống tiền đình sẽ bị dịch chuyển. Nếu chuyển động của cửa sổ hình bầu dục xảy ra chậm, sóng áp suất dịch ốc tai sẽ truyền xuống ống tiền đình, quanh chỗ cong và quay trở lại ống nhĩ (Hình 46.10). Ở cuối ống nhĩ, áp suất dịch chuyển bị tiêu tán do cửa sổ tròn phình ra bên ngoài. Màng đáy không đồng nhất - nó dày hơn và cứng hơn ở đáy và rộng hơn và mỏng hơn ở đầu đỉnh.Thông tin về tần số âm thanh được xác định bởi các tế bào lông được kích hoạt. Để đơn giản, cách trình bày này minh họa ốc tai không được cuộn và bỏ đi tai giữa. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 46.1 Sự truyền âm thanh trong tai người Lifel 0e.com/at46.1 có khả năng nén cao nhưng chất lỏng thì không; do đó sóng áp suất có thể truyền trong không khí mà không chiếm chỗ nhiều không khí, trong khi sóng áp suất trong chất lỏng chiếm chỗ chất lỏng đó. Khi xương bàn đạp đẩy vào cửa sổ hình bầu dục, chất lỏng trong ống tiền đình sẽ bị dịch chuyển. Nếu chuyển động của cửa sổ hình bầu dục xảy ra chậm, sóng áp suất dịch ốc tai sẽ truyền xuống ống tiền đình, quanh chỗ cong và quay trở lại ống nhĩ (Hình 46.10). Ở cuối ống nhĩ, áp suất dịch chuyển bị tiêu tán do cửa sổ tròn

phình ra bên ngoài. Màng đáy không đồng nhất - nó dày hơn và cứng hơn ở đáy và rộng hơn và mỏng hơn ở đầu đỉnh.Thông tin về tần số âm thanh được xác định bởi các tế bào lông được kích hoạt. Để đơn giản, cách trình bày này minh họa ốc tai không được cuộn và bỏ đi tai giữa. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 46.1 Sự truyền âm thanh trong tai người Lifel 0e.com/at46.1 có khả năng nén cao nhưng chất lỏng thì không; do đó sóng áp suất có thể truyền trong không khí mà không chiếm chỗ nhiều không khí, trong khi sóng áp suất trong chất lỏng chiếm chỗ chất lỏng đó. Khi xương bàn đạp đẩy vào cửa sổ hình bầu dục, chất lỏng trong ống tiền đình sẽ bị dịch chuyển. Nếu chuyển động của cửa sổ hình bầu dục xảy ra chậm, sóng áp suất dịch ốc tai sẽ truyền xuống ống tiền đình, quanh chỗ cong và quay trở lại ống nhĩ (Hình 46.10). Ở cuối ống nhĩ, áp suất dịch chuyển bị tiêu tán do cửa sổ tròn phình ra bên ngoài. Màng đáy không đồng nhất - nó dày hơn và cứng hơn ở đáy và rộng hơn và mỏng hơn ở đầu đỉnh.

(A) Trong ống bán khuyên Các ống bán khuyên Trong các ống bán khuyên, các cốc sền sệt của tế bào lông bị đẩy theo cách này hay cách khác khi những thay đổi về vị trí của đầu làm cho chất lỏng trong các ống bán khuyên bị dịch chuyển. Cupula Lực hấp dẫn (B) Trong nang và túi nhỏ Stereocilia Otoliths (“sỏi tai”) là những hạt canxi cacbonat trên bề mặt trên cùng của một chất keo (màng sỏi tai). Lực hấp dẫn Stereocilia Tế bào hỗ trợ Các sợi thần kinh tiền đình Hướng chuyển động của cơ thể Tế bào tóc V Các sợi thần kinh tiền đình Tế bào hỗ trợ 46.11 Các cơ quan cân bằng Hệ thống tiền đình bao gồm các buồng xương và các ống chứa đầy chất lỏng. (A) Mỗi ống bán khuyên có một vòm chứa các lông mao lập thể. Khi chất lỏng di chuyển chống lại vòm, các lông mao lập thể sẽ uốn cong. (B) Trong túi và nang, lông mao lập thể bị uốn cong bởi lực hấp dẫn trên sỏi tai. Sóng áp suất trong dịch ốc tai có tần số khác nhau và thiết lập các dạng sóng di chuyển khác nhau. Sóng tần số cao gây ra sự uốn cong tối đa ở đầu đáy của màng đáy, trong khi sóng áp suất tần số thấp gây ra sự uốn cong tối đa ở đầu đỉnh (xem Hình 46.10). Do đó, các cường độ âm thanh khác nhau sẽ làm cong màng đáy ở các vị trí khác nhau và kích hoạt các nhóm tế bào lông khác nhau. Điện thế hoạt động được kích thích bởi các cơ quan thụ cảm cơ học ở các vị trí khác nhau dọc theo cơ quan Corti sẽ di chuyển dọc theo dây thần kinh ốc tai và được truyền đến các vùng khác nhau của vỏ não thính giác bằng dây thần kinh tiền đình ốc tai. Nhiều loại tổn thương khác nhau có thể dẫn đến mất thính giác. Có hai loại mất thính lực phổ biến hoặc điếc. Điếc dẫn truyền là do mất chức năng của màng nhĩ và/hoặc các xương nhỏ của tai giữa. Nhiễm trùng tai giữa nhiều lần có thể gây sẹo màng nhĩ và làm cứng các kết nối giữa các xương con. Hậu quả là sự dẫn truyền sóng âm từ màng nhĩ đến cửa sổ bầu dục kém hiệu quả hơn. Khi tuổi càng cao, các xương nhỏ chắc chắn sẽ cứng lại, dẫn đến mất dần khả năng nghe âm thanh tần số cao. Do khối lượng quán tính của sỏi tai, khi đầu thay đổi vị trí, tăng tốc hoặc giảm tốc, màng thạch thạch sẽ uốn cong các tế bào lông. Điếc thần kinh là do tổn thương tai trong hoặc đường dẫn truyền thính giác. Nguyên nhân phổ biến gây điếc thần kinh là tổn thương tế bào lông của cơ quan mỏng manh Corti do tiếp xúc với âm thanh lớn như động cơ phản lực, máy khoan khí nén hoặc âm nhạc có độ khuếch đại cao. Tiếp xúc liên tục với âm thanh trên 85 decibel có thể gây tổn hại thính giác; thiệt hại này là tích lũy và không thể đảo ngược. Ngay cả việc sử dụng tai nghe cũng có thể khiến bạn có nguy cơ bị mất thính lực vì chúng tạo ra sóng âm áp suất cao gần màng nhĩ. Tai nghe âm thanh nổi cá nhân có thể đạt tới 120 decibel và mọi người thường sử dụng chúng ở mức 100 decibel (tương đương với việc nghe tại một buổi hòa nhạc rock).Hệ thống tiền đình sử dụng tế bào lông để phát hiện lực hấp dẫn và động lượng. Tế bào lông trong hệ thống tiền đình của tai trong phát hiện vị trí và chuyển động của đầu - thông tin cần thiết để duy trì trạng thái cân bằng (cân bằng). Thông tin từ hệ thống tiền đình cũng rất quan trọng để kiểm soát chuyển động của mắt. Khi nhìn vào một vật nào đó, bạn có thể di chuyển đầu trong khi vẫn tập trung vào vật đó nhờ phản xạ tiền đình-mắt. Ở tai trong của động vật có vú, hệ thống tiền đình bao gồm ba ống xương hình bán nguyệt và một khoang xương gọi là tiền đình. Trong mỗi ống tủy có một ống bán khuyên dạng màng, và trong tiền đình là túi màng và nang. Các ống dẫn, túi và nang chứa đầy chất lỏng. Trong các ống bán khuyên, chất lỏng dịch chuyển khi đầu thay đổi vị trí (Hình 46.1 1 A). Vì ba hình bán nguyệt


Semicircular canals
Duct of semicircular canal
Utricle
Saccule
Macula
Vestibule



46.4 Hệ thống cảm giác phát hiện ánh sáng như thế nào? 957 ống tủy có hướng khác nhau, chất lỏng trong ống dẫn của chúng phản ứng khác nhau với hướng chuyển động. Chiếu vào đáy của mỗi ống dẫn là một vòm, một khối phồng lên như sền sệt bao quanh một cụm lông mao tế bào lông. Khi chất lỏng dịch chuyển đẩy vào vòm, nó sẽ uốn cong các lông mao lập thể và gây ra một điện thế phân cấp trong màng plasma tế bào lông của chúng. Các lông mao lập thể trong túi và nang bị uốn cong theo một cách khác. Những lông mao lập thể này là những màng sền sệt có chứa sỏi tai ('sỏi tai') là tinh thể canxi cacbonat. Khi đầu thay đổi vị trí hoặc khi nó tăng tốc hoặc giảm tốc, lực hấp dẫn tác dụng lên các sỏi tai và sự uốn cong của lông mao lập thể (Hình 46.1 IB). Giống như trong ốc tai, các tế bào lông của hệ thống tiền đình không kích hoạt điện thế hoạt động nhưng chúng giải phóng chất dẫn truyền thần kinh ở các khớp thần kinh với tế bào thần kinh cảm giác, từ đó kích hoạt điện thế hoạt động. w&m Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 46.2 Cơ quan thụ cảm Lifel 0e.com/at46.2 TÓM TẮT Các cảm giác bắt nguồn từ cơ quan cảm thụ cơ học bao gồm xúc giác, cảm giác nhột nhột, áp lực, vị trí khớp, tải trọng cơ, thính giác và trạng thái cân bằng. â€¢Mô tả một số cơ quan cảm thụ cơ học khác nhau ở da và đặc tính của chúng. Xem trang. 952 và Hình 46.6 â€¢ Tế bào lông chuyển lực thành điện thế hoạt động như thế nào? Xem trang 953-954 và Hình 46.8. Làm thế nào để các tần số âm thanh khác nhau dẫn đến điện thế hoạt động được kích hoạt trong các tế bào thần kinh âm thanh khác nhau? Xem trang 954-955 và Hình 46.9 và 46.10 Chúng ta chuyển sang một ví dụ khác về sự tiếp nhận giác quan metabotropic, trong đó ánh sáng là tác nhân kích thích. Chúng ta sẽ thấy năng lượng ánh sáng được chuyển hóa thành điện thế hoạt động như thế nào ở động vật có xương sống bậc cao được coi là thị giác, có lẽ là giác quan phức tạp nhất. Hệ thống cảm giác phát hiện ánh sáng như thế nào? Độ nhạy với ánh sáng - độ nhạy sáng - mang lại cho những động vật đơn giản nhất khả năng định hướng về mặt trời và bầu trời, đồng thời nó cung cấp cho những động vật phức tạp hơn thông tin nhanh chóng và cực kỳ chi tiết về các vật thể trong môi trường của chúng. Tính

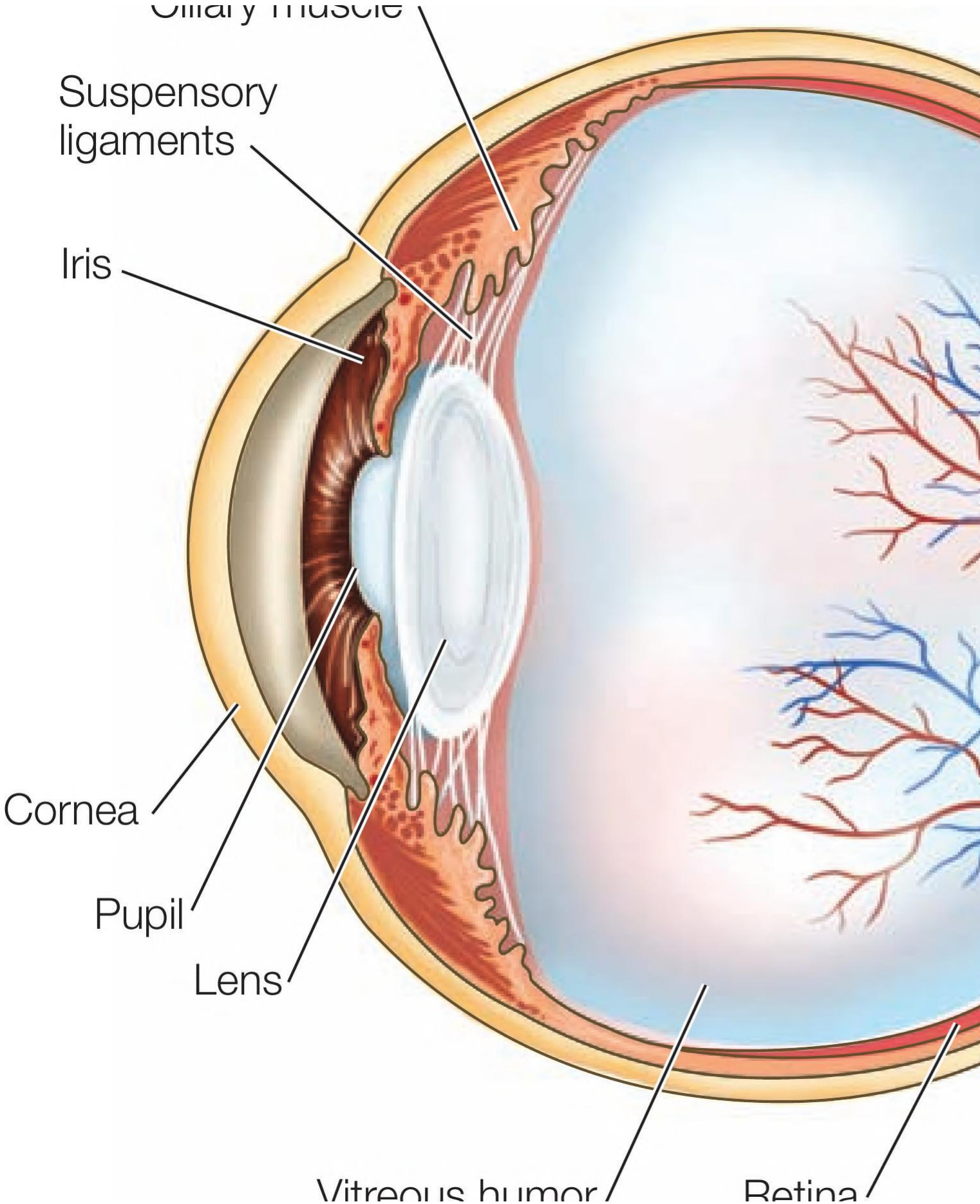
nhạy cảm với ánh sáng có mặt khắp nơi trong thế giới động vật và cơ sở phân tử của tính nhạy cảm đó là một họ thị giác đã được bảo tồn về mặt tiến hóa. Trong phần này, chúng ta sẽ tìm hiểu cách phân tử sắc tố thị giác phản ứng khi bị kích thích bởi năng lượng ánh sáng và phản ứng đó được chuyển thành tín hiệu thần kinh như thế nào. Chúng ta cũng sẽ kiểm tra cấu trúc của mắt, các cơ quan thu thập năng lượng ánh sáng và tập trung vào các tế bào cảm quang, các cơ quan thụ cảm giác quan chuyển hóa năng lượng ánh sáng thành điện thế hoạt động và đường đi của các xung động đó đến não. Rhodopsin là sắc tố thị giác của động vật có xương sống. Độ nhạy sáng phụ thuộc vào khả năng sắc tố thị giác hấp thụ photon ánh sáng và trải qua sự thay đổi về hình dạng. Một trong những sắc tố như vậy là rhodopsin, một sắc tố thị giác ở động vật có xương sống đã được nghiên cứu kỹ lưỡng.Một phân tử rhodopsin bao gồm protein opsin (bản thân nó không nhạy cảm với ánh sáng) và 11 -czs-retinal, một nhóm chức năng hấp thụ ánh sáng, không phải protein, nằm ở trung tâm của protein opsin và liên kết cộng hóa trị với nó (Hình 46.1 2). Toàn bộ phân tử rhodopsin nằm trong màng plasma của tế bào cảm quang, chẳng hạn như tế bào hình que của con người (xem trang 960). Khi 11 -czs-retinal hấp thụ một photon năng lượng ánh sáng, nó biến đổi thành một đồng phân khác của retinal, được gọi là all-fnzns-retinal. Sự thay đổi này gây căng thẳng cho các liên kết giữa retinal và opsin, làm thay đổi cấu trúc của opsin và do đó báo hiệu việc phát hiện ánh sáng. Ở mắt động vật có xương sống, võng mạc và opsin cuối cùng tách ra khỏi nhau (một quá trình gọi là tẩy trắng), khiến phân tử mất đi tính nhạy cảm với ánh sáng. Một loạt các phản ứng enzyme trả lại all-frzzns-retinal thành đồng phân 11-czs, sau đó kết hợp lại với opsin để một lần nữa trở thành sắc tố rhodopsin cảm quang. Màng huyết tương 1 1 -c/'s-retinal liên kết cộng hóa trị với protein | Khi all-fracs-retinal trở về cấu hình 1 1 -c/s, nó sẽ phản ứng quang trở lại. 1 1 -c/'s-retinal rất nhạy cảm với ánh sáng... Transducin / Transducin (G protein) được kích hoạt ...và khi hấp thụ một photon, nó trở thành al !â– -trans- retinal. Sau khi đi qua các chất trung gian không ổn định, all-frans-retinal sẽ kích hoạt tầng protein G dẫn đến thay đổi điện thế màng. 46.12 Ánh sáng làm thay đổi cấu trúc của Rhodopsin Phân tử hấp thụ ánh sáng 1 1 -c/s-retinal liên kết với protein opsin để tạo thành sắc tố thị giác có xương sống rhodopsin.all-frans-retinal kích hoạt dòng protein G dẫn đến thay đổi điện thế màng. 46.12 Ánh sáng làm thay đổi cấu trúc của Rhodopsin Phân tử hấp thụ ánh sáng 1 1 -c/s-retinal liên kết với protein opsin để tạo thành sắc tố thị giác có xương sống rhodopsin.all-frans-retinal kích hoạt dòng protein G dẫn đến thay đổi điện thế màng. 46.12 Ánh sáng làm thay đổi cấu trúc của Rhodopsin Phân tử hấp thụ ánh sáng 1 1 -c/s-retinal liên kết với protein opsin để tạo thành sắc tố thị giác có xương sống rhodopsin.

958 CHƯƠNG 46 Ánh sáng hệ thống cảm giác 46.13 Ommatidia: Đơn vị chức năng của mắt côn trùng (A) Ảnh vi mô cho thấy mắt kép của ruồi giấm. (B) Các tế bào retinula chứa rhodopsin là các tế bào cảm quang ở ommatidia. Mỗi mắt kép của ruồi giấm đều chứa hi inHroHc r\f nmmatirlia. Sự thay đổi về hình dạng của rhodopsin chuyển ánh sáng thành phản ứng của tế bào như thế nào? Sau khi retinal được chuyển đổi từ dạng 11-ds sang dạng all-trans, sự tương tác của nó với opsin sẽ trải qua một số giai đoạn trung gian không ổn định. Một trong những giai đoạn này kích hoạt một loạt các phản ứng liên quan đến cơ chế truyền tín hiệu protein G dẫn đến sự thay đổi điện thế màng vốn là phản ứng của tế bào cảm quang với ánh sáng. saiE Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 46.3 Độ nhạy sáng E Lifel 0e.com/at46.3 Động vật không xương sống có hệ thống thị giác đa dạng. Cơ quan cảm quang và sắc tố thị giác được tích hợp vào nhiều hệ thống thị giác khác nhau, từ đơn giản đến phức tạp. Giun dẹp thu được thông tin định hướng về ánh sáng từ các tế bào cảm quang được tổ chức thành hốc mắt. Các cốc mắt được ghép nối, các cấu trúc hai bên, mỗi cấu trúc được che chắn một phần khỏi ánh sáng bởi một lớp tế bào sắc tố lót trong cốc. Các cơ quan cảm quang ở hai bên của con vật bị kích thích không đồng đều trừ khi con vật quay mặt trực tiếp về phía hoặc ra xa nguồn sáng. Giun dẹp thường sử dụng thông tin định hướng từ hốc mắt để di chuyển khỏi ánh sáng. Động vật chân đốt có đôi mắt kép cung cấp cho chúng thông tin về các mẫu hoặc hình ảnh trong môi trường. Những mắt này được gọi là mắt kép vì mỗi mắt bao gồm nhiều đơn vị quang học gọi là ommatidia (ommatidium số ít), mỗi mắt có thấu kính góc hẹp riêng (Hình 46.13). Ngược lại, mắt của động vật có xương sống chỉ bao gồm một bộ phận quang học với thấu kính góc rộng. Số lượng ommatidia trong mắt kép thay đổi từ chỉ một số ít ở một số loài kiến đến 800 ở ruồi giấm và đến 30.000 ở một số chuồn chuồn. Mỗi ommatidium có một thấu kính hướng ánh sáng vào các tế bào cảm quang. Ví dụ, ruồi có tám cơ quan cảm quang thon dài trong mỗi ommatidium. Các đường viền bên trong của tế bào cảm quang được bao phủ bởi các vi nhung mao có chứa rhodopsin và bẫy ánh sáng. Các sợi trục từ

các tế bào cảm quang sẽ gửi thông tin ánh sáng đến hệ thần kinh. Vì mỗi ommatidium của mắt ghép hướng vào một phần hơi khác nhau của thế giới thị giác nên chỉ có hình ảnh có độ phân giải thấp (pixel hóa) mới có thể được truyền từ mắt ghép đến CNS. Mắt tạo hình ảnh tiến hóa độc lập ở động vật có xương sống và động vật chân đầu. Cả động vật có xương sống và động vật thân mềm chân đầu đều có đôi mắt với khả năng đặc biệt để tạo thành hình ảnh chi tiết về thế giới thị giác. Giống như máy ảnh, cả hai loại mắt này đều tập trung hình ảnh đảo ngược trên bề mặt bên trong nhạy cảm với ánh sáng. Xét rằng chúng tiến hóa hoàn toàn độc lập với nhau, mức độ tương đồng của chúng rất đáng chú ý (Hình 46.14). Mắt của động vật có xương sống (xem Hình 46. 14 A) có dạng hình cầu,cấu trúc chứa đầy chất lỏng được bao bọc bởi một lớp mô liên kết cứng gọi là củng mạc. Ở phía trước mắt, củng mạc tạo thành giác mạc trong suốt, qua đó ánh sáng đi vào mắt. Ngay bên trong giác mạc là mống mắt có sắc tố, mang lại màu sắc cho mắt. Mống mắt kiểm soát lượng ánh sáng tới các tế bào cảm quang ở phía sau mắt, giống như màng chắn của máy ảnh kiểm soát lượng ánh sáng chiếu tới phim. Lỗ mở trung tâm của mống mắt là con ngươi. Mống mắt nằm dưới sự kiểm soát thần kinh. Trong ánh sáng mạnh, mống mắt co lại và đồng tử rất nhỏ. Khi mức độ ánh sáng giảm xuống, mống mắt giãn ra và đồng tử mở rộng. Đằng sau mống mắt là thấu kính protein tinh thể, giúp điều chỉnh tiêu điểm của hình ảnh rơi trên lớp cảm quang - võng mạc - ở phía sau mắt. Giác mạc và chất lỏng trong mắt bẻ cong các tia sáng đi qua chúng để chúng tập trung vào võng mạc. Thấu kính thực hiện các điều chỉnh tinh vi về tiêu cự và cho phép mắt điều chỉnh - nghĩa là tập trung vào các vật thể ở nhiều vị trí khác nhau trong trường thị giác gần. Để lấy nét máy ảnh vào các vật thể ở gần, bạn điều chỉnh khoảng cách giữa ống kính và bề mặt bên trong nhạy cảm với ánh sáng. Cá, động vật lưỡng cư và bò sát không phải chim thích nghi theo cách tương tự, di chuyển thấu kính của mắt chúng đến gần hoặc xa hơn võng mạc. Động vật có vú và chim sử dụng một phương pháp khác; chúng làm thay đổi hình dạng của thấu kính. Thấu kính của động vật có vú được chứa trong một lớp mô liên kết có xu hướng giữ nó ở dạng hình cầu, nhưng nó được gắn vào các dây chằng treo để kéo nó thành hình phẳng hơn. Các cơ thể mi tròn chống lại lực kéo của dây chằng treo, cho phép thể thủy tinh tròn lên. Khi các cơ mi ở trạng thái nghỉ, thấu kính phẳng hơn có đặc tính quang học chính xác để tập trung các hình ảnh ở xa vào võng mạc. Ký hợp đồng với Ommatidiumđể tập trung vào các vật thể ở nhiều vị trí khác nhau trong trường thị giác gần. Để lấy nét máy ảnh vào các vật thể ở gần, bạn điều chỉnh khoảng cách giữa ống kính và bề mặt bên trong nhạy cảm với ánh sáng. Cá, động vật lưỡng cư và bò sát không phải chim thích nghi theo cách tương tự, di chuyển thấu kính của mắt chúng đến gần hoặc xa hơn võng mạc. Động vật có vú và chim sử dụng một phương pháp khác; chúng làm thay đổi hình dạng của thấu kính. Thấu kính của động vật có vú được chứa trong một lớp mô liên kết có xu hướng giữ nó ở dạng hình cầu, nhưng nó được gắn vào các dây chằng treo để kéo nó thành hình phẳng hơn. Các cơ thể mi tròn chống lại lực kéo của dây chằng treo, cho phép thể thủy tinh tròn lên. Khi các cơ mi ở trạng thái nghỉ, thấu kính phẳng hơn có đặc tính quang học chính xác để tập trung các hình ảnh ở xa vào võng mạc. Ký hợp đồng với Ommatidiumđể tập trung vào các vật thể ở nhiều vị trí khác nhau trong trường thị giác gần. Để lấy nét máy ảnh vào các vật thể ở gần, bạn điều chỉnh khoảng cách giữa ống kính và bề mặt bên trong nhạy cảm với ánh sáng. Cá, động vật lưỡng cư và bò sát không phải chim thích nghi theo cách tương tự, di chuyển thấu kính của mắt chúng đến gần hoặc xa hơn võng mạc. Động vật có vú và chim sử dụng một phương pháp khác; chúng làm thay đổi hình dạng của thấu kính. Thấu kính của động vật có vú được chứa trong một lớp mô liên kết có xu hướng giữ nó ở dạng hình cầu, nhưng nó được gắn vào các dây chằng treo để kéo nó thành hình phẳng hơn. Các cơ thể mi tròn chống lại lực kéo của dây chằng treo, cho phép thể thủy tinh tròn lên. Khi các cơ mi ở trạng thái nghỉ, thấu kính phẳng hơn có đặc tính quang học chính xác để tập trung các hình ảnh ở xa vào võng mạc. Ký hợp đồng với Ommatidium

46.4 Hệ thống cảm giác phát hiện ánh sáng như thế nào? 959 (A) Cơ thể mi của con người Dây chằng treo Fovea Động mạch trung tâm (đỏ) và tĩnh mạch (xanh) Thủy tinh thể/Võng mạc Biểu mô sắc tố (B) Thấu kính bạch tuộc Võng mạc Dây thần kinh thị giác Hai lớp tế bào thụ thể 46.14 Sự tiến hóa hội tụ của mắt Thấu kính của động vật có xương sống (A)) và mắt cephalopod (B) tập trung hình ảnh vào các lớp tế bào cảm quang. các cơ mi làm tròn thấu kính, thay đổi đặc tính bẻ cong ánh sáng của nó để đưa các hình ảnh gần vào tiêu điểm (Hình 46.1 5). Thấu kính trở nên kém đàn hồi theo tuổi tác, vì vậy chúng ta mất khả năng tập trung vào các vật thể ở gần nếu không có sự trợ giúp của thấu kính điều chỉnh. Hầu hết mọi người trên 45 tuổi đều cần sự hỗ trợ của kính đọc sách hoặc kính hai tròng. Đi tới Hoạt động 46.2 Cấu trúc của mắt người 0e.com/ac46. 2

Võng mạc của động vật có xương sống tiếp nhận và xử lý thông tin thị giác Trong quá trình phát triển phôi thai, mô thần kinh phát triển từ não để hình thành võng mạc. Ngoài một lớp tế bào cảm quang, võng mạc còn có bốn loại tế bào bổ sung xử lý thông tin thị giác từ các tế bào cảm quang (xem Hình 46.20). Ánh sáng phải đi qua tất cả các lớp tế bào võng mạc trước khi được cảm biến quang bắt giữ. Ở người và các động vật hoạt động ban ngày khác, ánh sáng không được thu vào sẽ được hấp thụ bởi lớp mô biểu mô sắc tố đen phía sau võng mạc. Ngược lại, các động vật sống về đêm như hươu và gấu trúc có một lớp phản chiếu óng ánh phía sau võng mạc của chúng, giúp tối đa hóa việc thu giữ các photon bằng cách phản chiếu chúng trở lại các tế bào cảm quang. Đây là lý do tại sao con nai trong ánh đèn pha dường như có đôi mắt trắng sáng. Bởi vì con người không có Mắt của bạch tuộc có cấu trúc rất giống với mắt của động vật có xương sống, nhưng nó tiến hóa độc lập - một ví dụ về quá trình tiến hóa hội tụ. \ _ _ / một lớp phản chiếu màu trắng ở võng mạc, ảnh chụp trong nhà thường có "hiệu ứng mắt đỏ" do tia sáng từ camera phản chiếu bởi các mạch máu dồi dào ở võng mạc. Biểu mô sắc tố cũng đóng một vai trò trong việc đổi mới các tế bào cảm quang. Các tế bào cảm quang luôn bong ra các đĩa từ các đầu xa của chúng khi các đĩa mới được tạo ra bởi các phân đoạn bên trong của các tế bào đó. Các tế bào biểu mô sắc tố thực bào các đĩa bị bong ra. Mỗi phân đoạn bên ngoài được đổi mới hoàn toàn khoảng hai tuần một lần. (" X Thấu kính của mắt động vật có vú tập trung một hình ảnh ngược vào hố võng mạc. 46.15 Giữ tiêu điểm Động vật có vú và chim tập trung mắt bằng cách thay đổi hình dạng của thấu kính tùy thuộc vào khoảng cách của mắt với vật thể Để có tầm nhìn xa, các cơ thể mi thư giãn và các dây chằng treo kéo thủy tinh thể thành hình dạng phẳng hơn.


Ciliary muscle
Suspensory ligaments
Iris
Cornea
Pupil
Lens
Vitreous humor
Retina

960 CHƯƠNG 46 Hệ thống cảm giác Tế bào hình que Tế bào hình nón 46.16 Hình que và hình nón Ảnh hiển vi điện tử quét của các cơ quan cảm quang trong võng mạc của một chú chó bùn (một loài lưỡng cư) cho thấy các hình que hình trụ và hình nón thuôn nhọn. Tế bào hình que và tế bào hình nón là các tế bào cảm quang của võng mạc ở động vật có xương sống. Các tế bào cảm quang của võng mạc ở động vật có xương sống là hai loại tế bào thần kinh đã được biến đổi gọi là tế bào hình que và tế bào hình nón dựa trên hình dạng của chúng (Hình 46.1 6). Tế bào hình que rất nhạy cảm với ánh sáng và nhận biết được các sắc thái màu xám trong ánh sáng mờ. Tế bào hình nón hoạt động ở mức độ ánh sáng cao và chịu trách nhiệm cho tầm nhìn màu sắc có độ sắc nét cao. Võng mạc của con người có khoảng 5 triệu tế bào hình nón và 100 triệu tế bào hình que, nhưng mật độ của mỗi tế bào này khác nhau trên võng mạc. TẾ BÀO ROD Tế bào que không tạo ra điện thế hoạt động, nhưng chúng giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ các bazơ của chúng, nơi chúng hình thành các khớp thần kinh với các tế bào thần kinh tiếp theo trong con đường thị giác. Mỗi tế bào hình que có một đoạn ngoài, một đoạn trong và một đầu cuối xinap (Hình 46.17). Phần bên ngoài có tính chuyên biệt cao chứa một chồng các đĩa được tạo thành từ màng plasma dày đặc sắc tố thị giác rhodopsin (xem trang 957). Chức năng của những đĩa này là thu giữ các photon ánh sáng. Phần bên trong chứa nhân tế bào, ty thể và các bào quan khác. Thiết bị đầu cuối khớp thần kinh là nơi tế bào hình que giao tiếp với các tế bào thần kinh khác. Để xem tế bào que phản ứng thế nào với ánh sáng, chúng ta có thể dùng một điện cực xuyên qua một tế bào que và ghi lại điện thế màng của nó trong bóng tối và trong ánh sáng, như trong Hình 46.17. Từ những gì chúng ta đã biết về các loại thụ thể cảm giác khác, chúng ta có thể mong đợi rằng sự kích thích của tế bào que bằng ánh sáng sẽ làm cho điện thế màng của nó bớt âm hơn, nhưng điều ngược lại mới đúng - nó trở nên âm hơn. Khi tế bào hình que được giữ trong bóng tối, nó có điện thế nghỉ tương đối khử cực so với các tế bào thần kinh khác. Trên thực tế, màng sinh chất của tế bào hình que có khả năng thấm Na+ gần như ngang với K+. Trong bóng tối, Na+ liên tục đi vào phần bên ngoài của tế bào – dòng điện tối. Khi ánh sáng lóe lên trên NVESTIGATINGLIFE thích nghi với bóng tối ^^ ^^ ^^^ H 46.17 Một tế bào que phản ứng với ánh sáng Màng sinh chất của tế bào que sẽ siêu phân cực - trở nên âm hơn - để phản ứng với một tia sáng. Tế bào hình que không kích hoạt điện thế hoạt động, nhưng để đáp ứng với sự hấp thụ năng lượng ánh sáng, tế bào thần kinh trải qua sự thay đổi điện thế màng.3 GIẢ THUYẾT Khi tế bào hình que hấp thụ các photon (năng lượng ánh sáng), điện thế màng của nó thay đổi tỷ lệ với cường độ của sự kích thích ánh sáng. Phương pháp 1. Ghi lại điện thế màng từ đoạn bên trong của tế bào hình que. 2. Kích thích tế bào que bằng các tia sáng có cường độ khác nhau và ghi lại kết quả. Đoạn ngoài Đoạn trong Đầu cuối synap (khớp thần kinh với -{ tế bào lưỡng cực) Kết quả Ánh sáng nhấp nháy I Kích thích ánh sáng mờ dẫn đến siêu phân cực nhẹ. Ánh sáng trung bình - 55 Thời gian Kích thích ánh sáng mạnh dẫn đến siêu phân cực mạnh.KẾT LUẬN Điện thế màng của tế bào que bị khử cực trong bóng tối và siêu phân cực (trở nên âm hơn) khi phản ứng với ánh sáng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBaylor, D. A. và cộng sự. 1979. Tạp chí Sinh lý học 288: 589-634. tế bào hình que, điện thế màng của nó trở nên âm hơn - nó siêu phân cực (xem Hình 46.17). Tốc độ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh thay đổi khi điện thế màng thay đổi. Khi tế bào hình que siêu phân cực, sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh sẽ giảm.

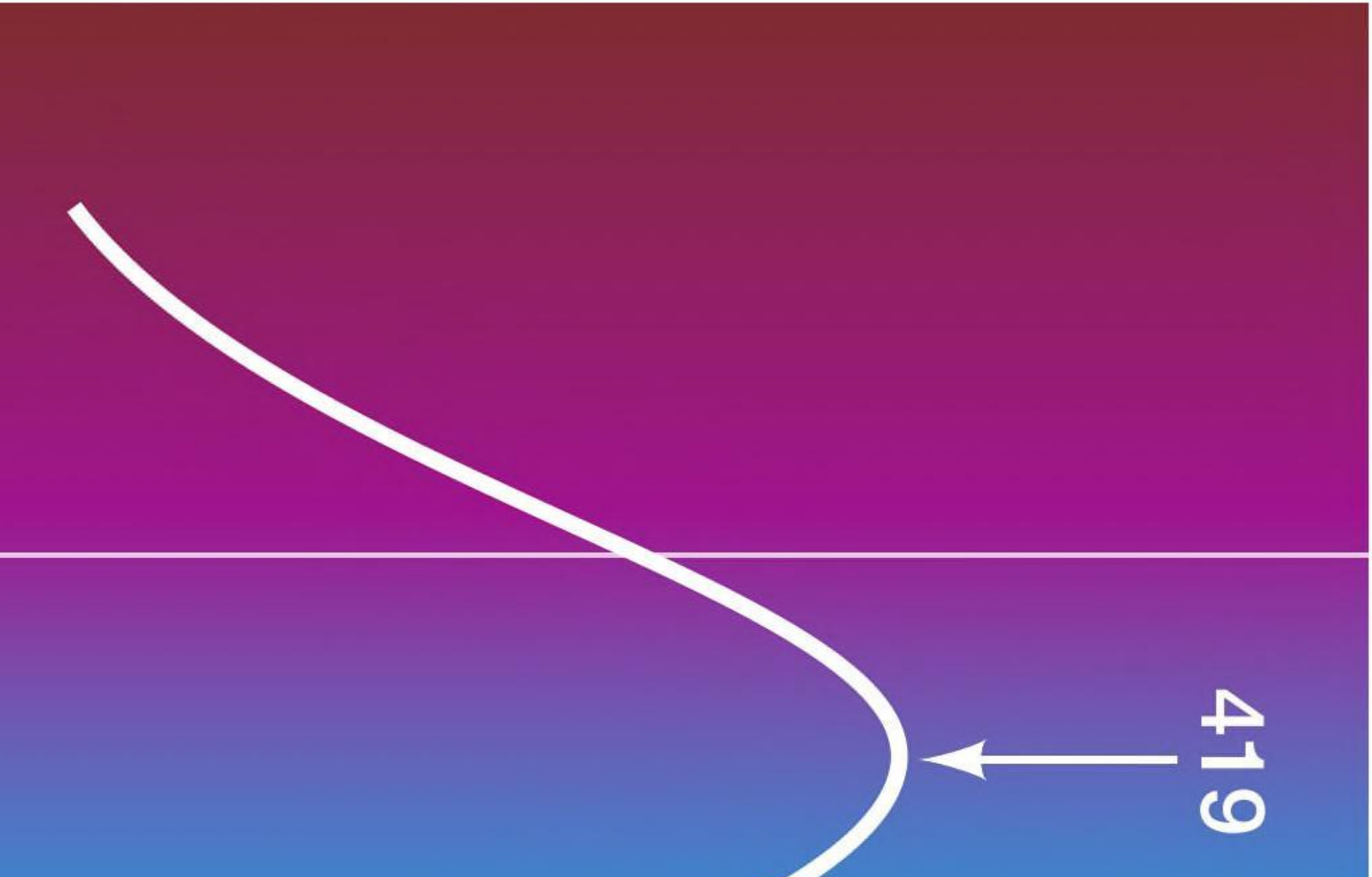
LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Dòng màng và cường độ ánh sáng trong tế bào hình que Bài viết gốc Baylor, D. A., T. D. Lamb và K.-W. Yau. 1979. Dòng điện màng của các đoạn thanh đơn bên ngoài. Tạp chí Sinh lý học 288: 589-611. CÂU HỎI 2 Tại sao một thanh duy trì dòng điện tối đa lâu hơn khi phản ứng với một tia sáng ở mức 16 photon trên Jim2 so với một tia ở mức 7,8 photon trên Jim2? Phân tích dữ liệu Trong một loạt thí nghiệm hơi khác so với mô tả trong Hình 46.17, các nhà nghiên cứu đã đo tác động của ánh sáng lên dòng điện qua màng tế bào hình que. Hình bên phải cho thấy một loạt bản ghi của dòng điện màng (tức là dòng ion dương hướng vào trong) được tạo ra khi tế bào hình que được chiếu sáng bằng các tia sáng có cường độ khác nhau. Các giá trị ban đầu của dòng điện màng thể hiện trạng thái của tế bào hình que trong bóng tối hoàn toàn. Đèn flash được đưa ra ở thời điểm 0 và cường độ của đèn flash được biểu thị ở phía bên phải của đường cong phản ứng. CÂU HỎI 1 Tại sao không có sự khác biệt giữa dòng điện cực đại gây ra bởi các tia sáng ở mức 7,8 và 16 photon trên |im2? CÂU HỎI 3 Nếu bạn đo điện thế màng thay vì dòng điện bên ngoài, kết quả ghi được sẽ khác với kết quả được hiển thị ở đây như thế nào? Cường độ ánh sáng (photon trên mỗi chiều2) Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Sự hấp thụ ánh sáng của rhodopsin làm siêu

phân cực tế bào hình que như thế nào? Khi rhodopsin bị kích thích bởi ánh sáng, nó sẽ bắt đầu một loạt các sự kiện. Tế bào que thích nghi với bóng tối có kênh Na+ mở, cho phép dòng điện tối khử cực (Hình 46.1 8). Các photon ánh sáng kích thích rhodopsin, chất này kích hoạt protein G gọi là transducin. Transducin được kích hoạt lần lượt kích hoạt phosphodiesterase (PDE). PDE được kích hoạt chuyển đổi tế bào Thanh Đĩa GMP tuần hoàn Bên ngoài tế bào que Màng phân đoạn bên ngoài Na+ o. ouo Khi không có ánh sáng, kênh Na+ mở và tạo ra \ Tế bào chất của tế bào que o u v w_ u u /Kênh đóng II)C^4iTcGMP) I iH P Rhodopsin hấp thụ Q ...gây ra protein G, transducin, Q Activated PDE thủy phân cGMP, tạo ra Na+ ^ năng lượng ánh sáng... ~ trao đổi GTP lấy GDP. ^ kênh để đóng. Tế bào siêu phân cực. Phản ứng tối (cGMP) đối với GMP, khiến kênh Na+ đóng lại. Na+ được bơm ra ngoài và tế bào trở nên siêu phân cực. Dòng thác này có vẻ giống như một cách kinh doanh vòng vo, nhưng ưu điểm của nó là khả năng khuếch đại to lớn. Mỗi phân tử rhodopsin được kích thích bằng ánh sáng có thể kích hoạt hàng trăm phân tử transducin, do đó kích hoạt một số lượng lớn phân tử PDE. Khả năng xúc tác của PDE rất lớn - một phân tử PDE có thể thủy phân hàng trăm phân tử cGMP mỗi giây. Điểm mấu chốt là một photon ánh sáng có thể dẫn đến việc đóng một số lượng lớn kênh Na+. TẾ BÀO HÌNH NÓN Tế bào hình nón chịu trách nhiệm về tầm nhìn màu sắc có độ sắc nét cao ở các động vật có xương sống hoạt động ban ngày như con người.Do đó, thật hợp lý khi mật độ tế bào hình nón cao nhất L o 0 n nằm ở khu vực võng mạc nhận ánh sáng. 46.18 Hấp thụ ánh sáng Đóng các kênh natri Sự hấp thụ ánh sáng bởi rhodopsin khởi đầu một tầng tín hiệu làm siêu phân cực tế bào hình que. (A) Trong bóng tối, kênh Na+ trong màng plasma của phần ngoài tế bào que được giữ mở bởi cGMP, cho phép các điện tích dương đi vào tế bào (phía trên bên phải của bảng). Khi tế bào hình que bị kích thích bởi ánh sáng, nó sẽ kích hoạt quá trình chuyển đổi chất (phần dưới của tấm). (B) Transducin kích hoạt một phân tử phosphodiesterase (PDE). (C) PDE được kích hoạt xúc tác quá trình phân hủy cGMP thành GMP. Sự suy giảm cGMP dẫn đến việc đóng các kênh Na+ và tế bào bị siêu phân cực. ^ Phản ứng nhẹ

962 CHƯƠNG 46 Hệ thống cảm giác từ trung tâm của trường thị giác, một vùng được gọi là hố mắt. Hố mắt của con người có khoảng 160.000 tế bào hình nón trên mỗi milimet vuông. Nhưng con người không phải là nhà vô địch về thị lực cao; hố mắt của diều hâu có số lượng tế bào hình nón gần gấp đôi, khiến tầm nhìn của diều hâu sắc nét hơn chúng ta rất nhiều. Chim cũng có hai hố ở mỗi mắt; một cái nhận được ánh sáng từ thẳng về phía trước, cái kia nhận được từ tầm nhìn nghiêng hơn. Các hố mắt nhìn về phía trước giúp có thể nhìn được bằng hai mắt, trong khi các hố mắt nhìn sang một bên mang lại thị lực cao. Chim sử dụng cả hai bộ hố mắt bằng cách thường xuyên quay đầu nhẹ; chúng không thể di chuyển mắt trong hốc như con người. Nón có độ nhạy thấp với ánh sáng và ít đóng góp vào tầm nhìn ban đêm. Tầm nhìn ban đêm phụ thuộc chủ yếu vào tế bào hình que, đó là lý do tại sao tầm nhìn trong ánh sáng mờ chủ yếu có màu xám và thị lực thấp. Bạn có thể gặp khó khăn khi nhìn một vật nhỏ vào ban đêm khi bạn nhìn thẳng vào nó - tức là khi hình ảnh của nó rơi vào hố mắt của bạn. Nếu bạn nhìn sang một bên một chút, để hình ảnh rơi vào vùng có nhiều thanh của võng mạc, bạn sẽ nhìn rõ vật thể hơn. Các nhà thiên văn tìm kiếm vật thể mờ trên bầu trời đã học được thủ thuật này từ lâu. Võng mạc của động vật sống về đêm, chẳng hạn như sóc bay, chứa tỷ lệ que cao. Ngược lại, một số động vật chỉ hoạt động vào ban ngày (chẳng hạn như sóc chuột) hầu hết có tế bào hình nón ở võng mạc của chúng. Võng mạc của con người có ba loại tế bào hình nón, mỗi loại chứa các phân tử opsin hơi khác nhau, khác nhau về bước sóng ánh sáng mà chúng hấp thụ tốt nhất. Mặc dù cùng một nhóm 11-dsretinal là chất hấp thụ ánh sáng ở cả ba loại tế bào hình nón (xem Hình 46.12), nhưng các tương tác phân tử của nó với opsin xác định độ nhạy quang phổ của toàn bộ tế bào hình nón (Hình 46.1 9). Bởi vì các bước sóng ánh sáng khác nhau được hấp thụ khác nhau bởi các sắc tố thị giác của tế bào hình nón khác nhau, não diễn giải các đầu vào tương đối từ các lớp khác nhau dưới dạng đầy đủ 400 450 500 550 600 650 Bước sóng (nm) 46,19 Quang phổ hấp thụ của tế bào hình nón Ba loại hình nón các tế bào chứa các sắc tố thị giác hơi khác nhau hấp thụ các bước sóng ánh sáng khác nhau. dãy màu sắc. Bệnh mù màu ở người là do thiếu hoặc rối loạn chức năng của một hoặc nhiều loại tế bào hình nón. Một số động vật có vú chỉ có một hoặc hai loại tế bào hình nón, trong khi loài chim có tới bốn loại. Thông tin chảy qua các lớp tế bào thần kinh trong võng mạc Võng mạc của con người được tổ chức thành các lớp tế bào thần kinh nhận thông tin thị giác và xử lý nó trước khi gửi đến não (Hình 46.20). Gần thấu kính nhất (và do đó là ánh sáng Sj&E Đi tới Media Clip 46.1 Vào mắt Lifel 0e.com/mc46.1 Thấu kính giác mạc Ánh sáng võng mạc 46.20 Võng mạc của con người Năm lớp tế bào thần kinh tiếp nhận

và xử lý thông tin thị giác. Các tế bào hình que và hình nón là các tế bào cảm quang. Bốn lớp còn lại là tế bào hạch, tế bào lưỡng cực, tế bào ngang,và các tế bào amacrine, tất cả đều tham gia vào việc truyền tín hiệu ánh sáng mà các tế bào cảm quang nhận được đến não. Đi tới Hoạt động 46.3 Cấu trúc của võng mạc con người Lifel 0e.com/ac46. 3 (Â§ Ánh sáng truyền qua các lớp tế bào thần kinh trong suốt—hạch, tế bào amacrine, tế bào lưỡng cực và tế bào ngang... . .và được hấp thụ bởi các tế bào hình que và tế bào hình nón (lớp cảm quang) ở phía sau võng mạc. Võng mạc To dây thần kinh thị giác Ánh sáng Các sợi trục của tế bào hạch Các tế bào cảm quang Hình que Biểu mô sắc tố. . .và cuối cùng hội tụ về các tế bào hạch, chúng gửi các sợi trục của chúng đến não. | Thông tin thị giác được xử lý thông qua nhiều lớp tế bào thần kinh...

absorbance



46.4 Hệ thống cảm giác phát hiện ánh sáng như thế nào? đầu vào 963) là một lớp tế bào hạch; lớp trung tâm chứa ba loại tế bào thần kinh, tế bào lưỡng cực, tế bào ngang và tế bào amacrine; và ở "phía sau" của võng mạc có các tế bào cảm quang (hình que và hình nón). Các lớp tế bào giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch xử lý thông tin về trường thị giác. TẾ BÀO HẠT VÀ Lưỡng CỰC Từ cuộc thảo luận về tế bào hình que, chúng ta biết rằng các tế bào cảm quang ở phía sau võng mạc siêu phân cực để phản ứng với ánh sáng và không tạo ra điện thế hoạt động. Các tế bào hạch nằm ở phía trước võng mạc và chúng có khả năng phóng điện. Các sợi trục của tế bào hạch tạo thành dây thần kinh thị giác đi đến não. Các tế bào hạch được kết nối với các tế bào cảm quang bằng các tế bào lưỡng cực. Những thay đổi về điện thế màng của tế bào hình que và tế bào hình nón khi phản ứng với ánh sáng làm thay đổi tốc độ tế bào hình que và tế bào hình nón giải phóng chất dẫn truyền thần kinh tại các khớp thần kinh của chúng với các tế bào lưỡng cực. Để đáp ứng với chất dẫn truyền thần kinh này, điện thế màng của các tế bào lưỡng cực thay đổi, làm thay đổi tốc độ chúng giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên các tế bào hạch. Tốc độ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh từ các tế bào lưỡng cực quyết định tốc độ tế bào hạch kích hoạt điện thế hoạt động. Do đó, luồng thông tin trực tiếp trong võng mạc là từ tế bào cảm quang đến tế bào lưỡng cực đến tế bào hạch. Các tế bào hạch gửi thông tin đến não thông qua dây thần kinh thị giác. Mỗi mắt người chứa khoảng 1,2 triệu tế bào hạch nhưng có hơn 100 triệu tế bào hình que và hình nón. Do đó, phải có sự hội tụ thông tin khi nó truyền từ cơ quan cảm quang đến tế bào hạch. Một tế bào lưỡng cực nhất định có thể nhận đầu vào từ nhiều tế bào que hoặc nhiều tế bào hình nón, nhưng không thể nhận được từ cả hai. Mối quan hệ giữa các tế bào cảm quang, tế bào lưỡng cực và tế bào hạch phụ thuộc vào vị trí của chúng trên võng mạc. Ở hố mắt, một tế bào hạch có thể nhận đầu vào từ ít nhất năm tế bào cảm quang, nhưng ở ngoại vi võng mạc, một tế bào hạch có thể nhận đầu vào từ hàng nghìn tế bào cảm quang. Thị lực là sự phản ánh của các mối quan hệ định lượng này. Miếng vá của các tế bào cảm quang giao tiếp với tế bào hạch tạo thành một trường tiếp nhận hình tròn. Khi ánh sáng chiếu vào trường tiếp nhận, tế bào hạch của nó có thể bị kích thích hoặc bị ức chế. Như đã đề cập ở trên, mỗi tế bào hạch sẽ gửi một sợi trục đến não trong dây thần kinh thị giác. Do đó, thông tin từ võng mạc đến não là về hình dạng của các mảng sáng và tối rơi trên võng mạc. TẾ BÀO NGANG VÀ AMACRINE Hai lớp tế bào còn lại, tế bào ngang và tế bào amacrine, bao gồm các tế bào thần kinh trung gian giao tiếp ngang qua võng mạc. Các tế bào nằm ngang tạo thành các khớp thần kinh với các tế bào cảm quang và tế bào lưỡng cực lân cận. Do đó, ánh sáng chiếu vào một tế bào cảm quang có thể ảnh hưởng đến độ nhạy của các tế bào lân cận với ánh sáng.Luồng thông tin bên này cho phép võng mạc làm sắc nét nhận thức về độ tương phản giữa các mẫu sáng và tối. Các tế bào amacrine hình thành các mối liên kết cục bộ giữa các tế bào lưỡng cực và tế bào hạch. Một số tế bào amacrine rất nhạy cảm với sự thay đổi ánh sáng hoặc chuyển động. Những người khác hỗ trợ điều chỉnh độ nhạy của mắt theo mức độ ánh sáng tổng thể chiếu vào võng mạc. Khi mức độ ánh sáng nền thay đổi, các kết nối của tế bào amacrine với các tế bào hạch giúp tế bào hạch vẫn nhạy cảm với những thay đổi theo thời gian trong kích thích. Do đó, ngay cả với những thay đổi lớn về độ chiếu sáng nền, mắt vẫn nhạy cảm với những thay đổi nhỏ hơn, nhanh hơn trong mô hình ánh sáng chiếu vào võng mạc. TÓM TẮT 46.4 Một họ sắc tố thị giác nhạy cảm chịu trách nhiệm về độ nhạy sáng ở tất cả các loài động vật. Các tế bào thụ thể, bao gồm tế bào hình que và tế bào hình nón ở người, chuyển tải tính nhạy cảm ánh sáng của các sắc tố thị giác với ánh sáng và sử dụng nó để tạo thành hình ảnh về môi trường. • Giải thích ảnh hưởng của photon ánh sáng tới điện thế màng tế bào hình que. Xem trang 960-961 và Hình 46.12, 46.17 và 46.18. Cơ chế nhìn thấy màu sắc là gì? Xem trang 961-962 và Hình 46.19 â€¢ Mô tả dòng tín hiệu diễn ra trong mắt để phản ứng với ánh sáng. Xem trang 962-963 và Hình 46.20 Việc biết đường dẫn thông tin từ tế bào thụ cảm giác quan đến hệ thần kinh trung ương vẫn không cho chúng ta biết thông tin đó được não xử lý như thế nào. Ví dụ, mắt nói với não điều gì để phản ứng với một kiểu ánh sáng chiếu vào võng mạc? Trong Chương 47, chúng tôi sẽ mô tả cách bộ não của động vật có vú tập hợp lại thông tin giác quan để tạo nên nhận thức của chúng ta về thế giới. Làm thế nào dơi có thể phát ra những xung âm thanh lớn và không bị điếc trước những tiếng vọng yếu ớt quay trở lại trong vòng một phần nghìn giây? TRẢ LỜI Bát "định vị tiếng vang" cho phép những động vật có vú này di chuyển xung quanh các vật thể và tìm con mồi trong bóng tối hoàn toàn. Dơi phát ra sóng âm ở tần số cao hơn phạm vi thính giác của con người; những sóng âm thanh này bật ra khỏi các vật thể, bao gồm cả con mồi tiềm năng. Con dơi cảm nhận được tiếng vang dội lại gần như ngay lập tức và sử dụng những tiếng vang này để xác định vị trí con mồi và các vật thể khác. Những xung âm thanh lớn vẫn phát ra không hề bị “át đi”; tiếng vang yếu

vì các cơ nhỏ ở tai dơi co lại để làm giảm độ nhạy thính giác của nó trong khi âm thanh được phát ra, nhưng lại giãn ra đúng lúc để dơi nghe được tiếng vang - một khả năng thực sự đáng chú ý, xét rằng âm thanh xung được phát ra ở tốc độ 20 đến 80 mỗi giây.các kết nối tế bào amacrine với các tế bào hạch giúp các tế bào hạch vẫn nhạy cảm với những thay đổi theo thời gian trong kích thích. Do đó, ngay cả với những thay đổi lớn về độ chiếu sáng nền, mắt vẫn nhạy cảm với những thay đổi nhỏ hơn, nhanh hơn trong mô hình ánh sáng chiếu vào võng mạc. TÓM TẮT 46.4 Một họ sắc tố thị giác nhạy cảm chịu trách nhiệm về độ nhạy sáng ở tất cả các loài động vật. Các tế bào thụ thể, bao gồm tế bào hình que và tế bào hình nón ở người, chuyển tải tính nhạy cảm ánh sáng của các sắc tố thị giác với ánh sáng và sử dụng nó để tạo thành hình ảnh về môi trường. • Giải thích ảnh hưởng của photon ánh sáng tới điện thế màng tế bào hình que. Xem trang 960-961 và Hình 46.12, 46.17 và 46.18. Cơ chế nhìn thấy màu sắc là gì? Xem trang 961-962 và Hình 46.19 â€¢ Mô tả dòng tín hiệu diễn ra trong mắt để phản ứng với ánh sáng. Xem trang 962-963 và Hình 46.20 Việc biết đường dẫn thông tin từ tế bào thụ cảm giác quan đến hệ thần kinh trung ương vẫn không cho chúng ta biết thông tin đó được não xử lý như thế nào. Ví dụ, mắt nói với não điều gì để phản ứng với một kiểu ánh sáng chiếu vào võng mạc? Trong Chương 47, chúng tôi sẽ mô tả cách bộ não của động vật có vú tập hợp lại thông tin giác quan để tạo nên nhận thức của chúng ta về thế giới. Làm thế nào dơi có thể phát ra những xung âm thanh lớn và không bị điếc trước những tiếng vọng yếu ớt quay trở lại trong vòng một phần nghìn giây? TRẢ LỜI Bát "định vị tiếng vang" cho phép những động vật có vú này di chuyển xung quanh các vật thể và tìm con mồi trong bóng tối hoàn toàn. Dơi phát ra sóng âm ở tần số cao hơn phạm vi thính giác của con người; những sóng âm thanh này bật ra khỏi các vật thể, bao gồm cả con mồi tiềm năng. Con dơi cảm nhận được tiếng vang dội lại gần như ngay lập tức và sử dụng những tiếng vang này để xác định vị trí con mồi và các vật thể khác. Những xung âm thanh lớn vẫn phát ra không hề bị “át đi”; tiếng vang yếu vì các cơ nhỏ ở tai dơi co lại để làm giảm độ nhạy thính giác của nó trong khi âm thanh được phát ra, nhưng lại giãn ra đúng lúc để dơi nghe được tiếng vang - một khả năng thực sự đáng chú ý, xét rằng âm thanh xung được phát ra ở tốc độ 20 đến 80 mỗi giây.các kết nối tế bào amacrine với các tế bào hạch giúp các tế bào hạch vẫn nhạy cảm với những thay đổi theo thời gian trong kích thích. Do đó, ngay cả với những thay đổi lớn về độ chiếu sáng nền, mắt vẫn nhạy cảm với những thay đổi nhỏ hơn, nhanh hơn trong mô hình ánh sáng chiếu vào võng mạc. TÓM TẮT 46.4 Một họ sắc tố thị giác nhạy cảm chịu trách nhiệm về độ nhạy sáng ở tất cả các loài động vật. Các tế bào thụ thể, bao gồm tế bào hình que và tế bào hình nón ở người, chuyển tải tính nhạy cảm ánh sáng của các sắc tố thị giác với ánh sáng và sử dụng nó để tạo thành hình ảnh về môi trường. • Giải thích ảnh hưởng của photon ánh sáng tới điện thế màng tế bào hình que. Xem trang 960-961 và Hình 46.12, 46.17 và 46.18. Cơ chế nhìn thấy màu sắc là gì? Xem trang 961-962 và Hình 46.19 â€¢ Mô tả dòng tín hiệu diễn ra trong mắt để phản ứng với ánh sáng. Xem trang 962-963 và Hình 46.20 Việc biết đường dẫn thông tin từ tế bào thụ cảm giác quan đến hệ thần kinh trung ương vẫn không cho chúng ta biết thông tin đó được não xử lý như thế nào. Ví dụ, mắt nói với não điều gì để phản ứng với một kiểu ánh sáng chiếu vào võng mạc? Trong Chương 47, chúng tôi sẽ mô tả cách bộ não của động vật có vú tập hợp lại thông tin giác quan để tạo nên nhận thức của chúng ta về thế giới. Làm thế nào dơi có thể phát ra những xung âm thanh lớn và không bị điếc trước những tiếng vọng yếu ớt quay trở lại trong vòng một phần nghìn giây? TRẢ LỜI Bát "định vị tiếng vang" cho phép những động vật có vú này di chuyển xung quanh các vật thể và tìm con mồi trong bóng tối hoàn toàn. Dơi phát ra sóng âm ở tần số cao hơn phạm vi thính giác của con người; những sóng âm thanh này bật ra khỏi các vật thể, bao gồm cả con mồi tiềm năng. Con dơi cảm nhận được tiếng vang dội lại gần như ngay lập tức và sử dụng những tiếng vang này để xác định vị trí con mồi và các vật thể khác. Những xung âm thanh lớn vẫn phát ra không hề bị “át đi”; tiếng vang yếu vì các cơ nhỏ ở tai dơi co lại để làm giảm độ nhạy thính giác của nó trong khi âm thanh được phát ra, nhưng lại giãn ra đúng lúc để dơi nghe được tiếng vang - một khả năng thực sự đáng chú ý, xét rằng âm thanh xung được phát ra ở tốc độ 20 đến 80 mỗi giây.20 Việc biết đường đi của thông tin từ các tế bào thụ cảm giác quan đến hệ thần kinh trung ương vẫn không cho chúng ta biết thông tin đó được não xử lý như thế nào. Ví dụ, mắt nói với não điều gì để phản ứng với một kiểu ánh sáng chiếu vào võng mạc? Trong Chương 47, chúng tôi sẽ mô tả cách bộ não của động vật có vú tập hợp lại thông tin giác quan để tạo nên nhận thức của chúng ta về thế giới. Làm thế nào dơi có thể phát ra những xung âm thanh lớn và không bị điếc trước những tiếng vọng yếu ớt quay trở lại trong vòng một phần nghìn giây? TRẢ LỜI Bát "định vị tiếng vang" cho phép những động vật có vú này di chuyển xung quanh các vật thể và tìm con mồi trong bóng tối hoàn toàn. Dơi phát ra sóng âm ở tần

số cao hơn phạm vi thính giác của con người; những sóng âm thanh này bật ra khỏi các vật thể, bao gồm cả con mồi tiềm năng. Con dơi cảm nhận được tiếng vang dội lại gần như ngay lập tức và sử dụng những tiếng vang này để xác định vị trí con mồi và các vật thể khác. Những xung âm thanh lớn vẫn phát ra không hề bị "át đi"; tiếng vang yếu vì các cơ nhỏ ở tai dơi co lại để làm giảm độ nhạy thính giác của nó trong khi âm thanh được phát ra, nhưng lại giãn ra đúng lúc để dơi nghe được tiếng vang - một khả năng thực sự đáng chú ý, xét rằng âm thanh xung được phát ra ở tốc độ 20 đến 80 mỗi giây.20 Việc biết đường đi của thông tin từ các tế bào thụ cảm giác quan đến hệ thần kinh trung ương vẫn không cho chúng ta biết thông tin đó được não xử lý như thế nào. Ví dụ, mắt nói với não điều gì để phản ứng với một kiểu ánh sáng chiếu vào võng mạc? Trong Chương 47, chúng tôi sẽ mô tả cách bộ não của động vật có vú tập hợp lại thông tin giác quan để tạo nên nhận thức của chúng ta về thế giới. Làm thế nào dơi có thể phát ra những xung âm thanh lớn và không bị điếc trước những tiếng vọng yếu ớt quay trở lại trong vòng một phần nghìn giây? TRẢ LỜI Bát "định vị tiếng vang" cho phép những động vật có vú này di chuyển xung quanh các vật thể và tìm con mồi trong bóng tối hoàn toàn. Dơi phát ra sóng âm ở tần số cao hơn phạm vi thính giác của con người; những sóng âm thanh này bật ra khỏi các vật thể, bao gồm cả con mồi tiềm năng. Con dơi cảm nhận được tiếng vang dội lại gần như ngay lập tức và sử dụng những tiếng vang này để xác định vị trí con mồi và các vật thể khác. Những xung âm thanh lớn vẫn phát ra không hề bị "át đi"; tiếng vang yếu vì các cơ nhỏ ở tai dơi co lại để làm giảm độ nhạy thính giác của nó trong khi âm thanh được phát ra, nhưng lại giãn ra đúng lúc để dơi nghe được tiếng vang - một khả năng thực sự đáng chú ý, xét rằng âm thanh xung được phát ra ở tốc độ 20 đến 80 mỗi giây.

964 CHƯƠNG 46 Hệ thống cảm giác Các tế bào thụ cảm cảm giác chuyển đổi kích thích thành điện thế hoạt động như thế nào? Các tế bào thụ thể cảm giác, còn được gọi là cảm biến hoặc thụ thể, chuyển thông tin về môi trường bên ngoài và bên trong của động vật thành điện thế hoạt động mà não cảm nhận được dưới dạng các dạng thông tin cảm giác khác nhau. - Điện thế thụ thể có thể lan truyền đến các vùng trên màng sinh chất của tế bào tạo ra điện thế hoạt động. Một số cảm biến không kích hoạt điện thế hoạt động nhưng giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên các tế bào thần kinh cảm giác tạo ra điện thế hoạt động. Ôn lại Hình 46.1 – Các cảm biến có các protein thụ thể làm cho các kênh ion mở hoặc đóng, ảnh hưởng đến điện thế màng tế bào thụ thể. Các thụ thể metabotropic hoạt động thông qua con đường truyền tín hiệu để tạo ra điện thế thụ thể. Cơ quan thụ cảm cơ học là các thụ thể cảm giác hướng ion mở các kênh ion về mặt vật lý thông qua các lực như áp lực hoặc lực kéo căng. Xem lại Hình 46.2 â€¢ Việc giải thích điện thế hoạt động như những cảm giác cụ thể phụ thuộc vào tế bào thần kinh nào trong hệ thần kinh trung ương nhận được chúng. ™ Sự thích ứng cho phép hệ thống thần kinh bỏ qua các kích thích liên tục hoặc không liên quan trong khi vẫn phản ứng với các kích thích mới hoặc có liên quan. Hệ thống cảm giác phát hiện các kích thích hóa học như thế nào? Các cơ quan thụ cảm hóa học chịu trách nhiệm về khứu giác, vị giác và cảm nhận pheromone. Các tế bào thần kinh thụ thể khứu giác của động vật có vú (ORNS) chiếu trực tiếp vào hành khứu giác của não. ORN cho cùng một chất tạo mùi đến cùng một khu vực của hành khứu giác. • Mỗi ORN biểu hiện một protein thụ thể có thể liên kết một loại phân tử hoặc ion cụ thể. Sự liên kết khiến chất truyền tin thứ hai mở các kênh ion, tạo ra điện thế hoạt động. Ôn lại Hình 46.3 â€¢ Ở động vật có xương sống, nụ vị giác trong khoang miệng chịu trách nhiệm về vị giác. Năm vị cơ bản là ngọt, mặn, chua, đắng và umami. Xem lại Hình 46.5 Hệ thống cảm giác phát hiện các lực cơ học như thế nào? "Da chứa nhiều loại cơ quan cảm nhận cơ học ionotropic phản ứng với sự va chạm và áp lực. Mật độ của các cơ quan cảm thụ cơ học ở bất kỳ vùng da nào sẽ quyết định độ nhạy cảm của vùng đó. Ôn lại Hình 46.6 â€¢ Các thụ thể căng trong các trục cơ và trong cơ quan gân Golgi thông báo cho CNS về vị trí và tải trọng lên các bộ phận của cơ thể. Ôn lại Hình 46.7 â€¢ Tế bào lông là cơ quan thụ cảm cơ học của hệ thống thính giác và tiền đình. Sự uốn cong vật lý của các lông mao lập thể làm thay đổi các protein thụ thể và do đó làm thay đổi điện thế màng của chúng. Ôn lại Hình 46.8 CHƯƠNG TÓM TẮT 46 â€¢ Trong hệ thống thính giác của động vật có vú, loa tai thu thập và hướng sóng âm đến màng nhĩ, màng nhĩ rung lên để đáp ứng với sóng âm. Các chuyển động của màng nhĩ được khuếch đại thông qua một chuỗi các xương dẫn các rung động đến cửa sổ bầu dục. Chuyển động của cửa sổ hình bầu dục tạo ra sóng áp suất trong ốc tai chứa đầy chất lỏng. Ôn lại Hình 46.9, HOẠT ĐỘNG 46.1 – Màng đáy chạy xuống trung tâm ốc tai bị biến dạng bởi sóng áp suất tại các vị trí cụ thể phụ thuộc vào tần số của sóng. Những biến dạng này khiến các tế bào lông trong cơ quan Corti bị uốn cong và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh, tạo ra điện thế hoạt động trong dây

thần kinh ốc tai được truyền đến vỏ não thính giác của não. Ôn lại Hình 46.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 46.1 â€¢ Tế bào lông cũng là cơ quan thụ cảm cơ học của các cơ quan cân bằng trong hệ thống tiền đình của động vật có vú, bao gồm các ống bán khuyên, túi và nang. Xem lại Hình 46.11, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 46.2 46.4 Hệ thống giác quan phát hiện ánh sáng như thế nào? ™ Độ nhạy sáng phụ thuộc vào sự hấp thụ các photon ánh sáng của các phân tử sắc tố thị giác bao gồm một loại protein gọi là opsin và một nhóm hấp thụ ánh sáng. Hấp thụ ánh sáng là bước đầu tiên trong chuỗi các sự kiện nội bào dẫn đến thay đổi điện thế màng của tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.12, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 46.3 â€¢ Hệ thống thị giác bao gồm từ cốc mắt đơn giản của giun dẹp, cảm nhận hướng của nguồn sáng, đến mắt kép của động vật chân đốt, giúp phát hiện hình dạng và kiểu mẫu, đến mắt tạo hình ảnh của động vật chân đốt. động vật có xương sống và động vật chân đầu. Ôn lại Hình 46.13, 46.14 â€¢ Mắt của động vật có xương sống và động vật thân mềm tập trung hình ảnh chi tiết của trường thị giác vào các mảng dày đặc của tế bào cảm quang để chuyển hình ảnh thị giác thành tín hiệu thần kinh. Ôn lại Hình 46.14, 46.15, HOẠT ĐỘNG 46.2 â€¢ Động vật có xương sống có hai loại tế bào cảm quang là tế bào hình que và tế bào hình nón. Tế bào que nhạy cảm hơn với ánh sáng và chịu trách nhiệm cho tầm nhìn mờ. Tế bào hình nón ít nhạy cảm hơn với ánh sáng nhưng chịu trách nhiệm về thị lực và màu sắc cao. â€¢ Cơ quan cảm quang không kích hoạt điện thế hoạt động. Khi không bị kích thích bởi ánh sáng, chúng sẽ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh liên tục. Ánh sáng làm siêu phân cực các tế bào hình que và sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh của chúng giảm đi. Ôn lại hình 46.17, 46.18 â€¢ Rhodopsin là sắc tố thị giác của tế bào hình que. Các sắc tố thị giác của tế bào hình nón có ba thành phần opsin khác nhau, mang lại cho chúng độ nhạy quang phổ khác nhau. Ôn lại Hình 46.19 â€¢ Võng mạc của động vật có xương sống bao gồm các lớp tế bào thần kinh nằm phía sau mắt. Các tế bào cảm quang hấp thụ ánh sáng nằm ở phía sau võng mạc. Các sợi trục của tế bào hạch được bó lại với nhau trong dây thần kinh thị giác. Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr’Ha Life10e.com/is46Ôn lại Hình 46.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 46.1 â€¢ Tế bào lông cũng là cơ quan thụ cảm cơ học của các cơ quan cân bằng trong hệ thống tiền đình của động vật có vú, bao gồm các ống bán khuyên, túi và nang. Xem lại Hình 46.11, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 46.2 46.4 Hệ thống giác quan phát hiện ánh sáng như thế nào? ™ Độ nhạy sáng phụ thuộc vào sự hấp thụ các photon ánh sáng của các phân tử sắc tố thị giác bao gồm một loại protein gọi là opsin và một nhóm hấp thụ ánh sáng. Hấp thụ ánh sáng là bước đầu tiên trong chuỗi các sự kiện nội bào dẫn đến thay đổi điện thế màng của tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.12, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 46.3 â€¢ Hệ thống thị giác bao gồm từ cốc mắt đơn giản của giun dẹp, cảm nhận hướng của nguồn sáng, đến mắt kép của động vật chân đốt, giúp phát hiện hình dạng và kiểu mẫu, đến mắt tạo hình ảnh của động vật chân đốt. động vật có xương sống và động vật chân đầu. Ôn lại Hình 46.13, 46.14 â€¢ Mắt của động vật có xương sống và động vật thân mềm tập trung hình ảnh chi tiết của trường thị giác vào các mảng dày đặc của tế bào cảm quang để chuyển hình ảnh thị giác thành tín hiệu thần kinh. Ôn lại Hình 46.14, 46.15, HOẠT ĐỘNG 46.2 â€¢ Động vật có xương sống có hai loại tế bào cảm quang là tế bào hình que và tế bào hình nón. Tế bào que nhạy cảm hơn với ánh sáng và chịu trách nhiệm cho tầm nhìn mờ. Tế bào hình nón ít nhạy cảm hơn với ánh sáng nhưng chịu trách nhiệm về thị lực và màu sắc cao. â€¢ Cơ quan cảm quang không kích hoạt điện thế hoạt động. Khi không bị kích thích bởi ánh sáng, chúng sẽ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh liên tục. Ánh sáng làm siêu phân cực các tế bào hình que và sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh của chúng giảm đi. Ôn lại hình 46.17, 46.18 â€¢ Rhodopsin là sắc tố thị giác của tế bào hình que. Các sắc tố thị giác của tế bào hình nón có ba thành phần opsin khác nhau, mang lại cho chúng độ nhạy quang phổ khác nhau. Ôn lại Hình 46.19 â€¢ Võng mạc của động vật có xương sống bao gồm các lớp tế bào thần kinh nằm phía sau mắt. Các tế bào cảm quang hấp thụ ánh sáng nằm ở phía sau võng mạc. Các sợi trục của tế bào hạch được bó lại với nhau trong dây thần kinh thị giác. Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr’Ha Life10e.com/is46Ôn lại Hình 46.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 46.1 â€¢ Tế bào lông cũng là cơ quan thụ cảm cơ học của các cơ quan cân bằng trong hệ thống tiền đình của động vật có vú, bao gồm các ống bán khuyên, túi và nang. Xem lại Hình 46.11, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 46.2 46.4 Hệ thống giác quan phát hiện ánh sáng như thế nào? ™ Độ nhạy sáng phụ thuộc vào sự

hấp thụ các photon ánh sáng của các phân tử sắc tố thị giác bao gồm một loại protein gọi là opsin và một nhóm hấp thụ ánh sáng. Hấp thụ ánh sáng là bước đầu tiên trong chuỗi các sự kiện nội bào dẫn đến thay đổi điện thế màng của tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.12, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 46.3 â€¢ Hệ thống thị giác bao gồm từ cốc mắt đơn giản của giun dẹp, cảm nhận hướng của nguồn sáng, đến mắt kép của động vật chân đốt, giúp phát hiện hình dạng và kiểu mẫu, đến mắt tạo hình ảnh của động vật chân đốt. động vật có xương sống và động vật chân đầu. Ôn lại Hình 46.13, 46.14 â€¢ Mắt của động vật có xương sống và động vật thân mềm tập trung hình ảnh chi tiết của trường thị giác vào các mảng dày đặc của tế bào cảm quang để chuyển hình ảnh thị giác thành tín hiệu thần kinh. Ôn lại Hình 46.14, 46.15, HOẠT ĐỘNG 46.2 â€¢ Động vật có xương sống có hai loại tế bào cảm quang là tế bào hình que và tế bào hình nón. Tế bào que nhạy cảm hơn với ánh sáng và chịu trách nhiệm cho tầm nhìn mờ. Tế bào hình nón ít nhạy cảm hơn với ánh sáng nhưng chịu trách nhiệm về thị lực và màu sắc cao. â€¢ Cơ quan cảm quang không kích hoạt điện thế hoạt động. Khi không bị kích thích bởi ánh sáng, chúng sẽ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh liên tục. Ánh sáng làm siêu phân cực các tế bào hình que và sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh của chúng giảm đi. Ôn lại hình 46.17, 46.18 â€¢ Rhodopsin là sắc tố thị giác của tế bào hình que. Các sắc tố thị giác của tế bào hình nón có ba thành phần opsin khác nhau, mang lại cho chúng độ nhạy quang phổ khác nhau. Ôn lại Hình 46.19 â€¢ Võng mạc của động vật có xương sống bao gồm các lớp tế bào thần kinh nằm phía sau mắt. Các tế bào cảm quang hấp thụ ánh sáng nằm ở phía sau võng mạc. Các sợi trục của tế bào hạch được bó lại với nhau trong dây thần kinh thị giác. Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr'Ha Life10e.com/is463 Hệ thống thị giác bao gồm từ các cốc mắt đơn giản của giun dẹp, cảm nhận hướng của nguồn sáng, đến mắt kép của động vật chân đốt, giúp phát hiện hình dạng và kiểu mẫu, đến mắt tạo hình ảnh của động vật có xương sống và động vật thân mềm. Ôn lại Hình 46.13, 46.14 â€¢ Mắt của động vật có xương sống và động vật thân mềm tập trung hình ảnh chi tiết của trường thị giác vào các mảng dày đặc của tế bào cảm quang để chuyển hình ảnh thị giác thành tín hiệu thần kinh. Ôn tập Hình 46.14, 46.15, HOẠT ĐỘNG 46.2 â€¢ Động vật có xương sống có hai loại tế bào cảm quang là tế bào hình que và tế bào hình nón. Tế bào que nhạy cảm hơn với ánh sáng và chịu trách nhiệm cho tầm nhìn mờ. Tế bào hình nón ít nhạy cảm hơn với ánh sáng nhưng chịu trách nhiệm về thị lực và màu sắc cao. â€¢ Cơ quan cảm quang không kích hoạt điện thế hoạt động. Khi không bị kích thích bởi ánh sáng, chúng sẽ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh liên tục. Ánh sáng làm siêu phân cực các tế bào hình que và sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh của chúng giảm đi. Ôn lại hình 46.17, 46.18 â€¢ Rhodopsin là sắc tố thị giác của tế bào hình que. Các sắc tố thị giác của tế bào hình nón có ba thành phần opsin khác nhau, mang lại cho chúng độ nhạy quang phổ khác nhau. Ôn lại Hình 46.19 â€¢ Võng mạc của động vật có xương sống bao gồm các lớp tế bào thần kinh nằm phía sau mắt. Các tế bào cảm quang hấp thụ ánh sáng nằm ở phía sau võng mạc. Các sợi trục của tế bào hạch được bó lại với nhau trong dây thần kinh thị giác. Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr'Ha Life10e.com/is463 Hệ thống thị giác bao gồm từ các cốc mắt đơn giản của giun dẹp, cảm nhận hướng của nguồn sáng, đến mắt kép của động vật chân đốt, giúp phát hiện hình dạng và kiểu mẫu, đến mắt tạo hình ảnh của động vật có xương sống và động vật thân mềm. Ôn lại Hình 46.13, 46.14 â€¢ Mắt của động vật có xương sống và động vật thân mềm tập trung hình ảnh chi tiết của trường thị giác vào các mảng dày đặc của tế bào cảm quang để chuyển hình ảnh thị giác thành tín hiệu thần kinh. Ôn lại Hình 46.14, 46.15, HOẠT ĐỘNG 46.2 â€¢ Động vật có xương sống có hai loại tế bào cảm quang là tế bào hình que và tế bào hình nón. Tế bào que nhạy cảm hơn với ánh sáng và chịu trách nhiệm cho tầm nhìn mờ. Tế bào hình nón ít nhạy cảm hơn với ánh sáng nhưng chịu trách nhiệm về thị lực và màu sắc cao. â€¢ Cơ quan cảm quang không kích hoạt điện thế hoạt động. Khi không bị kích thích bởi ánh sáng, chúng sẽ giải phóng chất dẫn truyền thần kinh liên tục. Ánh sáng làm siêu phân cực các tế bào hình que và sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh của chúng giảm đi. Ôn lại hình 46.17, 46.18 â€¢ Rhodopsin là sắc tố thị giác của tế bào hình que. Các sắc tố thị giác của tế bào hình nón có ba thành phần opsin khác nhau, mang lại cho chúng độ nhạy quang phổ khác nhau. Ôn lại Hình 46.19 â€¢ Võng mạc của động vật có xương sống bao gồm các lớp tế bào thần kinh nằm phía sau mắt. Các tế bào cảm quang hấp thụ ánh sáng nằm ở phía sau võng mạc. Các sợi trục của tế bào hạch

được bó lại với nhau trong dây thần kinh thị giác. Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr'Ha Life10e.com/is46Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr'Ha Life10e.com/is46Giữa các tế bào cảm quang và tế bào hạch là các tế bào thần kinh xử lý thông tin từ các tế bào cảm quang. Xem lại Hình 46.20, HOẠT ĐỘNG 46.3 [â– ljrSfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Ebr'Ha Life10e.com/is46

Tóm tắt chương 965 ÔN TẬP CHƯƠNG GHI NHỚ 1. Phát biểu nào về hệ giác quan là không đúng? Một. Sự dẫn truyền cảm giác liên quan đến việc chuyển đổi (trực tiếp hoặc gián tiếp) kích thích vật lý hoặc hóa học thành những thay đổi về điện thế màng. b. Nói chung, một kích thích gây ra sự thay đổi dòng ion qua màng sinh chất của tế bào thụ cảm giác quan. c. Thuật ngữ "thích ứng" đề cập đến quá trình hệ thống cảm giác trở nên không nhạy cảm với nguồn kích thích liên tục. d. Kích thích càng mạnh thì cường độ của mỗi điện thế hoạt động được kích hoạt bởi tế bào thần kinh cảm giác càng lớn. đ. Sự thích ứng giác quan đóng một vai trò trong khả năng của sinh vật để phân biệt giữa thông tin quan trọng và không quan trọng. 2. Câu nào nói về khứu giác là không đúng? Một. Nói chung, động vật có vú phụ thuộc nhiều vào thị giác hơn là khứu giác như phương thức cảm giác chủ đạo của chúng. b. Kích thích khứu giác được nhận biết bởi sự tương tác giữa các phân tử chất tạo mùi và protein thụ thể trên sợi lông khứu giác. c. Càng nhiều phân tử có mùi liên kết với các thụ thể thì càng tạo ra nhiều điện thế hoạt động. d. Số lượng điện thế hoạt động được tạo ra bởi cơ quan thụ cảm khứu giác càng lớn thì cường độ cảm nhận mùi càng lớn. đ. Việc nhận biết các mùi khác nhau là kết quả của việc kích hoạt các tổ hợp thụ thể khứu giác khác nhau. 3. Màng chịu trách nhiệm trực tiếp nhất về khả năng phân biệt các cao độ khác nhau của âm thanh là a. cửa sổ tròn. b. khung cửa sổ. c. màng nhĩ. d. màng tectorial. đ. màng đáy. 4. Câu nào không đúng? Một. Điện thế xuyên màng của tế bào que trở nên âm hơn khi tế bào que tiếp xúc với ánh sáng. b. Cơ quan cảm quang giải phóng nhiều chất dẫn truyền thần kinh nhất khi ở trong bóng tối hoàn toàn. c. Trong khi ở thị giác, cường độ của kích thích được mã hóa bằng mức độ siêu phân cực của các tế bào cảm quang thì khi nghe, cường độ của kích thích được mã hóa bằng sự thay đổi tốc độ bắn của các tế bào thần kinh cảm giác. d. Sự cứng lại của các xương nhỏ ở tai giữa có thể dẫn đến điếc. đ. Sự tương tác giữa búa (malleus), đe (incus) và bàn đạp (stapes) dẫn truyền sóng âm qua tai giữa chứa đầy chất lỏng. 5. Câu nào sau đây về luồng thông tin trong hệ thống thị giác của động vật có xương sống là đúng? Một. Điện thế hoạt động trong tế bào lưỡng cực gây ra sự giải phóng chất dẫn truyền thần kinh lên tế bào hạch. b. Các tế bào Amacrine tích hợp hoạt động của các tế bào hình que và tế bào hình nón lân cận. c. Khi các photon ánh sáng đi vào mắt, tế bào đầu tiên chúng gặp ở võng mạc là tế bào hạch. d. Mật độ tế bào hình que cao nhất trong võng mạc của con người nằm ở trung tâm hố mắt, dẫn đến tầm nhìn trong điều kiện ánh sáng mờ có độ sắc nét cao. đ. Các tế bào biểu mô sắc tố ở phía sau võng mạc cung cấp thông tin về mức độ ánh sáng xung quanh để điều chỉnh độ tương phản. HIỂU & ÁP DỤNG 6.Điểm giống và khác nhau trong hoạt động của thụ thể khứu giác và thụ thể vị giác là gì? Làm thế nào những tế bào cảm giác này giúp hệ thần kinh trung ương có thể phân biệt giữa quả táo và quả cam? 7. Nếu bạn bị bịt mắt và ngồi trên xe lăn, làm sao bạn biết mình bị đẩy về phía trước hay phía sau? 8. Đối với tai con người, âm thanh dưới nước to hơn trong không khí. Tại sao cái này rất? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Cá có các kênh chứa đầy chất lỏng gọi là kênh đường bên chạy dọc hai bên cơ thể. Những ống này chứa các tế bào lông, như minh họa dưới đây. Hãy mô tả chức năng của các tế bào lông ở đường bên này. Hướng dòng nước

966 CHƯƠNG 46 Hệ thống giác quan 10. Một con cú có thể bắt được một con chuột đang chạy vội qua nền rừng trong bóng tối hoàn toàn. Bạn nghĩ con cú sử dụng thông tin cảm giác nào và làm thế nào nó có được thông tin định hướng từ thông tin cảm giác đó? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Hệ thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn CHƯƠNG 47.1 Hệ thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? 47.2 Thông tin được xử lý bởi Mạng thần kinh như thế nào? 47.3 Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? Một mê cung mở rộng tâm trí Khả năng phi thường của những người lái xe taxi ở London trong việc định hướng trong mê cung đường phố và đường nhỏ đã thúc đẩy một nghiên cứu cho thấy các tài xế taxi ở London có hồi hải mã phía sau lớn hơn bình thường - một vùng não liên quan đến trí nhớ về các mối quan hệ không gian trong môi trường. SO SÁNH các bản đồ Google của Thành phố Luân Đôn và Thành phố New York ở cùng tỷ lệ. Bạn nghĩ việc lái taxi ở thành phố nào dễ dàng hơn? Trong một thành phố với những đại lộ được đánh số thứ tự và những con đường nằm vuông góc với nhau, hay thành phố với một mê cung những con phố được đặt tên tùy tiện đi về mọi hướng? Eleanor Maguire tại Đại học College London rất ấn tượng với khả năng điều hướng của các tài xế taxi ở London đến nỗi cô quyết định xem liệu có điều gì "đặc biệt" không. về bộ não của họ. Sử dụng kỹ thuật chụp ảnh não được gọi là MRI (chụp cộng hưởng từ), Maguire và các đồng nghiệp của cô đã kiểm tra bộ não của những tài xế taxi có số năm kinh nghiệm khác nhau và so sánh chúng với nhau cũng như với bộ não của những đối tượng kiểm soát không phải là tài xế taxi. Các nghiên cứu cho thấy những thay đổi đáng kể trong giải phẫu vùng hải mã ở những người lái xe taxi. Hồi hải mã là vùng não liên quan đến học tập và trí nhớ. Đặc biệt, vùng hải mã phía sau có liên quan đến trí nhớ về mối quan hệ không gian giữa các vật thể trong môi trường. Maguire phát hiện ra rằng vùng hồi hải mã phía sau của người lái xe taxi lớn hơn vùng đồi thị của những người đối chứng và rằng, giữa bản thân các tài xế taxi, có mối tương quan tích cực giữa kích thước của vùng đồi thị phía sau và số năm kinh nghiệm lái xe. Trong phòng thí nghiệm của M. A. Wilson tại Viện Công nghệ Massachusetts, các nhà nghiên cứu đã ghi lại hoạt động của các tế bào thần kinh vùng đồi thị của chuột khi chúng định hướng trong một mê cung. Họ đã xác định được vị trí các tế bào thần kinh cụ thể, được gọi là "tế bào vị trí". nó chỉ bắn khi con chuột ở một vị trí cụ thể trong mê cung. Theo một nghĩa nào đó, các nhà nghiên cứu này có thể biết được con chuột đang nghĩ gì, bởi vì khi con vật không di chuyển trong mê cung, các tế bào thần kinh thỉnh thoảng sẽ bắn ra theo kiểu giống như khi nó chạy trong mê cung - hoặc chúng sẽ bắn ngược lại. trình tự, biểu thị nơi con chuột vừa đến. Nhưng những lần phát lại kiểu bắn này nhanh hơn nhiều; con chuột nghĩ về trải nghiệm của nó trong mê cung nhanh hơn khoảng 25 lần so với trải nghiệm thực tế. Trong mê cung có điểm lựa chọn (đi sang phải hoặc sang trái), kiểu bắn nhìn thấy khi con vật được giữ ở vị trí bắt đầu sẽ dự đoán nó sẽ rẽ theo hướng nào. Kiểu bắn tương tự xảy ra khi chuột đang ngủ.Có phải họ đang mơ về mê cung? Có phải họ đang chuyển ký ức về trải nghiệm hôm nay trong mê cung thành ký ức dài hạn? Liệu kiểu hoạt động của các tế bào vùng hồi hải mã trong khi ngủ có tượng trưng cho ký ức về trải nghiệm gần đây được chuyển vào trí nhớ dài hạn không? Xem câu trả lời ở trang 983.



968 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? Tổ chức của hệ thần kinh động vật có vú có thể được mô tả về mặt giải phẫu và chức năng. Về mặt giải phẫu, tất cả các hệ thống thần kinh của động vật có xương sống đều bao gồm ba phần: não, tủy sống và một bộ dây thần kinh ngoại biên dẫn đến tất cả các bộ phận của cơ thể. Như đã thảo luận trong Phần 45.4, não và tủy sống là hệ thần kinh trung ương, hay CNS, và các dây thần kinh kết nối CNS với tất cả các mô và cảm biến của cơ thể là hệ thần kinh ngoại biên, hay PNS. Một bộ phận bổ sung của hệ thần kinh tồn tại trong ruột; chúng ta sẽ thảo luận về hệ thần kinh ruột này ở Chương 51. Hãy nhớ lại ở Phần 45.1 rằng tế bào thần kinh là một tế bào dễ bị kích thích bằng điện và giao tiếp thông qua một sợi trục. Khi được sử dụng trong ngữ cảnh của hệ thần kinh, thuật ngữ dây thần kinh dùng để chỉ một bó sợi trục mang thông tin về nhiều thứ cùng một lúc. Một số sợi trục trong dây thần kinh có thể mang thông tin đến CNS trong khi các sợi trục khác trong cùng dây thần kinh đang mang thông tin từ CNS đến các cơ quan của cơ thể. Một cuộc thảo luận về tổ chức chức năng của hệ thống thần kinh đề cập đến các đường dẫn luồng thông tin này. Trong chương này, chúng ta sẽ chia giải phẫu não, tủy sống và hệ thần kinh ngoại biên của động vật có vú thành các đơn vị chức năng nhỏ hơn, riêng biệt. Tổ chức chức năng dựa trên luồng và loại thông tin Hình 47.1 minh họa các con đường chính của luồng thông tin qua hệ thống thần kinh của con người. Các ô màu trắng tượng trưng cho bốn bộ phận của hệ thần kinh ngoại biên; hai trong số này mang thông tin từ ngoại vi đến CNS và hai truyền thông tin từ CNS đến ngoại vi. Ý thức TUYỆT VỜI Thần kinh Thần kinh Ý thức hướng tâm Có ý thức hướng tâm Cảm giác tự nguyện (thông tin (thông tin ra lệnh truyền thông tin (ví dụ: thị giác, âm thanh, khứu giác) đến CNS) ra khỏi CNS) cơ xương (hành vi) Thông tin sinh lý vô thức (ví dụ: huyết áp, nhiệt độ sâu trong cơ thể) Ngoại vi hệ thần kinh (PNS) Các mệnh lệnh tự động (ví dụ: nhịp tim, đổ mồ hôi, tiết nước bọt) 47.1 Tổ chức của hệ thần kinh Hệ thần kinh ngoại biên mang thông tin đến (hướng tâm) và từ (hướng tâm) hệ thần kinh trung ương (vòng tròn trung tâm trong sơ đồ). CNS cũng nhận được nội tiết tố đầu vào và sản xuất ra nội tiết tố đầu ra. • Phần hướng tâm của PNS mang thông tin từ các tế bào thụ cảm giác quan đến CNS. Chúng ta ý thức được phần lớn thông tin này (ví dụ: ánh sáng, âm thanh, nhiệt độ da, vị trí chân tay), nhưng chúng ta thường không ý thức được những thông tin liên quan đến điều hòa sinh lý (ví dụ: huyết áp, nhiệt độ sâu trong cơ thể, nồng độ oxy trong máu). • Phần ly tâm của PNS mang thông tin từ CNS đến các cơ và tuyến của cơ thể. Các con đường hướng tâm được chia thành một bộ phận tự nguyện thực hiện các chuyển động có ý thức của chúng ta; và một cách không tự nguyện, hay tự chủ,bộ phận điều khiển các chức năng sinh lý. Ngoài thông tin thần kinh mà nó nhận được từ PNS, hệ thống thần kinh trung ương còn nhận được thông tin hóa học từ các hormone lưu thông trong máu. Đổi lại, các hormone thần kinh do tế bào thần kinh giải phóng sẽ đi vào tuần hoàn và ảnh hưởng đến tế bào thần kinh cũng như các tế bào khác ở xa vị trí giải phóng (xem Phần 41.1). Tổ chức giải phẫu của hệ thần kinh trung ương xuất hiện trong quá trình phát triển Giai đoạn đầu trong quá trình phát triển của phôi động vật có xương sống, một ống chứa các dạng mô thần kinh (xem Phần 44.4). Ở đầu phía trước của nó, ống thần kinh này tạo thành ba chỗ phồng trở thành não sau, não giữa và não trước. Phần còn lại của ống thần kinh sẽ trở thành tủy sống. Các dây thần kinh ngoại biên xuất phát từ não giữa và não sau (dây thần kinh sọ) và từ tủy sống (dây thần kinh cột sống). Từ những giai đoạn đầu này, chúng ta thấy trục tuyến tính của luồng thông tin trong hệ thần kinh. Mặc dù bộ não đang phát triển sẽ gấp lại và trở thành một cấu trúc phức tạp, nhưng luồng thông tin trong hệ thần kinh của người trưởng thành sẽ đi theo những con đường xuất phát từ ống thần kinh tuyến tính đơn giản. Mỗi vùng trong số ba vùng này của não phôi thai phát triển thành nhiều cấu trúc trong não người trưởng thành (Hình 47.2). Từ não giữa của phôi thai hình thành các cấu trúc tích hợp thông tin từ các giác quan khác nhau và điều phối các phản ứng vận động. Từ não sau đến tủy, cầu não và tiểu não. Tủy liên tục với tủy sống, cầu não ở phía trước tủy sống và tiểu não là phần nhô ra phía sau của cầu não. Tủy và cầu não chứa các nhóm tế bào thần kinh riêng biệt liên quan đến việc kiểm soát các chức năng sinh lý như thở, tuần hoàn và các kiểu vận động cơ bản như nuốt và nôn. Tất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai

phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dướicác hormone thần kinh do tế bào thần kinh giải phóng sẽ đi vào tuần hoàn và ảnh hưởng đến tế bào thần kinh cũng như các tế bào khác ở xa vị trí giải phóng (xem Phần 41.1). Tổ chức giải phẫu của hệ thần kinh trung ương xuất hiện trong quá trình phát triển Giai đoạn đầu trong quá trình phát triển của phôi động vật có xương sống, một ống chứa các dạng mô thần kinh (xem Phần 44.4). Ở đầu phía trước của nó, ống thần kinh này tạo thành ba chỗ phồng trở thành não sau, não giữa và não trước. Phần còn lại của ống thần kinh sẽ trở thành tủy sống. Các dây thần kinh ngoại biên xuất phát từ não giữa và não sau (dây thần kinh sọ) và từ tủy sống (dây thần kinh cột sống). Từ những giai đoạn đầu này, chúng ta thấy trục tuyến tính của luồng thông tin trong hệ thần kinh. Mặc dù bộ não đang phát triển sẽ gấp lại và trở thành một cấu trúc phức tạp, nhưng luồng thông tin trong hệ thần kinh của người trưởng thành sẽ đi theo những con đường xuất phát từ ống thần kinh tuyến tính đơn giản. Mỗi vùng trong số ba vùng này của não phôi thai phát triển thành nhiều cấu trúc trong não người trưởng thành (Hình 47.2). Từ não giữa của phôi thai hình thành các cấu trúc tích hợp thông tin từ các giác quan khác nhau và điều phối các phản ứng vận động. Từ não sau đến tủy, cầu não và tiểu não. Tủy liên tục với tủy sống, cầu não ở phía trước tủy sống và tiểu não là phần nhô ra phía sau của cầu não. Tủy và cầu não chứa các nhóm tế bào thần kinh riêng biệt liên quan đến việc kiểm soát các chức năng sinh lý như thở, tuần hoàn và các kiểu vận động cơ bản như nuốt và nôn. Tất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dướicác hormone thần kinh do tế bào thần kinh giải phóng sẽ đi vào tuần hoàn và ảnh hưởng đến tế bào thần kinh cũng như các tế bào khác ở xa vị trí giải phóng (xem Phần 41.1). Tổ chức giải phẫu của hệ thần kinh trung ương xuất hiện trong quá trình phát triển Giai đoạn đầu trong quá trình phát triển của phôi động vật có xương sống, một ống chứa các dạng mô thần kinh (xem Phần 44.4). Ở đầu phía trước của nó, ống thần kinh này tạo thành ba chỗ phồng trở thành não sau, não giữa và não trước. Phần còn lại của ống thần kinh sẽ trở thành tủy sống. Các dây thần kinh ngoại biên xuất phát từ não giữa và não sau (dây thần kinh sọ) và từ tủy sống (dây thần kinh cột sống). Từ những giai đoạn đầu này, chúng ta thấy trục tuyến tính của luồng thông tin trong hệ thần kinh. Mặc dù bộ não đang phát triển sẽ gấp lại và trở thành một cấu trúc phức tạp, nhưng luồng thông tin trong hệ thần kinh của người trưởng thành sẽ đi theo những con đường xuất phát từ ống thần kinh tuyến tính đơn giản. Mỗi vùng trong số ba vùng này của não phôi thai phát triển thành nhiều cấu trúc trong não người trưởng thành (Hình 47.2). Từ não giữa của phôi thai hình thành các cấu trúc tích hợp thông tin từ các giác quan khác nhau và điều phối các phản ứng vận động. Từ não sau đến tủy, cầu não và tiểu não. Tủy liên tục với tủy sống, cầu não ở phía trước tủy sống và tiểu não là phần nhô ra phía sau của cầu não. Tủy và cầu não chứa các nhóm tế bào thần kinh riêng biệt liên quan đến việc kiểm soát các chức năng sinh lý như thở, tuần hoàn và các kiểu vận động cơ bản như nuốt và nôn. Tất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dướiCác dây thần kinh ngoại biên xuất phát từ não giữa và não sau (dây thần kinh sọ) và từ tủy sống (dây thần kinh cột sống). Từ những giai đoạn đầu này, chúng ta thấy trục tuyến tính của luồng thông tin trong hệ thần kinh. Mặc dù bộ não đang phát triển sẽ gấp lại và trở thành một cấu trúc phức tạp, nhưng luồng thông tin trong hệ thần kinh của người trưởng thành sẽ đi theo những con đường xuất phát từ ống

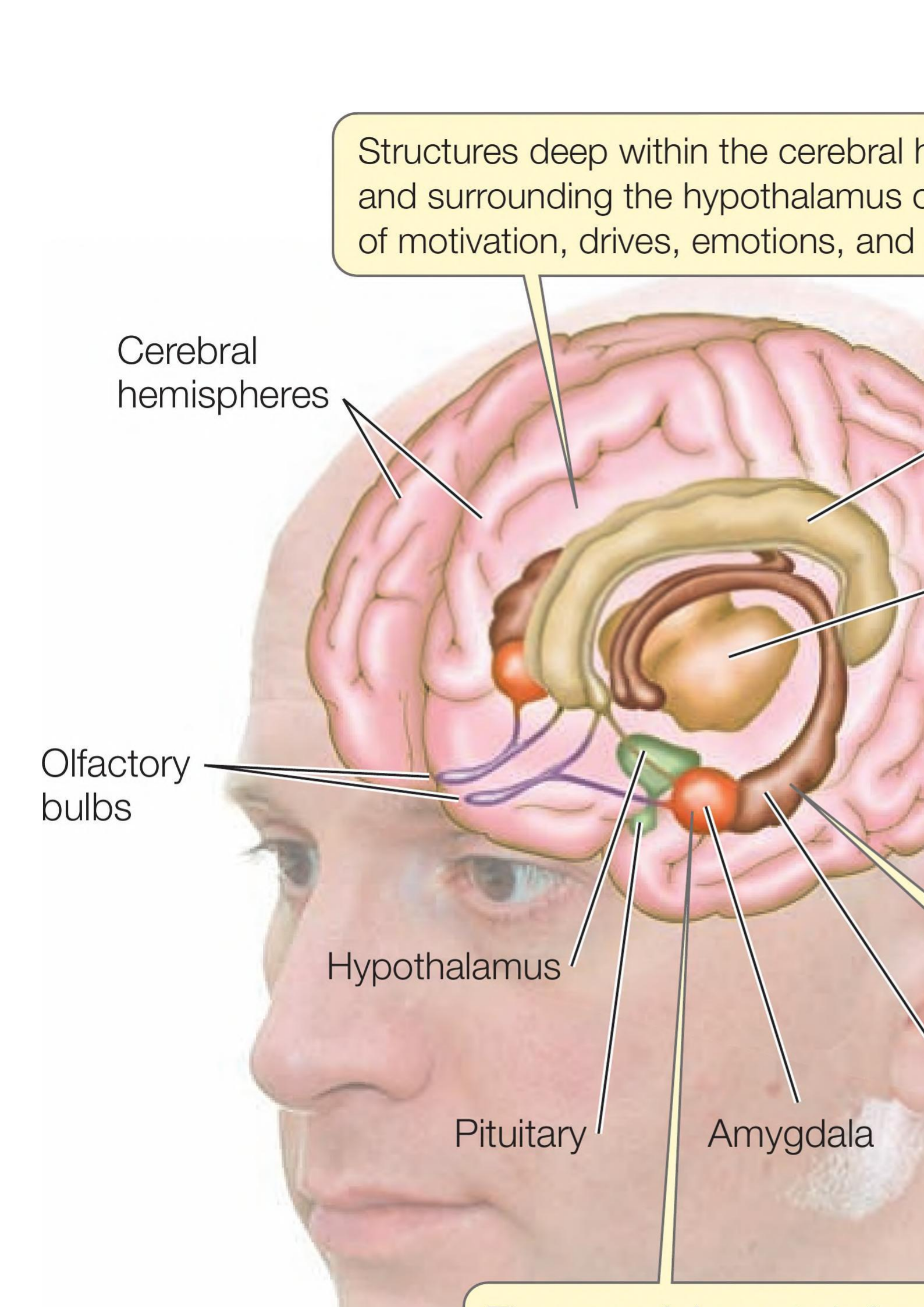
thần kinh tuyến tính đơn giản. Mỗi vùng trong số ba vùng này của não phôi thai phát triển thành nhiều cấu trúc trong não người trưởng thành (Hình 47.2). Từ não giữa của phôi thai hình thành các cấu trúc tích hợp thông tin từ các giác quan khác nhau và điều phối các phản ứng vận động. Từ não sau đến tủy, cầu não và tiểu não. Tủy liên tục với tủy sống, cầu não ở phía trước tủy sống và tiểu não là phần nhô ra phía sau của cầu não. Tủy và cầu não chứa các nhóm tế bào thần kinh riêng biệt liên quan đến việc kiểm soát các chức năng sinh lý như thở, tuần hoàn và các kiểu vận động cơ bản như nuốt và nôn. Tất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dướiCác dây thần kinh ngoại biên xuất phát từ não giữa và não sau (dây thần kinh sọ) và từ tủy sống (dây thần kinh cột sống). Từ những giai đoạn đầu này, chúng ta thấy trục tuyến tính của luồng thông tin trong hệ thần kinh. Mặc dù bộ não đang phát triển sẽ gấp lại và trở thành một cấu trúc phức tạp, nhưng luồng thông tin trong hệ thần kinh của người trưởng thành sẽ đi theo những con đường xuất phát từ ống thần kinh tuyến tính đơn giản. Mỗi vùng trong số ba vùng này của não phôi thai phát triển thành nhiều cấu trúc trong não người trưởng thành (Hình 47.2). Từ não giữa của phôi thai hình thành các cấu trúc tích hợp thông tin từ các giác quan khác nhau và điều phối các phản ứng vận động. Từ não sau đến tủy, cầu não và tiểu não. Tủy liên tục với tủy sống, cầu não ở phía trước tủy sống và tiểu não là phần nhô ra phía sau của cầu não. Tủy và cầu não chứa các nhóm tế bào thần kinh riêng biệt liên quan đến việc kiểm soát các chức năng sinh lý như thở, tuần hoàn và các kiểu vận động cơ bản như nuốt và nôn. Tất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dướiTất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dướiTất cả thông tin di chuyển giữa tủy sống và các vùng não cao hơn phải đi qua cầu não, tủy và não giữa, được gọi chung là thân não. Tiểu não có liên quan đến việc điều phối hoạt động của cơ và duy trì sự cân bằng. Nó giống như đạo diễn của một bộ phim; tiểu não nhận được một "tập lệnh"; các mệnh lệnh được gửi đến các cơ từ các vùng não cao hơn và nó nhận được thông tin về hoạt động thực tế truyền đến tủy sống từ các "diễn viên"; - các khớp và cơ bắp. Tiểu não so sánh "kịch bản" với hiệu suất và tinh chỉnh các lệnh động cơ cho phù hợp. Tổn thương tiểu não dẫn đến mất khả năng kiểm soát và phối hợp vận động tinh. Não trước của phôi thai phát triển một vùng trung tâm gọi là diencephalon và cấu trúc xung quanh được gọi là telencephalon. Trung não là phần lõi của não trước và bao gồm cấu trúc phía trên, đồi thị và phần dưới

47.1 Hệ thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? 969 60 ngày Não giữa Phát triển mắt Não sau Diencephalon Não trước J I Telencephalon Não trước phát triển thành hai bộ phận chính, telencephalon và

diencephalon. Não người trưởng thành (phần giữa, bán cầu não phải) Đồi dưới đồi Tuyến yên C Não giữa Thân não J pons Tủy Tiểu não Tủy sống 47.2 Sự phát triển của hệ thần kinh trung ương Ở phôi của động vật có xương sống, đầu trước của ống thần kinh rỗng phân biệt thành não trước, não giữa và não sau. Mỗi vùng này phát triển thành một số cấu trúc của não người trưởng thành. Phần còn lại của ống thần kinh sẽ trở thành tủy sống. cấu trúc, vùng dưới đồi. Đồi thị là trạm chuyển tiếp cuối cùng cho thông tin cảm giác truyền tới não viễn thị. Vùng dưới đồi nhận được rất nhiều thông tin sinh lý mà chúng ta không ý thức được và nó sử dụng thông tin đó để điều chỉnh nhiều chức năng sinh lý và động lực sinh học. Telencephalon - còn được gọi là não - bao gồm bán cầu não trái và phải. Lớp ngoài của telencephalon là vỏ não, một lớp mỏng chứa nhiều thân tế bào. Nếu chúng ta so sánh các nhóm động vật có xương sống từ cá đến động vật lưỡng cư, bò sát và động vật có vú, telencephalon sẽ tăng về kích thước, độ phức tạp và tầm quan trọng - một xu hướng tiến hóa được gọi là telencephalization (xem Hình 45.19). Ở người, telencephalon cho đến nay là phần lớn nhất của não và đóng vai trò chính trong nhận thức giác quan, học tập, trí nhớ và hành vi có ý thức. Tủy sống truyền và xử lý thông tin Tủy sống truyền thông tin đến và từ não. Tuy nhiên, tủy sống không chỉ là một ống thông tin. Như chúng ta đã thấy ở Phần 45.4, tủy sống cũng thực hiện các chức năng tích hợp. Phản xạ giật đầu gối (xem Hình 45.18) là một ví dụ về mạch giữa PNS và tủy sống điều khiển một chức năng hành vi đơn giản. Tuy nhiên, mạch đơn giản đó có thể được xây dựng để kiểm soát các hành vi phức tạp hơn như phản xạ rút lui, bao gồm việc điều chỉnh lại độ căng ở nhiều cơ ở cả hai bên cơ thể để phối hợp chuyển động và duy trì thăng bằng. Các chương trình vận động phức tạp cũng tồn tại trong tủy sống của nhiều loài động vật có xương sống. Một con cá mập có thể bơi hoàn toàn tốt sau khi tủy sống của nó bị tách khỏi não, và có câu tục ngữ là con gà bị cắt đầu chạy loanh quanh. Việc tạo ra mô hình trung tâm ở tủy sống đã được chứng minh ở động vật có vú bởi thực tế là một động vật thí nghiệm (thường là mèo) với sự chuyển đổi tủy sống đã tách biệt các chi sau khỏi não vẫn có thể phối hợp các cử động của chi sau để đi trên máy chạy bộ . Thân não thực hiện nhiều chức năng tự trị. Nuốt, tiết nước bọt, thở, chuyển động của mắt, điều hòa huyết áp và hoạt động của ruột chỉ là một vài trong số rất nhiều chức năng tự trị được tập trung ở tủy, cầu não và não giữa. Để thực hiện các chức năng này,Thân não có các thành phần riêng của PNS, 12 dây thần kinh sọ não ghép đôi. Bạn đã gặp dây thần kinh khứu giác, dây thần kinh thị giác và dây thần kinh thính giác (dây thần kinh sọ I, II và VIII) ở Chương 46. Một dây thần kinh khác, dây thần kinh sọ X, được gọi là dây thần kinh phế vị ("' lang thang") bởi vì nó di chuyển vào khoang cơ thể và liên lạc với nhiều cơ quan, bao gồm cả tim và ruột. Chúng ta sẽ gặp dây thần kinh phế vị trong các chương tiếp theo. Trong mạng lưới sợi trục và sợi nhánh rất phức tạp trong thân não, có nhiều nhóm tế bào thần kinh riêng biệt có chung đặc điểm chung như chất dẫn truyền thần kinh mà chúng sản xuất và giải phóng. Một nhóm tế bào thần kinh khác biệt về mặt giải phẫu như vậy được gọi là nhân (không nên nhầm lẫn với nhân của một tế bào). Nhiều nhân trong thân não này

970 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn gửi các sợi trục của chúng đến các vùng khác nhau của não để điều chỉnh hoạt động của chúng; ví dụ, nhân thân não có liên quan đến việc giữ cho các vùng não cao hơn tỉnh táo hoặc cho phép chúng ngủ. Tất cả thông tin cảm giác đi lên trục thần kinh từ tủy sống đều đi qua thân não trên đường đến não trước, và nhiều đường thần kinh đi lên này tạo ra các nhánh phụ cho các nhân thúc đẩy sự tỉnh táo trong thân não. Bởi vì mạch thần kinh trong phần não này rất phức tạp và do hoạt động trong các đường cảm giác đi lên này có thể thúc đẩy sự tỉnh táo, nên lõi của thân não được gọi là hệ thống kích hoạt dạng lưới (lưới có nghĩa là giống như mạng lưới). Tổn thương não hoặc tủy sống bên dưới hệ thống kích hoạt dạng lưới có thể dẫn đến tê liệt nhưng vẫn đảm bảo hoạt động của chu kỳ ngủ-thức bình thường. Thiệt hại trên mức của hệ thống kích hoạt dạng lưới có thể dẫn đến hôn mê. Cốt lõi của não trước kiểm soát các động lực sinh lý, bản năng và cảm xúc Như đã đề cập ở trên, gian não bao gồm đồi thị và vùng dưới đồi. Đồi thị truyền thông tin cảm giác đến vỏ não; vùng dưới đồi nhận thông tin về tình trạng sinh lý trong cơ thể và điều chỉnh nhiều chức năng cân bằng nội môi. Phần 40.5 mô tả vùng dưới đồi tham gia vào việc điều chỉnh nhiệt độ cơ thể như thế nào và Phần 41.3 thảo luận về mối liên hệ mật thiết giữa vùng dưới đồi và tuyến yên trong việc kiểm soát nhiều chức năng cân bằng nội môi. Bao quanh gian não của tất cả các loài động vật có xương sống là các cấu trúc phát sinh chủng loại lâu đời hơn của não xa. Những cấu trúc này bao gồm hệ thống limbic (Hình 47.3), chịu trách nhiệm về bản năng, hình thành trí nhớ dài hạn, các động lực sinh lý như đói và khát và những cảm xúc như sợ hãi. Trong hệ thống limbic có những khu vực

mà khi được kích thích bằng dòng điện nhỏ có thể gây ra cảm giác sung sướng, đau đớn hoặc giận dữ mãnh liệt. Một con chuột có cơ hội kích thích trung tâm khoái cảm của chính mình bằng cách nhấn công tắc sẽ bỏ qua thức ăn và nước uống, nhấn công tắc cho đến khi kiệt sức. Các trung tâm vui vẻ và đau đớn trong hệ thống limbic được cho là có vai trò trong việc học tập và các động lực sinh lý. Một thành phần của hệ thống limbic - hạch hạnh nhân - có liên quan đến nỗi sợ hãi và trí nhớ sợ hãi. Nếu một phần nhất định của hạch hạnh nhân bị tổn thương hoặc bị chặn về mặt hóa học, động vật không thể học cách sợ hãi trước một kích thích hoặc một tình huống thường gây ra phản ứng sợ hãi mạnh mẽ. Amygdala có liên quan đến chứng rối loạn căng thẳng sau chấn thương (PTSD). Một phần khác của hệ viền, vùng hải mã, cần thiết ở con người để chuyển một số loại trí nhớ ngắn hạn sang trí nhớ dài hạn, như chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 47.3. Các vùng của telencephalon tương tác để kiểm soát hành vi và tạo ra ý thức. Não là cấu trúc chiếm ưu thế trong não động vật có vú.Ở người, nó lớn đến mức bao phủ tất cả các phần khác của não ngoại trừ tiểu não (Hình 47. 4A). Vỏ não bao phủ đại não chỉ dày khoảng 4 mm, nhưng nó có diện tích bề mặt lớn hơn một mét vuông vì 47.3 Hệ Limbic Các bộ phận nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon được gọi là hệ limbic. Hồi hải mã có liên quan đến việc hình thành trí nhớ dài hạn. Amygdala kích hoạt cảm xúc sợ hãi và ký ức sợ hãi. nó được gấp lại thành các đường gờ (gyri; rãnh số ít) và thung lũng (rãnh; rãnh số ít). Những nếp gấp này, hay sự cuộn xoắn, cho phép bề mặt lớn của vỏ não nằm gọn trong hộp sọ. Khi khám phá các chức năng của vỏ não và các bộ phận khác của não, đôi khi chúng ta sẽ đề cập đến một cá nhân có não bị tổn thương do tai nạn hoặc sự kiện không may khác. Cho đến gần đây, nghiên cứu về những cá nhân như vậy vẫn là nguồn thông tin chức năng chính về não người, nhưng các công nghệ hình ảnh mới như chụp cắt lớp phát xạ positron (PET) và chụp ảnh cộng hưởng từ (MRI) đang cung cấp rất nhiều thông tin và cơ hội mới để nghiên cứu. bộ não người. Một đặc điểm gây tò mò của hệ thần kinh con người là phần bên trái của cơ thể được phục vụ chủ yếu (về cả khía cạnh cảm giác và vận động) bởi bên phải não, và phần bên phải của cơ thể được phục vụ chủ yếu bởi bên trái của não. não. Do đó, đầu vào cảm giác từ tay phải sẽ truyền đến bán cầu não trái và đầu vào cảm giác từ tay trái sẽ truyền đến bán cầu não phải. Ngoại lệ là phần đầu, nơi bên trái được điều khiển bởi bán cầu não trái và bên phải được điều khiển bởi bán cầu não phải. Hai bán cầu không đối xứng về mọi chức năng. Ví dụ, khả năng ngôn ngữ chủ yếu tập trung ở bán cầu não trái. Các vùng khác nhau của vỏ não có những chức năng cụ thể (Hình 47.4B). Một số chức năng đó có thể dễ dàng xác định, chẳng hạn như tiếp nhận và xử lý thông tin cảm giác hoặc tạo ra các lệnh vận động, nhưng hầu hết vỏ não đều liên quan đếnCho đến gần đây, nghiên cứu về những cá nhân như vậy vẫn là nguồn thông tin chức năng chính về não người, nhưng các công nghệ hình ảnh mới như chụp cắt lớp phát xạ positron (PET) và chụp ảnh cộng hưởng từ (MRI) đang cung cấp rất nhiều thông tin và cơ hội mới để nghiên cứu. bộ não người. Một đặc điểm gây tò mò của hệ thần kinh con người là phần bên trái của cơ thể được phục vụ chủ yếu (về cả khía cạnh cảm giác và vận động) bởi bên phải não, và phần bên phải của cơ thể được phục vụ chủ yếu bởi bên trái của não. não. Do đó, đầu vào cảm giác từ tay phải sẽ truyền đến bán cầu não trái và đầu vào cảm giác từ tay trái sẽ truyền đến bán cầu não phải. Ngoại lệ là phần đầu, nơi bên trái được điều khiển bởi bán cầu não trái và bên phải được điều khiển bởi bán cầu não phải. Hai bán cầu không đối xứng về mọi chức năng. Ví dụ, khả năng ngôn ngữ chủ yếu tập trung ở bán cầu não trái. Các vùng khác nhau của vỏ não có những chức năng cụ thể (Hình 47.4B). Một số chức năng đó có thể dễ dàng xác định, chẳng hạn như tiếp nhận và xử lý thông tin cảm giác hoặc tạo ra các lệnh vận động, nhưng hầu hết vỏ não đều liên quan đếnCho đến gần đây, nghiên cứu về những cá nhân như vậy vẫn là nguồn thông tin chức năng chính về não người, nhưng các công nghệ hình ảnh mới như chụp cắt lớp phát xạ positron (PET) và chụp ảnh cộng hưởng từ (MRI) đang cung cấp rất nhiều thông tin và cơ hội mới để nghiên cứu. bộ não người. Một đặc điểm gây tò mò của hệ thần kinh con người là phần bên trái của cơ thể được phục vụ chủ yếu (về cả khía cạnh cảm giác và vận động) bởi bên phải não, và phần bên phải của cơ thể được phục vụ chủ yếu bởi bên trái của não. não. Do đó, đầu vào cảm giác từ tay phải sẽ truyền đến bán cầu não trái và đầu vào cảm giác từ tay trái sẽ truyền đến bán cầu não phải. Ngoại lệ là phần đầu, nơi bên trái được điều khiển bởi bán cầu não trái và bên phải được điều khiển bởi bán cầu não phải. Hai bán cầu không đối xứng về mọi chức năng. Ví dụ, khả năng ngôn ngữ chủ yếu tập trung ở bán cầu não trái. Các vùng khác nhau của vỏ não có những chức năng cụ thể (Hình 47.4B). Một số chức năng đó có thể dễ dàng xác định, chẳng hạn như tiếp nhận và xử lý thông tin cảm giác hoặc tạo ra các lệnh vận động, nhưng hầu hết vỏ não đều liên quan đến


Structures deep within the cerebral h
and surrounding the hypothalamus c
of motivation, drives, emotions, and
Cerebral hemispheres
Olfactory bulbs
Hypothalamus
Pituitary
Amygdala

47.1 Hệ thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? 971 Rãnh trung tâm Thùy chẩm Bóng khứu giác Tiểu não Tủy sống Thùy trán Thùy đỉnh Vỏ não rất phức tạp, nhìn ở đây từ bên trái, bao gồm tất cả các cấu trúc khác của não trước, v _ xử lý thông tin bậc cao khó xác định hơn . Những khu vực sau này được đặt tên chung là vỏ não liên kết, được đặt tên như vậy vì chúng tích hợp hoặc liên kết thông tin từ các phương thức cảm giác khác nhau và từ trí nhớ. Để hiểu được vỏ não, cần có một lộ trình giải phẫu. Nhìn từ bên trái, bán cầu não trái trông giống như một chiếc găng tay đấm bốc dành cho tay phải với các ngón tay hướng về phía trước, ngón cái hướng ra ngoài và cổ tay ở phía sau. 'Ngón cái" khu vực là thùy thái dương, các ngón tay là thùy trán, mu bàn tay là thùy đỉnh và cổ tay là thùy chẩm (xem Hình 47.4A). Bán cầu não phải cho thấy hình ảnh phản chiếu của sự sắp xếp này. Chúng ta sẽ xem xét từng thùy riêng biệt. Thùy thái dương Vùng phía trên của thùy thái dương tiếp nhận và xử lý thông tin thính giác. Các vùng liên kết của thùy này liên quan đến việc nhận biết, xác định và đặt tên các đối tượng. Tổn thương thùy thái dương dẫn đến chứng rối loạn gọi là chứng mất trí nhớ, trong đó cá nhân nhận thức được một vật thể nhưng không thể xác định được nó. Tổn thương ở một khu vực nhất định của thùy thái dương dẫn đến việc không thể nhận diện khuôn mặt. Ngay cả những người quen cũ cũng không thể được xác định bằng đặc điểm khuôn mặt, mặc dù họ có thể được xác định bằng các đặc điểm khác như giọng nói, đặc điểm cơ thể và tư thế. Sử dụng khỉ, người ta có thể ghi lại hoạt động của các tế bào thần kinh ở vùng này phản ứng có chọn lọc với khuôn mặt nói chung. Những tế bào thần kinh này không phản ứng với các kích thích khác trong trường thị giác và khả năng phản ứng của chúng giảm đi nếu một số đặc điểm trên khuôn mặt bị thiếu hoặc xuất hiện ở những vị trí không thích hợp (Hình 47.5). Tổn thương ở các vùng liên kết khác của thùy thái dương gây ra sự suy giảm khả năng hiểu ngôn ngữ nói, mặc dù khả năng nói, đọc và viết có thể còn nguyên vẹn. Thùy trán Thùy trán và thùy đỉnh được ngăn cách bởi một thung lũng sâu gọi là rãnh trung tâm. Một dải vỏ não thùy trán ngay phía trước rãnh trung tâm được gọi là (B) Đọc Mùi Vị Thính giác Vùng thị giác sơ cấp Nhận diện khuôn mặt Vỏ não vận động sơ cấp Trung ương (điều khiển vận động) Lời nói Vỏ não cảm giác cơ thể sơ cấp (xúc chạm và áp lực) Nhận thức cơ thể Ngôn ngữ 47.4 Não người (A) Mỗi bán cầu não được chia thành các thùy trán, thùy thái dương, thùy đỉnh và thùy chẩm. (B) Các chức năng khác nhau được tập trung ở các khu vực cụ thể của bốn thùy não. Đi tới Hoạt động 47.1 Cuộc sống của bộ não con người 0e.com/ac47. 1 vỏ não vận động sơ cấp (xem Hình 47.4B). Các tế bào thần kinh ở vùng này điều khiển các cơ ở các bộ phận cụ thể của cơ thể; các bộ phận của cơ thể đã được ánh xạ lên vỏ não vận động sơ cấp,phần lớn trong các thủ tục phẫu thuật thần kinh. Là một phần của quy trình này, các điện cực được sử dụng để kích thích các vùng nhỏ của vỏ não. Ở khu vực phía trước rãnh trung tâm, sự kích thích làm cho các cơ cụ thể co lại. Các bộ phận của cơ thể được điều khiển vận động tinh như mặt và tay có biểu hiện không cân đối (Hình 47.6A). Sự kích thích của các tế bào thần kinh ở vỏ não vận động sơ cấp gây ra các cơn co giật cơ chứ không phải các cử động phối hợp. Các chức năng liên kết của thùy trán rất đa dạng và được mô tả tốt nhất là liên quan đến cảm giác và lập kế hoạch. Họ góp phần đáng kể vào tính cách. Những người có / \ Tế bào thần kinh này phản ứng tối đa với một khuôn mặt hoàn chỉnh nhìn từ phía trước. 47.5 "Tế bào thần kinh mặt" trong Một Vùng của Thùy thái dương Các dấu vết điện cực biểu thị tốc độ hoạt động của một tế bào thần kinh ở thùy thái dương của một con khỉ để phản ứng với những hình ảnh hiển thị bên dưới chúng. Mức độ bắn cao nhất được kích thích bởi sự xuất hiện của một khuôn mặt hoàn chỉnh.

 47.6 Cơ thể được biểu hiện bằng động cơ sơ cấp và các vỏ não cảm giác cơ thể sơ cấp Các tế bào thần kinh trong vỏ não vận động sơ cấp (A) điều khiển các cơ ở các bộ phận cụ thể của cơ thể, trong khi tế bào thần kinh ở vỏ não cảm giác cơ thể sơ cấp (B) nhận thông tin từ các bộ phận cụ thể của cơ thể. Vị trí của các tế bào thần kinh này trong mỗi vỏ não tương ứng với "bản đồ" vùng nào trên cơ thể được đại diện tương ứng với lượng phân bố mà chúng nhận được. Vận động Phần bên trái của vỏ não giao tiếp với phần bên phải của cơ thể và ngược lại. Lưỡi hàm cảm giác thân thể y; Họng (A) Vỏ não vận động nguyên phát (B) Tổn thương thùy trán vỏ não cảm giác nguyên phát gây ra những thay đổi mạnh mẽ về tính cách và khó lập kế hoạch cho các sự kiện trong tương lai. Một trường hợp kịch tính về tổn thương thùy trán là câu chuyện của Phineas Gage, người vào năm 1848 là một quản đốc xây dựng đường sắt trẻ tuổi cần cù và có trách nhiệm. Sau đó, một vụ nổ xảy ra đã khiến một thanh sắt dài 3 cm, rộng 3 cm xuyên qua não anh. Cây gậy đi vào đầu Gage ngay dưới mắt trái, xuyên qua thùy trán và thoát ra khỏi đỉnh đầu (Hình 47.7). Điều đáng chú ý là Gage sống sót nhưng anh lại là

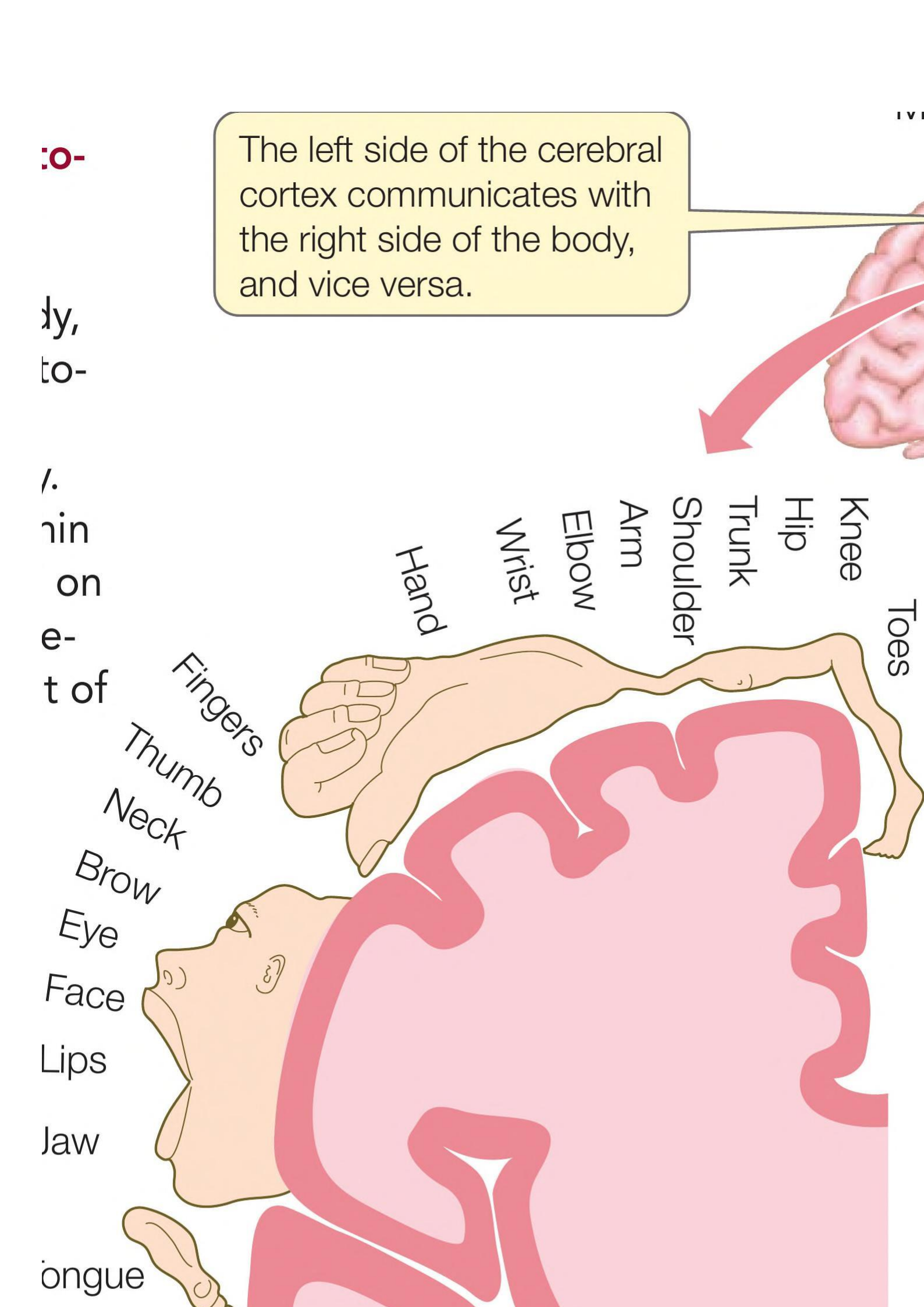
một con người hoàn toàn khác. Anh ta hay gây gổ, thiếu kiên nhẫn, cố chấp và sử dụng ngôn ngữ tục tĩu, điều mà anh ta chưa bao giờ làm trước đây. Anh ta mất việc ở ngành đường sắt và trải qua những ngày làm nghề trôi dạt, kiếm tiền bằng cách kể câu chuyện của mình và trưng bày những vết sẹo của mình (và chiếc bàn ủi). Ông qua đời vì một cơn động kinh vào năm 1860, ở tuổi 38. Nếu bạn ở Boston, bạn có thể đến thăm ông ấy - hộp sọ, mặt nạ tử thần và thanh sắt của ông ấy đang được trưng bày tại Bảo tàng Giải phẫu Warren của Đại học Y Harvard. Trường học. THùy đỉnh Dải vỏ não thùy đỉnh ngay phía sau rãnh trung tâm là vỏ não cảm giác thân thể nguyên phát (xem Hình 47.4B). Khu vực này nhận thông tin về cảm giác và áp lực được truyền từ cơ thể qua đồi thị. Toàn bộ bề mặt cơ thể có thể được ánh xạ lên vỏ não cảm giác cơ thể nguyên phát (Hình 47.6B). Các vùng trên cơ thể có mật độ cơ chế xúc giác cao và có khả năng phân biệt tốt khi chạm vào (chẳng hạn như môi và ngón tay) có diện tích lớn không cân xứng. Nếu một vùng rất nhỏ của vỏ não cảm giác thân thể sơ cấp được kích thích 47.7 Một trải nghiệm thay đổi tâm trí Phineas Gage đã sống sót một cách kỳ diệu sau một vụ tai nạn xây dựng đường sắt ở thế kỷ 19, trong đó một vụ nổ đã thổi một thanh sắt xuyên qua não của anh ấy. Tuy nhiên, tính cách của anh ta đã bị thay đổi vĩnh viễn từ một quản đốc có trách nhiệm thành một kẻ lang thang hay gây gổ. Đường đi của thanh sắt xuyên qua não của Gage được chồng lên trên bản tái tạo hộp sọ của anh ta. Bộ phận sinh dục

:o-

dy,
to-

/.
nin
on
e-
t of

The left side of the cerebral cortex communicates with the right side of the body, and vice versa.



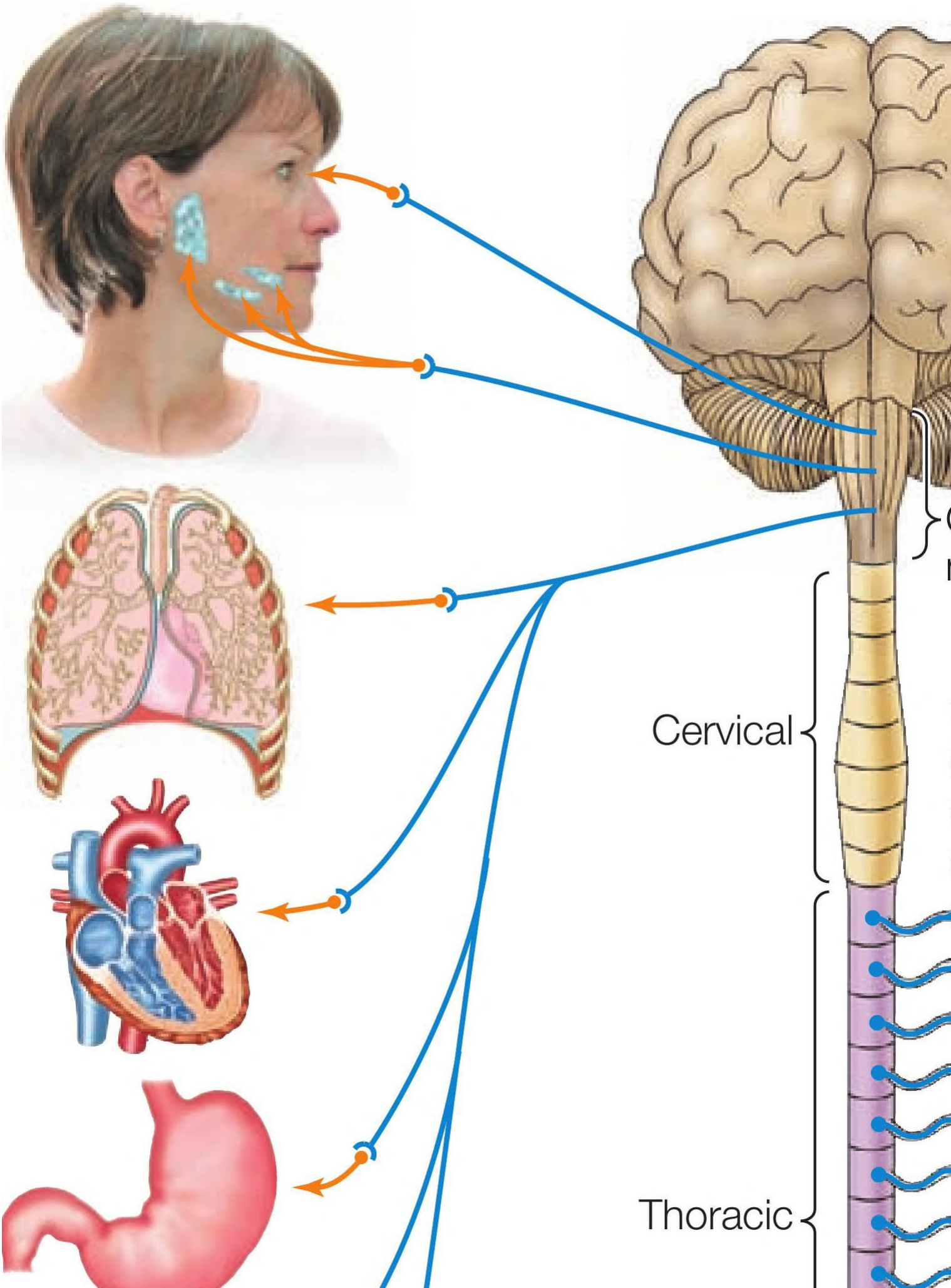




47.2 Thông tin được xử lý bởi Mạng thần kinh như thế nào? 973 47.8 Sự phát triển của bộ não con người Kích thước não tỷ lệ với kích thước cơ thể ở nhiều loài động vật có xương sống. Những loài linh trưởng cấp cao hơn có bộ não lớn hơn so với dự đoán của mối tương quan và con người đứng ngoài mối quan hệ này với bộ não lớn hơn nhiều. Sự gia tăng kích thước não ở con người chủ yếu là do sự gia tăng của vỏ não. Bộ não con người cũng rất phức tạp và phần lớn được dành cho các chức năng liên kết. bộ não lớn hơn nhiều so với kích thước cơ thể của chúng được dự đoán. Tuy nhiên, mối tương quan giữa kích thước não và kích thước cơ thể không nói lên toàn bộ câu chuyện về quá trình tiến hóa não bộ của con người. Trong Hình 45.19, so sánh bộ não của bốn loài động vật có xương sống, chúng ta thấy rằng não trước lớn hơn các vùng não khác, và ở động vật có vú, điều này được coi là một sự tinh chỉnh của vỏ não. Nếu chúng ta chỉ nhìn vào động vật có vú. Trọng lượng cơ thể tính bằng kilôgam (thang log) một đặc điểm khác là mức độ co giật của vỏ não. Vì vỏ não là một mảng tế bào thần kinh hai chiều, nhiều lớp nên diện tích vỏ não tăng lên nhờ các nếp gấp, đây là hiện tượng lớn nhất ở người. Và cuối cùng, phần trăm vỏ não là vỏ não liên kết (tức là các vùng não dành cho việc tích hợp thông tin) cho đến nay là lớn nhất ở con người. Chính những thay đổi tiến hóa này, chủ yếu ở vỏ não, đã cung cấp nguồn lực cho năng lực trí tuệ của con người - chủ đề mà chúng ta sẽ quay lại ở cuối chương. Hệ thống thần kinh trung ương giao tiếp với phần còn lại của cơ thể thông qua hệ thống thần kinh ngoại biên. Chúng ta ý thức được một số thông tin giác quan đi vào hệ thần kinh trung ương, nhưng chúng ta không ý thức được những thông tin hướng tâm khác được sử dụng trong việc điều hòa sinh lý. Các vùng khác nhau của não có chức năng cụ thể. Sự tiến hóa của bộ não con người đã dẫn đến sự gia tăng đáng kể vỏ não dành cho việc tích hợp thông tin. â€¢ Giải thích mối liên hệ giữa các bộ phận chức năng chính của hệ thần kinh với nguồn gốc của chúng trong ống thần kinh phôi thai. Xem trang 968-969 và Hình 47.2 â€¢ Mô tả mối quan hệ không gian và chức năng của các bộ phận chính của telencephalon. Xem trang 970-971 và Hình 47.4. Những đặc điểm nào giúp phân biệt bộ não con người với bộ não của các động vật có vú khác? Xem trang. 973 và Hình 47.8 Sau khi mô tả ngắn gọn cấu trúc và chức năng của các vùng khác nhau trong hệ thần kinh, bây giờ chúng ta sẽ khám phá một số ví dụ về cách xử lý thông tin bởi mạch thần kinh ở một số vùng não cụ thể. RECAP (47^ bằng điện, đối tượng cho biết họ cảm thấy những cảm giác cụ thể, chẳng hạn như xúc giác, ở một bộ phận cục bộ của cơ thể. Chức năng liên kết chính của thùy đỉnh là tham gia vào các kích thích phức tạp. Tổn thương ở thùy đỉnh phải gây ra một tình trạng gọi là đối bên hội chứng bỏ bê, trong đó cá nhân có xu hướng bỏ qua các kích thích từ phía bên trái của cơ thể hoặc trường thị giác bên trái.Những người như vậy gặp khó khăn khi thực hiện các nhiệm vụ phức tạp, chẳng hạn như mặc quần áo bên trái cơ thể; một người đàn ông đau khổ có thể không cạo được phần bên trái của khuôn mặt mình. Khi được yêu cầu sao chép các bức vẽ đơn giản, người có hội chứng này có thể làm tốt phần bên phải của bức vẽ nhưng không làm tốt được phần bên trái. Vỏ não đỉnh không đối xứng về vai trò của nó trong việc chú ý. Tổn thương ở vỏ não bên trái không gây ra tình trạng bỏ bê phần bên phải của cơ thể như nhau. Chúng ta sẽ thấy sự bất đối xứng tương tự trong chức năng vỏ não ở phần sau của chương khi chúng ta thảo luận về ngôn ngữ. Thùy chẩm Thùy chẩm tiếp nhận và xử lý thông tin thị giác. Các vùng liên kết của vỏ não chẩm rất cần thiết để hiểu thế giới thị giác và chuyển trải nghiệm thị giác sang ngôn ngữ. Một số thâm hụt do thiệt hại ở những khu vực này là cụ thể. Trong một trường hợp, một phụ nữ bị thương nhẹ không thể nhìn thấy chuyển động. Tầm nhìn của cô vẫn còn nguyên vẹn, nhưng cô chỉ có thể nhìn thấy thác nước dưới dạng hình ảnh tĩnh và một chiếc ô tô đang tiến tới chỉ là một loạt vật thể đứng yên ở những khoảng cách khác nhau. Kích thước của bộ não con người nằm ngoài đường cong JD 03 O E 03 03 CD 03 m Con người đôi khi được gọi là "linh trưởng não lớn" và đó là một đặc tính chính xác. Ở các loài động vật có xương sống, có mối tương quan giữa kích thước cơ thể và kích thước não (Hình 47.8). Các loài linh trưởng bậc cao hơn như tinh tinh, khỉ đầu chó và khỉ đột đều nằm trên đường hồi quy này, nhưng con người nổi bật hơn vì chúng ở trên đường hồi quy rất xa. Khỉ đột lớn hơn nhiều so với con người nhưng chúng có bộ não nhỏ hơn. Voi và cá voi có bộ não lớn nhưng chúng lại gần với đường hồi quy hơn. Cá heo và con người nổi bật vì có Mạng lưới thần kinh xử lý thông tin như thế nào? Các chức năng cụ thể được tập trung ở các bộ phận cụ thể của hệ thần kinh và phụ thuộc vào các mạch hoặc mạng lưới thần kinh trong các cấu trúc đó. Trọng tâm chính của khoa học thần kinh hiện đại là tìm hiểu các chức năng khác nhau của hệ thần kinhnhưng cô chỉ có thể nhìn thấy thác nước như một hình ảnh tĩnh, và một chiếc ô tô đang tiến tới chỉ là một loạt vật thể đứng yên ở những khoảng cách khác nhau. Kích thước của bộ não con người nằm ngoài đường cong JD 03 O E 03 03 CD 03 m Con người đôi khi được gọi là "linh trưởng não lớn" và đó

là một đặc tính chính xác. Ở các loài động vật có xương sống, có mối tương quan giữa kích thước cơ thể và kích thước não (Hình 47.8). Các loài linh trưởng bậc cao hơn như tinh tinh, khỉ đầu chó và khỉ đột đều nằm trên đường hồi quy này, nhưng con người nổi bật hơn vì chúng ở trên đường hồi quy rất xa. Khỉ đột lớn hơn nhiều so với con người nhưng chúng có bộ não nhỏ hơn. Voi và cá voi có bộ não lớn nhưng chúng lại gần với đường hồi quy hơn. Cá heo và con người nổi bật vì có Mạng lưới thần kinh xử lý thông tin như thế nào? Các chức năng cụ thể được tập trung ở các bộ phận cụ thể của hệ thần kinh và phụ thuộc vào các mạch hoặc mạng lưới thần kinh trong các cấu trúc đó. Trọng tâm chính của khoa học thần kinh hiện đại là tìm hiểu các chức năng khác nhau của hệ thần kinhnhưng cô chỉ có thể nhìn thấy thác nước như một hình ảnh tĩnh, và một chiếc ô tô đang tiến tới chỉ là một loạt vật thể đứng yên ở những khoảng cách khác nhau. Kích thước của bộ não con người nằm ngoài đường cong JD 03 O E 03 03 CD 03 m Con người đôi khi được gọi là "động vật linh trưởng não lớn" và đó là một đặc tính chính xác. Ở các loài động vật có xương sống, có mối tương quan giữa kích thước cơ thể và kích thước não (Hình 47.8). Các loài linh trưởng bậc cao hơn như tinh tinh, khỉ đầu chó và khỉ đột đều nằm trên đường hồi quy này, nhưng con người nổi bật hơn vì chúng ở trên đường hồi quy rất xa. Khỉ đột lớn hơn nhiều so với con người nhưng chúng có bộ não nhỏ hơn. Voi và cá voi có bộ não lớn nhưng chúng lại gần với đường hồi quy hơn. Cá heo và con người nổi bật vì có Mạng lưới thần kinh xử lý thông tin như thế nào? Các chức năng cụ thể được tập trung ở các bộ phận cụ thể của hệ thần kinh và phụ thuộc vào các mạch hoặc mạng lưới thần kinh trong các cấu trúc đó. Trọng tâm chính của khoa học thần kinh hiện đại là tìm hiểu các chức năng khác nhau của hệ thần kinh

BỘ PHẬN ĐỐI HỢP PHÂN ĐỐI HỢP â–°C Dây thần kinh sọ J Cổ tử cung -< Hạch Celiac vùng ngực Thắt lưng cùng Thắt lưng Đồng tử Kích thích tiết nước bọt Hạn chế đường hô hấp Làm chậm nhịp tim Kích thích tiêu hóa Kích thích nhẹ sự hấp thu glucose và tổng hợp glycogen Kích thích hoạt động của ruột Kích thích bàng quang co bóp Kích thích kích thích dương vật hoặc âm vật Kích thích tiết epinephrine và norepinephrine Hạch mạc treo ruột kém Các tế bào thần kinh Noradrenergic (hậu hạch) Tế bào thần kinh cholinergic (tiền hạch) Tế bào thần kinh cholinergic (hậu hạch) Làm giãn đồng tử Ức chế tiết nước bọt Thư giãn đường thở Tăng tốc nhịp tim Ức chế tiêu hóa Kích thích phân hủy glycogen và giải phóng glucose Ức chế hoạt động của ruột Thư giãn bàng quang Kích thích cực khoái, co thắt âm đạo 47.9 Hệ thần kinh tự trị Hệ thần kinh tự trị là chia thành hệ giao cảm và phó giao cảm. Hai bộ phận này hoạt động đối lập nhau về tác dụng đối với hầu hết các cơ quan; một kết quả là tăng lên và kết quả kia là giảm hoạt động. hệ thống, từ phản xạ đơn giản đến học tập và trí nhớ phức tạp, được thực hiện bằng sự tương tác của các tế bào thần kinh trong các mạch. Hai ví dụ được nghiên cứu rộng rãi về cách mạng lưới thần kinh xử lý thông tin là hệ thống thần kinh tự trị (đường dẫn đầu ra) và hệ thống thị giác (đường dẫn đầu vào). Con đường của hệ thống thần kinh tự trị kiểm soát các chức năng sinh lý không tự nguyện Hệ thống thần kinh tự trị, hay ANS, bao gồm các con đường đầu ra của CNS kiểm soát các chức năng không tự nguyện, chẳng hạn như nhịp tim, lưu lượng máu, đổ mồ hôi và các hoạt động tiêu hóa. Sự kiểm soát của nó đối với các cơ quan và mô khác nhau là rất quan trọng đối với cân bằng nội môi. ANS có hai bộ phận, giao cảm và phó giao cảm, hoạt động đối lập nhau trong tác động lên hầu hết các cơ quan: một bộ phận làm tăng hoạt động và bộ phận kia làm giảm hoạt động (Hình 47.9). Các bộ phận giao cảm và phó giao cảm có thể dễ dàng phân biệt bằng giải phẫu, chất dẫn truyền thần kinh và hoạt động của chúng. Các chức năng được biết đến nhiều nhất của ANS là chức năng của bộ phận giao cảm tạo ra phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy: tăng nhịp tim, huyết áp và cung lượng tim và chuẩn bị cho cơ thể trong trường hợp khẩn cấp (xem Hình 41.3). Ngược lại, phân hệ phó giao cảm làm chậm nhịp tim và hạ huyết áp; hành động của nó được mô tả là "nghỉ ngơi và tiêu hóa". Thật là hấp dẫn khi nghĩ rằng sự phân chia thông cảm làm mọi việc tăng tốc và sự phân chia giao cảm làm mọi việc chậm lại, nhưng nó không đơn giản như vậy; ví dụ,


Cervical
Thoracic

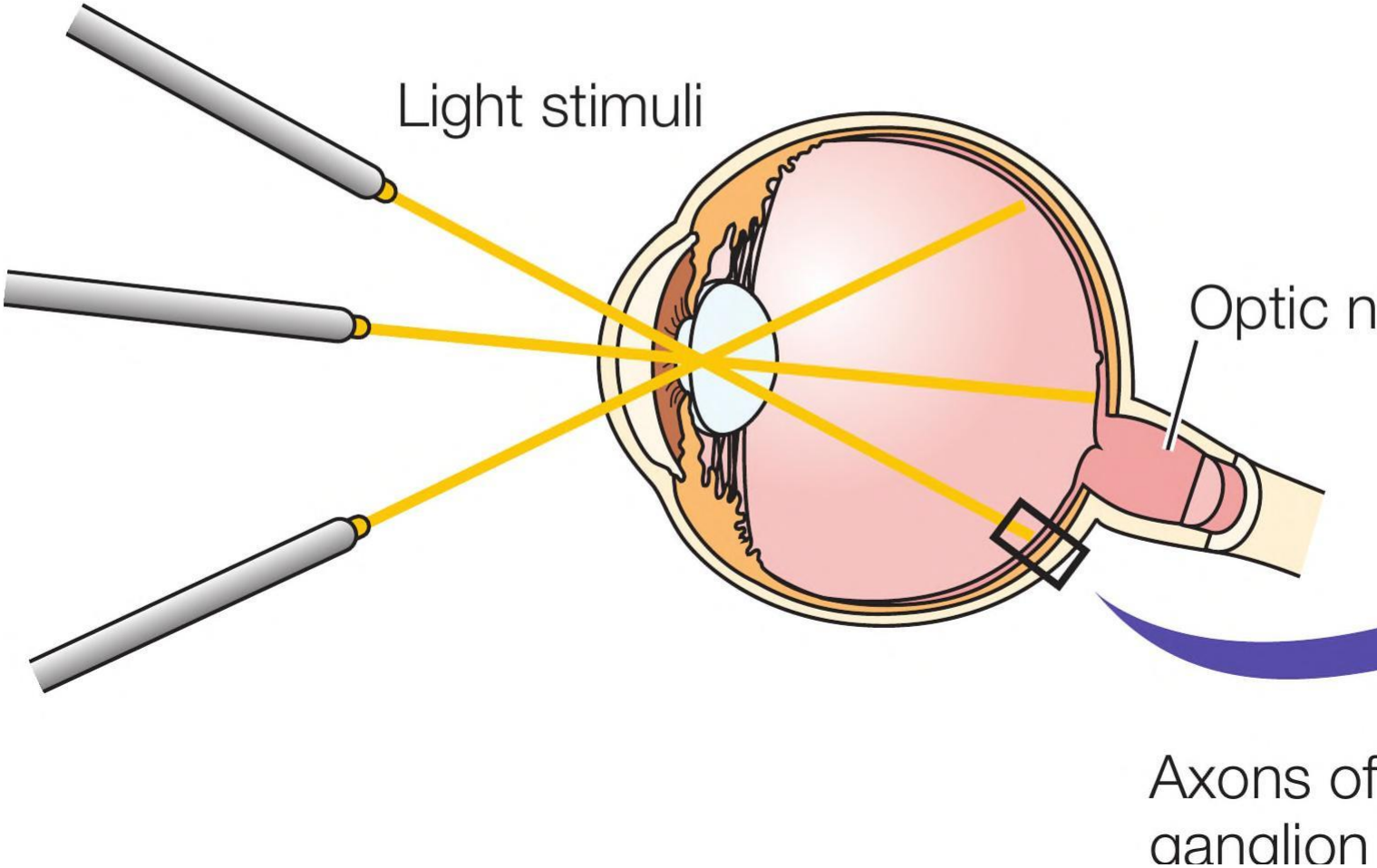
47.2 Thông tin được xử lý bởi Mạng thần kinh như thế nào? Bộ phận giao cảm 975 làm chậm hệ thống tiêu hóa trong khi bộ phận giao cảm làm tăng tốc nó. Cho dù là giao cảm hay phó giao cảm, mọi con đường ly tâm tự chủ đều bắt đầu bằng tế bào thần kinh cholinergic (nghĩa là tế bào thần kinh sử dụng acetylcholine làm chất dẫn truyền thần kinh) có thân tế bào ở thân não hoặc tủy sống. Những tế bào này được gọi là tế bào thần kinh tiền hạch vì tế bào thần kinh thứ hai trong con đường mà chúng khớp thần kinh nằm trong một tập hợp các tế bào thần kinh bên ngoài hệ thần kinh trung ương được gọi là hạch (hạch số nhiều). Tế bào thần kinh thứ hai được gọi là tế bào thần kinh hậu hạch vì sợi trục của nó kéo dài ra khỏi hạch. Sợi trục của nơron hậu hạch khớp thần kinh với các tế bào trong cơ quan đích (xem Hình 47.9). Các tế bào thần kinh hậu hạch của phân khu giao cảm được gọi là noradrenergic vì chúng sử dụng norepinephrine (còn được gọi là noradrenaline) làm chất dẫn truyền thần kinh. Ngược lại, các tế bào thần kinh hậu hạch của phân hệ phó giao cảm lại có tính chất cholinergic. Trong các cơ quan nhận cả tín hiệu giao cảm và phó giao cảm, các tế bào đích phản ứng theo cách ngược lại với norepinephrine và acetylcholine. Ví dụ, điều này xảy ra ở một vùng của tim gọi là máy tạo nhịp tim, nơi tạo ra nhịp tim. Kích thích dây thần kinh giao cảm đến tim hoặc nhỏ giọt norepinephrine vào tế bào điều hòa nhịp tim sẽ làm tăng tốc độ bắn của chúng và khiến tim đập nhanh hơn. Ngược lại, kích thích dây thần kinh phó giao cảm đến tim hoặc nhỏ giọt acetylcholine vào tế bào điều hòa nhịp tim sẽ làm giảm tốc độ bắn của chúng và khiến tim đập chậm hơn. Các bộ phận giao cảm và phó giao cảm của ANS cũng có thể được phân biệt bằng giải phẫu. Các tế bào thần kinh tiền hạch của hệ phó giao cảm đến từ các dây thần kinh sọ của thân não và vùng cùng (thấp nhất) của tủy sống; những nhánh giao cảm đến từ vùng ngực và vùng thắt lưng của tủy sống (xem Hình 47.9). Hầu hết các hạch của bộ phận giao cảm được xếp thành hai chuỗi, một chuỗi ở hai bên tủy sống. Các hạch phó giao cảm nằm gần các cơ quan đích. Hệ thống thần kinh tự trị là một liên kết quan trọng giữa CNS và nhiều chức năng sinh lý. Sự kiểm soát của nó đối với các cơ quan và mô khác nhau là rất quan trọng đối với cân bằng nội môi. Bất chấp sự phức tạp của ANS, công việc của các nhà sinh học thần kinh và sinh lý học trong nhiều thập kỷ đã giúp người ta hiểu được chức năng của nó về mặt đặc tính và mạch thần kinh. Hệ thống thị giác là một ví dụ về sự tích hợp thông tin của vỏ não. Hệ thống thị giác là một trong những đường dẫn đầu vào được nghiên cứu nhiều nhất đến hệ thần kinh trung ương. Trong Phần 46.4, chúng tôi đã mô tả cách ánh sáng chiếu vào võng mạc tạo ra các tín hiệu được truyền qua các mạch tế bào của võng mạc, tạo ra điện thế hoạt động trong dây thần kinh thị giác.Nhưng hệ thần kinh trung ương sử dụng thông tin này như thế nào để tái tạo lại thế giới thị giác trong não? Các thí nghiệm nghiên cứu câu hỏi này là một số thí nghiệm nổi tiếng nhất trong sinh học thần kinh. TRƯỜNG TIẾP NHẬN VÕNG MÓNG Phần 46.4 đã mô tả cách tế bào hạch võng mạc thu thập thông tin từ một số cơ quan cảm quang - một ví dụ về "sự hội tụ của thông tin." Mỗi tế bào hạch đang truyền đạt đến não một điều gì đó không chỉ đơn giản là sự hiện diện hay vắng mặt hay cường độ ánh sáng chiếu vào một phần của võng mạc. Tế bào hạch võng mạc lấy thông tin gì từ các tế bào cảm quang? Câu hỏi này đã được giải quyết trong các thí nghiệm cổ điển của Stephen Kuffler, lúc đó tại Đại học Johns Hopkins. Ông đã sử dụng các điện cực để ghi lại hoạt động của các tế bào hạch đơn của mắt mèo đồng thời kích thích võng mạc của chúng bằng các đốm sáng (Hình 47.10). Những thí nghiệm này là điểm khởi đầu để hiểu cách não tập hợp thông tin từ các tế bào đơn lẻ để tạo ra hình ảnh trực quan - nói cách khác là về cách não nhìn thấy. Các thí nghiệm của Kuffler cho thấy mỗi tế bào hạch có một trường tiếp nhận được xác định rõ ràng bao gồm một nhóm tế bào cảm quang nhận ánh sáng từ một khu vực nhỏ của toàn bộ trường thị giác. Kích thích các cơ quan cảm quang này bằng ánh sáng sẽ kích hoạt tế bào hạch, tế bào này sẽ gửi điện thế hoạt động đến đồi thị và tới vỏ não thị giác (khu vực thùy chẩm nơi xử lý thông tin thị giác; xem Hình 47.4). Do đó, thông tin từ nhiều cơ quan cảm quang được truyền đến não dưới dạng một thông điệp duy nhất. Các tế bào cảm quang riêng lẻ có thể đóng góp vào các trường tiếp nhận của nhiều tế bào hạch, do đó các trường tiếp nhận chồng lên nhau. Trường tiếp nhận của hầu hết các tế bào hạch đều có dạng hình tròn, nhưng việc một điểm ánh sáng rơi vào trường tiếp nhận sẽ kích thích hay ức chế tế bào hạch của nó phụ thuộc cả vào bản chất của trường tiếp nhận và nơi điểm ánh sáng chiếu vào nó. Các trường tiếp nhận có một tâm và một đường bao quanh đồng tâm và có thể là "ở giữa" hoặc "lệch trung tâm." Ánh sáng chiếu vào trung tâm của trường tiếp nhận ở trung tâm sẽ kích thích tế bào hạch và ánh sáng chiếu vào trung tâm của trường tiếp nhận ngoài trung tâm sẽ ức chế tế bào hạch. Ánh sáng chiếu vào vùng bao quanh có tác dụng ngược lại: vùng bao quanh dành cho trường tiếp nhận ở trung tâm sẽ ức chế tế bào hạch và vùng bao quanh dành cho trường ngoài trung tâm là kích thích. Do đó, hoạt động của tế bào hạch phản ánh mức độ kích

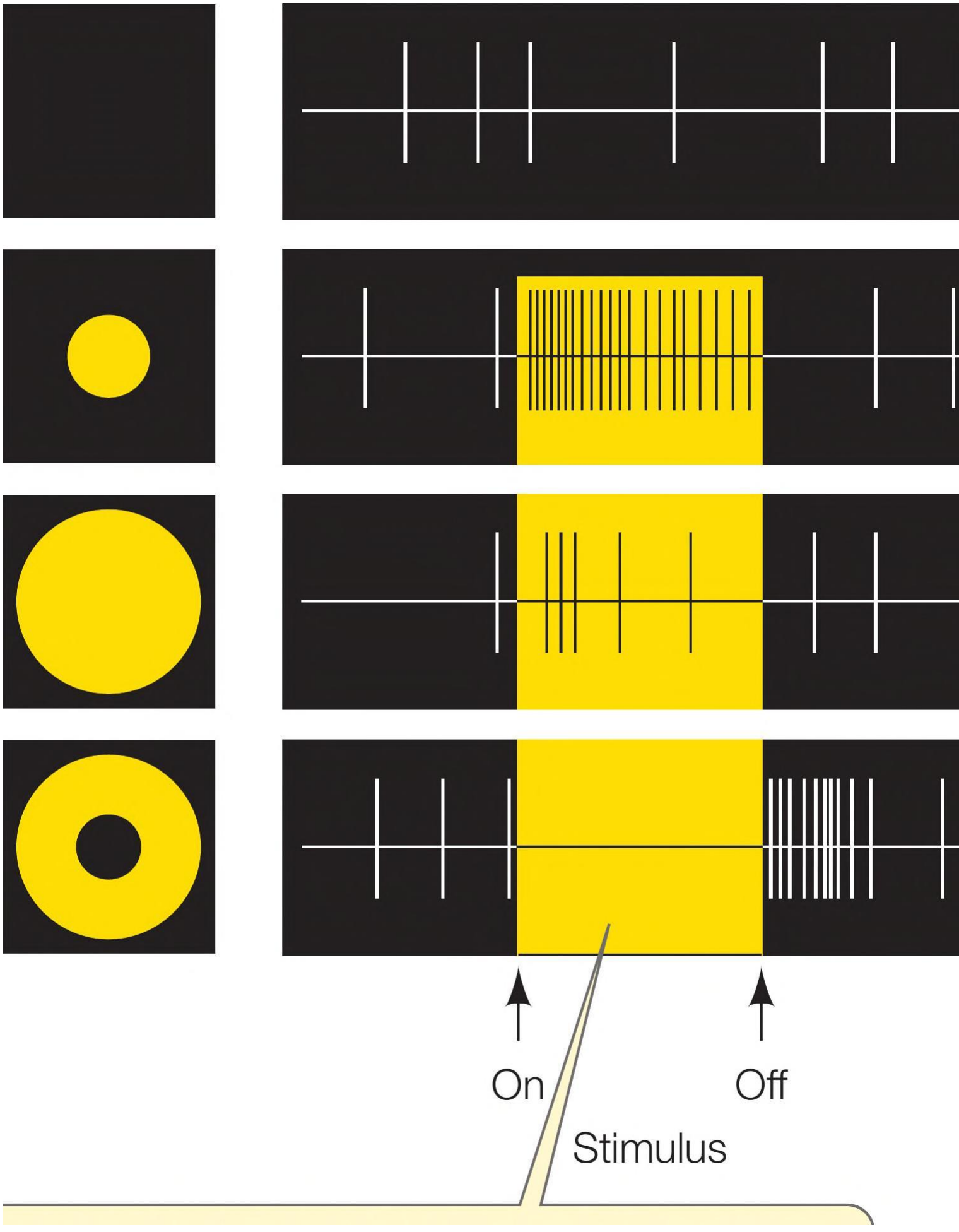
thích ánh sáng ở trung tâm và mức độ xung quanh trường tiếp nhận của nó (xem Hình 47.10). Hiệu ứng trung tâm luôn mạnh hơn hiệu ứng xung quanh. Do đó, một chấm ánh sáng nhỏ trực tiếp vào trung tâm của trường tiếp nhận sẽ có tác dụng tối đa, còn kích thích ánh sáng lớn hơn chiếu sáng trung tâm và các phần xung quanh sẽ có tác dụng nhỏ hơn.Một mảng ánh sáng đồng đều chiếu đều vào trung tâm và xung quanh có rất ít ảnh hưởng đến tốc độ bắn của tế bào hạch đối với trường tiếp nhận đó. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 47.1 Trường tiếp nhận trực quan [HlwÂ£ Lifel 0e.com/at47. 1 Các tế bào trong võng mạc được kết nối với nhau như thế nào để tạo ra trường tiếp nhận? Hãy nhớ ở Phần 46.4 rằng các tế bào cảm quang khớp thần kinh với tế bào lưỡng cực và tế bào lưỡng cực với tế bào hạch. Kiểu kết nối này mô tả mối quan hệ giữa các tế bào cảm quang ở trung tâm của trường tiếp nhận. Các tế bào cảm quang ở khu vực xung quanh điều chỉnh sự giao tiếp giữa các tế bào cảm quang trung tâm và các tế bào lưỡng cực của chúng thông qua các kết nối bên của các tế bào ngang và tế bào amacrine. Do đó, trường tiếp nhận của tế bào hạch cho kết quả

976 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn NVESTIGATINGLIFE ^^ ^^ ^^ ^^ 47.10 Mắt nói gì với não? Các thí nghiệm của Stephen Kuffler đã ghi lại hoạt động của các tế bào hạch đơn trong mắt mèo. Những thí nghiệm đột phá này cho thấy sự tồn tại của trường tiếp nhận hình tròn đối với mỗi tế bào hạch của võng mạc. Tín hiệu từ các tế bào cảm quang trong trường tiếp nhận có thể bị kích thích hoặc ức chế đối với tế bào hạch, tế bào này sẽ gửi điện thế hoạt động qua dây thần kinh thị giác đến não.3 GIẢ THUYẾT Các tế bào hạch võng mạc bị kích thích hoặc bị ức chế bởi các kích thích sáng và tối tác động lên các vùng cục bộ của võng mạc võng mạc. Phương pháp 1 . Đặt các điện cực bên cạnh một tế bào hạch võng mạc riêng lẻ. 2. Kích thích võng mạc bằng sự kết hợp khác nhau của các kích thích sáng và tối và ghi lại phản ứng của tế bào hạch. 3. Tiếp tục ghi lại và di chuyển các kích thích xung quanh võng mạc để tìm vùng nhạy cảm - trường tiếp nhận - cho một tế bào hạch cụ thể. Ghi lại điện thế hoạt động trong sợi trục của tế bào hạch Các sợi trục của tế bào hạch Tế bào hạch Tế bào lưỡng cực Tế bào cảm quang Kết quả Mô hình kích thích trên võng mạc Bóng tối hoàn toàn Điểm nhỏ rơi vào trung tâm của trường tiếp nhận Điểm lớn bao phủ trường tiếp nhận Vòng ánh sáng không bao gồm trung tâm của trường tiếp nhận Điện thế hoạt động trên -tế bào hạch trung tâm Điện thế hoạt động trong tế bào hạch ngoài trung tâm Một tế bào hạch ở trung tâm được kích thích tối đa khi ánh sáng chiếu vào trung tâm trường tiếp nhận của nó và bị ức chế bởi một vòng ánh sáng rơi vào vùng bao quanh trường tiếp nhận của nó. Một tế bào hạch ở ngoài trung tâm được kích thích tối đa khi ánh sáng rơi vào vùng bao quanh trường tiếp nhận của nó và bị ức chế khi ánh sáng rơi vào trung tâm của nó. KẾT LUẬN Các tế bào hạch sử dụng sự phân đôi xung quanh trung tâm để mã hóa các mô hình tương phản giữa ánh sáng và bóng tối. Truy cập BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan về tất cả các số liệu ĐIỀU TRA CUỘC SỐNG. aKuffler, S. W. 1953. Tạp chí Sinh lý học thần kinh 16: 37-68.

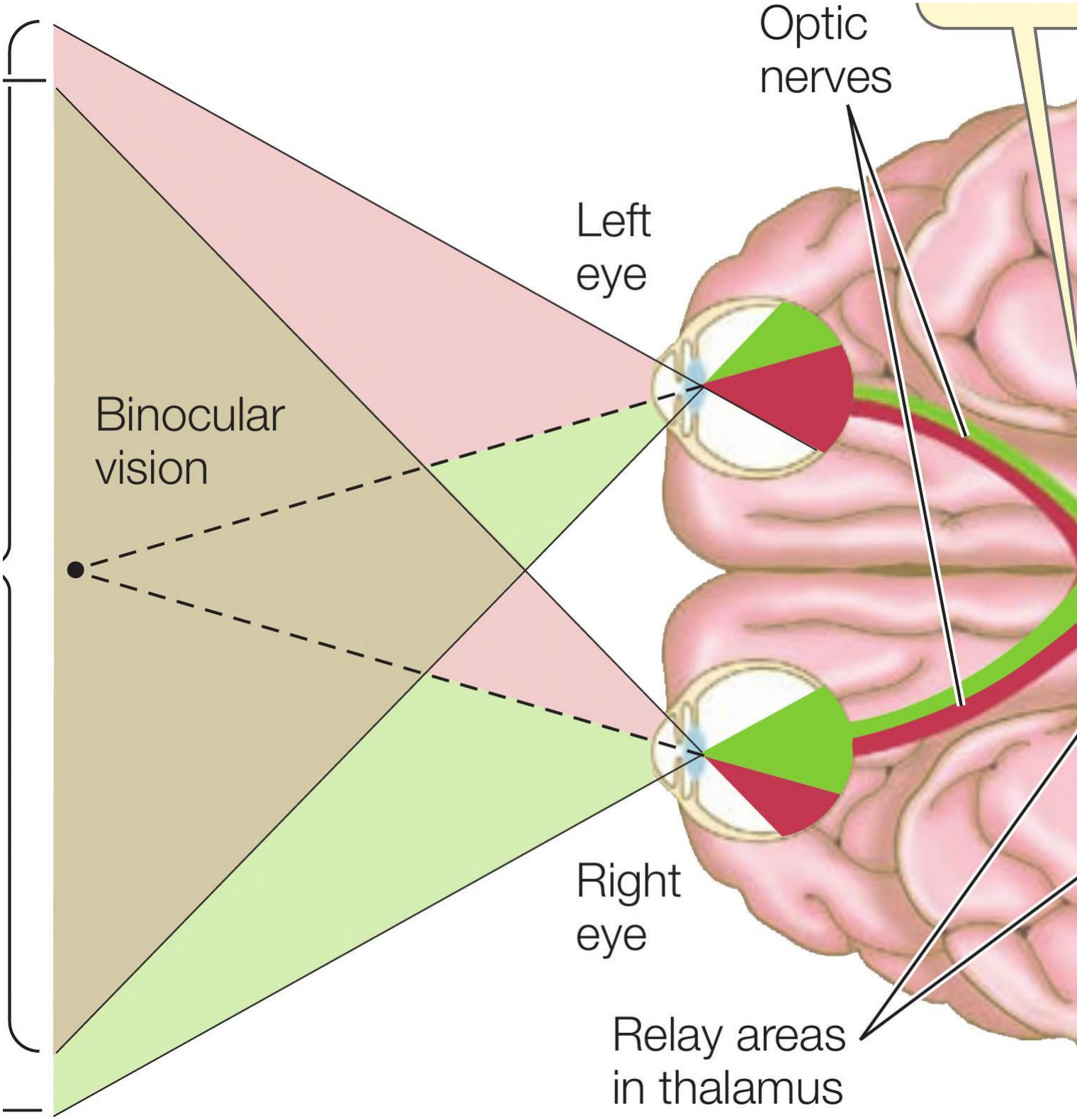
ganglion cell.

3. Continue recording and move the stimuli a
the retina to find the area of sensitivity—th
receptive field—for a specific ganglion cell.




On
Off
Stimulus

47.2 từ mô hình khớp thần kinh giữa các tế bào cảm quang, tế bào ngang, tế bào amacrine và tế bào lưỡng cực. Một bài học chung rút ra từ chuỗi sự kiện có vẻ khó hiểu này là sự ức chế cũng có thể quan trọng như sự kích thích trong mạch thần kinh. Tóm lại, mạch thần kinh của võng mạc dẫn đến việc tạo ra các tín hiệu trong các sợi trục của dây thần kinh thị giác đến não truyền đạt thông tin đơn giản về các kiểu tương phản của ánh sáng và bóng tối rơi trên các phần khác nhau của võng mạc. Nhưng một khi các điện thế hoạt động trong dây thần kinh thị giác đạt đến đích, não sẽ tích hợp chúng như thế nào để tạo nên hình ảnh trực quan về thế giới bên ngoài? 0j$E Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 47.2 f Xử lý thông tin trong võng mạc Lifel 0e.com/at47.2 CÁC TRƯỜNG TIẾP NHẬN CỦA CÁC TẾ BÀO TRONG VỎ THỊ GIÁC Các sợi trục của dây thần kinh thị giác kết thúc ở một vùng của đồi thị là trạm chuyển tiếp nhận thông tin từ cả mắt phải và mắt trái. Từ đồi thị, thông tin được mã hóa trong hoạt động của các sợi trục trong dây thần kinh thị giác sẽ được chuyển tiếp đến vỏ não thị giác ở thùy chẩm ở phía sau não. Vào những năm 1960, David Hubei và Torsten Wiesel của Đại học Harvard đã nghiên cứu hoạt động của các tế bào thần kinh trong vỏ não thị giác bằng cách chiếu các điểm và vạch ánh sáng lên võng mạc trong khi ghi lại hoạt động của các tế bào đơn lẻ trong vỏ não. Họ phát hiện ra rằng các tế bào thần kinh ở vỏ não thị giác, giống như tế bào hạch võng mạc, có trường tiếp nhận. Các tế bào thần kinh trong vỏ thị giác phản ứng có chọn lọc với các thanh ánh sáng có hướng khác nhau rơi trên võng mạc và trong một số trường hợp Thông tin được xử lý bởi Mạng thần kinh như thế nào? 977 trường hợp chuyển động của các thanh ánh sáng đó theo các hướng khác nhau. Khái niệm nảy sinh từ những thí nghiệm này là não tập hợp một hình ảnh tinh thần về thế giới thị giác bằng cách phân tích các cạnh trong các mô hình ánh sáng chiếu vào võng mạc. Mỗi võng mạc gửi một triệu sợi trục đến não, nhưng có hàng trăm triệu tế bào thần kinh ở vỏ não thị giác. Điện thế hoạt động từ một tế bào hạch võng mạc được hàng trăm tế bào thần kinh vỏ não tiếp nhận, mỗi tế bào thần kinh phản ứng với sự kết hợp khác nhau về hướng, vị trí, màu sắc và chuyển động của các đường tương phản theo mô hình ánh sáng và bóng tối rơi trên võng mạc. Tầm nhìn ba chiều là kết quả của các tế bào vỏ não nhận thông tin đầu vào từ cả hai mắt. Làm thế nào để chúng ta nhận biết các vật thể trong ba chiều? Câu trả lời ngắn gọn là hai mắt hướng về phía trước của một người nhìn thấy các trường thị giác chồng lên nhau nhưng hơi khác nhau - tức là con người có thị giác hai mắt. Người bị mù một mắt gặp khó khăn trong việc phân biệt khoảng cách. Những động vật có mắt ở hai bên đầu thay vì hướng về phía trước có tầm nhìn chồng chéo tối thiểu và kết quả là tầm nhìn sâu kém; tuy nhiên, họ có thể nhìn thấy những kẻ săn mồi đang bò lên từ mọi phía. Câu chuyện về cách bộ não tích hợp thông tin từ hai mắt bắt đầu từ đường đi của dây thần kinh thị giác.Hai dây thần kinh thị giác chạy dọc theo mặt dưới của não, nối ngay dưới vùng dưới đồi và sau đó lại tách ra (Hình 47.11 A). Nơi mà chúng tham gia được gọi là chiasm quang. Các sợi trục từ nửa võng mạc gần mũi nhất đi qua giao thoa thị giác và đi đến phía đối diện của não. Các sợi trục của mắt trái Não người (nhìn từ bên dưới) Vỏ não thị giác Thị giác bên phải -< trường (màu xanh lá cây) Hình ảnh bên trái â€¢< trường (màu đỏ) Thị giác hai mắt Mắt phải Mắt trái Mắt phải Các sợi trục từ vùng chuyển tiếp đến vỏ não thị giác / ; \ Dây thần kinh thị giác giao nhau ở giao thoa thị giác. Vỏ não thị giác được tổ chức thành các cột nhận thông tin đầu vào từ mắt phải và mắt trái. T~ /\ Tế bào hai mắt ở rìa các cột nhận đầu vào từ cả mắt phải và mắt trái, v _ _ _ J 47.1 1 Giải phẫu thị giác hai mắt (A) Mỗi mắt truyền thông tin về phía bên trái của não xử lý tất cả thông tin từ liên kết thị giác bên phải với cả hai bên não; tuy nhiên, phía bên phải của sân (màu xanh lá cây). (B) Vỏ não thị giác sắp xếp thông tin trường thị giác, não xử lý tất cả thông tin từ trường thị giác bên trái (màu đỏ) và sắp xếp xem thông tin đó đến từ mắt phải hay mắt trái.



978 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn Nửa ngoài của mỗi võng mạc không giao nhau ở giao thoa thị giác; các sợi trục từ võng mạc bên trái bên ngoài đi đến bên trái của não và ngược lại đối với các sợi trục từ võng mạc bên phải bên ngoài. Hệ quả chức năng của giao thoa thị giác là tất cả thông tin thị giác từ phía bên trái tầm nhìn của bạn khi bạn nhìn thẳng về phía trước sẽ chuyển sang phía bên phải não và tất cả thông tin thị giác từ phía bên phải của bạn. tầm nhìn sẽ đi về phía bên trái của não bạn. Những mối quan hệ này được thể hiện bằng màu đỏ và xanh lục trong Hình 47. 11 A. Các tế bào trong vỏ

não thị giác được tổ chức thành các sọc và cột. Các sọc đề cập đến tổ chức trên bề mặt của vỏ não và các cột liên quan đến tổ chức xuyên qua độ sâu của vỏ não (Hình 47.1 1 B). Các sọc và cột xen kẽ nhau tùy theo nguồn đầu vào của chúng: mắt trái, mắt phải, mắt trái, mắt phải, v.v. Các tế bào gần ranh giới giữa hai sọc hoặc cột nhận đầu vào từ cả hai mắt và do đó được gọi là tế bào hai mắt. Các tế bào hai mắt giải thích khoảng cách bằng cách đo sự chênh lệch giữa các điểm mà tại đó cùng một kích thích rơi vào hai võng mạc. Sự chênh lệch là gì? Đưa ngón tay của bạn ra trước mặt và nhìn vào nó bằng cách nhắm một mắt rồi nhắm mắt kia. Ngón tay của bạn dường như nhảy qua nhảy lại vì hình ảnh của nó rơi vào một vị trí khác nhau trên mỗi võng mạc. Lặp lại bài tập với một vật ở xa. Nó không nhảy qua nhảy lại nhiều vì có ít sự chênh lệch hơn về vị trí của hình ảnh trên hai võng mạc. Một số tế bào hai mắt phản ứng tối ưu với kích thích rơi vào cả hai võng mạc với sự chênh lệch cụ thể. Bộ tế bào hai mắt nào được kích thích tùy thuộc vào khoảng cách của kích thích. Khi nhìn vào một vật nào đó, chúng ta có thể phát hiện hình dạng, màu sắc, độ sâu và chuyển động của nó. Tất cả những thông tin này đến với nhau ở đâu? Có một tế bào nào chỉ nổ khi có một chiếc xe thể thao màu đỏ chạy ngang qua không? Câu trả lời cho điều đó là "không." Trải nghiệm hình ảnh cụ thể đến từ hoạt động đồng thời trong một tập hợp lớn các ô. Ngoài ra, hầu hết trải nghiệm thị giác đều được nâng cao nhờ thông tin từ các giác quan khác và từ trí nhớ, điều này giúp giải thích tại sao khoảng 75% vỏ não là vỏ não liên kết. RECAP (47.2 Thông tin trong hệ thần kinh được xử lý bằng các tương tác tế bào trong mạng lưới thần kinh. Các hành động đối nghịch của các bộ phận giao cảm và phó giao cảm của ANS có thể được hiểu theo nghĩa các con đường thần kinh chỉ bao gồm hai tế bào thần kinh. Thị giác liên quan đến sự tương tác phức tạp hơn của tế bào thần kinh, được tổ chức thành các trường tiếp nhận, để xử lý các mô hình ánh sáng và bóng tối rơi trên võng mạc. cơ sở cho các trường tiếp nhận của tế bào hạch võng mạc.Xem tr.975 và Hình 47.10 â€¢ Làm thế nào các tế bào trong vỏ não thị giác diễn giải thông tin về khoảng cách của một vật thể? Xem trang 977-978 và Hình 47.11 Bằng cách nghiên cứu mạch thần kinh của hệ thống thị giác và hệ thần kinh tự trị, bạn đã hiểu được cách thông tin đến hệ thống thần kinh trung ương và cách CNS kiểm soát các chức năng khác nhau của cơ thể. Nhưng còn những chức năng cao hơn của hệ thần kinh trung ương ở động vật có vú - những chức năng phức tạp giữa đầu vào và đầu ra, chẳng hạn như ngôn ngữ, học tập, trí nhớ và giấc mơ thì sao? Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? Không thể phủ nhận rằng các chức năng bậc cao của não được thảo luận trong các trang còn lại của chương này là phức tạp. Tuy nhiên, các nhà khoa học thần kinh, sử dụng nhiều kỹ thuật khác nhau, đang đạt được tiến bộ đáng kể trong việc tìm hiểu một số cơ chế tế bào và phân tử liên quan đến các quá trình đó. Cuộc thảo luận sau đây sẽ đề cập đến một số khía cạnh của não bộ và hành vi đặt ra những thách thức đối với các nhà khoa học thần kinh: giấc ngủ và giấc mơ, học tập và trí nhớ, sử dụng ngôn ngữ và ý thức. Giấc ngủ và giấc mơ được phản ánh qua các kiểu điện trong vỏ não. Một đặc điểm nổi bật của hành vi là chu kỳ ngủ và thức hàng ngày. Tất cả các loài chim và động vật có vú, có lẽ là tất cả các loài động vật có xương sống khác, và cả nhiều loài động vật không xương sống, đều ngủ. Con người chúng ta dành một phần ba cuộc đời để ngủ nhưng chúng ta không biết tại sao và như thế nào. Tuy nhiên, chúng ta biết rằng chúng ta cần phải ngủ. Mất ngủ làm suy giảm sự tỉnh táo và hiệu suất. Nhiều người trong xã hội chúng ta - chắc chắn là hầu hết sinh viên đại học - thường xuyên bị thiếu ngủ. Tai nạn và sai lầm nghiêm trọng gây nguy hiểm đến tính mạng có thể là do thiếu tỉnh táo do thiếu ngủ. Mất ngủ (khó ngủ hoặc khó ngủ) là một trong những khiếu nại y tế phổ biến nhất. ĐIỆN TỬ Một công cụ phổ biến của các nhà nghiên cứu giấc ngủ là điện não đồ, hay EEG. Thay vì ghi lại hoạt động của các nơ-ron đơn lẻ, điện não đồ mô tả hoạt động của một số lượng lớn các nơ-ron. Các điện cực EEG lớn hơn nhiều so với các điện cực rất nhỏ được sử dụng để phát hiện hoạt động của từng tế bào. Được đặt ở những vị trí khác nhau trên đầu và da đầu (Hình 47.1 2A), điện cực EEG ghi lại những thay đổi về chênh lệch điện thế giữa các điện cực theo thời gian. Những khác biệt này phản ánh hoạt động điện của các tế bào thần kinh ở các vùng não dưới các điện cực, chủ yếu là các vùng của vỏ não. Thông thường hoạt động điện của một hoặc nhiều cơ xương cũng được ghi lại; bản ghi này được gọi là điện cơ đồ (EMG). Chuyển động của mắt được ghi lại dưới dạng điện nhãn đồ (EOG). Các mẫu EEG, EMG và EOG cho thấy sự chuyển đổi từ trạng thái thức sang trạng thái ngủ. Họ cũng tiết lộ rằng có nhiều trạng thái ngủ khác nhau. Ở động vật có vú không phải con người, có thể dễ dàng phân biệt hai trạng thái ngủ chính: giấc ngủ sóng chậm và giấc ngủ chuyển động mắt nhanh (REM). Giấc ngủ sóng chậm được đặt tên theo các sóng có biên độ cao, tần số chậm trong điện não đồ.Giấc ngủ REM được đặt tên

theo chuyển động giật cục của nhãn cầu xảy ra trong trạng thái này. Ở người, trạng thái ngủ được đặc trưng là giấc ngủ không REM và giấc ngủ REM. Nhân loại

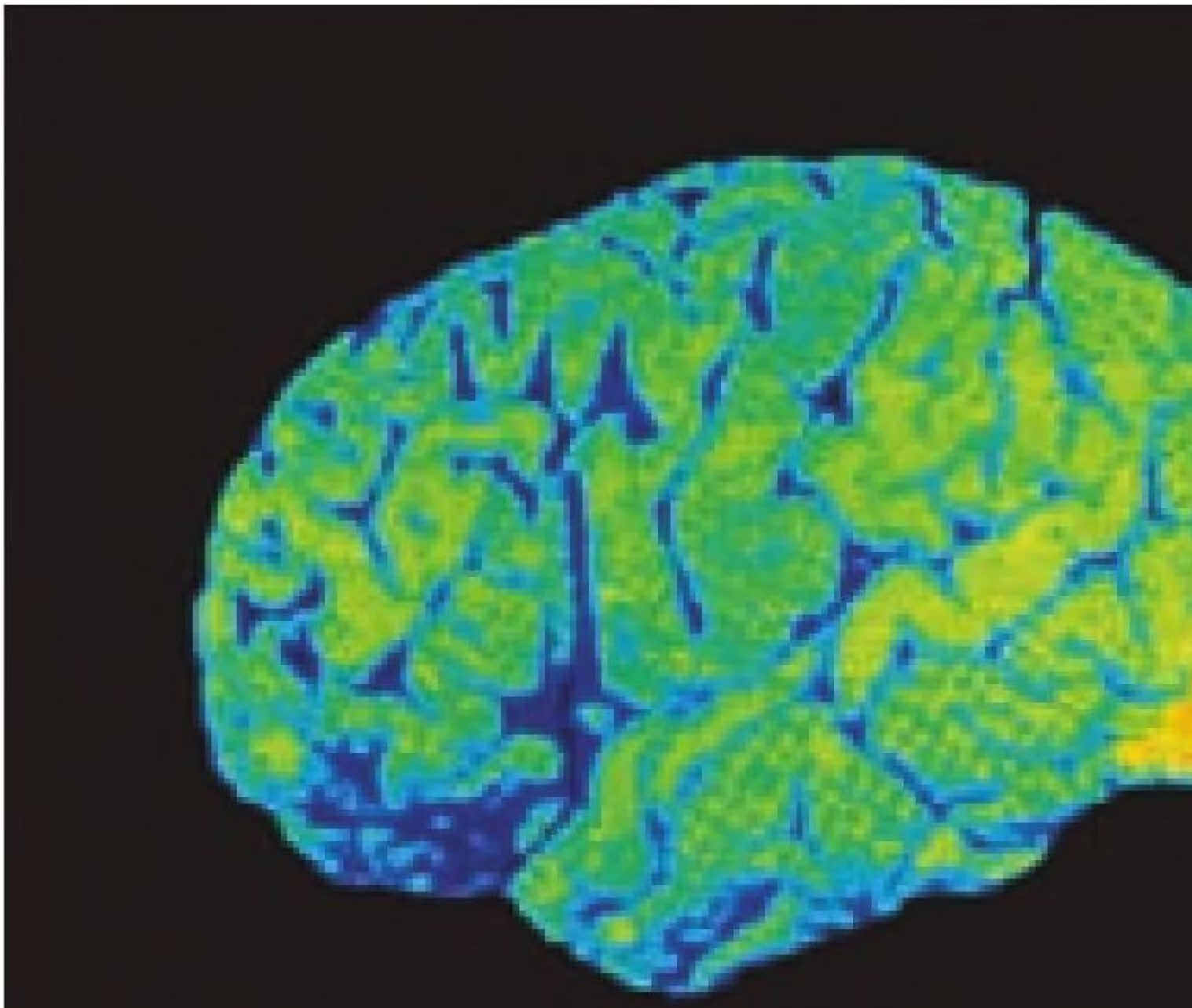
47.3 Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? 979 47.12 Các giai đoạn của giấc ngủ (A) Hoạt động điện trong vỏ não được phát hiện bởi các điện cực đặt trên đầu và ghi lại sự thay đổi điện áp giữa các điện cực theo thời gian. (B) Bản ghi kết quả là điện não đồ hoặc EEG. (C) Con người trải qua các giai đoạn khác nhau của giấc ngủ suốt đêm. (B) (C) Thức tỉnh Non-REM Giai đoạn 1 Giai đoạn 2 Giai đoạn 3 Giai đoạn 4 REM 10 Thời gian (giây) 20 Thức tỉnh Non-REM Giai đoạn 1 Giai đoạn 2 Giai đoạn 3 Giai đoạn 4 0 1 2 3 4 5 6 7 Thời gian (giờ) non-REM Giấc ngủ được chia thành bốn giai đoạn, trong đó hai giai đoạn sâu nhất được coi là giấc ngủ sóng chậm thực sự. Khi bạn chìm vào giấc ngủ, trạng thái đầu tiên được đưa vào là giấc ngủ không REM giai đoạn 1, sau đó tiến triển qua các giai đoạn 2, 3 và 4 (Hình 47.1 2 B). Giai đoạn 3 và 4 là giấc ngủ sâu, phục hồi, sóng chậm. Chu kỳ đầy đủ đầu tiên của giấc ngủ không REM này được theo sau bởi một giai đoạn của giấc ngủ REM. Trong suốt đêm, bạn trải qua bốn hoặc năm chu kỳ của giấc ngủ không REM và REM (Hình 47.1 2C). Khoảng 80% giấc ngủ của bạn là giấc ngủ không REM. Những giấc mơ và ác mộng sống động nhất xảy ra trong khoảng 20% giấc ngủ là giấc ngủ REM. THAY ĐỔI TẾ BÀO TRONG KHI NGỦ Khi chúng ta thức, một số nhân trong hệ thống lưới thân não liên tục hoạt động. Các sợi trục từ tế bào thần kinh trong các nhân này kéo dài đến đồi thị và khắp vỏ não, nơi chúng giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh khử cực (acetylcholine, norepinephrine và serotonin). Những chất dẫn truyền thần kinh được phân bố rộng rãi này giữ cho điện thế nghỉ của các tế bào thần kinh ở đồi thị và vỏ não gần ngưỡng và nhạy cảm với các đầu vào khớp thần kinh, do đó duy trì khả năng phản ứng của não đặc trưng cho trạng thái tỉnh táo. Khi bắt đầu ngủ, hoạt động trong các nhân thân não này giảm đi và các đầu sợi trục của chúng giải phóng ít chất dẫn truyền thần kinh hơn. Với việc rút các chất dẫn truyền thần kinh khử cực, điện thế nghỉ của các tế bào ở đồi thị và vỏ não trở nên âm hơn (siêu phân cực) và các tế bào ít nhạy cảm hơn với đầu vào khớp thần kinh bị kích thích. Quá trình xử lý thông tin của họ bị ức chế và ý thức bị mất. Một sự kiện thần kinh thú vị xảy ra do quá trình siêu phân cực khi bắt đầu ngủ: các tế bào bắt đầu kích hoạt các điện thế hoạt động theo từng đợt. Sự đồng bộ hóa của các đợt bùng phát này trên các vùng rộng của vỏ não dẫn đến dạng sóng chậm EEG đặc trưng cho giấc ngủ sâu không có REM. Các nghiên cứu về tế bào thần kinh của đồi thị và vỏ não đã chỉ ra rằng sự siêu phân cực của chúng trong giấc ngủ không REM là do sự mở rộng của các kênh K+ và sự bùng nổ đó là do các kênh Ca2+ có cổng bất hoạt đóng nhanh chóng và cần phải mở lại quá trình siêu phân cực. Do đó, chúng ta có thể giải thích mô hình điện não đồ của giấc ngủ không REM dựa trên đặc tính của tế bào thần kinh và kênh ion. Khi chuyển từ giấc ngủ không REM sang giấc ngủ REM, những thay đổi đáng kể sẽ xảy ra. Một số nhân thân não không hoạt động trong giấc ngủ không REM sẽ hoạt động trở lại,gây ra sự khử cực chung của các tế bào thần kinh vỏ não. Do đó, trong giấc ngủ REM, các đợt bắn đồng bộ ngừng hoạt động và điện não đồ giống với điện não đồ của bộ não tỉnh táo. Bởi vì điện thế nghỉ của tế bào thần kinh trở lại mức gần ngưỡng, vỏ não có thể xử lý thông tin và những giấc mơ sống động sẽ xảy ra. Vậy tại sao chúng ta không thực hiện ước mơ của mình? Trong giấc ngủ REM, não ức chế cả con đường hướng tâm (giác quan) và ly tâm (vận động); chúng ta bị tê liệt trong giấc ngủ REM. Co giật chân tay và cử động giật giật của mắt là những tín hiệu vận động phá vỡ sự ức chế. Bản chất kỳ lạ của những giấc mơ có thể là do cơ thể và thế giới bên ngoài thiếu phản hồi cảm giác đến vỏ não. Nói cách khác, vỏ não hoạt động không liên lạc được với thực tế. Chức năng của tình trạng tê liệt cơ trong giấc ngủ REM có thể là ngăn chặn hành động xuất phát từ giấc mơ. Biết được cơ chế tế bào của giấc ngủ vẫn chưa dẫn đến sự hiểu biết về chức năng của nó. Vẫn còn nhiều câu hỏi. Tại sao chúng ta có hai trạng thái ngủ với những đặc điểm sinh lý thần kinh rất khác nhau? Tại sao giấc ngủ non-REM luôn xảy ra đầu tiên? Tại sao hai trạng thái quay vòng trong thời gian nghỉ ngơi? Chúng ta biết giấc ngủ rất cần thiết cho cuộc sống nhưng chúng ta không biết tại sao. Một nhóm giả thuyết cho rằng giấc ngủ cần thiết để duy trì và sửa chữa các kết nối thần kinh cũng như cho những thay đổi về thần kinh.

980 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Giấc ngủ và Học tập Giấy gốc Walker, M. R, T. Brakefield, A. Morgan, J. A. Hobson và R. Stickgold. 2002. Luyện tập với giấc ngủ tạo nên sự hoàn hảo: Học kỹ năng vận động phụ thuộc vào giấc ngủ.

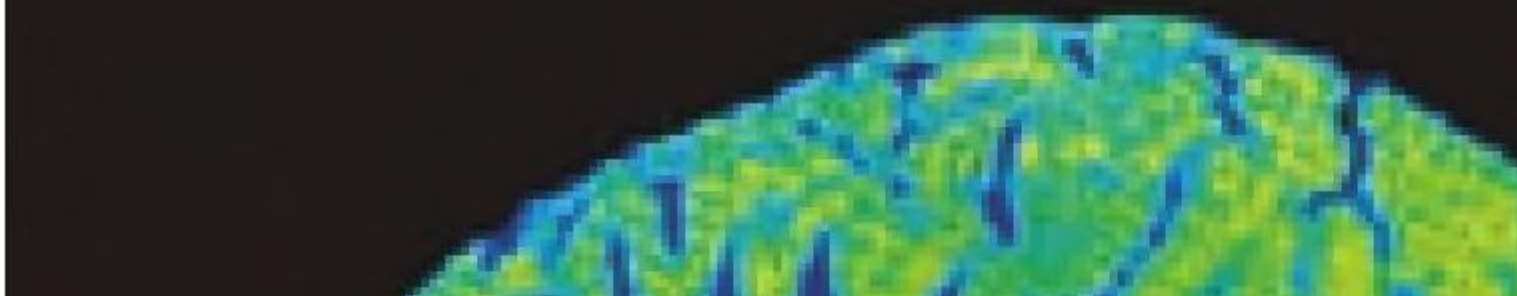
Tế bào thần kinh 35: 205-21 1 . Phân tích dữ liệu Giấc ngủ có tăng cường khả năng học tập và trí nhớ không? Để trả lời câu hỏi này, chúng ta cần xác định rõ loại hình học tập và có phương tiện đo lường chính xác. Walker và các đồng nghiệp tại Trường Y Harvard đã nghiên cứu trí nhớ thủ tục (kỹ năng vận động) thông qua một nhiệm vụ đơn giản. Các đối tượng sử dụng tay không thuận để gõ dãy số 4-1 -3-2-4 trên bàn phím máy tính nhanh và chính xác nhất có thể trong 30 giây. Máy tính cung cấp điểm số về tốc độ và độ chính xác. Quá trình huấn luyện bao gồm 12 lần thử, mỗi lần 30 giây, nghỉ 30 giây giữa các lần thử. Việc kiểm tra lại bao gồm hai phiên tương tự. Các đối tượng được đào tạo vào lúc 10 giờ sáng hoặc lúc 10 giờ tối. với lần kiểm tra lại đầu tiên sau 12 giờ và lần kiểm tra lại thứ hai sau 24 giờ. Do đó, một nhóm có giai đoạn ngủ giữa hai sự kiện kiểm tra lại, trong khi nhóm còn lại có giai đoạn ngủ giữa quá trình huấn luyện và sự kiện kiểm tra lại đầu tiên. Các kết quả được hiển thị trong biểu đồ thanh (phải). Một nhóm đối tượng khác cũng được tập luyện tương tự vào lúc 10 giờ tối. và kiểm tra vào lúc 10 giờ sáng hôm sau. Tuy nhiên, trong thời gian ngủ qua đêm, điện não đồ của họ đã được ghi lại. Sự cải thiện qua đêm về điểm số kỹ năng vận động sau đó được tương quan với phân tích định lượng về các giai đoạn giấc ngủ của họ. Kết quả được đưa ra trong bảng dưới đây (hãy nhớ rằng hầu hết mọi người đều trải qua 4-5 chu kỳ giấc ngủ hoàn chỉnh trong suốt một đêm). CÂU HỎI 1 Bạn sẽ kết luận gì từ những dữ liệu này về vai trò của việc ngủ hoặc thức trong việc củng cố trí nhớ quy trình? CÂU HỎI 2 Dựa trên dữ liệu dạng bảng và mô tả bằng văn bản về các giai đoạn của giấc ngủ, đặc điểm nào của giấc ngủ có vẻ quan trọng nhất đối với việc củng cố trí nhớ thủ tục? Luyện tập 4 Kiểm tra lại 1 Kiểm tra lại 2 1 0 chiều 1 0 sáng 1 0 chiều Ngủ Ngủ Nhóm C Giai đoạn của chu kỳ giấc ngủ Phần trăm tổng thời gian ngủ (trung bình + sai số chuẩn) Tương quan với cải thiện kỹ năng vận động (hệ số tương quan r) Ý nghĩa (giá trị p) Giai đoạn 1 3,1 Â± 0,68 0,41 0,17 Giai đoạn 2 52,1 Â± 1,94 0,66 0,01 Giai đoạn 3 (sóng chậm) 10,2 Â±85 -0,26 0,40 Giai đoạn 4 (sóng chậm) 1 1,4 Â± 1,51 -0,17 0,59 Giấc ngủ REM 18,4 + 2. 05 - 0,32 0,30 Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU liên quan đến học tập và trí nhớ — và có thể cả quên. Những giả thuyết này được hỗ trợ bởi nhiều thí nghiệm cho thấy rằng việc thực hiện một nhiệm vụ đã học hoặc việc nhớ lại thông tin khai báo vào ngày sau khóa đào tạo sẽ bị suy giảm nếu giấc ngủ bị ngăn cản và tốt nhất là sau một giấc ngủ ngon. Khả năng ngôn ngữ được tập trung ở bán cầu não trái. Không có khía cạnh nào của chức năng não liên quan chặt chẽ đến ý thức và trí tuệ của con người như ngôn ngữ.Do đó, cơ chế não làm cơ sở cho việc tiếp thu và sử dụng ngôn ngữ là điều vô cùng thú vị đối với các nhà thần kinh học. Một quan sát gây tò mò về khả năng ngôn ngữ là nó nằm ở một bán cầu não - mà 97% mọi người là bán cầu não trái. Hiện tượng này được gọi là sự đa dạng hóa các chức năng ngôn ngữ. Nghiên cứu thú vị về chủ đề này được thực hiện bởi Roger Sperry và các đồng nghiệp của ông tại Viện Công nghệ California. Hai bán cầu não được nối với nhau bằng một dải chất trắng gọi là thể chai. Trong một dạng động kinh nghiêm trọng, các đợt bùng phát điện thế hoạt động gây ra cơn động kinh di chuyển giữa các bán cầu thông qua thể chai. Việc cắt đường sẽ loại bỏ vấn đề và bệnh nhân hoạt động tốt sau phẫu thuật. Tuy nhiên, những "bộ não phân chia" này; các môn học bộc lộ những khiếm khuyết thú vị về khả năng ngôn ngữ. Sau phẫu thuật, nếu một vật thể được hiển thị trong trường thị giác bên phải và mắt trái nhắm lại (xem Hình 47.11), bệnh nhân có thể mô tả nó bằng lời nói và chữ viết. Nếu đối tượng được hiển thị

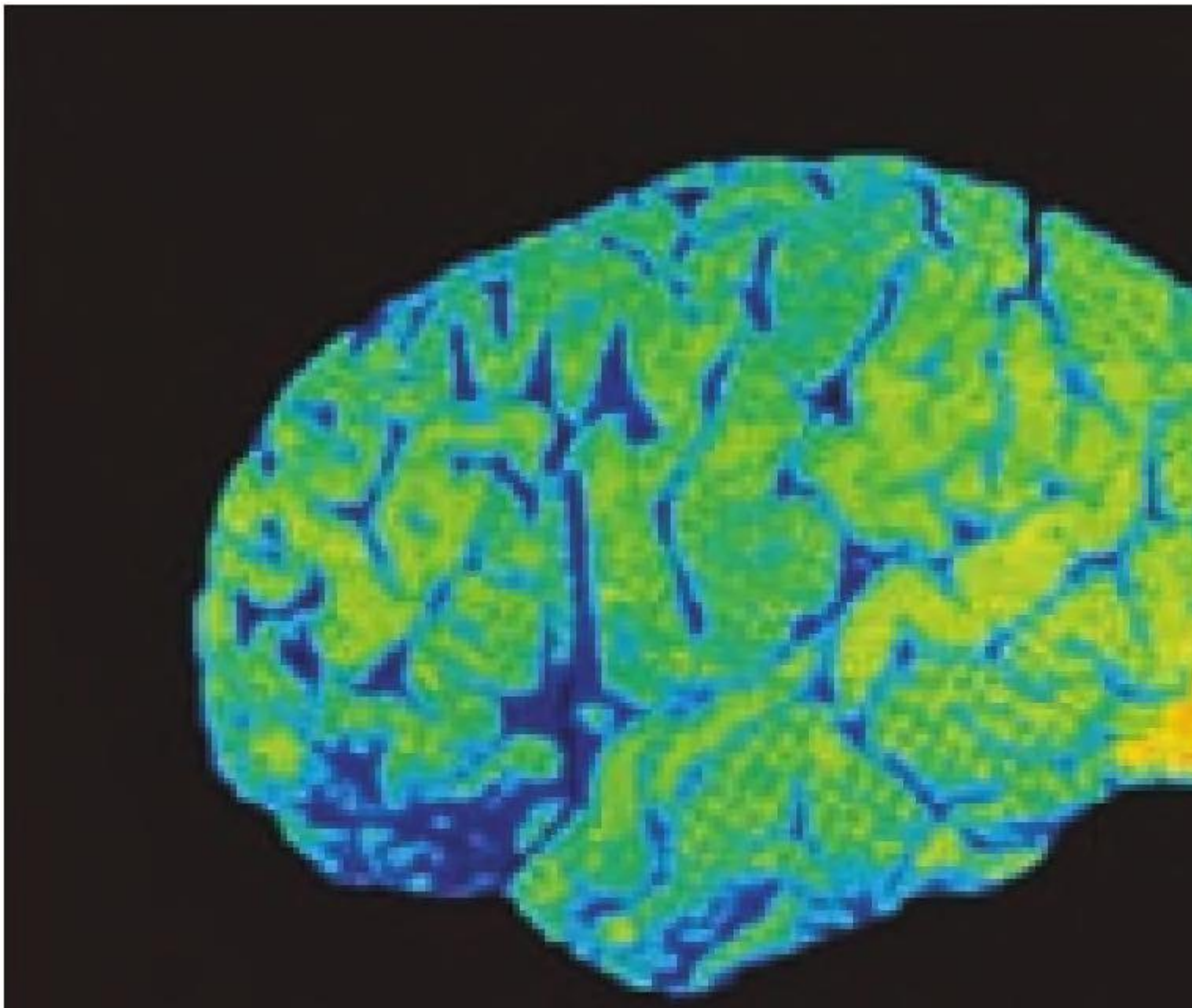
47.3 Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? 981 ở thị trường bên trái và mắt phải nhắm lại, bệnh nhân không thể mô tả bằng lời nói hoặc chữ viết nhưng có thể dùng tay trái để chỉ vào hình ảnh của vật thể. Nếu không có mô kết nối giữa hai bán cầu, kiến thức hoặc kinh nghiệm của bán cầu não phải không còn có thể được diễn đạt bằng ngôn ngữ. Những người bị tổn thương ở bán cầu não trái thường mắc phải một số dạng mất ngôn ngữ, suy giảm khả năng sử dụng hoặc hiểu từ ngữ. Các nghiên cứu về những cá nhân như vậy đã xác định được một số lĩnh vực ngôn ngữ ở bán cầu não trái. Vùng Broca, nằm ở thùy trán, ngay phía trước vỏ não vận động sơ cấp, rất cần thiết cho khả năng nói. Tổn thương vùng Broca dẫn đến nói ngắt quãng, chậm, phát âm kém hoặc thậm chí mất khả năng nói hoàn toàn nhưng bệnh nhân vẫn có thể đọc và hiểu ngôn ngữ. Vùng Wernicke, nằm ở thùy thái dương, gần ranh giới với thùy chẩm, liên quan nhiều đến cảm giác hơn là vận động của ngôn ngữ. Tổn thương vùng Wernicke có thể khiến một người mất khả năng nói hợp lý trong khi vẫn giữ được khả năng hình thành âm thanh của lời nói bình thường và bắt chước nhịp điệu của nó. Một bệnh nhân như vậy không thể hiểu được ngôn ngữ nói hoặc viết. â€¢ Con quay góc cạnh, nằm gần khu vực Wernicke, được cho là rất cần thiết cho việc tích hợp ngôn ngữ nói và ngôn ngữ viết. Khả

năng ngôn ngữ bình thường phụ thuộc vào luồng thông tin giữa các vùng khác nhau của vỏ não trái. Đầu vào từ ngôn ngữ nói đi từ vỏ não thính giác đến vùng Wernicke (Hình 47.1 3 A). Đầu vào từ ngôn ngữ viết đi từ vỏ não thị giác tới hồi góc tới vùng Wernicke (Hình 47.1 3B). Các mệnh lệnh nói được hình thành trong vùng Wernicke và truyền đến vùng Broca và từ đó đến vỏ não vận động sơ cấp. Thiệt hại đối với bất kỳ khu vực nào trong số đó hoặc con đường giữa chúng có thể dẫn đến chứng mất ngôn ngữ. Sử dụng các phương pháp chụp ảnh não hiện đại, có thể thấy được hoạt động trao đổi chất ở các vùng não khác nhau khi não sử dụng ngôn ngữ (Hình 47.14). (B) Nói một từ viết 47.13 Các vùng ngôn ngữ của vỏ não Các vùng khác nhau của vỏ não trái tham gia vào quá trình (A) lặp lại một từ đã nghe và (B) nói một từ viết. Đi tới Hoạt động 47.2 Lĩnh vực ngôn ngữ của Cortex Lifel 0e.com/ac47. 2 Một số hoạt động học tập và trí nhớ có thể được tập trung vào các vùng não cụ thể Học tập là sự điều chỉnh hành vi bằng kinh nghiệm. Trí nhớ là khả năng của hệ thần kinh ghi nhớ những gì đã học và trải nghiệm. Ngay cả những động vật rất đơn giản cũng có thể học và ghi nhớ, nhưng hai khả năng này được phát triển cao nhất ở con người. Hãy xem xét lượng thông tin liên quan đến 47.14 Kỹ thuật hình ảnh tiết lộ các bộ phận hoạt động của não Chụp cắt lớp phát xạ Positron (PET) cho thấy các vùng não được kích hoạt bởi các khía cạnh khác nhau của việc sử dụng ngôn ngữ.Glucose được dán nhãn phóng xạ được cung cấp cho đối tượng. Các vùng não hấp thụ chất phóng xạ tỷ lệ thuận với việc sử dụng glucose trong quá trình trao đổi chất của chúng. Quét PET hiển thị mức độ phóng xạ ở các vùng não cụ thể khi thực hiện một hoạt động cụ thể. Các khu vực màu đỏ và trắng là hoạt động mạnh nhất.

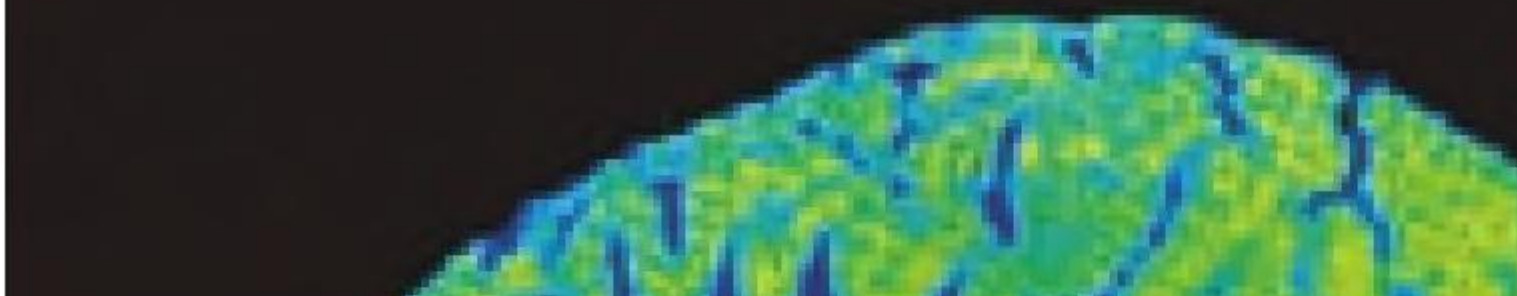


Passively viewing w





Passively viewing w



982 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn khi học một ngôn ngữ. Khả năng ghi nhớ và tốc độ khôi phục ký ức là những đặc điểm nổi bật của hệ thần kinh con người. HỌC TẬP Việc học tập dẫn đến trí nhớ dài hạn và sửa đổi hành vi phải liên quan đến những thay đổi lâu dài ở khớp thần kinh. Một hiện tượng có thể giải thích những thay đổi lâu dài ở khớp thần kinh có thể phát sinh như thế nào là điện thế dài hạn, hay LTP. LTP là kết quả của sự kích thích điện tần số cao đối với một số mạch có thể xác định được, khiến các mạch này nhạy cảm hơn với các kích thích tiếp theo. Ngược lại, sự kích thích liên tục, lặp đi lặp lại ở mức độ thấp đối với các mạch tương tự này sẽ làm giảm khả năng phản ứng của chúng, một hiện tượng được gọi là trầm cảm dài hạn (LTD). LTP và LTD có thể là các cơ chế tế bào hoặc phân tử cơ bản liên quan đến học tập và trí nhớ. Có một số loại hình học tập tồn tại. Một hình thức phổ biến ở các loài động vật là học tập kết hợp, trong đó hai kích thích không liên quan sẽ được liên kết với cùng một phản ứng. Ví dụ đơn giản nhất về học tập kết hợp được mô tả bởi nhà sinh lý học người Nga Ivan Pavlov. Pavlov quan sát thấy chó tiết nước bọt khi nhìn thấy hoặc ngửi thấy mùi thức ăn. Sau đó, ông chỉ ra rằng nếu một kích thích không phải thức ăn (chẳng hạn như âm thanh) được kết hợp với thức ăn, thì sau một số trải nghiệm kết hợp, con chó sẽ chảy nước miếng khi nghe âm thanh đó ngay cả khi không có thức ăn (xem Hình 53.1). Pavlov gọi đây là phản xạ có điều kiện. Các hình thức học tập phức tạp hơn, thường được gọi là " học tập quan sát" là nền tảng của trí tuệ con người. Mô hình chung của việc học tập quan sát thành công có ba yếu tố: “Chúng ta chú ý đến hành vi của người khác. “Chúng ta lưu giữ ký ức về những gì chúng ta đã quan sát được. â€¢ Chúng tôi cố gắng sao chép hoặc sử dụng thông tin đó. Chìa khóa của kế hoạch học tập này là cách chúng ta tạo ra và gợi lại ký ức. TRÍ NHỚ Một số hiểu biết sâu sắc đầu tiên về quá trình ghi nhớ đến từ việc điều trị lâm sàng cho bệnh nhân bị động kinh nặng, một rối loạn đặc trưng bởi sự gia tăng cục bộ, không kiểm soát được trong hoạt động thần kinh. Các cơn co giật có thể gây nguy hiểm cho những cá nhân này. Các trường hợp động kinh nghiêm trọng đôi khi được điều trị bằng cách phá hủy phần não nơi bắt nguồn của hoạt động tăng vọt. Để tìm được vùng phù hợp, ca phẫu thuật được thực hiện dưới hình thức gây tê cục bộ và bệnh nhân vẫn tỉnh táo. Khi các vùng khác nhau của não được kích thích điện bằng các điện cực, bệnh nhân sẽ báo cáo lại các cảm giác được tạo ra. Sự kích thích một số vùng của vỏ não liên kết gợi lên những ký ức sống động. Những quan sát như vậy cung cấp bằng chứng đầu tiên cho thấy các khu vực cụ thể trong não có liên quan đến những ký ức cụ thể và trí nhớ đó có thể được quy cho mạng lưới các tế bào thần kinh. Tuy nhiên, việc phá hủy một vùng nhỏ của não không xóa hoàn toàn trí nhớ, do đó, người ta cho rằng trí nhớ là một chức năng được phân bổ trên nhiều vùng não và có thể được kích thích thông qua nhiều con đường khác nhau.Bạn trải nghiệm một số dạng ký ức hàng ngày. Bạn có trí nhớ ngay lập tức về các sự kiện đang diễn ra. Trí nhớ tức thời gần như là hình ảnh hoàn hảo nhưng chỉ tồn tại trong vài giây. Trí nhớ ngắn hạn chứa ít thông tin hơn nhưng tồn tại lâu hơn - khoảng từ 10 đến 15 phút. Khi bạn được giới thiệu với một nhóm gồm nhiều người mới, bạn có thể sẽ quên tên họ sau khoảng một giờ nếu bạn không viết chúng ra, sử dụng chúng trong cuộc trò chuyện hoặc cố gắng nhắc lại chúng một cách có ý thức. Việc lặp lại, sử dụng hoặc củng cố bằng thứ gì đó thu hút sự chú ý của bạn (ví dụ: chức danh như "Tổng thống") tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển trí nhớ ngắn hạn sang trí nhớ dài hạn, có thể kéo dài hàng ngày, hàng tháng, hàng năm hoặc một cả đời. Kiến thức về cơ chế thần kinh trong việc chuyển đổi trí nhớ ngắn hạn sang trí nhớ dài hạn đến từ việc quan sát những người bị mất các bộ phận của hệ thống limbic, đặc biệt là vùng hải mã. Một trường hợp nổi tiếng là trường hợp của người đàn ông được xác định là H.M., người có hồi hải mã ở cả hai bên não đã bị cắt bỏ vào năm 1953 trong nỗ lực kiểm soát chứng động kinh nghiêm trọng. Sau ca phẫu thuật, H.M. không thể chuyển thông tin vào trí nhớ dài hạn. Nếu có người được giới thiệu, nói chuyện với anh rồi rời khỏi phòng trong vài phút, khi người đó quay lại, H.M không nhận ra anh - coi như cuộc trò chuyện chưa từng diễn ra. Cho đến khi qua đời 55 năm sau, H.M. nhớ lại những sự kiện xảy ra trước cuộc phẫu thuật nhưng không thể nhớ được những sự kiện sau phẫu thuật quá 10 hoặc 15 phút. BkSB Vào Media Clip 47.1 Người đàn ông không có trí nhớ ngắn hạn Lifel 0e.com/mc47. 1 Trí nhớ về con người, địa điểm, sự kiện và sự vật được gọi là trí nhớ tường thuật vì bạn có thể nhớ lại và mô tả chúng một cách có ý thức. Trí nhớ thủ tục không thể được nhớ lại và mô tả một cách có ý thức; đó là trí nhớ về cách thực hiện một nhiệm vụ vận động. Khi bạn học cách đi xe đạp, trượt tuyết hoặc sử dụng bàn phím máy tính, bạn hình thành nên những ký ức mang tính thủ tục. Mặc dù H.M. không có khả năng hình thành ký ức khai báo, anh ta có thể hình thành ký ức thủ tục. Khi được dạy một bài tập vận động ngày này qua ngày khác, anh ấy không thể nhớ lại bài học của ngày hôm trước, tuy nhiên thành tích của anh ấy vẫn

tiến bộ đều đặn. Do đó, quá trình học và ghi nhớ theo thủ tục phải bao gồm các cơ chế khác với các cơ chế được sử dụng trong việc học và ghi nhớ khai báo. Ký ức có thể có nội dung cảm xúc đáng kể. Như đã đề cập trước đó, hệ thống limbic đóng vai trò chính trong việc kiểm soát cảm xúc. Amygdala, một thành phần của hệ limbic, cần thiết cho cảm xúc sợ hãi và hình thành ký ức sợ hãi. Những bệnh nhân có hạch hạnh nhân bị tổn thương không liên kết phản ứng sợ hãi với ký ức tường thuật của họ. Ký ức cũng có thể có nội dung cảm xúc tích cực và việc nhớ lại những ký ức đó sẽ kích hoạt các phần não được biết là có liên quan đến cảm giác dễ chịu và phần thưởng, như được tiết lộ bởi công nghệ hình ảnh não.Chúng ta vẫn chưa thể trả lời được câu hỏi "Ý thức là gì?" Chương này chỉ mới đề cập sơ qua về tổ chức và chức năng của bộ não con người. Ngay cả với tất cả kiến thức của chúng ta về bộ não con người và với tất cả các công cụ nghiên cứu mới phức tạp, chúng ta vẫn không thể trả lời câu hỏi "Ý thức là gì?"

47.3 Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? 983 Từ "ý thức" được sử dụng trong ngôn ngữ hàng ngày để chỉ việc thức trái ngược với việc ngủ hoặc hôn mê. Ở đây chúng tôi đang đề cập đến ý nghĩa sâu sắc hơn của việc nhận thức về mặt tinh thần về bản thân, môi trường và các sự kiện đang diễn ra xung quanh bạn theo cách mà bạn có thể lập kế hoạch cho các sự kiện trong tương lai và đưa ra quyết định dựa trên kinh nghiệm, bằng chứng, hệ thống giá trị và hậu quả dự đoán. . Những suy đoán về ý thức từng là lĩnh vực của các triết gia, nhưng chúng ta đang tiến gần hơn đến sự hiểu biết về sinh học thần kinh. Yêu cầu trọng tâm đối với trải nghiệm có ý thức là nhận thức về bản thân có thể được tích hợp với thông tin từ môi trường vật chất và xã hội cũng như thông tin từ kinh nghiệm trong quá khứ. Cơ sở cho nhận thức về bản thân bắt nguồn từ lượng thông tin nội tạng và cảm giác cơ thể khổng lồ đến từ tất cả các bộ phận của cơ thể. Trong hệ thần kinh trung ương của tất cả các loài động vật có xương sống, thông tin này được sử dụng để điều khiển vận động và điều hòa cân bằng nội môi. Nó giúp động vật tìm thức ăn, tìm bạn tình, tìm hơi ấm, tránh lạnh, tránh nguy hiểm, v.v. Thông tin hướng tâm này đi đến các hệ thống điều khiển và kiểm soát thích hợp ở thân não và não trước. Ngoài ra, một số thông tin này đi đến các vùng cảm giác thân thể của vỏ não, vì vậy động vật nhận thức được một số thông tin nhất định theo nghĩa là nó phản ứng lại thông tin đó theo hành vi. Thông tin hướng tâm nội tạng vượt ra ngoài các trung tâm điều tiết và kiểm soát của nó ở thân não và vùng dưới đồi đến một khu vực sâu bên trong não trước được gọi là vỏ não thùy đảo, hay thùy đảo. Insula dường như tích hợp thông tin sinh lý từ khắp cơ thể để tạo ra cảm giác về cách cơ thể "cảm thấy". Vì vậy, khi hành động của động vật khôi phục lại cân bằng nội môi, nó "cảm thấy"; tốt hơn, và đây là động lực để làm điều đúng đắn vì hạnh phúc. Ở người và loài vượn lớn, thùy não được mở rộng đáng kể và thậm chí còn có thêm những loại tế bào thần kinh hình trục quay mới chưa từng thấy ở các động vật khác. Mạch điện liên quan đến thùy não cũng đã phát triển để giao tiếp với các bộ phận của não liên quan đến việc lập kế hoạch và ra quyết định. Trong nghiên cứu hình ảnh, thùy não được cho là hoạt động tích cực trong rất nhiều tình huống liên quan đến những cảm xúc mạnh mẽ như khoái cảm, ghê tởm, hài hước, đau đớn, ham muốn, thèm muốn, nhục nhã, tội lỗi hoặc đồng cảm. Tổn thương thùy não gây ra sự thờ ơ, mất khả năng thưởng thức âm nhạc, mất phản ứng tình dục và thậm chí mất khả năng phân biệt thức ăn ngon với thức ăn hư hỏng. Con người và một số loài khác có lớp cách ly mở rộng và các tế bào trục chính mới là những loài duy nhất có thể nhận ra mình trong gương. Có thể nào phần rất riêng biệt này của bộ não chúng ta và mạch điện của nó là cơ sở sinh học thần kinh cho sự tự nhận thức và trải nghiệm có ý thức? RECAP 47.3 Ngay cả các chức năng phức tạp của hệ thần kinh cũng bắt đầu được hiểu dưới dạng các đặc tính của tế bào thần kinh và mạng lưới thần kinh.â€¢ Những sự kiện nào trong não có liên quan đến sự tỉnh táo và các giai đoạn của giấc ngủ? Xem trang. 979 – Tại sao một số nhà sinh học thần kinh nghĩ rằng thùy não có thể liên quan đến trải nghiệm có ý thức? Xem trang. 983 Liệu kiểu hoạt động của các tế bào vùng hồi hải mã trong khi ngủ có tượng trưng cho ký ức về trải nghiệm gần đây đang được chuyển vào trí nhớ dài hạn không? ĐÁP ÁN Thật không may, chúng ta không thể cho một con chuột làm bài kiểm tra để hỏi xem nó nhớ được gì. Tuy nhiên, chúng ta có thể xem xét các vùng não khác để tìm các mô hình hoạt động điện sinh lý tương quan với các mô hình tế bào vùng đồi thị. Wilson và các đồng nghiệp đã mô tả sự tái hiện nhanh chóng của các mẫu tế bào vùng đồi thị là "gợn sóng". Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng

thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức được về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo979 – Tại sao một số nhà sinh học thần kinh nghĩ rằng thùy não có thể liên quan đến trải nghiệm có ý thức? Xem trang. 983 Liệu kiểu hoạt động của các tế bào vùng hồi hải mã trong khi ngủ có tượng trưng cho ký ức về trải nghiệm gần đây đang được chuyển vào trí nhớ dài hạn không? ĐÁP ÁN Thật không may, chúng ta không thể cho một con chuột làm bài kiểm tra để hỏi xem nó nhớ được gì. Tuy nhiên, chúng ta có thể xem xét các vùng não khác để tìm các mô hình hoạt động điện sinh lý tương quan với các mô hình tế bào vùng đồi thị. Wilson và các đồng nghiệp đã mô tả sự tái hiện nhanh chóng của các mẫu tế bào vùng đồi thị là "gợn sóng". Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo979 – Tại sao một số nhà sinh học thần kinh nghĩ rằng thùy não có thể liên quan đến trải nghiệm có ý thức? Xem trang. 983 Liệu kiểu hoạt động của các tế bào vùng hồi hải mã trong khi ngủ có tượng trưng cho ký ức về trải nghiệm gần đây đang được chuyển vào trí nhớ dài hạn không? ĐÁP ÁN Thật không may, chúng ta không thể cho một con chuột làm bài kiểm tra để hỏi xem nó nhớ được gì. Tuy nhiên, chúng ta có thể xem xét các vùng não khác để tìm các mô hình hoạt động điện sinh lý tương quan với các mô hình tế bào vùng đồi thị. Wilson và các đồng nghiệp đã mô tả sự tái hiện nhanh chóng của các mẫu tế bào vùng đồi thị là "gợn sóng". Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và

cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức được về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo983 Liệu kiểu hoạt động của các tế bào vùng hồi hải mã trong khi ngủ có tượng trưng cho ký ức về trải nghiệm gần đây đang được chuyển vào trí nhớ dài hạn không? ĐÁP ÁN Thật không may, chúng ta không thể cho một con chuột làm bài kiểm tra để hỏi xem nó nhớ được gì. Tuy nhiên, chúng ta có thể xem xét các vùng não khác để tìm các mô hình hoạt động điện sinh lý tương quan với các mô hình tế bào vùng đồi thị. Wilson và các đồng nghiệp đã mô tả sự tái hiện nhanh chóng của các mẫu tế bào vùng đồi thị là "gợn sóng". Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức được về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. ™ Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo983 Liệu kiểu hoạt động của các tế bào vùng hồi hải mã trong khi ngủ có tượng trưng cho ký ức về trải nghiệm gần đây đang được chuyển vào trí nhớ dài hạn không? ĐÁP ÁN Thật không may, chúng ta không thể cho một con chuột làm bài kiểm tra để hỏi xem nó nhớ được gì. Tuy nhiên, chúng ta có thể xem xét các vùng não khác để tìm các mô hình hoạt động điện sinh lý tương quan với các mô hình tế bào vùng đồi thị. Wilson và các đồng nghiệp đã mô tả sự tái hiện nhanh chóng của các mẫu tế bào vùng đồi thị là "gợn sóng". Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức được về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba

chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo" Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức được về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo" Họ quan sát thấy những gợn sóng này được kết hợp chặt chẽ với sóng não EEG lan truyền đến các vùng vỏ não. Khi họ ghi lại ở một số khu vực khác - vỏ não trước và vỏ não thị giác - họ đã tìm thấy các kiểu bắn tương tự (tức là các gợn sóng) ở những khu vực được đồng bộ hóa với các gợn sóng ở vùng đồi thị. Họ đưa ra giả thuyết rằng các gợn sóng thực sự đại diện cho bản sao bộ nhớ được chuyển đến và lưu trữ ở các vùng vỏ não. Hệ thống thần kinh của động vật có vú được tổ chức như thế nào? • Não và tủy sống tạo nên hệ thần kinh trung ương (CNS); các dây thần kinh sọ và cột sống tạo nên hệ thần kinh ngoại biên (PNS). “Hệ thống thần kinh có thể được mô hình hóa một cách khái niệm theo hướng của luồng thông tin và liệu chúng ta có ý thức được về thông tin đó hay không. Thành phần hướng tâm mang thông tin từ PNS đến CNS và thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theovà thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một

mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theovà thành phần ly tâm hướng thông tin từ CNS đến các bộ phận ngoại vi của cơ thể. Ôn lại Hình 47.1 â€¢ Hệ thần kinh của động vật có xương sống phát triển từ một ống thần kinh lưng rỗng. Não hình thành từ ba chỗ phình ra ở đầu trước của ống thần kinh, trở thành não sau, não giữa và não trước. Não trước phát triển thành CHƯƠNG 47 bán cầu não (telencephalon, hay não) và đồi thị và vùng dưới đồi bên dưới (cùng tạo nên gian não). Não giữa và não sau phát triển thành thân não và tiểu não. Ôn lại Hình 47.2 â€¢ Tủy sống truyền đạt thông tin giữa não và phần còn lại của cơ thể. “Hệ thống kích hoạt dạng lưới là một mạng lưới phức tạp hướng thông tin đến các nhân thân não thích hợp để kiểm soát các chức năng tự trị và truyền thông tin đến não trước dẫn đến cảm giác có ý thức. Hệ thống kích hoạt dạng lưới kiểm soát mức độ kích thích của hệ thần kinh, bao gồm cả giấc ngủ và sự tỉnh táo. Hệ thống limbic là một phần nguyên thủy về mặt tiến hóa của telencephalon có liên quan đến cảm xúc, động lực sinh lý (chẳng hạn như đói và khát), bản năng và trí nhớ. Xem lại Hình 47.3 tiếp theo

984 CHƯƠNG 47 Hệ thống thần kinh của động vật có vú: Cấu trúc và chức năng cao hơn â€¢ Bán cầu não là cấu trúc chủ yếu của não người. Bề mặt của chúng là các lớp tế bào thần kinh gọi là vỏ não. Các bán cầu não có thể được chia thành các thùy thái dương, trán, đỉnh và chẩm. Nhiều chức năng vận động được tập trung ở các phần của thùy trán. Thông tin từ nhiều cơ quan cảm giác chiếu tới một vùng của thùy đỉnh. Thông tin thị giác truyền tới thùy chẩm và thông tin thính giác truyền tới một vùng của thùy thái dương. Xem lại Hình 47.4f 47.5f 47.6# HOẠT ĐỘNG 47.1 Thông tin được xử lý bởi Mạng nơ-ron như thế nào? ™ Hệ thống thần kinh tự trị (ANS) bao gồm các con đường ly tâm kiểm soát chức năng sinh lý của các cơ quan và hệ thống cơ quan. Sự phân chia giao cảm và phó giao cảm của nó được đặc trưng bởi giải phẫu, chất dẫn truyền thần kinh và tác động lên các mô đích. Ôn lại Hình 47.9 â€¢ Mạng lưới thần kinh thị giác bao gồm các mẫu ánh sáng chiếu vào các trường tiếp nhận ở võng mạc. Các trường tiếp nhận có một trung tâm và một vùng bao quanh, có tác dụng đối lập với việc kích hoạt tế bào hạch. Ôn lại Hình 47.1 0f HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 47.1, 47.2 â€¢ Thông tin từ các tế bào hạch võng mạc được truyền qua dây thần kinh thị giác đến đồi thị và sau đó đến vỏ não thị giác. Vỏ não thị giác dường như tập hợp một hình ảnh của thế giới thị giác bằng cách phân tích các cạnh của các mẫu ánh sáng. • Có thể nhìn được bằng hai mắt vì thông tin từ cả hai mắt được truyền đến các tế bào hai mắt trong vỏ não thị giác. Những tế bào này giải thích khoảng cách bằng cách đo sự chênh lệch giữa nơi cùng một kích thích rơi vào hai võng mạc. Xem lại Hình 47.1 1 Các chức năng cao hơn có thể được hiểu bằng thuật ngữ di động không? “Con người có chu kỳ ngủ và thức hàng ngày. Giấc ngủ có thể được chia thành giấc ngủ chuyển động mắt nhanh (REM) và giấc ngủ không REM. Giấc ngủ sâu không phải REM được gọi là giấc ngủ sóng chậm vì các mẫu điện não đồ đặc trưng của nó. Ôn lại Hình 47.12 â€¢ Khả năng ngôn ngữ tập trung chủ yếu ở bán cầu não trái, một hiện tượng được gọi là sự lệch bên. Các khu vực khác nhau của bán cầu não trái - bao gồm khu vực Broca, khu vực Wernicke và hồi góc - chịu trách nhiệm về các khía cạnh khác nhau của ngôn ngữ. Ôn lại Hình 47.1 3# 47.1 4# HOẠT ĐỘNG 47.2 â€¢ Một số quá trình học tập và trí nhớ đã được định vị ở các vùng não cụ thể. Những thay đổi lâu dài về đặc tính khớp thần kinh được gọi là điện thế dài hạn (LTP) và trầm cảm dài hạn (LDP) có thể liên quan đến khả năng học tập và trí nhớ. “Những ký ức phức tạp có thể được khơi gợi bằng cách kích thích các vùng nhỏ của vỏ não liên kết. Tổn thương vùng hải mã có thể phá hủy khả năng hình thành trí nhớ khai báo dài hạn chứ không phải trí nhớ thủ tục. • Cảm giác về trạng thái sinh lý của cơ thể có thể được tạo ra trong vùng vỏ não từ thông tin hướng tâm nội tạng.Sự phát triển của chức năng tích hợp này ở các loài linh trưởng bậc cao và con người có thể là cơ sở cho trải nghiệm có ý thức. Xem HOẠT ĐỘNG 47.3 để ôn lại khái niệm của chương này. 0K0 Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is47 CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Câu nào về hệ limbic là không đúng? Một. Tổn thương một cấu trúc trong hệ viền khiến không thể hình thành ký ức sợ hãi b. Hệ thống limbic có liên quan đến các động lực sinh lý cơ bản, bản năng và cảm xúc. c. Hệ thống limbic bao gồm các cấu trúc não trước nguyên thủy. d. Hệ thống limbic chứa các hạt nhân duy trì vỏ não ở trạng thái tỉnh táo. đ. Ở người, một phần của hệ limbic cần thiết cho việc chuyển trí nhớ ngắn

hạn sang trí nhớ dài hạn. 2. Phần nào sau đây đại diện cho phần lớn nhất của vỏ não con người? Một. Thùy trán b. Vỏ não cảm giác cơ thể sơ cấp c. Vỏ não thái dương d. Vỏ não liên kết e. Vỏ não chẩm 3. Phát biểu nào về hệ thần kinh tự chủ là đúng? Một. Phân hệ giao cảm hướng tâm, phân phó giao cảm hướng tâm. b. Chất dẫn truyền norepinephrine luôn có tính kích thích và acetylcholine luôn có tính ức chế. c. Mỗi con đường trong hệ thống thần kinh tự trị bao gồm hai tế bào thần kinh và chất dẫn truyền thần kinh của tế bào thần kinh đầu tiên là acetylcholine. d. Thân tế bào của nhiều tế bào thần kinh giao cảm tiền hạch nằm ở thân não. đ. Thân tế bào của hầu hết các tế bào thần kinh hậu hạch phó giao cảm nằm trong hoặc gần tủy sống ngực và thắt lưng. 4. Phát biểu nào không đúng về một số tế bào ở vỏ não thị giác? Một. Họ chỉ nhận được đầu vào từ trường hình ảnh bên trái. b. Chúng phản ứng mạnh mẽ nhất với các thanh ánh sáng chiếu vào các vị trí cụ thể trên võng mạc. c. Chúng nhận đầu vào trực tiếp từ các tế bào hạch võng mạc đơn lẻ. d. Họ nhận được thông tin đầu vào từ cả hai mắt. đ. Chúng phản ứng mạnh mẽ nhất với một vật thể khi nó cách mắt một khoảng nhất định.Phát biểu nào về hệ thần kinh tự chủ là đúng? Một. Phân hệ giao cảm hướng tâm, phân phó giao cảm hướng tâm. b. Chất dẫn truyền norepinephrine luôn có tính kích thích và acetylcholine luôn có tính ức chế. c. Mỗi con đường trong hệ thống thần kinh tự trị bao gồm hai tế bào thần kinh và chất dẫn truyền thần kinh của tế bào thần kinh đầu tiên là acetylcholine. d. Thân tế bào của nhiều tế bào thần kinh giao cảm tiền hạch nằm ở thân não. đ. Thân tế bào của hầu hết các tế bào thần kinh hậu hạch phó giao cảm nằm trong hoặc gần tủy sống ngực và thắt lưng. 4. Câu nào không đúng về một số tế bào ở vỏ não thị giác? Một. Họ chỉ nhận được đầu vào từ trường hình ảnh bên trái. b. Chúng phản ứng mạnh mẽ nhất với các thanh ánh sáng chiếu vào các vị trí cụ thể trên võng mạc. c. Chúng nhận đầu vào trực tiếp từ các tế bào hạch võng mạc đơn lẻ. d. Họ nhận được thông tin đầu vào từ cả hai mắt. đ. Chúng phản ứng mạnh mẽ nhất với một vật thể khi nó cách mắt một khoảng nhất định.Phát biểu nào về hệ thần kinh tự chủ là đúng? Một. Phân hệ giao cảm hướng tâm, phân phó giao cảm hướng tâm. b. Chất dẫn truyền norepinephrine luôn có tính kích thích và acetylcholine luôn có tính ức chế. c. Mỗi con đường trong hệ thống thần kinh tự trị bao gồm hai tế bào thần kinh và chất dẫn truyền thần kinh của tế bào thần kinh đầu tiên là acetylcholine. d. Thân tế bào của nhiều tế bào thần kinh giao cảm tiền hạch nằm ở thân não. đ. Thân tế bào của hầu hết các tế bào thần kinh hậu hạch phó giao cảm nằm trong hoặc gần tủy sống ngực và thắt lưng. 4. Phát biểu nào không đúng về một số tế bào ở vỏ não thị giác? Một. Họ chỉ nhận được đầu vào từ trường hình ảnh bên trái. b. Chúng phản ứng mạnh mẽ nhất với các thanh ánh sáng chiếu vào các vị trí cụ thể trên võng mạc. c. Chúng nhận đầu vào trực tiếp từ các tế bào hạch võng mạc đơn lẻ. d. Họ nhận được thông tin đầu vào từ cả hai mắt. đ. Chúng phản ứng mạnh mẽ nhất với một vật thể khi nó cách mắt một khoảng nhất định.

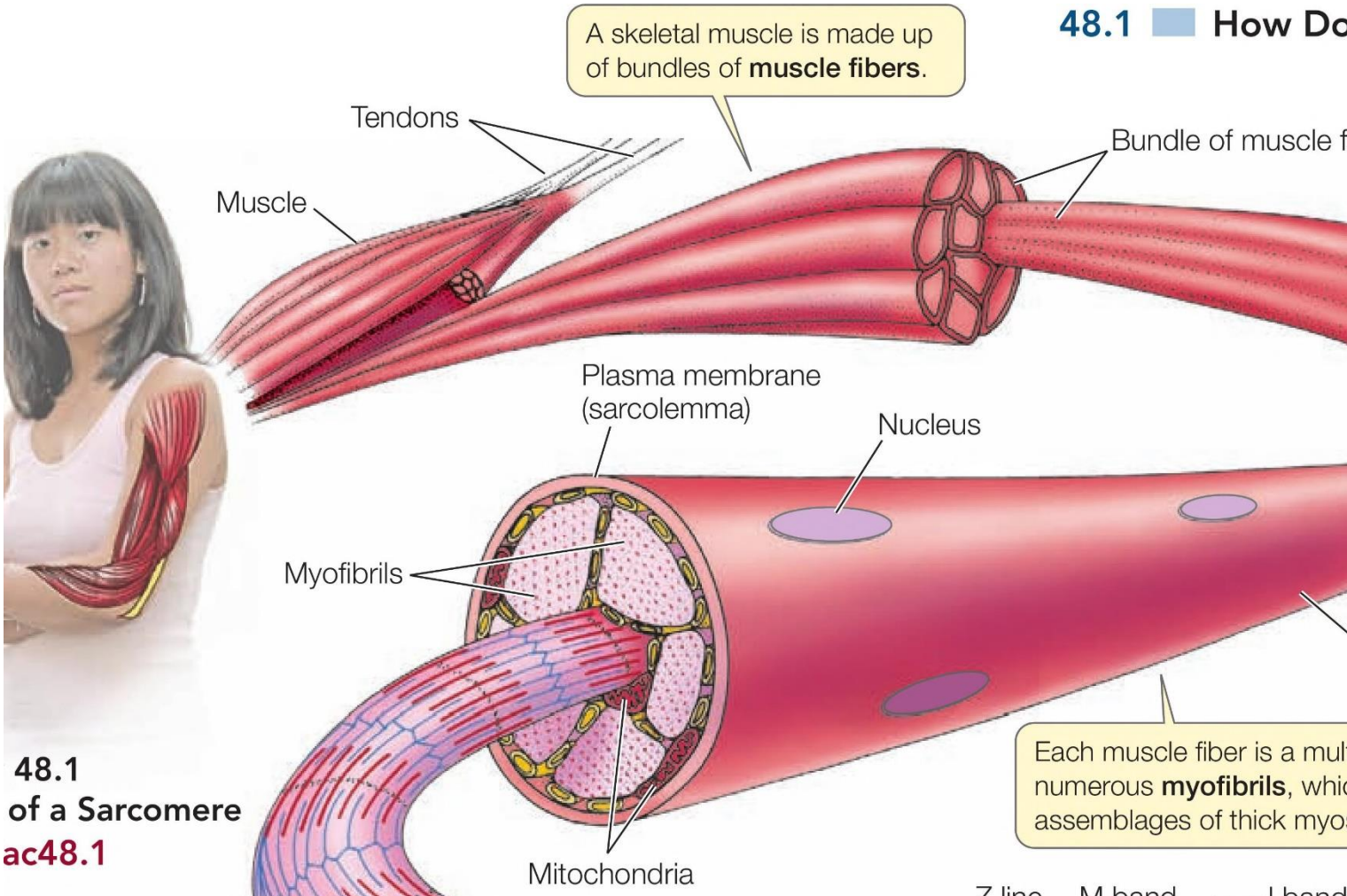
Tóm tắt Chương 985 5. Kết luận nào sau đây được hỗ trợ bởi các thí nghiệm trên bệnh nhân não phân chia? Một. Khả năng ngôn ngữ được khu trú chủ yếu ở bán cầu não trái. b. Khả năng ngôn ngữ đòi hỏi cả vùng Wernicke và vùng Broca. c. Khả năng nói tùy thuộc vào vùng Broca. d. Khả năng đọc phụ thuộc vào khu vực của Wernicke. đ. Tay trái được phục vụ bởi bán cầu não trái. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Một người bị một vết đâm vào cổ bên trái. Thật kỳ diệu, các mạch máu được bảo toàn. Tuy nhiên, sau đó, đồng tử bên trái của người đàn ông vẫn co lại nhiều hơn đồng tử bên phải và anh ta chảy nước dãi từ bên trái miệng. Làm thế nào bạn có thể giải thích những triệu chứng này? 7. Mắt của một số loài động vật hướng về cùng một hướng như mắt của con người, nhưng ở những loài động vật khác (chẳng hạn như chim), mắt nằm ở vị trí ngang hơn nên chúng hướng theo các hướng khác nhau. Những lợi thế có chọn lọc của những cách sắp xếp giải phẫu khác nhau này là gì và bạn mong đợi loại động vật nào sẽ có cái này hay cái kia? 8. Mộng du xảy ra ở khoảng 15% dân số, mặc dù nó phổ biến hơn ở trẻ em. Trong khi mộng du, các cá nhân tham gia hầu hết các hoạt động thường ngày nhưng không nhận thức được hành động của mình khi thức dậy. Bạn nghĩ mộng du xảy ra trong trạng thái ngủ nào và tại sao? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Bệnh nhân X bị một vết thương do đạn bắn phá hủy phần tủy sống bên phải ở mức giữa ngực. Anh ta không có khả năng kiểm soát vận động có ý thức đối với chân phải của mình, nhưng chân đó rất nhạy cảm với các kích thích gây đau, mặc dù không chạm vào. Chân phải của anh ta có phản xạ phản xạ khi có một kích thích đau đớn tác động lên bàn chân trái, nhưng anh ta không cảm nhận được kích thích đó là cơn đau ở bàn chân trái. Xem xét rằng các loại thông tin khác nhau chảy trong các vùng khác nhau trong tủy sống và một số loại thông tin truyền từ bên này sang bên kia của tủy sống, các triệu chứng của bệnh nhân này cho bạn biết điều gì về lộ trình của các mệnh lệnh vận động,

thông tin cảm giác đau và thông tin cảm giác cơ học ở tủy sống? 10. Bản ghi EEG mật độ cao được tạo từ dãy 128 hoặc 256 điện cực cách đều nhau trên đầu. Điều này cho phép đo lường những thay đổi cục bộ trong hoạt động EEG. Khi một người được huấn luyện cách sử dụng tay trái để thực hiện một nhiệm vụ vận động khó, trong giấc ngủ tiếp theo, hoạt động sóng chậm được ghi lại ở vùng sau của vỏ não trước bên phải của anh ta lớn hơn hoạt động được ghi ở phía đối diện của não anh ta. . Giải thích những kết quả này cả về mặt giải phẫu thần kinh và các chức năng có thể có của giấc ngủ. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

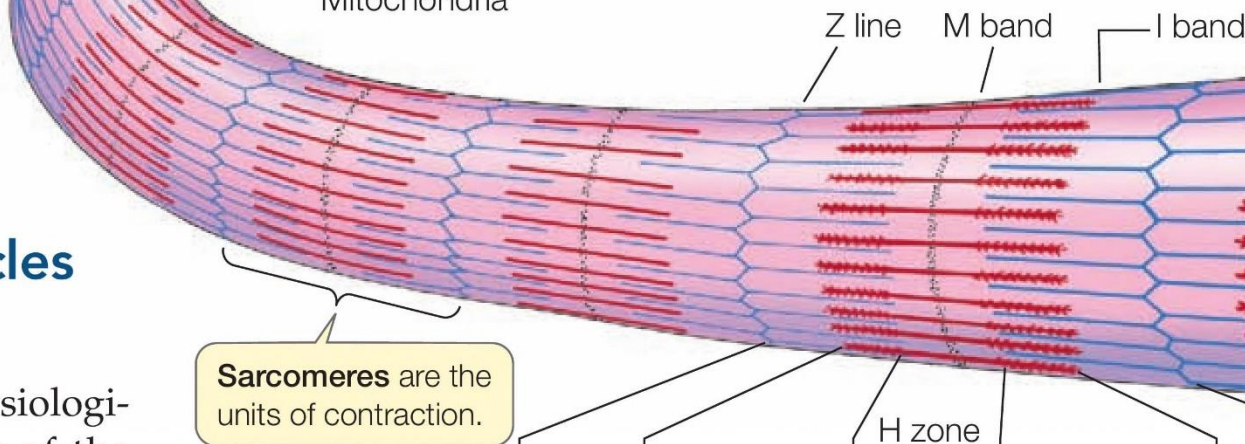
a Q Hệ thống cơ xương ^rO) CHƯƠNG NỘI DUNG 48.1 Cơ bắp co bóp như thế nào? 48.2 Điều gì quyết định hiệu suất của cơ xương? 48.3 Hệ thống xương và cơ phối hợp với nhau như thế nào? KỶ LỤC OLYMPIC ở nội dung nhảy xa nữ là 7,4 mét do Jackie Joyner-Kersee xác lập năm 1988. Một kỷ lục thế giới nhảy xa khác vẫn còn tồn tại được thiết lập hai năm trước đó bởi Rosie the Ribeter, người đã nhảy 6,5 mét. Rosie là một chú ếch thi đấu trong Cuộc thi nhảy ếch ở hạt Calaveras. Ở một khía cạnh nào đó, cú nhảy của Rosie ấn tượng hơn. Trong khi cú nhảy của Jackie dài gấp khoảng 5 lần chiều dài cơ thể của cô ấy (tức là chiều cao của cô ấy), thì cú nhảy của Rosie dài gấp khoảng 20 lần chiều dài cơ thể của cô ấy. Cả hai lần nhảy đều được hỗ trợ bởi cơ xương. Mô cơ đáp ứng các mệnh lệnh từ hệ thống thần kinh. Cơ chế co cơ của tế bào về cơ bản là giống nhau ở ếch và người, vậy tại sao cú nhảy của ếch lại ấn tượng hơn nhiều? Câu trả lời liên quan đến khái niệm đòn bẩy, phụ thuộc vào sự phối hợp giữa các cơ và các yếu tố xương. Cả cơ nhảy của ếch và con người đều kéo các xương được kết nối ở các khớp để tạo thành đòn bẩy. Một đòn bẩy giúp cùng một lực có thể di chuyển một khối lượng lớn đi một khoảng cách nhỏ hoặc một khối lượng nhỏ đi một khoảng cách lớn. Tỷ lệ giữa chiều dài chân của ếch so với khối lượng cơ thể của nó đơn giản là lớn hơn tỷ lệ ở người. Vì vậy, chân của ếch có khả năng di chuyển một khối lượng nhỏ đi một quãng đường dài tốt hơn so với chân của con người. Hãy thêm một con bọ chét vào cuộc cạnh tranh giữa các loài của chúng ta. Bọ chét có thể nhảy xa hơn 200 lần chiều dài cơ thể của nó. Hiệu suất đáng kinh ngạc này không phải nhờ vào đòn bẩy, bởi vì không có cơ nào có thể co đủ nhanh để giải thích vận tốc cất cánh của con bọ chét. Một cơ chế khác đã phát triển ở bọ chét - một loại hành động bắn súng cao su. Ở gốc chân nhảy của bọ chét là một chất liệu đàn hồi được các cơ nén lại khi bọ chét đang nghỉ ngơi. Những kẻ nhảy vô địch So với kích thước của chúng, nhiều loài động vật có kỹ năng nhảy ấn tượng hơn con người. Loài ếch báo này (Rana pipiens) có thể nhảy xa gấp 20 lần chiều dài cơ thể của nó. Khi cơ chế kích hoạt được giải phóng, vật liệu đàn hồi sẽ giật lại và "bắn"; con bọ chét bay vào không khí. Trong một cuộc thi nhảy hiệu quả, nhà vô địch không thể tranh cãi sẽ là kangaroo. Khi con người chạy nhanh hơn, số bước chạy và năng lượng tiêu hao mỗi phút sẽ tăng lên nhanh chóng. Điều này cũng không đúng với kangaroo. Khi di chuyển với tốc độ khoảng 5 đến 25 km một giờ, kangaroo thực hiện cùng số bước sải chân mỗi phút và tốc độ trao đổi chất của nó không tăng. Khả năng di chuyển trong môi trường là đặc điểm nổi bật của hầu hết các loài động vật. Cơ bắp và bộ xương - hệ thống cơ xương - giúp động vật di chuyển. Làm thế nào kangaroo có thể tăng tốc độ gấp năm lần mà không tăng chi phí trao đổi chất? Xem câu trả lời ở trang 1003.



48.1 Cơ bắp co bóp như thế nào? 987 Mô liên kết Chuyển tới Hoạt động 48.1 Cấu trúc của Sarcomere Lifel 0e.com/ac48. 1 48.1 Cơ bắp co bóp như thế nào? Hầu hết các hành vi và nhiều hoạt động sinh lý, chẳng hạn như nhịp tim và di chuyển thức ăn qua đường tiêu hóa, đều phụ thuộc vào sự co cơ. Bất cứ nơi nào các mô co lại, các tế bào cơ sẽ chịu trách nhiệm. Như đã giới thiệu ở Phần 40.2 và được minh họa ở Hình 40.4, có ba loại cơ ở động vật có xương sống: • Cơ xương chịu trách nhiệm cho tất cả các chuyển động có chủ ý, chẳng hạn như chạy hoặc chơi đàn piano. Nó cũng liên quan đến nhiều hành động không tự nguyện, chẳng hạn như thở, run rẩy và duy trì tư thế. ¢ Cơ tim chịu trách nhiệm cho nhịp đập của tim. â € ¢ Cơ trơn tạo ra chuyển động trong nhiều cơ quan nội tạng rỗng, chẳng hạn như hệ tiêu hóa, bàng quang và mạch máu, và nằm dưới sự kiểm soát của hệ thống thần kinh tự trị (không tự chủ). Cả ba loại cơ đều sử dụng cơ chế co rút sợi trượt giống nhau và chúng ta sẽ bắt đầu nghiên cứu về chuyển động của cơ xương bằng cách mô tả các cơ chế phân tử cơ bản của nó. Chúng ta sẽ sử dụng cơ xương của động vật có xương sống làm ví dụ chính. Sau này chúng ta sẽ thảo luận về sự khác biệt giữa cơ tim và cơ trơn giúp chúng thích ứng với các chức năng cụ thể của chúng. Các sợi trượt làm cho cơ xương co lại Cơ xương còn được gọi là cơ vân vì có hình dạng sọc (Hình 48.1; xem thêm Hình 40.4A). Tế bào cơ xương, gọi là sợi cơ, lớn và có nhiều sợi Actin Z dòng 1 |jm. Nơi chỉ có sợi Actin thì myofibril xuất hiện nhẹ; nơi có cả sợi Actin và myosin thì sợi cơ có màu sẫm. 48.1 Cấu trúc của cơ xương Một cơ xương được tạo thành từ các bó sợi cơ. Mỗi sợi cơ là một tế bào đa nhân chứa nhiều sợi cơ, là tập hợp có trật tự cao của các sợi myosin dày và sợi Actin mỏng. Sự sắp xếp của các sợi Actin và myosin làm cho các sợi cơ xương có hình dáng nổi bật đặc trưng. sợi cơ đơn

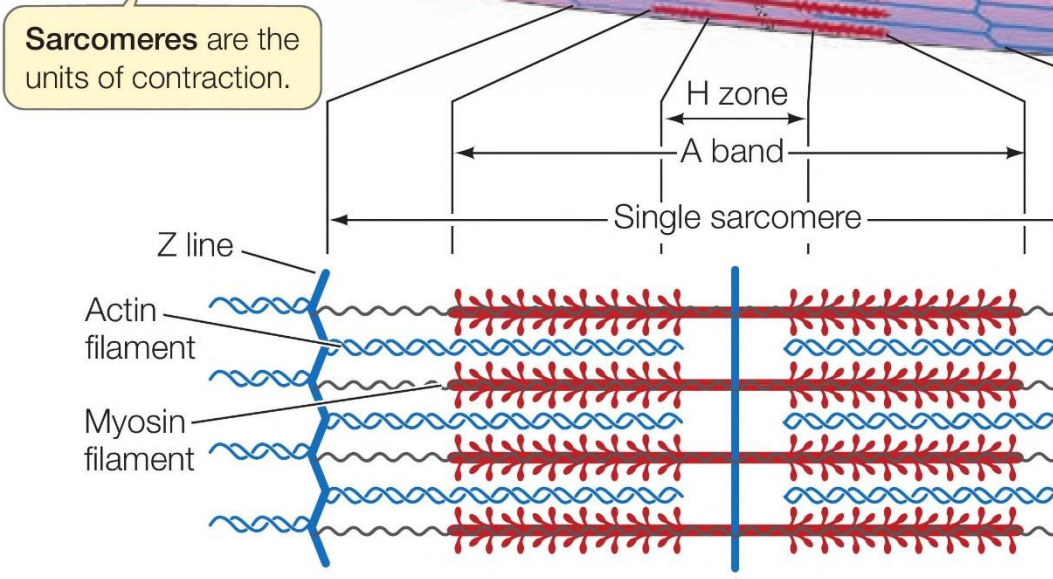


48.1
of a Sarcomere
ac48.1



w Do Muscles ntract?

Sarcomeres are the units of contraction.





r and many physiologi- uch as beating of the oving of food through ract, depend on muscle Wherever tissues con- ells are responsible. As Section 40.2 and shown there are three types of scle:

scle is responsible for y movements, such or playing a piano. It is also involved in untary actions, such as breathing, shiver- intaining posture

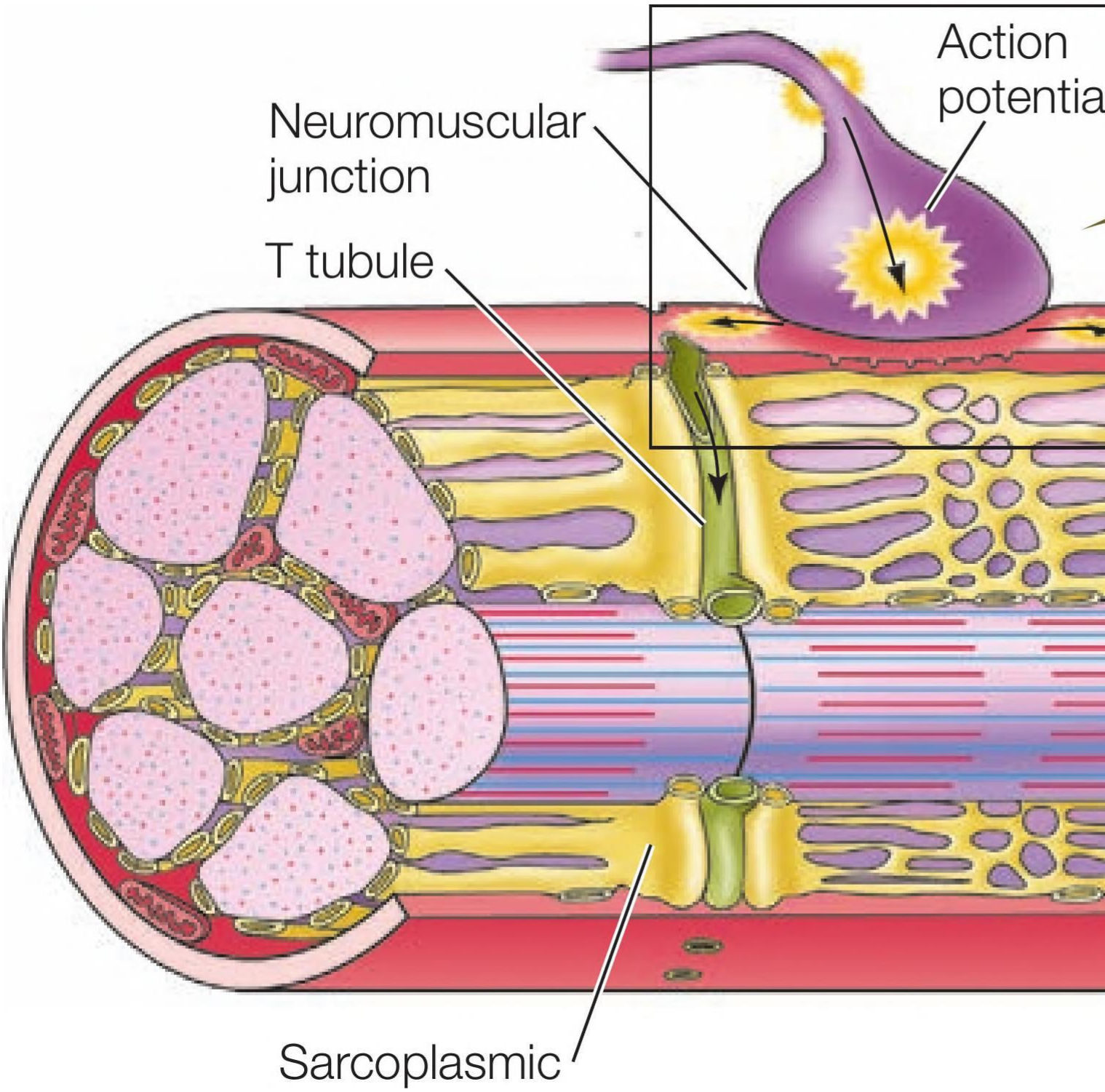
988 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương 48.2 Các sợi trượt Kiểu dải của sarcomere thay đổi khi nó ngắn lại. Những quan sát về ảnh vi điện tử như những ảnh bên phải đã dẫn đến mô hình dây tóc trượt của sự co cơ. Thư giãn cơ Zilne Actin M banck / / /Myosin Titin - - - - - - _ is is is is isift/i j Pj Pj Pj Pj Pj Pj i Pj Pj Pj PM Pi Pi l1' l1' P* ^ p* l1* l1* l H vùng I Band Cơ co lại / vtvtvlvlvl is is is is isJs l |/\X/\X/\XAX/\X/\X/\X/\X/1560 39; is is- is- is isJsjTi^^^X j Pj Pj P] Pj P] P] PJ i Pj Pj Pj Pj Pj Pj Pj V _ Một hạt nhân dải. Những tế bào đa nhân này hình thành trong quá trình phát triển thông qua sự hợp nhất của nhiều tế bào cơ phôi riêng lẻ được gọi là nguyên bào cơ. Một cơ cụ thể như bắp tay (làm cong cánh tay của bạn) bao gồm hàng trăm hoặc hàng nghìn sợi cơ được bó lại với nhau bằng mô liên kết. Sự co cơ là do sự tương tác giữa các protein co bóp Actin và myosin. Trong tế bào cơ, các phân tử Actin và myosin được tổ chức thành các sợi. Sợi Actin còn được gọi là sợi mỏng và sợi myosin là sợi dày. Hai loại sợi nằm song song với nhau. Khi sự co cơ được kích hoạt, các sợi Actin và myosin trượt qua nhau theo kiểu ống lồng. Mối quan hệ giữa sợi cơ xương với các sợi Actin và myosin chịu trách nhiệm cho sự co bóp của nó là gì? Mỗi sợi cơ (tế bào) được chứa đầy các sợi cơ - các bó sợi Actin mỏng và sợi myosin dày được sắp xếp một cách có trật tự. Ở hầu hết các vùng của sợi cơ, mỗi sợi myosin dày được bao quanh bởi sáu sợi Actin mỏng và mỗi sợi Actin mỏng nằm trong một hình tam giác gồm ba sợi myosin dày. Hình ảnh theo chiều dọc của sợi cơ cho thấy lý do tại sao cơ xương lại có vân. Myofibril bao gồm các đơn vị lặp đi lặp lại gọi là sarcomeres. Mỗi sarcomere được tạo thành từ các sợi Actin và myosin chồng lên nhau, tạo ra một kiểu dải riêng biệt (xem Hình 48.1). Trước khi người ta biết đến bản chất phân tử của kiểu dải cơ, các dải này được đặt những cái tên vẫn được sử dụng cho đến ngày nay. Mỗi sarcomere được giới hạn bởi các đường Z, các đường này neo giữ các sợi Actin mỏng. Chính giữa sarcomere là dải A, chứa tất cả các sợi myosin. Vùng H và dải I, xuất hiện ánh sáng, là những vùng mà các sợi Actin và myosin không chồng lên nhau trong cơ đã thư giãn. Sọc sẫm màu trong vùng H được gọi là dải M; nó chứa các protein giữ các sợi myosin theo cách sắp xếp đều đặn. Các bó sợi myosin được giữ ở vị trí trung tâm trong sarcomere bởi một protein gọi là titin. Titin là protein lớn nhất trong cơ thể; nó chạy toàn bộ chiều dài của sarcomere từ vạch Z đến vạch Z. Mỗi phân tử Titin chạy xuyên qua bó myosin. Giữa các đầu của bó myosin và đường Z, các phân tử titin rất co giãn, giống như dây bungee. Trong cơ xương thư giãn,khả năng chống co giãn chủ yếu là do tính đàn hồi của các phân tử Titin. Khi cơ co lại, các sarcomer ngắn lại và kiểu dải thay đổi. Vùng H và dải I trở nên hẹp hơn nhiều, và các đường Z di chuyển về phía dải A như thể các sợi Actin đang trượt vào vùng H, vùng bị chiếm giữ bởi các sợi myosin (Hình 48.2). Vào giữa những năm 1950, quan sát này đã độc lập khiến hai nhóm nhà sinh vật học người Anh đề xuất mô hình sợi trượt của sự co cơ. Trong khoa học, không có gì lạ khi những đột phá quan trọng được thực hiện đồng thời ở các phòng thí nghiệm khác nhau, nhưng trong trường hợp này, những sự trùng hợp ngẫu nhiên là rất đáng chú ý. Lãnh đạo của hai đội tên là Hugh Huxley và Andrew Huxley - nhưng họ không có quan hệ họ hàng với nhau. Làm việc trong các phòng thí nghiệm riêng biệt của Đại học Cambridge, hai nhóm đã cùng lúc đề xuất mô hình dây tóc trượt và cả hai bài báo đều được xuất bản trên cùng một số tạp chí Nature. Tương tác Actin-myosin làm cho các sợi trượt Để hiểu mô hình sợi trượt giải thích sự co cơ như thế nào, trước tiên chúng ta phải xem xét cấu trúc của Actin và myosin (Hình 48.3). Một phân tử myosin bao gồm hai chuỗi polypeptide dài cuộn lại với nhau, mỗi chuỗi kết thúc bằng một đầu hình cầu lớn. Sợi myosin được tạo thành từ nhiều phân tử myosin sắp xếp song song, với các đầu của chúng nhô sang một bên ở mỗi đầu của sợi. Một sợi Actin bao gồm các monome Actin được trùng hợp thành một phân tử dài trông giống như hai sợi ngọc trai xoắn lại với nhau. Xoắn quanh chuỗi Actin là một loại protein khác, tropomyosin, và được gắn vào tropomyosin theo từng khoảng thời gian là các phân tử troponin. Chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn về hai loại protein sau trong phần này. Các đầu myosin có thể liên kết với các vị trí cụ thể trên Actin, tạo thành các cầu nối chéo giữa myosin và sợi Actin. Hơn nữa, khi đầu myosin liên kết với sợi Actin, hình dạng của đầu sẽ thay đổi. Khi đầu cúi xuống, nó tạo ra một lựcTương tác Actin-myosin làm cho các sợi trượt Để hiểu mô hình sợi trượt giải thích sự co cơ như thế nào, trước tiên chúng ta phải xem xét cấu trúc của Actin và myosin (Hình 48.3). Một phân tử myosin bao gồm hai chuỗi polypeptide dài cuộn lại với nhau, mỗi chuỗi kết thúc bằng một đầu hình cầu lớn. Sợi myosin được tạo thành từ nhiều phân tử myosin sắp xếp song song, với các đầu của chúng nhô sang một bên ở mỗi đầu của sợi. Một sợi Actin bao gồm các monome Actin được trùng hợp thành một phân tử dài trông giống như hai sợi ngọc trai xoắn lại với nhau. Xoắn quanh chuỗi Actin là một loại protein khác, tropomyosin, và được gắn vào tropomyosin theo từng khoảng thời gian là các phân tử troponin. Chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn về hai loại

protein sau trong phần này. Các đầu myosin có thể liên kết với các vị trí cụ thể trên Actin, tạo thành các cầu nối chéo giữa myosin và sợi Actin. Hơn nữa, khi đầu myosin liên kết với sợi Actin, hình dạng của đầu sẽ thay đổi. Khi đầu cúi xuống, nó tạo ra một lựcTương tác Actin-myosin làm cho các sợi trượt Để hiểu mô hình sợi trượt giải thích sự co cơ như thế nào, trước tiên chúng ta phải xem xét cấu trúc của Actin và myosin (Hình 48.3). Một phân tử myosin bao gồm hai chuỗi polypeptide dài cuộn lại với nhau, mỗi chuỗi kết thúc bằng một đầu hình cầu lớn. Sợi myosin được tạo thành từ nhiều phân tử myosin sắp xếp song song, với các đầu của chúng nhô sang một bên ở mỗi đầu của sợi. Một sợi Actin bao gồm các monome Actin được trùng hợp thành một phân tử dài trông giống như hai sợi ngọc trai xoắn lại với nhau. Xoắn quanh chuỗi Actin là một loại protein khác, tropomyosin, và được gắn vào tropomyosin theo từng khoảng thời gian là các phân tử troponin. Chúng ta sẽ thảo luận chi tiết hơn về hai loại protein sau trong phần này. Các đầu myosin có thể liên kết với các vị trí cụ thể trên Actin, tạo thành các cầu nối chéo giữa myosin và sợi Actin. Hơn nữa, khi đầu myosin liên kết với sợi Actin, hình dạng của đầu sẽ thay đổi. Khi đầu cúi xuống, nó tạo ra một lực

48.1 Cơ bắp co bóp như thế nào? 989 Troponin có ba tiểu đơn vị: một liên kết với Actin, một liên kết với tropomyosin và một liên kết với Ca2+. Sarcomere đơn _ â– VxVx ^ ^ ^ V MFSOSiO'teXSOSiO'SOSiOSSO' - . t vl vt vt Â «J vJ Sợi Actin Sợi Myosin \ 48.3 Các sợi Actin và Myosin chồng lên nhau để tạo thành sợi Myosin Các sợi myosin là bó phân tử có đầu hình cầu và đuôi polypeptide; protein titin giữ các sợi này ở trung tâm trong sarcomer. Các sợi Actin bao gồm hai chuỗi monome Actin xoắn lại với nhau. Chúng được bao bọc bởi các chuỗi polypeptide tropomyosin và được đính xen kẽ với một loại protein khác, troponin. lực cực nhỏ làm cho sợi Actin di chuyển từ 5 đến 10 nanomet so với sợi myosin. Khi các đầu myosin liên kết với Actin, chúng có thể liên kết và thủy phân ATP. Năng lượng được giải phóng khi điều này xảy ra làm thay đổi cấu trúc của đầu myosin, khiến nó giải phóng Actin và quay trở lại vị trí mở rộng, từ đó nó có thể liên kết lại với Actin. Những chi tiết này cùng nhau giúp giải thích chu kỳ của các sự kiện khiến các sợi Actin và myosin trượt qua nhau và rút ngắn sarcomere. Họ cũng giải thích hiện tượng cứng cơ - tình trạng cơ bắp cứng lại ngay sau khi chết. Liên kết ATP làm cho myosin giải phóng khỏi Actin, vì vậy khi quá trình sản xuất ATP dừng lại khi chết, myosin không thể giải phóng và các cơ vẫn co lại. Tuy nhiên, cuối cùng, các protein mất đi tính toàn vẹn và cơ bắp mềm đi. Thời gian của những sự kiện này giúp giám định y tế ước tính thời gian tử vong. Chúng ta đã thảo luận về chu kỳ co bóp của một đầu myosin. Hãy nhớ rằng mỗi sợi myosin có nhiều đầu myosin ở cả hai đầu và được bao quanh bởi sáu sợi Actin; do đó, sự co lại của sarcomere bao gồm rất nhiều chu kỳ tương tác giữa các phân tử Actin và myosin. Đó là lý do tại sao khi một đầu myosin ngừng tiếp xúc với Actin, các sợi Actin không trượt về phía sau. Tương tác Actin-myosin được kiểm soát bởi các ion canxi Giống như tế bào thần kinh, tế bào cơ rất dễ bị kích thích - nghĩa là màng plasma của chúng có thể tạo ra và dẫn truyền điện thế hoạt động. Trong các sợi cơ xương, điện thế hoạt động được khởi tạo bởi các tế bào thần kinh vận động đến điểm nối thần kinh cơ. Các đầu sợi trục của nơ-ron vận động thường phân nhánh cao và tạo thành các khớp thần kinh với hàng trăm sợi cơ (Hình 48.4). Một nơ-ron vận động và tất cả các sợi mà nó tạo thành các khớp thần kinh tạo thành một đơn vị vận động. Các sợi co đồng thời khi tế bào thần kinh vận động của đơn vị kích hoạt. Một cơ có thể bao gồm nhiều đơn vị vận động. Vì vậy, có hai cách để tăng sức co bóp của cơ - tăng tốc độ kích hoạt của một nơ-ron vận động riêng lẻ hoặc huy động thêm nhiều nơ-ron vận động. Chuỗi polypeptide tuyến tính Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 48.1 Cơ chế phân tử của sự co cơ Lifel 0e.com/at48. 1 Khi điện thế hoạt động đến điểm nối thần kinh cơ,chất dẫn truyền thần kinh acetylcholine được giải phóng từ các đầu tận cùng của tế bào thần kinh vận động, khuếch tán qua khe hở tiếp hợp, liên kết với các thụ thể ở màng sau khớp thần kinh và làm cho các kênh ion ở tấm đầu vận động mở ra (xem Hình 45.13 và 45.14). Hầu hết các ion chảy qua các kênh này là Na+, và do đó tấm đầu động cơ bị khử cực. Sự khử cực lan đến màng sinh chất xung quanh của sợi cơ, nơi chứa các kênh natri phụ thuộc điện thế. Khi đạt đến ngưỡng, màng sinh chất sẽ kích hoạt một điện thế hoạt động được dẫn truyền nhanh chóng đến tất cả các điểm trên bề mặt sợi cơ. Điện thế hoạt động trong sợi cơ cũng di chuyển sâu vào bên trong tế bào. Màng sinh chất liên tục với một hệ thống các ống đi xuống tế bào chất sợi cơ (còn gọi là cơ tương). Điện thế hoạt động lan truyền trên màng tế bào cũng lan truyền qua hệ thống ống ngang này, hay còn gọi là ống T (Hình 48.5). Các ống T đến rất gần lưới nội chất (ER) của tế bào cơ. Trong tế bào cơ, lưới nội chất được gọi là mạng lưới cơ tương và nó là một khoang kín bao quanh mỗi sợi cơ. Bơm canxi trong mạng lưới cơ tương sợi Axon Sợi cơ xương Đầu sợi trục

10 |jm 48.4 Các sợi trục nối thần kinh cơ phân nhánh từ một đầu nơron vận động duy nhất ở các đầu tận chi phối nhiều sợi cơ xương.

990 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương Khớp nối thần kinh cơ ống T Một điện thế hoạt động (mũi tên đỏ) đến đầu sợi trục và các túi acetylcholine (ACh) được giải phóng. Điện thế hoạt động Tế bào thần kinh vận động Mạng lưới cơ tương 48,5 T Các ống T lan truyền điện thế hoạt động vào sợi Một điện thế hoạt động tại điểm nối thần kinh cơ lan truyền khắp sợi cơ thông qua mạng lưới các ống T, kích hoạt giải phóng Ca2+ từ mạng lưới cơ tương. Đi tới Hoạt động 48.2 Mối nối thần kinh cơ Lifel 0e.com/ac48. 2 @ Màng sau synap tạo ra điện thế hoạt động lan truyền xuống ống T... Thụ thể DHP Thụ thể Ryanodine Canxi' bơm lấy Ca2+ từ cơ tương. Do đó, khi sợi cơ ở trạng thái nghỉ, có nồng độ Ca2+ cao trong lưới cơ tương và nồng độ Ca2+ trong cơ tương rất thấp. Nằm trong khoảng trống giữa màng của ống T và màng của mạng lưới cơ tương là hai loại protein. Một protein, thụ thể dihydropyridine (DHP), nằm trong màng ống T; nó nhạy cảm với điện áp và thay đổi hình dạng để đáp ứng với điện thế hoạt động. Protein còn lại, thụ thể ryanodine, nằm trong màng lưới cơ tương và là kênh Ca2+. Hai protein này được kết nối vật lý. Khi thụ thể DHP được kích hoạt bởi điện thế hoạt động, nó sẽ thay đổi hình dạng; điều này cho phép Ca2+ chảy qua thụ thể ryanodine từ mạng lưới cơ tương đến cơ tương. Các ion Ca2+ khuếch tán qua chất cơ bao quanh các sợi Actin và myosin kích hoạt sự tương tác giữa Actin và myosin và sự trượt của các sợi này. Các ion Ca2+ thực hiện điều này như thế nào? Sợi Actin, như chúng ta đã thấy, là sự sắp xếp xoắn ốc của các monome Actin. Xoắn quanh sợi Actin là hai sợi protein tropomyosin (Hình 48.6; xem thêm Hình 48.3). Ở những khoảng thời gian đều đặn, sợi này cũng bao gồm một loại protein hình cầu, troponin. Phân tử troponin có ba tiểu đơn vị: một liên kết với Actin, một liên kết với tropomyosin và một liên kết với Ca2+. Khi cơ ở trạng thái nghỉ, các sợi tropomyosin được định vị sao cho chúng chặn các vị trí trên sợi Actin nơi đầu myosin có thể liên kết. Khi Ca2+ được giải phóng vào cơ tương, nó liên kết với troponin, làm thay đổi hình dạng. Bởi vì troponin liên kết với tropomyosin nên sự thay đổi về hình dạng này làm xoắn tropomyosin đủ để lộ ra các vị trí liên kết Actinmyosin. Do đó, chu trình tạo và phá vỡ liên kết Actin-myosin được bắt đầu, các sợi cơ bị kéo qua nhau và các sợi cơ co lại. Khi bơm canxi trong màng lưới cơ tương loại bỏ các ion Ca2+ khỏi cơ tương, cấu trúc của tropomyosin sẽ trở lại trạng thái ngăn chặn sự liên kết của đầu myosin với Actin và sợi cơ trở lại trạng thái nghỉ. Hình 48.6 tóm tắt chu trình này.


Action
potentia
Neuromuscular
junction
T tubule
Sarcoplasmic

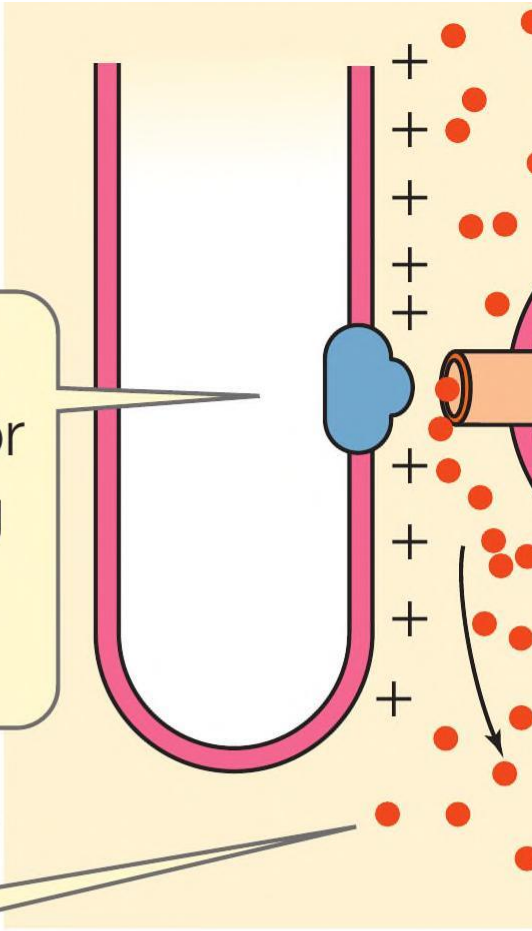
1 An action potential (red arrow) arrives at the axon terminal, and vesicles of acetylcholine (ACh) are released.

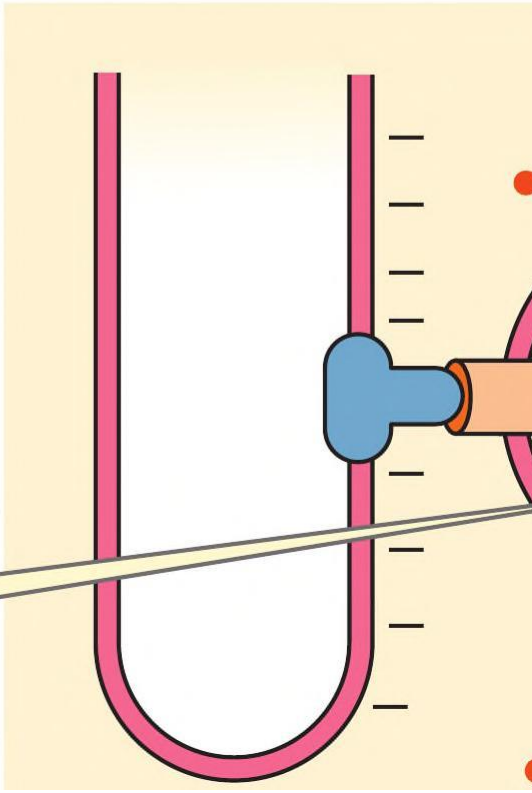


3 …which causes a change in the conformation of the DHP receptor and ryanodine receptor, releasing Ca^{2+} stored in the sarcoplasmic reticulum.

4 Released Ca^{2+} diffuses in sarcoplasm, stimulating muscle contraction.

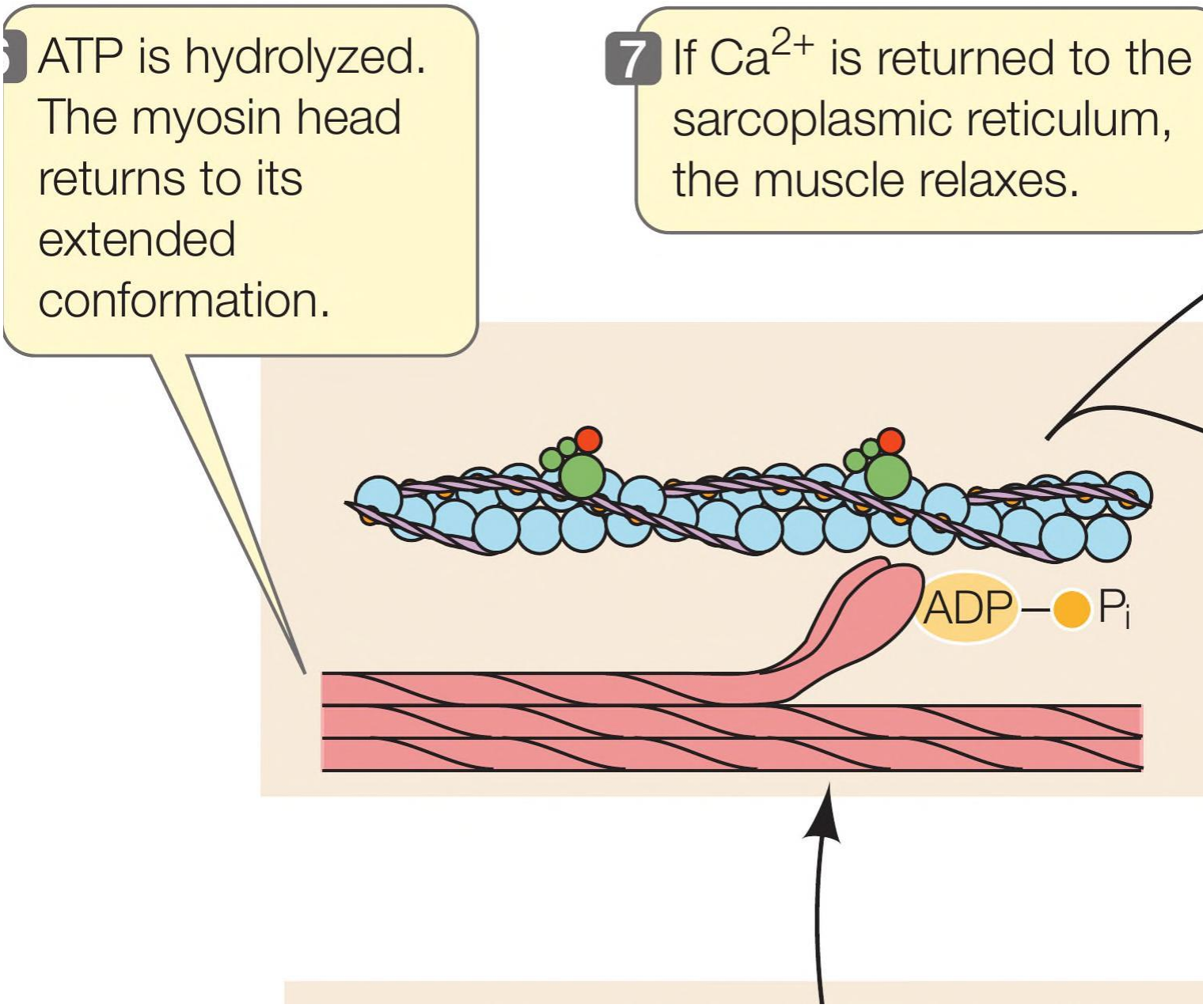
5 Ca^{2+} is taken up by the sarcoplasmic reticulum, terminating muscle contraction.

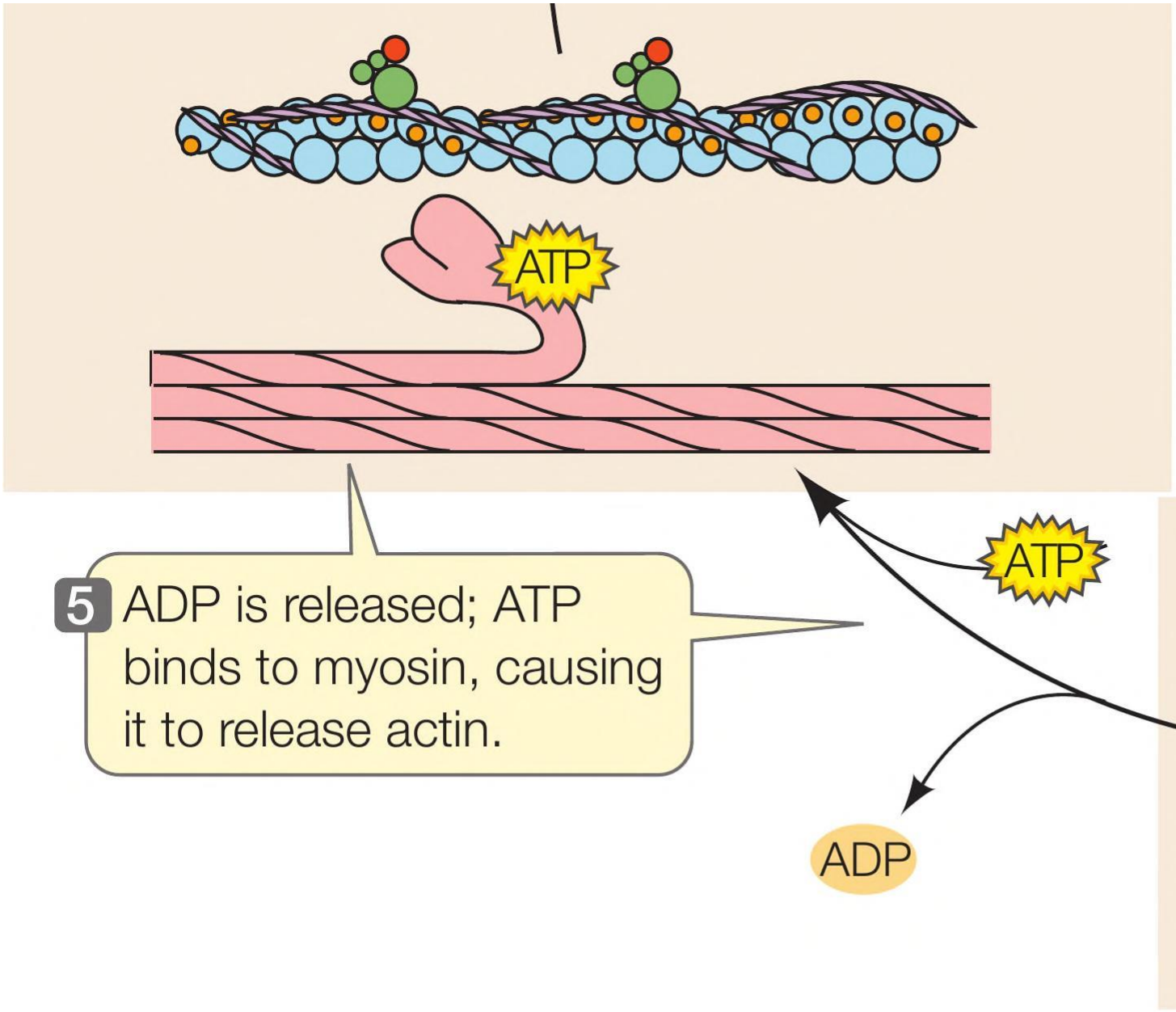




48.6 Giải phóng Ca2+ từ lưới cơ tương kích hoạt sự co cơ Khi Ca2+ liên kết với troponin, nó làm lộ ra các vị trí gắn myosin trên Actin. Miễn là có sẵn các vị trí liên kết và ATP, chu trình tương tác Actin và myosin vẫn tiếp tục và các sợi trượt qua nhau. Sợi Actin Tropomyosin 0j ATP bị thủy phân. Đầu myosin trở lại hình dạng mở rộng của nó. fi Nếu Ca2+ được đưa trở lại lưới cơ tương, cơ sẽ giãn ra. 0) Nếu vẫn còn Ca2+, chu trình lặp lại và quá trình co cơ tiếp tục. Ca2+ được giải phóng từ lưới cơ tương. 0 Ca2+ trong cơ tương liên kết với troponin và làm lộ ra các vị trí gắn với myosin trên sợi Actin. Vị trí gắn kết Myosin Ca2+ Cơ tim giống và khác với cơ xương > Trong cú đánh mạnh, đầu myosin thay đổi hình dạng; các sợi trượt lên nhau. Giống như cơ xương, cơ tim có vân do sự sắp xếp đều đặn của các sợi Actin và myosin thành các sarcomer (Hình 48.7). Sự khác biệt giữa cơ tim và cơ xương là các tế bào cơ tim nhỏ hơn nhiều và chỉ có một nhân (không có nhân). Các tế bào cơ tim phân nhánh và các nhánh của các tế bào liền kề đan xen vào nhau thành một mạng lưới có khả năng chống rách. Kết quả là thành tim có thể chịu được áp lực cao trong khi bơm máu mà không có nguy cơ bị rò rỉ. Thêm vào sức mạnh của cơ tim là các đĩa xen kẽ cung cấp sự kết dính cơ học mạnh mẽ giữa các tế bào lân cận. Các mối nối khoảng cách là một tính năng quan trọng của cơ tim. Những cấu trúc này trong các đĩa xen kẽ cho phép tế bào chất liên tục giữa các tế bào (xem Hình 7. 19 A). Do có các khe hở nên các tế bào cơ tim được ghép điện. Một điện thế hoạt động bắt đầu tại một điểm trên tấm cơ tim lan truyền nhanh chóng, khiến một số lượng lớn tế bào cơ tim co bóp đồng thời. Một số tế bào cơ tim chuyên biệt để tạo và dẫn tín hiệu điện. Những máy điều hòa nhịp tim và tế bào dẫn truyền này có mật độ sợi Actin và myosin thấp, nhưng chúng khởi động và điều phối các cơn co thắt nhịp nhàng của các tế bào cơ tim lúc 15 giờ chiều 48.7 Tạo thành một mạng lưới mạnh Các nhánh tế bào cơ tim và đan xen vào nhau, tạo thành một lưới chống rách có thể Chịu được áp lực của máu bơm qua tim.

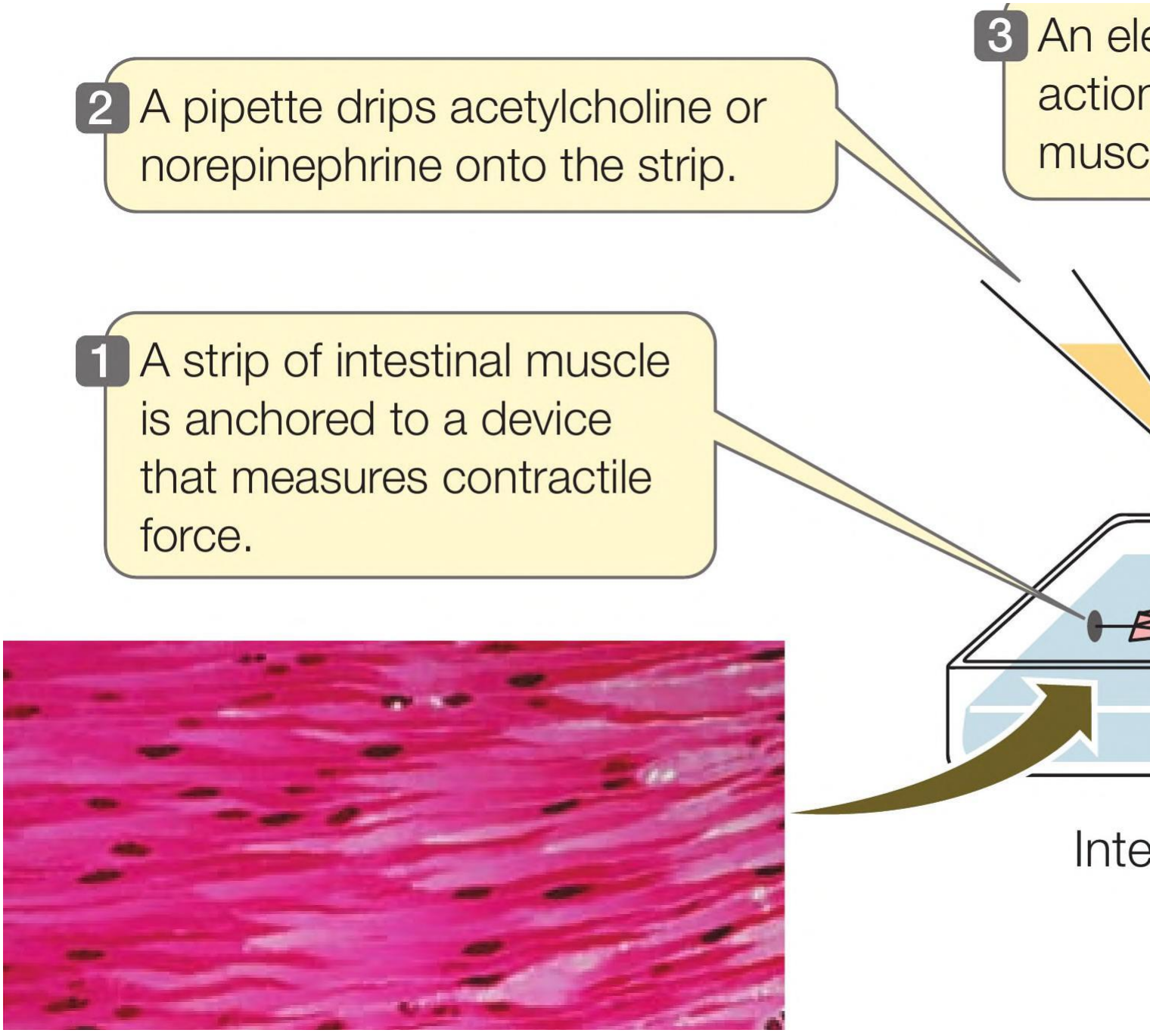
ɜ the filaments slide past each other.



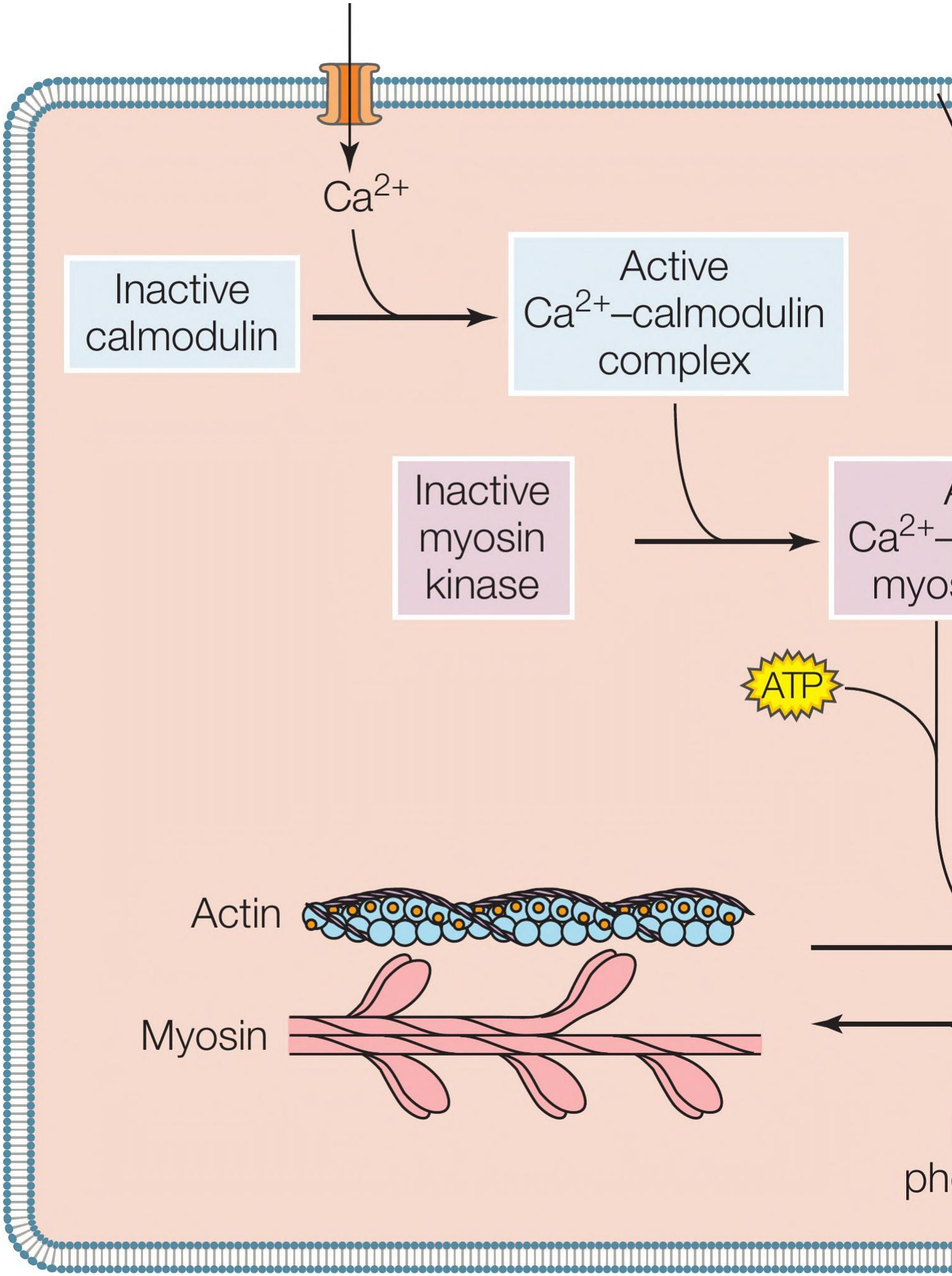


992 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương NVESTIGATINGLIFEI 48.8 Chất dẫn truyền thần kinh làm thay đổi tiềm năng màng của tế bào cơ trơn Các thí nghiệm trước đây cho thấy rằng việc kéo căng cơ trơn của ruột (như khi căng khi bụng đầy) sẽ khử cực màng, gây ra điện thế hoạt động kích hoạt cơ chế co bóp . Thí nghiệm tiếp theo này cho thấy chất dẫn truyền thần kinh phó giao cảm acetylcholine và chất dẫn truyền thần kinh giao cảm norepinephrine có tác dụng đối kháng nhau để làm thay đổi điện thế màng của cơ trơn.3 GIẢ THUYẾT Kích thích từ các chất dẫn truyền thần kinh của hệ thần kinh tự trị (ANS) gây ra các cơn co thắt trong cơ trơn của ruột. Phương pháp | Một dải cơ ruột được neo vào một thiết bị đo lực co bóp. | Một điện cực phát hiện điện thế màng cơ và điện thế hoạt động được ghi lại. Lực co cơ được đo bằng máy đo lực. Kết quả Khi nhỏ acetylcholine vào cơ, các tế bào sẽ khử cực, kích hoạt điện thế hoạt động nhanh hơn và tăng lực co bóp của chúng. Mặt khác, norepinephrine làm cho tế bào siêu phân cực, làm giảm tốc độ hoạt động và giảm lực co bóp của chúng. Bôi acetylcholine Rửa sạch acetylcholine t Bôi norepinephrine Rửa sạch norepinephrine t > CD E, c -p c E CD Â® o ^ CL +25 0 -25 -50 -r Cơ I co Cơ bắp IN^thư giãn KẾT LUẬN Chất dẫn truyền thần kinh ANS có thể làm thay đổi điện thế nghỉ của màng và ảnh hưởng đến tốc độ tế bào cơ trơn kích hoạt điện thế hoạt động, do đó kiểm soát sự co cơ trơn. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBolton, T. B. và cộng sự. 1999. Đánh giá thường niên về sinh

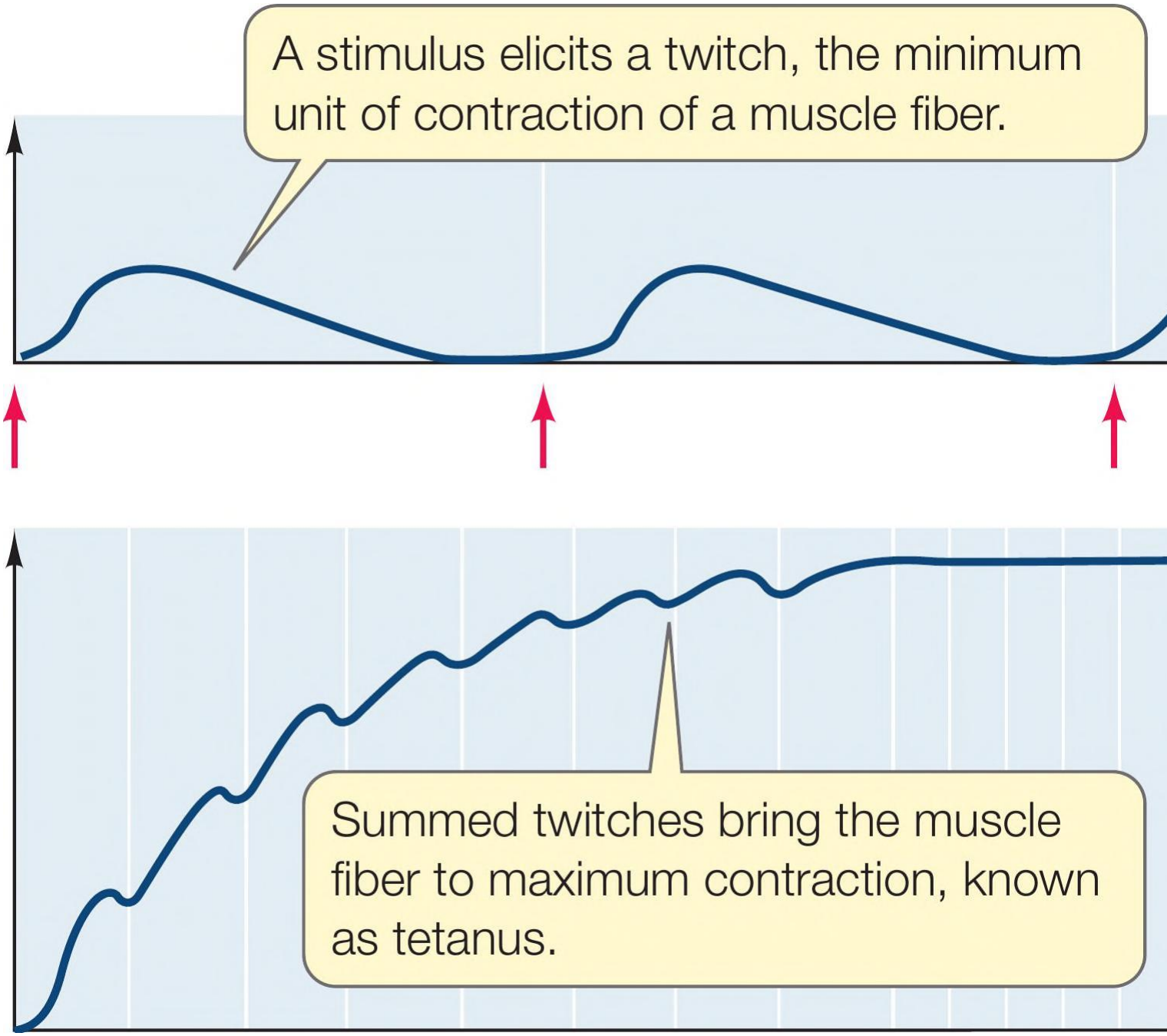
lý học 61: 85-1 15. trái tim. (Cơ sở phân tử của chức năng tạo nhịp tim này sẽ được trình bày trong Phần 50.3.) Các tế bào tạo nhịp tim tạo ra nhịp tim của động vật có xương sống, nghĩa là nó được tạo ra bởi chính cơ tim. Một quả tim được lấy ra khỏi động vật có xương sống có thể tiếp tục đập mà không cần sự can thiệp của hệ thần kinh. Mặc dù đầu vào từ hệ thống thần kinh tự trị làm thay đổi tốc độ của các tế bào điều hòa nhịp tim, nhưng nó không cần thiết cho chức năng nhịp nhàng liên tục của chúng. Cơ chế ghép nối kích thích-co bóp ở tế bào cơ tim khác với cơ chế ở tế bào cơ xương. Ống T lớn hơn và protein thụ thể DHP nhạy cảm với điện áp trong ống T là kênh Ca2+. Các protein ống T này không được kết nối vật lý với các thụ thể ryanodine trong mạng lưới cơ tương. Thay vào đó, các thụ thể ryanodine là các kênh Ca2+ có cổng ion. Khi điện thế hoạt động lan truyền xuống ống T, nó làm cho các kênh điều khiển điện thế mở ra, cho phép Ca2+ ngoại bào chảy vào cơ tương. Tăng nồng độ Ca2+ trong cơ tương dẫn đến Ca2+ liên kết với các thụ thể ryanodine và mở các kênh canxi trong cơ thể.



48.1 Cơ bắp co bóp như thế nào? 993 lưới cơ tương. Kết quả là nồng độ Ca2+ trong cơ tương tăng mạnh sẽ kích thích sự co rút của sợi. Cơ chế này được gọi là giải phóng Ca2+ do Ca2+ gây ra. 0jrjÂ£i0 Đi tới Media Clip 48.1 Hãy Vẫn Là Trái Tim Tế Bào Gốc Đang Đập Đập Của Tôi Lifel 0e.com/mc48. 1 Cơ trơn gây ra sự co bóp chậm của nhiều cơ quan nội tạng Cơ trơn cung cấp lực co bóp cho hầu hết các cơ quan nội tạng của chúng ta, nằm dưới sự kiểm soát của hệ thần kinh tự trị. Cơ trơn di chuyển thức ăn qua đường tiêu hóa, kiểm soát dòng máu qua các mạch máu và làm trống bàng quang. Về mặt cấu trúc, tế bào cơ trơn là tế bào cơ đơn giản nhất. Chúng nhỏ hơn tế bào cơ xương, thường dài và có hình trục chính, mỗi tế bào có một nhân. Chúng "mượt mà"; bởi vì các sợi Actin và myosin không được sắp xếp đều đặn như ở cơ xương và cơ tim, do đó không tạo ra hình dạng có vân. Một số mô cơ trơn, chẳng hạn như mô ở thành đường tiêu hóa, có những đặc tính thú vị. Các tế bào được sắp xếp thành các tấm và các tế bào riêng lẻ trong một tấm tiếp xúc điện với nhau thông qua các khe hở, giống như chúng ở trong cơ tim. Kết quả là, một điện thế hoạt động được tạo ra trong màng của một tế bào cơ trơn có thể lan truyền đến tất cả các tế bào trong tấm mô. Do đó, các ô trong tấm co lại một cách phối hợp. Màng sinh chất của tế bào cơ trơn rất nhạy cảm với sự căng ra, gây ra những hậu quả nghiêm trọng. Nếu thành của đường tiêu hóa bị kéo căng ở một vị trí (như khi một miếng thức ăn đi qua thực quản đến dạ dày), màng tế bào bị kéo căng sẽ khử cực, đạt đến ngưỡng và kích hoạt điện thế hoạt động, khiến tế bào co lại. . Như vậy, cơ trơn co lại sau khi bị kéo căng, và càng bị kéo căng thì nó co lại càng mạnh. Hành vi này của cơ trơn rất quan trọng để di chuyển thức ăn qua hệ thống tiêu hóa. Thành mạch máu chủ yếu là cơ trơn. Điều này đặc biệt đúng ở phía động mạch, nơi máu chịu áp lực cao hơn. Những thay đổi trong trương lực cơ trơn mạch máu có vai trò kiểm soát sự phân phối máu trong cơ thể. Những ảnh hưởng thần kinh lên cơ trơn đến từ hai bộ phận của hệ thống thần kinh tự trị. Các chất dẫn truyền thần kinh của các tế bào hậu hạch giao cảm và phó giao cảm làm thay đổi điện thế màng của tế bào cơ trơn. Ví dụ, trong đường tiêu hóa, acetylcholine làm cho các tế bào cơ trơn khử cực, khiến chúng có nhiều khả năng tạo ra điện thế hoạt động và co lại. Ngược lại, norepinephrine làm cho các tế bào cơ này siêu phân cực và do đó ít có khả năng tạo ra điện thế hoạt động và co bóp hơn (Hình 48.8). Ngược lại, norepinephrine hoạt động thông qua các thụ thể kết hợp với protein G làm cho cơ trơn trong các động mạch phục vụ ruột co lại.Hãy nhớ rằng hoạt động của chất dẫn truyền thần kinh phụ thuộc vào các thụ thể trong mô đích. Hoạt động giao cảm cao trong tình huống chiến đấu hoặc bỏ chạy; trong trường hợp khẩn cấp, bạn không cần phải tiêu hóa bữa trưa của mình, nhưng bạn cần đưa máu đến các mô quan trọng để sinh tồn. Mặc dù sự co bóp của tế bào cơ trơn không được kiểm soát bởi cơ chế troponin-tropomyosin nhưng canxi vẫn đóng một vai trò quan trọng. Dòng Ca2+ đi vào cơ tương của tế bào cơ trơn có thể được kích thích bởi điện thế hoạt động, hormone hoặc sự kéo căng. Ca2+ đi vào cơ tương kết hợp với một protein gọi là peaceodulin. Phức hợp peaceodulin-Ca2+ kích hoạt một loại enzyme gọi là myosin kinase có tác dụng phosphoryl hóa các đầu myosin. Khi các đầu myosin trong cơ trơn bị phosphoryl hóa, chúng trải qua các chu kỳ liên kết và giải phóng Actin, gây co cơ. Khi Ca2+ bị loại khỏi cơ tương, nó sẽ tách ra khỏi peaceodulin và hoạt động của myosin kinase giảm. Một enzyme bổ sung, myosin phosphatase, khử phospho của myosin để giúp giảm tương tác Actin-myosin (Hình 48.9). 0jr530 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 48.2 "SEcS Hành động cơ trơn Lifel 0e.com/at48.2 Ca2+ 48.9 Vai trò của Ca2+ trong sự co cơ trơn Khi tế bào cơ trơn được kích thích bởi chất dẫn truyền thần kinh, Ca2+ đi vào cơ tương và liên kết với peaceodulin, chất này lần lượt kích hoạt một enzyme phosphoryl hóa các đầu myosin, khiến chúng liên kết với Actin. Miễn là myosin vẫn được phosphoryl hóa, Actin và myosin sẽ trải qua các chu kỳ liên kết và giải phóng. Vì vậy, ở cơ trơn, sự thay đổi qua trung gian Ca2+ xảy ra ở myosin, trong khi ở cơ xương và cơ tim, nó xảy ra ở sợi Actin-tropomyosin.Ca2+ đi vào cơ tương và liên kết với peaceodulin, từ đó kích hoạt một enzyme phosphoryl hóa các đầu myosin, khiến chúng liên kết với Actin. Miễn là myosin vẫn được phosphoryl hóa, Actin và myosin sẽ trải qua các chu kỳ liên kết và giải phóng. Vì vậy, ở cơ trơn, sự thay đổi qua trung gian Ca2+ xảy ra ở myosin, trong khi ở cơ xương và cơ tim, nó xảy ra ở sợi Actin-tropomyosin.Ca2+ đi vào cơ tương và liên kết với peaceodulin, từ đó kích hoạt một enzyme phosphoryl hóa các đầu myosin, khiến chúng liên kết với Actin. Miễn là myosin vẫn được phosphoryl hóa, Actin và myosin sẽ trải qua các chu kỳ liên kết và giải phóng. Vì vậy, ở cơ trơn, sự thay đổi qua trung gian Ca2+ xảy ra ở myosin, trong khi ở cơ xương và cơ tim, nó xảy ra ở sợi Actin-tropomyosin.


Ca^{2+}
Inactive calmodulin
Active Ca^{2+}–calmodulin complex
Inactive myosin kinase
Ca^{2+}–
myos
ATP
Actin
Myosin
ph

994 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương TÓM TẮT 48.1 Khả năng co bóp của cơ bắt nguồn từ sự tương tác giữa các sợi Actin và myosin. Ba loại cơ là cơ xương, cơ tim và cơ trơn. Sự co bóp của cả ba cơ này đều phụ thuộc vào sự kiểm soát của Ca2+ trong cơ tương. Tropomyosin và troponin là những yếu tố kiểm soát cơ xương và cơ tim. Calmodulin là yếu tố kiểm soát trong cơ trơn. – Giải thích mối liên hệ giữa cấu trúc tế bào và cấu trúc dưới tế bào của cơ xương với lý thuyết sợi trượt của sự co cơ. Xem trang 987-989 và Hình 48.1 f 48.2, và 48.3 â€¢ Vai trò của Ca2+ trong cơ chế co bóp của xương, tim và cơ trơn là gì? Xem trang 989-990 và Hình 48.5 và 48.6. ATP đóng vai trò gì trong tương tác Actin và myosin tạo ra sự co cơ? Xem Hình 48.6 Bây giờ chúng ta đã hiểu cơ bắp tạo ra lực như thế nào, chúng ta có thể xem xét điều gì quyết định đặc tính của cơ, hiệu suất của nó và cách từng cơ có thể thay đổi đặc tính của chúng khi sử dụng và điều hòa thường xuyên. Điều gì quyết định hiệu suất cơ xương? Các chức năng mà các cơ khác nhau thực hiện đặt ra những yêu cầu khác nhau đối với chúng. Một số cơ, chẳng hạn như cơ tư thế, phải duy trì tải trọng liên tục trong thời gian dài. Các cơ được sử dụng khi vận động và làm việc nặng phải có khả năng thay đổi cường độ co bóp của chúng trong một phạm vi rộng. Các cơ khác, chẳng hạn như các cơ điều khiển ngón tay của bạn, thường không phải duy trì các cơn co thắt mạnh và lâu nhưng chúng phải có khả năng co bóp nhanh chóng. Và " là gì? nhanh chóng" đối với con người không thể so sánh với cơ bắp bay của côn trùng có thể co lại nhanh tới 1.000 lần mỗi giây. Cơ bắp thích nghi như thế nào với những chức năng và nhu cầu cụ thể? Sức mạnh của sự co cơ phụ thuộc vào số lượng sợi co và tốc độ co như thế nào. Trong cơ xương, sự xuất hiện của điện thế hoạt động tại điểm nối thần kinh cơ gây ra điện thế hoạt động trong sợi cơ. Sự lan truyền điện thế hoạt động đó qua hệ thống ống T của sợi cơ gây ra một đơn vị co tối thiểu, gọi là co giật. Một cơn co giật có thể được đo bằng độ căng hoặc lực mà nó tạo ra (Hình 48.1 0A). Một điện thế hoạt động đơn lẻ sẽ kích thích một lần co giật, nhưng lực cuối cùng được tạo ra bởi một điện thế hoạt động sẽ thay đổi rất nhiều tùy thuộc vào số lượng sợi cơ mà nó chạm tới. Mức độ căng mà toàn bộ cơ tạo ra phụ thuộc vào hai yếu tố: số lượng đơn vị vận động được kích hoạt và tần số mà các đơn vị vận động hoạt động. Ở các cơ chịu trách nhiệm cho các chuyển động tinh tế, chẳng hạn như ở các ngón tay, một nơ-ron vận động có thể chỉ phân bố một hoặc một vài sợi cơ, nhưng trong một cơ tạo ra lực lớn, chẳng hạn như bắp tay, một nơ-ron vận động sẽ phân bố một số lượng lớn cơ. sợi. Ở cấp độ sợi cơ, một điện thế hoạt động sẽ kích thích một lần co giật. Nếu điện thế hoạt động đến sợi cơ được phân tách đầy đủ kịp thời,mỗi cơn co giật là một hiện tượng rời rạc, được tất cả hoặc không. Tuy nhiên, nếu điện thế hoạt động được kích hoạt nhanh hơn, các cơn co giật mới sẽ được kích hoạt trước khi các sợi cơ có cơ hội trở lại trạng thái nghỉ ngơi. Kết quả là, các cơn co giật tổng hợp lại và sức căng do sợi tạo ra tăng lên và trở nên bền vững hơn. Do đó, một sợi cơ riêng lẻ có thể thể hiện phản ứng theo cấp độ đối với mức độ kích thích ngày càng tăng của tế bào thần kinh vận động của nó. Các cơn co giật tổng hợp ở mức độ kích thích cao do bơm canxi trong lưới cơ tương (xem Hình 48.5) không thể loại bỏ các ion Ca2+ khỏi cơ tương giữa các điện thế hoạt động. Cuối cùng, tần số kích thích có thể đạt được dẫn đến sự hiện diện liên tục của Ca2+ trong cơ tương ở mức đủ cao để gây ra sự kích hoạt liên tục của cơ quan co bóp - một tình trạng được gọi là uốn ván (Hình 48.1 OB). (Đừng nhầm lẫn tình trạng này với bệnh uốn ván, do độc tố vi khuẩn gây ra và được đặc trưng bởi sự co cứng của cơ xương.) 48.10 Co giật và uốn ván (A) Điện thế hoạt động từ tế bào thần kinh vận động làm cho sợi cơ co giật. Có thể tóm tắt các cơn co giật liên tiếp nhanh chóng. (B) Tổng hợp nhiều cơn co giật có thể khiến sợi cơ co đến mức tối đa, được gọi là uốn ván. (A) Lực (B) Kích thích lực | t t t t t t HttHHHHtt Thời gian



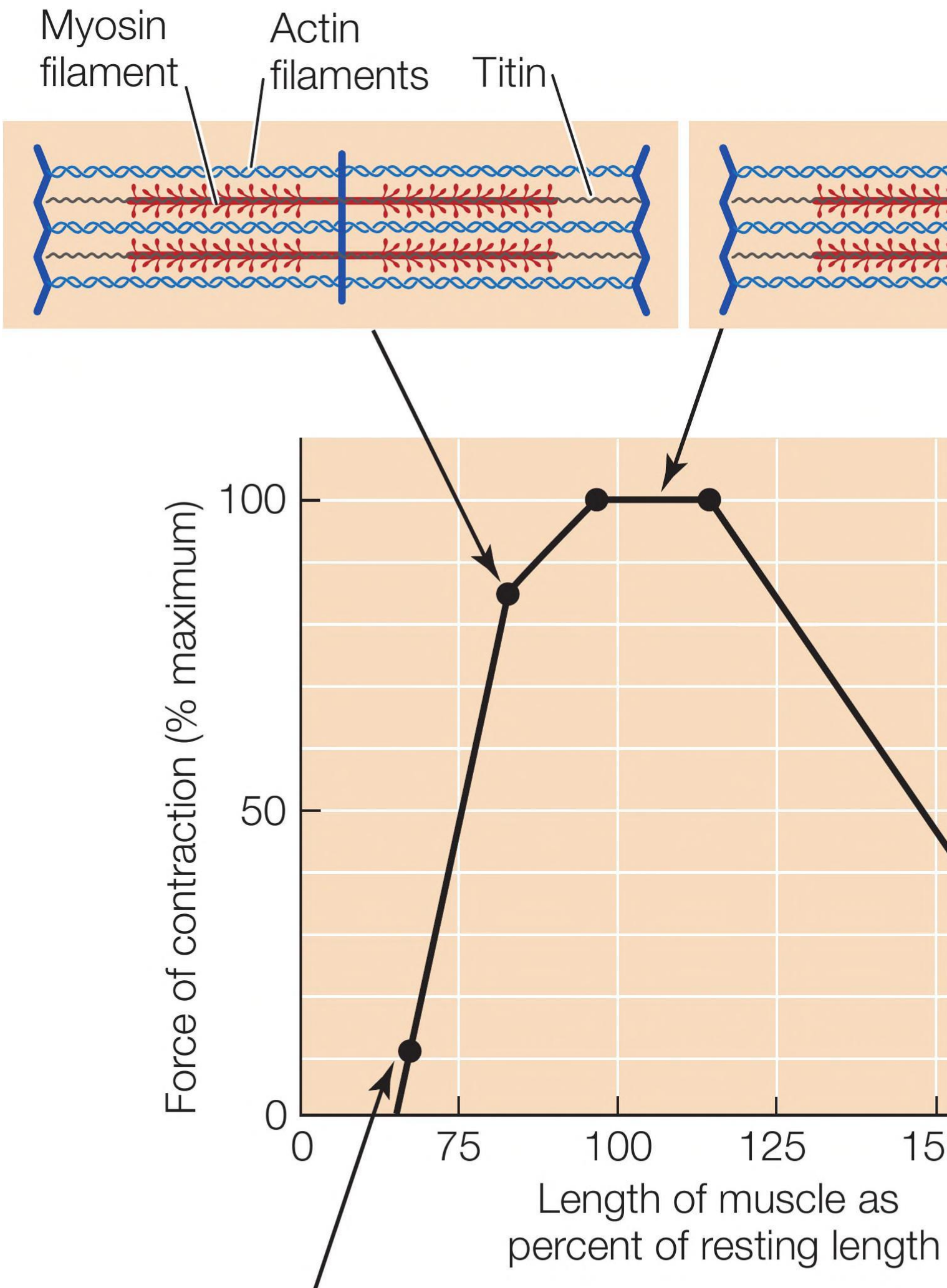
48.2 Điều gì quyết định hiệu suất của cơ xương? 995 Một sợi cơ có thể duy trì cơn co uốn ván trong bao lâu tùy thuộc vào nguồn cung cấp ATP của nó. Cuối cùng, sợi sẽ trở nên mệt mỏi và không thể duy trì sự co lại. Có vẻ nghịch lý là việc thiếu ATP gây ra mệt mỏi, vì hoạt động của ATP là phá vỡ liên kết Actin-myosin. Nhưng hãy nhớ rằng năng lượng giải phóng từ quá trình thủy phân ATP " gà trống" các đầu myosin, cho phép chúng thực hiện một cú đánh mạnh khác. Khi cơ co lại khi chịu tải, chu trình tạo và phá vỡ liên kết Actin-myosin phải tiếp tục để ngăn tải làm căng cơ. Tình huống giống như chèo thuyền ngược dòng. Bạn không thể duy trì vị trí của mình so với bờ suối bằng cách chỉ đưa mái chèo ngược dòng nước; bạn phải tiếp tục chèo thuyền. Tương tự như vậy, các liên kết Actin-myosin phải tiếp tục tuần hoàn để duy trì độ căng của cơ. Nhiều cơ trong cơ thể duy trì mức độ căng thấp ngay cả khi cơ thể nghỉ ngơi. Ví dụ, các cơ ở cổ, thân và các chi giúp duy trì tư thế của chúng ta trước lực hấp dẫn luôn hoạt động, ngay cả khi chúng ta đứng hoặc ngồi yên. Trương lực cơ xuất phát từ hoạt động của một số lượng nhỏ đơn vị vận động trong cơ; tại bất kỳ thời điểm nào, một số sợi cơ sẽ co lại và những sợi khác sẽ giãn ra. Hệ thống thần kinh liên tục điều chỉnh trương lực cơ. Các loại sợi cơ quyết định độ bền và sức mạnh Không phải tất cả các sợi cơ xương đều giống nhau và một

cơ thường chứa nhiều loại sợi. Hai loại sợi cơ xương chính biểu hiện các gen khác nhau cho các phân tử myosin của chúng và các biến thể myosin này có tốc độ hoạt động ATPase khác nhau. Những sợi có hoạt tính ATPase cao có thể tái chế các cầu nối Actin-myosin của chúng một cách nhanh chóng và do đó được gọi là sợi co giật nhanh. Các sợi co giật chậm có hoạt tính ATPase thấp hơn; họ phát triển sự căng thẳng chậm hơn nhưng có thể duy trì nó lâu hơn. Các sợi co giật chậm còn được gọi là cơ oxy hóa hoặc cơ đỏ vì chúng chứa myoglobin (một loại protein liên kết với oxy tương tự như huyết sắc tố trong hồng cầu), có nhiều ty thể và được cung cấp đầy đủ các mạch máu. Những đặc điểm này đều làm tăng độ bền của sợi. khả năng chuyển hóa oxy hóa và dẫn đến sự xuất hiện màu đỏ của chúng. Độ căng tối đa mà sợi co giật chậm tạo ra thấp và phát triển chậm nhưng có khả năng chống mỏi cao. Các sợi co giật chậm có nguồn dự trữ nhiên liệu đáng kể (glycogen và chất béo), vì vậy chúng có thể duy trì quá trình sản xuất ATP ổn định và kéo dài miễn là có đủ oxy. Cơ có tỷ lệ sợi co chậm cao rất tốt cho hoạt động aerobic trong thời gian dài (tức là hoạt động cần oxy). Những vận động viên chạy đường dài, bơi lội, đi xe đạp và các vận động viên khác có các hoạt động đòi hỏi sức bền có cơ chân và cơ tay bao gồm chủ yếu là các sợi co giật chậm (Hình 48.1 1).Một số sợi co giật nhanh còn được gọi là cơ glycolytic hoặc cơ trắng vì so với sợi co giật chậm, chúng có ít ty thể, ít hoặc không có myoglobin và ít mạch máu hơn; do đó họ trông nhợt nhạt. Các sợi glycolytic co giật nhanh có thể phát triển sức căng tối đa nhanh hơn các sợi co giật chậm và sức căng tối đa đó lớn hơn. Tuy nhiên, các sợi co giật nhanh sẽ bị mỏi nhanh chóng. Myosin của những sợi này cung cấp năng lượng (A) Mặt cắt ngang của cơ chân Người đi xe đạp khoảng cách Vận động viên chạy nước rút (B) Phần trăm cơ co giật chậm trong cơ thể (l 20 40 60 80 Người chạy đường dài Người bơi lội Người không phải vận động viên được đào tạo Người chạy nước rút 100 - i Các sợi co giật chậm thích nghi tốt hơn cho hoạt động hiếu khí kéo dài. Các sợi co giật nhanh có thể tạo ra sức căng tối đa n một cách nhanh chóng, nhưng chúng cũng nhanh chóng bị mỏi. 100 Sự hấp thụ oxy tối đa (I (ml/m in/kg) 48.11 Co giật chậm và nhanh Các sợi cơ (A) Các cơ xương trong ảnh vi mô được nhuộm bằng thuốc thử cho thấy các sợi co chậm có màu tối và cơ co giật nhanh có màu sáng. (B) Các vận động viên ở các môn thể thao khác nhau có sự phân bố khác nhau của các loại sợi cơ. ATP đến hoạt động rất nhanh, nhưng các sợi không thể bổ sung ATP đủ nhanh để duy trì sự co bóp trong thời gian dài. Sợi co giật nhanh đặc biệt tốt cho các công việc ngắn hạn đòi hỏi sức mạnh tối đa. Những người tập tạ và chạy nước rút có cơ chân và cánh tay với tỷ lệ cơ bắp cao sợi co giật nhanh. Các loại sợi tạo nên cơ ảnh hưởng đến đặc tính hoạt động của cơ đó và các cơ khác nhau có thành phần sợi khác nhau tùy thuộc vào chức năng của chúng. Các cơ giữ tư thế duy trì các cơn co thắt liên tục chủ yếu bao gồm các sợi co giật chậm. Một ví dụ là cơ duy nhất chạy từ gót chân lên phía sau chân. Sự co của nó kéo dài bàn chân và do đó được sử dụng khi đi bộ, nhưng sự co lại liên tục của nó là cần thiết để đứng. Nếu cơ đế mỏi, chúng ta sẽ ngã về phía trước. Một người có thể đi bộ hoặc đứng trong thời gian dài vì cơ dép có khả năng chống mỏi. Ngược lại, một cơ được sử dụng chủ yếu cho các hoạt động ngắn hạn, chẳng hạn như bắp tay, có tỷ lệ sợi co giật nhanh cao hơn cơ dép. Chúng ta có thể sử dụng bắp tay để nâng một vật nặng nhưng chúng ta không thể giữ vật nặng đó ở một vị trí nhất định trong thời gian dài.nhưng họ cũng nhanh chóng mệt mỏi. 100 Sự hấp thụ oxy tối đa (I (ml/m in/kg) 48.11 Sợi cơ co giật chậm và nhanh (A) Các cơ xương trong ảnh vi mô được nhuộm bằng thuốc thử cho thấy các sợi co giật chậm là cơ sẫm màu và cơ co giật nhanh nhẹ. (B) Các vận động viên ở các môn thể thao khác nhau có sự phân bố khác nhau của các loại sợi cơ.ATP hoạt động rất nhanh, nhưng các sợi không thể bổ sung ATP đủ nhanh để duy trì sự co bóp trong thời gian dài.Các sợi co giật nhanh đặc biệt tốt trong thời gian ngắn - công việc dài hạn đòi hỏi sức mạnh tối đa.Vận động viên cử tạ và vận động viên chạy nước rút có cơ chân và cánh tay với tỷ lệ sợi co giật nhanh cao.Các loại sợi tạo nên cơ ảnh hưởng đến đặc tính hoạt động của cơ đó và các cơ khác nhau có thành phần sợi khác nhau tùy thuộc vào chức năng của chúng. Các cơ giữ tư thế duy trì các cơn co thắt liên tục hầu hết bao gồm các sợi co giật chậm. Một ví dụ là cơ duy nhất chạy từ gót chân lên phía sau chân. Sự co của nó kéo dài bàn chân và do đó được sử dụng khi đi bộ, nhưng sự co lại liên tục của nó là cần thiết để đứng. Nếu cơ đế mỏi, chúng ta sẽ ngã về phía trước. Một người có thể đi bộ hoặc đứng trong thời gian dài vì cơ dép có khả năng chống mỏi. Ngược lại, một cơ được sử dụng chủ yếu cho các hoạt động ngắn hạn, chẳng hạn như bắp tay, có tỷ lệ sợi co giật nhanh cao hơn cơ dép. Chúng ta có thể sử dụng bắp tay để nâng một vật nặng nhưng chúng ta không thể giữ vật nặng đó ở một vị trí nhất định trong thời gian dài.nhưng họ cũng nhanh chóng mệt mỏi. 100 Sự hấp thụ oxy tối đa (I (ml/m in/kg) 48.11 Sợi cơ co giật chậm và nhanh (A) Các cơ xương trong ảnh vi mô được nhuộm bằng thuốc thử cho thấy các sợi co giật chậm

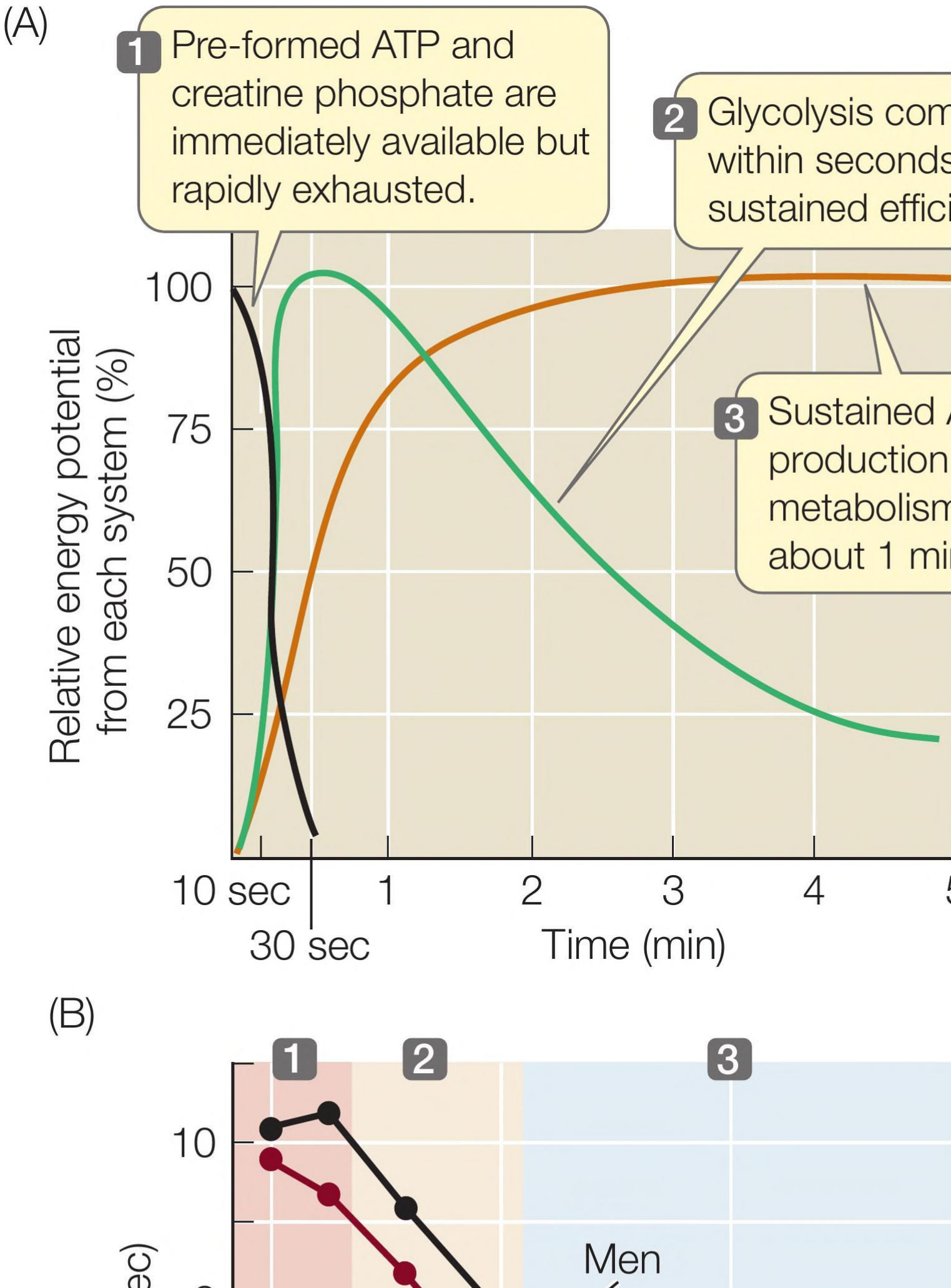
là cơ sẫm màu và cơ co giật nhanh nhẹ. (B) Các vận động viên ở các môn thể thao khác nhau có sự phân bố khác nhau của các loại sợi cơ.ATP hoạt động rất nhanh, nhưng các sợi không thể bổ sung ATP đủ nhanh để duy trì sự co bóp trong thời gian dài.Các sợi co giật nhanh đặc biệt tốt trong thời gian ngắn -công việc dài hạn đòi hỏi sức mạnh tối đa.Vận động viên cử tạ và vận động viên chạy nước rút có cơ chân và cánh tay với tỷ lệ sợi co giật nhanh cao.Các loại sợi tạo nên cơ ảnh hưởng đến đặc tính hoạt động của cơ đó và các cơ khác nhau có thành phần sợi khác nhau tùy thuộc vào chức năng của chúng. Các cơ giữ tư thế duy trì các cơn co thắt liên tục hầu hết bao gồm các sợi co giật chậm. Một ví dụ là cơ duy nhất chạy từ gót chân lên phía sau chân. Sự co của nó kéo dài bàn chân và do đó được sử dụng khi đi bộ, nhưng sự co lại liên tục của nó là cần thiết để đứng. Nếu cơ đế mỏi, chúng ta sẽ ngã về phía trước. Một người có thể đi bộ hoặc đứng trong thời gian dài vì cơ dép có khả năng chống mỏi. Ngược lại, một cơ được sử dụng chủ yếu cho các hoạt động ngắn hạn, chẳng hạn như bắp tay, có tỷ lệ sợi co giật nhanh cao hơn cơ dép. Chúng ta có thể sử dụng bắp tay để nâng một vật nặng nhưng chúng ta không thể giữ vật nặng đó ở một vị trí nhất định trong thời gian dài.có tỷ lệ sợi co giật nhanh cao hơn cơ dép. Chúng ta có thể sử dụng bắp tay để nâng một vật nặng nhưng chúng ta không thể giữ vật nặng đó ở một vị trí nhất định trong thời gian dài.có tỷ lệ sợi co giật nhanh cao hơn cơ dép. Chúng ta có thể sử dụng bắp tay để nâng một vật nặng nhưng chúng ta không thể giữ vật nặng đó ở một vị trí nhất định trong thời gian dài.

996 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương Bạn có thể thay đổi thành phần sợi của cơ để tối ưu hóa hiệu suất của mình trong một hoạt động cụ thể không? Ở một mức độ hạn chế, bạn có thể thay đổi đặc tính của các sợi cơ thông qua tập luyện. Có những sợi co giật nhanh có tính oxy hóa phần nào và do đó có đặc tính trung gian giữa sợi co giật chậm và sợi glycolytic nhanh. Những sợi trung gian này có thể trở nên oxy hóa hơn khi rèn luyện sức bền và trở nên glycolytic hơn khi rèn luyện sức mạnh. Tuy nhiên, yếu tố quan trọng nhất quyết định loại sợi cơ của bạn là di truyền. Có một số sự thật khi nói rằng các nhà vô địch được sinh ra chứ không phải được tạo ra. Một người sinh ra với tỷ lệ sợi co giật nhanh ở chân cao khó có thể trở thành vận động viên chạy marathon vô địch, và một người sinh ra với tỷ lệ sợi co giật chậm ở chân cao khó có khả năng trở thành vận động viên chạy nước rút vô địch. Cơ có độ dài tối ưu để tạo ra lực căng tối đa. Nếu bạn đã từng thực hiện động tác kéo xà, bạn biết rằng hai phần của bài tập này đặc biệt khó. Khi bạn đang treo người trên thanh với cánh tay duỗi thẳng hoàn toàn, rất khó để bắt đầu động tác kéo lên; và khi cằm của bạn vừa chạm tới xà thì việc kéo mình lên quãng đường nhỏ cuối cùng là điều khó khăn. Tại sao lại thế này? Một phần lý giải đến từ đặc tính đòn bẩy của tương tác cơ-khớp mà chúng ta sẽ thảo luận ở Phần 48.3, và một phần đến từ cấu trúc của sarcomere. Bạn có thể thấy mối quan hệ giữa chiều dài của sợi cơ và khả năng phát triển sức căng của nó trong Hình 48.1 2. Khi cơ bị kéo căng và các sarcomer bị kéo dài, có ít sự chồng chéo hơn giữa các sợi Actin và myosin; do đó có ít cầu nối được hình thành hơn và có thể tạo ra ít lực hơn. Trên thực tế, nếu các sarcomer bị kéo căng quá mức, Actin và myosin sẽ không chồng lên nhau và không thể tạo ra lực. Làm thế nào cơ bắp có thể phục hồi sau tình huống khó khăn như vậy? Giống như một sợi dây bungee, các phân tử Titin tạo ra lực giật đàn hồi đủ để kéo các sợi Actin và myosin trở lại thành một sắp xếp chồng lên nhau. Khi cơ co hoàn toàn, các sợi Actin và myosin chồng lên nhau đến mức các bó myosin bị ép lên các đường Z. Bởi vì họ không có nơi nào để đi nên việc rút ngắn thêm rất khó khăn. Tập thể dục làm tăng sức mạnh và sức bền của cơ Các loại bài tập khác nhau tạo ra những phản ứng điều hòa thể chất khác nhau. Nhìn chung, các hoạt động kỵ khí như nâng tạ sẽ tăng sức mạnh và các hoạt động aerobic như chạy bộ sẽ tăng sức bền. Sức mạnh là lực tối đa mà cơ có thể phát huy, còn sức bền là khả năng làm việc hoặc thời gian có thể duy trì một khối lượng công việc nhất định. Cơ sở sinh lý cho những khác biệt này là gì? Sức mạnh là một chức năng của diện tích mặt cắt ngang của cơ: càng nhiều sợi Actin và myosin trong sợi cơ, và càng có nhiều sợi cơ trong cơ thì cơ càng căng hơn.12 Lực và Chiều dài Lượng lực mà một sarcomere có thể tạo ra phụ thuộc vào chiều dài nghỉ của nó. Khi cơ bị kéo căng, các sarcomeres sẽ dài ra, có ít sự chồng chéo hơn giữa các sợi Actin và myosin và lực được tạo ra ít hơn. Các sarcomer bị kéo căng quá mức không tạo ra lực vì không có sự chồng chéo giữa Actin và myosin. sản xuất. Khi các vận động viên thực hiện rèn luyện sức mạnh, họ sử dụng tạ hoặc các bài tập như kéo xà để liên tục co các cơ cụ thể dưới tải nặng. Sự lặp lại thường được thực hiện cho đến khi cơ hoàn toàn mệt mỏi. Sự căng thẳng như vậy lên cơ gây tổn thương mô nhỏ - do đó gây đau nhức vào ngày sau khi tập luyện chăm chỉ - nhưng nó cũng gây ra sự hình thành các sợi Actin và myosin mới trong các sợi cơ hiện có. Các sợi cơ, và

do đó là các cơ, trở nên to hơn và khỏe hơn. Trong những trường hợp cực đoan và sau khi cơ bị tổn thương nghiêm trọng, các sợi cơ mới cũng có thể được tạo ra từ tế bào gốc gọi là tế bào vệ tinh trong cơ. Tuy nhiên, nhìn chung, tác dụng chính của việc rèn luyện sức mạnh là tạo ra các sợi cơ lớn hơn chứ không phải nhiều hơn. Tập thể dục nhịp điệu có tác dụng hoàn toàn khác đối với cơ bắp: nó tăng cường khả năng oxy hóa của chúng. Hiệu ứng này xuất phát từ sự gia tăng số lượng ty thể, các enzyme liên quan đến sử dụng năng lượng và mật độ mao mạch cung cấp oxy cho cơ. Myoglobin cũng tăng ở


Myosin filament
Actin filaments
Titin
Force of contraction (% maximum)
100
50
0
0
75
100
125
15
Length of muscle as percent of resting length

48.2 Điều gì quyết định hiệu suất của cơ xương? 997 tế bào cơ xương. Mặc dù tương tự như huyết sắc tố, myoglobin có ái lực với oxy cao hơn. Do đó, myoglobin nhận oxy từ máu, tạo điều kiện cho oxy khuếch tán khắp cơ và cung cấp lượng oxy dự trữ để sử dụng khi lượng oxy cung cấp trong máu không đủ. Bằng cách tăng khả năng sử dụng oxy để sản xuất ATP của cơ, luyện tập aerobic sẽ tăng thời gian duy trì một khối lượng công việc nhất định. Việc cung cấp ATP của cơ làm hạn chế hiệu suất Cơ bắp có ba hệ thống cung cấp ATP mà chúng cần cho sự co cơ: 1. Hệ thống trực tiếp sử dụng ATP và creatine phosphate được tạo hình sẵn. 2. Hệ thống glycolytic chuyển hóa carbohydrate thành lactate và pyruvate. 3. Hệ thống oxy hóa chuyển hóa carbohydrate hoặc chất béo thành H20 và C02. Công suất của ba hệ thống này và tốc độ chúng có thể tạo ra ATP xác định cả năng suất làm việc và độ bền (Hình 48.13). ATP hiện diện trong cơ với số lượng rất nhỏ. Tuy nhiên, sợi cơ cũng chứa một hợp chất dự trữ gọi là creatine phosphate (CP). Phân tử này lưu trữ năng lượng trong một liên kết phốt phát, nó có thể chuyển sang ADP. Tổng năng lượng có sẵn trong tất cả các cơ trên cơ thể bạn dưới dạng ATP và CP - hệ thống năng lượng tức thời - chỉ khoảng 10 kilocalories. Khi nghỉ ngơi, bạn chuyển hóa một kilocalorie năng lượng trong vòng chưa đầy một phút. Mặc dù năng lượng có sẵn từ ATP và CP bị hạn chế nhưng nó có sẵn ngay lập tức và cho phép các sợi co giật nhanh tạo ra nhiều lực một cách nhanh chóng. Trong quá trình hoạt động bùng nổ, hệ thống ngay lập tức sẽ cạn kiệt sau vài giây. Hệ thống glycolytic kích hoạt trong vòng vài giây để thay thế ATP đã cạn kiệt khi bắt đầu hoạt động cơ. Các enzyme glycolytic nằm trong tế bào chất của sợi cơ, và do đó ATP mà chúng tạo ra sẽ nhanh chóng được cung cấp cho các sợi myosin. Tuy nhiên, như đã lưu ý ở Chương 9, chỉ riêng quá trình đường phân là cách không hiệu quả để sản xuất ATP và dẫn đến sự tích tụ axit lactic, khiến quá trình này bị chậm lại. Do đó, hệ thống glycolytic và hệ thống trực tiếp cùng nhau có thể cung cấp hầu hết năng lượng cho các cơ hoạt động trong vòng chưa đầy một phút (xem Hình 48.13). Quá trình trao đổi chất oxy hóa trở nên hoạt động hoàn toàn trong khoảng một phút, tạo ra lượng ATP tương đối lớn vì nó có thể chuyển hóa hoàn toàn carbohydrate và chất béo. Tuy nhiên, nó đòi hỏi nhiều phản ứng (xem Phần 9.3), và nó diễn ra trong ty thể, do đó 02 và chất nền phải khuếch tán vào ty thể, và ATP được hình thành phải khuếch tán từ ty thể đến các sợi myosin trong cơ. Các quá trình này không diễn ra tức thời, do đó tốc độ chuyển hóa oxy hóa có thể khiến ATP sẵn sàng hoạt động chậm hơn tốc độ mà hai hệ thống còn lại có thể cung cấp ATP. Việc cung cấp nhiên liệu cho cơ bắp ảnh hưởng đến thời gian một người có thể duy trì bài tập aerobic ở mức độ cao. 48.13 Cung cấp nhiên liệu cho hiệu suất cao (A) Cơ bắp có ba hệ thống để nhận ATP mà chúng cần để co khi gắng sức chẳng hạn như chạy. (B) Nhìn vào biểu đồ về thời gian kỷ lục thế giới cho các nội dung chạy có thời lượng khác nhau, bạn có thể thấy rằng thành tích của các vận động viên tương ứng với các tiến trình thời gian của ba hệ năng lượng. Từ máu lưu thông, cơ nhận được glucose và axit béo tự do, nó có thể chuyển hóa để tạo ra ATP. Tuy nhiên, ở mức độ tập luyện aerobic cao, hầu hết nhiên liệu được cơ bắp sử dụng để sản xuất ATP đều đến từ lượng glycogen dự trữ được lưu trữ trong cơ. Sự suy giảm glycogen của cơ dẫn đến mệt mỏi. Tốc độ bổ sung glycogen cho cơ phụ thuộc vào chế độ ăn uống: cao với chế độ ăn nhiều carbohydrate, thấp với chế độ ăn nhiều chất béo và trung bình với chế độ ăn hỗn hợp. Thực tế này là cơ sở cho một phương pháp được gọi là "nạp carbohydrate." Trong 3 đến 5 ngày, vận động viên tập luyện ở mức độ làm cạn kiệt glycogen trong cơ. Sau đó, 2 hoặc 3 ngày trước sự kiện, họ giảm dần mức độ tập luyện và ăn một chế độ ăn giàu carbohydrate phức hợp. Kết quả có thể là sự siêu bù glycogen, trong đó việc phục hồi lượng glycogen trong cơ được lưu trữ " vượt quá" và đạt đến mức trên mức bình thường. Cơ côn trùng có tốc độ quay nhanh nhất Cơ bay của côn trùng có thể tạo ra tần số đập cánh lên tới 1.000 chu kỳ mỗi giây. Vì điện thế hoạt động thần kinh kéo dài từ 1 đến 3


(A)
1 Pre-formed ATP and creatine phosphate are immediately available but rapidly exhausted.
2 Glycolysis com
within seconds
sustained effici
3 Sustained A
production
metabolism
about 1 mi
Relative energy potential from each system (%)
100
75
50
25
10 sec
30 sec
1
2
3
4
Time (min)
(B)
1
2
3
10
Men

998 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Nhiệt có gây mỏi cơ không? Giấy gốc Grahn, D. A., V. H. Cao, C. M. Nguyễn, M. T. Lieu, và H. C. Heller. 2012. Khối lượng công việc và phản ứng rèn luyện sức mạnh đối với bài tập điện trở được cải thiện bằng cách trích nhiệt định kỳ từ lòng bàn tay. Tạp chí nghiên cứu sức mạnh và điều hòa. Epub trước khi in, doi: 10.1519/JSC.0b013e31823f8c1a Phân tích dữ liệu Điều hòa thể chất đòi hỏi hoạt động thể chất cường độ cao lặp đi lặp lại và khả năng tập luyện như vậy bị hạn chế do mỏi cơ. Bởi vì quá trình sản xuất nhiệt trao đổi chất làm tăng nhiệt độ của cơ trong quá trình tập luyện, nên có thể sự gia tăng nhiệt độ sẽ góp phần gây mỏi cơ và hạn chế khả năng tập luyện. Để kiểm tra ý tưởng này, các nhà điều tra đã sử dụng công nghệ làm mát nhanh được mô tả ở phần mở đầu của Chương 40 để lấy nhiệt từ các đối tượng trong thời gian nghỉ 3 phút giữa 10 hiệp kéo xà hai lần một tuần. Mỗi lần trong số mười lần kéo xà đều dẫn đến suy cơ - không có khả năng thực hiện thêm một lần kéo xà. Điều kiện kiểm soát là nghỉ 3 phút mà không làm mát. Mỗi chủ đề đều do chính anh ta kiểm soát; các đối tượng được chỉ định ngẫu nhiên để bắt đầu với 6 tuần huấn luyện có làm mát hoặc 6 tuần huấn luyện không làm mát, sau đó là đảo ngược các phương pháp điều trị. Các kết quả được thể hiện trong hình. CÂU HỎI 1 Những dữ liệu này cho biết gì về vai trò có thể có của nhiệt độ cơ đối với tình trạng mỏi cơ? CÂU HỎI 2 Những dữ liệu này cho biết điều gì về mối quan hệ giữa khả năng tập luyện và tác dụng điều hòa thể chất? (A) GO Q. 3 CD CD C CD _C O o CD IX 20 15 10 5 0 â– _ DL Xử lý kiểm soát làm mát TÁC DỤNG CỦA LÀM MÁT ĐẾN KHẢ NĂNG TẬP LUYỆN (A) Kết quả cho từng đối tượng. Biểu tượng mở biểu thị điều trị kiểm soát, biểu tượng đóng biểu thị điều trị làm mát; màu sắc khác nhau biểu thị các chủ đề khác nhau. (B) Phân tích hồi quy của dữ liệu kéo lên, cho thấy tốc độ tăng khả năng tập luyện trong suốt quá trình thử nghiệm. Độ lệch chuẩn trung bình Â± của tốc độ thay đổi số lần kéo lên trên mỗi bộ trong hai giai đoạn xử lý (n = 6, P < 0,001 t-test cặp). Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU tính bằng mili giây, số chu kỳ mỗi giây đó sẽ nâng cao khả năng của các tế bào thần kinh vận động chứ chưa nói đến cơ chế tuần hoàn co/thư giãn cơ vân. Nhịp cánh cực nhanh của chim ruồi có thể chỉ khoảng 50 chu kỳ mỗi giây. Côn trùng làm điều đó như thế nào? Cơ chế khớp nối kích thích/co lại khác nhau ở cơ bay của côn trùng. Cơ vân của động vật có xương sống và phần lớn cơ vân của động vật không xương sống được gọi là cơ vân "đồng bộ" bởi vì chu kỳ của cơ chế co bóp có liên quan đến việc kích hoạt các tế bào thần kinh vận động. Điều này không đúng với cơ bay của côn trùng, do đó được gọi là "không đồng bộ"; cơ bắp. Việc kích hoạt các điện thế hoạt động trong tế bào thần kinh vận động bay của côn trùng không đặc biệt nhanh,nhưng nó gây ra sự khử cực của màng tế bào cơ, sự lan truyền điện thế hoạt động khắp màng và giải phóng Ca2+ từ lưới cơ tương. Tuy nhiên, một khi sợi cơ không đồng bộ được kích thích, chu kỳ co/ giãn của nó diễn ra ở tần số đặc trưng của riêng nó miễn là Ca2+ có sẵn để liên kết với troponin. Sự co của sợi cơ làm vô hiệu hóa liên kết Actin-myosin, từ đó cho phép cơ bị kéo căng, từ đó kích hoạt liên kết Actin-myosin. Do đó, chu kỳ co bóp và tần số đập cánh thu được không gắn liền với tốc độ bắn của các tế bào thần kinh vận động chuyến bay. TÓM TẮT Tùy thuộc vào chức năng mà cơ phục vụ, nó có thể cần tạo ra lực tối đa một cách nhanh chóng, duy trì hoạt động trong thời gian dài hoặc co lại và thư giãn với tốc độ rất nhanh. Các đặc tính của cơ có thể tạo điều kiện thuận lợi cho các loại hoạt động này. â€¢ Làm thế nào một đơn vị vận động có thể tạo ra các mức lực khác nhau? Xem trang. 994 và Hình 48.10 â€¢ Mô tả sự khác biệt giữa sợi co chậm và sợi co nhanh. Xem trang. 995 và Hình 48.11 â€¢ Tập thể dục ảnh hưởng như thế nào đến sức mạnh và sức bền của cơ bắp? Xem trang. 996 – Các nguồn ATP khác nhau ảnh hưởng như thế nào đến thành tích trong các loại bài tập khác nhau? Xem trang. 997 và Hình 48.13 â€¢ Giải thích tại sao côn trùng có thể đập cánh nhanh gấp mười lần hoặc hơn chim ruồi. Xem trang. 998 Bất kể cơ có thể tạo ra bao nhiêu lực, nó có thể duy trì khối lượng công việc trong bao lâu, hay nó có thể co và giãn nhanh đến mức nào, thì cơ đều cần có thứ gì đó để kéo; nếu không nó sẽ chỉ là một khối mô run rẩy. Bây giờ chúng ta hãy xem các yếu tố cơ và xương phối hợp với nhau như thế nào để tạo ra chuyển động.13 â€¢ Giải thích tại sao côn trùng có thể đập cánh nhanh hơn chim ruồi từ mười lần trở lên. Xem trang. 998 Bất kể cơ có thể tạo ra bao nhiêu lực, nó có thể duy trì khối lượng công việc trong bao lâu, hay nó có thể co và giãn nhanh đến mức nào, thì cơ đều cần có thứ gì đó để kéo; nếu không nó sẽ chỉ là một khối mô run rẩy. Bây giờ chúng ta hãy xem các yếu tố cơ và xương phối hợp với nhau như thế nào để tạo ra chuyển động.13 â€¢ Giải thích tại sao côn trùng có thể đập cánh nhanh hơn chim ruồi từ mười lần trở lên. Xem trang. 998 Bất kể cơ có thể tạo ra bao nhiêu lực, nó có thể duy trì khối lượng công việc trong bao lâu, hay nó có thể co và giãn nhanh

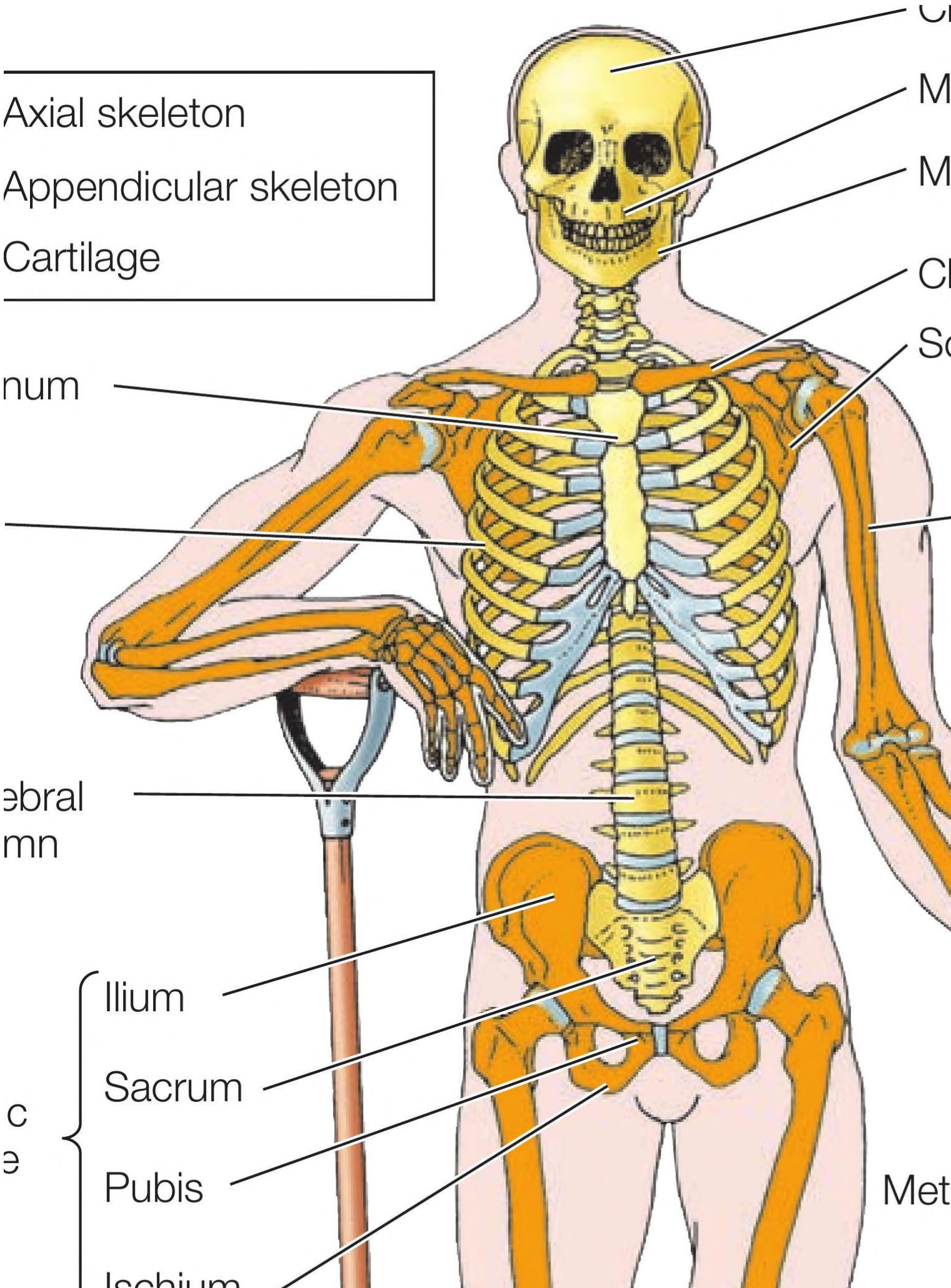
đến mức nào, thì cơ đều cần có thứ gì đó để kéo; nếu không nó sẽ chỉ là một khối mô run rẩy. Bây giờ chúng ta hãy xem các yếu tố cơ và xương phối hợp với nhau như thế nào để tạo ra chuyển động.

48.3 Hệ thống xương và cơ phối hợp với nhau như thế nào? 999 Hệ thống xương và cơ bắp phối hợp với nhau như thế nào? Cơ bắp có thể co lại và tác dụng lực hoặc có thể thư giãn. Để tạo ra chuyển động đáng kể, họ phải có thứ gì đó để kéo và thứ gì đó kéo cơ trở lại vị trí dài hơn. Trong một số trường hợp, các cơ kéo vào nhau, như ở vòi voi hoặc cánh tay của bạch tuộc. Tuy nhiên, trong hầu hết các trường hợp, hệ thống xương là sự hỗ trợ cứng nhắc mà các cơ kéo để tạo ra chuyển động có hướng. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét ba loại hệ thống xương: bộ xương thủy tĩnh, bộ xương ngoài và bộ xương nội tạng. Bộ xương thủy tĩnh bao gồm chất lỏng trong khoang cơ. Động vật Cnidari, giun đốt và các động vật không xương sống thân mềm khác có bộ xương thủy tĩnh bao gồm một thể tích chất lỏng được bao bọc trong một khoang cơ thể được bao quanh bởi cơ (xem Phần 31.2). Khi các cơ co theo một hướng, khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng phình ra theo hướng vuông góc. Giun đất sử dụng bộ xương thủy tĩnh để bò (Hình 48.1 4). Khoang cơ thể của giun đất được chia thành nhiều đoạn riêng biệt chứa đầy dịch ngoại bào. Thành cơ thể bao quanh mỗi đốt có hai lớp cơ: lớp cơ tròn và lớp cơ dọc. Nếu các cơ tròn ở một đoạn co lại thì khoang ở đoạn đó sẽ hẹp lại và dài ra. Nếu các cơ dọc ở một đoạn co lại thì khoang đó sẽ ngắn lại và phình ra phía ngoài. Các cơn co thắt xen kẽ của các cơ tròn và cơ dọc của giun đất tạo ra các làn sóng thu hẹp rồi giãn ra, kéo dài. Sự co cơ tròn làm các đoạn dài ra, đẩy chúng về phía trước. wbwwi Lông neo các đoạn để tránh trượt về phía sau. Sự co của các cơ dọc làm ngắn các đoạn, kéo các đoạn phía sau về phía trước. 48.14 Một bộ xương thủy tĩnh Các làn sóng co cơ xen kẽ di chuyển giun đất qua đất. Dấu chấm màu đỏ cho phép bạn theo dõi những thay đổi trong một phân đoạn khi sâu di chuyển về phía trước. và rút ngắn lại, di chuyển xuống cơ thể. Các đoạn phồng lên, rút ngắn đóng vai trò là điểm neo khi các đoạn dài, hẹp hướng về phía trước và sự co lại theo chiều dọc kéo các đoạn khác về phía trước. Lông giúp các phần rộng nhất của cơ thể bám chắc vào nền để cơ thể di chuyển về phía trước. Bộ xương ngoài là những cấu trúc bên ngoài cứng nhắc Bộ xương ngoài là bề mặt bên ngoài cứng và cứng mà các cơ có thể gắn vào. Sự co cơ làm cho các phần khớp của bộ xương ngoài di chuyển tương đối với nhau. Ví dụ đơn giản nhất về bộ xương ngoài là vỏ của động vật thân mềm. Một số động vật thân mềm biển, chẳng hạn như trai, có vỏ bao gồm protein được tăng cường bởi các tinh thể canxi cacbonat (một vật liệu cứng như đá). Những chiếc vỏ này có thể rất lớn, mang lại khả năng bảo vệ đáng kể trước những kẻ săn mồi. Vỏ của động vật thân mềm trên cạn (ốc sên) thường thiếu thành phần khoáng cứng và nhẹ hơn nhiều.Bộ xương ngoài phức tạp nhất được tìm thấy trong số các loài động vật chân đốt. Một loại bộ xương ngoài được gọi là lớp biểu bì bao phủ các bề mặt bên ngoài của cơ thể động vật chân đốt và tất cả các phần phụ của nó. Nó được tạo thành từ chitin được tiết ra bởi một lớp tế bào ngay bên dưới bộ xương ngoài. Chitin làm cứng và làm cứng lớp biểu bì ở khắp mọi nơi ngoại trừ ở các khớp, nơi phải giữ được tính linh hoạt. Các cơ gắn vào bề mặt bên trong của lớp biểu bì động vật chân đốt di chuyển các bộ phận của nó xung quanh các khớp (xem Hình 32.4). Một nhược điểm của bộ xương ngoài động vật chân đốt cứng là nó không thể mở rộng. Vì vậy, nếu con vật muốn trở nên lớn hơn, nó phải lột xác, lột bỏ bộ xương ngoài và hình thành một bộ xương mới lớn hơn. Động vật lột xác rất dễ bị tổn thương vì bộ xương ngoài mới cần có thời gian để cứng lại. Cơ thể của con vật tạm thời không được bảo vệ và không có bộ xương ngoài vững chắc để cơ bắp của nó có thể tạo ra lực căng tối đa, nó không thể di chuyển nhanh chóng. Cua lột là món ngon dành cho người sành ăn, là loại cua được đánh bắt trong lúc đang lột xác. Bộ xương của động vật có xương sống bao gồm sụn và xương. Bộ xương của động vật có xương sống là một giàn giáo bên trong. Cơ bắp được gắn vào nó và kéo chống lại nó. Endoskeletons bao gồm các xương dạng que, dạng đĩa và dạng ống được kết nối với nhau ở nhiều khớp khác nhau cho phép thực hiện nhiều chuyển động. Một lợi thế của bộ xương nội tạng so với bộ xương ngoài của động vật chân đốt là xương trong cơ thể có thể phát triển mà động vật không phải mất bộ xương. Bộ xương người bao gồm 206 xương, một số xương được thể hiện trong Hình 48.1 5. Nó có thể được chia thành bộ xương trục, bao gồm hộp sọ, cột sống, xương ức và xương sườn; và một bộ xương ruột thừa, bao gồm đai ngực, đai chậu và xương cánh tay, chân, bàn tay và bàn chân. Bộ xương nội tạng của động vật có xương sống bao gồm hai loại mô liên kết, sụn và xương, được tạo ra bởi hai loại tế bào mô liên kết. Các tế bào sụn tạo ra một chất nền ngoại bào là một hỗn hợp dẻo dai, dẻo dai của polysaccharides và protein - chủ yếu là collagen dạng sợi. Các sợi collagen chạy theo mọi hướng giống như các sợi dây gia cố xuyên qua ma trận giống như gel và mang lại cho nó sức

mạnh và khả năng phục hồi nổi tiếng của da.và nếu không có bộ xương ngoài chắc chắn để các cơ của nó có thể tạo ra lực căng tối đa thì nó không thể di chuyển nhanh chóng. Cua lột là món ngon dành cho người sành ăn, là loại cua được đánh bắt trong lúc đang lột xác. Bộ xương của động vật có xương sống bao gồm sụn và xương. Bộ xương của động vật có xương sống là một giàn giáo bên trong. Cơ bắp được gắn vào nó và kéo chống lại nó. Endoskeletons bao gồm các xương dạng que, dạng đĩa và dạng ống được kết nối với nhau ở nhiều khớp khác nhau cho phép thực hiện nhiều chuyển động. Một lợi thế của bộ xương nội tạng so với bộ xương ngoài của động vật chân đốt là xương trong cơ thể có thể phát triển mà động vật không phải mất bộ xương. Bộ xương người bao gồm 206 xương, một số xương được thể hiện trong Hình 48.1 5. Nó có thể được chia thành bộ xương trục, bao gồm hộp sọ, cột sống, xương ức và xương sườn; và một bộ xương ruột thừa, bao gồm đai ngực, đai chậu và xương cánh tay, chân, bàn tay và bàn chân. Bộ xương nội tạng của động vật có xương sống bao gồm hai loại mô liên kết, sụn và xương, được tạo ra bởi hai loại tế bào mô liên kết. Các tế bào sụn tạo ra một chất nền ngoại bào là một hỗn hợp dẻo dai, dẻo dai của polysaccharides và protein - chủ yếu là collagen dạng sợi. Các sợi collagen chạy theo mọi hướng giống như các sợi dây gia cố xuyên qua ma trận giống như gel và mang lại cho nó sức mạnh và khả năng phục hồi nổi tiếng của da.và nếu không có bộ xương ngoài chắc chắn để các cơ của nó có thể tạo ra lực căng tối đa thì nó không thể di chuyển nhanh chóng. Cua lột là món ngon dành cho người sành ăn, là loại cua được đánh bắt trong lúc đang lột xác. Bộ xương của động vật có xương sống bao gồm sụn và xương. Bộ xương của động vật có xương sống là một giàn giáo bên trong. Cơ bắp được gắn vào nó và kéo chống lại nó. Endoskeletons bao gồm các xương dạng que, dạng đĩa và dạng ống được kết nối với nhau ở nhiều khớp khác nhau cho phép thực hiện nhiều chuyển động. Một lợi thế của bộ xương nội tạng so với bộ xương ngoài của động vật chân đốt là xương trong cơ thể có thể phát triển mà động vật không phải mất bộ xương. Bộ xương người bao gồm 206 xương, một số xương được thể hiện trong Hình 48.1 5. Nó có thể được chia thành bộ xương trục, bao gồm hộp sọ, cột sống, xương ức và xương sườn; và một bộ xương ruột thừa, bao gồm đai ngực, đai chậu và xương cánh tay, chân, bàn tay và bàn chân. Bộ xương nội tạng của động vật có xương sống bao gồm hai loại mô liên kết, sụn và xương, được tạo ra bởi hai loại tế bào mô liên kết. Các tế bào sụn tạo ra một chất nền ngoại bào là một hỗn hợp dẻo dai, dẻo dai của polysaccharides và protein - chủ yếu là collagen dạng sợi. Các sợi collagen chạy theo mọi hướng giống như các sợi dây gia cố xuyên qua ma trận giống như gel và mang lại cho nó sức mạnh và khả năng phục hồi nổi tiếng của da.

1000 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương Xương bánh chè – Xương chày Xương cổ chân Xương bàn chân Phalanges 48.15 Nội tạng của con người Sụn và xương tạo nên bộ xương bên trong của con người. Phalanges Xương đùi Sọ Maxilla S Sọ Hàm dưới j Xương đòn \ pectora| Scapula f đai Humerus Bán kính Ulna Carpals Xương ức Cột sống f Ilium n . . Xương cùng xương chậu J đai 1 Xương mu Jschium â–¡ Bộ xương trục H Bộ xương phụ â–¡ Sụn â€œ xương sụn." Ma trận này, được gọi là sụn, được tìm thấy ở các bộ phận của nội mạc, nơi cần cả độ cứng và khả năng phục hồi, chẳng hạn như trên bề mặt của các khớp nơi xương di chuyển với nhau. Sụn cũng là mô hỗ trợ trong các cấu trúc cứng nhưng linh hoạt như thanh quản (hộp thoại), mũi và loa tai. Cá mập và cá đuối được gọi là cá sụn vì bộ xương của chúng được cấu tạo hoàn toàn bằng sụn. Ở hầu hết các động vật có xương sống khác, sụn là thành phần chính của bộ xương phôi thai, nhưng trong quá trình phát triển phần lớn sụn được thay thế dần bằng xương. Xương cũng chứa các sợi collagen, nhưng nó có được độ cứng và độ cứng nhờ một ma trận ngoại bào gồm các tinh thể canxi photphat không hòa tan. Xương đóng vai trò là nơi dự trữ canxi cho phần còn lại của cơ thể và ở trạng thái cân bằng động với canxi hòa tan trong dịch ngoại bào của cơ thể. Trạng thái cân bằng này nằm dưới sự kiểm soát của calcitonin và hormone tuyến cận giáp (xem Hình 41.14). Nếu lấy quá nhiều canxi từ bộ xương, xương sẽ bị suy yếu nghiêm trọng. Các tế bào sống của xương - nguyên bào xương, tế bào xương và hủy cốt bào - chịu trách nhiệm cho sự tái cấu trúc năng động liên tục của các mạch máu nhỏ. Ma trận xương mới lắng đọng Các nguyên bào xương tạo ra xương mới để lấp đầy đường hầm do các nguyên bào xương đào ra. Osteoclasts hòa tan xương cũ. Các tế bào xương cũ là các nguyên bào xương bị mắc kẹt do chính hoạt động thủ công của chúng. J 48.16 Xương là mô sống Xương liên tục được tái tạo bởi các nguyên bào xương có chức năng tạo xương và các nguyên bào xương có chức năng tiêu xương. xương (Hình 48.16). Nguyên bào xương tạo ra chất nền mới trên bề mặt xương. Những tế bào này dần dần được bao quanh bởi chất nền và cuối cùng được bao bọc trong xương, tại thời điểm đó chúng ngừng tạo chất nền nhưng vẫn tiếp tục tồn tại trong các lỗ nhỏ (sâu răng) trong xương. Ở trạng thái này chúng

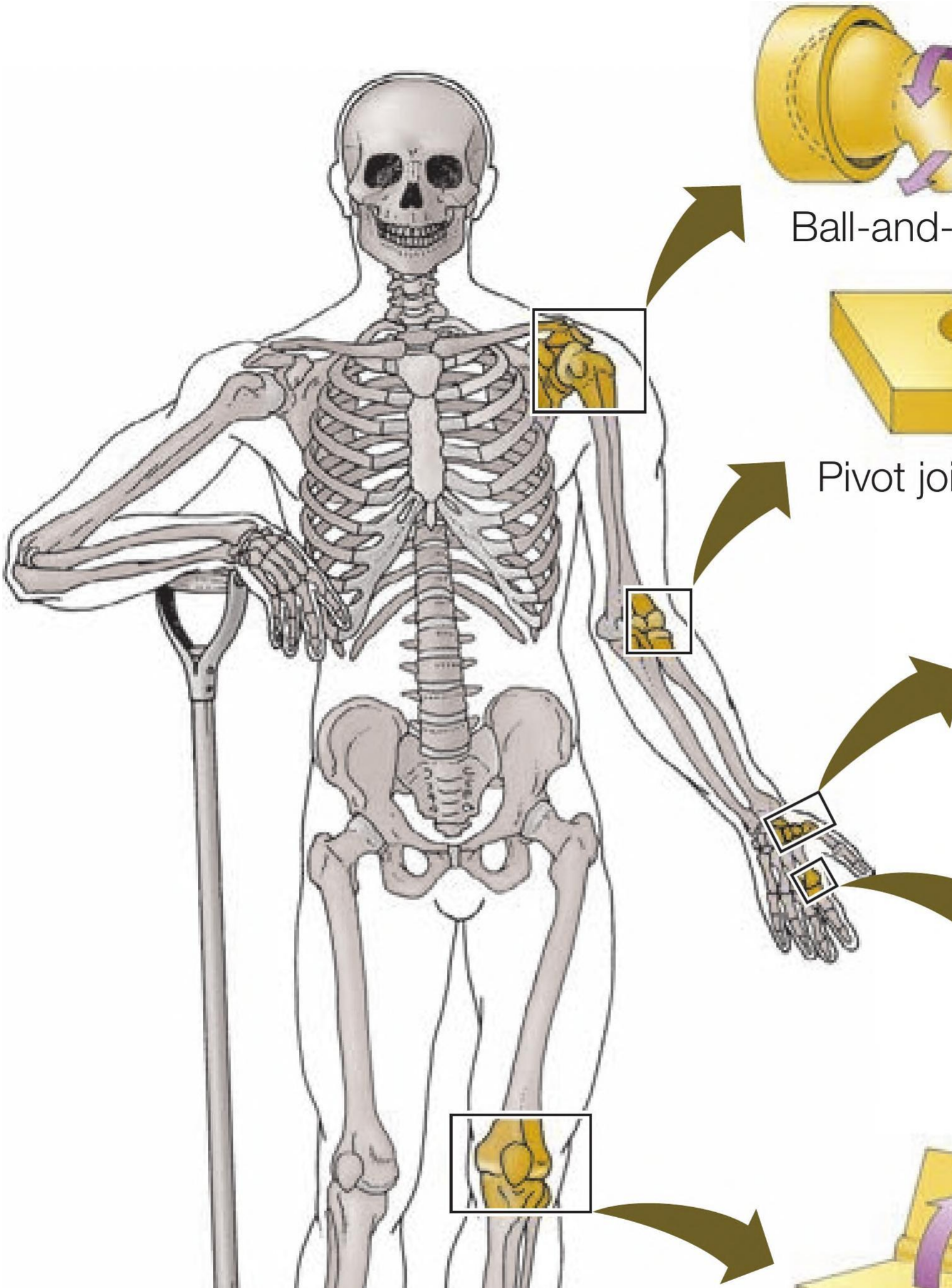
được gọi là tế bào xương. Mặc dù có lượng ma trận khổng lồ giữa chúng, các tế bào xương vẫn tiếp xúc với nhau thông qua các phần mở rộng tế bào dài chạy qua các kênh nhỏ trong xương. Sự liên lạc giữa các tế bào xương rất quan trọng trong việc kiểm soát hoạt động của các tế bào đang đặt hoặc loại bỏ xương. Tế bào tiêu hủy xương chính là tế bào hủy xương. Chúng có nguồn gốc từ cùng một dòng tế bào tạo ra các tế bào bạch cầu. Các tế bào hủy xương làm xói mòn xương, tạo thành các hốc và đường hầm. Các nguyên bào xương đi theo các nguyên bào xương, tạo ra xương mới. Do đó, sự tương tác giữa các nguyên bào xương và nguyên bào xương liên tục thay thế và tái tạo xương,cho phép xương phục hồi sau tổn thương và điều chỉnh theo các lực đặt lên nó. Người ta vẫn chưa hiểu rõ các hoạt động của các tế bào xương được phối hợp như thế nào, nhưng áp lực đặt lên xương bằng cách nào đó đã cung cấp cho chúng thông tin. Một phát hiện đáng chú ý trong các nghiên cứu về các phi hành gia trải qua thời gian dài trong môi trường không trọng lực là xương của họ bị khử canxi. Ngược lại, ở các vận động viên, một số xương sẽ dày lên trong quá trình tập luyện. Bất kỳ ai bị bó bột trong một thời gian dài đều có thể trải qua cả tình trạng xương dày và mỏng: xương của chân không bị thương chịu trọng lượng của người đó và dày lên trong khi xương của chân không cử động được bó bột thì mỏng đi . Do những tác động tích cực của căng thẳng về thể chất đối với sự lắng đọng xương, bài tập chịu trọng lượng có hiệu quả trong việc ngăn ngừa và điều trị bệnh loãng xương, tức là mất mật độ xương (và do đó làm mất đi sức mạnh của xương). Hơn 25 triệu người ở Hoa Kỳ mắc phải tình trạng suy nhược này. Mặc dù loãng xương thường là vấn đề phổ biến nhất ở phụ nữ sau mãn kinh, nhưng nó có thể xảy ra ở những người trẻ tuổi do suy dinh dưỡng. Ví dụ, tình trạng được gọi là bộ ba vận động viên nữ bao gồm

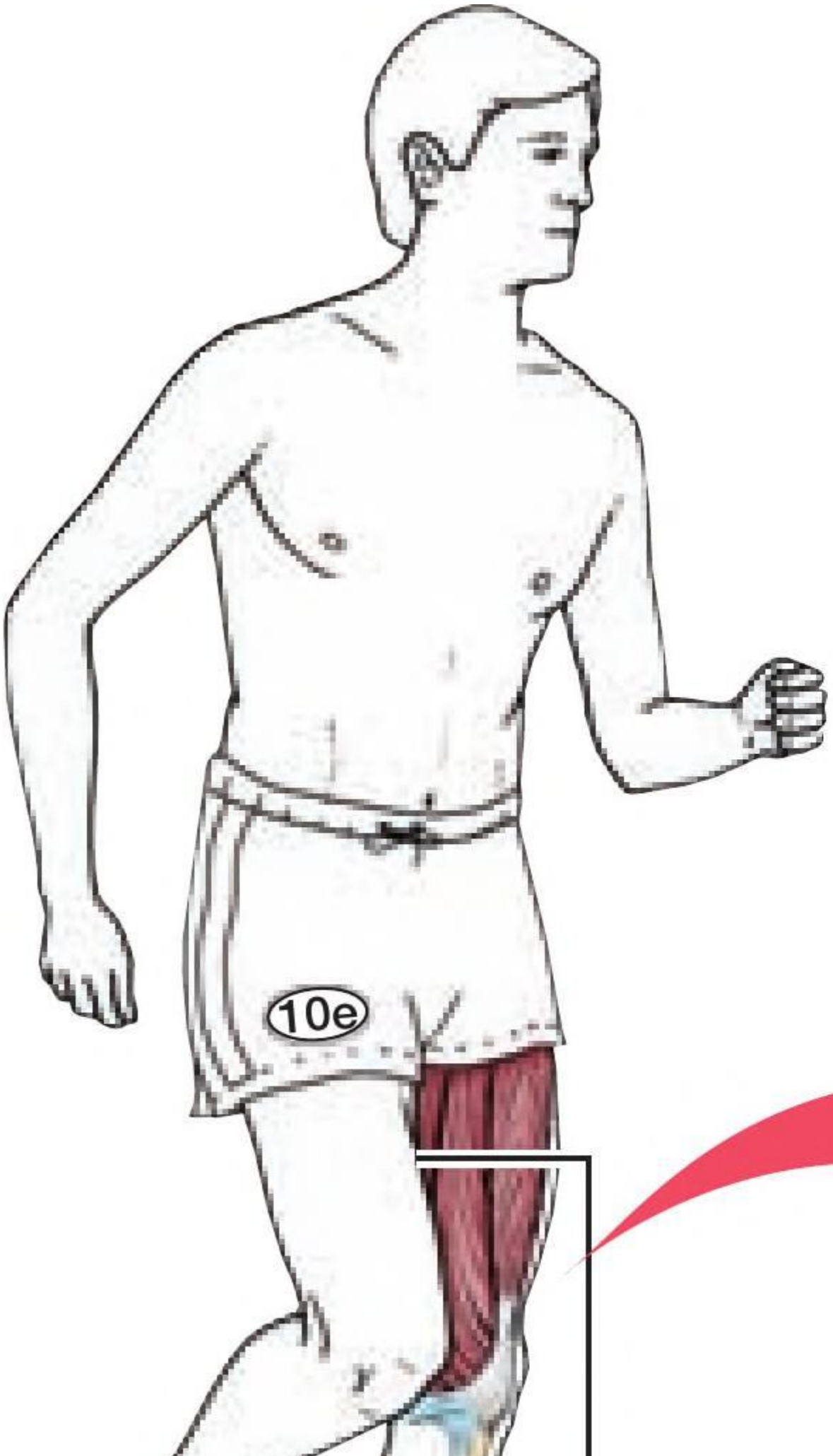

Axial skeleton
Appendicular skeleton
Cartilage
Ilium
Sacrum
Pubis

48.3 Hệ thống xương và cơ phối hợp với nhau như thế nào? 1001 rối loạn ăn uống, ngừng chu kỳ kinh nguyệt và loãng xương. Đây là những tình trạng tương tác trong đó rối loạn ăn uống và tập luyện quá mức dẫn đến suy dinh dưỡng, có thể dẫn đến rối loạn nội tiết và loãng xương. Tập luyện quá mức và suy dinh dưỡng cũng có thể dẫn đến mất xương ở nam giới. Xương phát triển từ các mô liên kết Xương được chia thành hai loại dựa trên cách chúng phát triển. Xương màng hình thành trên một giàn của màng mô liên kết. Xương sụn đầu tiên hình thành dưới dạng cấu trúc sụn giống như xương trưởng thành trong tương lai, sau đó dần dần cứng lại hoặc cốt hóa để trở thành xương. Các xương bên ngoài của hộp sọ là xương màng; xương của các chi là xương sụn. Xương sụn có thể phát triển trong suốt quá trình cốt hóa. Ví dụ, các xương dài của chân và tay, cốt hóa đầu tiên ở trung tâm và sau đó ở mỗi đầu (Hình 48.1 7). Sự tăng trưởng có thể tiếp tục cho đến khi các khu vực cốt hóa này tham gia. Các xương màng tạo thành nắp sọ phát triển cho đến khi các cạnh của chúng gặp nhau. Sụn Xương dài phát triển trong phôi thai dưới dạng cấu trúc ^r=jlàm từ sụn. Trung tâm cốt hóa sơ cấp Các vị trí thứ cấp của dạng cốt hóa ở hai đầu. _ _ _ y Mạch máu Khoang tủy Xương đặc Trung tâm cốt hóa thứ cấp Mạch máu vận chuyển canxi I và chất dinh dưỡng đến xương phát triển. Sụn khớp Sụn biểu mô Xương xốp (xốp) Tấm biểu mô là vị trí kéo dài giữa các vùng cốt hóa. 48.17 Sự phát triển của xương dài Trong các xương dài của chi người, quá trình cốt hóa xảy ra đầu tiên ở trung tâm và sau đó ở mỗi đầu. ~\ r Nguyên bào xương xếp xương thành từng lớp. Ở xương dài, các lớp này tạo thành các ống đồng tâm song song với các ống Haversian chứa các mạch máu và dây thần kinh (gây đau khi đường Keo 0,5 mm 48,18 Xương nhỏ gọn nhất được cấu tạo từ các hệ thống Haversian Hình ảnh vi mô của một phần xương dài cho thấy hệ thống Haversian với trung tâm của chúng các ống tủy. Các đường keo ngăn cách các hệ thống Havers. Điểm mềm trên đỉnh đầu của trẻ (thóp) là điểm mà các xương sọ chưa nối với nhau. Cấu trúc của xương có thể đặc (rắn và cứng)) hoặc xốp (có nhiều khoang bên trong khiến nó có vẻ xốp, mặc dù nó cứng). Cấu trúc của một xương cụ thể phụ thuộc vào vị trí và chức năng của nó, nhưng hầu hết các xương đều có cả vùng đặc và vùng xốp. Các trục của xương dài của ví dụ, các chi là các ống xương đặc bao quanh các khoang trung tâm chứa tủy xương, nơi tạo ra các thành phần tế bào của máu.Các đầu của xương dài bị hủy (xem Hình 48.17). Xương hủy rất nhẹ vì có nhiều khoang nhưng cũng chắc chắn vì mạng lưới bên trong tạo thành một hệ thống hỗ trợ. Nó có thể chịu được lực nén đáng kể. Trục cứng, dạng ống của xương nhỏ gọn có thể chịu được lực nén và uốn.Kiến trúc sư và thiên nhiên đều sử dụng ống rỗng làm thành phần kết cấu nhẹ. Hầu hết xương đặc ở động vật có vú được gọi là xương Haversian vì nó bao gồm các đơn vị cấu trúc được gọi là hệ thống Haversian (Hình 48.18). Mỗi hệ thống Haversian là một tập hợp các ống trụ xương mỏng, đồng tâm, giữa chúng là các tế bào xương trong các lỗ khuyết của chúng. Qua trung tâm của mỗi hệ thống Haversian có một ống hẹp chứa các mạch máu và dây thần kinh. Các hệ thống Haversian liền kề được ngăn cách bởi các ranh giới gọi là đường keo. Xương Haversian có khả năng chống gãy xương vì các vết nứt có xu hướng dừng lại ở các đường keo. Các xương có một khớp chung có thể hoạt động như một đòn bẩy. Cơ và xương phối hợp với nhau xung quanh các khớp, nơi hai hoặc nhiều xương kết hợp với nhau. Các loại khớp khác nhau cho phép chuyển động theo các hướng khác nhau (Hình 48.19), nhưng cơ chỉ có thể tác dụng lực theo một hướng. Do đó cơ bắp tạo ra

1002 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương Khớp phẳng 48.19 Các loại khớp Thiết kế của khớp tương tự như các khớp cơ học và cho phép thực hiện nhiều chuyển động khác nhau. Tới Hoạt động 48.3 Joints Lifel 0e.com/ac48. 3 chuyển động quanh khớp theo cặp đối kháng: khi một cơ co thì cơ kia giãn. Khi cả cơ co gấp và cơ duỗi hoạt động đối kháng nhau để vận hành khớp. 48.20 Khớp, dây chằng và gân Hình nhìn từ bên của đầu gối cho thấy sự tương tác của cơ, xương, sụn, dây chằng và gân tại khớp quan trọng và dễ bị tổn thương này của con người. đòn bẩy có một cánh tay đòn và một cánh tay tải hoạt động xung quanh điểm tựa (trục). Tỷ lệ chiều dài của hai cánh tay quyết định liệu một đòn bẩy cụ thể có thể tác dụng nhiều lực trong một khoảng cách ngắn hay tốt hơn trong việc chuyển lực thành các chuyển động lớn hoặc nhanh. So sánh khớp hàm và khớp gối chẳng hạn (Hình 48.21). Cánh tay đòn của hàm dài so với cánh tay tải, cho phép hàm tác dụng lực lớn trong một khoảng cách nhỏ. Hãy nghĩ đến bộ hàm khỏe mạnh của động vật ăn thịt có thể dễ dàng làm gãy xương. Ngược lại, cánh tay đòn của chân dưới ngắn so với cánh tay chịu tải, vì vậy bạn có thể chạy nhanh, nhảy cao và tung ra những cú đá nhanh. đường, khớp trở nên cứng nhắc (ví dụ, điều này rất quan trọng để duy trì tư thế). Đối với một khớp cụ thể, chẳng hạn như đầu gối, chúng ta gọi cơ uốn cong hoặc uốn cong,

khớp là cơ gấp và cơ duỗi thẳng hoặc duỗi khớp là cơ duỗi. Các xương gặp nhau ở khớp được giữ với nhau bằng dây chằng, là những dải mô liên kết linh hoạt. Các dây mô liên kết khác, gọi là gân, gắn các cơ vào xương (Hình 48.20). Ở nhiều loại khớp, chỉ có gân kéo dài khớp, đôi khi di chuyển trên bề mặt của xương giống như sợi dây vắt qua ròng rọc. Gân của cơ tứ đầu di chuyển qua khớp gối là phần được gõ nhẹ để tạo ra phản xạ giật đầu gối (xem Hình 45.18). Xương tạo thành một hệ thống đòn bẩy được các cơ di chuyển xung quanh khớp. Hệ thống đòn bẩy được thiết kế để tối đa hóa lực Cánh tay tải: cánh tay đòn = tỷ lệ 2:1 tạo ra nhiều lực trên một khoảng cách nhỏ. Điểm tựa 48.21 Xương và khớp hoạt động giống như hệ thống đòn bẩy Một hệ thống đòn bẩy có thể được thiết kế để tối đa hóa lực hoặc tốc độ. Hệ thống đòn bẩy được thiết kế cho tốc độ Cánh tay tải: cánh tay đòn = tỷ lệ 5: 1 giúp di chuyển trọng lượng thấp đi quãng đường dài với tốc độ. Một ví dụ về hệ thống đòn bẩy được thiết kế để tăng tốc độ là chân người. Cánh tay đòn ngắn so với cánh tay tải. Một ví dụ về hệ thống đòn bẩy được thiết kế để tác dụng lực tối đa là hàm của con người. Cánh tay đòn dài so với cánh tay tải.


Ball-and-
Pivot joi



Flexo
musc
(bice
femo

Femu

RECAP Cơ bắp chỉ có thể co lại và thư giãn; để đạt được chuyển động có tổ chức, chúng phải kéo các cấu trúc cứng nhắc - các cơ khác, bộ xương thủy tĩnh, bộ xương ngoài hoặc bộ xương nội tạng. â€¢ Làm thế nào để các cơ và khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng của giun đất tương tác với nhau để giúp con vật di chuyển? Xem trang. 999 và Hình 48.14 â€¢ Về mặt đòn bẩy, hãy giải thích cách các khớp cụ thể có thể tạo ra lực tối đa so với tốc độ tối đa. Xem trang. 1002 và Hình 48.21 Tóm tắt Chương 1003 Làm thế nào kangaroo có thể tăng tốc độ gấp năm lần mà không tăng chi phí trao đổi chất? ĐÁP ÁN Ở chuột túi, cũng như ở các loài động vật có xương sống khác, các cơ dùng để nhảy được gắn vào xương bằng gân. Gân có tính đàn hồi. Gân của kangaroo căng ra khi tiếp đất và độ giật của chúng giúp tạo sức mạnh cho cú nhảy tiếp theo - tương tự như hoạt động của một cây gậy pogo. Để di chuyển nhanh hơn, kangaroo chỉ cần tăng độ dài sải chân của nó, do đó tăng cả độ căng của gân mỗi khi tiếp đất và độ giật khi bắt đầu mỗi lần nhảy. Cơ bắp co lại như thế nào? Cơ xương bao gồm các bó sợi cơ. Mỗi sợi cơ xương là một tế bào lớn chứa nhiều nhân. - Cơ xương chứa nhiều sợi cơ, là các bó sợi Actin và myosin. Sự sắp xếp đều đặn, chồng chéo của các sợi Actin và myosin vào các sarcomer làm cho cơ xương có hình dạng vân. Ôn lại Hình 48.1, HOẠT ĐỘNG 48.1 â€¢ Sự thay đổi trong mô hình dải của sarcomer dẫn đến mô hình sợi trượt của sự co cơ. Ôn lại Hình 48.2 â€¢ Cơ chế phân tử của sự co cơ liên quan đến sự liên kết của các đầu hình cầu của phân tử myosin với Actin. Ôn lại Hình 48.3f 48.6# HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 48.1 â€¢ Tất cả các sợi được kích hoạt bởi một nơ-ron vận động duy nhất tạo thành một đơn vị vận động. Mỗi đầu dây thần kinh của nơron vận động tạo thành một khớp thần kinh với màng tế bào cơ. Điện thế hoạt động lan truyền khắp màng tế bào cơ và qua ống T, khiến Ca2+ được giải phóng khỏi lưới cơ tương. Xem lại Hình 48. 5f HOẠT ĐỘNG 48.2 â€¢ Ca2+ liên kết với troponin và thay đổi cấu hình của nó, kéo các sợi tropomyosin ra khỏi vị trí gắn myosin trên sợi Actin. Các sợi cơ tiếp tục co lại cho đến khi Ca2+ được đưa trở lại lưới cơ tương. Ôn lại Hình 48.6 – Các tế bào cơ tim có vân, không nhân, phân nhánh và được kết nối về mặt điện bằng các khe hở, do đó điện thế hoạt động lan truyền nhanh chóng khắp các tấm cơ tim và gây ra các cơn co phối hợp. - Cơ trơn cung cấp lực co bóp cho các cơ quan nội tạng. Các tế bào cơ trơn phản ứng với sự căng giãn và các chất dẫn truyền thần kinh từ hệ thống thần kinh tự trị. Xem lại Hình 48. 8# HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 48.2 Điều gì quyết định hiệu suất cơ bắp? “Ở cơ xương, một điện thế hoạt động đơn lẻ sẽ gây ra một đơn vị co tối thiểu gọi là co giật.Các cơn co giật xảy ra liên tiếp nhanh chóng có thể được tổng hợp lại để đạt được tình trạng căng thẳng kéo dài, được gọi là uốn ván. Ôn lại Hình 48.10 â€¢ Các sợi co chậm tạo điều kiện cho hoạt động aerobic kéo dài; sợi co giật nhanh tạo ra lực tối đa trong khoảng thời gian ngắn CHƯƠNG 48. Tỷ lệ sợi co chậm và sợi co nhanh trong cơ của một cá nhân phần lớn được xác định về mặt di truyền. Ôn lại Hình 48.11 â€¢ Lực mà sợi cơ có thể tạo ra phụ thuộc vào trạng thái giãn hoặc co ban đầu của nó. Ôn lại Hình 48.12 â€¢ Bài tập kỵ khí kích thích sự phát triển của các sợi cơ thông qua việc sản xuất các vi chất mới. Tập thể dục nhịp điệu kích thích khả năng oxy hóa lớn hơn của các sợi cơ. ™ Hiệu suất cơ bắp phụ thuộc vào nguồn cung cấp ATP. Xem lại Hình 48.13 Hệ thống xương và cơ phối hợp với nhau như thế nào? â€¢ Hệ thống xương cung cấp sự hỗ trợ mà cơ bắp có thể kéo. “Bộ xương thủy tĩnh là những khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng có thể bị cơ bắp ép lại. Ôn lại Hình 48.14 â€¢ Bộ xương ngoài là bề mặt cứng bên ngoài nơi các cơ bên trong bám vào. Bộ xương nội tạng là hệ thống bên trong gồm các giá đỡ cứng như hình que, hình tấm và hình ống, bao gồm xương và sụn để gắn các cơ vào. Xem lại Hình 48.15 â€¢ Xương liên tục được tái tạo bởi các nguyên bào xương tạo nên xương mới và các nguyên bào xương làm xói mòn xương. Ôn lại Hình 48.16 â€¢ Xương phát triển từ màng mô liên kết (xương màng) hoặc từ sụn (xương sụn) thông qua quá trình cốt hóa. Ôn lại Hình 48.17 â€¢ Xương có thể đặc (rắn và cứng) hoặc xốp (chứa nhiều khoảng trống bên trong). Hầu hết xương đặc của động vật có vú được tạo thành từ hệ thống Havers. Ôn lại Hình 48.18 â€¢ Các khớp giúp cơ có thể thực hiện các chuyển động theo các hướng khác nhau. Cơ và xương phối hợp với nhau xung quanh khớp như hệ thống đòn bẩy. Ôn lại Hình 48.1 9#48.21 , HOẠT ĐỘNG 48.3 â€¢ Gân nối cơ với xương; dây chằng nối các xương với nhau. Xem lại Hình 48.20 [ilSrijjfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is48“Bộ xương thủy tĩnh là những khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng có thể bị cơ bắp ép lại. Ôn lại Hình 48.14 â€¢ Bộ xương ngoài là bề mặt cứng bên ngoài mà các cơ bên trong bám vào. Bộ xương nội tạng là hệ thống bên trong gồm các giá đỡ cứng như hình que, hình tấm và hình ống, bao gồm xương và sụn để gắn các cơ vào. Xem lại Hình 48.15 â€¢ Xương liên tục được tái tạo bởi các nguyên bào xương tạo nên xương mới và các nguyên bào xương làm xói mòn xương. Ôn lại Hình 48.16 â€¢ Xương phát triển từ màng

mô liên kết (xương màng) hoặc từ sụn (xương sụn) thông qua quá trình cốt hóa. Ôn lại Hình 48.17 â€¢ Xương có thể đặc (rắn và cứng) hoặc xốp (chứa nhiều khoảng trống bên trong). Hầu hết xương đặc của động vật có vú được tạo thành từ hệ thống Havers. Ôn lại Hình 48.18 â€¢ Các khớp giúp cơ có thể thực hiện các chuyển động theo các hướng khác nhau. Cơ và xương phối hợp với nhau xung quanh khớp như hệ thống đòn bẩy. Ôn lại Hình 48.1 9#48.21 , HOẠT ĐỘNG 48.3 â€¢ Gân nối cơ với xương; dây chằng nối các xương với nhau. Xem lại Hình 48.20 [ilSrijjfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is48“Bộ xương thủy tĩnh là những khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng có thể bị cơ bắp ép lại. Ôn lại Hình 48.14 â€¢ Bộ xương ngoài là bề mặt cứng bên ngoài mà các cơ bên trong bám vào. Bộ xương nội tạng là hệ thống bên trong gồm các giá đỡ cứng như hình que, hình tấm và hình ống, bao gồm xương và sụn để gắn các cơ vào. Xem lại Hình 48.15 â€¢ Xương liên tục được tái tạo bởi các nguyên bào xương tạo nên xương mới và các nguyên bào xương làm xói mòn xương. Ôn lại Hình 48.16 â€¢ Xương phát triển từ màng mô liên kết (xương màng) hoặc từ sụn (xương sụn) thông qua quá trình cốt hóa. Ôn lại Hình 48.17 â€¢ Xương có thể đặc (rắn và cứng) hoặc xốp (chứa nhiều khoảng trống bên trong). Hầu hết xương đặc của động vật có vú được tạo thành từ hệ thống Havers. Ôn lại Hình 48.18 â€¢ Các khớp giúp cơ có thể thực hiện các chuyển động theo các hướng khác nhau. Cơ và xương phối hợp với nhau xung quanh khớp như hệ thống đòn bẩy. Ôn lại Hình 48.1 9#48.21 , HOẠT ĐỘNG 48.3 â€¢ Gân nối cơ với xương; dây chằng nối các xương với nhau. Xem lại Hình 48.20 [ilSrijjfil Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is48

1004 CHƯƠNG 48 Hệ thống cơ xương CHƯƠNG NHỚ NHỚ 1. Vai trò của Ca2+ trong việc kiểm soát sự co cơ là a. gây khử cực hệ thống ống T. b. thay đổi cấu trúc của troponin, do đó làm lộ ra các vị trí gắn với myosin. c. thay đổi hình dạng của các đầu myosin, do đó làm cho các vi sợi trượt qua nhau. d. liên kết với tropomyosin và phá vỡ cầu nối Actinmyosin. đ. chặn vị trí liên kết ATP trên đầu myosin, giúp cơ bắp thư giãn. 2. Mười lăm phút chạy 10 km, nguồn năng lượng chính của cơ chân là gì? Một. ATP được tạo hình sẵn b. Đường phân c. Chuyển hóa oxy hóa D. Pyruvat và lactat e. Đồ uống giàu protein được tiêu thụ ngay trước cuộc đua 3. Câu nào về sự co cơ của cơ xương là không đúng? Một. Một điện thế hoạt động duy nhất tại điểm nối thần kinh cơ cũng đủ để khiến cơ co giật. b. Khi đạt được độ căng cơ tối đa, không cần ATP để duy trì mức độ căng đó. c. Một điện thế hoạt động trong tế bào cơ sẽ kích hoạt sự co bóp bằng cách giải phóng Ca2+ vào cơ tương. d. Tổng hợp các cơn co giật dẫn đến sự gia tăng dần dần về độ căng có thể được tạo ra bởi một sợi cơ. đ. Sức căng do cơ tạo ra có thể thay đổi bằng cách kiểm soát số lượng đơn vị vận động của nó đang hoạt động. 4. Phát biểu nào về cấu tạo của cơ xương là đúng? Một. Các dải ánh sáng của sarcomere là vùng mà các sợi Actin và myosin chồng lên nhau. b. Khi cơ co, dải A của sarcomere dài ra. c. Các sợi myosin được neo vào các đường Z. d. Khi cơ co, vùng H của sarcomere ngắn lại. đ. Cơ tương của tế bào cơ được chứa trong mạng lưới cơ tương. 5. Côn trùng có thể đập cánh với tần số cực cao vì a. cơ cánh của chúng chủ yếu có các sợi co giật nhanh. b. Tế bào thần kinh vận động của chúng có thể tạo ra điện thế hoạt động ở tần số rất cao. c. cánh của chúng có bộ xương hỗ trợ. d. cơ cánh của chúng có mạng lưới cơ tương rộng giúp chu trình Ca2+ rất nhanh. đ. cơ cánh của chúng có thể tạo ra dao động co bóp nhanh không đồng bộ với việc kích hoạt nơ-ron vận động. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Sarcomeres chỉ có thể rút ngắn ít hơn 50 phần trăm chiều dài nghỉ ngơi của chúng. Tuy nhiên, cơ bắp gây ra các chuyển động có cường độ khác nhau - hãy so sánh phạm vi chuyển động của ngón chân và chân. Hai đặc điểm thiết kế nào của cơ và bộ xương có thể tối đa hóa khả năng của cơ để tạo ra nhiều chuyển động của phần phụ? 7. Nếu một thanh thiếu niên bị gãy một xương chân gần khớp mắt cá chân, sau khi vết gãy lành lại, chân đó có thể không dài ra được bằng chân kia. Tại sao? 8. Đứng dang hai tay vuông góc với cơ thể lâu nhất có thể. Cái nào sẽ mỏi trước: vai hay chân? Tại sao? Điều này cho bạn biết điều gì về cơ vai và chân của bạn? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9.Một điện thế hoạt động duy nhất trong tế bào cơ tồn tại khoảng 2 mili giây, nhưng sự co giật cơ đơn lẻ mà nó tạo ra đạt cực đại sau khoảng 30 mili giây và không trở về mức nghỉ ngơi cho đến khoảng 150 mili giây sau điện thế hoạt động. Giải thích ba yếu tố giải thích sự khác biệt về thời gian giữa điện thế hoạt động và sự co giật. 10. Tăng thân nhiệt ác tính là một tình trạng hiếm gặp nhưng thường gây tử vong do bị kích thích bởi một số loại thuốc gây mê. Đột nhiên, cơ bắp của người đó trở nên cứng đờ, nhịp tim tăng cao và nhiệt độ cơ thể tăng nhanh. Những người có nguy cơ bị tăng thân nhiệt ác tính có đột biến gen mã hóa thụ thể ryanodine. Đột biến dẫn đến việc

mở quá mức các kênh Ca2+ trong mạng lưới cơ tương. Biết nguyên nhân của tình trạng này, làm thế nào bạn có thể giải thích tất cả các biểu hiện của nó - nhiệt độ, nhịp tim và căng cơ? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

49 Trao đổi khí CHƯƠNG 49.1 Những yếu tố vật lý nào chi phối quá trình trao đổi khí hô hấp? 49.2 Những thích ứng nào tối đa hóa trao đổi khí hô hấp? 49.3 Phổi con người hoạt động như thế nào? 49.4 Máu vận chuyển khí hô hấp như thế nào? 49.5 Hơi thở được điều hòa như thế nào? THÂN LEPHANT CÓ NHIỀU CÔNG DỤNG. Chúng có thể bứt lá, nhổ cây, nhặt lạc, thân cây; chúng hút nước phun vào miệng để uống hoặc phun lên người để làm mát; họ ngửi thấy không khí xung quanh; họ giao tiếp bằng cách chạm; và các bà mẹ có thể đánh vào bắp chân khi chúng cư xử không đúng mực. Tất nhiên, voi cũng sử dụng vòi để thở và đó thực sự là một phụ kiện hữu ích khi chúng đi xuống vùng nước sâu - chẳng hạn như để vượt sông. Dù con voi bơi hay đi dưới đáy, nó đều sử dụng vòi của mình làm ống thở. Chỉ cần đầu vòi ở trên mặt nước thì voi có thể thở được. Bạn có thể quen với việc lặn bằng ống thở dài khoảng một foot. Khi muốn lặn sâu hơn, bạn phải nín thở. Nước nặng và khi bạn bơi sâu hơn, áp lực nước tăng lên và đè lên cơ thể bạn. Không khí trong phổi của bạn có thể bị nén lại nên khi bạn bơi sâu hơn, thể tích phổi sẽ giảm đi. Hãy nghĩ xem điều gì sẽ xảy ra nếu bạn cố gắng hút không khí qua một ống thở dài ở vùng nước sâu. Vì ống thở sẽ mở ra không khí phía trên nên áp suất trong phổi của bạn sẽ giống như ở mặt nước, nhưng nước xung quanh sẽ đè lên cơ thể bạn. Để mở rộng phổi, bạn sẽ phải tác dụng đủ lực để đẩy vào vùng nước xung quanh. Không dễ thế đâu! Chúng tôi giải quyết vấn đề này bằng thiết bị lặn: bằng cách hít không khí từ bình điều áp có van điều chỉnh, chúng tôi giữ không khí trong phổi ở cùng áp suất với nước xung quanh. Vòi của Voi ống thở có thể băng qua các vùng nước sâu bằng cách bơi hoặc đi dưới đáy - tùy điều kiện nào cho phép nó giữ vòi ở trên mặt nước. Ngực của một con voi đang lặn với ống thở có thể cách mặt nước 3 mét - và cứ sau 3 mét, áp suất nước lại tăng 0,3 atm (khoảng 5 pound mỗi inch vuông, PSI). Mặc dù cơ hô hấp của voi đủ khỏe để chống lại áp lực này nhưng vẫn có một vấn đề nghiêm trọng đối với các mạch máu lót trong khoang nơi phổi bị treo. Sự chênh lệch áp suất giữa các thành mạch máu đó là sự chênh lệch giữa áp suất trong mạch (huyết áp cộng với áp suất nước nén) và áp suất không khí ở mặt nước (nơi thân cây mở ra không khí). Sự khác biệt này ít nhất là 5 PSI - một áp lực mà ở các loài động vật có vú khác sẽ làm vỡ các mạch máu nhỏ và làm máu tràn vào khoang ngực. Làm thế nào voi tránh được tổn thương mạch máu ở khoang ngực khi lặn bằng ống thở? Xem câu trả lời ở trang 1022.

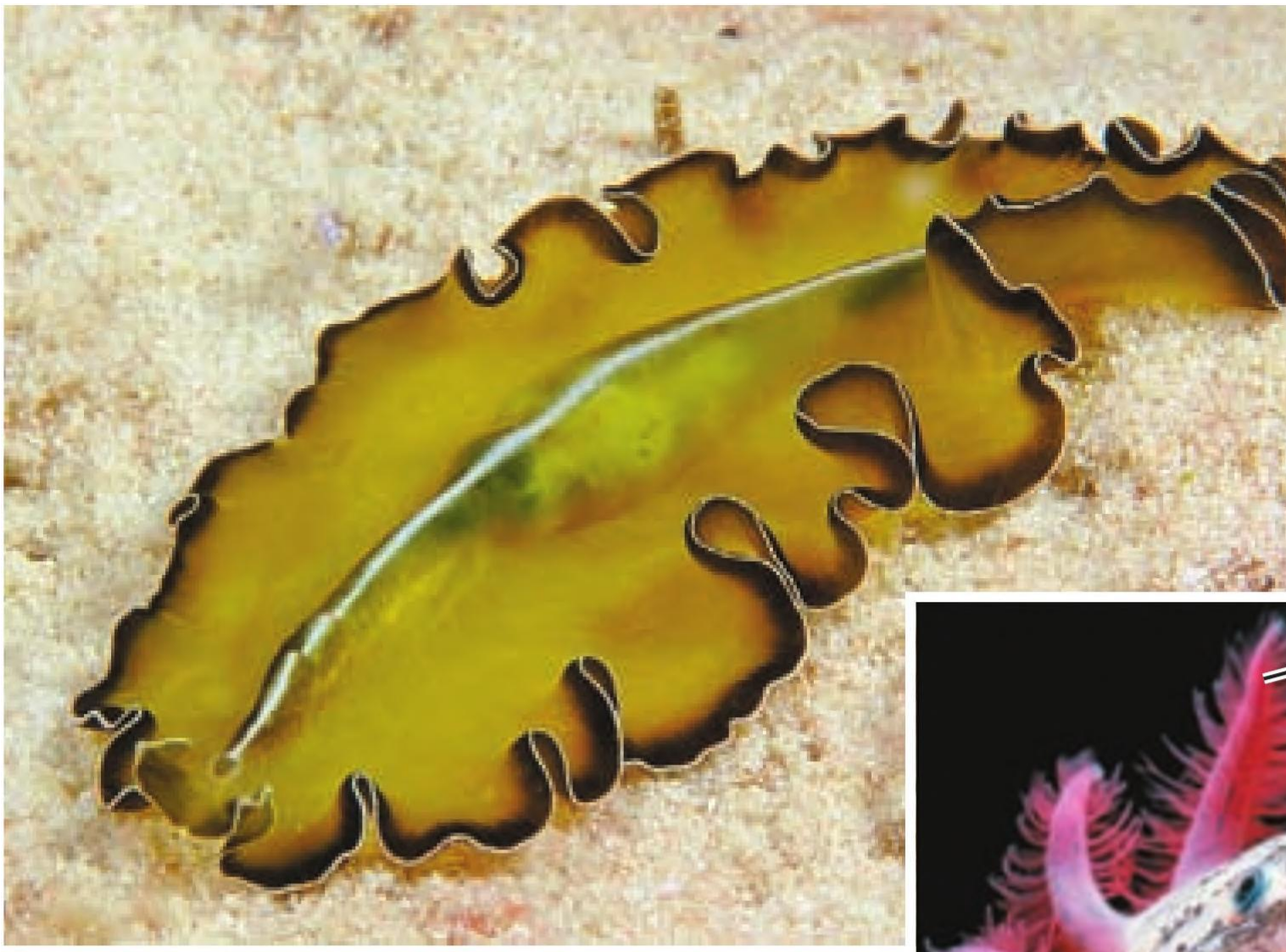


1006 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí Những yếu tố vật lý nào chi phối quá trình trao đổi khí ở đường hô hấp? Khí hô hấp mà động vật phải trao đổi là oxy (02) và carbon dioxide (C02). Tế bào cần lấy 02 từ môi trường để tạo ra nguồn cung cấp đủ ATP bằng quá trình hô hấp tế bào (xem Chương 9). C02 là sản phẩm cuối cùng của quá trình hô hấp tế bào và nó phải được loại bỏ khỏi cơ thể để ngăn ngừa tác dụng độc hại. Hệ thống trao đổi khí của động vật bao gồm (1) các vùng bề mặt cơ thể chuyên biệt nơi các khí này có thể di chuyển giữa cơ thể và môi trường, và (2) các cơ chế thông gió cho mặt môi trường của các bề mặt đó bằng không khí hoặc nước và tưới máu vào bên trong các bề mặt đó. bề mặt với chất lỏng ngoại bào. Khuếch tán là phương tiện duy nhất để trao đổi khí hô hấp giữa dịch bên trong cơ thể của động vật và môi trường bên ngoài (không khí hoặc nước). Không có cơ chế vận chuyển tích cực để di chuyển khí hô hấp qua màng sinh học. Bởi vì khuếch tán là một quá trình vật lý nên việc biết những yếu tố vật lý nào ảnh hưởng đến tốc độ khuếch tán giúp chúng ta hiểu được sự thích nghi đa dạng của hệ thống trao đổi khí. (Bạn có thể muốn xem lại phần thảo luận về bản chất vật lý của sự khuếch tán trong Phần 6.3.) Sự khuếch tán của khí được thúc đẩy bởi sự chênh lệch áp suất riêng phần Sự khuếch tán là kết quả của chuyển động ngẫu nhiên của các phân tử và chuyển động chung của các phân tử trong một môi trường như không khí hoặc nước làm giảm gradient nồng độ của chúng. Nồng độ trong dung dịch chỉ đơn giản là lượng chất tan trên một thể tích dung dịch. Tuy nhiên, nồng độ của khí thay đổi theo áp suất vì khí có thể nén được. Ví dụ, số lượng phân tử khí trong một lít khí ở áp suất 2 atm nhiều gấp đôi so với số phân tử trong một lít khí ở áp suất 1 atm. Các nhà sinh học biểu thị nồng độ của các loại khí khác nhau trong hỗn hợp dưới dạng áp suất riêng phần của các loại khí đó. Để tính áp suất riêng phần của một loại khí như oxy trong hỗn hợp các loại khí như không khí, chúng ta phải biết áp suất tổng. Trong hầu hết các trường hợp, đối với động vật thở bằng không khí, áp suất tổng cộng là áp suất khí quyển. Ở mực nước biển, áp suất khí quyển vào khoảng 760 mm thủy ngân (mm Hg), tùy thuộc vào thời tiết. Vì không khí khô là 20,9% 02 nên áp suất riêng phần của oxy (Pq2) ở mực nước biển là 20,9% của 760 mm Hg, hay khoảng 159 mm Hg. Nếu hai hỗn hợp khí được ngăn cách bằng màng thấm 02, 02 sẽ khuếch tán từ hỗn hợp có áp suất riêng phần của nó cao hơn đến hỗn hợp có áp suất riêng phần của nó thấp hơn. Để tính nồng độ của một chất khí trong dung dịch, chúng ta phải biết độ hòa tan của chất khí đó trong dung môi cụ thể đó. Lượng khí trong chất lỏng phụ thuộc cả vào áp suất riêng phần của nó trong pha khí tiếp xúc với chất lỏng và độ hòa tan của nó trong chất lỏng đó.Điểm mấu chốt là sự khuếch tán của chất khí giữa pha khí và pha lỏng là hàm số của áp suất riêng phần của nó trong hai pha đó; khí khuếch tán từ pha có áp suất riêng phần cao hơn sang pha có áp suất riêng phần thấp hơn và ở trạng thái cân bằng, áp suất riêng phần ở hai pha bằng nhau. Tuy nhiên, lượng khí có thể chứa trong chất lỏng phụ thuộc vào độ hòa tan của khí đó trong chất lỏng đó. Hơn nữa, độ hòa tan của khí trong một chất lỏng cụ thể có thể rất khác nhau tùy thuộc vào điều kiện. Những gì sau đây là một minh họa thực tế về những sự thật này. Độ hòa tan của khí trong chất lỏng, chẳng hạn như oxy trong nước, là một hàm số của nhiệt độ - độ hòa tan cao hơn ở nhiệt độ thấp. Vì vậy, nếu chúng ta có những thùng nước tương tự cân bằng với không khí, nhưng ở nhiệt độ khác nhau, nồng độ oxy trong những thùng nước này sẽ khác nhau (ít hơn 02 ở những thùng nước ấm hơn), nhưng áp suất riêng phần của oxy sẽ như nhau. Vì vậy, đối với động vật thở dưới nước, nước càng ấm thì lượng 02 trong mỗi lít nước càng ít. Điểm quan trọng là đối với một chất khí trong dung dịch, nồng độ của nó không giống như áp suất riêng phần của nó, nhưng áp suất riêng phần là yếu tố thúc đẩy sự khuếch tán. Vì vậy, trong các cuộc thảo luận tiếp theo về trao đổi khí hô hấp, chúng ta sẽ luôn sử dụng áp suất riêng phần thay vì nồng độ khi đề cập đến lượng khí trong dung dịch. Định luật Fick áp dụng cho tất cả các hệ thống trao đổi khí Dù trong không khí hay nước, tốc độ khuếch tán của khí hô hấp phụ thuộc vào gradient áp suất riêng phần của chúng và vào các yếu tố khác có thể được mô tả định lượng bằng một phương trình đơn giản gọi là Fick's luật khuếch tán. Tất cả các biến số môi trường làm hạn chế trao đổi khí hô hấp và tất cả các biện pháp thích ứng nhằm tối đa hóa trao đổi khí hô hấp đều được phản ánh trong một hoặc nhiều thành phần của phương trình này. Định luật Fick được viết là P -P Q = DA^Â± L trong đó â€¢ Q là tốc độ mà một chất khí như 02 khuếch tán giữa hai vị trí â€¢ D là hệ số khuếch tán, là một đặc tính của chất khuếch tán, môi trường và nhiệt độ. Ví dụ, nước hoa có D cao hơn hơi dầu động cơ và tất cả các chất khuếch tán nhanh hơn ở nhiệt độ cao hơn và trong không khí nhanh hơn trong nước. Nhiệt độ không được biểu thị rõ ràng trong định luật Fick vì hệ số khuếch tán thường được xác định ở nhiệt độ phòng (khoảng 20°C) – A là diện tích mà khí khuếch tán – P1 và P2 là một phần áp suất của khí tại hai vị trí â€¢ L là chiều dài đường đi hoặc khoảng cách giữa hai vị trí â€¢ (P1 - P2)/L là gradient áp suất một phần. Sự phụ thuộc chặt chẽ của động

vật vào sự khuếch tán để trao đổi khí với môi trường của chúng đã chọn ra nhiều cách thích nghi khác nhau nhằm tối đa hóa Q, nhiều trong số đó chúng tôi sẽ mô tả trong chương này. Động vật có thể tối đa hóa D đối với khí hô hấp bằng cách sử dụng không khí thay vì nước làm môi trường trao đổi khí bất cứ khi nào có thể.Tất cả các thích ứng khác để tối đa hóa trao đổi khí hô hấp phải ảnh hưởng đến diện tích bề mặt (A) để trao đổi khí hoặc gradient áp suất riêng phần trên diện tích bề mặt đó.

49.1 Những yếu tố vật lý nào chi phối quá trình trao đổi khí hô hấp? 1007 Không khí là môi trường hô hấp tốt hơn nước. Sự khuếch tán chậm của 02 phân tử trong nước ảnh hưởng đến cả động vật thở không khí và thở nước. Tế bào nhân chuẩn thực hiện quá trình hô hấp tế bào trong ty thể của chúng, nằm trong tế bào chất - một môi trường nước. Các tế bào được tắm trong dịch ngoại bào - cũng là môi trường nước. Ngoài ra, tất cả các bề mặt hô hấp phải được bảo vệ khỏi bị khô bằng một màng chất lỏng mỏng mà qua đó 02 phải khuếch tán. Ngay cả ở động vật hô hấp bằng không khí, tốc độ khuếch tán 02 trong nước chậm làm hạn chế hiệu quả phân phối 02 từ bề mặt trao đổi khí đến nơi hô hấp tế bào. Sự khuếch tán của 02 trong nước chậm đến mức ngay cả các tế bào động vật có tốc độ trao đổi chất thấp cũng không thể hoạt động cách xa nguồn môi trường tốt 02 quá vài mm. Do đó, có những giới hạn nghiêm trọng về kích thước và hình dạng đối với nhiều loài động vật không xương sống thiếu nội tạng. hệ thống phân bố 02. Hầu hết các loài này đều rất nhỏ, nhưng một số loài đã phát triển lớn hơn bằng cách tiến hóa thành cơ thể phẳng, mỏng với diện tích bề mặt bên ngoài lớn (Hình 49.1 A). Một số khác có thân rất mỏng được xây dựng xung quanh một khoang trung tâm để nước có thể lưu thông qua đó (Hình 49.1 B). Một yếu tố quan trọng tạo điều kiện cho cơ thể động vật lớn hơn, phức tạp hơn là sự phát triển của các hệ hô hấp chuyên biệt với diện tích bề mặt lớn có khả năng thấm khí hô hấp cao (Hình 49.1 C). 02 có thể thu được dễ dàng từ không khí hơn từ nước vì một số lý do: (A) Pseudobiceros sp. Mang Khoang trung tâm Kênh (C) Ambystoma mexicanum (B) Callyspongia plicifera â€¢ Hàm lượng 02 của không khí cao hơn nhiều so với hàm lượng 02 của cùng một thể tích nước. Hàm lượng 02 tối đa của dòng sủi bọt ở trạng thái cân bằng với không khí không quá 10 ml 02 trong một lít nước. Hàm lượng 02 của không khí qua dòng là khoảng 200 ml 02 trên một lít không khí. 02 khuếch tán trong không khí nhanh hơn khoảng 8.000 lần so với trong nước. Đó là lý do tại sao hàm lượng 02 của ao tù đọng có thể bằng 0 chỉ cách mặt nước vài mm. â€¢ Động vật phải làm việc (tiêu tốn năng lượng) để thông gió cho bề mặt trao đổi khí của nó bằng nước hoặc không khí. Cần nhiều năng lượng hơn để di chuyển nước hơn không khí vì nước đặc hơn không khí 800 lần và nhớt hơn khoảng 50 lần. Bạn có thể đánh giá cao tầm quan trọng của những sự thật này đối với quá trình tiến hóa của sự sống sang môi trường trên cạn, bởi vì chúng có nghĩa là có ít ràng buộc hơn đối với sự tiến hóa của tỷ lệ trao đổi chất cao hơn. Nhiệt độ cao gây ra các vấn đề về hô hấp cho động vật thủy sinh 49.1 Tiếp xúc với môi trường (A) Không có tế bào nào trong cơ thể dạng lá của loài giun dẹp biển này cách nước biển hơn một milimet. (B) Bọt biển có thành cơ thể được đục lỗ bởi nhiều kênh, cho phép nước chảy giữa thế giới bên ngoài và khoang trung tâm. Không có tế bào nào trong miếng bọt biển cách nước biển hơn một milimet.(C) Rìa lông của mang trên loài kỳ nhông thủy sinh này cung cấp diện tích bề mặt lớn để trao đổi khí. Máu lưu thông qua mang tiếp xúc chặt chẽ với môi trường hô hấp. (Hình 49.2). Nhưng như đã đề cập ở trên, nước ấm chứa ít khí hòa tan hơn nước lạnh (hãy nghĩ đến lượng khí thoát ra khi bạn mở một chai soda ấm). Ngoài ra, vì động vật thở dưới nước thực hiện công di chuyển nước qua bề mặt trao đổi khí nên nó phải tiêu tốn nhiều năng lượng hơn để thở khi nhiệt độ nước tăng lên. Do đó, khi nhiệt độ nước tăng lên, động vật thở dưới nước phải trích xuất ngày càng nhiều 02 từ môi trường ngày càng thiếu 02 và tỷ lệ 02 đó có sẵn để hỗ trợ các hoạt động khác ngoài hô hấp càng thấp hơn. 02 khả năng sẵn sàng giảm theo độ cao Các động vật sử dụng nước làm phương tiện trao đổi hô hấp sẽ ở trạng thái liên kết kép khi nhiệt độ môi trường tăng lên. Hầu hết các động vật thở dưới nước đều là động vật biến nhiệt - nhiệt độ cơ thể của chúng gắn liền với nhiệt độ của nước xung quanh chúng. Khi nhiệt độ nước tăng lên, nhiệt độ cơ thể và tốc độ trao đổi chất của sinh vật này cũng tăng lên (xem Hình 40.8). Do đó, động vật thở dưới nước cần nhiều hơn 02 khi nước ấm hơn. Cũng như nhiệt độ nước tăng làm giảm nguồn cung cấp 02 cho động vật thở dưới nước, việc tăng độ cao sẽ làm giảm nguồn cung cấp 02 cho động vật thở không khí. Ở mọi độ cao, 02 chiếm 20,9% lượng không khí khô; tuy nhiên, khi bạn lên cao, tổng lượng khí trên một đơn vị thể tích sẽ giảm đi, được phản ánh qua áp suất khí quyển. Ví dụ, ở độ cao 5.800 mét, áp suất khí quyển chỉ bằng một nửa so với mực nước biển.việc tăng độ cao sẽ làm giảm nguồn cung cấp 02 cho máy thở. Ở mọi độ cao, 02 chiếm 20,9% lượng không khí khô; tuy

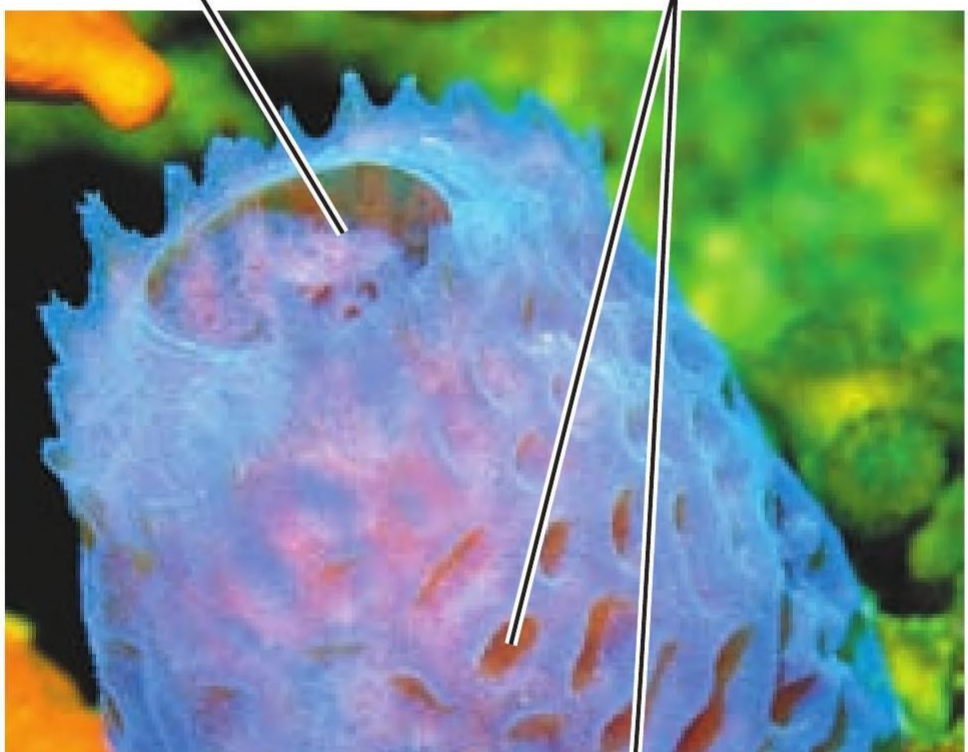
nhiên, khi bạn lên cao, tổng lượng khí trên một đơn vị thể tích sẽ giảm đi, được phản ánh qua áp suất khí quyển. Ví dụ, ở độ cao 5.800 mét, áp suất khí quyển chỉ bằng một nửa so với mực nước biển.việc tăng độ cao sẽ làm giảm nguồn cung cấp 02 cho máy thở. Ở mọi độ cao, 02 chiếm 20,9% lượng không khí khô; tuy nhiên, khi bạn lên cao, tổng lượng khí trên một đơn vị thể tích sẽ giảm đi, được phản ánh qua áp suất khí quyển. Ví dụ, ở độ cao 5.800 mét, áp suất khí quyển chỉ bằng một nửa so với mực nước biển.





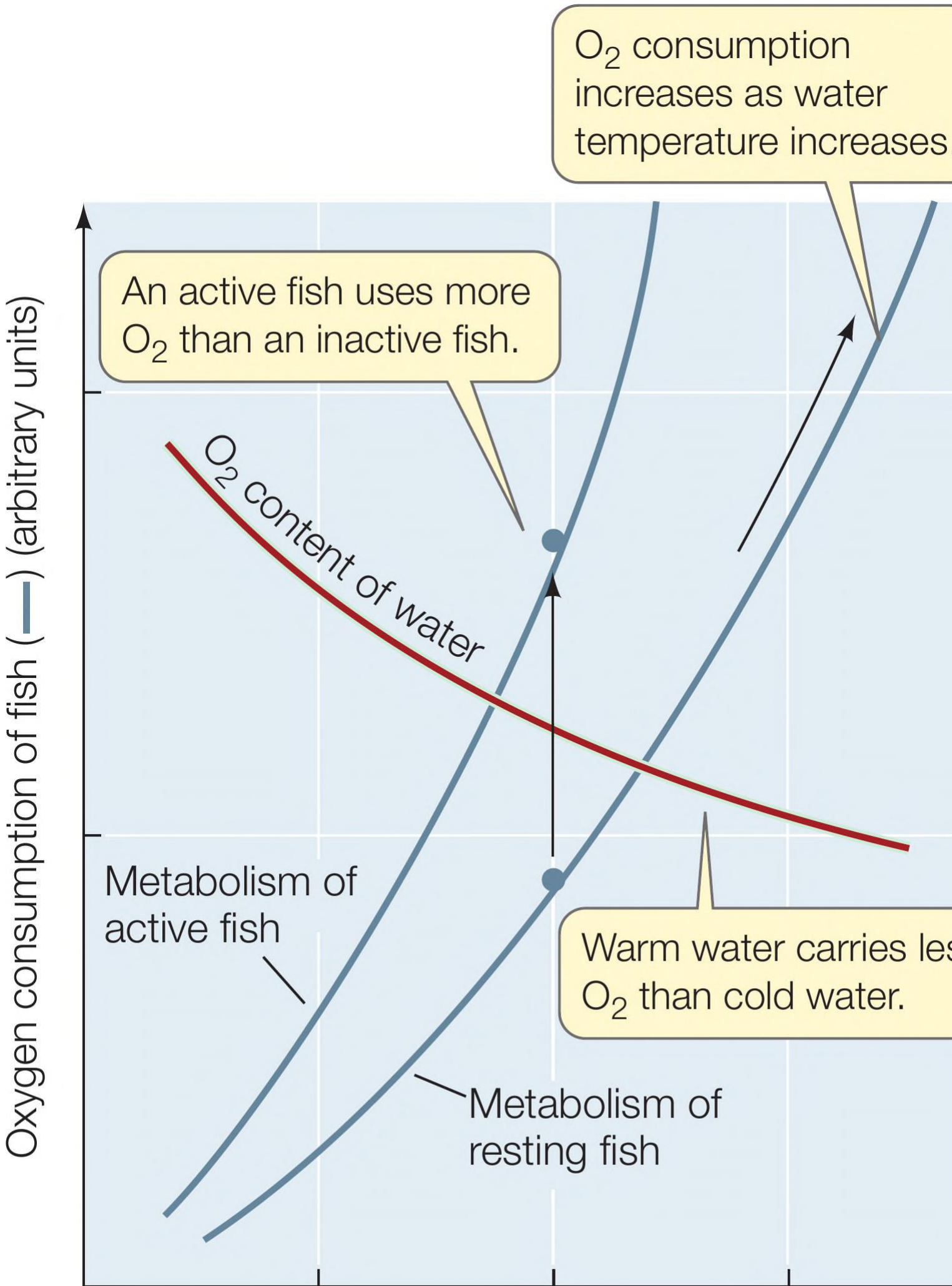
Central cavity

Channels



(C) *Ambystoma*

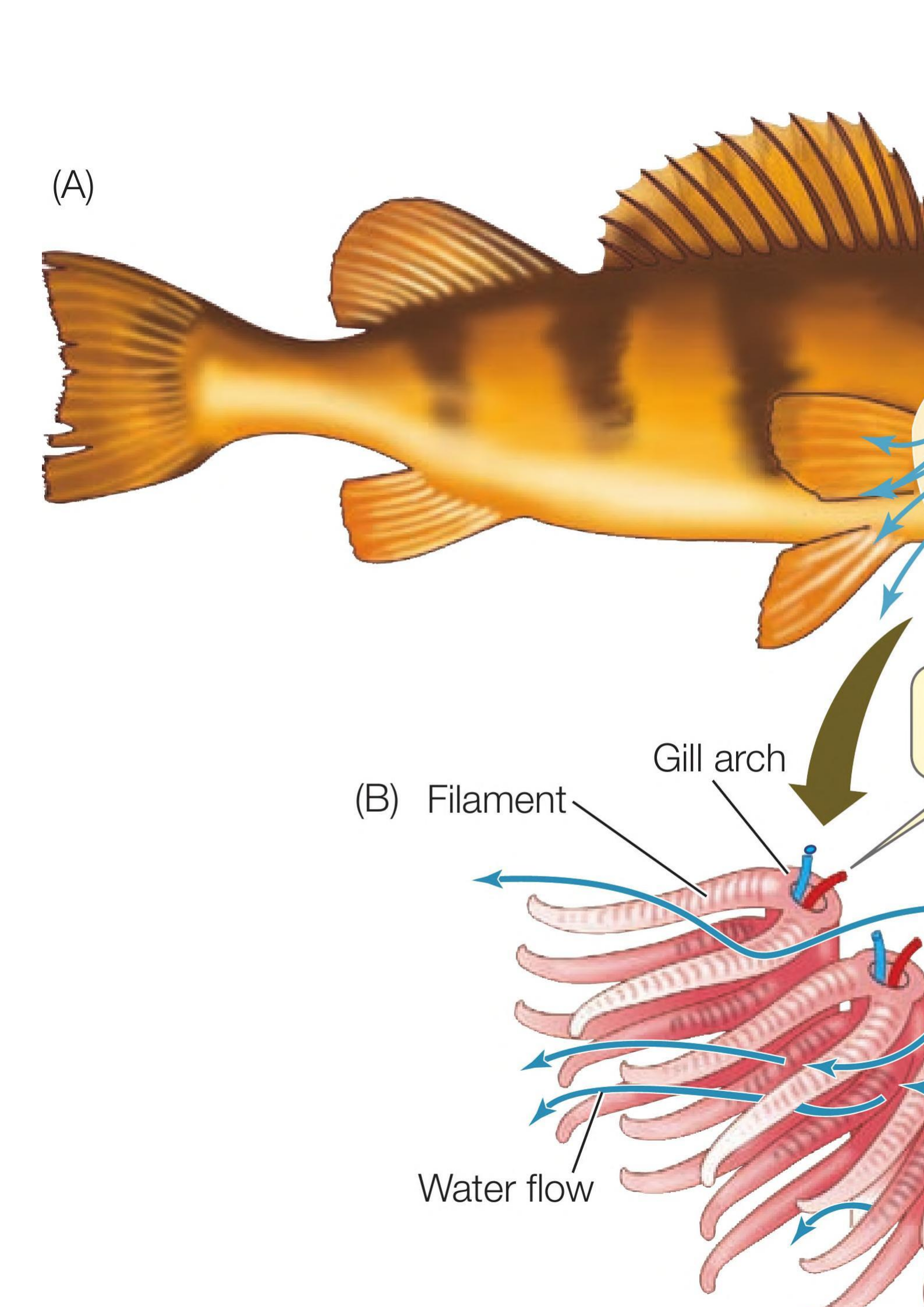
1008 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí o x 93 g;


O_2 consumption increases as water temperature increases
An active fish uses more O_2 than an inactive fish.
Oxygen consumption of fish (—) (arbitrary units)
O_2 content of water
Metabolism of active fish
Warm water carries les O_2 than cold water.
Metabolism of resting fish

49.2 Những thích ứng nào tối đa hóa trao đổi khí hô hấp? 1009 49.3 Hệ thống trao đổi khí Diện tích bề mặt lớn (màu xanh lam trong sơ đồ này) để khuếch tán khí hô hấp là đặc điểm chung của động vật. Mang ngoài (A) và mang trong (B) là cơ quan thích nghi để trao đổi khí với nước. Phổi (C) và khí quản (D) là cơ quan trao đổi khí với không khí. Côn trùng có hệ thống trao đổi khí hô hấp bao gồm một mạng lưới các ống chứa đầy không khí gọi là khí quản phân nhánh qua tất cả các mô của cơ thể côn trùng (Hình 49. 3D). Các nhánh cuối của những ống này nhiều đến mức chúng có diện tích bề mặt rất lớn so với diện tích bề mặt bên ngoài cơ thể côn trùng. Thông gió và tưới máu các bề mặt trao đổi khí tối đa hóa gradient áp suất riêng phần gradient áp suất riêng phần [(P1 - P2)/L] thúc đẩy khuếch tán qua các bề mặt trao đổi khí; gradien càng lớn thì tốc độ trao đổi khí càng lớn. Những độ dốc này có thể được tối đa hóa theo nhiều cách: • Giảm thiểu độ dài đường truyền: Các mô rất mỏng ở mang và phổi làm giảm độ dài đường khuếch tán (L). khí hô hấp khuếch tán qua hệ thống ống khí (khí quản) mở ra môi trường bên ngoài thông qua các lỗ gọi là lỗ thở. (B) Các lỗ thở của ấu trùng diều hâu chạy dọc theo hai bên của nó. (C) Ảnh hiển vi điện tử quét cho thấy khí quản của côn trùng đang phân chia thành các khí quản nhỏ hơn và các mao mạch không khí mịn hơn. ™ Thông gió : Tích cực di chuyển môi trường bên ngoài qua các bề mặt trao đổi khí (tức là thở) thường xuyên để các bề mặt đó tiếp xúc với môi trường hô hấp trong lành chứa tối đa 5–02 và nồng độ C02 tối thiểu. Cái này | tối đa hóa độ dốc áp suất riêng phần. • Truyền dịch: Chủ động di chuyển môi trường bên trong (ví dụ: máu) qua mặt bên trong của bề mặt trao đổi sẽ vận chuyển C02 đến các bề mặt đó và 02 ra xa chúng, do đó tối đa hóa gradient áp suất riêng phần thúc đẩy quá trình khuếch tán. Chương này mô tả bốn hệ thống trao đổi khí. Đầu tiên chúng ta sẽ xem xét hệ thống trao đổi khí độc đáo của côn trùng. Sau đó chúng ta sẽ mô tả hai hệ thống trao đổi khí hiệu quả cao là mang cá và phổi chim. Cuối cùng chúng ta sẽ xem xét cấu trúc và chức năng của phổi con người. Côn trùng có đường hô hấp khắp cơ thể. Hệ thống khí quản giúp côn trùng trao đổi khí hô hấp kéo dài đến tất cả các mô trong cơ thể côn trùng. Do đó, khí hô hấp khuếch tán trong không khí hầu hết đến và đi từ mọi tế bào. Hệ hô hấp của côn trùng giao tiếp với môi trường bên ngoài thông qua các lỗ có cổng gọi là lỗ thở ở hai bên bụng và ngực (Hình 49.4A,B). Các lỗ thở mở ra để trao đổi khí và sau đó đóng lại để giảm mất nước. Chúng mở ra các ống gọi là khí quản và phân nhánh thành các ống thậm chí còn mịn hơn, hay khí quản, kết thúc ở các mao mạch không khí nhỏ là bề mặt trao đổi khí thực sự (Hình 49.4C). Trong cơ bay của côn trùng và các mô hoạt động mạnh khác, mỗi ty thể đều nằm gần một mao mạch không khí.Mang cá sử dụng dòng chảy ngược để tối đa hóa quá trình trao đổi khí. Mang bên trong của cá được hỗ trợ bởi các vòm mang nằm giữa khoang miệng và các vạt nắp mang bảo vệ trên Acherontia atropos

1010 CHƯƠNG 49 (A) Trao đổi khí Vòm mang (dưới nắp mang) Miệng Mặt cắt ngang qua đầu Máu khử oxy (hướng tâm) đi vào (02 thấp) Lá nước, 02 thấp. Lá máu oxy (đẩy) (02 cao) Nước 49.5 Mang cá (A) Nước chảy một chiều qua mang cá. (B) Các sợi mang có diện tích bề mặt lớn và mô mỏng. (C) Máu chảy qua các lá mỏng theo hướng ngược lại (trái sang phải, trong mô tả này; mũi tên nhỏ màu xanh và đỏ) với dòng nước (phải sang trái; mũi tên lớn màu xanh) trên các lá mỏng. Dòng nước Lamella Máu khử oxy ở hai bên cá ngay sau mắt (Hình- Afferent ure 49. 5A). Nước chảy một chiều vào mạch máu miệng cá, qua mang và thoát ra từ dưới nắp mang. Do đó, có dòng nước có oxy chảy một chiều liên tục qua mang, tối đa hóa Pq2 trên bề mặt mang bên ngoài. Ở mặt trong của màng mang, sự lưu thông của máu làm giảm thiểu Pq2 bằng cách quét 02 đi nhanh như khi nó khuếch tán qua. Mang có diện tích bề mặt rất lớn để trao đổi khí vì chúng có sự phân chia rất lớn. Mỗi mang bao gồm hàng trăm sợi mang giống như dải băng (Hình 49.5B). Bề mặt phẳng phía trên và phía dưới của mỗi sợi mang được bao phủ bởi các hàng nếp gấp cách đều nhau, hay còn gọi là các phiến mỏng. Các phiến mỏng là bề mặt trao đổi khí thực tế. Bởi vì các phiến cực kỳ mỏng nên chiều dài đường truyền (L) để khuếch tán khí giữa máu và nước được giảm thiểu. Bề mặt của các phiến mỏng bao gồm các tế bào biểu mô rất dẹt, do đó nước và tế bào hồng cầu của cá cách nhau không quá 1 đến 2 micromet. Dòng máu chảy vào bề mặt bên trong của các phiến, giống như dòng nước chảy qua mang, là một chiều. Các mạch máu hướng tâm đưa máu đã khử oxy đến mang, trong khi các mạch máu đi đưa máu đã khử oxy ra khỏi mang (Hình 49. 5C). Máu chảy qua các lá mỏng theo hướng ngược lại với dòng nước chảy qua các lá mỏng. Dòng chảy ngược dòng này tối ưu hóa độ dốc Pq2 giữa nước và máu, làm cho việc trao đổi khí hiệu quả hơn so với trong một hệ thống sử dụng dòng chảy đồng thời (song song) (Hình 49.6). Nước có 02 cao giúp thông thoáng mang. ~7 02 khuếch tán từ nước vào máu dọc theo toàn bộ chiều dài của phiến kính. Sự tưới máu của các lá

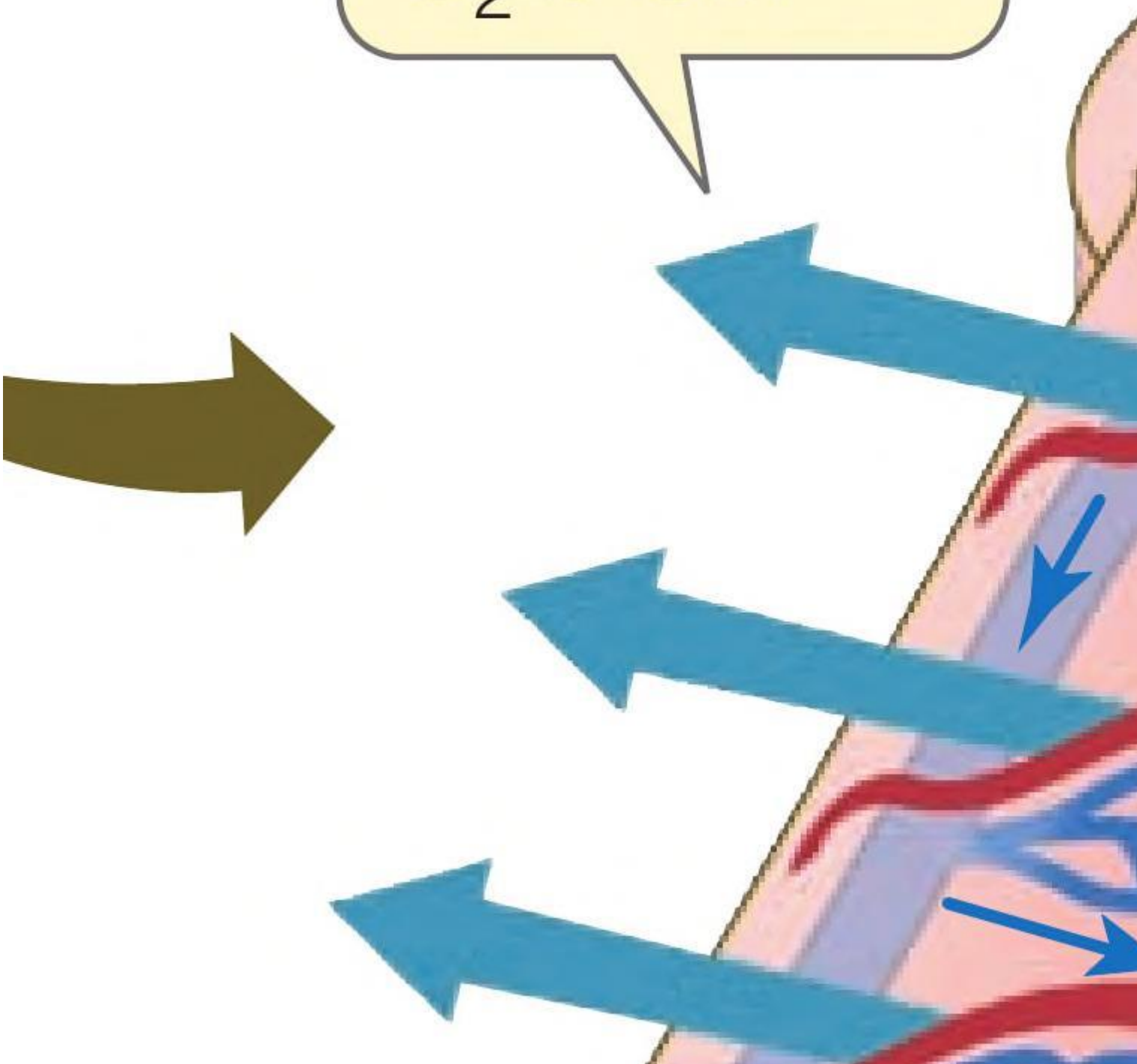
mỏng ngược dòng với dòng nước chảy qua các lá mỏng. Mạch máu ly tâm Một số loài cá, bao gồm cá cơm, cá ngừ và một số loài cá mập, giúp thông gió mang bằng cách bơi gần như liên tục với miệng mở. Tuy nhiên, hầu hết các loài cá đều thông gió cho mang bằng cơ chế hai bơm. Sự đóng và co lại của khoang miệng sẽ đẩy nước qua mang, và sự giãn nở của khoang mang trước khi mở nắp mang sẽ kéo nước qua mang. Những điều chỉnh này nhằm tối đa hóa diện tích bề mặt (A) để khuếch tán, giảm thiểu độ dài đường dẫn (L) để khuếch tán,và tối đa hóa độ dốc Pq2 cho phép cá khai thác đủ nguồn cung cấp 02 từ các nguồn môi trường ít ỏi. Chim sử dụng hệ thống thông gió một chiều để tối đa hóa quá trình trao đổi khí. Chim rất đáng chú ý vì khả năng duy trì mức độ hoạt động cao trong thời gian dài — ví dụ: trên các chuyến bay đường dài — ngay cả ở độ cao mà động vật có vú thậm chí không thể sống sót. Đội đầu tiên leo lên đỉnh Everest (8.850 m) đã rất ngạc nhiên khi nhìn thấy những chú chim bay qua núi khi bản thân chúng gần như không thể di chuyển nếu không có sự bổ sung 02. Ngỗng đầu vạch thường xuyên di cư qua đỉnh Everest và các đỉnh núi xung quanh, nhưng chuyến bay cao nhất được ghi nhận là một con chim đến từ loài chim ưng Ruppell, một con kền kền, bị hút vào một động cơ phản lực ở độ cao 11.278 m.


(A)
Gill arch
(B) Filament
Water flow

blood enters (O_2 lo

(C)

Water leaves, O_2 is low.



49.2 Những thích ứng nào tối đa hóa trao đổi khí hô hấp? 1011 (A) Dòng chảy đồng thời Độ bão hòa oxy (%) Màng mang Dòng máu trong 20 30 40 50 50 50 50 50 50 50 50 50 II II I I I Dòng nước trong 100 80 70 60 50 50 50 50 50 50 50 50 50 50 49.6 Dòng chảy ngược Cho phép trao đổi hoàn chỉnh hơn Trong các mô hình trao đổi khí đồng thời và ngược dòng này, các con số biểu thị 02 phần trăm bão hòa của máu và nước. (A) Trong một bộ trao đổi đồng thời, phần trăm bão hòa của máu và nước đạt đến trạng thái cân bằng ở nửa bề mặt trao đổi. (B) Bộ trao đổi ngược dòng cho phép trao đổi khí hoàn thiện hơn vì nước luôn bão hòa 02 hơn máu; do đó độ dốc bão hòa 02 được duy trì. Con người không thể tồn tại ở độ cao như vậy nếu không có chất bổ sung 02. Tuy nhiên, phổi của chim nhỏ hơn phổi của động vật có vú có kích thước tương tự, và phổi chim giãn nở và co bóp ít hơn trong chu kỳ thở so với phổi của động vật có vú. Hơn nữa, phổi chim bị nén lại khi hít vào và giãn ra khi thở ra. Làm thế nào loài chim có thể đạt được những kỳ tích đáng chú ý như vậy trong việc trao đổi khí hô hấp? Cấu trúc của phổi chim cho phép không khí lưu thông một chiều qua phổi, thay vì hai chiều qua tất cả các đường dẫn khí giống như ở động vật có vú. Bởi vì phổi của động vật có vú không bao giờ được làm trống hoàn toàn không khí trong quá trình thở ra nên luôn có một lượng không khí nhất định trong phổi không được thông khí bằng không khí trong lành. Không khí còn lại trong phổi và đường thở sau khi thở ra được gọi là khoảng chết. Ngược lại, phổi chim có rất ít không gian chết và không khí trong lành đi vào không bị trộn lẫn với không khí cũ. Bằng cách này, độ dốc Pq2 cao được duy trì. Một đặc điểm quan trọng và độc đáo của hệ hô hấp gia cầm là các túi khí chiếm phần lớn khoang cơ thể của gia cầm (Hình 49. 7A). Các túi khí được kết nối với nhau, với phổi và với các khoảng không khí ở một số xương. Các túi khí nhận không khí hít vào nhưng chúng không phải là bề mặt trao đổi khí; Tuy nhiên, chúng có liên quan mật thiết đến luồng không khí đi qua phổi. Giống như ở các động vật có xương sống thở bằng không khí khác, không khí đi vào và rời khỏi hệ thống trao đổi khí của chim thông qua khí quản (thường được gọi là khí quản, và đừng nhầm lẫn với khí quản dẫn khí của côn trùng) (Hình 49.7B) . Khí quản chia thành hai đường dẫn khí nhỏ hơn, phế quản chính (phế quản đơn). Phế quản chính kéo dài đến các túi khí phía sau và phân nhánh thành phế quản thứ cấp. Các túi khí phía sau cũng có kết nối với (A) túi khí và phổi của gia cầm Phổi thứ cấp Parabronchus bronchi*. Khí quản (C) Nhìn qua kính hiển vi của mô phổi gia cầm Các mao mạch không khí mang không khí từ phế quản qua các mao mạch máu, nơi 02 được hấp thụ và sau đó thoát ra ngoài qua phế quản. Luồng không khí Mao mạch không khí 49.7 Hệ hô hấp của chim (A) Túi khí và khoảng trống trong xương là đặc trưng của loài chim. (B) Phổi được chia thành nhiều parabronchi.Phế quản sơ cấp và thứ cấp nối phổi với các túi khí. (C) Không khí chảy qua phổi chim một chiều ở parabronchi. Các mao mạch không khí, nơi trao đổi khí, phân nhánh ra khỏi parabronchi. phế quản thứ cấp. Các phế quản thứ cấp phân chia thành các phế quản hình ống chạy song song với nhau qua phổi. Phân nhánh ra khỏi parabronchi là vô số mao mạch không khí nhỏ (Hình 49. 7C). Không khí chảy qua parabronchi và khuếch tán vào các mao mạch không khí, là bề mặt trao đổi khí. Chúng nhiều đến mức cung cấp một diện tích bề mặt khổng lồ để trao đổi khí. Các phế quản phụ hợp lại thành các phế quản lớn hơn, đưa không khí ra khỏi phổi vào các túi khí phía trước và quay trở lại khí quản. Do đó, giải phẫu đường thở của chim cho phép không khí lưu thông một chiều qua phổi: khí quản, phế quản, túi khí sau, cạnh phế quản, túi khí trước, khí quản.

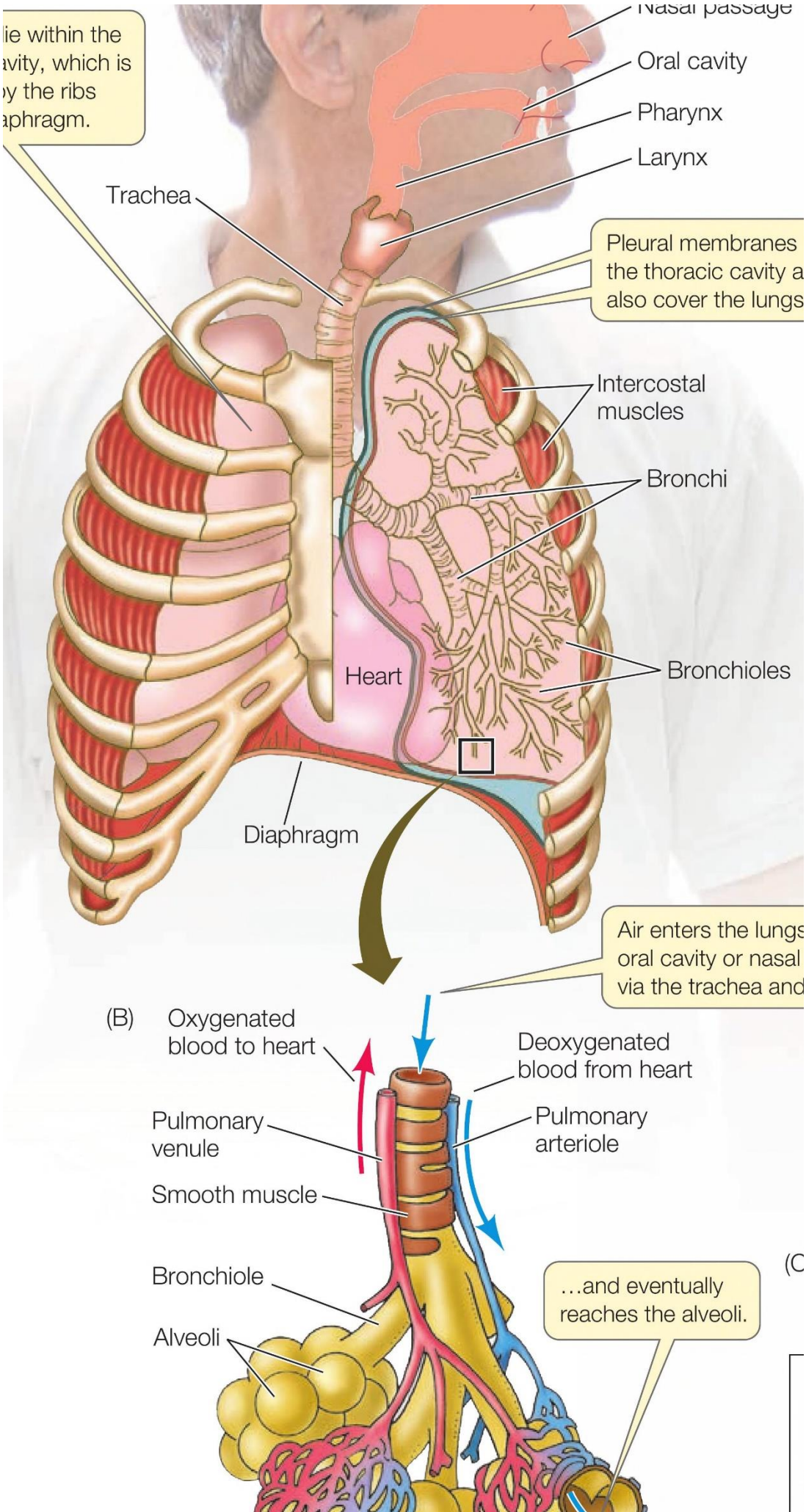
1012 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí Hơi thở 1 | Hơi thở được đánh dấu bằng 02 thuần khiết được hít trực tiếp vào các túi khí phía sau. Sơ trung . . phế quản nhà trọ Lur'y Parabronchus Khí quản Phế quản chính Trong quá trình thở ra, hơi thở được đánh dấu sẽ chảy vào phổi. 49.8 Đường đi của luồng không khí qua phổi chim Không khí mà chim hít vào khi thở (màu xanh) đi qua phổi theo một hướng, từ túi khí sau đến túi khí trước. Mỗi luồng không khí được lưu lại trong hệ thống trong hai chu kỳ thở. [pjE EH Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 49.1 Luồng không khí ở loài chim Lifel 0e.com/at49.1 Câu đố về cách chim thở đã được giải bằng cách đặt 02 cảm biến điện tử nhỏ ở các vị trí khác nhau trên cơ thể chim. túi khí và đường dẫn khí. Sau đó, những con chim được tiếp xúc với 02 nguyên chất chỉ trong một hơi thở, điều này giúp chúng ta có thể theo dõi quá trình hít vào cụ thể đó. Thí nghiệm đã chứng minh rằng một hơi thở duy nhất tồn tại trong hệ thống trao đổi khí của chim trong hai chu kỳ hít vào và thở ra, và các túi khí hoạt động giống như ống thổi; hít vào làm giãn các túi và thở ra nén chúng lại để duy trì luồng không khí trong lành liên tục, một chiều qua phổi (Hình 49.8). Ưu điểm của hệ thống trao đổi khí ở chim cũng tương tự như mang cá. Các túi khí giữ cho không khí trong lành chảy một chiều trên bề mặt trao đổi khí mà không bị gián đoạn. Do đó, chim có thể cung cấp cho bề mặt trao

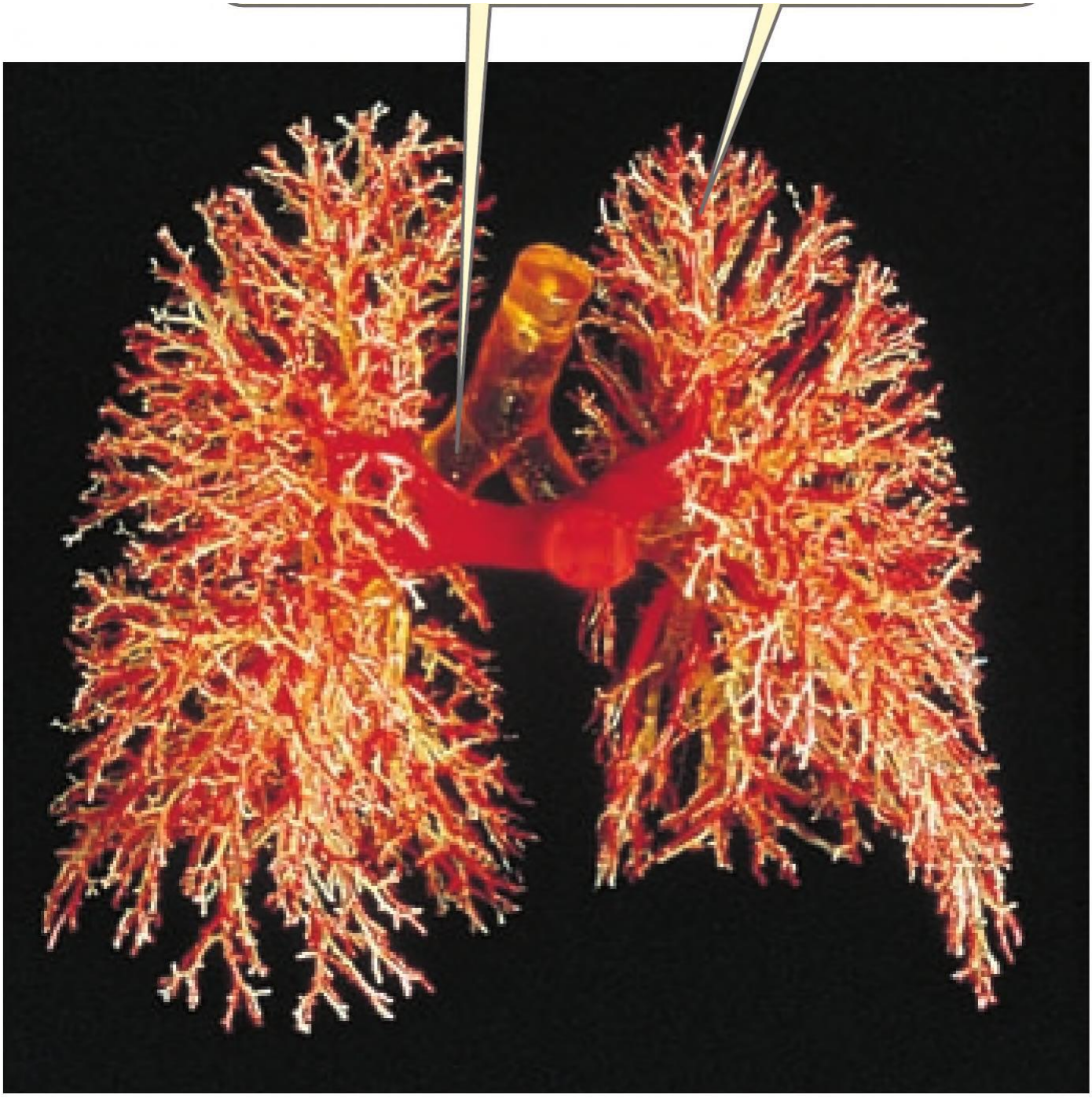
đổi khí của nó một luồng không khí trong lành liên tục có Pq2 rất gần với không khí xung quanh. Ngay cả khi Pq2 của không khí xung quanh chỉ cao hơn máu một chút, 02 vẫn có thể khuếch tán từ không khí vào máu. Thông gió thủy triều tạo ra không gian chết làm hạn chế hiệu quả trao đổi khí. Phổi tiến hóa ở cá phổi thời kỳ đầu dưới dạng túi thoát ra ngoài của đường tiêu hóa. Mặc dù cấu trúc của chúng đã tiến hóa đáng kể nhưng phổi vẫn là những túi cụt ở tất cả các loài động vật có xương sống thở bằng không khí ngoại trừ loài chim (và có thể cả tổ tiên bò sát đã tuyệt chủng của chúng). Do đó, thông gió không thể liên tục và một chiều mà phải theo thủy triều: không khí đi vào và khí thở ra theo cùng một đường. Vì phổi và đường thở không bao giờ có thể được làm trống hoàn toàn không khí nên chúng luôn chứa không gian chết. Chúng ta có thể dễ dàng đo thể tích không khí trao đổi trong quá trình thở, nhưng chúng ta phải sử dụng phương pháp gián tiếp để đo khoảng chết chứa trong phổi và đường thở. Việc đo khoảng chết rất quan trọng trong việc đánh giá sức khỏe và bệnh tật của phổi. Máy đo phế dung kế là thiết bị đo thể tích không khí hít vào và thở ra (Hình 49.9). Lấy con người làm ví dụ, lượng không khí di chuyển vào và ra trong mỗi hơi thở khi ở trạng thái nghỉ ngơi được gọi là thể tích khí lưu thông (TV) (khoảng 500 ml đối với một người trưởng thành trung bình). Khi chúng ta hít vào càng nhiều càng tốt. CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU 49.9 Đo thông khí phổi Máy đo phế dung kế là một thiết bị đo thể tích không khí mà một người thở qua ống ngậm. Thể tích khí lưu thông kết hợp, thể tích dự trữ hít vào và thể tích dự trữ thở ra là của phổi? năng lực sống.Người đó thở qua ống ngậm... ...và máy tính vẽ biểu đồ tốc độ dòng khí của lưu lượng kế khi thay đổi thể tích phổi. Thể tích dự trữ hít vào là dung tích bổ sung của phổi cho phép hít thở sâu nhất. Ống ngậm của máy đo phế dung kế Thể tích khí lưu thông là lượng không khí bình thường được trao đổi trong hơi thở khi ở trạng thái nghỉ ngơi. Thể tích dự trữ thở ra là lượng không khí bổ sung có thể thở ra một cách mạnh mẽ. Thể tích cặn là lượng không khí còn lại trong phổi sau khi thở ra tối đa.

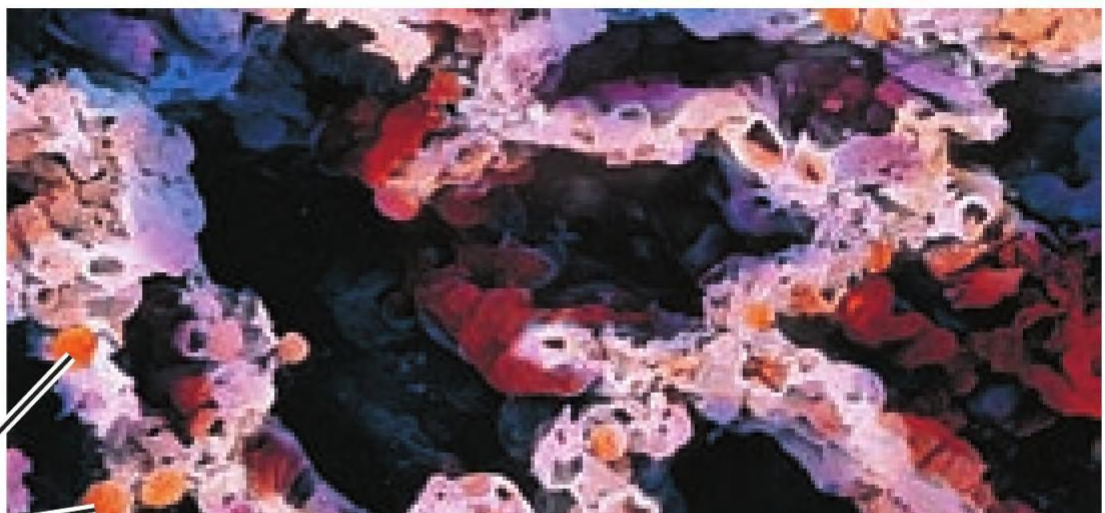
49.3 Phổi con người hoạt động như thế nào? 1013 thể tích bổ sung là thể tích dự trữ hít vào (IRV). Ngược lại, nếu chúng ta thở ra mạnh càng nhiều không khí càng tốt thì lượng không khí thải ra thêm là thể tích dự trữ thở ra (ERV). Dung tích trao đổi không khí tối đa trong một hơi thở, hay dung tích sống (VC), là tổng của TV + IRV + ERV. Dung tích sống của một vận động viên thường lớn hơn của một vận động viên không phải vận động viên và dung tích sống giảm theo tuổi tác do mô phổi bị cứng lại. Dung tích sống không phải là toàn bộ dung tích phổi vì có khoảng chết, còn được gọi là thể tích cặn (RV). Chúng ta không thể đo RV trực tiếp bằng phế dung kế mà có thể đo gián tiếp bằng phương pháp pha loãng helium. Tóm lại, một người thở từ một bể chứa kín có thể tích không khí đã biết chứa một lượng heli (He) đã biết. Khí heli không được hấp thụ từ phổi nên nó được phân bổ đều giữa phổi và nơi chứa khi đối tượng hít vào và thở ra. Bởi vì lượng He cố định bị phân tán trong một thể tích không khí lớn hơn nên nồng độ của nó giảm đi. Sự giảm nồng độ He đó cho phép chúng tôi tính toán thể tích cặn chức năng (FRV) của đối tượng, đó là ERV + RV. Vì chúng ta có thể đo ERV bằng phế dung kế nên chúng ta có thể trừ ERV khỏi FRV để thu được RV. Tại sao RV lại quan trọng? Tham khảo Hình 49.9, bạn sẽ thấy ở người bình thường ERV là khoảng 1.000 ml và RV là 1.000 ml. Như vậy FRV là 2.000 ml, nhưng thể tích khí lưu thông chỉ là 500 ml; điều này có nghĩa là không khí đi tới phế nang (bề mặt trao đổi khí thực tế) trong mỗi hơi thở chỉ bao gồm 500 ml không khí trong lành được pha loãng bởi 2.000 ml không khí cũ. Pq2 tối đa trong không khí hỗn hợp này thấp hơn nhiều so với Pq2 của không khí bên ngoài và do kiểu thông gió thủy triều, Pq2 trong phế nang giảm dần trong chu kỳ thở. RV rất quan trọng vì nó góp phần tạo ra FRC và làm loãng 02 trong không khí hít vào. Bất kỳ bệnh hoặc tình trạng nào làm tăng RV (chẳng hạn như khí thũng hoặc xơ phổi) đều làm tổn hại đến khả năng hô hấp của bệnh nhân. Tương tự, khi xem xét việc trộn không khí trong lành với FRV, bạn có thể hiểu tại sao việc giảm thể tích khí lưu thông có thể là một vấn đề - và do đó tại sao bệnh nhân hồi phục sau phẫu thuật được khuyến khích hít thở sâu, ngay cả khi bị đau. Bù đắp cho sự kém hiệu quả của quá trình thở thủy triều, phổi của động vật có vú có một số đặc điểm thiết kế để tối đa hóa tốc độ trao đổi khí: diện tích bề mặt khổng lồ và chiều dài đường khuếch tán rất ngắn. TÓM TẮT Những sự thích nghi chính làm tăng động vật' hiệu quả trao đổi khí hô hấp là diện tích bề mặt lớn để trao đổi và độ dốc áp suất riêng phần tối đa trên bề mặt đó. • Mô tả ba cách khác nhau để gradient áp suất riêng phần trong quá trình trao đổi 02 được tối đa hóa qua mang cá. Xem trang 1009-1010 và Hình 49.5 và 49.6 – Sự thích nghi hô hấp nào giúp chim bay ở độ cao cực cao? Xem trang 1010-1011 và Hình 49.7 và 49.8 â€¢ Giải thích tại sao thể tích cặn lại hạn chế hiệu quả của thở thủy triều. Xem trang 1012-1013 và

Hình 49.9 Mặc dù có những hạn chế nhưng phổi của động vật có vú vẫn phục vụ tốt nhu cầu hô hấp của động vật có vú, bao gồm cả con người. Tiếp theo chúng ta sẽ lấy hệ hô hấp của con người làm ví dụ. Phổi con người hoạt động như thế nào? Không khí đi vào phổi qua khoang miệng hoặc qua đường mũi, chúng nối với nhau ở hầu họng (Hình 49.1 0A). Bên dưới họng, thực quản dẫn thức ăn đến dạ dày và khí quản dẫn không khí đến phổi. Ở đầu đường thở này là thanh quản, hay hộp giọng nói, nơi chứa các dây thanh âm. Thanh quản là khối u mà bạn có thể nhìn thấy hoặc sờ thấy ở phía trước cổ. Khí quản có đường kính khoảng 2 cm. Các dải sụn hình chữ C ngăn không cho thành mỏng của khí quản xẹp xuống khi áp suất không khí thay đổi trong chu kỳ thở. Nếu bạn lướt ngón tay xuống phía trước cổ, ngay dưới thanh quản, bạn có thể cảm nhận được một vài dải sụn này. Khí quản chia thành hai phế quản, một phế quản dẫn đến mỗi phổi. Nhánh phế quản lặp đi lặp lại tạo ra cấu trúc dạng cây gồm các đường dẫn khí nhỏ dần dần mở rộng đến tất cả các vùng của phổi. Sau bốn nhánh, phần sụn hỗ trợ biến mất, đánh dấu sự chuyển đổi sang tiểu phế quản. Sau khoảng 16 nhánh, các tiểu phế quản có đường kính nhỏ hơn một milimet và các túi khí nhỏ, có thành mỏng gọi là phế nang bắt đầu xuất hiện. Phế nang là nơi trao đổi khí. Sau phế nang đầu tiên, có khoảng sáu nhánh nữa của đường thở kết thúc thành cụm phế nang (Hình 49.1 0B). Bởi vì đường dẫn khí chỉ dẫn không khí đến và đi từ phế nang và không tham gia trao đổi khí nên thể tích của chúng là khoảng chết. Phổi con người có khoảng 300 triệu phế nang. Mặc dù mỗi phế nang rất nhỏ nhưng diện tích bề mặt tổng hợp để khuếch tán khí hô hấp của chúng là khoảng 70 mét vuông - khoảng một phần tư kích thước của một sân bóng rổ. Mỗi phế nang được tạo thành từ các tế bào rất mỏng. Giữa và xung quanh phế nang là mạng lưới mao mạch có thành rất mỏng. Do đó, nơi mao mạch gặp phế nang, chiều dài của đường khuếch tán giữa không khí và máu nhỏ hơn 2 micromet (Hình 49.1 0C). Các bệnh về phế quản và phế nang là nguyên nhân gây tử vong đứng thứ ba ở Hoa Kỳ tính đến năm 2010. Trong số các bệnh này, nguy hiểm nhất là khí thũng, một tình trạng trong đó tình trạng viêm gây tổn thương và cuối cùng phá hủy thành của phế nang. Kết quả là phổi có ít phế nang hơn nhưng lại lớn hơn, RV tăng lên và phổi mất đi tính đàn hồi. Mặc dù yếu tố di truyền có thể góp phần gây ra bệnh khí thũng nhưng nguyên nhân chính gây bệnh là do hút thuốc.Dịch tiết đường hô hấp hỗ trợ thông khí Phổi của động vật có vú tiết ra hai chất tiết không ảnh hưởng trực tiếp đến quá trình trao đổi khí nhưng ảnh hưởng đến quá trình thông khí: chất nhầy và chất hoạt động bề mặt. Nhiều tế bào lót trong đường thở tạo ra chất nhầy dính để giữ lại các mảnh bụi bẩn và vi sinh vật hít vào. Các tế bào khác dọc theo đường dẫn khí có lông mao đập liên tục quét chất nhầy cùng với các mảnh vụn bị mắc kẹt lên phía trên.

1014 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí (A) 49.10 Hệ hô hấp của con người Các sơ đồ mô tả hệ thống phân cấp của các cấu trúc hô hấp của con người, từ đường thở đến các phế nang cực nhỏ. Đi tới Hoạt động 49.1 Hệ hô hấp của con người Lifel 0e.com/ac49. 1 Tiểu phế quản Cơ liên sườn Phế quản Các mạch máu nhỏ nhất (mao mạch) Tiểu phế quản Không khí đi vào phổi từ khoang miệng hoặc đường mũi qua khí quản và phế quản. . . _ _ _ / Hồng cầu bị khử oxy Máu từ tim Động mạch phổi Phổi nằm trong khoang ngực, được giới hạn bởi các xương sườn và cơ hoành. Màng phổi lót khoang ngực và cũng bao phủ phổi. Đường mũi Khoang miệng Pharynx Thanh quản (| |i Phế quản là đường dẫn khí chính của phổi. Chúng dẫn đến các tiểu phế quản, được phân nhánh mịn, cũng như các mạch máu. v J (B) Máu được oxy hóa đến tim Tĩnh mạch phổi Trơn tru cơ / \ ...và cuối cùng đến phế nang. J (O) Máu được oxy hóa đến tim Máu đỏ | – Tế bào của / phế nang Bên trong phế nang Trong phế nang, không khí rất gần với máu chảy qua mạng lưới của các mao mạch bao quanh phế nang.Thành phế nang và thành mao mạch cực kỳ mỏng, giảm thiểu khoảng cách mà 02 phải khuếch tán.Máu khử oxy từ tim


ie within the
vity, which is
y the ribs
aphragm.
Nasal passage
Oral cavity
Pharynx
Larynx
Trachea
Pleural membranes
the thoracic cavity a
also cover the lungs
Intercostal
muscles
Bronchi
Heart
Bronchioles
Diaphragm
Air enters the lungs
oral cavity or nasal
via the trachea and
(B)
Oxygenated
blood to heart
Deoxygenated
blood from heart
Pulmonary
venule
Pulmonary
arteriole
Smooth muscle
Bronchiole
Alveoli
…and eventually
reaches the alveoli.
(C





(A) Khoang màng phổi Hít vào: Khoang ngực nở ra khi hít vào Khoang ngực Thở ra: Khoang ngực co lại khi thở ra Phổi con người hoạt động như thế nào? 1015 49.11 Vào phổi rồi lại ra ngoài (A) Hít vào là một quá trình tích cực được thúc đẩy bởi sự co bóp của cơ hoành. (B) Thở ra nói chung là một quá trình thụ động khi cơ hoành thư giãn. Một ; \ Trong khi hít vào: â€¢ Cơ hoành co lại â€¢ Khoang lồng ngực mở rộng â€¢ Áp lực trong màng phổi trở nên âm hơn â€¢ Phổi nở ra â€¢ Không khí lao vào V _ I _ J (i | Trong khi thở ra: â€¢ Cơ hoành giãn ra â€¢ Khoang lồng ngực co lại â€¢ Áp lực trong màng phổi trở nên ít âm hơn â€¢ Phổi co lại â€¢ Khí trong phổi được tống ra ngoài " _ _ _ ' _ " EjfiiE Sri Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 49.2 Luồng khí ở động vật có vú Lifel 0e.com/at49.2 hầu họng, nơi có thể nuốt hoặc nhổ ra. Hiện tượng này, được gọi là thang cuốn chất nhầy, có thể bị ảnh hưởng bất lợi bởi các chất ô nhiễm hít phải. Hút một điếu thuốc có thể làm bất động các lông mao của đường hô hấp trong nhiều giờ. Người hút thuốc Ho là kết quả của nhu cầu làm sạch chất nhầy tắc nghẽn khỏi đường thở khi thang cuốn chất nhầy không hoạt động. Chất hoạt động bề mặt là chất làm giảm sức căng bề mặt của chất lỏng. Sức căng bề mặt tạo cho bề mặt chất lỏng những đặc tính của một màng đàn hồi, và đó là lý do tại sao một số loài côn trùng, chẳng hạn như loài nhện nước, có thể đi trên mặt nước. Như đã thảo luận trong Phần 2.4, sức căng bề mặt là kết quả của lực hút hóa học giữa các phân tử nước. Lực hấp dẫn tác dụng lên các phân tử nước ở bề mặt kéo từ bên dưới và từ hai bên chứ không phải từ phía trên. Sự mất cân bằng lực này tạo ra sức căng bề mặt. Màng chất lỏng mỏng bao phủ bề mặt tiếp xúc với không khí của phế nang có sức căng bề mặt góp phần làm cho phổi hoạt động tốt hơn. độ đàn hồi. Để làm phồng phổi, lực phải được tạo ra đủ để vượt qua cả tính đàn hồi của mô phổi và sức căng bề mặt trong phế nang. Chất hoạt động bề mặt của phổi là một chất béo, giống như chất tẩy rửa, có vai trò quan trọng trong việc làm giảm công cần thiết để làm phồng phổi. Một số tế bào trong phế nang giải phóng các phân tử chất hoạt động bề mặt khi chúng bị kéo căng. Nếu trẻ sinh non hơn một tháng, những tế bào này có thể chưa phát triển khả năng sản xuất chất hoạt động bề mặt. Trẻ mắc phải tình trạng này, được gọi là hội chứng suy hô hấp, sẽ rất khó thở và có thể chết vì kiệt sức và thiếu 02. Các phương pháp điều trị phổ biến cho trẻ sinh non là cho trẻ đeo mặt nạ phòng độc để hỗ trợ hô hấp và cung cấp hormone cho trẻ tăng tốc. sự phát triển của phổi. Một cách tiếp cận mới hơn là đưa chất hoạt động bề mặt vào phổi thông qua bình xịt. Phổi được thông khí nhờ sự thay đổi áp suất trong khoang ngực. Phổi của con người lơ lửng trong khoang ngực, một khoang kín được giới hạn ở phía dưới bởi một tấm cơ gọi là cơ hoành (xem Hình 49.10A).Mỗi phổi được bao phủ bởi một tấm mô liên tục gọi là màng phổi cũng lót khoang ngực liền kề với phổi đó. Không có khoảng trống thực sự giữa màng phổi của phổi và khoang ngực, nhưng có một màng chất lỏng mỏng. Chất lỏng này bôi trơn các bề mặt bên trong của màng phổi để chúng có thể trượt và trượt vào nhau. Đúng như chúng tôi đã đề cập ở trên khi giải thích về sức căng bề mặt, có lực hút giữa các phân tử chất lỏng trong màng phổi. Kết quả là rất khó để kéo màng phổi ra ngoài. Hãy nghĩ đến hai tấm kính ướt hoặc hai phiến kính hiển vi ướt; bạn có thể trượt chúng qua nhau nhưng rất khó để tách chúng ra. Trong khi bề mặt bên trong của màng phổi bị "kẹt"; với nhau do sức căng bề mặt, chúng có thể di chuyển tương đối với nhau trong quá trình cử động thở. Hít vào và thở ra liên quan đến sự thay đổi thể tích của khoang ngực (Hình 49.1 1). Bởi vì màng phổi bao phủ thành khoang và bề mặt phổi bị dính vào nhau bởi sức căng bề mặt, bất kỳ nỗ lực nào nhằm tăng thể tích khoang ngực đều làm tăng sức căng giữa màng phổi. Ngay cả giữa các nhịp thở, vẫn có sự căng thẳng giữa màng phổi vì lồng xương sườn

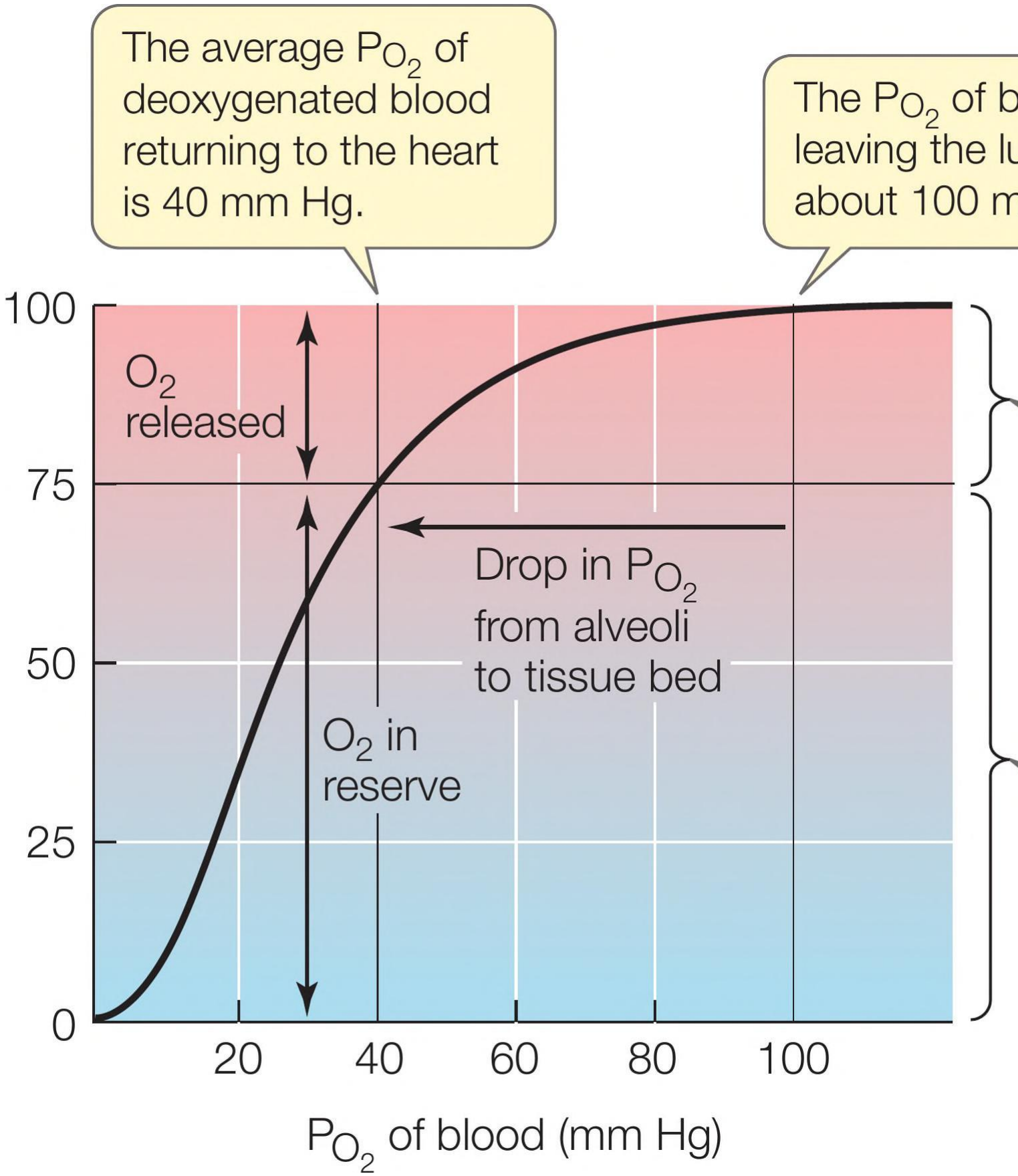
1016 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí kéo ra ngoài và độ đàn hồi của mô phổi kéo vào trong. Áp lực âm nhẹ này giữ cho phế nang phồng lên một phần ngay cả khi kết thúc hơi thở ra. Nếu khoang ngực bị thủng - chẳng hạn do vết dao đâm - không khí có thể rò rỉ vào khoảng trống giữa màng phổi và khiến phổi xẹp xuống. Nếu vết thương không được bịt kín, các chuyển động thở sẽ kéo không khí vào giữa màng phổi chứ không phải vào phổi (một "vết thương hút ở ngực") và không có sự thông khí của phế nang trong phổi đó - một tình trạng gọi là "; xẹp phổi." Khi nghỉ ngơi, quá trình hít vào được bắt đầu bằng sự co của cơ hoành (xem Hình 49.11A). Khi cơ hoành co lại, nó kéo xuống, mở rộng khoang ngực và kéo màng phổi. Vì màng phổi không thể tách rời nên chúng sẽ kéo phổi; không khí tràn vào khí quản từ bên ngoài và phổi nở ra. Quá trình thở ra bắt đầu khi sự co bóp của cơ hoành chấm dứt. Khi cơ hoành giãn ra, lực đàn hồi của mô phổi kéo cơ hoành lên và đẩy không khí ra ngoài qua đường thở (xem Hình 49.1 IB). Khi một người ở trạng thái nghỉ ngơi, hít vào là một quá trình chủ động và thở ra là một quá trình thụ động. Cơ hoành không phải là cơ duy nhất có thể thay đổi thể tích của

khoang ngực. Giữa các xương sườn là hai bộ cơ liên sườn. Các cơ liên sườn ngoài mở rộng khoang ngực bằng cách nâng xương sườn lên và ra ngoài. Các cơ liên sườn trong làm giảm thể tích khoang ngực bằng cách kéo các xương sườn xuống và vào trong. Trong quá trình tập luyện vất vả, cơ liên sườn ngoài tăng thể tích không khí hít vào, tận dụng thể tích dự trữ hít vào, và cơ liên sườn trong tăng lượng khí thở ra, tận dụng thể tích dự trữ thở ra. Cơ bụng cũng có thể hỗ trợ thở. Khi chúng co lại, chúng làm cho các chất trong bụng đẩy lên cơ hoành và do đó góp phần vào thể tích dự trữ thở ra. Hãy nhớ rằng thông khí và tưới máu phối hợp với nhau để tối đa hóa chênh lệch áp suất riêng phần trên màng phế nang. Sự thông gió đưa 02 đến phía môi trường của bề mặt trao đổi, nơi nó khuếch tán qua và bị cuốn đi bởi máu tưới máu, đưa nó đến các mô. Điều ngược lại đúng với C02. Sự tưới máu đưa C02 đến bề mặt trao đổi, nơi nó khuếch tán và bị cuốn đi nhờ thông gió. RECAP (49.3 Hệ thống hô hấp của động vật có vú bao gồm một hệ thống đường dẫn khí phân nhánh cao dẫn đến phế nang - bề mặt trao đổi khí. Cơ hô hấp thông khí cho phế nang bằng cách tạo ra sự chênh lệch áp suất giữa phổi và không khí bên ngoài. C02 và 02 được trao đổi qua làm mỏng thành mao mạch và phế nang bằng cách khuếch tán.10 â€¢ Chất nhầy và chất hoạt động bề mặt có vai trò gì trong việc duy trì chức năng của hệ hô hấp ở động vật có vú? Xem trang 1013 và 1015 – Giải thích mối quan hệ giải phẫu và chức năng giữa khoang ngực, màng phổi và phổi. Xem trang 1015-1016 và Hình 49.11 Sau khi thảo luận về cách các khí hô hấp đi đến và đi từ phía môi trường của màng trao đổi khí thông qua hệ thống thông gió, bây giờ chúng ta sẽ xem xét cách các khí này đến và đi từ phía bên trong của các màng đó thông qua quá trình tưới máu. Máu vận chuyển khí hô hấp như thế nào? Truyền máu phổi là một trong những chức năng của hệ tuần hoàn. Hệ thống tuần hoàn sử dụng một máy bơm (tim) và mạng lưới mạch máu để vận chuyển máu đi khắp cơ thể. Hệ thống tuần hoàn là chủ đề của Chương 50, vì vậy ở đây chúng ta sẽ chỉ thảo luận về một khía cạnh của tưới máu: máu vận chuyển khí hô hấp như thế nào. Phần chất lỏng của máu, huyết tương, mang một số 02 trong dung dịch, nhưng khả năng vận chuyển phân tử không phân cực này bị hạn chế. Huyết tương của con người chỉ có thể chứa khoảng 0,3 ml 02 trên 100 ml huyết tương, không đủ để hỗ trợ quá trình trao đổi chất cơ bản. Tuy nhiên, máu của hầu hết các loài động vật, động vật có xương sống và động vật không xương sống, đều chứa các phân tử liên kết và giải phóng 02 và do đó làm tăng khả năng vận chuyển của nó. Các phân tử này nhận 02 ở nơi Pq2 cao và giải phóng nó ở nơi Pq2 thấp hơn. Có rất nhiều 02 phân tử vận chuyển trong thế giới động vật, nhưng ở động vật có xương sống, vai trò này được thực hiện bởi hemoglobin, một loại protein có trong hồng cầu. Hemoglobin làm tăng khả năng vận chuyển oxy của máu nhiều hơn 60 lần so với lượng oxy có thể vận chuyển trong dung dịch, khiến tốc độ trao đổi chất cao có thể thực hiện được. Hemoglobin kết hợp thuận nghịch với 02 tế bào hồng cầu chứa số lượng rất lớn các phân tử hemoglobin. Hemoglobin là một protein bao gồm bốn tiểu đơn vị polypeptide (xem Hình 3.11), mỗi tiểu đơn vị bao quanh một nhóm heme - một cấu trúc vòng chứa sắt có thể liên kết thuận nghịch với một phân tử 02. Do đó, mỗi phân tử hemoglobin có thể liên kết và giải phóng tối đa bốn phân tử 02, giúp máu có thể vận chuyển một lượng lớn 02 đến các mô của cơ thể. Khả năng nhận hoặc giải phóng 02 của Hemoglobin phụ thuộc vào Pq2 trong môi trường của nó. Khi Pq2 của huyết tương cao, như thường thấy ở các mao mạch phổi, mỗi phân tử hemoglobin có thể mang tải trọng tối đa của nó là 4 phân tử 02. Khi máu lưu thông qua phần còn lại của cơ thể, nó sẽ giải phóng một số 02 mà nó mang theo khi gặp giá trị Pq2 thấp hơn trong các mô của cơ thể. Mối quan hệ giữa Pq2 và lượng 02 liên kết với hemoglobin không phải là tuyến tính mà có hình chữ S (sigmoidal). Đường cong liên kết hemoglobin-oxy phản ánh sự tương tác giữa bốn tiểu đơn vị của phân tử hemoglobin. Ở giá trị Pq2 thấp, chỉ có một tiểu đơn vị sẽ liên kết với phân tử 02 (Hình 49.1 2A). Khi làm như vậy, hình dạng của tiểu đơn vị đó sẽ thay đổi,làm thay đổi cấu trúc bậc bốn của toàn bộ phân tử hemoglobin. Sự thay đổi cấu trúc đó giúp các tiểu đơn vị khác liên kết với phân tử 02 dễ dàng hơn; tức là ái lực 02 của họ được tăng lên. Do đó, cần tăng Pq2 nhỏ hơn để khiến các phân tử hemoglobin liên kết với phân tử 02 thứ hai (nghĩa là trở thành

Liên kết oxy (%) ro Liên kết oxy (%) 49.4 Máu vận chuyển khí hô hấp như thế nào? 1017 (A) 100 75 50 25 0 Khi ba 02 liên kết với hemoglobin, Po2 cần tăng nhiều hơn để đạt mức liên kết 1 00%. Khi một 02 liên kết với hemoglobin, ái lực của protein với 02 sẽ lớn hơn. Ở mức Po2 thấp chỉ có một 02 liên kết với hemoglobin. Pq2 của máu (mm Hg) 49.12 Liên kết của 02 với Hemoglobin Phụ thuộc vào Pq2 (A) Hình dạng sigmoidal của đường cong liên kết oxy của hemoglobin phản ánh sự hợp tác tích cực giữa các tiểu đơn vị của hemoglobin. (B) Huyết sắc tố trong máu rời khỏi phổi được bão hòa 100% (bốn phân tử 02 liên kết với mỗi phân tử huyết

sắc tố). Hầu hết các phân tử huyết sắc tố chỉ giảm một trong số 02 phân tử của chúng khi chúng lưu thông trong cơ thể và vẫn bão hòa 75% khi máu quay trở lại phổi. Phần dốc của điều này (^-đường cong liên kết phát huy tác dụng khi mô Pq2 giảm xuống dưới mức bình thường 40 mm Hg, tại thời điểm đó huyết sắc tố "dỡ bỏ" 02 dự trữ của nó. 50% bão hòa) hơn mức cần thiết để khiến chúng liên kết với một 02 phân tử (để trở nên bão hòa 25%). Sự thay đổi ái lực này được phản ánh ở độ dốc tăng lên của đường cong liên kết 02. Ảnh hưởng của liên kết 02 của một tiểu đơn vị lên ái lực 02 của các tiểu đơn vị khác được gọi là tính hợp tác tích cực. Khi phân tử 02 thứ ba được liên kết, mối quan hệ dường như thay đổi, vì Pq2 cần tăng nhiều hơn để hemoglobin đạt được độ bão hòa 100%. Phần uốn cong phía trên của đường cong sigmoid là do hiện tượng xác suất. Chúng ta càng tiến gần đến việc chiếm giữ tất cả các tiểu đơn vị thì càng ít có khả năng bất kỳ phân tử 02 cụ thể nào tìm được nơi để liên kết. Do đó, cần Pq2 tương đối lớn hơn để đạt được độ bão hòa 100%. Đặc tính liên kết/phân ly 02 của hemoglobin giúp đưa 02 đến các mô cần nó nhất (Hình 49.1 2B). Trong phổi, nơi Pq2 khoảng 100 mm Hg, huyết sắc tố bão hòa 100%. Pq2 trong máu từ cơ thể trở về tim (lúc nghỉ ngơi) thường khoảng 40 mm Hg. Bạn có thể thấy rằng ở mức Pq2 này, huyết sắc tố vẫn bão hòa khoảng 75%. Điều này có nghĩa là khi máu lưu thông khắp cơ thể, nó chỉ giải phóng khoảng một phần tư trong số 02 phân tử mà nó mang theo. Hệ thống này có vẻ không hiệu quả, nhưng nó thực sự khá thích nghi, vì huyết sắc tố giữ 75% trong số 02 của nó dự trữ để đáp ứng nhu cầu cao nhất của các mô hoạt động mạnh. Khi một mô bị thiếu 02 và Pq2 cục bộ của nó giảm xuống dưới 40 mm Hg, huyết sắc tố chảy qua mô đó nằm trên phần dốc của đường cong liên kết/phân ly của nó. Điều đó có nghĩa là mức Pq2 giảm tương đối nhỏ dưới 40 mm Hg sẽ dẫn đến việc giải phóng rất nhiều 02 vào mô. Do đó, huyết sắc tố rất hiệu quả trong việc cung cấp 02 chất này cho các mô một cách chính xác khi nào và ở đâu cần thiết nhất. Chức năng vận chuyển 02 của huyết sắc tố có thể bị gián đoạn nhanh chóng và nghiêm trọng do một sản phẩm phụ phổ biến của quá trình đốt cháy không hoàn toàn: carbon monoxide (CO).Nếu CO từ hệ thống sưởi bị lỗi, khí thải động cơ hoặc than đốt tích tụ trong không gian kín, hậu quả có thể gây chết người. Vì CO liên kết với hemoglobin với ái lực cao gấp 240 lần so với 02 nên nó ngăn cản việc vận chuyển hemoglobin 02. Tại Hoa Kỳ, hơn 5.000 người chết mỗi năm do ngộ độc CO. Đến phần Hướng dẫn hoạt hình 49.3 Hemoglobin: Tải và dỡ Lifel 0e.com/at49.3 Myoglobin chứa 02 dự trữ Tế bào cơ có phân tử liên kết 02 riêng, myoglobin. Myoglobin chỉ bao gồm một chuỗi polypeptide liên kết với cấu trúc vòng chứa sắt có thể liên kết một phân tử 02 (xem Hình 24.11). Myoglobin có ái lực với 02 cao hơn so với hemoglobin, vì vậy nó nhận và giữ 02 ở giá trị Pq2 mà tại đó hemoglobin giải phóng liên kết 02 của nó (Hình 49.1 3). Myoglobin tạo điều kiện cho sự khuếch tán của 02 trong tế bào cơ và cung cấp lượng dự trữ 02 cho những lúc nhu cầu trao đổi chất cao và lưu lượng máu bị gián đoạn. Sự gián đoạn lưu lượng máu trong cơ là phổ biến vì các cơ co lại sẽ ép các mạch máu. Khi giá trị Pq2 của mô thấp và huyết sắc tố không thể cung cấp thêm 02 nữa, myoglobin sẽ giải phóng liên kết 02 của nó. Các động vật có vú lặn như hải cẩu có nồng độ myoglobin cao trong cơ, đó là một lý do khiến chúng có thể ở dưới nước lâu như vậy. (Chúng ta sẽ thảo luận thêm về sự thích nghi với việc lặn ở Chương 50.) Ngay cả ở những động vật không lặn, các cơ được yêu cầu làm việc trong thời gian dài thường có nhiều myoglobin hơn các cơ được sử dụng trong thời gian ngắn, không liên tục, như đã lưu ý trong Phần 48.2. Ái lực của Hemoglobin với 02 thay đổi. Có nhiều yếu tố ảnh hưởng đến tính chất liên kết/phân ly của 02 của hemoglobin, do đó ảnh hưởng đến việc vận chuyển 02 đến các mô. Ba trong số những yếu tố này là thành phần hóa học của huyết sắc tố, độ pH trong máu và sự hiện diện của axit 2,3-bisphosphoglyceric (BPG) trong hồng cầu.Khi giá trị Pq2 của mô thấp và huyết sắc tố không thể cung cấp thêm 02 nữa, myoglobin sẽ giải phóng liên kết 02 của nó. Các động vật có vú lặn như hải cẩu có nồng độ myoglobin cao trong cơ, đó là một lý do khiến chúng có thể ở dưới nước lâu như vậy. (Chúng ta sẽ thảo luận thêm về sự thích nghi với việc lặn ở Chương 50.) Ngay cả ở những động vật không lặn, các cơ được yêu cầu làm việc trong thời gian dài thường có nhiều myoglobin hơn các cơ được sử dụng trong thời gian ngắn, không liên tục, như đã lưu ý trong Phần 48.2. Ái lực của Hemoglobin với 02 thay đổi. Có nhiều yếu tố ảnh hưởng đến tính chất liên kết/phân ly của 02 của hemoglobin, do đó ảnh hưởng đến việc vận chuyển 02 đến các mô. Ba trong số những yếu tố này là thành phần hóa học của huyết sắc tố, độ pH trong máu và sự hiện diện của axit 2,3-bisphosphoglyceric (BPG) trong hồng cầu.Khi giá trị Pq2 của mô thấp và huyết sắc tố không thể cung cấp thêm 02 nữa, myoglobin sẽ giải phóng liên kết 02 của nó. Các động vật có vú lặn như hải cẩu có nồng độ myoglobin cao trong cơ, đó là một lý do khiến chúng có thể ở dưới nước lâu như vậy. (Chúng ta sẽ thảo luận thêm về sự thích nghi với việc lặn ở Chương 50.) Ngay cả ở những động vật không lặn, các cơ

được yêu cầu làm việc trong thời gian dài thường có nhiều myoglobin hơn các cơ được sử dụng trong thời gian ngắn, không liên tục, như đã lưu ý trong Phần 48.2. Ái lực của Hemoglobin với 02 thay đổi. Có nhiều yếu tố ảnh hưởng đến tính chất liên kết/phân ly của 02 của hemoglobin, do đó ảnh hưởng đến việc vận chuyển 02 đến các mô. Ba trong số những yếu tố này là thành phần hóa học của huyết sắc tố, độ pH trong máu và sự hiện diện của axit 2,3-bisphosphoglyceric (BPG) trong hồng cầu.



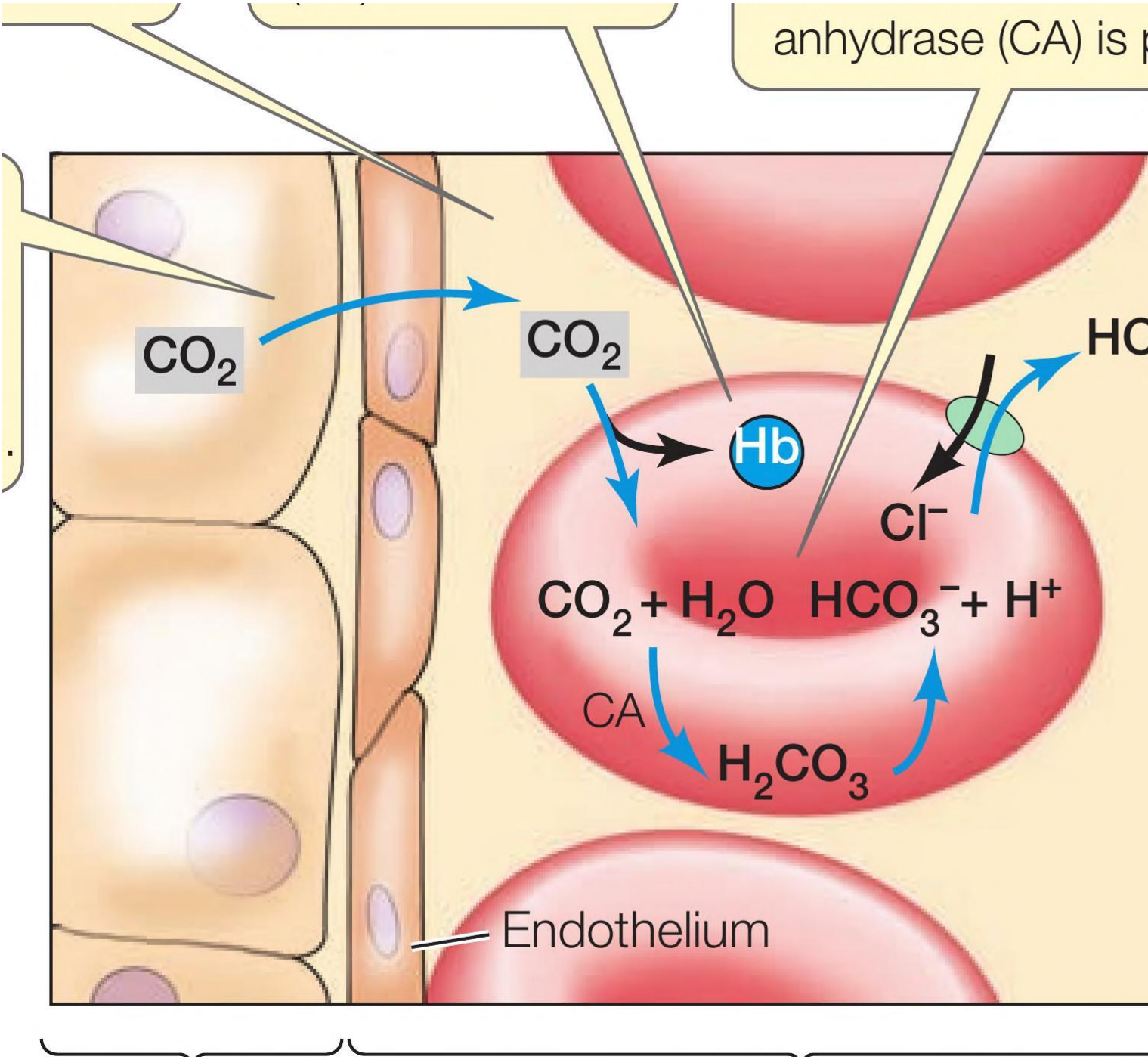
1018 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí 20 40 60 80 100 Pq2 (mm Hg) 49.13 Thích ứng liên kết oxy Myoglobin và các hemoglobin khác nhau có đặc tính liên kết 02 khác nhau thích ứng với các hoàn cảnh khác nhau. Ví dụ,

huyết sắc tố bào thai có ái lực với 02 cao hơn so với huyết sắc tố trưởng thành, tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển 02 vào nhau thai. Khi quá trình trao đổi chất cao làm giảm độ pH của máu, hoặc mức 02 thấp làm tăng axit bisphosphoglyceric (BPG), huyết sắc tố sẽ giải phóng nhiều hơn 02 của nó. Chuyển đến Hoạt động 49.2 Đường cong liên kết oxy Lifel 0e.com/ac49. 2 THÀNH PHẦN HEMOGLOBIN Có nhiều hơn một loại huyết sắc tố, vì thành phần hóa học của các chuỗi polypeptide hình thành nên phân tử huyết sắc tố rất khác nhau. Hemoglobin bình thường của người trưởng thành có hai trong số hai loại chuỗi polypeptide - hai chuỗi a-globin và hai (chuỗi 3-globin. Hemoglobin trưởng thành bình thường này có đặc điểm liên kết 02 như trong Hình 49.1 3. Trước khi sinh, bào thai người có một dạng huyết sắc tố khác, bao gồm hai chuỗi a-globin và hai chuỗi y-globin. Sự khác biệt về chức năng giữa huyết sắc tố của thai nhi và người trưởng thành là huyết sắc tố của thai nhi có ái lực cao hơn với 02. Do đó, sự liên kết giữa huyết sắc tố-oxy của thai nhi/ Đường cong phân ly dịch chuyển sang trái so với đường cong của người lớn (xem Hình 49.13), từ những đường cong này bạn có thể thấy rằng nếu cả hai loại huyết sắc tố đều có cùng mức Pq2 (như chúng có trong nhau thai) thì huyết sắc tố của thai nhi sẽ nhận 02 mà huyết sắc tố trưởng thành giải phóng.Sự khác biệt về 02 ái lực này cho phép vận chuyển hiệu quả 02 từ máu mẹ sang máu thai nhi.HEMOGLOBIN VÀ PH Tính chất liên kết 02 của huyết sắc tố cũng bị ảnh hưởng bởi điều kiện sinh lý . Ảnh hưởng của độ pH (nồng độ ion hydro) đến chức năng của huyết sắc tố được gọi là hiệu ứng Bohr. Khi máu đi qua các mô hoạt động trao đổi chất như tập luyện cơ bắp, nó sẽ hấp thụ các chất chuyển hóa có tính axit như axit lactic, axit béo và C02. Kết quả là pH máu giảm. Lượng H+ dư thừa liên kết ưu tiên với hemoglobin đã khử oxy và giảm ái lực của nó với 02 và đường cong liên kết/phân ly 02 của hemoglobin dịch chuyển sang phải (xem Hình 49.13). Sự thay đổi này có nghĩa là hemoglobin sẽ giải phóng nhiều 02 hơn trong các mô có độ pH thấp - một cách khác để cung cấp 02 ở những nơi và khi cần thiết nhất. 2,3-BISPHOSPHOGLYCERIC ACID BPG là chất chuyển hóa của quá trình đường phân. Các tế bào hồng cầu của động vật có vú phản ứng với Pq2 thấp bằng cách tăng tốc độ phân giải đường huyết và do đó tạo ra nhiều BPG hơn, đây là chất điều chỉnh quan trọng chức năng của huyết sắc tố. BPG, giống như lượng H+ dư thừa, kết hợp thuận nghịch với hemoglobin đã khử oxy và làm giảm ái lực của nó với 02. Kết quả là ở bất kỳ Pq2 nào, hemoglobin giải phóng nhiều 02 liên kết của nó hơn so với trường hợp khác. Nói cách khác, BPG dịch chuyển đường cong liên kết/phân ly 02 của huyết sắc tố động vật có vú sang phải. Khi con người lên những độ cao lớn, hoặc khi họ ngừng ngồi một chỗ và bắt đầu tập thể dục,các tế bào hồng cầu của họ tiếp xúc với Pq2 thấp hơn và mức BPG của họ tăng lên, khiến hemoglobin dễ dàng cung cấp nhiều 02 hơn cho các mô. Lý do huyết sắc tố bào thai có đường cong liên kết/phân ly 02 dịch chuyển sang trái là do chuỗi y-globin của nó có ái lực với BPG thấp hơn so với (chuỗi 3-globin của huyết sắc tố trưởng thành. C02 được vận chuyển dưới dạng ion bicarbonate trong máu. 02 đến các mô chỉ thực hiện được một nửa chức năng hô hấp của máu. Máu cũng phải lấy C02, một chất thải trao đổi chất, ra khỏi mô (Hình 49.14). C02 hòa tan cao và dễ dàng khuếch tán qua màng tế bào, di chuyển từ nơi sản xuất ra nó trong cơ thể. mô vào máu, nơi áp suất riêng phần của C02 (PC02) thấp hơn. Tuy nhiên, rất ít C02 hòa tan được vận chuyển vào máu. Hầu hết C02 do mô tạo ra được vận chuyển đến phổi dưới dạng ion bicarbonate, HC03_. C02 được chuyển đổi thành HC03”, vận chuyển đến phổi và sau đó chuyển đổi trở lại thành C02 theo một số bước. Khi C02 hòa tan trong nước, một phần của nó phản ứng chậm với các phân tử nước để tạo thành axit carbonic (H2C03), một phần sau đó phân ly thành proton (H+) và ion bicarbonate (HC03_). Phản ứng thuận nghịch này được thể hiện như sau: co2 + h2o ^ h2co3 ^ H+ + HC03â€œ Trong dịch ngoại bào, phản ứng giữa C02 và H20 diễn ra chậm. Nhưng đó lại là một câu chuyện khác ở tế bào nội mô của mao mạch và tế bào hồng cầu, nơi enzyme carbonic anhydrase tăng tốc độ chuyển đổi C02 thành H2C03. Các H2CO mới hình thành sẽ phân ly và các ion bicarbonate thu được sẽ đi vào huyết tương để đổi lấy Cl- (xem Hình 49.14). Bằng cách chuyển đổi C02 thành H2C03, carbonic anhydrase làm giảm Pco2 i*1 của các tế bào này và trong huyết tương, tạo điều kiện cho sự khuếch tán của C02 từ tế bào mô đến tế bào nội mô, huyết tương và hồng cầu. Một số C02 cũng được vận chuyển dưới dạng kết hợp hóa học với hemoglobin. Trong phổi, các phản ứng liên quan đến C02 và ion bicarbonate bị đảo ngược. Hãy nhớ rằng một loại enzyme như carbonic anhydrase chỉ tăng tốc độ phản ứng thuận nghịch; nó không xác định hướng của nó. Hướng được xác định bởi nồng độ chất phản ứng và sản phẩm. Thông khí giữ cho PCo2 trong phế nang ở mức thấp, do đó C02 khuếch tán từ huyết tương vào phế nang, làm giảm PCo2 iR trong máu, tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển đổi HC03_ thành C02.di chuyển từ nơi sản xuất ở mô vào máu, nơi áp suất riêng phần của C02 (PC02) thấp hơn. Tuy nhiên, rất ít C02 hòa tan

được vận chuyển qua máu. Hầu hết C02 do các mô tạo ra được vận chuyển đến phổi dưới dạng ion bicarbonate, HC03_. C02 được chuyển đổi thành HC03", được vận chuyển đến phổi và sau đó chuyển đổi trở lại C02 theo một số bước. Khi C02 hòa tan trong nước, một phần của nó phản ứng chậm với các phân tử nước để tạo thành axit cacbonic (H2C03), một phần sau đó phân ly thành proton (H+) và ion bicarbonate (HC03_). Phản ứng thuận nghịch này được thể hiện như sau: co2 + h2o ^ h2co3 ^ H+ + HC03â€œ Trong dịch ngoại bào, phản ứng giữa C02 và H20 diễn ra chậm. Nhưng đó lại là một câu chuyện khác ở tế bào nội mô của mao mạch và tế bào hồng cầu, nơi enzyme carbonic anhydrase tăng tốc độ chuyển đổi C02 thành H2C03. Các H2CO mới hình thành sẽ phân ly và các ion bicarbonate thu được sẽ đi vào huyết tương để đổi lấy Cl- (xem Hình 49.14). Bằng cách chuyển đổi C02 thành H2C03, carbonic anhydrase làm giảm Pco2 i*1 của các tế bào này và trong huyết tương, tạo điều kiện cho sự khuếch tán của C02 từ tế bào mô đến tế bào nội mô, huyết tương và hồng cầu. Một số C02 cũng được vận chuyển dưới dạng kết hợp hóa học với hemoglobin. Trong phổi, các phản ứng liên quan đến C02 và ion bicarbonate bị đảo ngược. Hãy nhớ rằng một loại enzyme như carbonic anhydrase chỉ tăng tốc độ phản ứng thuận nghịch; nó không xác định hướng của nó. Hướng được xác định bởi nồng độ chất phản ứng và sản phẩm. Thông khí giữ cho PCo2 trong phế nang ở mức thấp, do đó C02 khuếch tán từ huyết tương vào phế nang, làm giảm PCo2 iR trong máu, tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển đổi HC03_ thành C02.di chuyển từ nơi sản xuất ở mô vào máu, nơi áp suất riêng phần của C02 (PC02) thấp hơn. Tuy nhiên, rất ít C02 hòa tan được vận chuyển qua máu. Hầu hết C02 do các mô tạo ra được vận chuyển đến phổi dưới dạng ion bicarbonate, HC03_. C02 được chuyển đổi thành HC03", được vận chuyển đến phổi và sau đó chuyển đổi trở lại C02 theo một số bước. Khi C02 hòa tan trong nước, một phần của nó phản ứng chậm với các phân tử nước để tạo thành axit cacbonic (H2C03), một phần sau đó phân ly thành proton (H+) và ion bicarbonate (HC03_). Phản ứng thuận nghịch này được thể hiện như sau: co2 + h2o ^ h2co3 ^ H+ + HC03â€œ Trong dịch ngoại bào, phản ứng giữa C02 và H20 diễn ra chậm. Nhưng đó lại là một câu chuyện khác ở tế bào nội mô của mao mạch và tế bào hồng cầu, nơi enzyme carbonic anhydrase tăng tốc độ chuyển đổi C02 thành H2C03. Các H2CO mới hình thành sẽ phân ly và các ion bicarbonate thu được sẽ đi vào huyết tương để đổi lấy Cl- (xem Hình 49.14). Bằng cách chuyển đổi C02 thành H2C03, carbonic anhydrase làm giảm Pco2 i*1 của các tế bào này và trong huyết tương, tạo điều kiện cho sự khuếch tán của C02 từ tế bào mô đến tế bào nội mô, huyết tương và hồng cầu. Một số C02 cũng được vận chuyển dưới dạng kết hợp hóa học với hemoglobin. Trong phổi, các phản ứng liên quan đến C02 và ion bicarbonate bị đảo ngược. Hãy nhớ rằng một loại enzyme như carbonic anhydrase chỉ tăng tốc độ phản ứng thuận nghịch; nó không xác định hướng của nó. Hướng được xác định bởi nồng độ chất phản ứng và sản phẩm. Thông khí giữ cho PCo2 trong phế nang ở mức thấp, do đó C02 khuếch tán từ huyết tương vào phế nang, làm giảm PCo2 iR trong máu, tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển đổi HC03_ thành C02.Một số C02 cũng được vận chuyển dưới dạng kết hợp hóa học với hemoglobin. Trong phổi, các phản ứng liên quan đến C02 và ion bicarbonate bị đảo ngược. Hãy nhớ rằng một loại enzyme như carbonic anhydrase chỉ tăng tốc độ phản ứng thuận nghịch; nó không xác định hướng của nó. Hướng được xác định bởi nồng độ chất phản ứng và sản phẩm. Thông khí giữ cho PCo2 trong phế nang ở mức thấp, do đó C02 khuếch tán từ huyết tương vào phế nang, làm giảm PCo2 iR trong máu, tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển đổi HC03_ thành C02.Một số C02 cũng được vận chuyển dưới dạng kết hợp hóa học với hemoglobin. Trong phổi, các phản ứng liên quan đến C02 và ion bicarbonate bị đảo ngược. Hãy nhớ rằng một loại enzyme như carbonic anhydrase chỉ tăng tốc độ phản ứng thuận nghịch; nó không xác định hướng của nó. Hướng được xác định bởi nồng độ chất phản ứng và sản phẩm. Thông khí giữ Pco2 trong phế nang ở mức thấp, do đó C02 khuếch tán từ huyết tương vào phế nang, làm giảm PCo2 iR trong máu, tạo điều kiện thuận lợi cho việc chuyển đổi HC03_ thành C02.

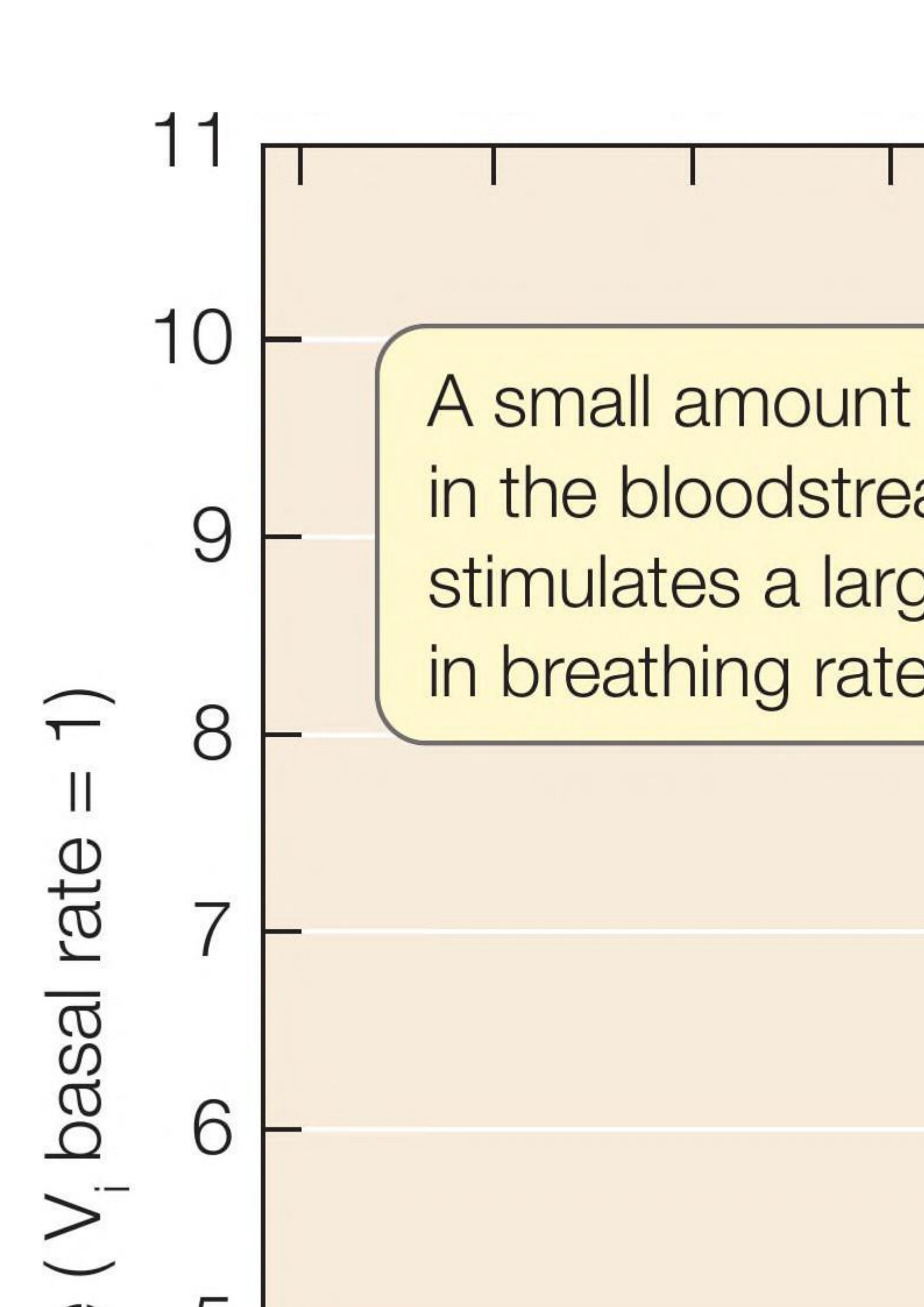
0 Khoảng 5% C02 được vận chuyển dưới dạng dung dịch trong huyết tương Q Trong các mô của cơ thể, C02 khuếch tán từ tế bào vào huyết tương và vào hồng cầu (RBCs). 6| Khoảng 20% C02 kết hợp với hemoglobin (Hb) Trong hồng cầu và nội mạc, khoảng 70% C02 nhanh chóng được chuyển đổi thành ion bicarbonate vì ion carbonic (p ion Bicarbonate đi vào huyết tương để đổi lấy ion clorua. Trong phổi, các quá trình này diễn ra bị đảo ngược Bicarbonate tạo thành axit carbonic, phân ly, giải phóng CO2. I CO2 khuếch tán ra khỏi hồng cầu vào huyết tương và vào không khí trong phế nang và được thở ra Mô cơ thể Mao mạch máu 49.14 Carbon Dioxide được vận chuyển dưới dạng ion Bicarbonate Carbonic anhydrase (CA) trong tế bào nội mô mao mạch

và trong tế bào hồng cầu tạo điều kiện chuyển đổi CO do mô tạo ra thành ion bicarbonate phổi trong mao mạch máu được huyết tương vận chuyển. Ở phổi, quá trình này được đảo ngược khi CO được thở ra. 02 được vận chuyển từ phổi đến các mô của cơ thể kết hợp thuận nghịch với huyết sắc tố. Mỗi phân tử huyết sắc tố có thể kết hợp thuận nghịch với bốn phân tử 02, phần trăm bão hòa của các vị trí gắn kết là một chức năng của Pq2 trong môi trường của huyết sắc tố. â€¢ Giải thích ưu điểm của việc huyết sắc tố giữ được 3 phân tử 02 ở mức Po2 thông thường của máu tĩnh mạch hỗn hợp. Xem trang 1016-1017 và Hình 49.12 – Đường cong liên kết/phân ly 02 của hemoglobin bị ảnh hưởng bởi pH như thế nào? Bởi BPG? Quá trình phát triển từ bào thai đến trẻ sơ sinh? Xem trang. 1018 và Hình 49.13 â€¢ C02 được vận chuyển trong máu như thế nào? Xem trang. 1018 và Hình 49.14 Chúng ta phải thở từng phút trong cuộc đời, nhưng hầu hết chúng ta thường không lo lắng về điều đó, thậm chí rất thường xuyên nghĩ về nó. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét chu kỳ thở đều đặn được hệ thần kinh trung ương tạo ra và kiểm soát như thế nào. Hơi thở được điều hòa như thế nào? Hít thở là một chức năng không tự nguyện của hệ thần kinh trung ương. Kiểu thở dễ dàng tự điều chỉnh theo các hoạt động khác (chẳng hạn như nói và ăn uống) và nhịp thở thay đổi để phù hợp với nhu cầu trao đổi chất của cơ thể chúng ta. Làm thế nào điều này được thực hiện? Hơi thở được kiểm soát ở thân não Nhịp thở cơ bản là một chức năng không tự chủ được điều khiển bởi mạch thần kinh tạo nhịp trong thân não. Hơi thở cũng được kiểm soát một cách tự nguyện, cho phép thực hiện các hoạt động như nói chuyện, ca hát, thở dài và lặn nín thở. Việc kiểm soát hơi thở tự nguyện cuối cùng và chắc chắn bị lấn át bởi thông tin phản hồi truyền tải nhu cầu của cơ thể về việc cung cấp đầy đủ C02 và loại bỏ C02. Ngừng thở nếu tủy sống bị đứt ở vùng cổ, chứng tỏ hơi thở được tạo ra trong não. Nếu thân não bị cắt ngay phía trên tủy sống (đoạn thân não ngay phía trên tủy sống), nhịp thở không đều vẫn còn (Hình 49.15). Một nhóm tế bào thần kinh vận động hô hấp ở tủy sống tăng tốc độ hoạt động ngay trước khi bắt đầu hít vào.Các sợi trục của các tế bào thần kinh này rời khỏi hệ thần kinh trung ương ở vùng cổ để tạo thành dây thần kinh cơ hoành, chi phối cơ hoành. Khi ngày càng nhiều tế bào thần kinh này hoạt động - và hoạt động ngày càng nhanh hơn - thì cơ hoành co lại. Đột nhiên các tế bào thần kinh ngừng hoạt động, cơ hoành giãn ra và 0! 0 Tới Media Clip 49.1 Săn đáy biển trong một hơi thở Lifel 0e.com/mc49.1 Thở bình thường Tủy Tủy sống Nếu thân não bị cắt bên dưới cầu não nhưng phía trên tủy, nhịp thở vẫn tiếp tục nhưng không đều. Nếu tủy sống ở cổ bị cắt đứt, hơi thở sẽ ngừng lại. 49.15 Hơi thở được kiểm soát trong thân não Nhịp thở cơ bản được tạo ra trong tủy và được điều chỉnh bởi các tế bào thần kinh trong hoặc phía trên cầu não.

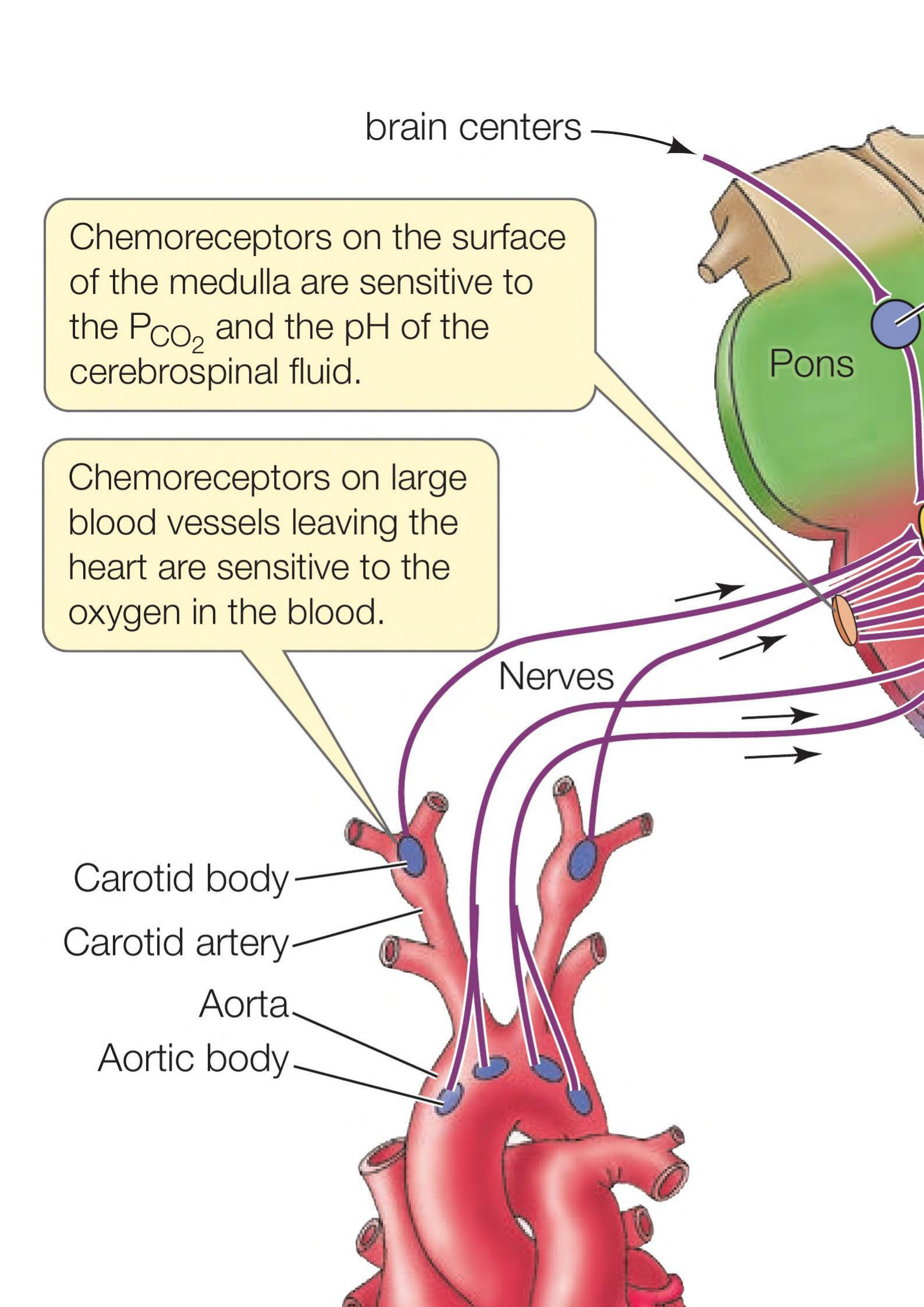


1020 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí 49.16 Carbon Dioxide ảnh hưởng đến nhịp thở Cơ chế hô hấp nhạy cảm hơn với việc tăng nồng độ C02 trong máu động mạch hơn là giảm lượng 02. Quá trình thở ra bắt đầu. Thở ra thường là một quá trình thụ động phụ thuộc vào độ đàn hồi của mô phổi. Một nhóm tế bào thần kinh vận động hô hấp khác ở vùng tủy bụng bắt đầu hoạt động khi nhu cầu hô hấp tăng cao. Những tế bào thần kinh vận động này giao tiếp thông qua các dây thần kinh cột sống ngực đến các cơ liên sườn. Bằng cách mở rộng và co lại khung xương sườn, các cơ liên sườn sẽ tăng cả thể tích hít vào và thở ra. Các tế bào thần kinh ở vùng dưới của cầu não giúp điều hòa nhịp hô hấp cơ bản. Các vùng não cao hơn nữa điều chỉnh hơi thở để phù hợp với lời nói, ăn uống, ho và trạng thái cảm xúc. Điều hòa nhịp thở cần có phản hồi. Khi nhịp thở hoặc quá trình trao đổi chất thay đổi, nó sẽ làm thay đổi lượng Pq2 và P co2 i*1 trong máu. Do đó, chúng ta nên mong đợi nồng độ trong máu của một hoặc cả hai loại khí này sẽ cung cấp thông tin phản hồi cho bộ tạo nhịp thở trong hành não. Con người và các động vật có vú khác đặc biệt không nhạy cảm với mức giảm 02 trong máu động

mạch nhưng lại cực kỳ nhạy cảm với mức tăng C02. Nghĩa là, Pq2 động mạch có thể lệch đáng kể so với bình thường mà không làm tăng nhiều tốc độ thông khí, nhưng ngay cả một sự gia tăng nhỏ của Pq2 động mạch cũng gây ra sự gia tăng thông khí lớn (Hình 49.1 6). Mối quan hệ này bị đảo ngược đối với động vật thở dưới nước, trong đó 02 là tác nhân kích thích phản hồi chính để thông khí ở mang. Thấp 20 30 PC02 động mạch (-) (mm Hg) Cao 40 50 60 70 80 90 100 110 120 Cao Thấp Động mạch P02 (-€)) (mm Hg) Chúng tôi có thể hỏi liệu đó có phải là sự gia tăng Pco2 Â° f máu kích thích tăng nhịp thở khi chúng ta tập thể dục. Để trả lời câu hỏi này, C. R. Bainton đã quan sát những con chó chạy trên máy chạy bộ ở các độ nghiêng khác nhau (Hình 49.1 7). Khi độ nghiêng của máy chạy bộ tăng dần, những con chó chạy với tốc độ không đổi nhưng phải nỗ lực nhiều hơn vì chúng đang chạy lên dốc. Pco2 trong máu của họ tăng lên theo độ nghiêng của NGHIÊN CỨU 49.17 Hệ thống kiểm soát hô hấp có nhạy cảm với PCo2 khi tập thể dục không? Để tìm hiểu, Cedric Bainton đã tiến hành một loạt thí nghiệm về Tín hiệu phản hồi trao đổi chất kiểm soát tốc độ thông khí với những con chó được huấn luyện để chạy trên máy chạy bộ là gì.3 GIẢ THUYẾT Nồng độ C02 trong máu tăng cao khi tập thể dục là tín hiệu phản hồi kích thích tăng nhịp hô hấp. Phương pháp 1 . Chó được huấn luyện để chạy trên máy chạy bộ. Kết quả 2. Những con chó được trang bị dụng cụ đo nhịp hô hấp và ống thông động mạch để lấy mẫu máu. 3. Khi chó chạy, độ nghiêng của máy chạy bộ được thay đổi để tăng dần khối lượng trao đổi chất. 4. Tốc độ thông khí (V; L/phút) được vẽ dưới dạng hàm của PCO2 động mạch (mm Hg). | Khi khối lượng công việc bị thay đổi bằng cách thay đổi từ từ độ nghiêng của máy chạy bộ (không thay đổi tốc độ),tốc độ thông khí là một hàm của Pco239 40 41 42 43 44 45 46 Pco2 động mạch (mm Hg) KẾT LUẬN Mức C02 trong máu động mạch là tín hiệu phản hồi chuyển hóa điều chỉnh hô hấp để đáp ứng với khối lượng công việc. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aBainton, C. R. 1972. Tạp chí Sinh lý học Ứng dụng 33: 778-787.


11
10
9
8
7
6
A small amount
in the bloodstrea
stimulates a larg
in breathing rate
(V_i basal rate = 1)

LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Hệ thống kiểm soát hô hấp không phải lúc nào cũng được điều chỉnh bởi P zo2 Original Paper Bainton, C. R. 1972. Ảnh hưởng của tốc độ so với cấp độ và sự run rẩy đối với hệ thống thông gió ở chó khi vận động tích cực. Tạp chí Sinh lý học Ứng dụng 33: 778-787. Phân tích các Thí nghiệm Dữ liệu trong đó những con chó chạy ở các tốc độ khác nhau trong khi đo Pco2 và V của chúng tạo ra các kết quả khác với kết quả được hiển thị trong Hình 49.17. Khi các đối tượng chạy ở tốc độ khác nhau, Pco2 của họ giống nhau nhưng V của họ lại thay đổi. Để giải quyết sự khác biệt giữa các loại thí nghiệm này, Bainton đã ghi lại PCo2 và V ở chó, từng hơi thở ngay sau khi thay đổi tốc độ của máy chạy bộ từ 3 đến 6 mph. Kết quả của một thí nghiệm được trình bày trong bảng. Khi con chó này chạy với tốc độ 3 dặm một giờ, Pco2 trung bình của nó là 39 mm Hg và Vt của nó là 9 L/phút. Sau khi con chó chạy với tốc độ 6 mph trong vài phút, PCo2 trung bình của nó là 41 mm Hg và V của nó là 15. CÂU HỎI 1 Vẽ một đồ thị với V trên trục y và Pco2 trên trục x để biểu thị các giá trị trung bình tại 3 mph và 6 mph cũng như các giá trị từng hơi thở (trong bảng) cho quá trình chuyển đổi. Dữ liệu có ủng hộ giả thuyết rằng PCo2 là tín hiệu phản hồi kiểm soát tốc độ thông khí không? Tại sao hoặc tại sao không? CÂU HỎI 2 Bạn giải thích thế nào về giá trị trung bình sau khi con chó chạy với tốc độ cao hơn trong vài phút? CÂU HỎI 3 Hãy liên hệ các kết quả này với kết quả thu được trong thí nghiệm trong đó độ nghiêng của máy chạy bộ được nâng lên và hạ xuống dần dần. Giải thích sự khác biệt giữa các kết quả theo cơ chế cảm nhận PCo2 (Gợi ý: sử dụng khái niệm "điểm đặt" trong phần giải thích của bạn). Hơi thở Pco2 (mm Hg) V (L/phút) 1 38,0 13,0 2 37,0 14,0 3 36,5 11,2 4 37,2 11,2 5 37,2 12,0 6 36,8 13,0 7 37,2 13,0 Truy cập BioPortal để biết tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA trên máy chạy bộ và tốc độ trao đổi khí hô hấp đều tăng. Bainton quan sát thấy mối quan hệ tương tự giữa Pco2 trong máu và nhịp hô hấp khi ông hạ máy chạy bộ về vị trí ban đầu. Những kết quả này chỉ ra rằng PCo2 trong máu có thể hoạt động như một tín hiệu để điều chỉnh nhịp thở. Trước khi kết luận rằng Pco2 trong máu là tín hiệu duy nhất kiểm soát nhịp thở, Bainton đã thay đổi thí nghiệm. Thay vì tăng độ nghiêng của máy chạy bộ, anh ấy đã tăng tốc độ của nó (xem bài tập Làm việc với dữ liệu ở trên). Trong thí nghiệm này, pC02 của máu không đổi khi tốc độ máy chạy bộ tăng và tốc độ trao đổi khí hô hấp tăng. Bainton kết luận rằng PCo2 trong máu là thông tin phản hồi trao đổi chất chính cho quá trình hô hấp. Tuy nhiên, khi một con vật bắt đầu chạy hoặc thay đổi tốc độ chạy, thông tin phản hồi bổ sung từ các thụ thể ở cơ và khớp sẽ thay đổi độ nhạy cảm của nó với C02 - một ví dụ về thông tin tiếp liệu. Như đã lưu ý trong Phần 40.1, thông tin chuyển tiếp có thể thay đổi độ nhạy hoặc điểm đặt của hệ thống quản lý.Áp suất riêng phần của khí trong máu được cảm nhận ở đâu? Vị trí nhạy cảm chính của P2 là vùng trên bề mặt bụng của tủy. Tuy nhiên, độ nhạy chính của các tế bào nhạy cảm hóa học này không phải là C02. Đúng hơn là chúng bị kích thích bởi ion H+. Nồng độ ion H+ hay pH trong môi trường của các tế bào này phản ánh trực tiếp Pco2 trong máu. Khi PCo2 của máu cao hơn PCo2 của dịch ngoại bào ở khu vực này, C02 sẽ khuếch tán ra khỏi máu. C02 đó tương tác với H20 tạo thành axit cacbonic (H2C03), chất này phân ly thành ion H+ và ion HC03~ (xem Hình 49.14). Các ion H+ được tạo ra sẽ kích thích các tế bào nhạy cảm hóa học làm tăng trao đổi khí hô hấp. Vì vậy, mặc dù chúng tôi đo PCo2 trong máu là tác nhân kích thích hô hấp, nhưng tác nhân kích thích thực sự là pH. Độ nhạy cảm với máu Pq2 nằm trong các nút mô thần kinh trên các mạch máu lớn rời khỏi tim: động mạch chủ và động mạch cảnh (Hình 49.18). Các cơ quan động mạch cảnh này và đầu vào thần kinh từ cao hơn 49.18 Thông tin phản hồi Kiểm soát hơi thở Cơ thể sử dụng thông tin phản hồi từ các cảm biến hóa học trong tim và não để điều chỉnh nhịp thở phù hợp với nhu cầu trao đổi chất.


brain centers
Chemoreceptors on the surface of the medulla are sensitive to the P_{CO_2} and the pH of the cerebrospinal fluid.
Pons
Chemoreceptors on large blood vessels leaving the heart are sensitive to the oxygen in the blood.
Nerves
Carotid body
Carotid artery
Aorta
Aortic body

1022 CHƯƠNG 49 Thân động mạch chủ trao đổi khí là chất cảm biến hóa học. Nếu lượng máu cung cấp cho các cấu trúc này giảm hoặc nếu Pq2 trong máu giảm đột ngột, các cảm biến hóa học sẽ được kích hoạt và gửi các xung thần kinh đến trung tâm điều khiển nhịp thở. Mặc dù chúng ta không nhạy cảm lắm với những thay đổi của Po2 trong máu, nhưng thể động mạch cảnh và động mạch chủ có thể kích thích nhịp thở tăng lên khi tiếp xúc với độ cao rất cao hoặc khi lượng máu hoặc huyết áp rất thấp. Ngoài ra còn có sự phối hợp giữa cảm biến C02 và 02. Khi PCo2 trong máu tăng thì độ nhạy cảm với 02 thấp cũng tăng và ngược lại. RECAP Các cơn co thắt nhịp nhàng của các cơ hô hấp điều khiển nhịp thở được tạo ra bởi các tế bào thần kinh trong thân não. â € ¢ Kích thích hóa học chính để kiểm soát nhịp hô hấp là gì và nó được cảm nhận ở đâu? Xem trang 1019-1020 và Hình 49.16 và 49.18 â€¢ Giải thích thông tin chuyển tiếp là gì và cách tập thể dục cung cấp thông tin chuyển tiếp trong hệ thống kiểm soát hô hấp. Xem tr.1020-1021 Hình 49.17 â€¢ Chức năng của thể cảnh và động mạch chủ là gì? Xem trang 1021-1022 và Hình 49.18 W Làm thế nào voi tránh được tổn thương mạch máu trong khoang ngực khi chúng lặn với ống thở? TRẢ LỜI Ở tất cả các loài động vật có vú, ngoại trừ voi, bề mặt của phổi và khoang ngực dễ dàng di chuyển vào nhau. Khi phổi phồng lên và xẹp xuống, bề mặt của chúng trượt và trượt vào khoang ngực. Tuy nhiên, ở voi, mô liên kết dày đặc gắn bề mặt phổi với bề mặt khoang ngực. Mô liên kết này đóng vai trò củng cố các mạch máu mỏng manh trên bề mặt khoang ngực và ngăn chúng vỡ ra và lấp đầy khoang bằng máu, điều này sẽ phá hủy chức năng của phổi - trao đổi oxy và carbon dioxide. Voi là động vật có vú duy nhất không có khoang màng phổi chức năng. Những yếu tố vật lý nào chi phối quá trình trao đổi khí hô hấp? â€¢ Hầu hết các tế bào đều yêu cầu cung cấp liên tục 02 và loại bỏ liên tục C02. Những khí hô hấp này được trao đổi giữa chất dịch cơ thể của động vật và môi trường của nó bằng cách khuếch tán. Định luật khuếch tán của Fick cho thấy các yếu tố vật lý khác nhau ảnh hưởng như thế nào đến tốc độ khuếch tán của khí. Sự thích ứng để tối đa hóa sự trao đổi khí hô hấp ảnh hưởng đến một hoặc nhiều biến của định luật Fick. ™ Ở động vật thở dưới nước, quá trình trao đổi khí bị hạn chế do tốc độ khuếch tán thấp và lượng 02 trong nước thấp. Nếu nhiệt độ nước tăng, động vật thở dưới nước phải đối mặt với liên kết kép trong đó lượng 02 trong nước giảm, nhưng quá trình trao đổi chất và lượng công cần thiết để di chuyển nước qua bề mặt trao đổi khí lại tăng lên. Ôn lại Hình 49.2 â€¢ Trong không khí, áp suất riêng phần của oxy (Pq2) giảm theo độ cao.Những thích ứng nào tối đa hóa trao đổi khí hô hấp? Các biện pháp thích ứng để tối đa hóa quá trình trao đổi khí bao gồm tăng diện tích bề mặt trao đổi khí và tối đa hóa độ dốc áp suất riêng phần trên các bề mặt trao đổi đó bằng cách thông gió cho bề mặt bên ngoài bằng môi trường hô hấp và truyền máu vào bề mặt bên trong. Ôn lại Hình 49.3 â€¢ Côn trùng phân phối không khí khắp cơ thể bằng hệ thống khí quản, khí quản và mao mạch không khí. Ôn lại Hình 49.4 â€¢ Mang cá có diện tích bề mặt trao đổi khí lớn được thông gió liên tục và một chiều bằng nước. Dòng máu chảy ngược giúp tăng hiệu quả trao đổi khí. Ôn lại Hình 49.5, 49.6 CHƯƠNG TÓM TẮT 49 â€¢ Hệ thống trao đổi khí của gia cầm bao gồm các túi khí thông với phổi nhưng không được sử dụng để trao đổi khí. Không khí chảy một chiều qua phổi chim; khí được trao đổi trong các mao mạch không khí chạy giữa parabronchi. Ôn lại Hình 49.7 – Mỗi hơi thở không khí tồn tại trong hệ hô hấp của chim trong hai chu kỳ thở. Các túi khí hoạt động như ống thổi để cung cấp cho các mao mạch không khí một luồng không khí trong lành liên tục một chiều. Ôn lại Hình 49.8, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.1 â€¢ Ở tất cả các loài động vật có xương sống thở bằng không khí, ngoại trừ chim, thở là thủy triều. Đây là hình thức trao đổi khí kém hiệu quả hơn so với cá và chim. Mặc dù thể tích không khí trao đổi trong mỗi hơi thở có thể thay đổi đáng kể trong nhịp thở thủy triều, nhưng không khí hít vào luôn trộn lẫn với không khí cũ. Ôn lại Hình 49.9 49.3 Phổi con người hoạt động như thế nào? Ở phổi của động vật có vú, diện tích bề mặt trao đổi khí được cung cấp bởi hàng triệu phế nang là rất lớn và chiều dài đường khuếch tán giữa không khí và máu truyền vào là ngắn. Sức căng bề mặt trong phế nang sẽ làm cho phổi bơm hơi khó khăn nếu phế nang không tạo ra chất hoạt động bề mặt. Ôn lại Hình 49.10, HOẠT ĐỘNG 49.1 â€¢ Hít vào xảy ra khi sự co bóp của cơ hoành làm tăng thể tích và giảm áp lực trong khoang ngực, từ đó kéo màng phổi lên. Sự thư giãn của cơ hoành làm tăng áp lực trong khoang ngực và dẫn đến thở ra. Ôn lại Hình 49.1 1, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.2 â€¢ Trong những giai đoạn có nhu cầu trao đổi chất nặng như tập thể dục vất vả, các cơ liên sườn nằm giữa các xương sườn sẽ tăng thể tích không khí hít vào và thở ra. tiếp tục6 CHƯƠNG TÓM TẮT 49 â€¢ Hệ thống trao đổi khí của gia cầm bao gồm các túi khí thông với phổi nhưng không được sử dụng để trao đổi khí. Không khí chảy một chiều qua phổi chim; khí được trao đổi trong các mao mạch không khí chạy giữa parabronchi. Ôn lại Hình 49.7 – Mỗi hơi thở không khí tồn tại trong hệ hô hấp

của chim trong hai chu kỳ thở. Các túi khí hoạt động như ống thổi để cung cấp cho các mao mạch không khí một luồng không khí trong lành liên tục một chiều. Ôn lại Hình 49.8, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.1 â€¢ Ở tất cả các loài động vật có xương sống thở bằng không khí, ngoại trừ chim, thở là thủy triều. Đây là hình thức trao đổi khí kém hiệu quả hơn so với cá và chim. Mặc dù thể tích không khí trao đổi trong mỗi hơi thở có thể thay đổi đáng kể trong nhịp thở thủy triều, nhưng không khí hít vào luôn trộn lẫn với không khí cũ. Ôn lại Hình 49.9 49.3 Phổi con người hoạt động như thế nào? Ở phổi của động vật có vú, diện tích bề mặt trao đổi khí được cung cấp bởi hàng triệu phế nang là rất lớn và chiều dài đường khuếch tán giữa không khí và máu truyền vào là ngắn. Sức căng bề mặt trong phế nang sẽ làm cho phổi bơm hơi khó khăn nếu phế nang không tạo ra chất hoạt động bề mặt. Ôn lại Hình 49.10, HOẠT ĐỘNG 49.1 â€¢ Hít vào xảy ra khi sự co bóp của cơ hoành làm tăng thể tích và giảm áp lực trong khoang ngực, từ đó kéo màng phổi lên. Sự thư giãn của cơ hoành làm tăng áp lực trong khoang ngực và dẫn đến thở ra. Ôn lại Hình 49.1 1, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.2 â€¢ Trong những giai đoạn có nhu cầu trao đổi chất nặng như tập thể dục vất vả, các cơ liên sườn nằm giữa các xương sườn sẽ tăng thể tích không khí hít vào và thở ra. tiếp tục6 CHƯƠNG TÓM TẮT 49 â€¢ Hệ thống trao đổi khí của gia cầm bao gồm các túi khí thông với phổi nhưng không được sử dụng để trao đổi khí. Không khí chảy một chiều qua phổi chim; khí được trao đổi trong các mao mạch không khí chạy giữa parabronchi. Ôn lại Hình 49.7 – Mỗi hơi thở không khí tồn tại trong hệ hô hấp của chim trong hai chu kỳ thở. Các túi khí hoạt động như ống thổi để cung cấp cho các mao mạch không khí một luồng không khí trong lành liên tục một chiều. Ôn lại Hình 49.8, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.1 â€¢ Ở tất cả các loài động vật có xương sống thở bằng không khí, ngoại trừ chim, thở là thủy triều. Đây là hình thức trao đổi khí kém hiệu quả hơn so với cá và chim. Mặc dù thể tích không khí trao đổi trong mỗi hơi thở có thể thay đổi đáng kể trong nhịp thở thủy triều, nhưng không khí hít vào luôn trộn lẫn với không khí cũ. Ôn lại Hình 49.9 49.3 Phổi con người hoạt động như thế nào? Ở phổi của động vật có vú, diện tích bề mặt trao đổi khí được cung cấp bởi hàng triệu phế nang là rất lớn và chiều dài đường khuếch tán giữa không khí và máu truyền vào là ngắn. Sức căng bề mặt trong phế nang sẽ làm cho phổi bơm hơi khó khăn nếu phế nang không tạo ra chất hoạt động bề mặt. Ôn lại Hình 49.10, HOẠT ĐỘNG 49.1 â€¢ Hít vào xảy ra khi sự co bóp của cơ hoành làm tăng thể tích và giảm áp lực trong khoang ngực, từ đó kéo màng phổi lên. Sự thư giãn của cơ hoành làm tăng áp lực trong khoang ngực và dẫn đến thở ra. Ôn lại Hình 49.1 1, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.2 â€¢ Trong những giai đoạn có nhu cầu trao đổi chất nặng như tập thể dục vất vả, các cơ liên sườn nằm giữa các xương sườn sẽ tăng thể tích không khí hít vào và thở ra. tiếp tụcSự thư giãn của cơ hoành làm tăng áp lực trong khoang ngực và dẫn đến thở ra. Ôn lại Hình 49.1 1, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.2 â€¢ Trong những giai đoạn có nhu cầu trao đổi chất nặng như tập thể dục vất vả, các cơ liên sườn nằm giữa các xương sườn sẽ tăng thể tích không khí hít vào và thở ra. tiếp tụcSự thư giãn của cơ hoành làm tăng áp lực trong khoang ngực và dẫn đến thở ra. Ôn lại Hình 49.1 1, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 49.2 â€¢ Trong những giai đoạn có nhu cầu trao đổi chất nặng như tập thể dục vất vả, các cơ liên sườn nằm giữa các xương sườn sẽ tăng thể tích không khí hít vào và thở ra. tiếp tục

Tóm tắt chương 1023 Máu vận chuyển khí hô hấp như thế nào? 02 liên kết thuận nghịch với huyết sắc tố trong hồng cầu. Mỗi phân tử hemoglobin có thể mang tối đa 4 phân tử 02. Do tính hợp tác tích cực nên ái lực của hemoglobin đối với 02 phụ thuộc vào Pq2 mà hemoglobin tiếp xúc. Do đó, huyết sắc tố lấy 02 khi nó chảy qua các cấu trúc trao đổi hô hấp và nhường 02 trong các mô hoạt động trao đổi chất. Ôn lại Hình 49.1 2, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 49.3 â€¢ Myoglobin đóng vai trò dự trữ 02 trong cơ. â€¢ Có nhiều hơn một loại huyết sắc tố. Huyết sắc tố bào thai có ái lực với 02 cao hơn so với huyết sắc tố trưởng thành, cho phép máu của thai nhi lấy 02 từ máu mẹ trong nhau thai. Ôn lại Hình 49.1 3f HOẠT ĐỘNG 49.2 â€¢ C02 được vận chuyển trong máu chủ yếu dưới dạng ion bicarbonate (HC03â€œ). Xem lại Hình 49.14 Hơi thở được điều hòa như thế nào? “Nhịp thở cơ bản là một chức năng không tự nguyện được tạo ra bởi các tế bào thần kinh trong tủy và được điều chỉnh bởi các trung tâm não cao hơn. Kích thích phản hồi quan trọng nhất đối với nhịp thở là nồng độ C02 trong máu. Ôn lại Hình 49.1 6, 49.17 â€¢ Nhịp thở rất nhạy cảm với phản hồi từ các thụ thể hóa học trên bề mặt bụng của hành tủy và trong thân động mạch cảnh và động mạch chủ trên các mạch lớn rời khỏi tim. Xem lại Hình 49.18 Xem HOẠT ĐỘNG 49.3 để xem lại khái niệm của chương này. 0^ Đi tới phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is49

CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ 1. Phát biểu nào về hệ thống trao đổi khí của loài chim là không đúng? Một. Khí hô hấp không được trao đổi trong túi khí. b. Một con chim có thể đạt được sự trao đổi hoàn toàn 02 từ không khí sang máu hơn con người. c. Không khí đi qua chim' phổi chỉ theo một hướng. d. Bề mặt trao đổi khí ở phổi chim là parabronchi. đ. Một luồng không khí vẫn còn trong hệ thống trong hai chu kỳ thở. 2. Trong hệ thống trao đổi khí của con người, a. phổi và đường thở hoàn toàn xẹp xuống sau khi thở ra mạnh. b. thở ra được điều khiển bởi sự co bóp của cơ hoành. c. Pq2 của máu rời phổi lớn hơn không khí thở ra. d. Lượng không khí được di chuyển trong mỗi nhịp thở trong quá trình thở bình thường, lúc nghỉ ngơi được gọi là tổng dung tích phổi. đ. PCo2 a*r đến phế nang trong quá trình hít vào gần bằng 0, giống như ở không khí bên ngoài. 3. Huyết sắc tố của bào thai người a. cũng giống như của người lớn. b. có ái lực với 02 cao hơn so với huyết sắc tố trưởng thành. c. chỉ có hai tiểu đơn vị protein thay vì bốn. d. được cung cấp bởi các tế bào hồng cầu của người mẹ. đ. có ái lực với BPG cao hơn huyết sắc tố trưởng thành. 4. Hầu hết C02 trong máu được vận chuyển a. trong tế bào chất của hồng cầu. b. khi C02 hòa tan trong huyết tương. c. trong huyết tương dưới dạng ion bicarbonate. d. liên kết với protein huyết tương. đ. trong các tế bào hồng cầu liên kết với huyết sắc tố. 5. Myoglobin a.liên kết 02 ở giá trị Pq2 mà tại đó hemoglobin giải phóng liên kết 02 của nó. b. có ái lực với 02 thấp hơn so với hemoglobin. c. bao gồm bốn chuỗi polypeptide, giống như huyết sắc tố. d. cung cấp nguồn 02 ngay lập tức cho tế bào cơ khi bắt đầu hoạt động. đ. có thể liên kết bốn 02 phân tử cùng một lúc. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Máu của một số loài cá sống ở Nam Cực không có huyết sắc tố. Bạn mong đợi tìm thấy những đặc điểm giải phẫu và hành vi nào ở loài cá này và tại sao sự phân bố của nó chỉ giới hạn ở vùng biển Nam Cực? 7. Ở những bệnh nhân bị khí thũng, các cấu trúc mịn của phế nang bị phá vỡ, dẫn đến hình thành các khoang khí lớn hơn trong phổi. Ngoài ra, mô phổi trở nên kém đàn hồi hơn. Đưa ra ít nhất hai lời giải thích tại sao những bệnh nhân này có khả năng chịu đựng thấp đối với việc tập thể dục. 8. Tại thời điểm nào trong chu kỳ thở, áp lực khoang màng phổi sẽ giảm trong khi áp lực phế nang tăng? Tại thời điểm nào trong chu kỳ thở, áp suất phế nang sẽ dương nhất so với áp suất khí quyển? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Các ngân hàng máu lưu trữ máu toàn phần trong thời gian ngắn hơn nhiều so với lưu trữ huyết tương. Điều này là do khi máu được lưu trữ quá lâu được truyền vào bệnh nhân, nó thực sự có thể làm giảm lượng máu có sẵn cho các mô của bệnh nhân. Tham khảo Hình 9.5 về quá trình đường phân và giải thích tại sao ái lực của hemoglobin với 02 tăng theo thời gian bảo quản. Gợi ý: Hãy nhớ rằng máu toàn phần là mô sống và cần năng lượng, và túi máu là một hệ thống khép kín. Sau đó nghĩ xem loại nhiên liệu nào có thể cung cấp năng lượng trong một hệ thống khép kín.Tham khảo Hình 9.5 về quá trình đường phân và giải thích tại sao ái lực của hemoglobin với 02 tăng theo thời gian bảo quản. Gợi ý: Hãy nhớ rằng máu toàn phần là mô sống và cần năng lượng, và túi máu là một hệ thống khép kín. Sau đó nghĩ xem loại nhiên liệu nào có thể cung cấp năng lượng trong một hệ thống khép kín.Tham khảo Hình 9.5 về quá trình đường phân và giải thích tại sao ái lực của hemoglobin với 02 tăng theo thời gian bảo quản. Gợi ý: Hãy nhớ rằng máu toàn phần là mô sống và cần năng lượng, và túi máu là một hệ thống khép kín. Sau đó nghĩ xem loại nhiên liệu nào có thể cung cấp năng lượng trong một hệ thống khép kín.

1024 CHƯƠNG 49 Trao đổi khí 10. Khi bạn đột ngột di chuyển lên độ cao, bạn nhận thấy kiểu thở bất thường khi đang nghỉ ngơi. Trong một thời gian bạn ngừng thở hoàn toàn; rồi đột nhiên bạn bắt đầu thở gấp trong một thời gian ngắn; sau đó bạn lại ngừng thở. Điều này có thể diễn ra liên tục theo mô hình chu kỳ được gọi là nhịp thở Cheyne-Stokes. Hãy suy nghĩ về những thay đổi trong gradient áp suất riêng phần khi bạn lên độ cao và giải thích cách hệ thống kiểm soát nhịp thở có thể tạo ra kiểu thở này. 11. Lạc đà Nam Mỹ – lạc đà không bướu, lạc đà alpacas, guanacos và vicuñas – có nguồn gốc từ Dãy núi Andes. Trong môi trường sống tự nhiên của những loài động vật có vú này, ở độ cao hơn 5.000 m so với mực nước biển, Pq2 ở dưới 85 mm Hg và Pq2 ở lạc đà? phổi khoảng 50 mm Hg. Huyết sắc tố của những con lạc đà này khác với huyết sắc tố của con người; hình vẽ thể hiện đường cong liên kết/phân ly 02 của huyết sắc tố người và lạc đà không bướu. Một. So với huyết sắc tố của con người, llama hemoglobin có ái lực cao hơn hay thấp hơn với 02? b. Tại sao llama hemoglobin lại có lợi ở độ cao? c. Các đặc tính của llama hemoglobin ảnh hưởng như thế nào đến việc vận chuyển 02 từ máu đến các mô của lạc đà không bướu? i_ i_ i_ i_ i 20 40 60 80 100 Pq2 (mm Hg) Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và đánh giá khác.

50 Hệ tuần hoàn CHƯƠNG 50.1 Tại sao động vật cần hệ tuần hoàn? 50.2 Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã tiến hóa như thế nào? 50.3 Tim động vật có vú hoạt động như thế nào? 50.4 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? 50.5 Hệ thống tuần hoàn được kiểm soát và điều hòa như thế nào? Ngôi sao bóng rổ Trái tim của một vận động viên Reggie Lewis qua đời vì suy tim ở tuổi 27. Mặc dù tình hình y tế chính xác gây ra các vấn đề về tim của Lewis vẫn còn gây tranh cãi, nhưng đã có những bước tiến lớn trong việc chẩn đoán bệnh tim di truyền điều đó có thể đặc biệt nguy hiểm đối với các vận động viên. NGÀY 29 THÁNG 4 NĂM 1993, Boston Celtics gặp Charlotte Hornets trong một trận playoff NBA. Celtics' Ngôi sao Reggie Lewis, 27 tuổi, vừa ghi được 10 điểm sau 3 phút thì ngã người về phía trước và ngã xuống sàn. Bác sĩ của đội đã khám cho anh ấy và cho phép anh ấy trở lại thi đấu. Nhưng đôi chân của Lewis lại "lảo đảo," và anh ấy chỉ chơi một thời gian ngắn. Lewis đã bị chóng mặt khoảng một tháng trước khi xảy ra sự cố playoff. Sau vòng loại trực tiếp, anh ấy đã trải qua cuộc kiểm tra nghiêm ngặt bởi các bác sĩ tim mạch, họ đã chẩn đoán anh ấy mắc chứng rối loạn nhịp tim nguy hiểm (nhịp tim không đều) biểu hiện của cơ tim bị bệnh. Chấp nhận chẩn đoán này đồng nghĩa với việc kết thúc sự nghiệp thể thao chuyên nghiệp của anh ấy và Lewis đã tìm kiếm ý kiến thứ hai. Đội ngũ y tế thứ hai kết luận rằng Lewis đã trải qua nhịp tim không đều thoáng qua do căng thẳng thể thao thông thường. Tình trạng này được cho là do tim to - một tình trạng phổ biến ở các vận động viên có thành tích cao. Vào tháng 7 năm 1993, sau một giờ chơi ném rổ trong trò chơi nhặt đồ, Reggie Lewis ngã gục và chết vì trụy tim. Tim của bạn là một cái bơm cơ bắp, khi nghỉ ngơi, nhịp đập trung bình từ 60 đến 70 lần mỗi phút. Với mỗi nhịp đập, nó lưu thông khoảng 70 ml máu trong cơ thể. Không tính đến công việc hoặc tập thể dục, đó là 300 lít mỗi giờ, 7.200 lít mỗi ngày, 2,6 triệu lít mỗi năm - không có thời gian nghỉ. Suy tim là nguyên nhân gây tử vong hàng đầu ở Hoa Kỳ, chiếm khoảng 1/4 (khoảng 600.000) số ca tử vong mỗi năm. Suy tim thường gặp nhất là do tắc nghẽn các mạch máu cung cấp máu cho cơ tim và nguy cơ mắc bệnh tăng lên theo tuổi tác. Nhưng suy tim cũng là nguyên nhân gây tử vong hàng đầu ở các vận động viên trẻ. Ở các vận động viên, nguyên nhân phổ biến nhất gây suy tim không phải do mạch máu bị tắc mà là do đột biến gen ảnh hưởng đến các protein co bóp của tim. Đột biến này có thể dẫn đến sự dày lên của thành tim. Khoảng 0,5% dân số có đột biến này; hầu hết đều không biết về nó và hầu hết sống cả đời mà không có triệu chứng. Chẩn đoán đang được cải thiện. Năm 2008, Cuttino Mobley, 33 tuổi, tuyên bố từ giã bóng rổ sau khi khám sức khỏe cho thấy chứng rối loạn nhịp tim và chụp MRI cho thấy thành tim có triệu chứng dày lên. "Chụp MRI đã cứu mạng tôi," Mobley nói. Làm thế nào căn bệnh tim do đột biến tương tự lại có thể gây tử vong cho một vận động viên nhưng lại vô hại đối với hầu hết những người khác? Xem câu trả lời ở trang 1046.


4:48
67
66
35
CELTICS

1026 CHƯƠNG 50 Hệ tuần hoàn Tại sao động vật cần hệ tuần hoàn? Hệ thống tuần hoàn bao gồm một máy bơm cơ (tim), chất lỏng (máu) và một loạt các ống dẫn (mạch máu) qua đó chất lỏng có thể được bơm đi khắp cơ thể. Tim, máu và mạch máu còn được gọi chung là hệ thống tim mạch (tiếng Hy Lạp kardia, "tim"; tiếng Latin vasculum, "mạch"). Chức năng của hệ tuần hoàn là vận chuyển mọi thứ đi khắp cơ thể. Các chương trước đã thảo luận về cách hệ thống tuần hoàn vận chuyển nhiệt, hormone, khí hô hấp, tế bào máu, tiểu cầu, tế bào và phân tử của hệ thống miễn dịch. Các chương tiếp theo sẽ bổ sung chất dinh dưỡng và chất thải vào danh sách đó. Trong phần này chúng ta sẽ mô tả các loại hệ tuần hoàn chung ở động vật. Một số động vật không có hệ tuần hoàn. Sinh vật đơn bào phục vụ mọi nhu cầu của chúng thông qua trao đổi trực tiếp với môi trường. Những sinh vật như vậy được tìm thấy chủ yếu trong môi trường dưới nước hoặc trên cạn rất ẩm ướt. Tương tự, nhiều sinh vật thủy sinh đa bào có kích thước nhỏ hoặc đủ mỏng để tất cả các tế bào của chúng đều gần gũi với môi trường bên ngoài. Những loài như vậy có thể không có hệ tuần hoàn vì chất dinh dưỡng, khí hô hấp và chất thải có thể khuếch tán trực tiếp giữa các tế bào của cơ thể chúng và môi trường. Tế bào của một số động vật đa bào dưới nước lớn hơn không có hệ tuần hoàn được phục vụ bởi các khoang trung tâm phân nhánh cao gọi là hệ thống mạch máu đưa môi trường bên ngoài vào động vật. Tất cả các tế bào của miếng bọt biển đều tiếp xúc hoặc rất gần với nước bao quanh con vật và lưu thông qua khoang trung tâm của nó (xem Hình 49. IB). Những động vật rất nhỏ không có hệ tuần hoàn có thể duy trì mức độ trao đổi chất và hoạt động cao, nhưng những động vật lớn hơn không có hệ tuần hoàn như bọt biển, sứa và giun dẹp có xu hướng không hoạt động, chậm chạp hoặc thậm chí ít vận động. Tuy nhiên, những động vật lớn, năng động cần có hệ tuần hoàn. Hệ tuần hoàn có thể mở hoặc đóng. Các tế bào của động vật lớn, di động được hỗ trợ bởi dịch ngoại bào. Tất cả các chất dinh dưỡng - oxy, nhiên liệu, các phân tử thiết yếu - đều đến từ chất lỏng đó và các chất thải của quá trình chuyển hóa tế bào sẽ đi vào đó. Hệ thống tuần hoàn có các buồng cơ, hoặc tim, giúp di chuyển chất lỏng ngoại bào đi khắp cơ thể. Trong hệ tuần hoàn hở, dịch ngoại bào giống như dịch trong hệ tuần hoàn và được gọi là tan máu. Chất lỏng này rời khỏi các mạch của hệ tuần hoàn, thẩm thấu giữa các tế bào và qua các mô, sau đó chảy ngược vào tim hoặc các mạch của hệ tuần hoàn để được bơm ra ngoài một lần nữa. Ngược lại, hệ tuần hoàn kín chứa hoàn toàn chất lỏng tuần hoàn (máu) trong một hệ thống mạch máu liên tục. Các tế bào máu và các phân tử lớn vẫn ở trong hệ thống, nhưng nước và các chất hòa tan có trọng lượng phân tử thấp rò rỉ ra khỏi các mạch nhỏ nhất, các mao mạch,có tính thấm cao. Ở động vật có hệ tuần hoàn kín, dịch ngoại bào dùng để chỉ cả chất lỏng trong hệ tuần hoàn và chất lỏng bên ngoài nó. Chất lỏng trong hệ tuần hoàn là huyết tương; chất lỏng xung quanh tế bào là dịch kẽ (xem Hình 40.1). Một người nặng 70 kg có tổng thể tích dịch ngoại bào khoảng 14 lít. Chưa đến một phần tư trong số đó - khoảng 3 lít - là huyết tương. Hệ thống tuần hoàn mở di chuyển chất lỏng ngoại bào Hệ thống tuần hoàn mở được tìm thấy ở động vật chân đốt, động vật thân mềm và một số nhóm động vật không xương sống khác. Trong những hệ thống này, một máy bơm cơ, hay còn gọi là tim, giúp di chuyển chất tan máu qua các mạch dẫn đến các vùng khác nhau của cơ thể. Chất lỏng rời khỏi mạch để lọc qua các mô trước khi quay trở lại tim. Ở động vật chân đốt tổng quát được trình bày trong Hình 50.1 A, chất lỏng quay trở lại trực tiếp vào tim thông qua các lỗ gọi là lỗ. Ostia có các van cho phép tan máu đi vào tim đang thư giãn nhưng ngăn nó chảy ngược chiều khi tim co bóp. Ở động vật thân mềm, các mạch hở thu thập huyết tán từ các vùng khác nhau của cơ thể và đưa về tim (Hình 50.1 B). Để bạn không nghĩ rằng hệ thống tuần hoàn mở không hiệu quả và chỉ có thể hỗ trợ lối sống chậm chạp như của động vật thân mềm, hãy nhớ rằng những con cua chạy dọc bãi biển, những chiếc áo khoác màu vàng vo ve quanh chuyến dã ngoại của bạn và những con bọ cạp lao qua sa mạc đều có hệ thống tuần hoàn mở. Hệ thống tuần hoàn kín lưu thông máu qua hệ thống mạch máu Trong hệ thống tuần hoàn kín, hệ thống mạch máu giữ cho máu lưu thông tách biệt khỏi dịch kẽ. Máu được bơm qua hệ thống mạch máu này bởi một hoặc nhiều trái tim cơ bắp và một số thành phần của máu không bao giờ rời khỏi mạch. Hệ thống tuần hoàn kín đặc trưng cho động vật có xương sống và một số nhóm động vật không xương sống, trong số đó có giun đốt. Một ví dụ đơn giản về hệ tuần hoàn kín là giun đất (Hình 50.1 C). Một mạch máu lớn ở bụng mang máu từ đầu trước đến đầu sau của giun. Các mạch nhỏ hơn phân nhánh và vận chuyển máu đến các mạch thậm chí còn nhỏ hơn phục vụ các mô ở từng đoạn cơ thể. Trong các mạch máu nhỏ nhất, khí hô hấp, chất dinh dưỡng và chất thải trao đổi chất khuếch tán giữa máu và dịch kẽ. Sau đó, máu chảy từ các mạch này vào các mạch lớn hơn dẫn vào một mạch lớn ở lưng, mang máu từ phần sau đến phần trước của cơ thể. Năm cặp mạch cơ nối các mạch lớn ở lưng và bụng ở đầu trước, do đó hoàn thành mạch. Mạch lưng và năm mạch nối

đóng vai trò là trái tim của giun đất; sự co bóp của chúng giữ cho máu lưu thông. Hướng tuần hoàn được xác định bởi các van một chiều ở lưng và các mạch nối. Hệ thống tuần hoàn kín có một số ưu điểm so với hệ thống tuần hoàn mở:â € ¢ Chất lỏng có thể chảy qua các mạch nhanh hơn so với các khoảng gian bào và do đó có thể vận chuyển chất dinh dưỡng và chất thải đến và đi từ các mô nhanh hơn.

(A) Động vật chân đốt 50.2 Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã tiến hóa như thế nào? 1027 Hệ thống tiêu hóa ~ t ~ ~\ Dịch ngoại bào (hemolymph) của động vật chân đốt thấm qua các mô và đi vào tim qua các lỗ gọi là Ostia. tim (B) Nhuyễn thể Ở động vật thân mềm, một hệ thống mạch dẫn lưu các khoảng gian bào và đưa máu tan về tim, v _ _ _ v Dạ dày Ruột Cơ chân (C) Giun Annelid Vị trí trao đổi vật chất giữa máu và dịch kẽ Trong giun đốt, trái tim cơ bắp bơm máu qua một hệ thống mạch kín. Mạch bụng (mạch nối) 50.1 Hệ tuần hoàn Động vật chân đốt, được minh họa ở đây bởi côn trùng (A) và động vật thân mềm như trai (B) có hệ tuần hoàn mở. Máu huyết được bơm bởi một quả tim hình ống và dẫn đến các vùng khác nhau của cơ thể thông qua các mạch mở vào các khoảng gian bào. (C) Các loài giun đốt như giun đất có hệ tuần hoàn khép kín, trong đó các thành phần tế bào và đại phân tử của máu bị giới hạn trong một hệ thống mạch máu và máu được bơm qua các mạch đó bởi một hoặc nhiều trái tim cơ bắp. • Bằng cách thay đổi đường kính (và do đó là sức cản) của các mạch cụ thể, các hệ thống khép kín có thể kiểm soát dòng máu đến các mô và cơ quan chọn lọc để phù hợp với nhu cầu của chúng. Các tế bào chuyên biệt và các phân tử lớn hỗ trợ vận chuyển hormone và chất dinh dưỡng có thể được giữ lại trong mạch nhưng có thể thả hàng hóa của chúng vào các mô khi cần thiết. Với tất cả những "lợi thế" của hệ tuần hoàn kín, bạn có thể thắc mắc làm thế nào một số loài có hệ tuần hoàn hở có thể duy trì mức độ hoạt động cao như vậy. Trong trường hợp côn trùng, câu trả lời rất rõ ràng: côn trùng không phụ thuộc vào hệ tuần hoàn để trao đổi khí hô hấp (xem Chương 49). Hệ thống mở của một số loài khác, chẳng hạn như cua được đề cập ở trên, bao gồm các hệ thống mạch phức tạp có thể điều khiển sự di chuyển của chất lỏng mô từ bộ phận này của cơ thể động vật sang bộ phận khác. RECAP Hệ thống tuần hoàn bao gồm một máy bơm và một bộ mạch hở hoặc đóng mà qua đó chất lỏng vận chuyển oxy, chất dinh dưỡng, chất thải và nhiều loại chất khác. ™ Hệ thống tuần hoàn là hệ thống vận chuyển. Họ vận chuyển những gì? Xem trang. 1026 â€¢ Tại sao nhiều loài có hệ tuần hoàn hở lại khá hạn chế về hoạt động trao đổi chất và tại sao hạn chế này không áp dụng cho côn trùng? Xem trang. 1026 và Hình 50.1 â€¢ Một số ưu điểm của hệ tuần hoàn kín là gì? Xem trang 1026-1027 Phần tổng quan về hệ thống mở và đóng được tìm thấy ở các động vật không xương sống đã giới thiệu một số khái niệm cơ bản về hệ thống tuần hoàn. Tiếp theo chúng ta sẽ chuyển sang mô tả hệ tuần hoàn khép kín của động vật có xương sống. Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã tiến hóa như thế nào? Động vật có xương sống có hệ tuần hoàn khép kín và tim có từ hai ngăn trở lên. Khi buồng tim co bóp, nó sẽ ép máu, gây áp lực. Máu sau đó chảy ra khỏi tim và vào mạch, nơi áp lực thấp hơn.Sức cản dòng chảy trong mạch làm tiêu tan áp lực do tim truyền vào máu. Van một chiều ngăn chặn dòng máu chảy ngược khi tim chuyển động giữa co bóp và thư giãn. Khi chúng ta khám phá những đặc điểm của hệ tuần hoàn ở các lớp động vật có xương sống khác nhau, một chủ đề tiến hóa chung sẽ xuất hiện: khi hệ tuần hoàn trở nên phức tạp hơn, máu chảy đến các cơ quan trao đổi khí (mang hoặc phổi; xem Chương 49) ngày càng trở nên tách biệt. từ máu chảy đến phần còn lại của cơ thể. Ở cá, loài động vật có xương sống lâu đời nhất về mặt phát sinh gen, máu được bơm từ tim đến mang, sau đó đến các mô của cơ thể và quay trở lại tim - một mạch duy nhất. Ở chim và động vật có vú, máu được bơm từ tim đến phổi và quay trở lại tim theo vòng tuần hoàn phổi, sau đó từ tim đến phần còn lại của cơ thể và quay trở lại tim theo vòng tuần hoàn hệ thống. Ở tất cả các loài động vật có xương sống khác, chúng ta thấy có nhiều cách thích nghi khác nhau để tách dòng máu đi vào các mạch phổi và hệ thống. Cả hai mạch phổi và hệ thống đều bắt đầu bằng các mạch gọi là động mạch mang máu ra khỏi tim. Động mạch

1028 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn phân nhánh thành các mạch nhỏ hơn gọi là tiểu động mạch đưa máu vào các mao mạch. Mao mạch là những mạch nhỏ có thành mỏng, nơi vật chất được trao đổi giữa máu và dịch mô. Các mạch nhỏ gọi là tĩnh mạch dẫn lưu các mao mạch. Các tĩnh mạch hợp lại để tạo thành các mạch lớn hơn gọi là tĩnh mạch, cuối cùng đưa máu trở lại tim. Chúng ta có thể theo dõi lịch sử tiến hóa của hệ tuần hoàn ở động vật có xương sống bằng cách so sánh hệ tuần hoàn của cá vây tia, cá phổi, động vật lưỡng cư, bò sát không phải chim, chim và động vật có vú. Tuần hoàn ở cá là một mạch đơn. Tim cá có bốn ngăn. Máu trở

về từ tất cả các bộ phận của cơ thể sẽ tụ lại trong xoang tĩnh mạch, chảy vào tâm nhĩ cơ. Khi tâm nhĩ co lại, nó sẽ bơm máu vào buồng cơ nhiều hơn là tâm thất. Sự co bóp của tâm thất đẩy máu vào phần cuối cùng của tim cá, động mạch hành, là một buồng có tính đàn hồi cao. Áp lực do tâm thất truyền vào máu làm căng các động mạch hành, và sự co giãn đàn hồi của nó làm giảm dao động huyết áp do tim đập. Máu động mạch rời khỏi động mạch hành dưới áp lực sẽ chảy qua mang, nơi trao đổi khí hô hấp. Máu rời khỏi mang sẽ tập trung ở động mạch lưng lớn, động mạch chủ, phân phối máu đến các động mạch và tiểu động mạch nhỏ hơn dẫn đến tất cả các cơ quan và mô của cơ thể. Trong các mô, máu chảy qua các mao mạch nhỏ, tập trung ở các tiểu tĩnh mạch và tĩnh mạch, và cuối cùng quay trở lại xoang tĩnh mạch của tim. Dòng máu một chiều trong mạch này được kích hoạt bởi các van một chiều giữa xoang tĩnh mạch và tâm nhĩ, giữa tâm nhĩ và tâm thất, giữa tâm thất và hành động mạch. â–¡ Máu được oxy hóa â–¡ Máu khử oxy Mang Cá có một trái tim với bốn buồng: xoang tĩnh mạch, tâm nhĩ, tâm thất và củ động mạch. Các mao mạch hệ thống Động mạch chủ Hầu hết áp lực truyền vào máu do sự co bóp của tâm thất bị tiêu tán do sự cản trở dòng chảy trong nhiều không gian hẹp ở các phiến mang. Do đó, máu rời mang và đi vào động mạch chủ ở áp suất thấp, hạn chế khả năng hệ tuần hoàn của cá cung cấp oxy và chất dinh dưỡng cho các mô. Tuy nhiên, hạn chế về huyết áp động mạch này dường như không hạn chế khả năng bơi lội. Một số loài, chẳng hạn như cá ngừ và cá marlin, có thể bơi với tốc độ cao đáng kể trong khoảng cách xa. Quá trình tiến hóa từ thở dưới nước sang thở không khí có những hậu quả quan trọng đối với hệ tuần hoàn của động vật có xương sống. Có thể thấy một ví dụ về cách hệ thống thay đổi để phục vụ phổi nguyên thủy ở cá phổi châu Phi. Cá phổi đã tiến hóa thành cơ quan thở khí. Cá phổi thường xuyên tiếp xúc với nước có hàm lượng oxy thấp hoặc trong các tình huống môi trường nước của chúng khô cạn.Sự thích ứng để giải quyết những tình trạng này là sự xuất hiện của ruột đóng vai trò như một lá phổi. Phổi chứa nhiều mạch máu có thành mỏng nên máu chảy qua các mạch này có thể lấy oxy từ không khí đưa vào phổi. Tâm thất Tâm nhĩ Tim cá phổi có tâm nhĩ được chia một phần. Bên trái nhận máu giàu oxy từ phổi; phía bên phải nhận máu khử oxy từ cơ thể. Bỏ qua mang Mạch phổi Động mạch chủ lưng Mao mạch phổi Mạch hệ thống Các mao mạch hệ thống Hệ thống tuần hoàn của cá phổi tận dụng được cơ quan mới này như thế nào? Ở cá, mang được sắp xếp trên các cung mang hỗ trợ (xem Hình 49.5). Máu chảy vào cung mang ở tiểu động mạch hướng tâm và rời khỏi tiểu động mạch đi. Ở cá phổi, các mạch máu ở cặp động mạch mang sau đã được biến đổi để trở thành ống dẫn máu đến phổi có trở kháng thấp và một mạch mới mang máu giàu oxy từ phổi trở về tim. Ngoài ra, hai cung mang trước đã mất mang và các mạch máu của chúng đưa máu từ tim trực tiếp đến động mạch chủ lưng. Bởi vì một số vòm mang giữ lại mang nên cá phổi châu Phi có thể thở không khí hoặc nước. Tim của cá phổi tách một phần dòng máu của nó thành các mạch phổi và hệ thống; nó có một tâm nhĩ được chia một phần. Bên trái nhận máu đã được oxy hóa từ phổi và bên phải nhận máu đã khử oxy từ xoang tĩnh mạch. Hai dòng máu này hầu như tách biệt khi chúng chảy qua tâm thất và hành động mạch. Kết quả là, máu giàu oxy chủ yếu đi đến các động mạch mang trước dẫn đến động mạch chủ lưng, và máu thiếu oxy chủ yếu đi đến các cung mang khác có chức năng mang cũng như đến các động mạch mang phục vụ cho phổi. Chúng ta có thể kết luận rằng phổi của cá phổi tiến hóa như một phương tiện bổ sung lượng oxy hấp thụ từ mang. Khi nước có oxy, cá phổi có thể lấy oxy qua mang; nhưng ở vùng nước thiếu oxy, nó có thể phụ thuộc vào việc lấy oxy từ phổi. Những biến đổi liên quan của cá phổicác mạch máu ở cặp động mạch mang sau đã được sửa đổi để trở thành ống dẫn máu đến phổi có trở kháng thấp và một mạch mới mang máu giàu oxy từ phổi trở lại tim. Ngoài ra, hai cung mang trước đã mất mang và các mạch máu của chúng đưa máu từ tim trực tiếp đến động mạch chủ lưng. Bởi vì một số vòm mang giữ lại mang nên cá phổi châu Phi có thể thở không khí hoặc nước. Tim của cá phổi tách một phần dòng máu của nó thành các mạch phổi và hệ thống; nó có một tâm nhĩ được chia một phần. Bên trái nhận máu đã được oxy hóa từ phổi và bên phải nhận máu đã khử oxy từ xoang tĩnh mạch. Hai dòng máu này hầu như tách biệt khi chúng chảy qua tâm thất và hành động mạch. Kết quả là, máu giàu oxy chủ yếu đi đến các động mạch mang trước dẫn đến động mạch chủ lưng, và máu thiếu oxy chủ yếu đi đến các cung mang khác có chức năng mang cũng như đến các động mạch mang phục vụ cho phổi. Chúng ta có thể kết luận rằng phổi của cá phổi tiến hóa như một phương tiện bổ sung lượng oxy hấp thụ từ mang. Khi nước có oxy, cá phổi có thể lấy oxy qua mang; nhưng ở vùng nước thiếu oxy, nó có thể phụ thuộc vào việc lấy oxy từ phổi. Những biến đổi liên quan của cá phổicác mạch máu ở cặp động mạch mang sau đã được sửa đổi để trở thành ống dẫn máu đến phổi có trở kháng thấp và một mạch mới mang máu giàu oxy từ phổi trở lại tim. Ngoài ra, hai cung mang trước đã mất mang và các mạch máu của chúng đưa máu

từ tim trực tiếp đến động mạch chủ lưng. Bởi vì một số vòm mang giữ lại mang nên cá phổi châu Phi có thể thở không khí hoặc nước. Tim của cá phổi tách một phần dòng máu của nó thành các mạch phổi và hệ thống; nó có một tâm nhĩ được chia một phần. Bên trái nhận máu đã được oxy hóa từ phổi và bên phải nhận máu đã khử oxy từ xoang tĩnh mạch. Hai dòng máu này hầu như tách biệt khi chúng chảy qua tâm thất và hành động mạch. Kết quả là, máu giàu oxy chủ yếu đi đến các động mạch mang trước dẫn đến động mạch chủ lưng, và máu thiếu oxy chủ yếu đi đến các cung mang khác có chức năng mang cũng như đến các động mạch mang phục vụ cho phổi. Chúng ta có thể kết luận rằng phổi của cá phổi tiến hóa như một phương tiện bổ sung lượng oxy hấp thụ từ mang. Khi nước có oxy, cá phổi có thể lấy oxy qua mang; nhưng ở vùng nước thiếu oxy, nó có thể phụ thuộc vào việc lấy oxy từ phổi. Những biến đổi liên quan của cá phổi

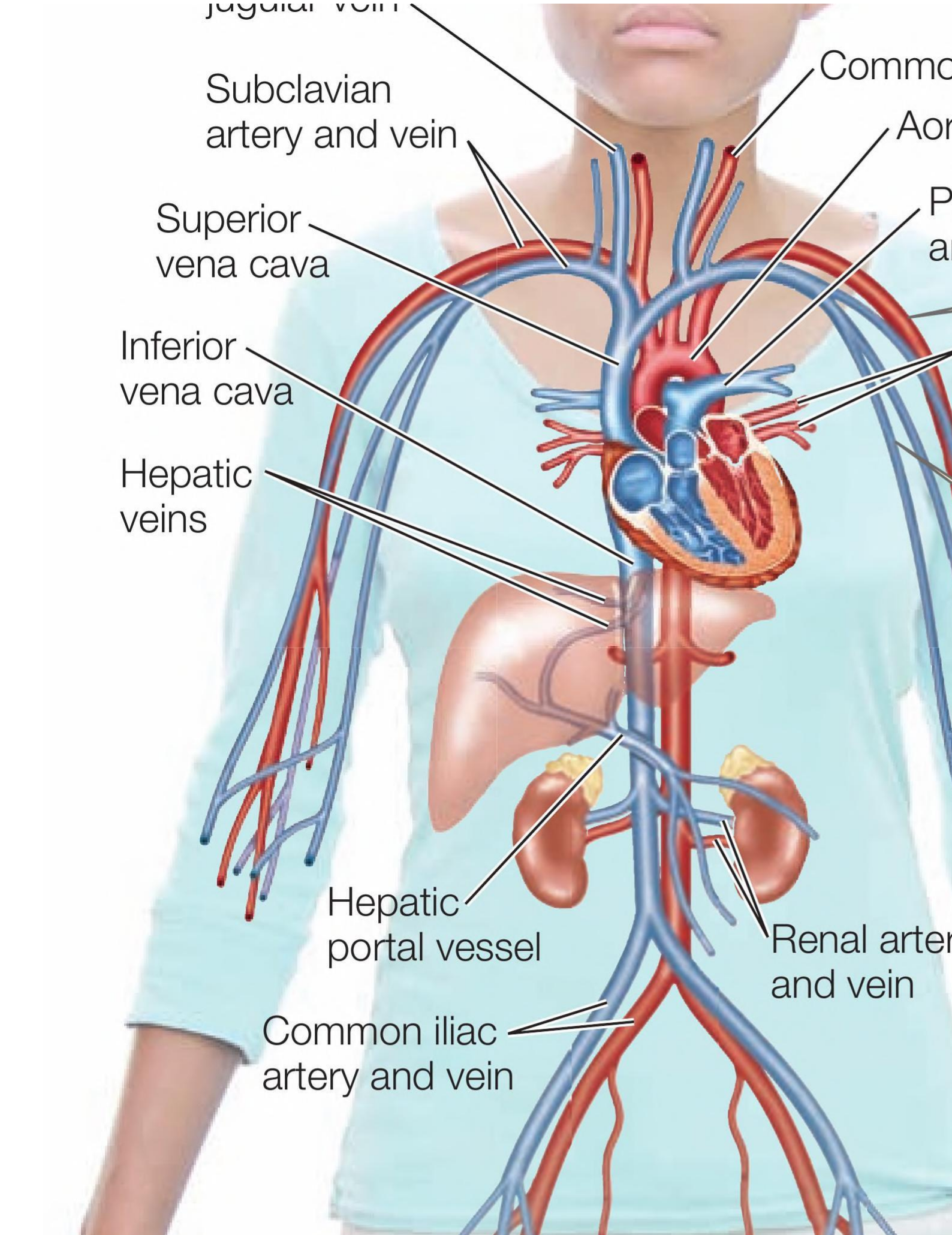
50.2 Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã tiến hóa như thế nào? Hệ thống mạch máu 1029 tạo tiền đề cho sự phát triển của các tuần hoàn phổi và hệ thống riêng biệt ở động vật có xương sống cao hơn. Động vật lưỡng cư có sự tách biệt một phần tuần hoàn hệ thống và tuần hoàn phổi Ở động vật lưỡng cư trưởng thành, một tâm thất duy nhất bơm máu đến phổi và phần còn lại của cơ thể, nhưng hai tâm nhĩ nhận máu quay trở lại tim. Tâm nhĩ trái nhận máu đã được oxy hóa từ phổi và tâm nhĩ phải nhận máu đã khử oxy từ cơ thể. Mạch phổi Ở động vật lưỡng cư trưởng thành, mạch phổi và hệ thống được tách biệt một phần. Tim có ba buồng. 1 _ Mạch hệ thống Vì cả hai tâm nhĩ đều đưa máu đến cùng một tâm thất nên máu được oxy hóa và máu khử oxy có thể trộn lẫn với nhau, trong trường hợp đó máu đi đến các mô sẽ không mang đầy đủ oxy. Tuy nhiên, sự hòa trộn bị hạn chế vì đặc điểm giải phẫu của tâm thất điều khiển dòng máu khử oxy từ tâm nhĩ phải đến vòng tuần hoàn phổi và dòng máu giàu oxy từ tâm nhĩ trái đến động mạch chủ. Việc tách biệt một phần tuần hoàn phổi và tuần hoàn hệ thống có ưu điểm là cho phép máu đến các mô tránh được sự sụt giảm áp suất lớn xảy ra trong cơ quan trao đổi khí. Máu rời khỏi tim lưỡng cư đến các mô sẽ di chuyển trực tiếp đến động mạch chủ và từ đó đến cơ thể, ở áp suất cao hơn so với khi nó chảy qua phổi lần đầu tiên. Động vật lưỡng cư có một cách thích nghi khác để cung cấp oxy cho máu: chúng có thể nhận một lượng oxy đáng kể trong máu chảy qua các mạch máu nhỏ trên da. Loài bò sát có khả năng kiểm soát tuần hoàn phổi và hệ thống rất tốt Như đã mô tả ở Chương 33, các loài bò sát bao gồm rùa, rắn, thằn lằn, cá sấu và chim (xem Hình 33.20). Cá sấu và chim có hệ thống tim mạch với hai tâm thất tách biệt hoàn toàn, tạo nên một quả tim bốn ngăn. Tất cả các loài bò sát khác đều có tâm thất không được tách biệt hoàn toàn thành buồng trái và buồng phải. Hãy xem xét hành vi, hệ sinh thái và sinh lý của các loài bò sát biến nhiệt (tức là ngoại trừ các loài chim). Nhiều loài là động vật năng động, mạnh mẽ và nhanh nhẹn, nhưng hoạt động của chúng diễn ra theo từng đợt xen kẽ với thời gian dài không hoạt động. Vào những thời điểm này â–¡ Máu được oxy hóa â–¡ Máu được khử oxy | Động vật máu hỗn hợp' tốc độ trao đổi chất thấp hơn nhiều so với tốc độ trao đổi chất khi nghỉ ngơi của các loài chim và động vật có vú thu nhiệt. Phạm vi nhu cầu trao đổi chất trong sinh thái đến các loài bò sát nhiệt rất lớn đến mức chúng không cần phải thở liên tục. Một số loài là những thợ lặn giỏi và dành thời gian dài dưới nước, nơi chúng không thể hít thở không khí. Khi những con vật này không thở, chúng sẽ lãng phí năng lượng để bơm máu qua phổi. Vì vậy, chúng đã phát triển khả năng đưa máu đến phổi và phần còn lại của cơ thể khi chúng thở, nhưng khi chúng không thở,chúng có thể đi vòng qua phổi và bơm toàn bộ máu đi khắp cơ thể. Làm thế nào để họ làm điều này? Ở các loài bò sát biến nhiệt có tim ba ngăn - tức là rùa, rắn và thằn lằn - tâm thất được chia một phần thành hai nửa trái và phải bởi một vách ngăn. Máu được oxy hóa từ phổi đi vào bên trái tâm thất qua tâm nhĩ trái. Máu khử oxy từ cơ thể đi vào bên phải tâm thất qua tâm nhĩ phải. Những loài này có hai động mạch chủ, trái và phải. Động mạch chủ trái được đặt ở vị trí sao cho nó nhận được máu giàu oxy từ phía bên trái của tâm thất. Tuy nhiên, động mạch chủ phải được đặt ở vị trí sao cho nó có thể nhận máu từ bên phải hoặc bên trái của tâm thất. Mao mạch phổi Trong trái tim 3 ngăn của loài bò sát, tâm thất được chia một phần bởi một vách ngăn, dẫn máu đã được oxy hóa đến cơ thể và máu đã khử oxy đến phổi. Động mạch chủ phải Tâm nhĩ trái Động mạch chủ trái Tâm nhĩ phải Tâm thất Các mao mạch hệ thống Khi động vật hít thở không khí, sức cản trong mạch phổi thấp hơn sức cản trong mạch hệ thống, do đó máu từ bên phải tâm thất có xu hướng chảy vào động mạch phổi hơn là động mạch chủ phải. Khi con vật không thở, mạch phổi co lại, sức cản trong mạch phổi tăng lên và máu từ bên phải tâm thất có xu hướng chảy vào động mạch chủ phải. Kết quả là máu từ cả hai bên tâm thất chảy qua cả hai động mạch chủ vào hệ thống tuần hoàn. Cá sấu, giống như chim, có hai tâm thất hoàn toàn tách biệt. Không giống như loài chim, chúng có

hai động mạch chủ, một động mạch xuất phát từ mỗi tâm thất. Nhưng có một mối liên hệ giữa hai động mạch chủ ngay khi chúng rời khỏi tim, và mối liên hệ này cho phép chúng thay đổi tỷ lệ máu đi đến các mạch phổi và hệ thống. Khi một con cá sấu hoặc cá sấuvì vậy máu từ bên phải tâm thất có xu hướng chảy vào động mạch phổi hơn là động mạch chủ phải. Khi con vật không thở, mạch phổi co lại, sức cản trong mạch phổi tăng lên và máu từ bên phải tâm thất có xu hướng chảy vào động mạch chủ phải. Kết quả là máu từ cả hai bên tâm thất chảy qua cả hai động mạch chủ vào hệ thống tuần hoàn. Cá sấu, giống như chim, có hai tâm thất hoàn toàn tách biệt. Không giống như loài chim, chúng có hai động mạch chủ, một động mạch xuất phát từ mỗi tâm thất. Nhưng có một mối liên hệ giữa hai động mạch chủ ngay khi chúng rời khỏi tim, và mối liên hệ này cho phép chúng thay đổi tỷ lệ máu đi đến các mạch phổi và hệ thống. Khi một con cá sấu hoặc cá sấuvì vậy máu từ bên phải tâm thất có xu hướng chảy vào động mạch phổi hơn là động mạch chủ phải. Khi con vật không thở, mạch phổi co lại, sức cản trong mạch phổi tăng lên và máu từ bên phải tâm thất có xu hướng chảy vào động mạch chủ phải. Kết quả là máu từ cả hai bên tâm thất chảy qua cả hai động mạch chủ vào hệ thống tuần hoàn. Cá sấu, giống như chim, có hai tâm thất hoàn toàn tách biệt. Không giống như loài chim, chúng có hai động mạch chủ, một động mạch xuất phát từ mỗi tâm thất. Nhưng có một mối liên hệ giữa hai động mạch chủ ngay khi chúng rời khỏi tim, và mối liên hệ này cho phép chúng thay đổi tỷ lệ máu đi đến các mạch phổi và hệ thống. Khi một con cá sấu hoặc cá sấu

1030 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn đang thở và sức cản trong mạch phổi thấp, áp lực ngược từ tâm thất trái mạnh hơn sẽ đóng van giữa tâm thất phải và động mạch chủ phải, buộc toàn bộ máu từ tâm thất phải chảy vào mạch phổi. Khi con vật ngừng thở, mạch phổi co lại, sức cản trong mạch phổi tăng lên và máu từ tâm thất phải chảy vào động mạch chủ phải. Khả năng dẫn máu đến các mạch phổi hoặc hệ thống của tất cả các loài bò sát biến nhiệt này có khả năng thích ứng cao với lối sống thở ngắt quãng của chúng. â–¡ Máu được oxy hóa â–¡ Máu khử oxy]] Máu hỗn hợp Mao mạch phổi Cá sấu có tâm thất phân chia hoàn toàn, nhưng chúng có thể chuyển máu đến phổi hoặc mạch hệ thống một cách có chọn lọc thông qua kết nối giữa hai động mạch chủ. Động mạch chủ phải ^Tâm nhĩ trái Tâm thất trái Các mao mạch hệ thống Chim và động vật có vú có mạch phổi và hệ thống hoàn toàn tách biệt. Tim bốn ngăn của chim và động vật có vú có mạch phổi và mạch hệ thống hoàn toàn riêng biệt. Các mạch riêng biệt có một số lợi thế đối với những động vật hoạt động có tốc độ trao đổi chất cao liên tục này: • Máu được oxy hóa và máu khử oxy không thể trộn lẫn với nhau; do đó mạch hệ thống luôn nhận được máu có hàm lượng oxy cao nhất. ™ Sự trao đổi khí hô hấp được tối đa hóa do máu có hàm lượng oxy thấp nhất và hàm lượng C02 cao nhất được đưa đến phổi. ™ Các mạch hệ thống và mạch phổi riêng biệt có thể hoạt động ở các áp suất khác nhau. Các mô của chim và động vật có vú có nhu cầu dinh dưỡng cao và do đó mật độ mạch máu rất cao, đòi hỏi tim phải tạo ra huyết áp cao để tưới máu cho tất cả các mạch trong hệ thống tuần hoàn. Mạch phổi của những động vật này nhận được lưu lượng máu tương đương với mạch hệ thống, nhưng phổi có ít mạch máu hơn nhiều. Do đó, mạch phổi của chim và động vật có vú có thể hoạt động ở áp suất thấp hơn và trái tim bốn ngăn giúp điều đó trở nên khả thi. Chuyển đến Hoạt động 50.1 Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống Lifel 0e.com/ac50.1 TÓM TẮT Hệ thống tuần hoàn kín của động vật có xương sống đã phát triển từ một hệ thống mạch đơn ở cá đến các mạch phổi và hệ thống riêng biệt ở chim và động vật có vú. â € ¢ Giải thích tại sao cá không thể cung cấp máu cho các mô của chúng ở áp suất cao. Xem trang. 1028 – Bằng cách so sánh hệ thống tuần hoàn của cá phổi và lưỡng cư, hãy giải thích làm thế nào một trái tim có hai tâm nhĩ riêng biệt có thể tiến hóa như thế nào. Xem trang 1028-1029 – Một số ưu điểm của hệ thống tuần hoàn phổi và hệ thống riêng biệt là gì? Xem trang 1029-1030 Tim của động vật có vú hoạt động như thế nào? Động vật có vú có trái tim bao gồm tâm nhĩ phải và tâm nhĩ trái, tâm thất phải và tâm thất trái. Chúng ta có thể lấy trái tim con người làm ví dụ (Hình 50.2). Tâm thất phải bơm máu qua mạch phổi và tâm thất trái bơm máu qua mạch hệ thống. Van một chiều giữa tâm nhĩ và tâm thất,van nhĩ thất (AV), ngăn chặn dòng máu chảy ngược vào tâm nhĩ khi tâm thất co. Van phổi và van động mạch chủ, van một chiều giữa tâm thất và động mạch chính, ngăn chặn dòng máu chảy ngược vào tâm thất khi chúng thư giãn. Trong phần này chúng ta sẽ mô tả dòng máu qua tim và cơ thể, đồng thời kiểm tra các đặc tính điện độc đáo của cơ tim dẫn đến sự co bóp nhịp nhàng của tim. â–¡ Máu được oxy hóa â–¡ Máu khử oxy Chim và động vật có vú có tim bốn ngăn. Mạch phổi và hệ thống của chúng hoàn toàn tách biệt. Mao mạch phổi Tâm thất trái Tâm thất phải Các mao mạch hệ thống Máu chảy từ tim phải đến phổi, tim trái đến cơ thể Tâm nhĩ phải của tim

nhận máu đã khử oxy từ tĩnh mạch chủ trên (trên) và tĩnh mạch chủ dưới (dưới) (xem Hình 1). 50.2) – các tĩnh mạch lớn thu thập máu lần lượt trở về tim từ phần trên và phần dưới cơ thể. Các tĩnh mạch của tim cũng đổ vào tâm nhĩ phải. Từ tâm nhĩ phải, máu chảy qua van AV phải vào tâm thất phải. Hầu hết việc lấp đầy tâm thất là kết quả của dòng chảy thụ động trong khi tim thư giãn giữa các nhịp đập. Ngay khi kết thúc giai đoạn làm đầy tâm thất thụ động này, tâm nhĩ co lại và bổ sung thêm một ít máu vào tâm thất.

50.3 Tim động vật có vú hoạt động như thế nào? 1031 Tĩnh mạch cảnh trong Động mạch và tĩnh mạch dưới đòn i Động mạch cảnh chung Động mạch chủ Các mạch màu đỏ đưa máu giàu oxy từ phổi đến tim trái, sau đó bơm máu đến phần còn lại của cơ thể. 50.2 Trái tim và sự tuần hoàn của con người Trong trái tim con người, máu chảy từ tim phải đến phổi rồi từ tim trái đến cơ thể. Van nhĩ thất ngăn máu chảy ngược vào tâm nhĩ khi tâm thất co. Van phổi và van động mạch chủ ngăn máu từ động mạch chảy ngược vào tâm thất khi tâm thất thư giãn. Đi tới Hoạt động 50.2 Cuộc sống trái tim con người 0e.com/ac50.2 Các mạch kín có màu xanh lam đưa máu đã khử oxy từ cơ thể đến tim phải, bơm máu đến phổi để oxy hóa. Tĩnh mạch chủ trên Van phổi Q Máu được khử oxy từ các mô của cơ thể đi vào tâm nhĩ phải. . . fj| . . .and chảy qua van AV phải vào tâm thất phải. Tâm thất phải bơm máu qua van phổi vào vòng tuần hoàn phổi. /Động mạch chủ / van Tĩnh mạch phổi < Từ phổi Từ phổi, máu quay trở lại tâm nhĩ trái... ...và chảy qua van nhĩ thất trái vào tâm thất trái. Tâm thất trái bơm máu qua van động mạch chủ vào hệ thống tuần hoàn. thể tích tâm thất. Tâm thất phải sau đó co lại, làm cho van AV đóng lại và bơm máu vào động mạch phổi dẫn đến phổi. Tĩnh mạch phổi đưa máu đã được oxy hóa từ phổi về tâm nhĩ trái, từ đó máu đi vào tâm thất trái qua van AV trái. Giống như ở bên phải tim, hầu hết việc đổ đầy thất trái là thụ động, nhưng việc đổ đầy tâm thất đạt mức tối đa khi tâm nhĩ co. Thành của tâm thất trái là những cơ mạnh mẽ co bóp xung quanh máu với chuyển động vặn xoắn bắt đầu từ phía dưới. Khi áp lực trong tâm thất trái đủ cao để đẩy van động mạch chủ mở ra, máu sẽ dồn vào động mạch chủ để bắt đầu lưu thông khắp cơ thể. Trong hình 50.2, quan sát thấy thành của tâm thất trái dày hơn thành của tâm thất phải. Tâm thất trái phải đẩy máu qua nhiều km mạch máu hơn tâm thất phải và do đó phải chống lại nhiều lực cản hơn, mặc dù cả hai tâm thất đều bơm cùng một lượng máu. Hai bên tim co bóp cùng một lúc. Sự co bóp của hai tâm nhĩ, sau đó là sự co bóp của hai tâm thất và sau đó thư giãn, là chu kỳ tim. Chu kỳ tim được chia thành hai giai đoạn: tâm thu (phát âm là sis-toll-ee), khi tâm thất co lại và tâm trương (die-as-toll-ee), khi tâm thất thư giãn (Hình 50.3). Vào cuối tâm trương (bước 1 trong Hình 50.3), ngay trước khi tâm thất co, tâm nhĩ co và tăng lượng máu trong tâm thất.Âm thanh của chu kỳ tim - "lub-dup" nghe được qua ống nghe - được tạo ra khi van tim đóng sầm lại. Việc đóng và mở các van này là những sự kiện cơ học đơn giản do chênh lệch áp suất ở hai bên van. Khi tâm thất bắt đầu co lại (bước 2 trong Hình 50.3), áp suất trong tâm thất tăng cao hơn áp suất trong tâm nhĩ, do đó


Subclavian
artery and vein
Superior
vena cava
Inferior
vena cava
Hepatic
veins
Hepatic
portal vessel
Common iliac
artery and vein
Renal arter
and vein

shown in blue bring
enated blood from
y to the right heart,
umps it to the lungs
genation.

Pulm
valve

Aorta

Pulmo
artery

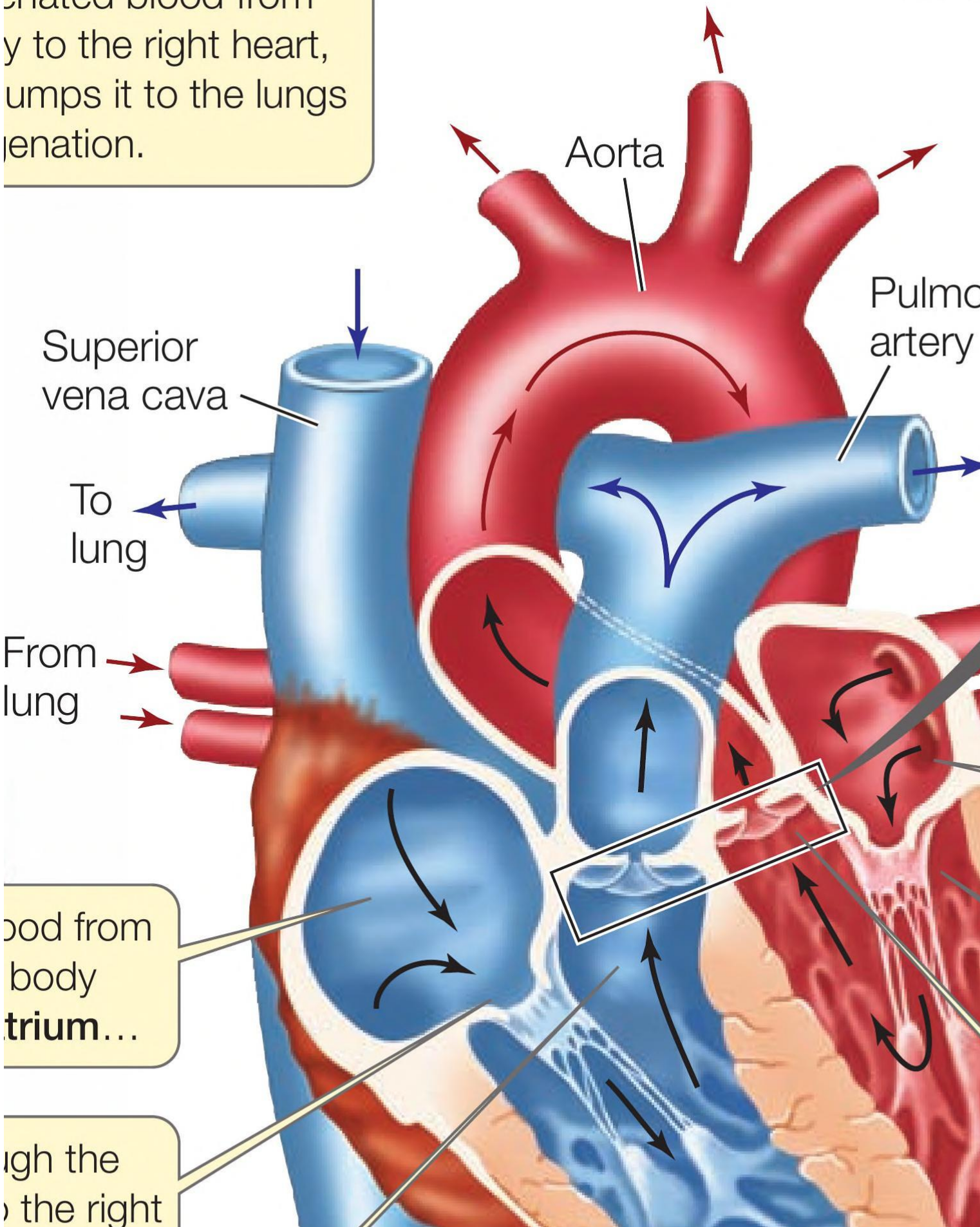
Superior
vena cava

To
lung

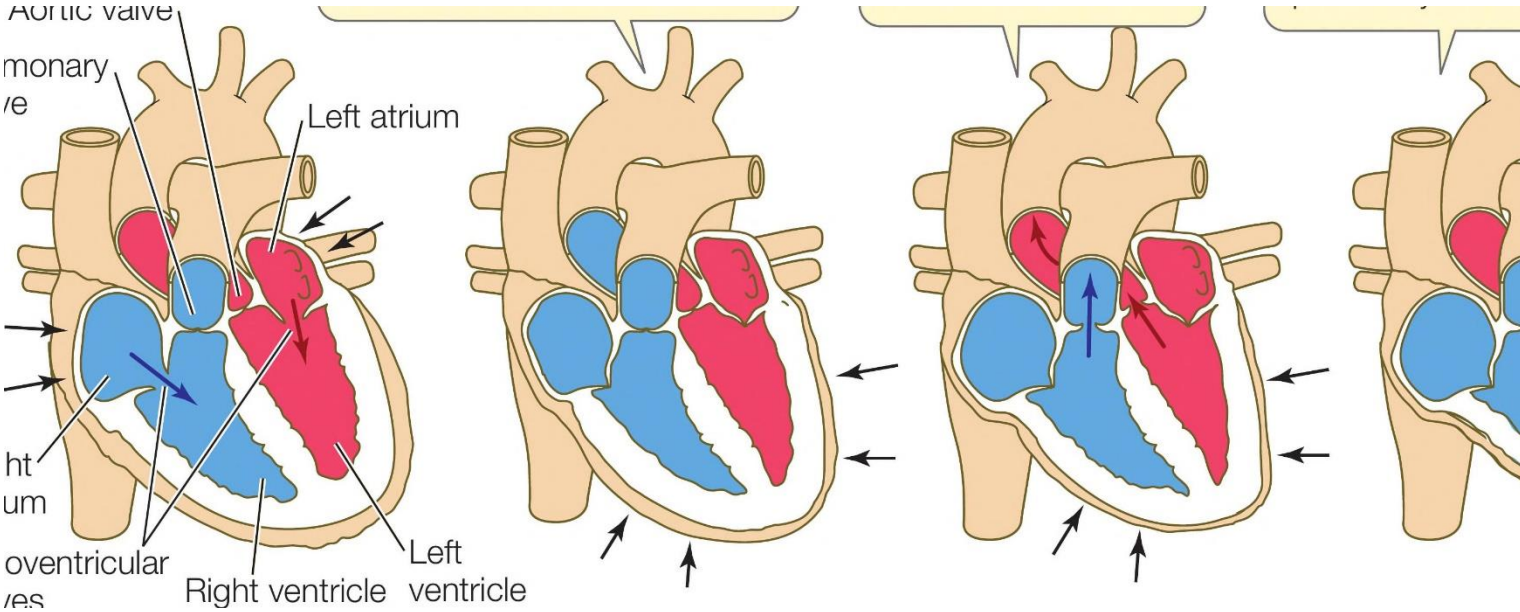
From
lung

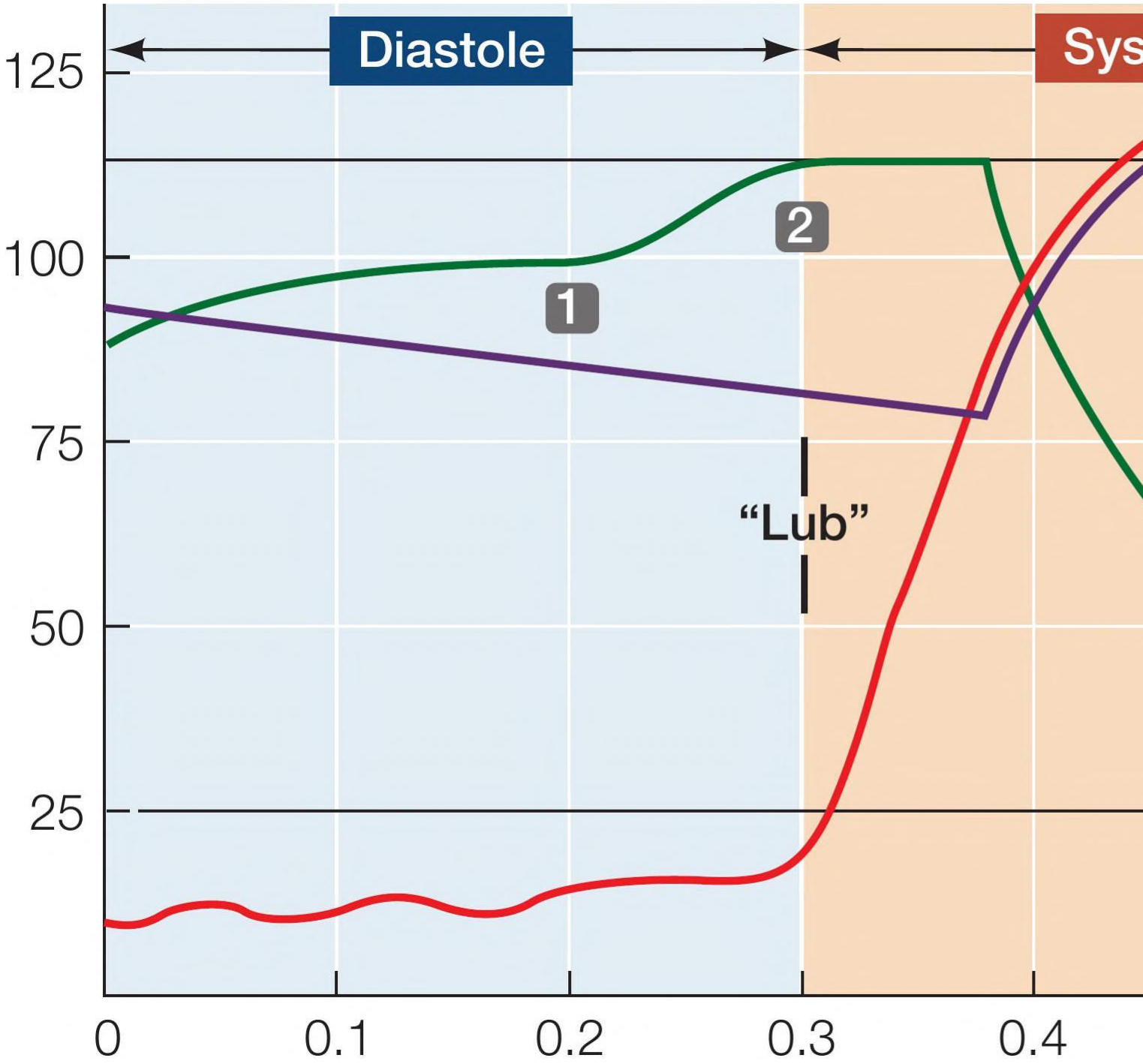
ood from
body
trium…

ugh the
the right



1032 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn Tâm nhĩ co lại. Van động mạch chủ Van phổi 0 “Lub”: Tâm thất co lại, van nhĩ thất đóng lại và áp suất trong tâm thất tăng lên cho đến khi van động mạch chủ và van phổi mở ra. Máu được bơm ra khỏi tâm thất và vào động mạch chủ và động mạch phổi. “Pup”: Tâm thất thư giãn: áp lực trong tâm thất giảm vào cuối tâm thu, và do áp lực trong động mạch chủ và động mạch phổi lúc này lớn hơn nên van động mạch chủ và động mạch phổi đóng sầm lại. Tâm nhĩ phải Van nhĩ thất / LeTI Tâm thất phải | Tâm thất có máu. Áp lực tâm thất trái, mm Hg (-) Áp lực động mạch chủ, mm Hg (-) Thời gian (giây) 50.3 Chu kỳ tim Sự co bóp nhịp nhàng (tâm thu) và giãn ra (tâm trương) của tâm thất được gọi là chu kỳ tim. Biểu đồ dưới đây chỉ cho thấy sự thay đổi áp suất và thể tích trong chu kỳ tim của tâm thất trái. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 50.1 Chu kỳ tim 023$ Lifel 0e.com/at50.1 Van AV đóng ('Tub"). Khi tâm thất bắt đầu thư giãn (bước 4 trong Hình 50.3), áp suất cao trong động mạch chủ và động mạch phổi sẽ đóng van động mạch chủ và van phổi ("dup"). Van bị lỗi không đóng hoàn toàn sẽ tạo ra dòng máu hỗn loạn và âm thanh được gọi là tiếng thổi ở tim. Ví dụ, nếu van AV không đóng hoàn toàn, máu sẽ chảy ngược vào tâm nhĩ kèm theo tiếng “vù”; vào đầu tâm thu. Sự thay đổi huyết áp liên quan đến chu kỳ tim có thể được đo ở động mạch lớn ở cánh tay của bạn bằng cách sử dụng vòng bít bơm hơi và máy đo áp suất, cùng gọi là máy đo huyết áp và ống nghe (Hình 50.4). Phương pháp này đo áp suất tối thiểu cần thiết để nén động mạch sao cho máu không chảy qua nó (giá trị tâm thu) và áp suất tối thiểu gây ra dòng chảy không liên tục qua động mạch (giá trị tâm trương). Chỉ số huyết áp thông thường được biểu thị bằng giá trị tâm thu được đặt trên giá trị tâm trương. Giá trị lành mạnh đối với một thanh niên có thể là 120 mm thủy ngân (mm Hg) trong tâm thu và 70 mm Hg trong tâm trương, hoặc 120/70. Nhịp tim bắt nguồn từ cơ tim Cơ tim có những khả năng thích ứng độc đáo giúp nó hoạt động như một chiếc máy bơm. Đầu tiên, các tế bào cơ tim tiếp xúc điện với nhau thông qua các khe hở, cho phép điện thế hoạt động (xem Phần 45.2) lan truyền nhanh chóng từ tế bào này sang tế bào khác. Bởi vì điện thế hoạt động lan rộng kích thích sự co bóp, nên các nhóm lớn tế bào cơ tim co bóp đồng loạt. Sự co bóp phối hợp này là điều cần thiết để bơm máu hiệu quả. Thứ hai, một số tế bào cơ tim là tế bào tạo nhịp tim có thể tạo ra điện thế hoạt động mà không cần sự kích thích từ hệ thần kinh. Khi chúng kích hoạt các điện thế hoạt động, chúng sẽ kích thích các tế bào lân cận co lại. Máy tạo nhịp tim chính của tim là một nhóm các tế bào cơ tim đã được biến đổi,nút xoang nhĩ, nằm ở chỗ nối của tĩnh mạch chủ trên và tâm nhĩ phải (xem Hình 50.7). Điện thế màng khi nghỉ của các tế bào này ít âm hơn so với các tế bào cơ tim khác và không ổn định; thay vào đó chúng dần dần trở nên ít tiêu cực hơn cho đến khi đạt đến ngưỡng bắt đầu một hành động tiêu cực.


Aortic valve
monary
ve
Left atrium
ht
um
oventricular
ves
Right ventricle
Left
ventricle



50.3 Tim động vật có vú hoạt động như thế nào? 1033 d Vòng bít được bơm căng quá mức làm tắc nghẽn toàn bộ dòng máu. d Áp suất trong vòng bít giảm dần cho đến khi nghe thấy âm thanh của dòng máu chảy qua chỗ thắt trong động mạch. Tại thời điểm này, áp suất trong vòng bít chỉ ở dưới mức huyết áp tâm thu cao nhất trong động mạch. d Áp suất tiếp tục giảm xuống cho đến khi âm thanh trở nên liên tục. Lúc này, vòng bít ở ngay dưới áp suất tâm trương trong động mạch. Huyết áp của người này là 120/70. Âm thanh mạch đập 50.4 Đo huyết áp Huyết áp trong động mạch chính của cánh tay có thể được đo bằng một thiết bị gọi là máy đo huyết áp, kết hợp một vòng bít bơm hơi và máy đo áp suất. Ống nghe cũng được sử dụng để phát hiện âm thanh do mạch máu tạo ra để phản ứng với những thay đổi về áp lực trong chu kỳ tim. thế hoạt động. Điện thế hoạt động của tế bào điều hòa nhịp tim rất khác so với tế bào thần kinh và các tế bào cơ khác (xem Hình 45.10). Họ tăng chậm hơn; chúng rộng hơn; và chúng quay trở lại điện thế nghỉ chậm hơn (Hình 50. 5A). Những đặc tính này của tế bào điều hòa nhịp tim là do các kênh ion trong màng của chúng. Âm thanh xung

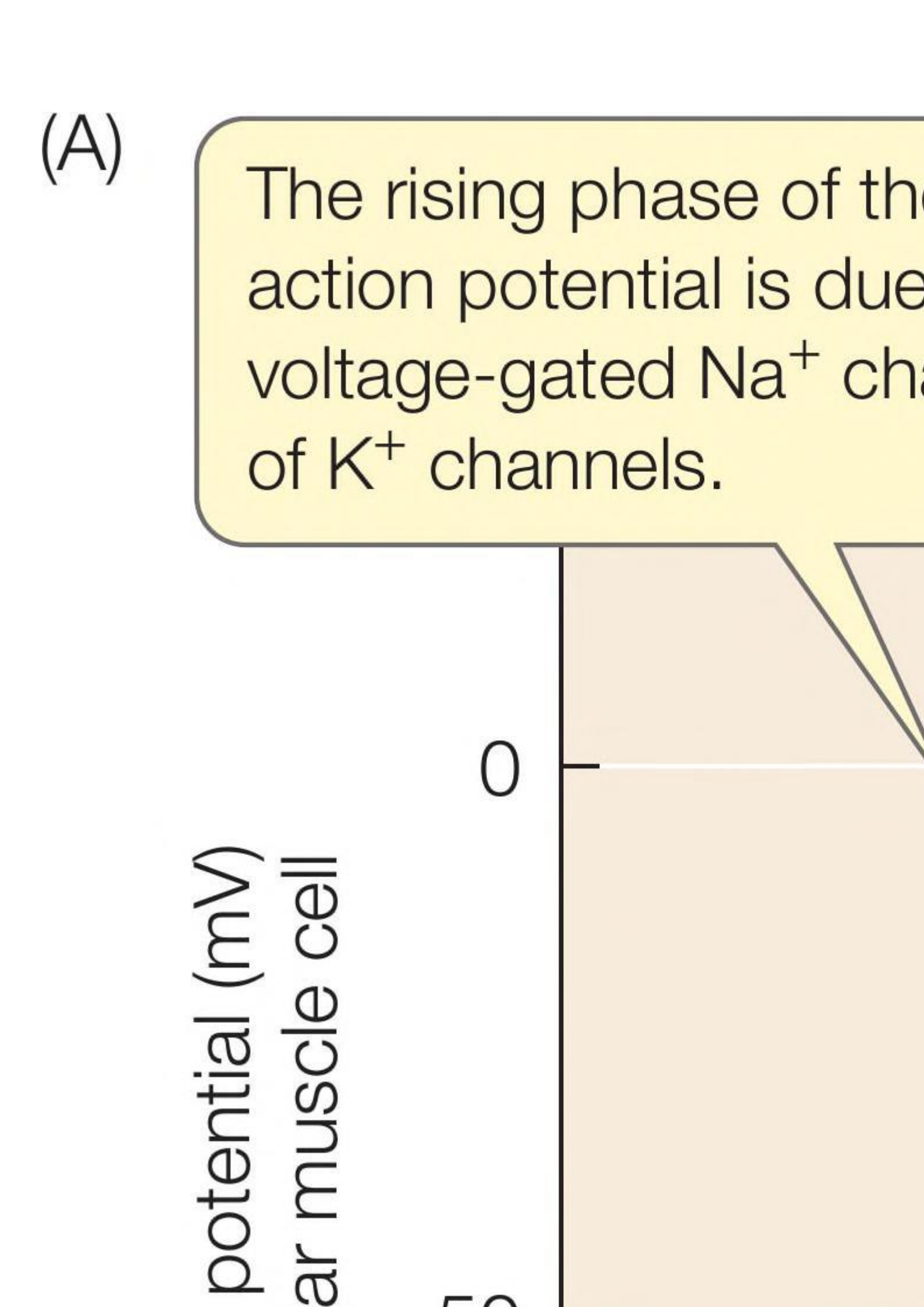
động nhường chỗ cho dòng máu chảy "vù" một cách trơn tru. Khả năng nghỉ ngơi không ổn định của các tế bào điều hòa nhịp tim là do hoạt động của các kênh cation. Giống như ở tế bào thần kinh và tế bào cơ xương, có các kênh K+ phụ thuộc vào điện áp mở ra từ từ khi điện thế hoạt động tăng lên. Việc mở các kênh này cho phép các ion K+ rời khỏi tế bào và do đó khôi phục điện tích âm trên màng tế bào. Sự phục hồi điện thế màng âm đó gây ra sự mở ra một loại kênh cation kiểm soát điện áp duy nhất mà chủ yếu dẫn Na+. Đồng thời, các kênh K+ phụ thuộc vào điện áp mở ra trong quá trình điện thế hoạt động đóng lại từ từ. Kết quả là có nhiều ion Na+ đi vào tế bào hơn là ion K+ rời đi, và điện thế màng tế bào dần trở nên ít âm hơn (xem Hình 50.5). Sự tăng dần điện thế màng sẽ đóng các kênh cho phép Na+ di chuyển vào tế bào, nhưng vì điện thế của máy điều hòa nhịp tim ở màng liên quan đến các kênh Na+, Ca2+ và K+ (Hình 50. 5B). Như chúng ta đã thảo luận ở Phần 45.2, khi kênh Na+ hoặc Ca2+ mở, các điện tích dương sẽ chảy vào tế bào và điện thế màng trở nên ít âm hơn. Khi kênh K+ mở, các điện tích dương sẽ chảy ra khỏi tế bào và điện thế màng trở nên âm hơn. Do kênh Na+ của tế bào tạo nhịp tim mở nhiều thời gian hơn so với các tế bào cơ tim khác nên điện thế nghỉ của máy điều hòa nhịp tim ít âm hơn. Điện thế hoạt động của tế bào điều hòa nhịp tim là do các kênh Ca2+ phụ thuộc vào điện thế chứ không phải các kênh Na+ phụ thuộc vào điện thế như ở tế bào thần kinh, cơ xương và các tế bào cơ tim khác. Các kênh Ca2+ này mở và đóng chậm hơn so với các kênh Na+ phụ thuộc vào điện áp, giải thích hình dạng của điện thế hoạt động của máy điều hòa nhịp tim. 50.5 Điện thế máy tạo nhịp tim (A) Điện thế nghỉ của các tế bào tạo nhịp tim ở nút xoang ít âm hơn và tăng dần lên giữa các điện thế hoạt động. Tiềm năng hành động tăng chậm và rộng. Những đặc điểm này là do đặc tính của kênh Na+, K+ và hai loại kênh Ca2+. (B) Ở trạng thái nghỉ, các tế bào tạo nhịp xoang nhĩ dễ thấm Na+ hơn tế bào thần kinh hoặc các tế bào cơ khác. Trong thời gian nghỉ, các kênh cation đóng dần nhưng một số kênh Ca2+ phụ thuộc vào điện áp sẽ mở ra; đây là những kênh loại T được chỉ định vì việc mở của chúng là nhất thời. Khi đạt đến ngưỡng, các kênh Ca2+ có điện áp khác sẽ mở ra (được ký hiệu là loại L để tồn tại lâu dài), tạo ra điện thế hoạt động.

1034 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn 50.6 Hệ thống thần kinh tự trị kiểm soát nhịp tim Các tế bào tạo nhịp tim riêng biệt tiếp tục kích hoạt các điện thế hoạt động trong đĩa nuôi cấy. Các tín hiệu dẫn truyền thần kinh từ hai bộ phận của hệ thần kinh tự trị tăng tốc và làm chậm tốc độ điện thế màng máy điều hòa nhịp tim di chuyển lên trên, do đó kiểm soát tốc độ các tế bào điều hòa nhịp tim kích hoạt điện thế hoạt động. +10 \ Bình thường g t nghỉ cd TT \ nhịp tim _Q 03 E c \ tốc độ CD CD ^ O CL / Ngưỡng \ 7 -40 i l_ i / 100 200 _!_ 300 Thời gian (msec) 400 500 600 Ghi điều khiển cho thấy màng Điện thế của tế bào điều hòa nhịp tim dần dần khử cực sau khi điện thế hoạt động được kích hoạt. Khi áp dụng NE, tốc độ khử cực của điện thế màng tăng lên. Thời gian giữa các điện thế hoạt động giảm và nhịp tim tăng. Khi ACh được áp dụng, tốc độ khử cực chậm hơn. Thời gian giữa các điện thế hoạt động tăng lên và nhịp tim chậm lại. trở nên ít âm hơn, một số kênh Ca2+ mở ra, khiến điện thế màng tiếp tục tăng dần. Cuối cùng, điện thế màng tăng lên này đạt đến ngưỡng cho các kênh Ca2+ phụ thuộc điện áp chính và một điện thế hoạt động khác được tạo ra. Sự tương tác phức tạp của các kênh ion này thông qua tác động của chúng lên điện thế màng gây ra sự tạo ra điện thế hoạt động nhịp nhàng, đặc trưng cho tế bào tạo nhịp tim. Hệ thống thần kinh tự trị kiểm soát nhịp tim (tăng tốc hoặc chậm lại) bằng cách ảnh hưởng đến tốc độ điện thế nghỉ của các tế bào tạo nhịp tim tăng lên (Hình 50.6). Norepinephrine (NE) được các dây thần kinh giao cảm giải phóng vào tế bào điều hòa nhịp tim làm tăng tính thấm của kênh Na+ và kênh Ca2+. Kết quả là điện thế nghỉ của tế bào điều hòa nhịp tim tăng lên nhanh hơn, khoảng cách giữa các điện thế hoạt động giảm xuống và tim đập nhanh hơn. Ngược lại, chất dẫn truyền thần kinh phó giao cảm acetylcholine (ACh) có tác dụng ngược lại. ACh làm tăng tính thấm của kênh K+ nên điện thế màng càng trở nên âm hơn sau điện thế hoạt động và tăng chậm hơn. ACh cũng làm giảm tính thấm của kênh Ca2+ nên tốc độ tăng điện thế màng chậm lại, khoảng cách giữa các điện thế hoạt động của máy điều hòa nhịp tim kéo dài và tim đập chậm lại. Một hệ thống dẫn truyền điều phối sự co bóp của cơ tim Nhịp tim bình thường bắt đầu bằng điện thế hoạt động ở nút xoang nhĩ (Hình 50.7). Điện thế hoạt động này lan truyền nhanh chóng khắp các tế bào được ghép điện của tâm nhĩ, khiến chúng co lại đồng loạt. Bởi vì không có khoảng cách giữa các tế bào của tâm nhĩ và tâm thất nên điện thế hoạt động không lan truyền trực tiếp đến tâm thất. Vì vậy tâm thất không co bóp cùng lúc với tâm nhĩ.Điện thế hoạt động di chuyển từ tâm nhĩ đến tâm thất như thế nào? Nằm ở điểm nối giữa tâm nhĩ và tâm thất là một khối tế bào cơ tim đã được biến đổi - nút nhĩ thất - được kích thích bởi sự khử cực của tâm nhĩ. Với một chút chậm trễ, nó tạo ra điện thế hoạt động

được dẫn đến tâm thất thông qua bó His, bao gồm các sợi cơ tim đã được sửa đổi không co bóp nhưng có điện thế hoạt động dẫn truyền. Các sợi này chia thành bó nhánh phải và nhánh trái chạy đến đỉnh tâm thất rồi lan ra khắp khối cơ tâm thất dưới dạng sợi Purkinje. Những sợi dẫn truyền này đảm bảo rằng điện thế hoạt động của tim lan truyền nhanh chóng và đồng đều khắp khối cơ tâm thất, bắt đầu từ phần dưới cùng của tâm thất. Sự chậm trễ ngắn trong việc lan truyền điện thế hoạt động do nút nhĩ thất đảm bảo rằng tâm nhĩ co lại trước tâm thất, do đó máu đi dần dần từ tâm nhĩ đến tâm thất rồi đến động mạch. Đặc tính điện của cơ tâm thất duy trì sự co bóp của tim. Đặc tính điện của sợi cơ tâm thất cho phép chúng co bóp trong khoảng 300 mili giây - dài hơn nhiều so với đặc tính điện của sợi cơ xương. Giống như điện thế hoạt động của tế bào thần kinh và cơ xương, pha tăng của điện thế hoạt động của tế bào cơ tâm thất là do việc mở các kênh Na+ phụ thuộc vào điện thế. Tuy nhiên, không giống như tế bào thần kinh và sợi cơ xương, tế bào cơ tâm thất vẫn bị khử cực trong một thời gian dài. Trạng thái ổn định mở rộng của điện thế hoạt động này là do sự mở liên tục của các kênh Ca2+ phụ thuộc vào điện áp (Hình 50.8). Giống như các cơ khác, cơ tim được kích thích co bóp khi Ca2+ có sẵn để liên kết với troponin (xem Hình 48.6). Chừng nào Ca2+ còn ở trong cơ tương thì các tế bào cơ tâm thất vẫn tiếp tục co bóp. Để chấm dứt thì tâm thu và cho phép tâm thất đầy trở lại, Ca2+ phải được loại bỏ nhanh chóng khỏi chất cơ của tế bào tâm thất. Bơm Ca2+ trong màng lưới cơ tương tích cực vận chuyển các ion Ca2+ ra khỏi cơ tương và vào lưới cơ tương; ở đó, các ion được cô lập cho đến khi điện thế hoạt động tiếp theo kích hoạt một đợt giải phóng Ca2+ và co cơ khác. Do đó tốc độ luân chuyển Ca2+ vào và ra khỏi lưới cơ tương đặt ra những giới hạn về nhịp tim và cường độ co bóp của tâm thất (Hình 50.9). Thuốc digitalis đã được sử dụng từ cuối những năm 1700 để điều trị những trái tim yếu hoặc những trái tim có kiểu co bóp không đều. Digitalis tăng cường và làm chậm nhịp tim bằng cách làm chậm quá trình tái hấp thu Ca2+ của lưới cơ tương và do đó làm tăng nồng độ Ca2+ trong cơ tương. Trước khi được đưa vào thực hành y học, digitalis được điều chế từ cây mao địa hoàng tím (Digitalis purpurea) là một phương thuốc dân gian chữa các vấn đề về tim.

50.3 Tim động vật có vú hoạt động như thế nào? 1035 Bó các nhánh của bó sợi Purkinje 50.7 Các tế bào tạo nhịp tim trong nút xoang khởi tạo nhịp tim bằng cách kích hoạt các điện thế hoạt động lan truyền qua cơ nhĩ được ghép điện. Điện thế hoạt động của tâm nhĩ cuối cùng lan truyền đến nút nhĩ thất, nút này với độ trễ chậm sẽ dẫn nó qua bó sợi His và Purkinje đến các tế bào của tâm thất. ECG ghi lại hoạt động điện của tim Các sự kiện điện trong cơ tim trong chu kỳ tim có thể được ghi lại bằng các điện cực đặt trên bề mặt cơ thể. Bản ghi như vậy là điện tâm đồ hoặc ECG. EKG cũng được sử dụng vì các bác sĩ người Đức đã phát minh ra phương pháp này đã sử dụng cách đánh vần tiếng Hy Lạp (kardia) và gọi nó là điện tâm đồ. ECG là một công cụ quan trọng để chẩn đoán các vấn đề về tim (Hình 50.1 0A). (B) Â £ 10,0 n CD CD 1,0 _co CD oc 0,1 0 0,15 0,30 Thời gian (giây) 50,8 Điện thế hoạt động của sợi cơ tâm thất (A) Ba pha của điện thế hoạt động của sợi cơ tâm thất là do sự đóng và mở của các kênh kiểm soát điện áp. (B) Khi bắt đầu điện thế hoạt động, các kênh Na-i- phụ thuộc vào điện thế mở ra nhanh chóng nhưng trong thời gian ngắn. Đồng thời, nhưng chậm hơn, kênh K+ đang đóng và kênh Ca2+ đang mở. Các kênh Ca2+ mở duy trì quá trình khử cực. Quá trình tái cực xảy ra khi kênh Ca2+ đóng lại và việc mở kênh K+ chậm cũng góp phần vào quá trình tái phân cực. Điện thế hoạt động quét qua các cơ của tâm nhĩ và tâm thất trước khi chúng co lại là những sự kiện điện cục bộ, lớn đến mức chúng tạo ra dòng điện chạy khắp cơ thể. Các điện cực được đặt ở những vị trí khác nhau trên da sẽ phát hiện những dòng điện đó ở những thời điểm khác nhau và ghi lại sự chênh lệch điện áp giữa chúng. Sự xuất hiện của ECG phụ thuộc vào vị trí của các điện cực. Các điện cực đặt trên cổ tay phải và mắt cá chân trái tạo ra ECG bình thường như trong Hình 50.1 0B. Các dạng sóng của ECG được ký hiệu là P, Q, R, S và T, mỗi chữ cái đại diện cho một sự kiện cụ thể trong cơ tim, như thể hiện trong hình.

(A)


The rising phase of th
action potential is due
voltage-gated Na+ cha
of K+ channels.
0
potential (mV)
ar muscle cell

NVESTIGATINGLIFE 50.9 Cá Nóng, Tim Lạnh Trong "nóng" như cá ngừ vây xanh, các mô có hoạt tính cao như cơ bơi vẫn giữ ấm trong khi nhiệt độ tim giảm (xem Hình 40.14). Làm sao một "trái tim lạnh lùng" có thể; đáp ứng nhu cầu trao đổi chất của cơ bắp hoạt động? Barbara Block và các đồng nghiệp của cô đã chứng minh rằng mạng lưới nội chất trong tế bào cơ tim của cá ngừ vây xanh hấp thụ Ca2+ nhanh hơn nhiều sau mỗi cơn co thắt so với trường hợp cá "cảm lạnh". loài cá, cho phép tim cá ngừ vây xanh đập với tốc độ nhanh hơn.a GIẢ ĐOÁN Cá ngừ vây xanh có thể duy trì nhịp tim nhanh ở nhiệt độ thấp vì các tế bào cơ tim của nó luân chuyển Ca2+ nhanh hơn so với các loài cá thông thường. Phương pháp Phân lập các túi có màng bao lấy từ lưới nội chất (SR) từ tim cá ngừ vây xanh (cá "nóng") và từ cá ngừ albacore và cá ngừ vây vàng (cá "lạnh"). Ủ các túi SR trong dung dịch chứa Ca2+ và đo tốc độ hấp thu Ca2+ của chúng. Lặp lại thí nghiệm ở một khoảng nhiệt độ. Các túi SR của cá ngừ vây xanh Albacore Yellowfin Ca2+ Kết quả Trong một phạm vi nhiệt độ rộng, các túi SR của cá ngừ vây xanh hấp thụ Ca2+ nhanh hơn so với các túi SR của các loài cá khác. KẾT LUẬN Lưới cá ngừ vây xanh ở cơ tim cá ngừ vây xanh chu kỳ Ca2+ nhanh hơn so với các loài cá ngừ khác, cho phép tim đập nhanh hơn ở nhiệt độ lạnh. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. 3Landeira-Femandez, A. và cộng sự. 2004. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ: Sinh lý học Quy định, Tích hợp và So sánh 286: R398-R404. 50.10 Điện tâm đồ (A) Điện tâm đồ (viết tắt là ECG hoặc EKG) được sử dụng để theo dõi chức năng tim. Các điện cực gắn vào người trên máy chạy bộ ghi lại ECG được khuếch đại và hiển thị trên màn hình. (B) Các biến thể so với mô hình bình thường được trình bày ở đây có thể được sử dụng để chẩn đoán các vấn đề về tim. Cao Huyết áp động mạch Thấp t1 f â€œLubâ€ â€œDupâ€ t2t t3t Thời gian (giây) Âm thanh nghe được qua ống nghe xảy ra ở đầu và cuối tâm thu. P tương ứng với sự khử cực của cơ tâm nhĩ. Q, R và S cùng tương ứng với quá trình khử cực và co bóp của tâm thất. T tương ứng với sự thư giãn và tái cực của tâm thất. ECG (mV) o o cn o â € CD U cn U CO CD' ĐI < CO CD 00 < 00 CD 00 < ĐI CD' ĐI ĐI o o O o O o O O o CD CD CD CD CD CD CD

50.4 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? 1037 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Con cá ấm áp với trái tim lạnh lùng Bài viết gốc Landeira-Fernandez, A., M. M. Morrissette, J. M. Blanc, và B. A. Block. 2004. Sự phụ thuộc nhiệt độ của Ca2+-ATPase (SERCA2) trong tâm thất của cá ngừ và cá thu. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ: Sinh lý học Quy định, Tích hợp và So sánh 286: R398-R404. Phân tích dữ liệu "Cá nóng" giống như cá ngừ vây xanh (xem Hình 40.14) phải đối mặt với tình thế tiến thoái lưỡng nan khi bơi trong vùng nước lạnh. Giống như tất cả các loài cá, tốc độ tim của chúng đập sẽ giảm khi nhiệt độ tim giảm, điều này làm giảm lượng máu cung cấp oxy đến các mô của cơ thể. Nhưng, không giống như ở "cá lạnh" Cơ bơi của cá ngừ vây xanh vẫn ấm ngay cả ở vùng nước lạnh, do đó nhu cầu oxy của chúng vẫn cao. Làm thế nào cá ngừ vây xanh duy trì được lượng máu cung cấp đầy đủ cho các cơ bơi ở nhiệt độ lạnh? Cơ tim của cá ngừ vây xanh thích nghi với chu trình Ca2+ nhanh hơn cơ tim của cá lạnh. cho phép tim co bóp thường xuyên hơn. Barbara Block và các đồng nghiệp của bà đã đưa ra giả thuyết rằng sự thích nghi này có thể là do khả năng cô lập Ca2+ trở lại lưới cơ tương tăng lên sau mỗi cơn co thắt (xem Hình 50.9). Các nhà nghiên cứu đã phân lập các túi có nguồn gốc từ mạng lưới cơ tương của cơ tim từ ba loài cá khác nhau: một loài "cá nóng"; (cá ngừ vây xanh) và hai loài "cá lạnh" có liên quan chặt chẽ với nhau. (cá ngừ vây vàng và cá ngừ albacore). Các túi được ủ trong dung dịch Ca2+ và tốc độ hấp thu Ca2+ vào các túi được đo ở các nhiệt độ khác nhau. Các kết quả được hiển thị ở bảng trên cùng của hình bên phải. CÂU HỎI 1 Làm thế nào những dữ liệu này hỗ trợ cho giả thuyết rằng cá ngừ vây xanh có khả năng cô lập Ca2+ cao hơn trong lưới cơ tương? Những dữ liệu này sẽ trông như thế nào nếu giả thuyết không đúng? CÂU HỎI 2 Dựa trên những dữ liệu này, bạn mong đợi loài cá nào có thể đạt được cung lượng tim cao nhất ở 25°C, cá ngừ vây dài hoặc cá ngừ vây vàng? Cá ngừ vây xanh ở 25°C hay cá ngừ vây xanh ở 15°C? CÂU HỎI 3 Tỷ lệ hấp thu Ca2+ cao được quan sát thấy trong các túi cá ngừ vây xanh có nghĩa là các bơm Ca2+/ATPase trong mạng lưới cơ tương của cá ngừ vây xanh phải khác với các bơm của các loài cá khác hoặc nhiều hơn. Để phân biệt giữa hai khả năng này, các nhà nghiên cứu đã vẽ biểu đồ dữ liệu của họ theo một cách khác; lần này họ biểu thị tốc độ hấp thụ theo phần trăm của tốc độ tối đa (tốc độ ở 30°C). Cốt truyện này được hiển thị trong bảng dưới cùng của hình. Biểu đồ này cho bạn biết điều gì về đặc tính của bơm Ca2+/ATPase ở các loài cá khác nhau? Giải thích cho tỷ lệ hấp thu Ca2+ cao hơn ở cá ngừ vây xanh là gì? Nhiệt độ (Â°C) Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU

TÓM TẮT Tim của động vật có vú có hai tâm nhĩ và hai tâm thất.Mô cơ tim được biến đổi ở tâm nhĩ phải có chức năng tạo ra điện thế hoạt động của máy điều hòa nhịp tim một cách tự nhiên. Các mô cơ tim được biến đổi khác nằm giữa tâm nhĩ, tâm thất và khắp tâm thất dẫn truyền các tín hiệu đó và điều phối sự co bóp của tim. Điện thế hoạt động rộng trong cơ tâm thất phản ánh chu trình Ca2+ trong tế bào cơ tâm thất và tạo ra khả năng co bóp bền vững. • Vẽ đường đi của máu qua cả hai bên tim, kể tên các mạch máu chính và van tim. Xem trang 1030-1031 và Hình 50.2 â€¢ Phân biệt tâm thu và tâm trương và mô tả các diễn biến của chu kỳ tim. Xem trang. 1031 và Hình 50.3 â€¢ Các tế bào của nút xoang tạo ra nhịp tim như thế nào? Xem trang 1032-1034 và Hình 50.5 và 50.7 â€¢ Điều gì quyết định thời gian co bóp của tâm thất trong thì tâm thu? Xem trang. 1034 và Hình 50.8 và 50.9 Tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét thành phần của máu và đặc điểm của các mạch máu lưu thông khắp cơ thể, minh họa một lần nữa cách cấu trúc phục vụ chức năng. Chúng ta cũng sẽ xem xét vai trò của các mạch bạch huyết đưa dịch kẽ vào máu. Các đặc tính của máu và mạch máu là gì? Máu là một mô liên kết. Nó bao gồm các tế bào lơ lửng trong một ma trận ngoại bào có thành phần phức tạp nhưng đặc hiệu. Đặc điểm khác thường của máu là chất nền ngoại bào là chất lỏng nên máu là mô chất lỏng. Các tế bào máu có thể được tách ra khỏi nền chất lỏng, gọi là huyết tương, bằng cách ly tâm (Hình 50.11). Nếu một mẫu máu được quay trong máy ly tâm, tất cả các tế bào sẽ di chuyển xuống đáy ống, để lại huyết tương trong suốt màu rơm ở trên. Thể tích tế bào đóng gói, hay hematocrit, là tỷ lệ phần trăm củaNó bao gồm các tế bào lơ lửng trong một ma trận ngoại bào có thành phần phức tạp nhưng đặc hiệu. Đặc điểm khác thường của máu là chất nền ngoại bào là chất lỏng nên máu là mô chất lỏng. Các tế bào máu có thể được tách ra khỏi nền chất lỏng, gọi là huyết tương, bằng cách ly tâm (Hình 50.11). Nếu một mẫu máu được quay trong máy ly tâm, tất cả các tế bào sẽ di chuyển xuống đáy ống, để lại huyết tương trong suốt màu rơm ở trên. Thể tích tế bào đóng gói, hay hematocrit, là tỷ lệ phần trăm củaNó bao gồm các tế bào lơ lửng trong một ma trận ngoại bào có thành phần phức tạp nhưng đặc hiệu. Đặc điểm khác thường của máu là chất nền ngoại bào là chất lỏng nên máu là mô chất lỏng. Các tế bào máu có thể được tách ra khỏi nền chất lỏng, gọi là huyết tương, bằng cách ly tâm (Hình 50.11). Nếu một mẫu máu được quay trong máy ly tâm, tất cả các tế bào sẽ di chuyển xuống đáy ống, để lại huyết tương trong suốt màu rơm ở trên. Thể tích tế bào đóng gói, hay hematocrit, là tỷ lệ phần trăm của

1038 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn r > Máu được rút ra từ cánh tay, cho vào ống nghiệm và quay ly tâm. Phần huyết tương được máu vận chuyển: â€¢ Chất dinh dưỡng (ví dụ: glucose, vitamin) â€¢ Chất thải của quá trình trao đổi chất â€¢ Khí hô hấp (02 và CO 2) â€¢ Nội tiết tố â€¢ Nhiệt Phần tế bào Thành phần Hồng cầu (hồng cầu) tế bào) Bạch cầu (bạch cầu; xem Chương 42) Tiểu cầu (mảnh tế bào) ip Basophil Eosinophil Bạch cầu trung tính Bạch cầu lympho Monocyte (3> Số lượng trên pi máu 4-6 triệu 5.000-10.000 250.000400.000 Chức năng Vận chuyển oxy và carbon dioxide Phá hủy tế bào lạ, tạo ra kháng thể, vai trò trong phản ứng dị ứng Thành phần đông máu Muối nước Protein huyết tương Natri, kali, canxi, magie, clorua, bicarbonate Albumin Fibrinogen Globulin miễn dịch Cân bằng thẩm thấu, cân bằng thẩm thấu, Chức năng Dung môi đệm pH, đệm pH điều hòa, đông máu, của màng tiềm năng đáp ứng miễn dịch 50.11 Thành phần của máu Máu bao gồm một dung dịch nước phức tạp (huyết tương) và nhiều loại tế bào cũng như các mảnh tế bào.Hct (mũi tên) là thước đo phần tế bào tính theo phần trăm của tổng thể tích máu. lượng máu được tạo nên bởi các tế bào hồng cầu. Hematocrit bình thường là khoảng 42% đối với phụ nữ và 46% đối với nam giới, nhưng những giá trị này có thể thay đổi đáng kể. Chúng thường cao hơn, chẳng hạn ở những người sống và làm việc ở độ cao, vì nồng độ oxy thấp ở đó sẽ kích thích sản xuất nhiều tế bào hồng cầu hơn. Ở đây chúng ta sẽ xem xét hai thành phần trong máu: hồng cầu và tiểu cầu, là những mảnh tế bào bị chèn ép. Các tế bào bạch cầu, hay bạch cầu, là các tế bào của hệ thống miễn dịch, được thảo luận ở Chương 42. Các tế bào hồng cầu vận chuyển khí hô hấp Hầu hết các tế bào trong máu là hồng cầu hoặc hồng cầu. Các tế bào hồng cầu trưởng thành có dạng đĩa hai mặt lõm, linh hoạt chứa đầy huyết sắc tố. Chức năng của chúng là vận chuyển khí hô hấp. Hình dạng của chúng mang lại cho chúng một diện tích bề mặt lớn để trao đổi khí và tính linh hoạt của chúng cho phép chúng chui qua các mao mạch hẹp. Đàn ông có 4,5 đến 6,0 triệu tế bào hồng cầu trên mỗi microlit máu và phụ nữ có 3,5 đến 5,0 triệu. Các tế bào hồng cầu, cũng như tất cả các thành phần tế bào khác của máu, được tạo ra bởi các tế bào gốc trong tủy xương, đặc biệt là ở xương sườn, xương ức, xương chậu, đốt sống và xương dài của các chi. Việc sản xuất hồng cầu được kiểm soát bởi một loại hormone, erythropoietin, được các tế bào ở

thận giải phóng để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy - tình trạng thiếu oxy. Nhiều mô phản ứng với tình trạng thiếu oxy bằng cách biểu hiện một yếu tố phiên mã gọi là yếu tố gây thiếu oxy 1 (HIF-1). Khi thận bị thiếu oxy và biểu hiện HIF-1, một trong những hoạt động của yếu tố phiên mã là kích hoạt gen mã hóa erythropoietin. Tăng erythropoietin tuần hoàn giúp kéo dài tuổi thọ của các tế bào hồng cầu trưởng thành và kích thích sản xuất các tế bào hồng cầu mới trong tủy xương.Trong điều kiện bình thường, tủy xương của bạn sản xuất khoảng 2 triệu tế bào hồng cầu mỗi giây. Các tế bào hồng cầu đang phát triển sẽ phân chia nhiều lần khi vẫn còn ở trong tủy xương và trong thời gian này chúng tạo ra huyết sắc tố. Khi huyết sắc tố chiếm khoảng 30% tế bào hồng cầu chưa trưởng thành, nhân, mạng lưới nội chất, bộ máy Golgi và ty thể bắt đầu bị phá vỡ. Quá trình này gần như hoàn tất khi tế bào hồng cầu mới trưởng thành chen vào giữa các tế bào nội mô của mạch máu trong tủy xương và đi vào hệ tuần hoàn. Sự mất nhân của hồng cầu xảy ra ở hầu hết các loài động vật có vú, nhưng hồng cầu của một số ít động vật có vú và của tất cả các động vật có xương sống khác đều có nhân. Mỗi tế bào hồng cầu lưu thông trong khoảng 120 ngày. Khi già đi, màng của nó trở nên kém linh hoạt và mỏng manh hơn, do đó các tế bào hồng cầu già có nhiều khả năng bị vỡ khi chúng uốn cong để đi qua các mao mạch hẹp. Các tế bào hồng cầu đặc biệt bị chèn ép ở lá lách, một cơ quan nằm gần dạ dày ở phía trên bên trái của khoang bụng. Lá lách có nhiều xoang (sâu) đóng vai trò là nơi chứa hồng cầu. Tuy nhiên, để đi vào xoang, các tế bào hồng cầu phải chen chúc giữa các tế bào lá lách. Khi các tế bào hồng cầu cũ bị vỡ do lực ép này, tàn dư của chúng sẽ bị các đại thực bào (một loại tế bào bạch cầu ăn các mảnh vụn và vật chất lạ) hấp thụ và phân hủy.

	Erythrocytes (red blood cells)	Leukocytes (white blood c
Components		Basophil  E
Number per µl of blood	4–6 million	
Functions	Transport oxygen and carbon dioxide	Destroy foreig roles in allergi

50.4 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? 1039 (A) r > Tổn thương niêm mạc mạch máu làm lộ ra các sợi collagen; tiểu cầu kết dính và trở nên dính. Tiểu cầu giải phóng các chất làm mạch co lại. Các tiểu cầu dính tạo thành một nút chặn và bắt đầu hình thành cục máu đông fibrin. y j Cục fibrin làm kín vết thương cho đến khi thành mạch lành lại, y j Tiểu cầu Hồng cầu Sợi Collagen Yếu tố đông máu: 1 . Được giải phóng khỏi tiểu cầu và mô bị tổn thương 2. Protein huyết tương được tổng hợp ở gan và lưu thông ở dạng không hoạt động Protrombin lưu thông trong huyết tương 50.12 Đông máu (A) Tổn thương mạch máu bắt đầu một loạt các sự kiện tạo ra mạng lưới fibrin. (B) Khi mạng lưới hình thành, các tế bào hồng cầu được bao bọc trong các sợi fibrin, tạo thành cục máu đông, như thể hiện trong ảnh hiển vi điện tử tăng cường màu sắc này. Tiểu cầu gắn Thrombin Fibrinogen lưu thông trong huyết tương Lưới Fibrin (B) Tiểu cầu rất cần thiết cho quá trình đông máu Bên cạnh việc tạo ra hồng cầu và bạch cầu, các tế bào gốc tủy xương được mô tả trong Phần 42.1 còn tạo ra các tế bào gọi là megakaryocytes. Megakaryocytes là những tế bào lớn tồn tại trong tủy xương và giải phóng các mảnh tế bào gọi là tiểu cầu vào tuần hoàn. Tiểu cầu chỉ là một mảnh nhỏ của tế bào không có bào quan, nhưng nó chứa đầy các enzyme và hóa chất cần thiết cho chức năng của nó: bịt kín các chỗ rò rỉ trong mạch máu và bắt đầu quá trình đông máu (Hình 50.12). Tổn thương mạch máu làm lộ ra các sợi collagen. Sự tiếp xúc với các sợi collagen sẽ kích hoạt tiểu cầu. Tiểu cầu sưng lên, có hình dạng bất thường và dính, đồng thời giải phóng các hóa chất kích hoạt các tiểu cầu khác và bắt đầu quá trình đông máu. Các tiểu cầu dính

cũng tạo thành một nút chặn ở vị trí bị tổn thương. Quá trình đông máu đòi hỏi nhiều bước và nhiều yếu tố đông máu, hầu hết chúng lưu thông trong máu ở dạng không hoạt động. Sự vắng mặt của bất kỳ protein nào trong số này có thể làm giảm quá trình đông máu và gây chảy máu quá nhiều. Bởi vì gan sản xuất hầu hết các yếu tố đông máu nên các bệnh về gan như viêm gan và xơ gan có thể dẫn đến chảy máu quá nhiều. Những người mắc bệnh máu khó đông bị chảy máu không kiểm soát được do di truyền không có khả năng tạo ra một trong các yếu tố đông máu. Các yếu tố đông máu tham gia vào một chuỗi hoạt hóa hóa học của các chất khác lưu thông trong máu. Dòng thác bắt đầu bằng tổn thương mạch máu và các mô khác khiến máu tiếp xúc với các protein như collagen thường được tách ra khỏi máu bởi các tế bào nội mô lót trong mạch máu. Sự tiếp xúc này sẽ kích hoạt tiểu cầu và bắt đầu dòng yếu tố đông máu. Kết quả cuối cùng của quá trình này là chuyển đổi một enzyme tuần hoàn không hoạt động, protrombin, thành dạng hoạt động của nó, trombin. Thrombin cắt các phân tử fibrinogen, một loại protein huyết tương, tạo thành các sợi fibrin không hòa tan. Các sợi fibrin tạo thành mạng lưới liên kết các tiểu cầu, bịt kín mạch máu,và cung cấp khung cho sự hình thành mô sẹo (xem Hình 50.12). Động mạch chịu được áp lực cao, tiểu động mạch kiểm soát lưu lượng máu Máu lưu thông khắp cơ thể động vật có xương sống trong một hệ thống mạch kín và đặc tính của các loại mạch khác nhau đó phản ánh chức năng của chúng. Thành của các động mạch lớn có nhiều sợi collagen và sợi đàn hồi ngoại bào, giúp chúng chịu được áp lực máu cao do tim tạo ra (Hình 50.1 3A). Những mô đàn hồi này có một chức năng quan trọng khác: như chúng ta đã thấy với động mạch củ ở cá, chúng bị kéo căng trong thời kỳ tâm thu và do đó dự trữ một phần năng lượng do tim truyền vào máu. Sự co giãn đàn hồi trong thời kỳ tâm trương sẽ trả lại năng lượng này cho máu bằng cách ép nó và đẩy nó về phía trước. Kết quả là, mặc dù áp lực trong động mạch dao động theo nhịp đập của tim, dòng máu vẫn chảy êm hơn so với khi đi qua một hệ thống đường ống cứng nhắc. Các tế bào cơ trơn trong thành động mạch và tiểu động mạch co lại hoặc làm giãn các mạch máu đó. Khi đường kính của các mạch thay đổi, sức cản của chúng đối với dòng máu cũng thay đổi và kết quả là lượng máu chảy qua chúng cũng thay đổi. Cơ chế thần kinh và nội tiết tố tác động lên các tế bào cơ trơn trong thành động mạch và tiểu động mạch, kiểm soát dòng máu qua các mạch này. Các tiểu động mạch được gọi là mạch kháng lực vì sức cản của chúng có thể thay đổi để kiểm soát lưu lượng máu đến các mô cụ thể. Vật chất được trao đổi trong lòng mao mạch bằng quá trình lọc, thẩm thấu và khuếch tán. Các lớp mao mạch nằm giữa tiểu động mạch và tiểu tĩnh mạch (Hình 50.1 3B). Rất ít tế bào cách xa mao mạch hơn một vài đường kính tế bào. (Các trường hợp ngoại lệ đáng chú ý bao gồm việc phát triểnCơ chế thần kinh và nội tiết tố tác động lên các tế bào cơ trơn trong thành động mạch và tiểu động mạch, kiểm soát dòng máu qua các mạch này. Các tiểu động mạch được gọi là mạch kháng lực vì sức cản của chúng có thể thay đổi để kiểm soát lưu lượng máu đến các mô cụ thể. Vật chất được trao đổi trong lòng mao mạch bằng quá trình lọc, thẩm thấu và khuếch tán. Các lớp mao mạch nằm giữa tiểu động mạch và tiểu tĩnh mạch (Hình 50.1 3B). Rất ít tế bào cách xa mao mạch hơn một vài đường kính tế bào. (Các trường hợp ngoại lệ đáng chú ý bao gồm việc phát triểnCơ chế thần kinh và nội tiết tố tác động lên các tế bào cơ trơn trong thành động mạch và tiểu động mạch, kiểm soát dòng máu qua các mạch này. Các tiểu động mạch được gọi là mạch kháng lực vì sức cản của chúng có thể thay đổi để kiểm soát lưu lượng máu đến các mô cụ thể. Vật chất được trao đổi trong lòng mao mạch bằng quá trình lọc, thẩm thấu và khuếch tán. Các lớp mao mạch nằm giữa tiểu động mạch và tiểu tĩnh mạch (Hình 50.1 3B). Rất ít tế bào cách xa mao mạch hơn một vài đường kính tế bào. (Các trường hợp ngoại lệ đáng chú ý bao gồm việc phát triển

1040 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn (A) Tĩnh mạch động mạch 50.13 Giải phẫu mạch máu (A) Các đặc điểm giải phẫu khác nhau của động mạch và tĩnh mạch phù hợp với chức năng của chúng. (B) Máu từ hệ thống động mạch đi vào các mao mạch, nơi xảy ra trao đổi chất với dịch kẽ. Hệ thống tĩnh mạch trả máu về tim. (C) Diện tích bao quanh mỗi loại mạch được biểu đồ cùng với áp suất và vận tốc của máu bên trong chúng. Đến Hoạt động 50.3 Cấu trúc của mạch máu 0e.com/ac50.3 Động mạch có nhiều sợi đàn hồi và sợi cơ trơn, cho phép chúng chịu được áp lực cao. Van nội mô Lớp Elastin Cơ trơn Lớp Elastin Động mạch lớn Động mạch nhỏ Do tĩnh mạch hoạt động dưới áp suất thấp nên một số tĩnh mạch có van để ngăn máu chảy ngược (xem Hình 50.16). Mao mạch tĩnh mạch (C) Tiểu động mạch lớn Nhỏ mao mạch Tĩnh mạch Động mạch tĩnh mạch Động mạch Hồng cầu phải đi qua các mao mạch thành một hàng. Thành mao mạch Nhân tế bào nội mô Nhân tế bào nội mô Nhân 12 giờ trưa Thành mao mạch bao gồm một lớp tế bào nội mô. Chất lỏng

có thể ép ra khoảng trống giữa các tế bào. 50.14 A Đường hẹp Mao mạch có đường kính rất nhỏ và máu chảy qua chúng chậm. Đi tới Media Clip 50.1 Dòng chảy mao mạch: Bóp chặt BflrSH Lifel 0e.com/mc50.1 1 giờ chiều tế bào trứng và các tế bào của thủy tinh thể và giác mạc.) Các tế bào' nhu cầu được đáp ứng bằng sự trao đổi chất giữa máu và dịch kẽ qua thành mao mạch. Thành mao mạch mỏng và có khả năng thấm nước và nhiều chất hòa tan. Ngoài ra, máu chảy chậm qua các mao mạch, cho phép có thời gian trao đổi chất. Có vẻ lạ khi máu chảy qua các động mạch lớn nhanh chóng ở áp suất cao, nhưng khi đến các mao mạch nhỏ thì áp suất và tốc độ dòng chảy giảm xuống (Hình 50.1 3C). Khi bạn đặt ngón tay cái lên lỗ vòi tưới vườn, áp suất trong vòi sẽ tăng lên, từ đó làm tăng vận tốc nước phun ra. Nhưng hãy nhớ rằng các động mạch phân nhánh thành nhiều tiểu động mạch, từ đó tạo ra một số lượng lớn mao mạch. Mặc dù mỗi mao mạch có đường kính nhỏ đến mức các tế bào hồng cầu phải đi qua thành từng hàng một, nhưng có rất nhiều mao mạch nên tổng diện tích mặt cắt ngang của chúng lớn hơn nhiều so với bất kỳ loại mạch nào khác. Kết quả là tất cả các mao mạch có khả năng chứa máu lớn hơn nhiều so với các tiểu động mạch. Quay trở lại sự tương tự với vòi tưới vườn của chúng ta, nếu chúng ta nối vòi với một số lượng lớn vòi phun nước trên bãi cỏ, áp suất và lưu lượng trong mỗi vòi phun nước sẽ thấp. Thành mao mạch bao gồm một lớp tế bào nội mô (Hình 50.1 4). Các mao mạch có khả năng thấm nước, một số ion và một số phân tử nhỏ nhưng không thấm được các phân tử lớn như protein. Ở đầu động mạch (áp suất cao), huyết áp ép nước và các chất hòa tan nhỏ qua khoảng trống giữa các tế bào của thành mao mạch vào khoảng gian bào xung quanh.Tại sao nước và các chất tan có trọng lượng phân tử nhỏ không tích tụ trong khoảng gian bào? Thể tích máu được duy trì như thế nào nếu chất lỏng liên tục rò rỉ ra khỏi mao mạch?

50.4 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? 1041 Huyết áp (40) Áp suất thẩm thấu (25) Huyết áp (16) Áp suất thẩm thấu (25) Cuối động mạch mm Hg Huyết áp 40 Áp suất thẩm thấu -25 Lực tác động từ bên ngoài 15 ! Cuối tĩnh mạch 1 mm Hg Huyết áp 16 Áp suất thẩm thấu -25 Lực hướng vào ròng -9 50,15 Lực của Starling Mô hình của Starling giải thích lượng máu được duy trì trong giường mao mạch như thế nào. (A) Khi huyết áp lớn hơn áp suất thẩm thấu, chất lỏng sẽ rời khỏi mao mạch; khi huyết áp giảm xuống dưới áp suất thẩm thấu, chất lỏng sẽ quay trở lại mao mạch. (B) Sự cân bằng của hai lực này thay đổi trên giường mao mạch khi huyết áp giảm. Câu trả lời cho câu hỏi này đã được nhà sinh lý học E. H. Starling đưa ra cách đây hơn 100 năm. Starling cho rằng chuyển động của nước qua thành mao mạch là kết quả của hai lực đối lập nhau, ngày nay được gọi là lực Starling: “Huyết áp ép nước và các chất hòa tan nhỏ ra khỏi mao mạch. ¢ Áp suất thẩm thấu kéo nước trở lại mao mạch. Huyết áp cao ở đầu động mạch của giường mao mạch và giảm dần khi máu di chuyển về phía đầu tĩnh mạch (Hình 50.1 5). Áp suất thẩm thấu là do các phân tử protein lớn không thể rời khỏi mao mạch và tương đối ổn định dọc theo mao mạch. Miễn là huyết áp cao hơn áp suất thẩm thấu, chất lỏng sẽ rời khỏi mao mạch. Ở đầu tĩnh mạch của hầu hết các mao mạch, huyết áp giảm xuống dưới áp suất thẩm thấu, do đó chất lỏng quay trở lại mao mạch. Những con số thực tế về giường mao mạch bình thường ở một người đang nghỉ ngơi cho thấy rằng sẽ có một lượng nhỏ chất lỏng bị mất đi trong các khoảng gian bào. Sự mất mát này, khoảng 4 lít mỗi ngày, thẩm thấu giữa các tế bào dưới dạng dịch kẽ trước khi quay trở lại máu tĩnh mạch qua hệ bạch huyết, điều mà chúng ta sẽ thảo luận sau trong chương này. Một số quan sát ủng hộ mô hình của Starling. Ở những người mắc bệnh gan nặng hoặc thiếu protein, nồng độ protein trong máu giảm dẫn đến sự tích tụ chất lỏng trong khoang ngoại bào, dẫn đến sưng mô hoặc phù nề. Phù cũng là đặc trưng của phản ứng viêm kèm theo tổn thương mô hoặc phản ứng dị ứng (xem Hình 42.5). Histamine, một chất trung gian gây viêm do một số tế bào bạch cầu tiết ra, làm tăng tính thấm mao mạch và làm giãn cơ trơn của tiểu động mạch, làm tăng huyết áp trong mao mạch và dẫn đến rò rỉ chất lỏng vào các mô. Một số tình huống không được giải thích bằng giả thuyết của Starling. Khi tập luyện vất vả, huyết áp ở các tiểu động mạch phục vụ cơ bắp tăng lên đáng kể nhưng không gây phù nề. Ở chim, huyết áp ở tiểu động mạch cao hơn nhiều so với động vật có vú và áp suất thẩm thấu thấp hơn. Nếu phù nề không phải là một vấn đề mãn tính khi tập luyện cơ bắp và ở gia cầm,mô hình của Starling còn thiếu điều gì? Nghiên cứu gần đây cho thấy các ion bicarbonate (HC03~) trong huyết tương góp phần đáng kể vào lực hút thẩm thấu kéo nước trở lại mao mạch. C02 được tạo ra bởi quá trình chuyển hóa tế bào sẽ khuếch tán vào các tế bào nội mô lót trong mao mạch, nơi nó được chuyển đổi thành HC03” và giải phóng vào huyết tương. Khi một người ở trạng thái nghỉ ngơi, nồng độ HC03 ngày càng tăng có thể khiến áp suất thẩm thấu của máu ở đầu tĩnh mạch cao hơn 30 mm Hg so với ở

đầu động mạch và khi tập luyện vất vả, sự khác biệt này có thể cao hơn nhiều. Vì vậy, có vẻ như C02 và HC03” là những yếu tố chính kéo nước trở lại mao mạch. Tất cả các mao mạch đều có khả năng thấm 02, C02 và các ion nhỏ. Các chất hòa tan trong lipid dễ dàng đi qua thành mao mạch. Nước và các chất hòa tan nhỏ đi qua các khoảng trống trên thành mao mạch và trong một số trường hợp đi qua các lỗ gọi là lỗ thủng. Những mao mạch kém chọn lọc này được tìm thấy trong đường tiêu hóa, nơi chất dinh dưỡng được hấp thụ và ở thận, nơi lọc chất thải. Thành mao mạch cũng chứa các chất vận chuyển có thể tạo điều kiện cho các phân tử cụ thể đi qua, chẳng hạn như glucose và lactate. Nhìn chung, tính thấm rất khác nhau ở các lớp mao mạch khác nhau - một yếu tố quan trọng cần cân nhắc trong việc thiết kế và phân phối thuốc. Các mao mạch của não là một trường hợp đặc biệt, khá không thấm nước và được bao bọc bởi glia. Không có nhiều thứ có thể đi qua chúng ngoài những chất hòa tan trong lipid (bao gồm cả rượu và thuốc gây mê). Tính chọn lọc cao của mao mạch não được gọi là hàng rào máu não. Tuy nhiên, ngay cả trong não cũng có những vùng cụ thể nơi các mao mạch dễ thấm hơn, cho phép não phát hiện các hormone không tan trong lipid. Máu chảy ngược về tim qua tĩnh mạch Áp lực của máu chảy từ mao mạch đến tĩnh mạch cực kỳ thấp và không đủ để đẩy máu trở lại tim. Thành tĩnh mạch dễ giãn nở hơn thành động mạch và máu có xu hướng tích tụ trong tĩnh mạch. Có tới 60 phần trăm tổng lượng máu của bạn có thể ở trong tĩnh mạch khi bạn nghỉ ngơi. Do có khả năng giãn nở và dự trữ máu cao nên tĩnh mạch được gọi là mạch điện dung. Máu chảy qua các tĩnh mạch cao hơn tim được hỗ trợ bởi trọng lực. Tuy nhiên, dưới mức của tim, sự hồi lưu của tĩnh mạch chống lại trọng lực. Lực quan trọng nhất đẩy máu từ những vùng này là sự co bóp của các tĩnh mạch do sự co bóp của các cơ xương xung quanh.nồng độ HC03” ngày càng tăng có thể làm cho áp suất thẩm thấu của máu ở đầu tĩnh mạch cao hơn 30 mm Hg so với đầu động mạch, và khi tập luyện vất vả, sự khác biệt này có thể cao hơn nhiều. Vì vậy, có vẻ như C02 và HC03” là những yếu tố chính kéo nước trở lại mao mạch. Tất cả các mao mạch đều có khả năng thấm 02, C02 và các ion nhỏ. Các chất hòa tan trong lipid dễ dàng đi qua thành mao mạch. Nước và các chất hòa tan nhỏ đi qua các khoảng trống trên thành mao mạch và trong một số trường hợp đi qua các lỗ gọi là lỗ thủng. Những mao mạch kém chọn lọc này được tìm thấy trong đường tiêu hóa, nơi chất dinh dưỡng được hấp thụ và ở thận, nơi lọc chất thải. Thành mao mạch cũng chứa các chất vận chuyển có thể tạo điều kiện cho các phân tử cụ thể đi qua, chẳng hạn như glucose và lactate. Nhìn chung, tính thấm rất khác nhau ở các lớp mao mạch khác nhau - một yếu tố quan trọng cần cân nhắc trong việc thiết kế và phân phối thuốc. Các mao mạch của não là một trường hợp đặc biệt, khá không thấm nước và được bao bọc bởi glia. Không có nhiều thứ có thể đi qua chúng ngoài những chất hòa tan trong lipid (bao gồm cả rượu và thuốc gây mê). Tính chọn lọc cao của mao mạch não được gọi là hàng rào máu não. Tuy nhiên, ngay cả trong não cũng có những vùng cụ thể nơi các mao mạch dễ thấm hơn, cho phép não phát hiện các hormone không tan trong lipid. Máu chảy ngược về tim qua tĩnh mạch Áp lực của máu chảy từ mao mạch đến tĩnh mạch cực kỳ thấp và không đủ để đẩy máu trở lại tim. Thành tĩnh mạch dễ giãn nở hơn thành động mạch và máu có xu hướng tích tụ trong tĩnh mạch. Có tới 60 phần trăm tổng lượng máu của bạn có thể ở trong tĩnh mạch khi bạn nghỉ ngơi. Do có khả năng giãn nở và dự trữ máu cao nên tĩnh mạch được gọi là mạch điện dung. Máu chảy qua các tĩnh mạch cao hơn tim được hỗ trợ bởi trọng lực. Tuy nhiên, dưới mức của tim, sự hồi lưu của tĩnh mạch chống lại trọng lực. Lực quan trọng nhất đẩy máu từ những vùng này là sự co bóp của các tĩnh mạch do sự co bóp của các cơ xương xung quanh.nồng độ HC03” ngày càng tăng có thể làm cho áp suất thẩm thấu của máu ở đầu tĩnh mạch cao hơn 30 mm Hg so với đầu động mạch và khi tập luyện vất vả, sự khác biệt này có thể cao hơn nhiều. Vì vậy, có vẻ như C02 và HC03” là những yếu tố chính kéo nước trở lại mao mạch. Tất cả các mao mạch đều có khả năng thấm 02, C02 và các ion nhỏ. Các chất hòa tan trong lipid dễ dàng đi qua thành mao mạch. Nước và các chất hòa tan nhỏ đi qua các khoảng trống trên thành mao mạch và trong một số trường hợp đi qua các lỗ gọi là lỗ thủng. Những mao mạch kém chọn lọc này được tìm thấy trong đường tiêu hóa, nơi chất dinh dưỡng được hấp thụ và ở thận, nơi lọc chất thải. Thành mao mạch cũng chứa các chất vận chuyển có thể tạo điều kiện cho các phân tử cụ thể đi qua, chẳng hạn như glucose và lactate. Nhìn chung, tính thấm rất khác nhau ở các lớp mao mạch khác nhau - một yếu tố quan trọng cần cân nhắc trong việc thiết kế và phân phối thuốc. Các mao mạch của não là một trường hợp đặc biệt, khá không thấm nước và được bao bọc bởi glia. Không có nhiều thứ có thể đi qua chúng ngoài những chất hòa tan trong lipid (bao gồm cả rượu và thuốc gây mê). Tính chọn lọc cao của mao mạch não được gọi là hàng rào máu não. Tuy nhiên, ngay cả trong não cũng có những vùng cụ thể nơi các mao mạch dễ thấm hơn, cho phép não phát hiện các hormone không tan trong lipid. Máu chảy ngược về tim qua

tĩnh mạch Áp lực của máu chảy từ mao mạch đến tĩnh mạch cực kỳ thấp và không đủ để đẩy máu trở lại tim. Thành tĩnh mạch dễ giãn nở hơn thành động mạch và máu có xu hướng tích tụ trong tĩnh mạch. Có tới 60 phần trăm tổng lượng máu của bạn có thể ở trong tĩnh mạch khi bạn nghỉ ngơi. Do có khả năng giãn nở và dự trữ máu cao nên tĩnh mạch được gọi là mạch điện dung. Máu chảy qua các tĩnh mạch cao hơn tim được hỗ trợ bởi trọng lực. Tuy nhiên, dưới mức của tim, sự hồi lưu của tĩnh mạch chống lại trọng lực. Lực quan trọng nhất đẩy máu từ những vùng này là sự co bóp của các tĩnh mạch do sự co bóp của các cơ xương xung quanh.tính thấm rất khác nhau ở các lớp mao mạch khác nhau - một yếu tố quan trọng cần cân nhắc trong việc thiết kế và phân phối thuốc. Các mao mạch của não là một trường hợp đặc biệt, khá không thấm nước và được bao bọc bởi glia. Không có nhiều thứ có thể đi qua chúng ngoài những chất hòa tan trong lipid (bao gồm cả rượu và thuốc gây mê). Tính chọn lọc cao của mao mạch não được gọi là hàng rào máu não. Tuy nhiên, ngay cả trong não cũng có những vùng cụ thể nơi các mao mạch dễ thấm hơn, cho phép não phát hiện các hormone không tan trong lipid. Máu chảy ngược về tim qua tĩnh mạch Áp lực của máu chảy từ mao mạch đến tĩnh mạch cực kỳ thấp và không đủ để đẩy máu trở lại tim. Thành tĩnh mạch dễ giãn nở hơn thành động mạch và máu có xu hướng tích tụ trong tĩnh mạch. Có tới 60 phần trăm tổng lượng máu của bạn có thể ở trong tĩnh mạch khi bạn nghỉ ngơi. Do có khả năng giãn nở và dự trữ máu cao nên tĩnh mạch được gọi là mạch điện dung. Máu chảy qua các tĩnh mạch cao hơn tim được hỗ trợ bởi trọng lực. Tuy nhiên, dưới mức của tim, sự hồi lưu của tĩnh mạch chống lại trọng lực. Lực quan trọng nhất đẩy máu từ những vùng này là sự co bóp của các tĩnh mạch do sự co bóp của các cơ xương xung quanh.tính thấm rất khác nhau ở các lớp mao mạch khác nhau - một yếu tố quan trọng cần cân nhắc trong việc thiết kế và phân phối thuốc. Các mao mạch của não là một trường hợp đặc biệt, khá không thấm nước và được bao bọc bởi glia. Không có nhiều thứ có thể đi qua chúng ngoài những chất hòa tan trong lipid (bao gồm cả rượu và thuốc gây mê). Tính chọn lọc cao của mao mạch não được gọi là hàng rào máu não. Tuy nhiên, ngay cả trong não cũng có những vùng cụ thể nơi các mao mạch dễ thấm hơn, cho phép não phát hiện các hormone không tan trong lipid. Máu chảy ngược về tim qua tĩnh mạch Áp lực của máu chảy từ mao mạch đến tĩnh mạch cực kỳ thấp và không đủ để đẩy máu trở lại tim. Thành tĩnh mạch dễ giãn nở hơn thành động mạch và máu có xu hướng tích tụ trong tĩnh mạch. Có tới 60 phần trăm tổng lượng máu của bạn có thể ở trong tĩnh mạch khi bạn nghỉ ngơi. Do có khả năng giãn nở và dự trữ máu cao nên tĩnh mạch được gọi là mạch điện dung. Máu chảy qua các tĩnh mạch cao hơn tim được hỗ trợ bởi trọng lực. Tuy nhiên, dưới mức của tim, sự hồi lưu của tĩnh mạch chống lại trọng lực. Lực quan trọng nhất đẩy máu từ những vùng này là sự co bóp của các tĩnh mạch do sự co bóp của các cơ xương xung quanh.

 Việc ép này sẽ di chuyển máu trong tĩnh mạch về phía tim nhờ các van một chiều ngăn dòng máu chảy ngược. \ _ _ _ . _/ Cơ bắp thư giãn: Van mở Van đóng Máu được đẩy về phía trước nhờ sự co cơ và ở một số vùng cơ thể là bởi trọng lực. Áp lực ngược là do sự co bóp của tâm nhĩ, sự co thắt của cơ và ở một số vùng là trọng lực. 50.16 Tĩnh mạch chảy một chiều có van ngăn máu chảy ngược và sự co bóp của cơ xương giúp đưa máu về tim. Khi cơ co lại, các mạch máu bị nén và máu bị ép qua chúng. Lưu lượng máu có thể bị tắc nghẽn tạm thời trong quá trình co cơ kéo dài, nhưng khi cơ thư giãn, máu sẽ tự do di chuyển trở lại. Van một chiều ở tĩnh mạch tứ chi ngăn chặn máu chảy ngược. Do đó, bất cứ khi nào tĩnh mạch bị ép, máu sẽ bị đẩy về phía tim (Hình 50.16). Ở người đang nghỉ ngơi, trọng lực gây ra sự tích tụ máu trong các tĩnh mạch ở phần dưới cơ thể và tạo áp lực ngược lên các mao mạch. Áp lực ngược này làm thay đổi sự cân bằng giữa huyết áp và áp suất thẩm thấu, làm tăng sự mất chất lỏng vào khoảng gian bào. Đó là lý do tại sao bàn chân của bạn sưng lên trong một chuyến bay dài. Do có van một chiều trong tĩnh mạch ở chân, sự co bóp của cơ chân đóng vai trò như máy bơm mạch máu phụ trợ khi động vật đi hoặc chạy và tạo điều kiện thuận lợi cho máu từ phần dưới cơ thể trở về tim. Khi một lượng máu lớn được đưa về tim, tim sẽ co bóp mạnh hơn và hoạt động bơm của nó được tăng cường. Nhịp tim trở nên mạnh hơn do đặc tính của các tế bào cơ tim được mô tả theo định luật Frank-Starling: nếu các tế bào cơ tim bị kéo căng, giống như khi lượng máu về tăng lên, chúng sẽ co bóp mạnh hơn. Hoạt động thở cũng giúp đưa máu tĩnh mạch về tim. Các cơ tham gia vào quá trình hít vào tạo ra áp suất âm kéo không khí vào phổi (xem Hình 49.11), và áp suất âm này cũng kéo máu về phía ngực, làm tăng lượng tĩnh mạch trở về tâm nhĩ phải. Ngoài ra, một số tĩnh mạch lớn nhất gần tim nhất có chứa cơ trơn co bóp khi bắt đầu tập thể dục. Sự co bóp của tĩnh mạch có thể nhanh chóng làm tăng lượng máu tĩnh mạch trở về và kích thích tim theo định luật Frank-Starling, làm tăng cung lượng

tim. Mạch bạch huyết đưa dịch kẽ vào máu. Dịch kẽ chứa nước và các phân tử nhỏ, nhưng không có hồng cầu và ít protein hơn so với trong huyết tương. Một hệ thống mạch máu riêng biệt - hệ bạch huyết - đưa dịch kẽ vào máu. Mỗi giường mao mạch chứa ít nhất một mao mạch bạch huyết bị mù. Một khi nó đi vào mạch bạch huyết, dịch kẽ được gọi là bạch huyết.Các mao mạch bạch huyết mịn hợp nhất thành các mạch lớn dần và cuối cùng thành hai mạch bạch huyết - các ống ngực - đổ vào các tĩnh mạch lớn ở đáy cổ (xem Hình 42.1). Ống ngực trái mang phần lớn bạch huyết từ phần dưới của cơ thể và lớn hơn nhiều so với ống ngực phải. Mạch bạch huyết, giống như tĩnh mạch, có van một chiều giữ cho bạch huyết chảy về phía ống ngực. Do đó, bạch huyết, giống như máu, được đẩy về tim nhờ sự co bóp của cơ xương và chuyển động thở. Các hạch bạch huyết dọc theo các mạch bạch huyết chính là nơi sản xuất tế bào lympho chính và thực hiện hoạt động thực bào giúp loại bỏ vi sinh vật và các vật chất lạ khác khỏi tuần hoàn (xem Phần 42.1). Bệnh mạch máu là kẻ giết người Như đã đề cập ở đầu chương này, bệnh tim mạch là nguyên nhân gây ra khoảng 1/4 số ca tử vong mỗi năm ở Hoa Kỳ, và điều này cũng đúng ở Châu Âu. Nguyên nhân trực tiếp của hầu hết những trường hợp tử vong này không phải là khiếm khuyết ở cơ tim như ở các vận động viên, mà là do đau tim hoặc đột quỵ - cả hai đều thường là kết quả cuối cùng của một căn bệnh gọi là xơ vữa động mạch ("xơ cứng động mạch"). bắt đầu nhiều năm trước khi các triệu chứng được phát hiện. Động mạch khỏe mạnh có lớp tế bào nội mô trơn bên trong (Hình 50.1 7 A) có thể bị tổn thương do huyết áp cao mãn tính, hút thuốc, chế độ ăn nhiều chất béo hoặc vi sinh vật. Các chất lắng đọng được gọi là mảng bám bắt đầu hình thành tại các vị trí tổn thương nội mô. Đầu tiên, các tế bào nội mô bị tổn thương sẽ thu hút một số tế bào bạch cầu đến vị trí đó. Những tế bào này sau đó được nối với nhau bởi các tế bào cơ trơn di chuyển từ các lớp sâu hơn của thành động mạch. Lipid, đặc biệt là cholesterol, được lắng đọng trong các tế bào này, do đó mảng bám đang phát triển trở nên béo. Mô liên kết dạng sợi được tạo ra bởi các tế bào cơ trơn xâm lấn trong mảng bám, cùng với sự lắng đọng canxi, làm cho thành động mạch kém đàn hồi - do đó "xơ cứng động mạch". Sự tích tụ mảng bám ngày càng thu hẹp động mạch và gây ra sự hỗn loạn trong dòng máu. Tiểu cầu trong máu dính vào mảng bám (xem Hình 50.12) và bắt đầu hình thành cục máu đông trong mạch, huyết khối, có thể làm tắc nghẽn động mạch (Hình 50.1 7B).bệnh tim mạch là nguyên nhân gây ra khoảng 1/4 tổng số ca tử vong mỗi năm ở Hoa Kỳ và điều này cũng đúng ở châu Âu. Nguyên nhân trực tiếp của hầu hết những trường hợp tử vong này không phải là khiếm khuyết ở cơ tim như ở các vận động viên, mà là do đau tim hoặc đột quỵ - cả hai đều thường là kết quả cuối cùng của một căn bệnh gọi là xơ vữa động mạch ("xơ cứng động mạch"). bắt đầu nhiều năm trước khi các triệu chứng được phát hiện. Động mạch khỏe mạnh có lớp tế bào nội mô trơn bên trong (Hình 50.1 7 A) có thể bị tổn thương do huyết áp cao mãn tính, hút thuốc, chế độ ăn nhiều chất béo hoặc vi sinh vật. Các chất lắng đọng được gọi là mảng bám bắt đầu hình thành tại các vị trí tổn thương nội mô. Đầu tiên, các tế bào nội mô bị tổn thương sẽ thu hút một số tế bào bạch cầu đến vị trí đó. Những tế bào này sau đó được nối với nhau bởi các tế bào cơ trơn di chuyển từ các lớp sâu hơn của thành động mạch. Lipid, đặc biệt là cholesterol, được lắng đọng trong các tế bào này, do đó mảng bám đang phát triển trở nên béo. Mô liên kết dạng sợi được tạo ra bởi các tế bào cơ trơn xâm lấn trong mảng bám, cùng với sự lắng đọng canxi, làm cho thành động mạch kém đàn hồi - do đó "xơ cứng động mạch". Sự tích tụ mảng bám ngày càng thu hẹp động mạch và gây ra sự hỗn loạn trong dòng máu. Tiểu cầu trong máu dính vào mảng bám (xem Hình 50.12) và bắt đầu hình thành cục máu đông trong mạch, huyết khối, có thể làm tắc nghẽn động mạch (Hình 50.1 7B).bệnh tim mạch là nguyên nhân gây ra khoảng 1/4 tổng số ca tử vong mỗi năm ở Hoa Kỳ và điều này cũng đúng ở châu Âu. Nguyên nhân trực tiếp của hầu hết những trường hợp tử vong này không phải là khiếm khuyết ở cơ tim như ở các vận động viên, mà là do đau tim hoặc đột quỵ - cả hai đều thường là kết quả cuối cùng của một căn bệnh gọi là xơ vữa động mạch ("xơ cứng động mạch"). bắt đầu nhiều năm trước khi các triệu chứng được phát hiện. Động mạch khỏe mạnh có lớp tế bào nội mô trơn bên trong (Hình 50.1 7 A) có thể bị tổn thương do huyết áp cao mãn tính, hút thuốc, chế độ ăn nhiều chất béo hoặc vi sinh vật. Các chất lắng đọng được gọi là mảng bám bắt đầu hình thành tại các vị trí tổn thương nội mô. Đầu tiên, các tế bào nội mô bị tổn thương sẽ thu hút một số tế bào bạch cầu đến vị trí đó. Những tế bào này sau đó được nối với nhau bởi các tế bào cơ trơn di chuyển từ các lớp sâu hơn của thành động mạch. Lipid, đặc biệt là cholesterol, được lắng đọng trong các tế bào này, do đó mảng bám đang phát triển trở nên béo. Mô liên kết dạng sợi được tạo ra bởi các tế bào cơ trơn xâm lấn trong mảng bám, cùng với sự lắng đọng canxi, làm cho thành động mạch kém đàn hồi - do đó "xơ cứng động mạch". Sự tích tụ mảng bám ngày càng thu hẹp động mạch và gây ra sự hỗn loạn trong dòng máu. Tiểu cầu

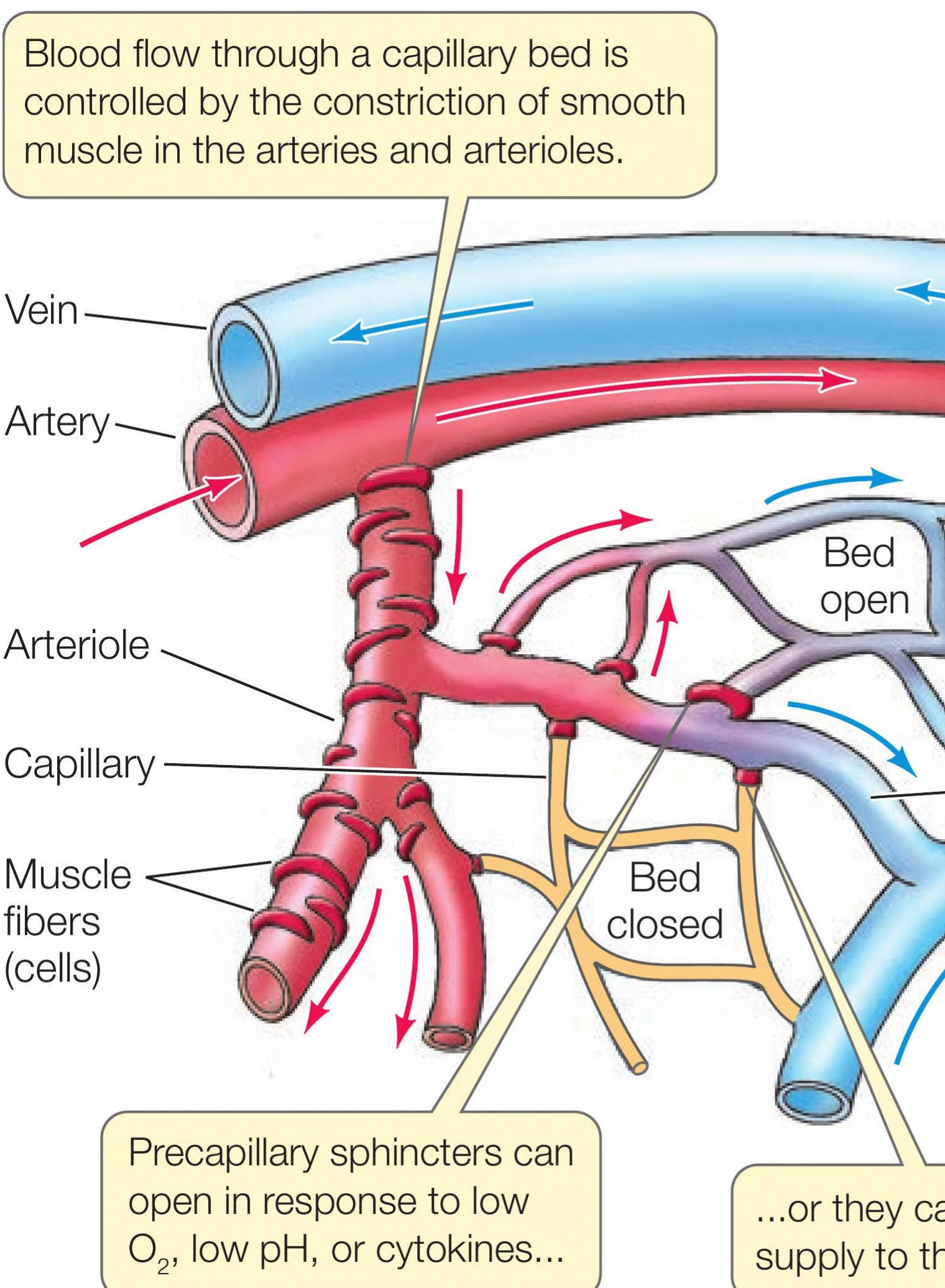
trong máu dính vào mảng bám (xem Hình 50.12) và bắt đầu hình thành cục máu đông trong mạch, huyết khối, có thể làm tắc nghẽn động mạch (Hình 50.1 7B).

50.5 Hệ thống tuần hoàn được kiểm soát và điều hòa như thế nào? 1043 (A) (B) Cơ trơn Nội mô Mảng huyết khối Cơ trơn 50.17 Mảng xơ vữa động mạch (A) Một động mạch khỏe mạnh, trong suốt. (B) Động mạch bị xơ vữa động mạch, bị tắc nghẽn bởi mảng bám và huyết khối. Máu cung cấp cho cơ tim chảy qua các động mạch vành, rất dễ bị xơ vữa động mạch. Khi các động mạch này thu hẹp, lưu lượng máu đến cơ tim giảm, gây ra các triệu chứng đau ngực và khó thở khi gắng sức nhẹ. Người bị xơ vữa động mạch có nguy cơ cao hình thành huyết khối trong động mạch vành. Tình trạng này, được gọi là huyết khối mạch vành, có thể chặn hoàn toàn mạch máu, gây ra nhồi máu cơ tim (đau tim). Một mảnh huyết khối vỡ ra, được gọi là thuyên tắc, có khả năng di chuyển đến và mắc kẹt trong một mạch máu có đường kính nhỏ hơn, chặn dòng chảy của nó (thuyên tắc mạch). Các động mạch đã bị thu hẹp do hình thành mảng bám có thể là nơi bị tắc mạch. Thuyên tắc động mạch trong não khiến các tế bào được nuôi dưỡng bởi động mạch đó chết đi. Sự kiện này là một cơn đột quỵ. Thiệt hại cụ thể do đột quỵ, chẳng hạn như mất trí nhớ, suy giảm khả năng nói hoặc tê liệt, phụ thuộc vào vị trí của động mạch bị tắc. Các yếu tố nguy cơ quan trọng để phát triển chứng xơ vữa động mạch là khuynh hướng di truyền và tuổi tác của bạn. Tuy nhiên, các yếu tố rủi ro môi trường cũng đóng một vai trò lớn. Chúng bao gồm chế độ ăn nhiều chất béo và cholesterol cao, hút thuốc và lối sống ít vận động. Một số tình trạng bệnh lý không được điều trị như tăng huyết áp (huyết áp cao), béo phì và tiểu đường cũng là những yếu tố nguy cơ gây xơ vữa động mạch. Đối với những người có khuynh hướng di truyền mắc chứng xơ vữa động mạch, việc giảm thiểu các yếu tố nguy cơ môi trường lại càng quan trọng hơn. Những thay đổi trong chế độ ăn uống, hành vi và điều trị các tình trạng bệnh lý có nguy cơ có thể ngăn ngừa và đẩy lùi chứng xơ vữa động mạch sớm, đồng thời giúp chống lại kẻ giết người thầm lặng này. Máu là một mô lỏng với các thành phần tế bào đóng vai trò vận chuyển khí hô hấp, chức năng hệ thống miễn dịch và đông máu. Các đặc tính của động mạch, tiểu động mạch, mao mạch, tiểu tĩnh mạch và tĩnh mạch phản ánh chức năng của chúng. Sự trao đổi giữa máu và dịch kẽ xảy ra ở những mạch nhỏ nhất, đó là mao mạch. â€¢ Sự khác biệt về cấu trúc giữa các loại tàu khác nhau liên quan đến chức năng của chúng như thế nào? Xem trang 1039-1040 và Hình 50.13 â€¢ Tại sao gọi tiểu động mạch là mạch cản và tĩnh mạch gọi là mạch điện dung? Xem trang. 1039 và tr. 1041 – Những yếu tố nào kiểm soát sự chuyển động của chất lỏng giữa khoang mạch và khoang ngoại mạch? Xem trang 1040-1041 và Hình 50.14 và 50.15. Điều gì đẩy máu từ phần dưới của cơ thể quay trở lại tim? Xem trang 1041-1042 và Hình 50.16 Mọi mô trong cơ thể đều cần đủ lượng máu bão hòa oxy. Lưu lượng máu phụ thuộc vào việc duy trì huyết áp thích hợp,và sự phân bố lưu lượng máu khắp cơ thể phụ thuộc vào việc kiểm soát sức cản trong các mạch máu cung cấp cho các mô khác nhau. Hệ thống tuần hoàn được kiểm soát và điều hòa như thế nào? Khi chúng tôi điều tra cách điều chỉnh một quá trình sinh lý, chúng tôi bắt đầu bằng cách xác định các thành phần quan trọng của quá trình đó, cách chúng có thể được kiểm soát và thông tin được sử dụng để chi phối sự kiểm soát đó. Bởi vì lưu lượng máu phụ thuộc vào áp lực nên chúng ta có thể xác định áp lực trong động mạch chủ là một biến số quan trọng của hệ tuần hoàn. Áp lực trong động mạch chủ dao động giữa tâm thu và tâm trương, vì vậy chúng tôi xác định biến số của mình là huyết áp động mạch trung bình (MAP). MAP được xác định bởi cung lượng tim (CO) và sức cản dòng chảy trong mạch máu, hoặc tổng sức cản ngoại vi (TPR): MAP = CO x TPR Vì CO bằng nhịp tim (HR) nhân với lượng máu trong tim bơm theo từng nhịp (thể tích hành trình [SV]), các mối quan hệ quan trọng có thể được biểu thị dưới dạng: MAP = HR x SV x TPR HR, SV và TPR được kiểm soát bởi cơ chế thần kinh và nội tiết tố ở cả cấp độ cục bộ và hệ thống. Ở cấp độ cục bộ, mỗi mô kiểm soát lưu lượng máu của chính nó thông qua cơ chế tự điều hòa khiến các tiểu động mạch cung cấp cho mô đó co lại hoặc giãn ra. Các hoạt động tự điều hòa tập thể ở các mao mạch trong tất cả các mô của cơ thể xác định TPR và do đó xác định MAP. Nếu nhiều tiểu động mạch đột ngột giãn ra, TPR giảm và MAP giảm. Nếu nhiều tiểu động mạch co lại, TPR tăng và MAP tăng. Những thay đổi trong MAP cung cấp thông tin về nhu cầu thay đổi của cơ thể. Ngoài ra, khi máu chảy qua các mao mạch, thành phần của nó thay đổi - hàm lượng C02 của nó tăng lên và 02 của nó tăng lên.Các hoạt động tự điều hòa tập thể ở các mao mạch trong tất cả các mô của cơ thể xác định TPR và do đó xác định MAP. Nếu nhiều tiểu động mạch đột ngột giãn ra, TPR giảm và MAP giảm. Nếu nhiều tiểu động mạch co lại, TPR tăng và MAP tăng. Những thay đổi trong MAP cung cấp thông tin về nhu cầu thay đổi của cơ thể. Ngoài ra, khi máu chảy qua

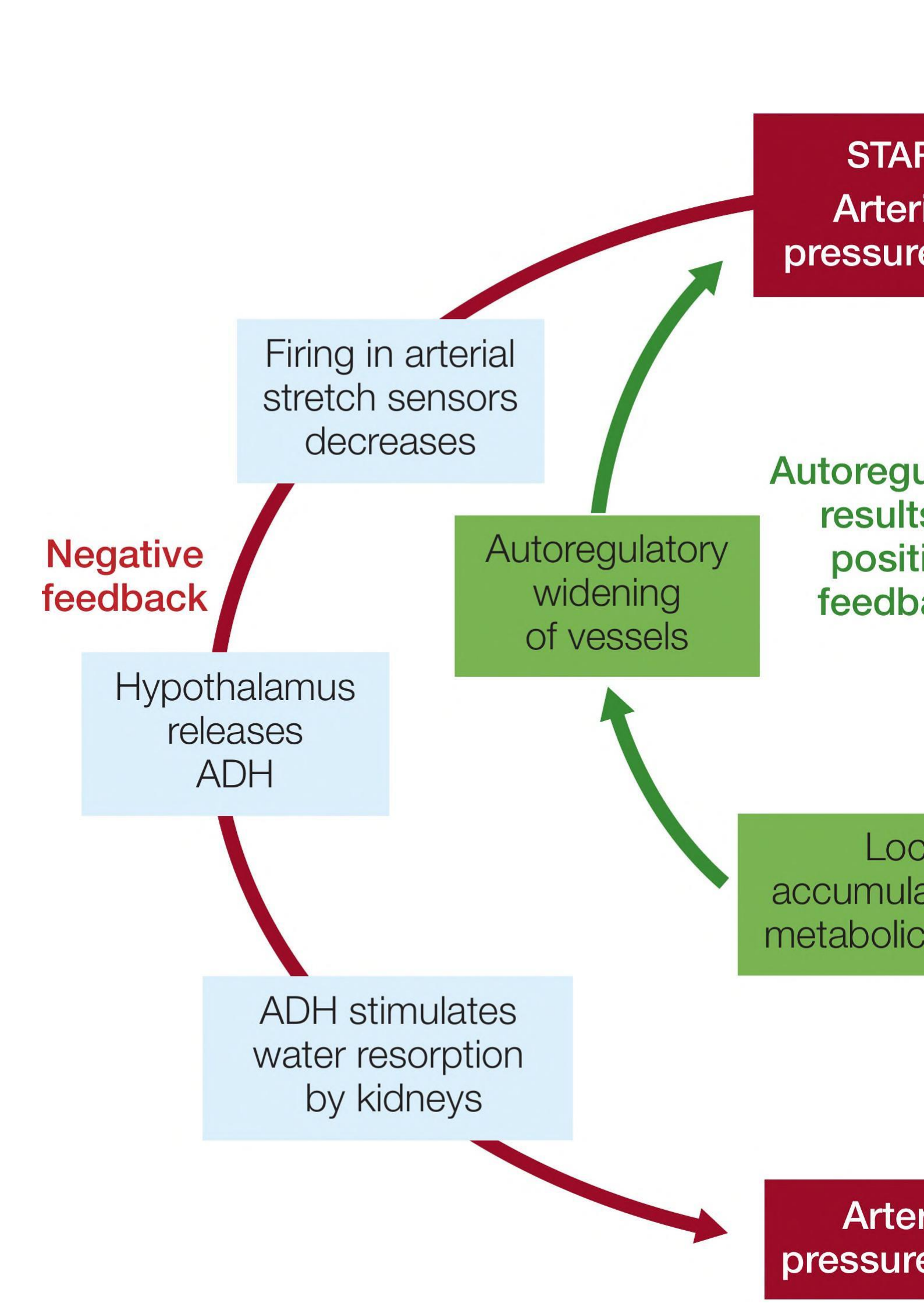
các mao mạch, thành phần của nó thay đổi - hàm lượng C02 của nó tăng lên và 02 của nó tăng lên.Các hoạt động tự điều hòa tập thể ở các mao mạch trong tất cả các mô của cơ thể xác định TPR và do đó xác định MAP. Nếu nhiều tiểu động mạch đột ngột giãn ra, TPR giảm và MAP giảm. Nếu nhiều tiểu động mạch co lại, TPR tăng và MAP tăng. Những thay đổi trong MAP cung cấp thông tin về nhu cầu thay đổi của cơ thể. Ngoài ra, khi máu chảy qua các mao mạch, thành phần của nó thay đổi - hàm lượng C02 của nó tăng lên và 02 của nó tăng lên.

1044 CHƯƠNG 50 Nội dung của Hệ thống tuần hoàn đi xuống. Do đó, thành phần máu cũng cung cấp thông tin mà cơ thể sử dụng để điều hòa hệ tuần hoàn. Hệ thống thần kinh và nội tiết phản ứng với những thay đổi về MAP và thành phần máu bằng cách thay đổi nhịp thở, nhịp tim, thể tích nhát bóp và sức cản ngoại biên để phù hợp với nhu cầu trao đổi chất của cơ thể. SjcSIS Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 50.2 Điều chỉnh huyết áp và nhịp tim Lifel 0e.com/at50.2 Tự động điều chỉnh phù hợp với lưu lượng máu cục bộ với nhu cầu cục bộ Lượng máu chảy qua giường mao mạch được kiểm soát bởi cơ trơn của động mạch và tiểu động mạch nuôi dưỡng cái giường đó. Hình 50.1 8 minh họa dòng máu trong giường mao mạch điển hình. Máu chảy vào giường từ một động mạch. Cơ trơn "còng" hoặc cơ vòng tiền mao mạch, trên động mạch có thể ngăn chặn việc cung cấp máu cho giường mao mạch. Khi cơ vòng tiền mao mạch được thư giãn và động mạch mở ra, huyết áp động mạch sẽ đẩy máu vào mao mạch. Cơ chế tự điều hòa phụ thuộc vào độ nhạy cảm của cơ trơn với môi trường hóa học tại chỗ. Nồng độ 02 thấp và nồng độ C02 cao khiến cơ trơn giãn ra, do đó làm tăng lượng máu cung cấp, mang thêm 02 vào và mang đi C02 - một phản ứng được gọi là tăng huyết áp, có nghĩa là "máu dư thừa". Sự gia tăng các sản phẩm phụ khác của quá trình trao đổi chất, chẳng hạn như axit lactic, ion hydro, kali và adenosine (tất cả đều làm tăng cơ bắp khi tập luyện), cũng thúc đẩy tình trạng tăng huyết áp. Do đó, các hoạt động làm tăng quá trình trao đổi chất của mô cũng gây ra hiện tượng sung huyết ở mô đó. 50.18 Kiểm soát lưu lượng máu cục bộ Nồng độ 02 thấp hoặc hàm lượng sản phẩm phụ chuyển hóa cao khiến cơ trơn của động mạch và tiểu động mạch giãn ra, do đó làm tăng lượng máu cung cấp cho giường mao mạch. Áp lực động mạch được điều hòa bởi cơ chế nội tiết tố và thần kinh. Kiểm soát và điều hòa hệ thống tuần hoàn bắt đầu bằng cơ chế tự điều hòa cục bộ làm thay đổi sức cản của động mạch và tiểu động mạch nuôi dưỡng các giường mao mạch. Nhu cầu của các mao mạch ảnh hưởng đến MAP và thành phần máu. Cả hai điều này đều cung cấp thông tin để kiểm soát các phản ứng nội tiết và thần kinh có tác dụng đưa huyết áp và thành phần cơ thể trở lại bình thường. Do đó, chức năng tuần hoàn được kết hợp với nhu cầu khu vực và tổng thể của cơ thể. Động mạch và tiểu động mạch được chi phối bởi hệ thống thần kinh tự chủ, đặc biệt là hệ giao cảm. Chất dẫn truyền thần kinh hậu hạch giao cảm norepinephrine liên kết với các thụ thể ở cơ trơn trong mạch máu trong ruột và các mô khác không cần thiết cho quá trình "chiến đấu hay bỏ chạy"; và làm cho các mạch này co lại, dẫn đến giảm lưu lượng máu qua chúng và tăng MAP. Như chúng ta đã thảo luận trước đó trong chương này, hoạt động giao cảm tăng lên sẽ làm tăng nhịp tim và bằng cách tăng sức co bóp của cơ tim,nó cũng làm tăng âm lượng đột quỵ. Hormon cũng đóng vai trò điều hòa huyết áp. Epinephrine có tác dụng tương tự như norepinephrine và được giải phóng khỏi tủy thượng thận trong quá trình kích hoạt giao cảm lớn được kích thích bởi sự giảm huyết áp hoặc bằng cách kích hoạt phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy trước một mối đe dọa nguy hiểm. Một loại hormone khác, angiotensin, được sản xuất khi huyết áp ở thận giảm (Hình 50.19). Những hormone này ảnh hưởng đến các tiểu động mạch nằm ở các mô ngoại biên (tứ chi) hoặc trong các mô có chức năng không cần được duy trì liên tục (chẳng hạn như hệ tiêu hóa). Bằng cách giảm lưu lượng máu trong các tiểu động mạch đó, các hormone sẽ làm tăng huyết áp trung tâm và lưu lượng máu đến các cơ quan thiết yếu như tim, não và thận. Hoạt động của hệ thần kinh tự chủ kiểm soát nhịp tim và sự co thắt mạch máu bắt nguồn từ trung tâm kiểm soát tim mạch ở hành não. Nhiều đầu vào hội tụ trên mạng tích hợp trung tâm này và ảnh hưởng đến các mệnh lệnh mà nó phát ra thông qua các dây thần kinh giao cảm và phó giao cảm (Hình 50.20). Điều đặc biệt quan trọng là thông tin đến về những thay đổi trong huyết áp và thành phần từ cả thụ thể áp suất (thụ thể căng) và thụ thể hóa học trong thành của các động mạch lớn dẫn đến não - động mạch chủ và động mạch cảnh. Hoạt động tăng lên của các thụ thể áp suất của các động mạch lớn báo hiệu huyết áp tăng và ức chế hệ thống thần kinh giao cảm truyền tín hiệu đến động mạch và tiểu động mạch, đồng thời tăng tín hiệu phó giao cảm đến máy tạo nhịp tim. Kết quả là tim đập chậm lại và các tiểu động mạch ở mô ngoại biên giãn ra, làm giảm huyết áp. Nếu áp lực trong các động mạch lớn giảm, hoạt động

của các thụ thể áp suất sẽ giảm, kích thích đầu ra giao cảm đến động mạch và tiểu động mạch đồng thời làm giảm đầu ra phó giao cảm tới máy điều hòa nhịp tim. Kết quả là tim đập nhanh hơn và các tiểu động mạch ở mô ngoại biên co lại, làm tăng huyết áp. Một loại hormone khác giúp ổn định huyết áp là hormone chống bài niệu (ADH, còn gọi là vasopressin), được tiết ra bởi tuyến yên sau để phản ứng với sự suy giảm hoạt động của các thụ thể áp lực, báo hiệu sự giảm huyết áp. ADH làm cho thận tái hấp thu nhiều nước hơn và do đócác hormone làm tăng huyết áp trung tâm và lưu lượng máu đến các cơ quan thiết yếu như tim, não và thận. Hoạt động của hệ thần kinh tự chủ kiểm soát nhịp tim và sự co thắt mạch máu bắt nguồn từ trung tâm kiểm soát tim mạch ở hành não. Nhiều đầu vào hội tụ trên mạng tích hợp trung tâm này và ảnh hưởng đến các mệnh lệnh mà nó phát ra thông qua các dây thần kinh giao cảm và phó giao cảm (Hình 50.20). Điều đặc biệt quan trọng là thông tin đến về những thay đổi trong huyết áp và thành phần từ cả thụ thể áp suất (thụ thể căng) và thụ thể hóa học trong thành của các động mạch lớn dẫn đến não - động mạch chủ và động mạch cảnh. Hoạt động tăng lên của các thụ thể áp suất của các động mạch lớn báo hiệu huyết áp tăng và ức chế hệ thống thần kinh giao cảm truyền tín hiệu đến động mạch và tiểu động mạch, đồng thời tăng tín hiệu phó giao cảm đến máy tạo nhịp tim. Kết quả là tim đập chậm lại và các tiểu động mạch ở mô ngoại biên giãn ra, làm giảm huyết áp. Nếu áp lực trong các động mạch lớn giảm, hoạt động của các thụ thể áp suất sẽ giảm, kích thích đầu ra giao cảm đến động mạch và tiểu động mạch đồng thời làm giảm đầu ra phó giao cảm tới máy điều hòa nhịp tim. Kết quả là tim đập nhanh hơn và các tiểu động mạch ở mô ngoại biên co lại, làm tăng huyết áp. Một loại hormone khác giúp ổn định huyết áp là hormone chống bài niệu (ADH, còn gọi là vasopressin), được tiết ra bởi tuyến yên sau để phản ứng với sự suy giảm hoạt động của các thụ thể áp lực, báo hiệu sự giảm huyết áp. ADH làm cho thận tái hấp thu nhiều nước hơn và do đócác hormone làm tăng huyết áp trung tâm và lưu lượng máu đến các cơ quan thiết yếu như tim, não và thận. Hoạt động của hệ thần kinh tự chủ kiểm soát nhịp tim và sự co thắt mạch máu bắt nguồn từ trung tâm kiểm soát tim mạch ở hành tủy. Nhiều đầu vào hội tụ trên mạng tích hợp trung tâm này và ảnh hưởng đến các mệnh lệnh mà nó phát ra thông qua các dây thần kinh giao cảm và phó giao cảm (Hình 50.20). Điều đặc biệt quan trọng là thông tin đến về những thay đổi trong huyết áp và thành phần từ cả thụ thể áp suất (thụ thể căng) và thụ thể hóa học trong thành của các động mạch lớn dẫn đến não - động mạch chủ và động mạch cảnh. Hoạt động tăng lên của các thụ thể áp suất của các động mạch lớn báo hiệu huyết áp tăng và ức chế hệ thống thần kinh giao cảm truyền tín hiệu đến động mạch và tiểu động mạch, đồng thời tăng tín hiệu phó giao cảm đến máy tạo nhịp tim. Kết quả là tim đập chậm lại và các tiểu động mạch ở mô ngoại biên giãn ra, làm giảm huyết áp. Nếu áp lực trong các động mạch lớn giảm, hoạt động của các thụ thể áp suất sẽ giảm, kích thích đầu ra giao cảm đến động mạch và tiểu động mạch đồng thời làm giảm đầu ra phó giao cảm tới máy điều hòa nhịp tim. Kết quả là tim đập nhanh hơn và các tiểu động mạch ở mô ngoại biên co lại, làm tăng huyết áp. Một loại hormone khác giúp ổn định huyết áp là hormone chống bài niệu (ADH, còn gọi là vasopressin), được tiết ra bởi tuyến yên sau để phản ứng với sự suy giảm hoạt động của các thụ thể áp lực, báo hiệu sự giảm huyết áp. ADH làm cho thận tái hấp thu nhiều nước hơn và do đóMột loại hormone khác giúp ổn định huyết áp là hormone chống bài niệu (ADH, còn gọi là vasopressin), được tiết ra bởi tuyến yên sau để phản ứng với sự suy giảm hoạt động của các thụ thể áp lực, báo hiệu sự giảm huyết áp. ADH làm cho thận tái hấp thu nhiều nước hơn và do đóMột loại hormone khác giúp ổn định huyết áp là hormone chống bài niệu (ADH, còn gọi là vasopressin), được tiết ra bởi tuyến yên sau để phản ứng với sự suy giảm hoạt động của các thụ thể áp lực, báo hiệu sự giảm huyết áp. ADH làm cho thận tái hấp thu nhiều nước hơn và do đó


Blood flow through a capillary bed is controlled by the constriction of smooth muscle in the arteries and arterioles.
Vein
Artery
Arteriole
Capillary
Muscle fibers (cells)
Bed open
Bed closed
Precapillary sphincters can open in response to low O_2, low pH, or cytokines...
...or they ca
supply to th

50.5 Hệ thống tuần hoàn được kiểm soát và điều hòa như thế nào? 1045 50.19 Kiểm soát huyết áp thông qua cơ chế cục bộ và hệ thống Sự sụt giảm huyết áp động mạch làm giảm lưu lượng máu đến các mô, dẫn đến tích tụ chất thải trao đổi chất cục bộ. Sự thay đổi môi trường ngoại bào này kích thích quá trình tự điều hòa của động mạch. Việc giảm huyết áp trung tâm được ngăn ngừa bằng các cơ chế phản hồi tiêu cực (bao gồm giải phóng hormone chống bài niệu ADH) làm co động mạch ở các mô ít thiết yếu hơn và kích thích duy trì thể tích máu và huyết áp. duy trì thể tích máu và tăng huyết áp (xem Phần 52.6). Hoạt động tăng lên của các thụ thể áp suất ức chế sự giải phóng ADH, và kết quả là thận bài tiết nhiều nước hơn, làm giảm thể tích máu và góp phần làm giảm huyết áp (xem Hình 50.19). Các thông tin khác khiến trung tâm điều khiển tim mạch tăng nhịp tim và huyết áp đến từ các thụ thể hóa học ở tủy, động mạch chủ và động mạch cảnh. Như chúng ta đã thảo luận trong Phần 49.5, các cảm biến hóa học ở tủy được kích hoạt bằng cách tăng nồng độ CO2 trong động mạch, và thân động mạch cảnh và động mạch chủ được kích hoạt bằng cách giảm nồng độ CO2 trong động mạch. Cảm biến hóa học gửi tín hiệu đến trung tâm điều hòa tim mạch cũng như trung tâm điều hòa hô hấp. RECAP Việc cung cấp máu đến các mô được kiểm soát cục bộ bằng cơ chế tự điều hòa làm giãn hoặc co các tiểu động mạch. Những tác động cục bộ này được chuyển thành những thay đổi về huyết áp trung tâm và thành phần được phát hiện bởi các cơ chế thần kinh và nội tiết tố, sau đó điều chỉnh các điều chỉnh tim mạch. • Làm thế nào mà những thay đổi tự điều hòa trong lưu lượng máu đến các mao mạch dẫn đến điều chỉnh MAP? Xem trang. 1044 và Hình 50.18 â€¢ Vai trò của hormone trong việc điều hòa huyết áp là gì? Xem trang. 1044 và Hình 50.19 â€¢ Mô tả vai trò của các thụ thể áp suất và thụ thể hóa học trong việc điều hòa huyết áp. Xem trang 1044-1045 và Hình 50.20 50.20 Điều chỉnh cung lượng tim Hệ thống thần kinh tự trị kiểm soát nhịp tim để phản ứng với thông tin về huyết áp và thành phần máu có nguồn gốc từ các thụ thể áp suất và thụ thể hóa học được hiển thị ở cuối hình. Thông tin từ các cảm biến này sẽ đi đến trung tâm điều khiển tim mạch ở hành tủy, nơi nó được tích hợp với các thông tin khác. Trung tâm tủy tạo ra các phản ứng trong hệ thống thần kinh giao cảm và phó giao cảm kiểm soát cung lượng tim. Các trung tâm não cao hơn â€¢ Cảm xúc â€¢ Dự đoán â€¢ Căng thẳng Các thụ thể hóa học trong tủy báo hiệu Pco2 cao trong máu. Trung tâm điều khiển tim mạch tủy Hệ giao cảm Phó giao cảm Norepinephrine â™¦ Thận Acetylcholine Epinephrine Tăng nhịp tim và huyết áp Các thụ thể áp suất trong động mạch chủ và động mạch cảnh được kích hoạt khi huyết áp tăng.Giảm nhịp tim và huyết áp Các thụ thể hóa học trên động mạch chủ và động mạch cảnh được kích hoạt khi Po2 trong máu giảm.


STAR
Arteri
pressure
Firing in arterial stretch sensors decreases
Autoregu
results
positi
feedba
Negative feedback
Autoregulatory widening of vessels
Hypothalamus releases ADH
Loc
accumula
metabolic
ADH stimulates water resorption by kidneys
Arter
pressure

1046 CHƯƠNG 50 Hệ thống tuần hoàn w Làm thế nào tình trạng bệnh tim do đột biến tương tự lại có thể gây tử vong cho một vận động viên nhưng lại vô hại đối với hầu hết những người khác? TRẢ LỜI Đột biến gây ra tình trạng được mô tả trong câu chuyện mở đầu mã hóa một loại protein co bóp cần thiết cho hoạt động bơm của cơ tim. Dạng đột biến của loại protein này khiến tim bơm máu kém hiệu quả hơn và tim sẽ bù đắp bằng cách trở nên to hơn. Ở hầu hết mọi người, tim giãn đủ để đáp ứng nhu cầu của họ mà không gây ra các vấn đề khác. Tuy nhiên, các vận động viên có thành tích cao thường xuyên tham gia các bài tập nặng đặt ra yêu cầu rất lớn đối với trái tim của họ và ở những vận động viên bị đột biến này, tim có thể bị phì đại quá mức. Cuối cùng, sự dày lên của thành tâm thất, đặc biệt là thành tâm thất trái, có thể làm gián đoạn các xung điện phối hợp các cơn co thắt của cơ tim. Khi nhu cầu lớn đặt lên một quả tim to như vậy, các cơn co thắt của sợi cơ có thể đột nhiên mất phối hợp hoặc bị tắc nghẽn, khiến tim không thể bơm máu. Tại sao động vật cần một hệ thống tuần hoàn? â€¢ Nhu cầu trao đổi chất của tế bào ở nhiều động vật nhỏ được đáp ứng bằng cách trao đổi trực tiếp vật chất với môi trường bên ngoài. Nhu cầu trao đổi chất của tế bào ở động vật lớn hơn được đáp ứng bởi hệ thống tuần hoàn vận chuyển chất dinh dưỡng, khí hô hấp và chất thải trao đổi chất khắp cơ thể. • Trong hệ tuần hoàn hở, dịch ngoại bào rời khỏi mạch và thấm qua các mô. Trong hệ tuần hoàn kín, máu được chứa trong hệ thống mạch máu. Hệ thống tuần hoàn kín có khả năng dẫn máu, hormone và chất dinh dưỡng có chọn lọc đến các mô cụ thể. Xem lại Hình 50.1 Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã tiến hóa như thế nào? Hệ tuần hoàn của động vật có xương sống bao gồm tim và một hệ thống mạch kín chứa máu tách biệt với dịch kẽ. Động mạch và tiểu động mạch mang máu từ tim; mao mạch là nơi trao đổi chất giữa máu và dịch kẽ; tĩnh mạch và tĩnh mạch đưa máu trở về tim. “Hệ thống tuần hoàn của động vật có xương sống đã phát triển từ một mạch đơn ở cá đến các mạch phổi và hệ thống riêng biệt một phần hoặc hoàn toàn ở động vật lưỡng cư, bò sát và động vật có vú. “Trong hệ thống tuần hoàn đơn của cá, dòng máu là một chiều và được đẩy bởi các van một chiều giữa xoang tĩnh mạch và tâm nhĩ, giữa tâm nhĩ và tâm thất, giữa tâm thất và hành động mạch. â€¢ Ở chim và động vật có vú, máu lưu thông qua hai mạch hoàn toàn riêng biệt. Mạch phổi vận chuyển máu giữa tim và phổi, còn mạch hệ thống vận chuyển máu giàu oxy giữa tim và các mô. Xem HOẠT ĐỘNG 50.1 Tim động vật có vú hoạt động như thế nào? “Tim của động vật có vú có bốn ngăn. Các van trong tim ngăn chặn dòng máu chảy ngược. Ôn lại Hình 50.2, HOẠT ĐỘNG 50.2 â€¢ Chu kỳ tim có hai giai đoạn: tâm thu,trong đó tâm thất co lại và tâm trương trong đó tâm thất thư giãn. Các âm thanh liên tiếp của tim ("lub-dup") được tạo ra bằng cách đóng van tim. Ôn lại Hình 50.3, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 50.1 CHƯƠNG TÓM TẮT 50 â€¢ Có thể đo huyết áp bằng máy đo huyết áp và ống nghe. Ôn lại Hình 50.4 â€¢ Các tế bào tạo nhịp của nút xoang thiết lập nhịp tim do đặc tính của các kênh ion của chúng. Hệ thống thần kinh tự trị kiểm soát nhịp tim: hoạt động giao cảm làm tăng nhịp tim và hoạt động phó giao cảm làm giảm nhịp tim bằng cách thay đổi tốc độ khử cực của điện thế màng tế bào điều hòa nhịp tim sau khi chấm dứt tâm thu. Ôn lại Hình 50.5, 50.6 â€¢ Nút xoang nhĩ điều khiển chu kỳ tim bằng cách khởi phát một làn sóng khử cực ở tâm nhĩ, làn sóng này được dẫn đến tâm thất thông qua một hệ thống bao gồm nút nhĩ thất, bó sợi His và sợi Purkinje. Ôn lại Hình 50.7 â€¢ Sự co bóp liên tục của các tế bào cơ tâm thất là do điện thế hoạt động kéo dài được tạo ra bởi các kênh Na+ và Ca2+ có điện thế. Ôn lại Hình 50.8, Hình 50.9 â€¢ Điện tâm đồ (ECG hoặc EKG) ghi lại các sự kiện điện liên quan đến sự co và giãn của cơ tim. Ôn lại Hình 50.10 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? – Máu bao gồm một phần huyết tương (nước, muối và protein) và một phần tế bào (hồng cầu hoặc hồng cầu, tiểu cầu và bạch cầu). Tất cả các thành phần tế bào được sản xuất từ tế bào gốc trong tủy xương. Ôn lại Hình 50.11 â€¢ Hồng cầu vận chuyển oxy. Việc sản xuất chúng trong tủy xương được kích thích bởi erythropoietin, chất này được tạo ra để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy (mức oxy thấp) trong các mô. - Tiểu cầu, cùng với các protein tuần hoàn, tham gia vào quá trình đông máu, tạo ra một mạng lưới các sợi fibrin giúp bịt kín các mạch máu bị tổn thương. Ôn lại Hình 50.12 â€¢ Số lượng tế bào cơ trơn dồi dào cho phép các mạch máu thay đổi đường kính, làm thay đổi sức cản và do đó làm thay đổi lưu lượng máu. Động mạch có các sợi đàn hồi giúp chúng chịu được áp lực cao. Ôn lại Hình 50.13, HOẠT ĐỘNG 50.3 â€¢ Các mao mạch là nơi trao đổi chất giữa máu và dịch mô. Tác động của Starling cho thấy lượng máu được duy trì trong các mao mạch bằng sự trao đổi chất lỏng được thúc đẩy bởi cả huyết áp và áp suất thẩm thấu. Xem lại Hình 50.15 tiếp theoHệ thống thần kinh tự trị kiểm soát nhịp tim: hoạt động giao cảm làm tăng nhịp tim và hoạt động phó giao cảm làm giảm nhịp tim bằng cách thay đổi tốc độ khử cực của điện thế màng tế bào điều hòa nhịp tim sau khi chấm dứt tâm thu. Ôn lại Hình 50.5, 50.6 â€¢ Nút xoang nhĩ điều khiển chu kỳ tim bằng

cách khởi phát một làn sóng khử cực ở tâm nhĩ, làn sóng này được dẫn đến tâm thất thông qua một hệ thống bao gồm nút nhĩ thất, bó sợi His và sợi Purkinje. Ôn lại Hình 50.7 â€¢ Sự co bóp liên tục của các tế bào cơ tâm thất là do điện thế hoạt động kéo dài được tạo ra bởi các kênh Na+ và Ca2+ có điện thế. Ôn lại Hình 50.8, Hình 50.9 â€¢ Điện tâm đồ (ECG hoặc EKG) ghi lại các sự kiện điện liên quan đến sự co và giãn của cơ tim. Ôn lại Hình 50.10 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? – Máu bao gồm một phần huyết tương (nước, muối và protein) và một phần tế bào (hồng cầu hoặc hồng cầu, tiểu cầu và bạch cầu). Tất cả các thành phần tế bào được sản xuất từ tế bào gốc trong tủy xương. Ôn lại Hình 50.11 â€¢ Hồng cầu vận chuyển oxy. Việc sản xuất chúng trong tủy xương được kích thích bởi erythropoietin, chất này được tạo ra để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy (mức oxy thấp) trong các mô. - Tiểu cầu, cùng với các protein tuần hoàn, tham gia vào quá trình đông máu, tạo ra một mạng lưới các sợi fibrin giúp bịt kín các mạch máu bị tổn thương. Ôn lại Hình 50.12 â€¢ Số lượng tế bào cơ trơn dồi dào cho phép các mạch máu thay đổi đường kính, làm thay đổi sức cản và do đó làm thay đổi lưu lượng máu. Động mạch có các sợi đàn hồi giúp chúng chịu được áp lực cao. Ôn lại Hình 50.13, HOẠT ĐỘNG 50.3 â€¢ Các mao mạch là nơi trao đổi chất giữa máu và dịch mô. Tác động của Starling cho thấy lượng máu được duy trì trong các mao mạch bằng sự trao đổi chất lỏng được thúc đẩy bởi cả huyết áp và áp suất thẩm thấu. Xem lại Hình 50.15 tiếp theoHệ thống thần kinh tự trị kiểm soát nhịp tim: hoạt động giao cảm làm tăng nhịp tim và hoạt động phó giao cảm làm giảm nhịp tim bằng cách thay đổi tốc độ khử cực của điện thế màng tế bào điều hòa nhịp tim sau khi chấm dứt tâm thu. Ôn lại Hình 50.5, 50.6 â€¢ Nút xoang nhĩ điều khiển chu kỳ tim bằng cách khởi phát một làn sóng khử cực ở tâm nhĩ, làn sóng này được dẫn đến tâm thất thông qua một hệ thống bao gồm nút nhĩ thất, bó sợi His và sợi Purkinje. Ôn lại Hình 50.7 â€¢ Sự co bóp liên tục của các tế bào cơ tâm thất là do điện thế hoạt động kéo dài được tạo ra bởi các kênh Na+ và Ca2+ có điện thế. Ôn lại Hình 50.8, Hình 50.9 â€¢ Điện tâm đồ (ECG hoặc EKG) ghi lại các sự kiện điện liên quan đến sự co và giãn của cơ tim. Ôn lại Hình 50.10 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? – Máu bao gồm một phần huyết tương (nước, muối và protein) và một phần tế bào (hồng cầu hoặc hồng cầu, tiểu cầu và bạch cầu). Tất cả các thành phần tế bào được sản xuất từ tế bào gốc trong tủy xương. Ôn lại Hình 50.11 â€¢ Hồng cầu vận chuyển oxy. Việc sản xuất chúng trong tủy xương được kích thích bởi erythropoietin, chất này được tạo ra để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy (mức oxy thấp) trong các mô. - Tiểu cầu, cùng với các protein tuần hoàn, tham gia vào quá trình đông máu, tạo ra một mạng lưới các sợi fibrin giúp bịt kín các mạch máu bị tổn thương. Ôn lại Hình 50.12 â€¢ Số lượng tế bào cơ trơn dồi dào cho phép các mạch máu thay đổi đường kính, làm thay đổi sức cản và do đó làm thay đổi lưu lượng máu. Động mạch có các sợi đàn hồi giúp chúng chịu được áp lực cao. Ôn lại Hình 50.13, HOẠT ĐỘNG 50.3 â€¢ Giường mao mạch là nơi trao đổi chất giữa máu và dịch mô. Tác động của Starling cho thấy lượng máu được duy trì trong các mao mạch bằng sự trao đổi chất lỏng được thúc đẩy bởi cả huyết áp và áp suất thẩm thấu. Xem lại Hình 50.15 tiếp theo10 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? – Máu bao gồm một phần huyết tương (nước, muối và protein) và một phần tế bào (hồng cầu hoặc hồng cầu, tiểu cầu và bạch cầu). Tất cả các thành phần tế bào được sản xuất từ tế bào gốc trong tủy xương. Ôn lại Hình 50.11 â€¢ Hồng cầu vận chuyển oxy. Việc sản xuất chúng trong tủy xương được kích thích bởi erythropoietin, chất này được tạo ra để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy (mức oxy thấp) trong các mô. - Tiểu cầu, cùng với các protein tuần hoàn, tham gia vào quá trình đông máu, tạo ra một mạng lưới các sợi fibrin giúp bịt kín các mạch máu bị tổn thương. Ôn lại Hình 50.12 â€¢ Số lượng tế bào cơ trơn dồi dào cho phép các mạch máu thay đổi đường kính, làm thay đổi sức cản và do đó làm thay đổi lưu lượng máu. Động mạch có các sợi đàn hồi giúp chúng chịu được áp lực cao. Ôn lại Hình 50.13, HOẠT ĐỘNG 50.3 â€¢ Các mao mạch là nơi trao đổi chất giữa máu và dịch mô. Tác động của Starling cho thấy lượng máu được duy trì trong các mao mạch bằng sự trao đổi chất lỏng được thúc đẩy bởi cả huyết áp và áp suất thẩm thấu. Xem lại Hình 50.15 tiếp theo10 Đặc tính của máu và mạch máu là gì? – Máu bao gồm một phần huyết tương (nước, muối và protein) và một phần tế bào (hồng cầu hoặc hồng cầu, tiểu cầu và bạch cầu). Tất cả các thành phần tế bào được sản xuất từ tế bào gốc trong tủy xương. Ôn lại Hình 50.11 â€¢ Hồng cầu vận chuyển oxy. Việc sản xuất chúng trong tủy xương được kích thích bởi erythropoietin, chất này được tạo ra để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy (mức oxy thấp) trong các mô. - Tiểu cầu, cùng với các protein tuần hoàn, tham gia vào quá trình đông máu, tạo ra một mạng lưới các sợi fibrin giúp bịt kín các mạch máu bị tổn thương. Ôn lại Hình 50.12 â€¢ Số lượng tế bào cơ trơn dồi dào cho phép các mạch máu thay đổi đường kính, làm thay đổi sức cản và do đó làm thay đổi lưu lượng máu. Động mạch có các sợi đàn hồi giúp chúng chịu được áp lực cao. Ôn lại Hình

50.13, HOẠT ĐỘNG 50.3 â€¢ Các mao mạch là nơi trao đổi chất giữa máu và dịch mô. Tác động của Starling cho thấy lượng máu được duy trì trong các mao mạch bằng sự trao đổi chất lỏng được thúc đẩy bởi cả huyết áp và áp suất thẩm thấu. Xem lại Hình 50.15 tiếp theo

¢ Sự tích tụ chất lỏng trong không gian ngoại bào dẫn đến phù nề. Các ion bicarbonate trong huyết tương góp phần tạo ra lực thẩm thấu kéo nước trở lại mao mạch. • Khả năng của một phân tử cụ thể đi qua thành mao mạch phụ thuộc vào cấu trúc của mao mạch, loại chất và chênh lệch nồng độ giữa máu và dịch mô. 💢 Tĩnh mạch có khả năng lưu trữ máu cao. Được hỗ trợ bởi trọng lực, sự co bóp của cơ xương và nhờ hoạt động thở, chúng đưa máu về tim. Ôn lại Hình 50.16 â€¢ Định luật Frank-Starling mô tả các lực làm tăng cung lượng tim, chẳng hạn như sự căng của các tế bào cơ tim do tăng hồi lưu tĩnh mạch. “Hệ thống bạch huyết trả lại dịch kẽ vào máu. Hệ thống tuần hoàn được kiểm soát và điều hòa như thế nào? • Lưu lượng máu qua các mao mạch được kiểm soát bởi các cơ chế tự điều hòa cục bộ, hormone và hệ thống thần kinh tự trị. Ôn lại Hình 50.1 8# HƯỚNG DẪN Animated 50.2 â€¢ Huyết áp được kiểm soát một phần bởi các hormone ADH và angiotensin, có tác dụng kích thích sự co bóp của mạch máu. Ôn lại Hình 50.19 â€¢ Nhịp tim được kiểm soát bởi hệ thống thần kinh tự chủ, hệ thống này phản ứng với thông tin về huyết áp và thành phần máu được tích hợp bởi các trung tâm điều hòa trong hành não. Xem lại Hình 50.20 Pi Elf Vào phần Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is50 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Câu nào về hệ tuần hoàn của động vật có xương sống là không đúng? Một. Ở cá, máu giàu oxy từ mang quay trở lại tim qua tâm nhĩ trái. b. Ở động vật có vú, máu khử oxy rời khỏi tim qua động mạch phổi c. Ở động vật lưỡng cư, máu khử oxy đi vào tim qua tâm nhĩ phải. d. Ở loài bò sát, máu ở động mạch phổi có hàm lượng oxy thấp hơn máu ở động mạch chủ. đ. Ở chim, áp suất trong động mạch chủ cao hơn áp suất trong động mạch phổi. 2. Câu nói nào về tấm lòng con người là đúng? Một. Thành của tâm thất phải dày hơn thành của tâm thất trái. b. Máu chảy qua van nhĩ thất luôn là máu bị khử oxy. c. Tiếng tim thứ hai là do van động mạch chủ đóng lại. d. Máu trở về tim từ phổi trong tĩnh mạch chủ. đ. Trong thời kỳ tâm thu, van động mạch chủ mở và van phổi đóng. 3. Điện thế hoạt động của máy điều hòa nhịp tim trong tim a. là do tác dụng trái ngược của norepinephrine và acetylcholine. b. được tạo ra bởi bó của His. c. phụ thuộc vào khoảng cách giữa các tế bào tạo nên tâm nhĩ và các tế bào tạo nên tâm thất. d. là do sự khử cực tự phát của màng sinh chất của các tế bào cơ tim đã được biến đổi. đ. phản ánh sự khử cực lớn của điện thế màng do mở kênh Na+ phụ thuộc điện thế. 4. Vận tốc máu qua mao mạch chậm vì a.nhiều lượng máu bị mất khỏi mao mạch. b. áp lực trong tĩnh mạch cao. c. tổng diện tích mặt cắt ngang của mao mạch lớn hơn tiểu động mạch. d. áp suất thẩm thấu trong mao mạch rất cao. đ. hồng cầu phải đi qua trong một hàng duy nhất. 5. Tự động điều hòa lưu lượng máu tới mô là do a. nội tâm thông cảm. b. vùng dưới đồi giải phóng ADH. c. tăng hoạt động của baroreceptors. d. các thụ thể hóa học ở động mạch chủ và động mạch cảnh. đ. ảnh hưởng của môi trường hóa học cục bộ lên tiểu động mạch. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Khi bắt đầu cuộc đua, cung lượng tim tăng ngay lập tức trước khi có bất kỳ sự thay đổi nào về nồng độ 02 hoặc C02 trong máu. Giải thích hai yếu tố góp phần tạo ra hiệu ứng này. Bao gồm luật Frank-Starling trong câu trả lời của bạn. 7. Có thời điểm nào trong chu kỳ tim của động vật có vú khi cả bốn van tim đều mở không? Giải thích. 8. Mất máu nhiều và đột ngột sẽ dẫn đến tụt huyết áp. Mô tả một số cơ chế giúp huyết áp trở lại bình thường và cách chúng thực hiện điều đó. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Tim của hầu hết các loài động vật có vú ngừng đập khi nhiệt độ của chúng giảm hơn một vài độ xuống dưới 20°C, nhưng tim của các loài động vật có vú đang ngủ đông có thể đập ở 0°C. Sự thích nghi nào của cơ tim có thể giải thích khả năng này của tim ở người ngủ đông? 10. Bạn có thể mô tả chu kỳ của các sự kiện trong tâm thất tim bằng biểu đồ vẽ áp suất trong tâm thất trên trục y và thể tích máu trong tâm thất trên trục x. Vẽ đồ thị như vậy cho tâm thất trái sử dụng áp suất tối đa và tối thiểu là 125 và 25 mm Hg và thể tích tâm thất tối đa và tối thiểu là 130 và 60 ml. Âm thanh của tim sẽ ở đâu trên biểu đồ này? Đồ thị của tâm thất trái và tâm thất phải sẽ khác nhau như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.Mô tả một số cơ chế giúp huyết áp trở lại bình thường và cách chúng thực hiện điều đó. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Tim của hầu hết các loài động vật có vú ngừng đập khi nhiệt độ của chúng giảm hơn một vài độ xuống dưới 20°C, nhưng tim của các loài động vật có vú đang ngủ đông có thể đập ở 0°C. Sự thích nghi nào của cơ tim có thể giải thích khả năng này của tim ở người ngủ đông? 10. Bạn có thể mô tả chu kỳ

của các sự kiện trong tâm thất tim bằng biểu đồ vẽ áp suất trong tâm thất trên trục y và thể tích máu trong tâm thất trên trục x. Vẽ đồ thị như vậy cho tâm thất trái sử dụng áp suất tối đa và tối thiểu là 125 và 25 mm Hg và thể tích tâm thất tối đa và tối thiểu là 130 và 60 ml. Âm thanh của tim sẽ ở đâu trên biểu đồ này? Đồ thị của tâm thất trái và tâm thất phải sẽ khác nhau như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.Mô tả một số cơ chế giúp huyết áp trở lại bình thường và cách chúng thực hiện điều đó. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Tim của hầu hết các loài động vật có vú ngừng đập khi nhiệt độ của chúng giảm hơn một vài độ xuống dưới 20°C, nhưng tim của các loài động vật có vú đang ngủ đông có thể đập ở 0°C. Sự thích nghi nào của cơ tim có thể giải thích khả năng này của tim ở người ngủ đông? 10. Bạn có thể mô tả chu kỳ của các sự kiện trong tâm thất tim bằng biểu đồ vẽ áp suất trong tâm thất trên trục y và thể tích máu trong tâm thất trên trục x. Vẽ đồ thị như vậy cho tâm thất trái sử dụng áp suất tối đa và tối thiểu là 125 và 25 mm Hg và thể tích tâm thất tối đa và tối thiểu là 130 và 60 ml. Âm thanh của tim sẽ ở đâu trên biểu đồ này? Đồ thị của tâm thất trái và tâm thất phải sẽ khác nhau như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu CHƯƠNG 51.1 Động vật cần gì từ thức ăn? 51.2 Động vật ăn và tiêu hóa thức ăn như thế nào? 51.3 Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? 51.4 Dòng chất dinh dưỡng được kiểm soát và điều chỉnh như thế nào? TRONG HÀNG NGÀN năm, người Pima ở tây nam Bắc Mỹ là những người săn bắt và hái lượm, họ bổ sung chế độ ăn uống của mình bằng nông nghiệp tự cung tự cấp. Môi trường của họ khô cằn nên họ đã phát triển những hệ thống tưới tiêu phức tạp; mặc dù vậy, họ vẫn thường xuyên gặp phải hạn hán và nạn đói sau đó. Ngày nay hầu hết các cá nhân thuộc dân tộc Pima ở Bắc Mỹ đều bị béo phì về mặt lâm sàng. Trên thực tế, về mặt dân số, họ là một trong những quốc gia có dân số nặng nhất thế giới. Béo phì đi kèm với các vấn đề sức khỏe liên quan như tiểu đường, huyết áp cao và bệnh tim. Tỷ lệ mắc bệnh tiểu đường ở Pima cao gấp bảy lần mức trung bình toàn quốc; 2/3 số người trưởng thành trên 40 tuổi mắc bệnh tiểu đường. Hơn nữa, bệnh tiểu đường đang xảy ra ở những người trẻ tuổi hơn bao giờ hết. Điều gì đã gây ra sự thay đổi sức khỏe căn bản như vậy trong toàn bộ dân số? Hai yếu tố tương tác có liên quan: di truyền và lối sống. Các nhà di truyền học đưa ra giả thuyết rằng các giai đoạn đói kém tái diễn tạo ra áp lực chọn lọc mạnh mẽ đối với các “gen tiết kiệm”; - các alen đặc biệt của các gen liên quan đến tiêu hóa, hấp thu và dự trữ năng lượng mang lại hiệu quả cao hơn mức trung bình trong việc chuyển hóa thức ăn thành năng lượng dự trữ, chẳng hạn như chất béo. Các gen tiết kiệm sẽ mang lại lợi thế chọn lọc mạnh mẽ khi thức ăn khan hiếm. Pima thể hiện tính cách "tiết kiệm" kiểu hình. Chúng có tỷ lệ trao đổi chất khi nghỉ ngơi thấp và dễ dàng chuyển đổi thức ăn thành chất béo. Đối với nhiều Pima, việc tiêu thụ một lượng glucose tiêu chuẩn khiến mức insulin của họ tăng cao gấp ba lần so với người Mỹ gốc Âu. Insulin là hormone tạo điều kiện chuyển đổi đường trong chế độ ăn thành chất béo. Các gen hiệu quả Người Pima là một ví dụ về một quần thể loài người liên tục trải qua những thời kỳ thiếu lương thực nghiêm trọng. Những sự kiện lịch sử này có thể đã áp đặt sự lựa chọn các gen giúp cải thiện hiệu quả quản lý năng lượng thu được từ thực phẩm. Với chế độ ăn uống và lối sống hiện đại, những “gen hiệu quả” này sẽ dễ dàng hoạt động hơn. có thể góp phần gây béo phì. Yếu tố khác gây ra đại dịch béo phì ở Pima là sự thay đổi đột ngột trong lối sống truyền thống của họ. Thay vì ăn chế độ ăn truyền thống, người Pima hiện nay ăn chế độ ăn phương Tây nhiều calo, nhiều chất béo và họ tham gia ít hoạt động thể chất hơn tổ tiên của họ. Một quần thể Pima khác sống ở Sierra Madre phía bắc Mexico. Về mặt di truyền, họ giống với dân số Arizona. Tuy nhiên, họ ăn những món ăn truyền thống và sống theo lối sống truyền thống bao gồm nhiều hoạt động thể chất. Trong khi Pima Arizona chỉ dành trung bình 2 giờ hoạt động thể chất mỗi tuần thì Pima Mexico trung bình là 23 giờ mỗi tuần. Béo phì và tiểu đường không phổ biến ở người Pima Mexico.Chế độ ăn nhiều calo và lối sống ít vận động không chỉ ảnh hưởng đến Pima mà còn góp phần làm tăng tỷ lệ béo phì nói chung trên toàn dân số Hoa Kỳ. Các nhà nghiên cứu đang nghiên cứu Pima để tìm hiểu thêm về di truyền của bệnh béo phì và các bệnh lý liên quan. Có gen nào khiến một người béo phì không? Xem câu trả lời ở trang 1068.



51 .1 Động vật cần gì từ thức ăn? 1049 51.1 Sinh vật dị dưỡng Lấy năng lượng từ sinh vật tự dưỡng (A) Động vật ăn cỏ lấy năng lượng trực tiếp từ sinh vật tự dưỡng. Các loài động vật ăn cỏ lớn ở đồng cỏ châu Phi phải

tiêu thụ một lượng lớn thực vật để đáp ứng nhu cầu dinh dưỡng của chúng. (B) Năng lượng của động vật ăn thịt được lấy gián tiếp từ sinh vật tự dưỡng, vì năng lượng dự trữ trong động vật săn mồi ban đầu được lấy từ sinh vật tự dưỡng. Động vật yêu cầu gì từ thức ăn? Động vật là loài dị dưỡng - chúng lấy dinh dưỡng từ việc ăn các sinh vật khác. Ngược lại, sinh vật tự dưỡng (hầu hết thực vật, một số vi khuẩn, một số vi khuẩn cổ và một số sinh vật nguyên sinh) có thể sử dụng năng lượng mặt trời hoặc năng lượng hóa học vô cơ để tổng hợp tất cả các thành phần của chúng. Trực tiếp và gián tiếp, các sinh vật dị dưỡng lợi dụng - thực ra, phụ thuộc vào - quá trình tổng hợp hữu cơ được thực hiện bởi các sinh vật tự dưỡng và đã phát triển vô số cách thích nghi để khai thác nguồn tài nguyên này (Hình 51.1). Trong phần này chúng ta sẽ mô tả cách động vật sử dụng thức ăn, có thể là thực vật hoặc các động vật khác, để lấy năng lượng và tạo nên các khối phân tử phức tạp. Chúng ta cũng sẽ xem xét nhu cầu về các chất dinh dưỡng khoáng chất đặc biệt và các phân tử hữu cơ cũng như các bệnh gây ra khi thiếu chúng trong chế độ ăn uống. Nhu cầu và chi tiêu năng lượng có thể đo lường được Năng lượng - khả năng thực hiện công - có nhiều dạng khác nhau, bao gồm năng lượng điện, nhiệt, hóa học và hạt nhân. Như đã thảo luận ở Chương 8, calo (lưu ý c nhỏ) là đơn vị nhiệt năng; cụ thể, đó là lượng nhiệt cần thiết để tăng nhiệt độ của 1 gam nước lên 1°C. Vì đây là lượng năng lượng rất nhỏ nên các nhà sinh lý học thường sử dụng kilocalorie (kcal) làm đơn vị đo (1 kcal = 1.000 calo). Các nhà dinh dưỡng cũng sử dụng kilocalorie làm đơn vị năng lượng tiêu chuẩn, nhưng theo truyền thống, họ gọi nó là Calorie (Cal), được viết hoa để phân biệt với calo đơn lẻ. Hầu như bất kỳ hộp đựng thực phẩm nào bạn mua ở Hoa Kỳ đều có nhãn "Thành phần dinh dưỡng" bao gồm mục "Calo." Calo (hoặc kcal) liên quan như thế nào đến cuộc thảo luận ở Chương 9 về cách năng lượng trong các liên kết hóa học của các phân tử thực phẩm được chuyển sang các liên kết photphat năng lượng cao của adenosine triphosphate (ATP) và sau đó được sử dụng để thực hiện công việc của tế bào? Và tại sao chúng ta lại sử dụng năng lượng nhiệt làm thước đo dinh dưỡng? Lý do được tìm thấy ở các định luật nhiệt động lực học, cho chúng ta biết rằng năng lượng không thể được tạo ra hay mất đi mà có thể chuyển đổi từ dạng này sang dạng khác (xem Phần 8.1). Tuy nhiên, mọi quá trình chuyển đổi năng lượng đều không hiệu quả và phần lớn năng lượng ban đầu luôn chuyển thành nhiệt. Cho dù chúng ta đang sử dụng năng lượng trong glucose để tạo ra ATP hay đang sử dụng ATP đó để cung cấp năng lượng cho sự co cơ hoặc vận chuyển ion, hầu hết năng lượng hóa học có sẵn đều bị mất dưới dạng nhiệt. Điểm mấu chốt là nếu một con vật không phát triển, không thực hiện bất kỳ công việc bên ngoài nào và không thay đổi nhiệt độ cơ thể,nhiệt lượng nó mất ra môi trường là thước đo tổng năng lượng tiêu hao hoặc sự trao đổi chất của nó. Nhu cầu năng lượng của động vật phải được đáp ứng thông qua việc ăn, tiêu hóa và đồng hóa thức ăn. Mức tiêu hao năng lượng cơ bản của con người là 1.300 đến 1.500 Cal/ngày đối với phụ nữ trưởng thành và 1.600 đến 1.800 Cal/ngày đối với nam giới trưởng thành. Hoạt động thể chất bổ sung thêm vào nhu cầu năng lượng cơ bản này. Đối với một người làm công việc ít vận động, khoảng 30% lượng calo tiêu hao được sử dụng cho hoạt động của cơ xương; đối với một người lao động chân tay nặng nhọc, hơn 95% lượng calo tiêu thụ là dành cho hoạt động của cơ xương. Các thành phần của thực phẩm cung cấp năng lượng là chất béo, carbohydrate và protein. Chất béo mang lại 9,5 Cal/gram, carbohydrate 4,2 Cal/gram và protein khoảng 4,1 Cal/gram. Hình 51.2 cho thấy một số điểm tương đương về lương thực, năng lượng và mức tiêu thụ năng lượng. Mặc dù các đơn vị calo, kilocalorie và Calorie vẫn được sử dụng phổ biến, hầu hết các nhà khoa học hiện nay đều sử dụng Hệ thống đơn vị quốc tế (ISU). Trong hệ thống này, đơn vị năng lượng cơ bản là joule: 1 joule = 0,239 calo và thước đo mức sử dụng năng lượng là 1 joule/giây = 1 watt. Bạn đã quen thuộc với xếp hạng bóng đèn, vì vậy hãy nghĩ đến điều đó khi bạn chuyển đổi kcal/ngày thành watt. Mức tiêu hao năng lượng 1.700 Cal/ngày của một người đàn ông trung bình chuyển đổi thành 82 watt (lưu ý rằng một watt bao gồm cả chiều thời gian, vì vậy nó là tốc độ sử dụng năng lượng). Vì vậy, có thể định lượng giá trị calo của bất kỳ loại thực phẩm nào mà động vật ăn. Cũng có thể định lượng lượng caloCũng có thể định lượng lượng caloCũng có thể định lượng lượng calo

(A)



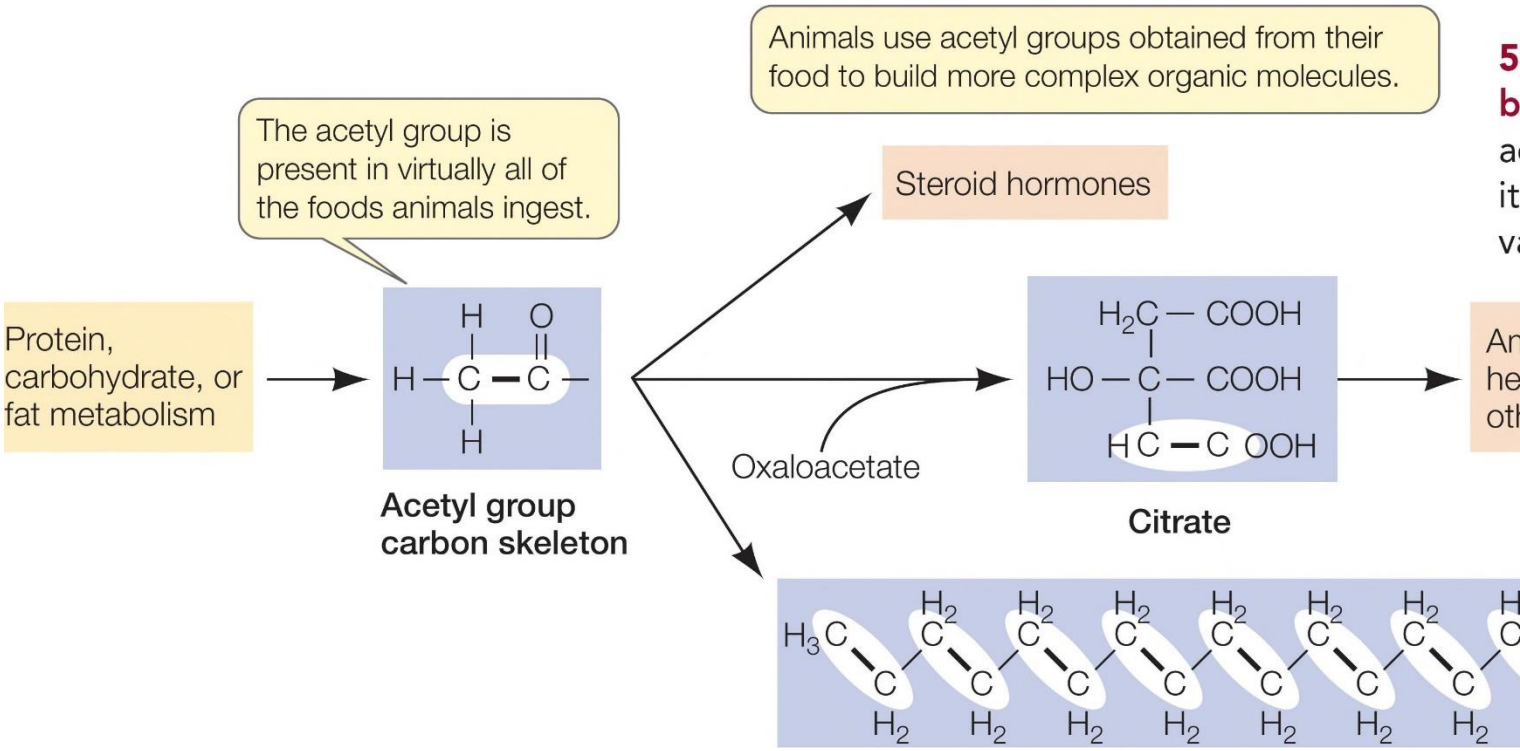
(B)



1050 CHƯƠNG 51 Thời gian dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu (giờ) 6 oz. sữa chua dâu ít béo 1 30 Calo Bánh sandwich Thổ Nhĩ Kỳ (thịt trắng) 215 Calo 1/4 pound bánh mì kẹp phô mai ăn nhanh 530 Calo 10” pizza phô mai sâu lòng 1.300 Calo Nghỉ ngơi Đi bộ Chạy bộ Nghỉ ngơi Đi bộ y Chạy bộ Nghỉ ngơi Đi bộ Chạy bộ Nghỉ ngơi Đi bộ Chạy bộ 51.2 Năng lượng thực phẩm và cách chúng ta sử dụng năng lượng có trong một số loại thực phẩm thông thường được trình bày ở bên trái. Các biểu đồ cho biết một người có nhu cầu năng lượng cơ bản khoảng 1.800 Cal/ngày sẽ mất bao lâu để sử dụng lượng năng lượng tương đương khi nghỉ ngơi, đi bộ hoặc chạy bộ. chi tiêu của bất kỳ hoạt động hoặc hành vi nào mà động vật thực hiện. Bằng cách so sánh lượng calo tiêu thụ với lượng calo tiêu hao, chúng ta có thể xây dựng ngân sách năng lượng cho phép các nhà sinh thái học và nhà sinh học tiến hóa áp dụng phân tích chi phí-lợi ích đối với hành vi cho ăn, như chúng tôi sẽ giải thích trong Phần 53.4. Các nguồn năng lượng có thể được lưu trữ trong cơ thể Mặc dù các tế bào của cơ thể sử dụng năng lượng liên tục nhưng hầu hết động vật không ăn liên tục và do đó phải dự trữ các phân tử nhiên liệu có thể được giải phóng khi cần thiết giữa các bữa ăn. Carbohydrate được lưu trữ trong tế bào gan và cơ dưới dạng glycogen, nhưng tổng lượng glycogen được lưu trữ chỉ đại diện cho nhu cầu năng lượng cơ bản trong một ngày. Chất béo là dạng năng lượng dự trữ quan trọng nhất trong cơ thể động vật. Chất béo không chỉ có nhiều năng lượng trên mỗi gram hơn glycogen mà còn có thể được lưu trữ với ít nước liên quan, khiến nó trở nên rắn chắc hơn. Chim di cư dự trữ năng lượng dưới dạng mỡ để cung cấp năng lượng cho những chuyến bay dài của chúng; nếu chúng phải dự trữ cùng một lượng năng lượng như glycogen thì chúng sẽ quá nặng để có thể bay được. Protein không được sử dụng làm hợp chất dự trữ năng lượng, mặc dù protein cấu trúc của cơ thể có thể được chuyển hóa thành nguồn năng lượng cuối cùng. 90 phút 26 phút 13 phút 144 phút 43 phút 22 phút 354 phút 106 phút 54 phút ^ 864 phút 258 phút 132 phút Nếu một con vật ăn quá ít thức ăn để đáp ứng nhu cầu năng lượng của nó, nó phải bắt đầu chuyển hóa một số phân tử của chính nó thân hình. Cái này "tự tiêu dùng" bắt đầu với các hợp chất dự trữ năng lượng glycogen và chất béo. Một khi lượng mỡ dự trữ bị cạn kiệt nghiêm trọng, cơ thể sẽ tăng cường chuyển hóa protein để lấy năng lượng (Hình 51 .3A). Protein đầu tiên bị hy sinh là protein của huyết tương. Sự mất protein huyết tương làm giảm nồng độ thẩm thấu của huyết tương, dẫn đến tăng mất dịch từ máu đến các khoảng kẽ (phù nề; xem Phần 50.4). Sự tích tụ chất lỏng ở các chi và bụng là dấu hiệu điển hình của kwashiorkor, một căn bệnh do thiếu protein mãn tính (Hình 51 .3 B). Việc mất protein liên tục sẽ làm tổn thương các cơ quan của cơ thể, cuối cùng dẫn đến tử vong. Khi động vật thường xuyên ăn nhiều thức ăn hơn mức cần thiết để đáp ứng nhu cầu năng lượng, lượng chất dinh dưỡng

dư thừa sẽ được lưu trữ khi khối lượng cơ thể tăng lên. Dự trữ glycogen đầu tiên xây dựng (A) CD CD C CD 51.3 Quá trình nhịn đói (A) Ở một người bị suy dinh dưỡng, năng lượng dự trữ của cơ thể cuối cùng sẽ cạn kiệt. (B) Bụng, mặt, tay và chân sưng tấy của cô gái này là do phù nề. Cùng với tứ chi khẳng khiu, đây là những triệu chứng của kwashiorkor, một hội chứng do cơ thể phá vỡ protein trong máu và mô cơ để cung cấp năng lượng cho quá trình trao đổi chất. T3 O _Q O C 0 / \ Năng lượng dự trữ chính của chúng ta là chất béo; một người có trọng lượng cơ thể trung bình có thể tồn tại 4 hoặc 5 tuần mà không cần thức ăn. _ _ _)'rote in /Fat .Tỷ lệ carbohydrate ^ i_ i_ i i_ i L\\ 1 2 3 4 5 Tuần nhịn đói Dự trữ carbohydrate sẽ cạn kiệt chỉ sau một ngày không ăn. Khi lượng mỡ trong cơ thể cạn kiệt, lượng protein bị mất đi với tốc độ ngày càng nhanh, gây ra những hậu quả nghiêm trọng.

51.1 Động vật cần gì từ thức ăn? 1051 Axit palmitic (và các axit béo khác) trở lên; sau đó carbohydrate, chất béo và protein bổ sung trong chế độ ăn uống sẽ được chuyển hóa thành mỡ trong cơ thể. Ở một số loài, chẳng hạn như động vật ngủ đông, dinh dưỡng quá mức theo mùa là một sự thích nghi quan trọng để tồn tại trong thời kỳ không có thức ăn. Tuy nhiên, ở người, dinh dưỡng quá mức có thể gây nguy hiểm nghiêm trọng cho sức khỏe, làm tăng nguy cơ huyết áp cao, đau tim, tiểu đường và các rối loạn khác, như đã thấy trong Pima được thảo luận ở phần mở đầu chương. Thức ăn cung cấp bộ xương cacbon cho quá trình sinh tổng hợp Mỗi động vật phải hấp thụ một số phân tử hữu cơ nhất định mà nó không thể tự tổng hợp được nhưng cần tạo thành các khối xây dựng nên các phân tử hữu cơ phức tạp của chính nó. Nhóm acetyl (CH3CO -) là một trong những khối xây dựng cần thiết như vậy, cung cấp khung carbon của các phân tử hữu cơ lớn hơn (Hình 51.4). Động vật không thể tổng hợp các nhóm acetyl từ các phân tử carbon, oxy và hydro mà phải lấy chúng từ thức ăn. Các nhóm acetyl có thể được tạo ra từ quá trình chuyển hóa của hầu hết mọi loại thực phẩm, nhưng chúng có nguồn gốc từ thực vật. Nhóm acetyl không bao giờ thiếu đối với động vật được nuôi dưỡng đầy đủ. Tuy nhiên, một số nhóm cung cấp bộ xương carbon có thể bị thiếu trong chế độ ăn của động vật ngay cả khi lượng calo đưa vào đầy đủ. Một nhóm như vậy bao gồm một số axit amin nhất định, các khối xây dựng của protein. Động vật có thể tổng hợp một số axit amin của riêng mình bằng cách sử dụng khung cacbon từ acetyl hoặc các nhóm khác và chuyển cho chúng các nhóm amin (-NH2) có nguồn gốc từ các axit amin khác. Tuy nhiên, hầu hết động vật không thể tổng hợp được tất cả các axit amin chúng cần và do đó phải lấy một số axit amin thiết yếu từ thức ăn. Nếu một con vật không hấp thụ đủ dù chỉ một trong số các axit amin thiết yếu thì khả năng tổng hợp protein của nó sẽ bị suy giảm và khả năng duy trì các chức năng enzyme và vận chuyển bị thách thức. Axit amin thiết yếu khác nhau tùy theo loài. Hầu hết các nhà nghiên cứu đều đồng ý rằng người trưởng thành phải nhận được 8 axit amin thiết yếu từ thức ăn: isoleucine, leucine, lysine, methionine, phenylalanine, threonine, tryptophan và valine. Tất cả tám chất này đều có trong sữa, trứng, thịt và các sản phẩm từ đậu nành, nhưng hầu hết thực phẩm thực vật không chứa đủ số lượng cả tám chất này, vì vậy chế độ ăn chay nghiêm ngặt có nguy cơ bị suy dinh dưỡng protein. Tuy nhiên, một chế độ ăn bổ sung thực phẩm thực vật sẽ cung cấp tất cả 8 axit amin thiết yếu (Hình 51.5). Nói chung, các loại ngũ cốc (như gạo, lúa mì và ngô) được bổ sung bằng các loại đậu (như đậu và đậu Hà Lan). Rất lâu trước khi cơ sở hóa học của sự bổ sung được hiểu rõ, các xã hội ít được tiếp cận với thịt đã phát triển chế độ ăn bổ sung. Nhiều dân tộc Trung và Nam Mỹ có truyền thống ăn đậu với ngô, và người dân bản địa Bắc Mỹ bổ sung đậu của họ bằng bí. Trẻ sơ sinh được cho là cần thêm bốn axit amin trong chế độ ăn: histidine, tyrosine, cysteine và arginine. Cũng,một số axit amin được yêu cầu bởi những người bị rối loạn chuyển hóa nhất định, những người không thể tổng hợp chúng một cách đầy đủ. Ví dụ, những người mắc bệnh di truyền phenylketonuria thiếu enzyme để chuyển phenylalanine thành tyrosine (xem Phần 15.2) và phải bổ sung tyrosine từ chế độ ăn uống của họ. Họ phải giữ lượng phenylalanine trong chế độ ăn uống ở mức thấp để ngăn chặn sự tích tụ của nó đến mức độc hại. Tại sao protein trong khẩu phần ăn được tiêu hóa hoàn toàn thành các axit amin cấu thành trước khi được cơ thể sử dụng? Sẽ tiết kiệm năng lượng hơn nếu tái sử dụng một số protein trong chế độ ăn uống Tám axit amin thiết yếu cho người trưởng thành Các loại đậu (đậu ngâm trong đậu) 51.5 Chiến lược dành cho người ăn chay Bằng cách kết hợp ngũ cốc với các loại đậu, một người trưởng thành ăn chay có thể có được tất cả tám loại thiết yếu axit amin. â€¢ L.v. Tryptophan "A. Methionine Valine Threonine Ngũ cốc Phenylalanine (ngô trong bánh tortilla) Leucine Isoleucine Lysine



1052 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu trực tiếp? Có một số lý do tại sao các protein ăn vào không được sử dụng "nguyên trạng": Các đại phân tử như protein không dễ dàng được hấp thụ bởi các tế bào của ruột, nhưng các monome cấu thành của chúng (chẳng hạn như axit amin) lại dễ dàng được hấp thụ. â€¢ Cấu trúc và chức năng của protein rất đặc trưng cho từng loài. Một loại protein hoạt động tối ưu ở loài này có thể không hoạt động tốt ở loài khác. “Các protein lạ xâm nhập vào cơ thể trực tiếp từ ruột sẽ bị coi là kẻ xâm lược và sẽ bị hệ thống miễn dịch tấn công. Con người có thể tổng hợp hầu hết tất cả các lipid mà cơ thể cần bằng cách sử dụng các nhóm acetyl thu được từ thực phẩm (xem Hình 51.4), nhưng chúng ta phải có một nguồn cung cấp các axit béo thiết yếu nhất định - đặc biệt là axit linoleic - mà chúng ta không thể tổng hợp được. Động vật có vú cần axit linoleic để tổng hợp các axit béo không bão hòa khác, chẳng hạn như axit arachidonic, là thành phần của một số phân tử tín hiệu, bao gồm cả tuyến tiền liệt. Axit béo thiết yếu cũng là thành phần cần thiết của phospholipid màng. Sự thiếu hụt axit linoleic có thể dẫn đến các vấn đề như vô sinh và suy giảm khả năng tiết sữa, nhưng vì nó thường có trong dầu thực vật nên sự thiếu hụt khó xảy ra ở một người được nuôi dưỡng đầy đủ. Động vật cần các nguyên tố khoáng để thực hiện nhiều chức năng khác nhau Bảng 51.1 liệt kê các nguyên tố khoáng chính mà động vật yêu cầu. Các yếu tố cần thiết với số lượng lớn được gọi là chất dinh dưỡng đa lượng; những chất cần thiết với lượng rất nhỏ (thường dưới 100 mg/ ngày) được gọi là vi chất dinh dưỡng. Một số vi chất dinh dưỡng được yêu cầu với số lượng rất nhỏ nên không bao giờ bị thiếu hụt, nhưng chúng vẫn là những yếu tố thiết yếu. Canxi là một ví dụ về chất dinh dưỡng đa lượng. Nó là nguyên tố có nhiều thứ năm trong cơ thể; một người nặng 70 kg chứa khoảng 1,2 kg canxi. Canxi photphat là cấu trúc chính BẢNG 51.1 Các nguyên tố khoáng cần thiết cho động vật Nguyên tố Nguồn trong chế độ ăn của con người Chức năng chính Các chất dinh dưỡng đa lượng Canxi (Ca) Thực phẩm từ sữa, trứng, rau lá xanh, ngũ cốc nguyên hạt, các loại đậu, quả hạch, thịt Tìm thấy trong xương và răng; máu đông; hoạt động thần kinh và cơ bắp; hoạt hóa enzyme Clo (Cl) Muối ăn (NaCI), thịt, trứng, rau, thực phẩm từ sữa Cân bằng nước; tiêu hóa (dưới dạng HCI); ion âm chính trong dịch ngoại bào Magiê (Mg) Rau xanh, thịt, ngũ cốc nguyên hạt, các loại hạt, sữa, các loại đậu Cần thiết cho nhiều enzym; được tìm thấy trong xương và răng Phốt pho (P) Sữa, trứng, thịt, ngũ cốc nguyên hạt, các loại đậu, các loại hạt Thành phần của axit nucleic, ATP và phospholipid; hình thành xương; bộ đệm; chuyển hóa đường Kali (K) Thịt, ngũ cốc nguyên hạt, trái cây, rau Hoạt động thần kinh và cơ bắp; Tổng hợp protein; ion dương chính trong tế bào Natri (Na) Muối ăn, thực phẩm từ sữa, thịt, trứng Hoạt động thần kinh và cơ bắp; Sự cân bằng nước; Ion dương chính trong dịch ngoại bào Lưu huỳnh (S) Thịt, trứng, thực phẩm từ sữa, các loại hạt,cây họ đậu Có trong protein và coenzym; giải

độc các chất có hại VI CHẤT DINH DƯỠNG Crom (Cr) Thịt, sữa, ngũ cốc nguyên hạt, các loại đậu, nấm men Chuyển hóa glucose Coban (Co) Thịt, nước máy Có trong vitamin B12; hình thành hồng cầu Đồng (Cu) Gan, thịt, cá, động vật có vỏ, các loại đậu, ngũ cốc nguyên hạt, các loại hạt Được tìm thấy ở vị trí hoạt động của nhiều enzyme oxy hóa khử và chất mang điện tử; sản xuất huyết sắc tố; hình thành xương Flo (F) Hầu hết nguồn cung cấp nước Tìm thấy trong răng; giúp ngăn ngừa sâu răng Iốt (1) Cá, động vật có vỏ, muối iốt Có trong hormone tuyến giáp Sắt (Fe) Gan, thịt, rau xanh, trứng, ngũ cốc nguyên hạt, các loại đậu, các loại hạt Tìm thấy ở vị trí hoạt động của nhiều enzyme oxy hóa khử và chất mang điện tử, huyết sắc tố , và myoglobin Mangan (Mn) Nội tạng, ngũ cốc nguyên hạt, các loại đậu, quả hạch, trà, cà phê Kích hoạt nhiều enzyme Molypden (Mo) Nội tạng, sữa, ngũ cốc nguyên hạt, rau xanh, các loại đậu Có trong một số enzyme Selenium (Se) Thịt, hải sản , ngũ cốc nguyên hạt, trứng, sữa, tỏi Chuyển hóa chất béo Kẽm (Zn) Gan, cá, động vật có vỏ và nhiều loại thực phẩm khác Được tìm thấy trong một số enzyme và một số yếu tố phiên mã; sinh lý insulin

51.1 Động vật cần gì từ thức ăn? Vật liệu 1053 trong xương và răng. Sự co cơ, chức năng thần kinh và nhiều chức năng nội bào khác ở động vật cần có ion canxi (Ca2+). Sự luân chuyển canxi trong dịch ngoại bào rất cao, vì xương liên tục được tái tạo và canxi liên tục đi vào và rời khỏi tế bào. Canxi bị mất khỏi cơ thể qua nước tiểu, mồ hôi và phân nên phải được bổ sung thường xuyên. Người trưởng thành cần 800 đến 1.000 mg canxi mỗi ngày trong chế độ ăn uống. Sắt là một ví dụ về vi chất dinh dưỡng. Nó được tìm thấy khắp cơ thể vì nó là nguyên tử liên kết oxy trong hemoglobin và myoglobin và là thành phần của các enzyme trong chuỗi vận chuyển điện tử. Tuy nhiên, tổng lượng sắt ở một người nặng 70 kg chỉ khoảng 4 gam, và vì sắt được tái chế hiệu quả trong cơ thể và không bị mất qua nước tiểu nên chúng ta chỉ cần khoảng 15 mg mỗi ngày trong thức ăn. Mặc dù chỉ cần một lượng nhỏ nhưng thiếu sắt là tình trạng thiếu chất dinh dưỡng khoáng chất phổ biến nhất trên thế giới hiện nay. Thiếu sắt dẫn đến thiếu máu, một tình trạng khiến cơ thể luôn yếu đuối và mệt mỏi. Chuyển sang Hoạt động 51 .1 Các nguyên tố khoáng chất cần thiết cho đời sống động vật 0e.com/ac51 .1 Động vật phải lấy vitamin từ thức ăn Giống như các axit amin thiết yếu và axit béo, vitamin là các hợp chất carbon mà động vật cần cho sự tăng trưởng và trao đổi chất nhưng không thể tự tổng hợp được . Chúng được yêu cầu với số lượng rất nhỏ so với các axit amin thiết yếu và axit béo được tích hợp vào các cấu trúc cơ thể lớn. Hầu hết các vitamin hoạt động như coenzym hoặc một phần của coenzim. Danh sách các vitamin khác nhau tùy theo loài. Ví dụ, hầu hết các động vật có vú đều có thể tự tạo ra axit ascorbic. Các loài linh trưởng (bao gồm cả con người) không thể, vì vậy đối với các loài linh trưởng, axit ascorbic là một loại vitamin - vitamin C. Nếu chúng ta không nhận được vitamin C trong thức ăn, chúng ta sẽ mắc bệnh scorbut, một căn bệnh đặc trưng bởi chảy máu nướu răng, mất răng, xuất huyết dưới da. và vết thương chậm lành. Bệnh scorbut là một vấn đề thường xuyên gây tử vong cho các thủy thủ trong những chuyến đi dài cho đến cuối thế kỷ 18, khi một bác sĩ người Scotland, James Lind, phát hiện ra rằng căn bệnh này có thể ngăn ngừa được nếu các thủy thủ ăn rau xanh tươi và trái cây họ cam quýt. Bộ Hải quân Anh đã đưa ra các quy định tiêu chuẩn về vôi cho các tàu của mình (và các thủy thủ Anh được gọi là "limeys" kể từ đó). Khi thành phần hoạt chất trong chanh được phân lập, nó được đặt tên là axit ascorbic (không có bệnh scurvy). Con người cần 13 loại vitamin; chúng được chia thành hai nhóm, tan trong nước và tan trong chất béo (Bảng 51.2). Khi các vitamin tan trong nước được đưa vào cơ thể vượt quá nhu cầu của cơ thể, chúng sẽ bị đào thải qua nước tiểu. (Đây là số phận của phần lớn lượng lớn vitamin C mà mọi người sử dụng.) Tuy nhiên, các vitamin tan trong chất béo có thể tích tụ trong mỡ trong cơ thể và có thể tích tụ đến mức độc hại trong gan nếu dùng quá mức. BẢNG51.2 Vitamin trong chế độ ăn uống của con người Nguồn vitamin Chức năng Triệu chứng thiếu hụt B1 tan trong nước (thiamin) Gan, các loại đậu, ngũ cốc nguyên hạt Coenzym trong hô hấp tế bào Beriberi, chán ăn, mệt mỏi B2 (riboflavin) Sữa, thịt, trứng, rau lá xanh Coenzym trong FAD Vết thương ở khóe miệng, kích ứng mắt, rối loạn da Niacin Thịt, gia cầm, gan, nấm men Coenzym trong NAD và NADP Pellagra, rối loạn da, tiêu chảy, rối loạn tâm thần B6 (pyridoxine) Gan, ngũ cốc nguyên hạt, thực phẩm từ sữa Coenzym trong chuyển hóa axit amin Thiếu máu, tăng trưởng chậm, các vấn đề về da, co giật Axit pantothenic Gan, trứng, nấm men Có trong acetyl CoA Các vấn đề về tuyến thượng thận, các vấn đề sinh sản Biotin Gan, nấm men, vi khuẩn trong ruột Tìm thấy trong coenzym Các vấn đề về da, rụng tóc B12 (cobalamin) Gan, thịt, thực phẩm từ sữa, trứng Hình thành axit nucleic, protein, hồng cầu Thiếu máu có hại Axit folic Rau, trứng, gan, ngũ cốc nguyên hạt Coenzym hình thành heme và nucleotide Thiếu máu C (axit ascorbic) Trái cây họ cam quýt, cà

chua, khoai tây Hình thành các mô liên kết; chất chống oxy hóa Bệnh scorbut, chậm lành, phát triển xương kém Chất béo hòa tan A (retinol) Trái cây, rau, gan, sữa Tìm thấy trong sắc tố thị giác Quáng gà D (calciferol) Sữa tăng cường, dầu cá, ánh nắng mặt trời Hấp thụ canxi và phốt phát Bệnh còi xương E (tocopherol) Thịt, thực phẩm từ sữa, ngũ cốc nguyên hạt Duy trì cơ bắp, chất chống oxy hóa Thiếu máu K (menadione) Vi khuẩn đường ruột, gan Đông máu Các vấn đề về đông máu

1054 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu Vitamin D tan trong chất béo (calciferol), rất cần thiết cho việc hấp thụ và chuyển hóa canxi, là trường hợp đặc biệt vì cơ thể có thể tự tổng hợp được. (Như đã lưu ý trong Phần 41.4, vitamin D theo định nghĩa là một loại hormone.) Một số lipid có trong cơ thể con người có thể được chuyển hóa thành vitamin D nhờ tác động của tia cực tím trên da. Vì vậy, vitamin D phải được cung cấp qua chế độ ăn uống đối với những người không tiếp xúc đủ với ánh nắng mặt trời. Nhu cầu vitamin D có thể là một yếu tố quan trọng trong sự tiến hóa của màu da. Đối với những người sống ở vùng xích đạo và vĩ độ thấp, sắc tố da sẫm màu có tính thích nghi vì nó là lớp bảo vệ chống lại tác hại của bức xạ cực tím. Những dân tộc này thường xuyên phơi nhiều vùng da dưới ánh nắng mặt trời để da của họ tổng hợp đủ lượng vitamin D. Hầu hết các chủng tộc thích nghi với cuộc sống ở vĩ độ cao hơn đều mất đi sắc tố da sẫm màu này, có lẽ vì làn da sáng hơn tạo điều kiện cho việc sản xuất vitamin D ở những vùng da tương đối nhỏ tiếp xúc với ánh nắng mặt trời trong những ngày ngắn ngủi của mùa đông. Người Inuit có làn da sẫm màu ở Bắc Cực là một ngoại lệ trong mối tương quan giữa vĩ độ và sắc tố da, nhưng người Inuit nhận được lượng vitamin D dồi dào từ một lượng lớn mỡ động vật (đặc biệt là mỡ cá voi) và dầu cá trong chế độ ăn uống của họ. Đi tới Hoạt động 51.2 Vitamin trong chế độ ăn của con người Lifel 0e.com/ac51 .2 Thiếu chất dinh dưỡng dẫn đến bệnh tật Việc thiếu bất kỳ chất dinh dưỡng thiết yếu nào trong chế độ ăn sẽ tạo ra tình trạng suy dinh dưỡng và suy dinh dưỡng mãn tính dẫn đến một bệnh thiếu hụt đặc trưng (xem Bảng 51.2). Chúng ta đã thảo luận về kwashiorkor (thiếu protein) và bệnh scorbut (thiếu vitamin C). Một căn bệnh thiếu hụt khác, bệnh beriberi, có liên quan trực tiếp đến việc phát hiện ra vitamin. Beriberi, có nghĩa là " cực kỳ yếu đuối" đã trở nên phổ biến ở châu Á vào thế kỷ 19 khi việc xay gạo để đánh bóng trắng và loại bỏ vỏ trấu có trong gạo lứt đã trở thành thông lệ tiêu chuẩn. Một quan sát quan trọng là gà và chim bồ câu phát triển các triệu chứng giống bệnh beriberi khi chúng chỉ được cho ăn gạo đánh bóng. Năm 1912, Casimir Funk, một nhà khoa học người Ba Lan làm việc ở Anh, đã chữa khỏi bệnh beriberi cho chim bồ câu bằng cách cho chúng ăn vỏ trấu bỏ đi. Vào thời điểm Funk được phát hiện, tất cả các bệnh đều được cho là do vi sinh vật gây ra hoặc do di truyền. Funk cho rằng bệnh beriberi và một số bệnh khác có nguồn gốc từ chế độ ăn uống và là kết quả của sự thiếu hụt một số chất cụ thể. Funk đặt ra thuật ngữ "vitamin" từ "amin quan trọng" bởi vì ông đã lầm tưởng rằng tất cả những chất thiết yếu cho sự sống đều là hợp chất của các nhóm amino. Năm 1926 thiamin (vitamin Bx) - chất bị mất trong quá trình xay xát gạo - là vitamin đầu tiên được phân lập ở dạng nguyên chất. Các bệnh thiếu hụt cũng có thể xảy ra do không có khả năng hấp thụ hoặc xử lý một chất dinh dưỡng thiết yếu ngay cả khi nó có trong chế độ ăn uống.Ví dụ, vitamin B12 (cobalamin) có trong tất cả các loại thực phẩm có nguồn gốc động vật. Vì thực vật không sử dụng hay sản xuất vitamin B12 nên chế độ ăn chay nghiêm ngặt (không bổ sung các sản phẩm từ sữa hoặc thuốc vitamin) có thể dẫn đến bệnh thiếu B12 được gọi là thiếu máu ác tính, đặc trưng bởi sự suy giảm tế bào hồng cầu trưởng thành. Tuy nhiên, nguyên nhân phổ biến nhất gây ra bệnh thiếu máu ác tính không phải là do thiếu vitamin B12 trong chế độ ăn uống mà là do không có khả năng hấp thụ nó. Thông thường các tế bào trong niêm mạc dạ dày tiết ra một peptide gọi là yếu tố nội tại, liên kết với vitamin B12 và khiến nó được ruột non hấp thụ. Do đó, các tình trạng gây tổn thương niêm mạc dạ dày, chẳng hạn như nghiện rượu hoặc viêm dạ dày, có thể dẫn đến thiếu máu ác tính. Dinh dưỡng khoáng chất không đầy đủ cũng có thể dẫn đến các bệnh thiếu hụt. Ví dụ như suy giáp và bướu cổ do thiếu iốt (xem Phần 41.4) và thiếu máu do thiếu sắt. Tình trạng thiếu iốt gần như chưa từng xảy ra ở các nước phát triển vì chúng ta thêm iốt vào muối. Tuy nhiên, nó vẫn là một vấn đề sức khỏe lớn ở một bộ phận lớn dân số loài người. RECAP Là loài dị dưỡng, động vật phải lấy năng lượng và các khối xây dựng phân tử để sinh tổng hợp từ thức ăn của chúng. Năng lượng có thể đến từ quá trình chuyển hóa carbohydrate, chất béo và protein. Các khối xây dựng phân tử bao gồm bộ xương carbon, vitamin và khoáng chất. â€¢ Giải thích vai trò khác nhau của protein, carbohydrate và chất béo trong chế độ ăn uống trong việc tạo ra năng lượng trao đổi chất. Xem trang. 1050 và Hình 51 .3 â€¢ Giải thích vai trò dinh dưỡng của khung carbon thiết yếu, vi chất dinh dưỡng và chất dinh dưỡng đa lượng.

Xem trang 1051-1052, Hình 51 .4, và Bảng 51 .1 â€¢ Tại sao không nên uống quá nhiều vitamin tan trong chất béo? Xem trang. 1053 Chúng tôi đã khảo sát các yếu tố dinh dưỡng thiết yếu ở động vật. Tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét các phương pháp và sự thích nghi khác nhau mà nhờ đó động vật có được thức ăn cần thiết cũng như các cơ chế chúng sử dụng để lấy chất dinh dưỡng từ thức ăn. Động vật ăn và tiêu hóa thức ăn như thế nào? Các sinh vật dị dưỡng có thể được phân loại theo cách chúng thu được dinh dưỡng. Saprobes (còn gọi là saprotrophs) là những sinh vật - hầu hết là sinh vật nguyên sinh hoặc nấm - hấp thụ chất dinh dưỡng từ chất hữu cơ chết. Động vật ăn mảnh vụn hoặc sinh vật phân hủy, chẳng hạn như giun đất và cua, tích cực ăn các chất hữu cơ chết. Động vật ăn sinh vật sống là động vật ăn thịt: động vật ăn cỏ săn mồi thực vật, động vật ăn thịt săn mồi động vật và động vật ăn tạp săn mồi cả hai. Những loài ăn lọc, chẳng hạn như nghêu và cá voi xanh, săn các sinh vật nhỏ bằng cách lọc chúng khỏi môi trường nước. Những loài ăn chất lỏng bao gồm muỗi, rệp, đỉa và chim ruồi. Những thích nghi về mặt giải phẫu cho phép một loài khai thác một nguồn dinh dưỡng cụ thể thường là rõ ràng, nhưng những thích nghi về sinh lý và sinh hóa cũng rất quan trọng, mặc dù ít rõ ràng hơn. Thức ăn của động vật ăn cỏ thường ít năng lượng và khó tiêu hóa. Phần lớn thảm thực vật thô, khó phân hủy,và có hàm lượng năng lượng thấp. Vì vậy, động vật ăn cỏ dành rất nhiều thời gian để cho ăn và chế biến thức ăn. Nhiều người đã đình công

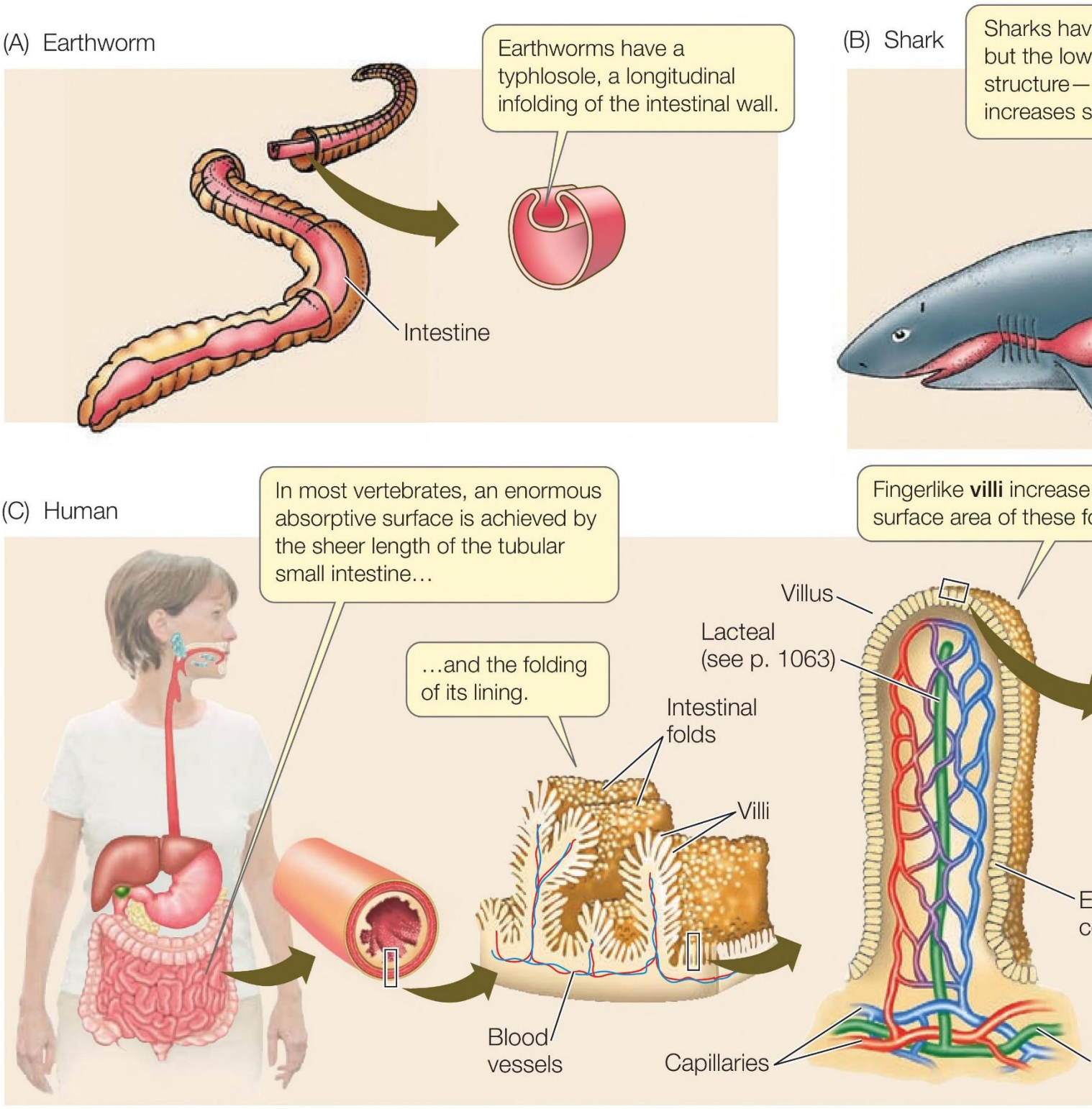
51 .2 Động vật ăn và tiêu hóa thức ăn như thế nào? 1055 sự thích nghi để kiếm ăn, chẳng hạn như chiếc vòi (mũi linh hoạt, hấp dẫn) của con voi hoặc cái mỏ khổng lồ của loài chim tucan ăn trái cây, có thể dài bằng một nửa cơ thể của nó. Nhiều kiểu phần miệng mài, cào, cắt và băm nhỏ đã tiến hóa ở động vật không xương sống để ăn nguyên liệu thực vật và răng của động vật có xương sống ăn cỏ đã được định hình bằng cách chọn lọc để xé, nghiền và nghiền thực vật thô. Quá trình tiêu hóa của động vật ăn cỏ cũng có thể khá chuyên biệt. Một ví dụ là gấu túi, loài hầu như chỉ ăn lá cây bạch đàn. Những chiếc lá này rất xơ, ít năng lượng và protein sử dụng được và chứa nhiều hóa chất độc hại. Gấu túi có bộ hàm khỏe để nghiền lá, ruột rất dài để lên men, enzyme trong gan giúp giải độc các chất hóa học trong lá và tốc độ trao đổi chất thấp (tức là tiêu tốn ít năng lượng) để bù đắp cho lượng năng lượng nạp vào thấp. Động vật ăn thịt phải tìm, bắt và giết con mồi. Hành vi săn mồi của nhiều loài ăn thịt đã trở thành huyền thoại - chẳng hạn như kỹ năng săn mồi của diều hâu, chó sói và hổ. Động vật ăn thịt đã tiến hóa khả năng tàng hình, tốc độ, sức mạnh, bộ hàm lớn, hàm răng sắc nhọn và các bộ phận phụ có khả năng bám chắc. Chúng cũng đã phát triển những phương tiện đáng chú ý để phát hiện con mồi. Dơi sử dụng khả năng định vị bằng tiếng vang, rắn hổ lục cảm nhận được bức xạ hồng ngoại từ cơ thể ấm áp của con mồi và một số loài cá phát hiện ra điện trường do con mồi tạo ra trong nước. Có rất nhiều ví dụ hấp dẫn về sự thích nghi để bắt con mồi, chẳng hạn như nọc độc cố định của nhiều loài rắn, chiếc lưỡi dài dính của tắc kè hoa và mạng nhện. Một số kẻ săn mồi tiêu hóa con mồi từ bên ngoài. Ví dụ, một con nhện tiêm enzym tiêu hóa vào con mồi côn trùng của nó và sau đó hút chất lỏng đã hóa lỏng ra ngoài, để lại những bộ xương ngoài trống rỗng thường thấy trong các mạng nhện cũ. Tuy nhiên, phần lớn động vật tiêu hóa thức ăn bên trong. Đối với nhiều người, quá trình tiêu hóa bắt đầu bằng việc răng phân hủy vật lý các loại thức ăn. Các loài động vật có xương sống có hàm răng đặc biệt. Răng thích nghi với việc tiếp nhận và chế biến ban đầu các loại thực phẩm cụ thể. Vì chúng là một trong những cấu trúc cứng nhất của cơ thể nên răng của động vật vẫn tồn tại trong môi trường rất lâu sau khi nó chết. Các nhà cổ sinh vật học sử dụng răng để xác định các loài động vật sống trong quá khứ xa xôi và suy ra hành vi kiếm ăn của chúng. Tất cả răng của động vật có vú đều có cấu trúc ba lớp giống nhau (Hình 51 .6A). Một vật liệu cực kỳ cứng gọi là men răng, có thành phần chủ yếu là canxi photphat, bao phủ thân răng. Cả thân răng và chân răng đều chứa một lớp vật liệu xương gọi là ngà răng, bên trong là khoang tủy chứa các mạch máu, dây thần kinh và các tế bào tạo ra ngà răng. Có rất nhiều điểm tương đồng trong bộ răng của động vật có vú, nhưng hình dạng và tổ chức răng của động vật có vú là sự thích nghi với các chế độ ăn khác nhau (Hình 51 .6B). Nói chung,răng cửa dùng để cắt, băm, gặm; răng nanh được dùng để đâm, kẹp và xé; còn răng hàm và răng tiền hàm (răng má) được dùng để cắt, nghiền và mài. Chế độ ăn rất đa dạng của con người được phản ánh qua bộ răng đa năng của chúng ta, điều này thường thấy ở những loài ăn tạp. Các phương pháp hiện tại có thể phân tích dư lượng có nguồn gốc từ thực phẩm trong và trên men răng của động vật thời tiền sử. (A) Màng mạch máu nha chu Xi măng (giữ răng trong xương) ...trong đó có khoang tủy chứa mạch máu, dây thần kinh và các tế bào tạo ra ngà răng. V _ _ _ y Rễ nướu * Một vật liệu cứng gọi là men răng, có thành phần chủ yếu là canxi photphat, bao phủ răng. Cả thân

răng và chân răng đều chứa một lớp vật liệu xương gọi là ngà răng... 51.6 Răng của động vật có vú (A) Răng của động vật có vú có ba lớp: men răng, ngà răng và khoang tủy. (B) Răng của các loài động vật có vú khác nhau chuyên dùng cho các chế độ ăn khác nhau. Hình minh họa này mô tả răng của hàm dưới, nhìn từ trên xuống. Đi tới Hoạt động 51 .3 Vòng đời của Động vật có vú 0e.com/ac51 .3 Động vật ăn tạp Ăn thịt / " \ Động vật ăn thịt có răng nanh to ra rất nhiều để kẹp, giết và xé xác con mồi. " _ Động vật ăn tạp có bộ răng đa năng. 1 _ Răng nanh của động vật ăn cỏ (dùng để xé và xé) â– Răng cửa (để cắt) â– Răng tiền hàm (để cắt) Răng hàm (để mài) Động vật ăn cỏ sử dụng răng cửa và răng nanh, chỉ nằm xa về phía trước ở hàm dưới, để xé lá rời khỏi cây. Răng hàm lớn và răng tiền hàm của chúng sau đó nghiền nát thực vật, v _ _ _ J1 _ Răng nanh của động vật ăn cỏ (dùng để xé và xé) â– Răng cửa (để cắt) â– Răng tiền hàm (để cắt) Răng hàm (để mài) Động vật ăn cỏ sử dụng răng cửa và răng nanh, chỉ nằm xa về phía trước ở hàm dưới, để xé lá rời khỏi cây. Răng hàm lớn và răng tiền hàm của chúng sau đó nghiền nát thực vật, v _ _ _ J1 _ Răng nanh của động vật ăn cỏ (dùng để xé và xé) â– Răng cửa (để cắt) â– Răng tiền hàm (để cắt) Răng hàm (để mài) Động vật ăn cỏ sử dụng răng cửa và răng nanh, chỉ nằm xa về phía trước ở hàm dưới, để xé lá rời khỏi cây. Răng hàm lớn và răng tiền hàm của chúng sau đó nghiền nát thực vật, v _ _ _ J

1056 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, Tiêu hóa và Hấp thụ Phân tích như vậy về một số hóa thạch thuộc tông người (Paranthropus boisei; xem Hình 33.34) ở Nam Phi đã tiết lộ rằng họ chủ yếu là loài ăn cỏ. Bằng chứng cho kết luận này là gì? Cỏ nhiệt đới là thực vật C4 (xem Phần 10.4), trong khi cây lá cho quả và hạt là thực vật C3. Cặn cacbon trên răng của loài Paranthropus là do thực vật C4 tạo ra, có lẽ là cỏ và cói. Quá trình tiêu hóa thường bắt đầu trong khoang cơ thể Động vật lấy thức ăn vào khoang cơ thể liên tục với môi trường bên ngoài. Chúng tiết ra các enzyme tiêu hóa vào khoang đó và các enzyme này sẽ phân hủy thức ăn thành các phân tử dinh dưỡng có thể được hấp thụ bởi các tế bào lót trong khoang. Hệ thống tiêu hóa đơn giản nhất được tìm thấy ở động vật đơn giản nhất, bọt biển. Nước chảy từ môi trường qua cơ thể của miếng bọt biển theo các kênh nước và các tế bào riêng lẻ sẽ thu giữ các mảnh thức ăn từ nước (xem Hình 31. 2B). Một hệ thống tiêu hóa chuyên biệt hơn một chút là khoang mạch máu astro, kết nối với thế giới bên ngoài thông qua một lỗ duy nhất. Cnidarians, chẳng hạn như sứa, bắt con mồi bằng cách sử dụng tuyến trùng đốt và sử dụng các xúc tu của chúng để nhét con mồi vào khoang dạ dày của chúng. Các enzyme trong khoang dạ dày tiêu hóa một phần con mồi. Các tế bào lót trong khoang hấp thụ các hạt thức ăn nhỏ bằng quá trình nhập bào. Các túi được tạo ra bởi quá trình nhập bào sau đó hợp nhất với lysosome có chứa enzyme tiêu hóa và quá trình tiêu hóa nội bào hoàn tất quá trình phân hủy thức ăn. Các chất dinh dưỡng được giải phóng vào tế bào chất khi các túi bị vỡ. Ruột hình ống có lỗ ở mỗi đầu. Ruột của hầu hết các loài động vật đều có hình ống: miệng lấy thức ăn; các phân tử được tiêu hóa và hấp thu dọc theo chiều dài của ruột; và chất thải rắn tiêu hóa được đào thải qua hậu môn. Các vùng khác nhau trong ruột hình ống được chuyên biệt hóa cho các chức năng cụ thể (Hình 51.7). Các chức năng này phải được phối hợp để chúng diễn ra theo trình tự thích hợp và ở mức độ tối đa hóa hiệu quả tiêu hóa và hấp thu chất dinh dưỡng. Ở đầu trước của ruột là khoang miệng, nơi thức ăn có thể được phân chia bằng răng (ở nhiều loài động vật có xương sống), bằng rãnh răng (ở ốc sên) hoặc bằng hàm dưới (ở nhiều loài động vật chân đốt). Ở hầu hết các loài chim, thức ăn được nghiền bằng những viên đá nhỏ ở phần cơ sớm nhất của ruột gọi là mề. Một số loài động vật, chẳng hạn như rắn, chỉ ăn toàn bộ con mồi mà không bị phân mảnh hoặc rất ít. Dạ dày và cơ quan thực vật là những khoang chứa cho phép động vật tiêu hóa một lượng tương đối lớn thức ăn khi có sẵn và sau đó tiêu hóa dần dần. Trong các ngăn lưu trữ này, thức ăn có thể được chia nhỏ và trộn lẫn hơn nữa, và ở hầu hết các loài động vật có xương sống, đây là nơi tiêu hóa quan trọng. Thức ăn được đưa vào phần tiếp theo của ruột, ruột, ở dạng hạt nhỏ, trộn đều và thường được tiêu hóa một phần. Hầu hết quá trình tiêu hóa diễn ra ở ruột và các chất dinh dưỡng, nước,và các ion được hấp thụ qua các bức tường của nó. Các tuyến tiết ra các enzyme tiêu hóa vào ruột và các enzyme khác được sản xuất và tiết ra bởi các tế bào lót ruột. Đoạn cuối cùng của ruột thu hồi nước và các ion và dự trữ giun đất chưa tiêu hóa Thực quản Hầu Miệng Hậu môn Hậu môn Hàm dưới Mề Mề Thực quản Gián Ruột trực tràng 51.7 Các ngăn để tiêu hóa và hấp thu Hầu hết các động vật không xương sống và tất cả các động vật có xương sống đều có ruột hình ống bắt đầu bằng miệng, dùng để nuốt vào thức ăn và kết thúc ở hậu môn, nơi thải chất thải. Giữa hai cấu trúc này là các vùng chuyên biệt để tiêu hóa và hấp thụ chất dinh dưỡng; cấu trúc ở những vùng này thích nghi với các chế độ ăn khác nhau và khác nhau tùy theo loài. chất thải hoặc phân để chúng có thể được

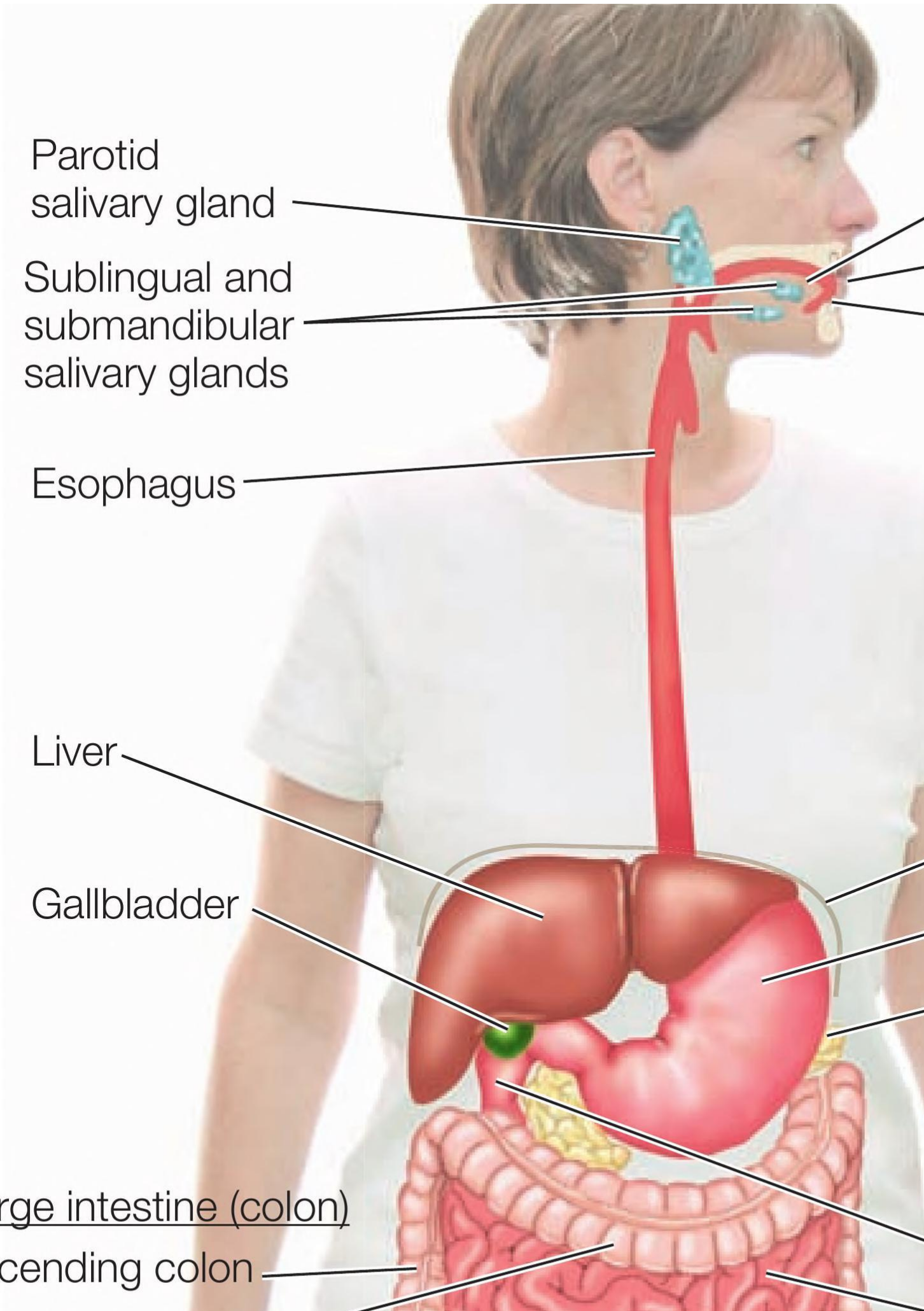
thải ra môi trường vào thời điểm hoặc địa điểm thích hợp. Cơ trực tràng gần hậu môn giúp tống phân ra ngoài. Vi khuẩn nội cộng sinh xâm chiếm ruột. Những vi khuẩn này lấy dinh dưỡng từ thức ăn đi qua ruột của vật chủ đồng thời góp phần vào quá trình tiêu hóa của vật chủ. Ví dụ, các thành viên của loài đỉa Hirudo không sản xuất ra enzyme có thể tiêu hóa protein trong máu mà chúng hút từ động vật có xương sống; thay vào đó chúng phụ thuộc vào vi khuẩn để thực hiện dịch vụ này. Các axit amin thu được sau đó được cả đỉa và vi khuẩn sử dụng. Các vi sinh vật ở

51 .2 Động vật ăn và tiêu hóa thức ăn như thế nào? 1057 Cá mập có ruột tương đối ngắn, nhưng vùng phía dưới có cấu trúc bên trong - van xoắn ốc - giúp tăng diện tích bề mặt. (B) Cá mập (A) Giun đất Giun đất có typhlosole, một nếp gấp dọc của thành ruột, Ruột lông nhung hình ngón tay làm tăng diện tích bề mặt của các nếp gấp này. Ở hầu hết các động vật có xương sống, bề mặt hấp thụ khổng lồ đạt được nhờ chiều dài tuyệt đối của ống nhỏ ruột... (C) Con người ...và các vi nhung mao bao phủ các nhung mao, làm tăng đáng kể diện tích bề mặt hấp thụ. Lacteal (xem trang 1 063) Microvilli ...và sự gấp nếp của lớp lót của nó. Các nếp gấp của ruột Tế bào biểu mô Máu/mạch mao mạch Mạch bạch huyết 51.8 Diện tích bề mặt ruột và sự hấp thụ chất dinh dưỡng Tối đa hóa diện tích bề mặt của ruột làm tăng khả năng hấp thụ chất dinh dưỡng của động vật. ruột của con người được gọi là " cơ quan bị lãng quên" vì chúng cung cấp các dịch vụ quan trọng trong quá trình tiêu hóa, ngăn ngừa sự hình thành của các vi sinh vật có hại và thậm chí còn sản xuất một số vitamin (vitamin K và biotin). Cơ quan bị lãng quên này rất lớn. Người ta ước tính rằng cơ thể con người bao gồm 1013 tế bào, nhưng ruột của chúng ta chứa số lượng sinh vật đơn bào gấp mười lần, đại diện cho ít nhất 500 loài khác nhau (xem Hình 26.21). Ở nhiều loài động vật, các phần của ruột hấp thụ chất dinh dưỡng có diện tích bề mặt lớn hơn so với mong đợi của một ống đơn giản. Cách đơn giản nhất để tăng diện tích bề mặt của ống mà không làm thay đổi đường kính của nó là tạo ra một nếp gấp. Sự cuộn vào ruột như vậy, được gọi là typhlosole, được thấy ở giun đất (Hình 51 .8A). Cá mập, loài có dạ dày lớn nhưng ruột ngắn, có một khả năng thích nghi độc đáo gọi là van xoắn ốc (Hình 51 .8B). Vùng dưới của ruột to ra và có cấu trúc bên trong buộc thức ăn đi qua theo hình xoắn ốc (giống như đi xuống cầu thang xoắn ốc). Các bức tường của hình xoắn ốc có diện tích bề mặt lớn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Tuy nhiên, lối đi xoắn ốc này sẽ không chứa được khối lượng lớn thức ăn hoặc chất khó tiêu, vì vậy thức ăn tồn tại trong dạ dày lâu ngày sẽ bị phân hủy và một số vật lớn hơn, khó tiêu (chẳng hạn như miếng ván lướt sóng) sẽ không rời khỏi dạ dày. ngoại trừ do trào ngược. Ở người, cũng như ở hầu hết các động vật có xương sống khác, thành ruột có nếp gấp cao, với các nếp gấp riêng lẻ chứa vô số các phần nhô ra nhỏ như ngón tay gọi là nhung mao (Hình 51 .8C). Lần lượt, các tế bào lót trên bề mặt của nhung mao có các hình chiếu cực nhỏ gọi là vi nhung mao. Các vi nhung mao cung cấp cho ruột một diện tích bề mặt bên trong rất lớn để hấp thụ chất dinh dưỡng. Enzyme tiêu hóa phá vỡ các phân tử thực phẩm phức tạp Các đại phân tử protein, carbohydrate và chất béo được chia nhỏ thành các đơn vị đơn phân đơn giản nhất nhờ các enzyme thủy phân được sản xuất tại các vị trí khác nhau trong đường tiêu hóa. Nhiều chất được tiết vào lòng ruột,và những thứ khác vẫn liên kết với màng của vi nhung mao. Tất cả các enzyme này tách các liên kết hóa học của các đại phân tử thông qua quá trình thủy phân, một phản ứng thêm một phân tử nước (xem Hình 3.4B). Enzym tiêu hóa được phân loại theo chất mà chúng thủy phân: protease phá vỡ liên kết giữa

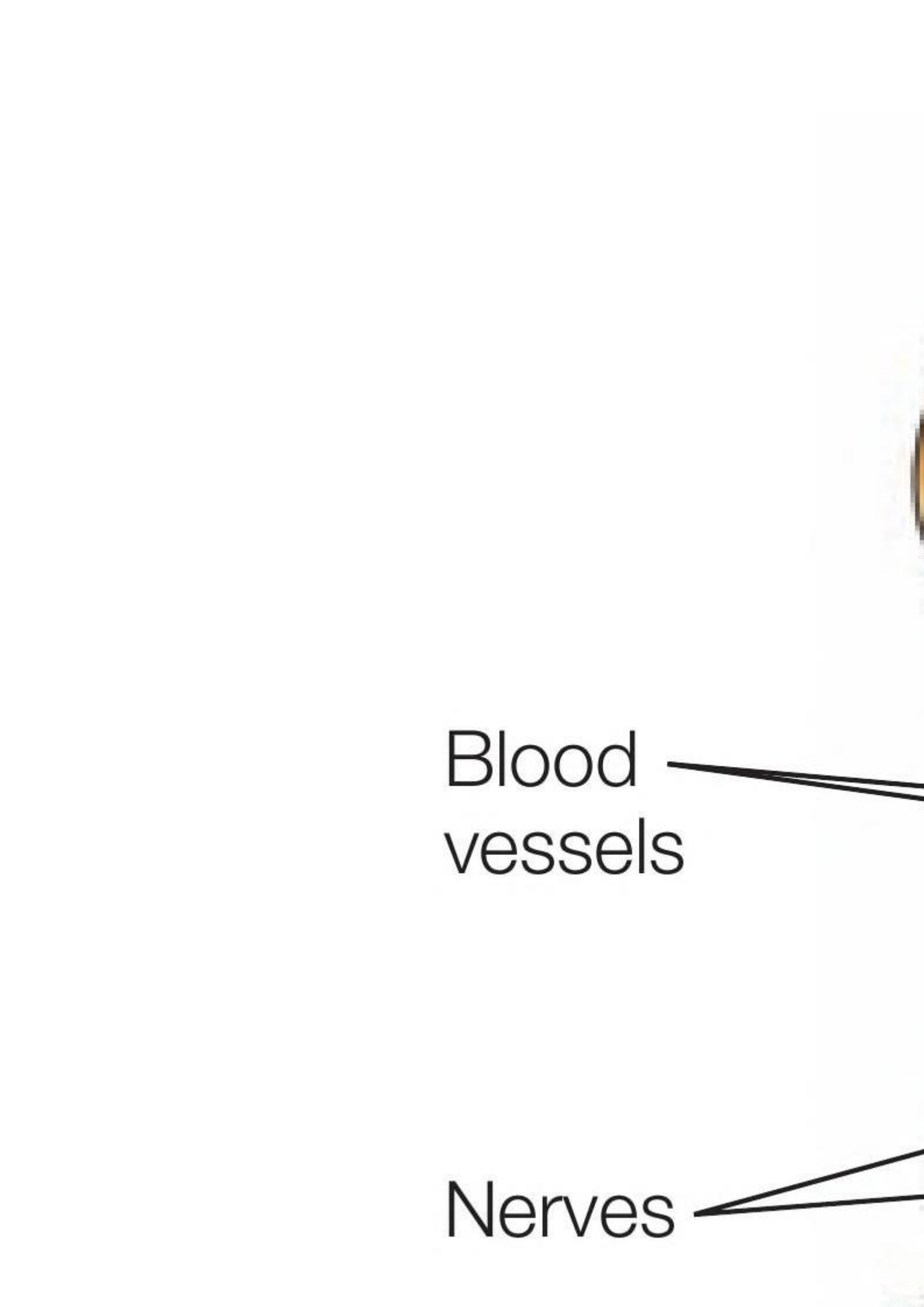


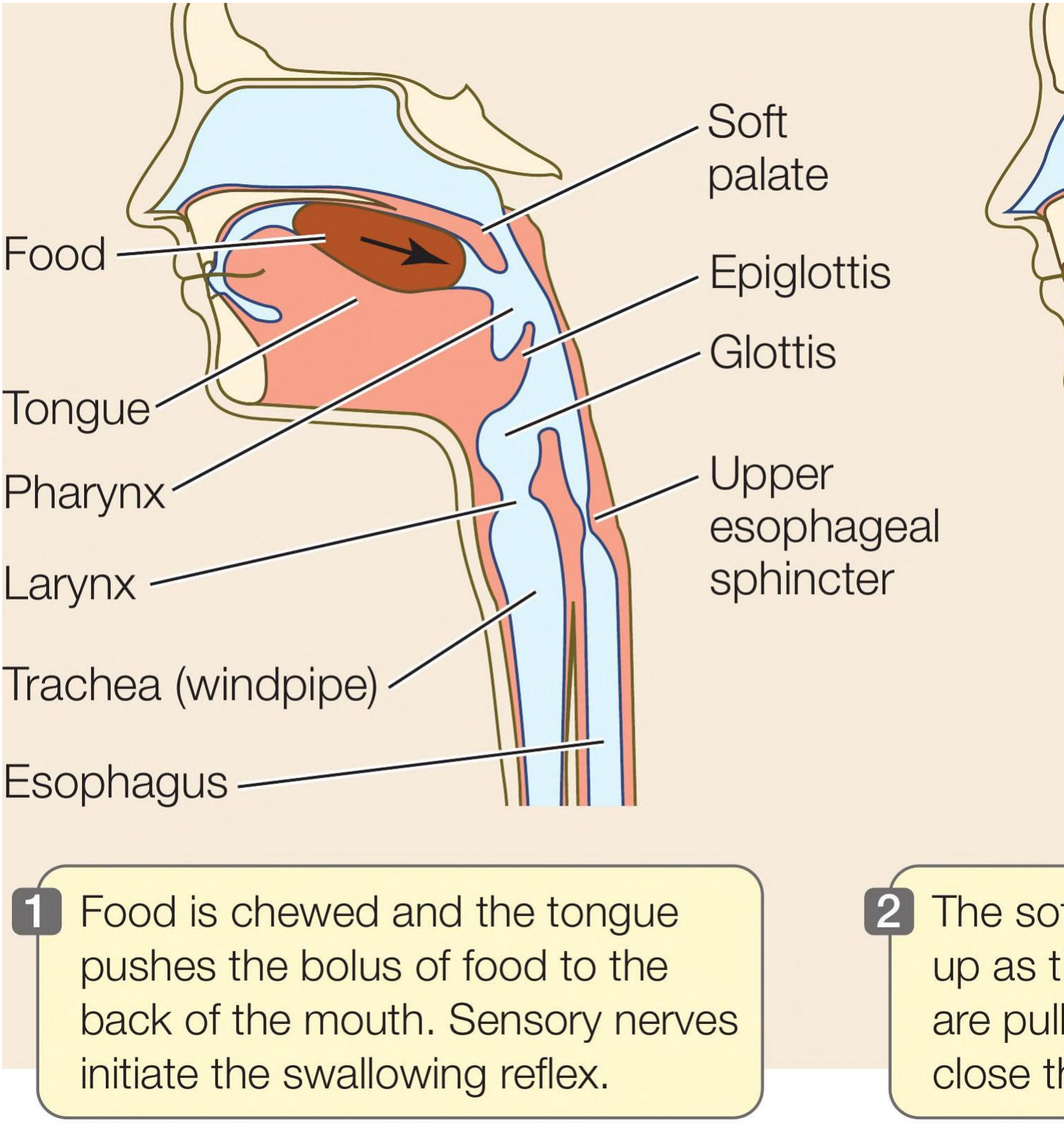
1058 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu các axit amin lân cận trong protein; carbohydrate thủy phân carbohydrate; peptidase phá vỡ peptide; lipase, chất béo; và nuclease, axit nucleic. RECAP Heterotrophs có khả năng thích nghi đa dạng trong việc thu thập thức ăn. Sau khi được bắt hoặc ăn vào, thức ăn sẽ được tiêu hóa ngoại bào nhờ các enzyme tiết ra để giải phóng chất dinh dưỡng, được hấp thụ vào cơ thể động vật, thường qua ruột hình ống. â€¢ Tại sao động vật ăn cỏ thường dành nhiều thời gian để kiếm ăn? Xem trang.

1054-1055 â€¢ Đặc điểm cấu trúc răng nào giúp phân biệt động vật ăn cỏ, động vật ăn thịt và động vật ăn tạp? Xem trang. 1055 và Hình 51.6. • Ba sự thích nghi của ruột người giúp tăng diện tích bề mặt để hấp thụ chất dinh dưỡng là gì? Xem trang. 1057 và Hình 51.8 Sau khi được động vật ăn vào, thức ăn có thể bị phân mảnh và di chuyển vào ruột để tiêu hóa nhờ các enzyme thủy phân. Quá trình tiêu hóa giải phóng các chất dinh dưỡng được hấp thụ vào cơ thể động vật. Tiếp theo chúng ta sẽ tập trung vào cách các quá trình đó xảy ra ở động vật có xương sống. Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? Quá trình tiêu hóa ở động vật có xương sống xảy ra trong hệ thống tiêu hóa, bao gồm ruột hình ống chạy từ miệng đến hậu môn và một số cấu trúc phụ tạo ra chất tiết có vai trò quan trọng trong quá trình tiêu hóa (Hình 51.9). Trong phần này chúng ta sẽ xem xét ba quá trình quan trọng của hệ thống này: sự chuyển động của thức ăn qua nó, các bước tiêu hóa tuần tự và sự hấp thu chất dinh dưỡng. Chúng ta sẽ sử dụng làm ví dụ chính về một loài động vật có xương sống điển hình, con người. Ruột của động vật có xương sống bao gồm các lớp mô đồng tâm. Các mô của ruột của động vật có xương sống được sắp xếp thành các lớp đồng tâm có cấu trúc tương tự nhau trong suốt chiều dài của nó (Hình 51 .1 0). Bắt đầu từ khoang bên trong, hay còn gọi là lòng, lớp đầu tiên là niêm mạc, bao gồm các tế bào biểu mô mỏng manh với mô liên kết bên dưới. Một số tế bào của biểu mô niêm mạc này tiết ra chất nhầy để bôi trơn và bảo vệ thành ruột; một số tiết enzym tiêu hóa; và một số hormone tiết ra. Các tế bào biểu mô niêm mạc trong dạ dày tiết ra axit clohydric và, như chúng tôi đã lưu ý ở Phần 51.1, một số tiết ra yếu tố nội tại để hỗ trợ hấp thu vitamin B12. Ở một số vùng của ruột, chất dinh dưỡng được hấp thụ bởi các tế bào biểu mô niêm mạc. Màng sinh chất đỉnh của các tế bào hấp thụ này có các vi nhung mao làm tăng diện tích bề mặt mà quá trình hấp thụ có thể diễn ra (xem Hình 51. 8C). Ở đáy niêm mạc là các tế bào cơ trơn có chức năng di chuyển niêm mạc để cải thiện sự tiếp xúc với các chất trong ruột, và ngay dưới niêm mạc là lớp mô dưới niêm mạc. Ở đây chúng ta tìm thấy tuyến nước bọt mang tai Tuyến nước bọt dưới lưỡi và dưới hàm Thực quản Lưỡi Miệng Răng Ruột già (đại tràng) Đại tràng lên Đại tràng ngang Phụ lục Hậu môn 51.9 Hệ thống tiêu hóa của con người Các ngăn khác nhau trong ruột ống dài chuyên tiêu hóa thức ăn, hấp thụ chất dinh dưỡng,và lưu giữ và thải chất thải. Các cơ quan phụ góp phần tiết ra các chất có chứa enzyme và các phân tử khác. Chuyển sang Hoạt động 51 .4 Hệ thống tiêu hóa của con người Lifel 0e.com/ac51 .4 máu và mạch bạch huyết mang các chất dinh dưỡng được hấp thụ đến phần còn lại của cơ thể. Lớp dưới niêm mạc cũng chứa một mạng lưới dây thần kinh; các tế bào thần kinh trong mạng lưới này có chức năng cảm giác (chịu trách nhiệm về chứng đau dạ dày) và cũng kiểm soát các chức năng bài tiết khác nhau của ruột. Bên ngoài lớp dưới niêm mạc là hai lớp cơ trơn chịu trách nhiệm cho những chuyển động lớn của ruột. Trong cùng là lớp cơ tròn, với các tế bào định hướng xung quanh ruột. Ngoài cùng là lớp cơ dọc, với các tế bào của nó định hướng dọc theo chiều dài của ruột (xem Hình 51.10). Các cơ tròn co thắt ruột và các cơ dọc làm ngắn nó lại. Giữa hai lớp cơ trơn là một mạng lưới thần kinh khác kiểm soát và điều phối các chuyển động của ruột. Hoạt động phối hợp của hai lớp cơ trơn trộn lẫn chất chứa trong ruột và di chuyển nó liên tục về phía trực tràng. Dạ dày có lớp cơ trơn thứ ba gần lòng nhất. Sự định hướng của các sợi của nó xiên với các lớp dọc và tròn. Lớp thứ ba này rất quan trọng trong việc tạo ra các chuyển động khuấy trộn của dạ dày để trộn thức ăn và dịch tiêu hóa. Sjft-E Tới Media Clip 51 .1 Theo dõi thức ăn từ miệng đến ruột sSS; Lifel 0e.com/mc51 .1


Parotid
salivary gland
Sublingual and
submandibular
salivary glands
Esophagus
Liver
Gallbladder
Large intestine (colon)
Ascending colon

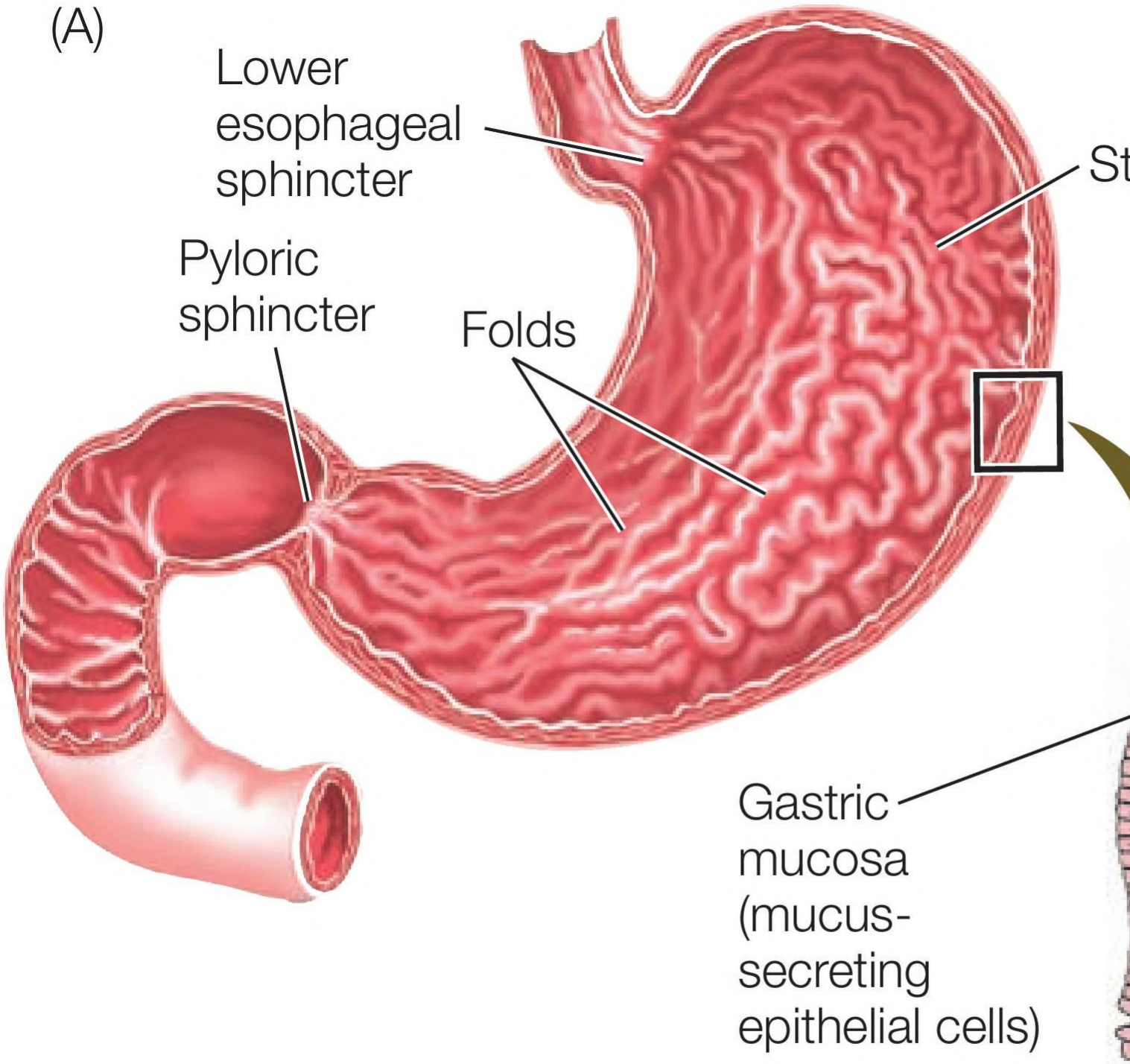
51 .3 Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? 1059 51.10 Các lớp mô của ruột động vật có xương sống Tổ chức các lớp mô giống nhau ở tất cả các ngăn của ruột, nhưng sự thích nghi chuyên biệt của các mô cụ thể đặc trưng cho các vùng khác nhau. Mạng lưới thần kinh ở lớp dưới niêm mạc và giữa các lớp cơ trơn được gọi là hệ thần kinh ruột, và chúng rất khác thường. Trong khi hầu hết các tế bào thần kinh của hệ thần kinh ngoại biên đều nhận được các khớp thần kinh từ các tế bào thần kinh trong hệ thần kinh trung ương (CNS) hoặc đóng góp các khớp thần kinh cho các tế bào thần kinh trong hệ thần kinh trung ương, thì hầu hết các tế bào thần kinh trong hệ thần kinh ruột chỉ hình thành các khớp thần kinh với các tế bào thần kinh khác trong mạng lưới của chúng. Vì vậy, họ chịu trách nhiệm giao tiếp trong ruột. CNS có thể tác động đến hoạt động của hệ thần kinh ruột và nhận thông tin từ nó, nhưng ruột thực sự có "trí óc riêng". Một màng mô gọi là phúc mạc bao quanh ruột, giống như tất cả các cơ quan của khoang bụng cũng như lót thành khoang. Phúc mạc bao gồm các mô liên kết và biểu mô tiết ra chất lỏng bôi trơn các cơ quan để chúng có thể dễ dàng trượt vào nhau trong khoang cơ thể. Hoạt động cơ học di chuyển thức ăn qua ruột và hỗ trợ tiêu hóa Ở người và hầu hết các động vật có vú khác, thức ăn được nhai trong miệng và trộn với nước bọt. Theo định kỳ, lưỡi sẽ đẩy một khối thức ăn đã nhai về phía cổ họng. Bằng cách tiếp xúc với vòm miệng mềm ở phía sau khoang miệng, khối thức ăn bắt đầu nuốt, đây là một chuỗi phản xạ phức tạp. Nuốt đẩy thức ăn qua hầu họng (nơi nối khoang miệng và đường mũi) và vào thực quản (ống dẫn thức ăn). Để ngăn thức ăn đi vào khí quản (khí quản), thanh quản (hộp thoại) đóng lại và một vạt mô gọi là nắp thanh quản che lối vào thanh quản (Hình 51 .11 A). Khi một khối thức ăn đi vào thực quản, nó sẽ được di chuyển về phía dạ dày bằng cả trọng lực và sóng co cơ gọi là nhu động (Hình 51 .1 1 B). Cơ vùng trên của thực quản có vân (tức là cơ xương) và được điều khiển bởi phản xạ nuốt của hệ thần kinh trung ương. Các cơ của phần còn lại của thực quản là cơ trơn được điều khiển bởi hệ thần kinh tự trị và ruột. (A) Nuốt (B) Nhu động Thực quản Các cơ tròn co lại Thức ăn Các cơ tròn thư giãn Các cơ dọc co thắt Cơ vòng thực quản dưới Cơ vòng môn vị t Co nhu động đẩy thức ăn vào dạ dày. 51.11 Nuốt và Nhu động (A) Thức ăn được đẩy ra sau miệng kích hoạt phản xạ nuốt. (B) Khi viên thức ăn đi vào thực quản, nhu động sẽ đẩy nó từ miệng đến hậu môn bằng các hoạt động phối hợp của các lớp cơ tròn và cơ dọc của ruột.


Blood vessels
Nerves



1060 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu 51.12 Hoạt động ở dạ dày (A) Dạ dày của con người dự trữ và phân hủy thức ăn đã ăn vào. (B) Các tế bào trong tuyến dạ dày tiết ra axit clohydric và pepsin. Cả tuyến dạ dày và niêm mạc đều tiết ra chất nhầy để bảo vệ dạ dày. (C) Các tế bào thành có thể tạo ra sự chênh lệch

nồng độ H+ rất lớn bằng cách vận chuyển tích cực các ion H+ được tạo ra thông qua hoạt động xúc tác của carbonic anhydrase vào lòng hố dạ dày. Các cơ trơn của ruột co lại để phản ứng lại khi bị kéo căng (xem Hình 48.8). Khi một lượng thức ăn đến vùng cơ trơn của thực quản và kéo căng nó, cơ sẽ phản ứng bằng cách co lại, do đó đẩy thức ăn về phía dạ dày. Tại sao cơ trơn thực quản không co lại đẩy thức ăn trở lại miệng? Mạng lưới thần kinh giữa hai lớp cơ trơn điều phối các cơ sao cho sự co cơ luôn xảy ra trước một làn sóng thư giãn dự đoán. Khi một vùng cơ trơn ruột co lại, cơ trơn tròn ngay phía sau nó sẽ giãn ra trong khi cơ trơn dọc co lại, đẩy thức ăn vào vùng đó. Kết quả là sự căng ra làm cho cơ trơn tròn đó co lại trong khi vùng tiếp theo thư giãn. Bằng cách này, nhu động ruột sẽ di chuyển thức ăn xuống ruột từ miệng đến hậu môn. Cơ vòng thực quản dưới Cơ vòng môn vị Tế bào đỉnh (tiết acid) Tế bào trưởng (tiết enzyme) Hố dạ dày (C) Q Bicarbonate được vận chuyển tích cực ra khỏi máu của tế bào để đổi lấy CL. 0 H+ được vận chuyển tích cực vào lòng hố dạ dày để đổi lấy K+. và đưa nó tiếp xúc với thành ruột. Hoạt động nhu động yếu ở ruột non vẫn di chuyển thức ăn trong ruột về phía ruột già. Niêm mạc dạ dày (tế bào biểu mô tiết chất nhầy) Lumen hố dạ dày HCO I Carbonic anhydrase xúc tác hình thành axit carbonic phân ly thành H+ và HC03_. K+ và Cl~ thoát ra khỏi tế bào. Dạ dày / " \ Hố dạ dày là những nếp gấp sâu của biểu mô niêm mạc dạ dày chứa các tế bào tuyến dạ dày. Độ pH thấp chuyển pepsinogen thành pepsin. Pepsin mới hình thành sẽ kích hoạt các phân tử pepsinogen khác. s Pepsinogen Pepsin Tại điểm nối giữa thực quản và dạ dày là cơ thắt thực quản dưới, một vòng cơ trơn tròn dày. Cơ thắt này thường co lại, nhưng các đợt nhu động khiến nó giãn ra đủ để thức ăn đi từ thực quản vào dạ dày. Cơ thắt được tìm thấy khắp đường tiêu hóa: cơ thắt môn vị điều khiển việc di chuyển các chất trong dạ dày vào ruột non; cơ vòng hồi manh tràng kiểm soát dòng thức ăn giữa ruột non và ruột già; và cơ vòng hậu môn giãn ra để cho phép đại tiện. Chuyển động của dạ dày và ruột non không phối hợp nhịp nhàng như chuyển động nhu động của thực quản.Chúng được gọi là chuyển động phân đoạn vì các đoạn ruột co bóp định kỳ nhưng không tạo ra làn sóng co nhu động để di chuyển thức ăn theo một hướng. Chuyển động phân đoạn di chuyển nội dung của ruột theo một trong hai hướng và do đó trộn nó với dịch tiêu hóa Quá trình tiêu hóa hóa học bắt đầu trong miệng và dạ dày Các tuyến nước bọt tiết ra enzyme amylase vào miệng nơi nó được trộn với thức ăn được nhai. Amylase thủy phân các liên kết giữa các monome glucose tạo nên các phân tử carbohydrate. Hoạt động của amylase làm cho một miếng bánh mì hoặc bánh quy nhai có vị hơi ngọt nếu bạn ngậm nó trong miệng đủ lâu. Vai trò chính của dạ dày là dự trữ thức ăn để quá trình tiêu hóa có thể diễn ra chậm hơn so với việc ăn vào, nhưng dạ dày cũng tiết ra các enzym tiêu hóa. Các hố dạ dày ở thành dạ dày được lót bằng ba loại tế bào bài tiết (Hình 51 .1 2A). Các tế bào chính tiết ra một loại enzyme phân giải protein, pepsin, bắt đầu quá trình tiêu hóa protein. Các tế bào thành bơm ra các ion H+ và độ pH giảm sẽ giết chết hầu hết các vi sinh vật ăn vào. Hỗn hợp này



1.12 Action in the Stomach

A) The human stomach stores and breaks down ingested food. (B) Cells in the gastric glands secrete hydrochloric acid and pepsin. Both the gastric glands and the mucosa secrete mucus that protects the stomach.

51 .3 Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? 1061 chất có thể làm tổn thương thành dạ dày, nhưng các tế bào biểu mô của niêm mạc dạ dày tiết ra chất nhầy cung cấp lớp phủ bảo vệ cho thành của hố dạ dày và dạ dày. Các tế bào chính thực sự tiết ra một loại enzyme tiêu hóa không hoạt động, hay zymogen, được gọi là pepsinogen. Độ pH cực thấp của dịch dạ dày bắt đầu quá trình chuyển đổi pepsinogen thành pepsin bằng cách tách ra một chuỗi axit amin che lấp vị trí hoạt động của enzyme. Pepsin mới được kích hoạt sẽ kích hoạt các phân tử pepsinogen khác, tạo ra một quá trình phản hồi tích cực gọi là quá trình tự xúc tác (Hình 51 .1 2B). Các tế bào thành của hố dạ dày có thể sản xuất khoảng 2 lít axit clohydric (HC1) mỗi ngày - đủ để đưa độ pH của chất chứa trong dạ dày xuống dưới 1, tương đương với axit pin và có tính axit gấp 10 lần so với chanh nguyên chất. nước ép. Điều này có nghĩa là trên màng sinh chất của chúng, các hố dạ dày có thể tạo ra sự chênh lệch nồng độ ion H+ gấp 3 triệu lần. Khả năng vận chuyển kỳ diệu như vậy không được thấy ở bất kỳ nơi nào khác trên cơ thể. Các hố dạ dày làm điều đó như thế nào? Enzyme và chất vận chuyển có liên quan. Enzym carbonic anhydrase trong tế bào thành xúc tác quá trình hydrat hóa C02 thành H2C03, chất này phân ly thành H+ và ion bicarbonate (HC03~). Một protein vận chuyển chất chống phản ứng (xem Hình 6.13) trao đổi HC03” lấy Cl- ở phía máu của hố dạ dày, và một chất chống phản ứng ở phía hố dạ dày trao đổi H+ lấy K+ (Hình 51 .1 2C). Tuy nhiên, K+ này có thể rò rỉ ra ngoài theo gradient nồng độ. Do đó, việc vận chuyển K+ vào bên trong hoạt động giống như một băng chuyền vô tận đưa H+ ra ngoài lòng dạ dày. Cl- cũng rò rỉ thụ động ra khỏi lòng dạ dày của tế bào thành để duy trì trạng thái trung hòa về điện. Dạ dày dần dần giải phóng các chất chứa trong nó xuống ruột non. Các cơn co thắt của các cơ trơn ở thành dạ dày sẽ khuấy trộn các chất chứa trong đó, trộn đều với dịch tiết dạ dày. Hỗn hợp axit, lỏng của dịch dạ dày và thức ăn được tiêu hóa một phần trong dạ dày được gọi là nhũ trấp. Một số chất có thể được hấp thụ qua thành dạ dày, bao gồm rượu (do đó tác dụng nhanh), aspirin và caffeine, nhưng ngay cả những chất này cũng được hấp thu với số lượng khá nhỏ từ dạ dày. Sự co bóp của thành dạ dày đẩy nhũ trấp về phía đáy dạ dày. Những đợt co thắt này làm cho cơ thắt môn vị thư giãn trong thời gian ngắn để các tia nhỏ của nhũ trấp có thể đi vào ruột non. Bằng cách này, dạ dày con người sẽ tự làm trống dần dần trong khoảng thời gian khoảng 4 giờ. Việc đưa thức ăn vào ruột non một cách chậm rãi này cho phép nó hoạt động trên một lượng nhỏ vật liệu mỗi lần. Hầu hết quá trình tiêu hóa hóa học xảy ra ở ruột non. Trong ruột non, quá trình tiêu hóa carbohydrate và protein vẫn tiếp tục, đồng thời quá trình tiêu hóa chất béo và hấp thu chất dinh dưỡng bắt đầu.Ruột non lấy tên từ đường kính của nó; trên thực tế nó là một cơ quan rất lớn, ở người trưởng thành dài khoảng 6 mét. Với chiều dài và các nếp gấp, nhung mao và vi nhung mao của lớp lót, diện tích bề mặt bên trong của nó gần bằng kích thước của một sân tennis. Trên bề mặt này, ruột non hấp thụ tất cả các phân tử dinh dưỡng có nguồn gốc từ thức ăn. 51.13 Các ống túi mật và mật tụy được sản xuất trong gan sẽ rời khỏi gan qua ống gan. Phân nhánh khỏi ống dẫn này là túi mật, nơi lưu trữ mật. Bên dưới túi mật, ống gan được gọi là ống mật chung và được nối với ống tụy trước khi vào tá tràng. Ruột non của con người có ba phần. Phần đầu tiên (dài khoảng 25 cm) được gọi là tá tràng và là nơi diễn ra hầu hết quá trình tiêu hóa; hỗng tràng và hồi tràng (cùng nhau khoảng 600 cm) thực hiện 90% quá trình hấp thu chất dinh dưỡng (xem Hình 51.9). Quá trình tiêu hóa ở ruột non cần nhiều enzyme chuyên biệt cũng như một số chất tiết khác. Hai cơ quan phụ không thuộc đường tiêu hóa - gan và tuyến tụy - sản xuất ra nhiều chất tiết này và đưa chúng đến lòng ruột thông qua các ống dẫn. GAN Gan tổng hợp muối mật từ cholesterol và bài tiết chúng dưới dạng mật. Mật cũng bao gồm các chất khác, chẳng hạn như phospholipid và bilirubin (sản phẩm phân hủy của huyết sắc tố). Mật chảy từ gan qua ống gan. Một nhánh bên của ống gan gọi là ống túi mật đi tới túi mật, nơi lưu trữ mật. Bên dưới điểm nối này, ống gan được gọi là ống mật chung. Trước khi đến tá tràng, ống mật chung được nối với ống tụy (Hình 51 .1 3). Chất béo đi vào tá tràng kích thích các tế bào biểu mô tá tràng giải phóng hormone cholecystokinin (CCK), kích thích thành túi mật co bóp nhịp nhàng. Kết quả là mật được đẩy ra khỏi túi mật và đi qua ống túi mật đến ống mật chủ. Một cơ thắt nhỏ ở điểm nối của ống mật chung với tá tràng giãn ra để đáp ứng với các sóng nhu động và cho phép các tia mật đi vào lòng tá tràng. ^Gan sản xuất và tiết ra mật. J Ống mật chung Túi mật dự trữ mật, giúp tiêu hóa lipid. Ống tụy Tá tràng của ruột non Tuyến tụy sản xuất enzym tiêu hóa và dung dịch bicarbonate.ống gan gọi là ống mật chung và được nối với ống tụy trước khi vào tá tràng. Ruột non của con người có ba phần. Phần đầu tiên (dài khoảng 25 cm) được gọi là tá tràng và là nơi diễn ra hầu hết quá trình tiêu hóa; hỗng tràng và hồi tràng (cùng nhau khoảng 600 cm) thực hiện 90% quá trình hấp thu chất dinh dưỡng (xem Hình 51.9). Quá trình tiêu hóa ở ruột non cần nhiều enzyme chuyên

biệt cũng như một số chất tiết khác. Hai cơ quan phụ không thuộc đường tiêu hóa - gan và tuyến tụy - sản xuất ra nhiều chất tiết này và đưa chúng đến lòng ruột thông qua các ống dẫn. GAN Gan tổng hợp muối mật từ cholesterol và bài tiết chúng dưới dạng mật. Mật cũng bao gồm các chất khác, chẳng hạn như phospholipid và bilirubin (sản phẩm phân hủy của huyết sắc tố). Mật chảy từ gan qua ống gan. Một nhánh bên của ống gan gọi là ống túi mật đi tới túi mật, nơi lưu trữ mật. Bên dưới điểm nối này, ống gan được gọi là ống mật chung. Trước khi đến tá tràng, ống mật chung được nối với ống tụy (Hình 51 .1 3). Chất béo đi vào tá tràng kích thích các tế bào biểu mô tá tràng giải phóng hormone cholecystokinin (CCK), kích thích thành túi mật co bóp nhịp nhàng. Kết quả là mật được đẩy ra khỏi túi mật và đi qua ống túi mật đến ống mật chủ. Một cơ thắt nhỏ ở điểm nối của ống mật chung với tá tràng giãn ra để đáp ứng với các sóng nhu động và cho phép các tia mật đi vào lòng tá tràng. ^Gan sản xuất và tiết ra mật. J Ống mật chung Túi mật dự trữ mật, giúp tiêu hóa lipid. Ống tụy Tá tràng của ruột non Tuyến tụy sản xuất enzym tiêu hóa và dung dịch bicarbonate.ống gan gọi là ống mật chung và được nối với ống tụy trước khi vào tá tràng. Ruột non của con người có ba phần. Phần đầu tiên (dài khoảng 25 cm) được gọi là tá tràng và là nơi diễn ra hầu hết quá trình tiêu hóa; hỗng tràng và hồi tràng (cùng nhau khoảng 600 cm) thực hiện 90% quá trình hấp thu chất dinh dưỡng (xem Hình 51.9). Quá trình tiêu hóa ở ruột non cần nhiều enzyme chuyên biệt cũng như một số chất tiết khác. Hai cơ quan phụ không thuộc đường tiêu hóa - gan và tuyến tụy - sản xuất ra nhiều chất tiết này và đưa chúng đến lòng ruột thông qua các ống dẫn. GAN Gan tổng hợp muối mật từ cholesterol và bài tiết chúng dưới dạng mật. Mật cũng bao gồm các chất khác, chẳng hạn như phospholipid và bilirubin (sản phẩm phân hủy của huyết sắc tố). Mật chảy từ gan qua ống gan. Một nhánh bên của ống gan gọi là ống túi mật đi tới túi mật, nơi lưu trữ mật. Bên dưới điểm nối này, ống gan được gọi là ống mật chung. Trước khi đến tá tràng, ống mật chung được nối với ống tụy (Hình 51 .1 3). Chất béo đi vào tá tràng kích thích các tế bào biểu mô tá tràng giải phóng hormone cholecystokinin (CCK), kích thích thành túi mật co bóp nhịp nhàng. Kết quả là mật được đẩy ra khỏi túi mật và đi qua ống túi mật đến ống mật chủ. Một cơ thắt nhỏ ở điểm nối của ống mật chung với tá tràng giãn ra để đáp ứng với các sóng nhu động và cho phép các tia mật đi vào lòng tá tràng. ^Gan sản xuất và tiết ra mật. J Ống mật chung Túi mật dự trữ mật, giúp tiêu hóa lipid. Ống tụy Tá tràng của ruột non Tuyến tụy sản xuất enzym tiêu hóa và dung dịch bicarbonate.ống mật chung nối với ống tụy (Hình 51 .1 3). Chất béo đi vào tá tràng kích thích các tế bào biểu mô tá tràng giải phóng hormone cholecystokinin (CCK), kích thích thành túi mật co bóp nhịp nhàng. Kết quả là mật được đẩy ra khỏi túi mật và đi qua ống túi mật đến ống mật chủ. Một cơ thắt nhỏ ở điểm nối của ống mật chung với tá tràng giãn ra để đáp ứng với các sóng nhu động và cho phép các tia mật đi vào lòng tá tràng. ^Gan sản xuất và tiết ra mật. J Ống mật chung Túi mật dự trữ mật, giúp tiêu hóa lipid. Ống tụy Tá tràng của ruột non Tuyến tụy sản xuất enzym tiêu hóa và dung dịch bicarbonate.ống mật chung nối với ống tụy (Hình 51 .1 3). Chất béo đi vào tá tràng kích thích các tế bào biểu mô tá tràng giải phóng hormone cholecystokinin (CCK), kích thích thành túi mật co bóp nhịp nhàng. Kết quả là mật được đẩy ra khỏi túi mật và đi qua ống túi mật đến ống mật chủ. Một cơ thắt nhỏ ở điểm nối của ống mật chung với tá tràng giãn ra để đáp ứng với các sóng nhu động và cho phép các tia mật đi vào lòng tá tràng. ^Gan sản xuất và tiết ra mật. J Ống mật chung Túi mật dự trữ mật, giúp tiêu hóa lipid. Ống tụy Tá tràng của ruột non Tuyến tụy sản xuất enzym tiêu hóa và dung dịch bicarbonate.

1062 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, Tiêu hóa và Hấp thu Để hiểu vai trò của mật trong quá trình tiêu hóa chất béo, hãy nghĩ đến nước sốt salad trộn dầu và giấm. Dầu kỵ nước có xu hướng kết tụ thành các hạt lớn. Vì lý do đó, nhiều loại nước xốt salad có chứa chất nhũ hóa - thứ giúp ngăn các giọt dầu kết tụ lại. Ví dụ, mayonnaise là dầu và giấm với lòng đỏ trứng được thêm vào làm chất nhũ hóa. Muối mật nhũ hóa chất béo trong nhũ trấp. Một đầu của mỗi phân tử muối mật là chất ưa mỡ (hòa tan trong chất béo) và đầu còn lại là chất ưa nước (hòa tan trong nước). Đầu ưa mỡ của các phân tử mật hợp nhất với các giọt chất béo, khiến đầu ưa nước của chúng nhô ra ngoài. Kết quả là, muối mật ngăn chặn các giọt chất béo dính lại với nhau và do đó làm tăng đáng kể diện tích bề mặt của chất béo tiếp xúc với lipase - loại enzyme tiêu hóa chất béo. Các hạt chất béo rất nhỏ sinh ra được gọi là các mixen (Hình 51. 14A). (A) Tiêu hóa chất béo Những giọt lipid lớn Chất béo trong chế độ ăn được nhũ hóa thành những giọt nhỏ gọi là mixen thông qua tác động của muối mật trong lòng ruột. Lipase tụy thủy phân chất béo trong các mixen để tạo ra axit béo và monoglyceride. Jfy Micelles^CjJj; ^ - & Monoglyceride co Axit béo 1*1 I (B) Hấp thụ chất béo Axit béo và monoglyceride xâm

nhập vào tế bào bằng cách khuếch tán. Chúng được tái tổng hợp thành chất béo trung tính trong mạng lưới nội chất. Q Triglyceride được đóng gói cùng với cholesterol và phospholipid trong chylomicron phủ protein. (p Chylomicron được bao bọc trong các túi. Chúng rời khỏi tế bào bằng cách xuất bào và đi vào hệ bạch huyết. 51.14 Chất béo tiêu hóa (A) Chất béo trong chế độ ăn được mật phân hủy thành các mixen nhỏ tạo ra diện tích bề mặt lớn cho lipase. (B) Các sản phẩm của quá trình tiêu hóa chất béo được hấp thụ bởi các tế bào niêm mạc ruột, nơi chúng được tái tổng hợp thành chất béo trung tính và xuất sang mạch bạch huyết.SÂ£jÂ£|[i] Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .1 Sự tiêu hóa và hấp thu chất béo 0EÂ® Lifel 0e.com/ at51 .1 TUYẾN Tuyến tụy là một tuyến lớn nằm ngay phía sau và bên dưới dạ dày (xem Hình 51.9 và 51.13), vừa là tuyến nội tiết (tiết hormone vào dịch ngoại bào; xem Phần 41.1) vừa là tuyến ngoại tiết (tiết dịch tiêu hóa qua ống tụy đến lòng ruột). Các mô ngoại tiết của tuyến tụy sản xuất ra một loạt các enzyme tiêu hóa, bao gồm lipase, amylase, protease và nuclease (Bảng 51.3). Giống như trong dạ dày, các enzyme protease được giải phóng dưới dạng zymogen; nếu protease không ở trạng thái không hoạt động này, chúng sẽ tiêu hóa tuyến tụy và các ống dẫn của nó trước khi đến tá tràng. Khi ở trong tá tràng, zymogen trypsinogen được kích hoạt bởi enzyme enterokinase (được tiết ra bởi các tế bào lót tá tràng) để tạo ra trypsin protease hoạt động. Trypsin cắt các zymogen khác, giải phóng các protease khác cũng như trypsin hoạt động mạnh hơn.Hỗn hợp zymogen do tuyến tụy sản xuất có thể nguy hiểm nếu ống tụy bị tắc hoặc nếu tuyến tụy bị tổn thương do nhiễm trùng hoặc chấn thương vật lý như một cú đánh vào bụng. Một số phân tử trypsin được kích hoạt có thể bắt đầu một phản ứng dây chuyền hoạt động của enzyme tiêu hóa các mô của tuyến tụy (một tình trạng gọi là viêm tụy), phá hủy cả chức năng nội tiết và ngoại tiết của nó. Tuyến tụy cũng tiết ra chất giàu ion bicarbonate (HC03_). Các ion bicarbonate có tính kiềm (bazơ) và trung hòa độ pH axit của nhũ trấp đi vào tá tràng từ dạ dày. Enzym đường ruột hoạt động tốt nhất ở độ pH trung tính hoặc hơi kiềm. BẢNG51.3 Các enzyme tiêu hóa chính của con người Nguồn/Hoạt động của enzyme TUYẾN NƯỚC NƯỚC Tinh bột amylase nước bọt — > ĐẠI DƯƠNG Maltose Protein Pepsin – > Peptide; tự xúc tác TUYẾN Tinh bột amylase tuyến tụy -Â» Chất béo Maltose Lipase – > Axit béo và glycerol Nuclease Axit nucleic – > Nucleotide Trypsin Protein -Â» Peptide; kích hoạt zymogen Protein Chymotrypsin – > Peptide Carboxypeptidase Peptide -Â» Peptide và axit amin ngắn hơn Peptide Aminopeptidase trong ruột nhỏ -Â» Peptide và axit amin ngắn hơn Dipeptidase Dipeptides – > Axit amin Enterokinase Trypsinogen – > Trypsin Nuclease Axit nucleic – > Nucleotide Maltase Maltose - > Glucose Lactase Lactose -Â» Galactose và glucose Sucrase Sucrose – > Fructose và glucose

51 .3 Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? 1063 Chất dinh dưỡng được hấp thụ ở ruột non Bước cuối cùng trong quá trình tiêu hóa protein và carbohydrate và hấp thụ các thành phần của chúng xảy ra giữa các vi nhung mao. Các tế bào biểu mô niêm mạc sản xuất ra các peptidase để phân cắt các peptide nhỏ thành các axit amin dễ hấp thụ. Các tế bào biểu mô này cũng tạo ra các enzyme maltase, lactase và sucrase để phân tách các disacarit thông thường thành các monosacarit dễ hấp thụ - glucose, galactose và fructose. Ngoài ra còn có một số hoạt động lipase để tiêu hóa chất béo. Nhiều người ngừng sản xuất enzyme lactase khi còn nhỏ và sau đó gặp khó khăn trong việc tiêu hóa đường lactose (đường trong sữa). Lactose là một disacarit và không thể hấp thụ nếu không bị phân cắt thành các thành phần là glucose và galactose. Đường lactose không được hấp thu sẽ được chuyển hóa bởi vi khuẩn trong ruột già, gây đầy hơi, tiêu chảy và đau bụng. Cơ chế mà các tế bào biểu mô ruột hấp thụ chất dinh dưỡng và các ion vô cơ rất đa dạng và bao gồm khuếch tán, khuếch tán thuận lợi, thẩm thấu, vận chuyển tích cực và đồng vận chuyển. Nhiều ion vô cơ như natri, canxi và sắt được các tế bào này vận chuyển tích cực. Ví dụ, các chất vận chuyển Na+ hoạt động tồn tại ở mặt đáy và mặt bên của tế bào biểu mô. Chúng duy trì nồng độ Na+ thấp trong các tế bào này để Na+ có thể khuếch tán vào từ nhũ trấp trong lòng ruột. Khoảng 30 gam Na+ được vận chuyển theo cách này mỗi ngày và CL cũng theo sau. Sự vận chuyển Na+ và các ion khác cũng rất quan trọng đối với sự hấp thụ nước vì nó tạo ra gradient nồng độ thẩm thấu. Ít nhất 7 đến 8 lít nước mỗi ngày di chuyển qua các khoảng trống giữa các tế bào biểu mô để đáp ứng với độ chênh áp thẩm thấu này. Bởi vì nước di chuyển qua các khoảng trống giữa các tế bào chứ không phải qua chính các tế bào nên nó có thể mang theo các chất dinh dưỡng có trong dung dịch - một cơ chế vận chuyển được gọi là "kéo dung môi". Nhiều loại protein vận chuyển khác nhau tồn tại trong màng tế bào biểu mô. Một số, chẳng hạn như protein vận chuyển fructose, chỉ tạo điều kiện cho sự khuếch tán và điều đó đòi hỏi một gradient nồng độ. Cơ chế này hoạt động đối với fructose vì khi fructose đi

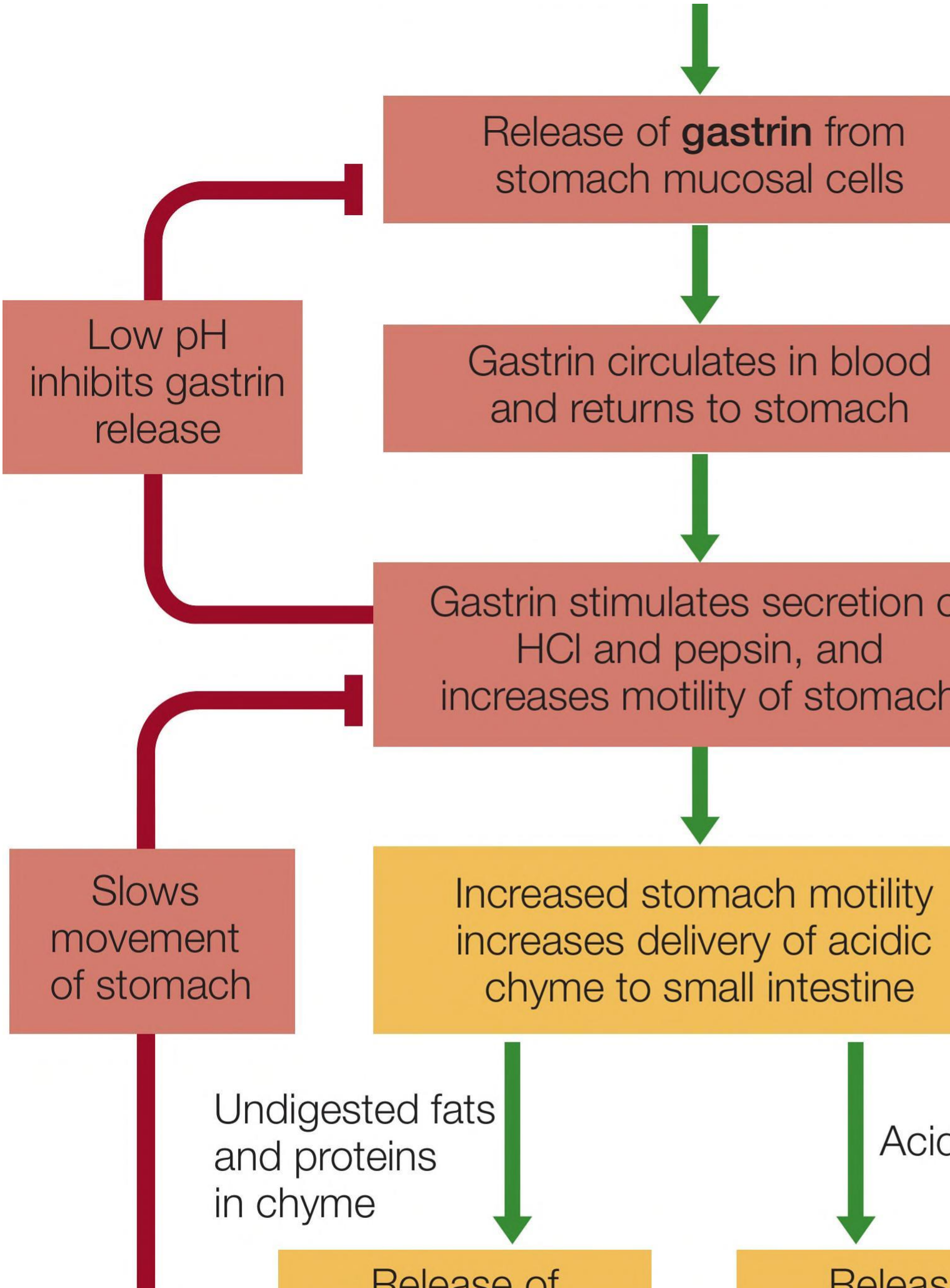
vào tế bào, nó sẽ được chuyển hóa thành glucose. Do đó nồng độ fructose trong tế bào luôn ở mức thấp và gradient nồng độ được duy trì. Các protein vận chuyển được gọi là chất điều phối (xem Hình 6.13) khai thác gradient nồng độ Na+ giữa bên trong và bên ngoài tế bào được duy trì bởi Na+/Ka+ ATPase chung cho tất cả các tế bào. Các chất đồng vận kết hợp vận chuyển Na+ và một phân tử khác, chẳng hạn như glucose, galactose hoặc một axit amin. Khi Na+ di chuyển theo gradient nồng độ vào trong tế bào, quá trình "quá giang" sẽ diễn ra. các phân tử được mang theo nó. Việc hấp thụ các sản phẩm tiêu hóa chất béo tương đối đơn giản. Triglyceride bị thủy phân thành diglyceride, monoglyceride và axit béo,tất cả đều hòa tan trong lipid và do đó có thể đi qua màng sinh chất của vi nhung mao. Trong tế bào biểu mô ruột, các phân tử này được tái tổng hợp thành triglycerid, kết hợp với cholesterol và phospholipid, rồi được bọc bằng protein để tạo thành chylomicron tan trong nước (Hình 51.14B). Thay vì đi vào máu trực tiếp, chylomicron đi vào các mạch bạch huyết có đầu bịt mù gọi là tuyến sữa nằm bên trong mỗi nhung mao (xem Hình 51. 8C). Sau đó, chúng chảy qua hệ thống bạch huyết, đi vào máu qua các ống ngực ở đáy cổ. Sau bữa ăn giàu chất béo, chylomicron có thể có nhiều trong máu đến mức khiến huyết tương có màu trắng đục. Chylomicrons cung cấp chất béo trung tính và cholesterol khi chúng lưu thông qua các mô. Muối mật nhũ hóa chất béo không được hấp thụ cùng với monoglyceride, diglyceride và axit béo mà được vận chuyển qua lại giữa nội dung ruột và vi nhung mao. Ở hồi tràng, muối mật được tái hấp thu tích cực và quay trở lại gan qua đường máu. Các chất dinh dưỡng được hấp thụ sẽ đi đến gan Máu rời khỏi đường tiêu hóa sẽ chảy về gan theo tĩnh mạch cửa gan. Tĩnh mạch lớn này đưa máu đến những khoảng trống nhỏ gọi là hình sin giữa các nhóm tế bào gan. Những tế bào này hấp thụ các chất dinh dưỡng từ đường tiêu hóa và lưu trữ hoặc chuyển đổi chúng thành các phân tử mà cơ thể cần. Glucose, sucrose và fructose được sử dụng để tổng hợp glycogen. Axit amin được sử dụng để xây dựng protein. Lipid từ chylomicron được dự trữ dưới dạng triglycerid hoặc được sử dụng để tạo ra lipoprotein, được gan giải phóng và mang triglycerid và cholesterol đến các mô khác (xem Phần 51.4). Nước và ion được hấp thụ ở ruột già. Sự vận động của ruột non dần dần đẩy chất chứa trong đó vào ruột già hoặc ruột kết. Hầu hết các chất dinh dưỡng sẵn có đã được loại bỏ khỏi nhũ trấp đi vào đại tràng nhưng lại chứa rất nhiều nước và các ion vô cơ. Chuyển động phân chia làm cho các chất trong ruột tiếp xúc với thành của nó và thúc đẩy quá trình tái hấp thu các ion và nước, tạo ra phân, một khối chất thải bán rắn. Hấp thụ quá nhiều nước từ ruột kết có thể gây táo bón. Tình trạng ngược lại là tiêu chảy nếu hấp thụ quá ít nước; trong trường hợp này, nước trong ruột kết được bài tiết theo phân. Tiêu chảy quá mức do các bệnh như dịch tả có thể gây mất nước và chất điện giải nhanh chóng đến mức tử vong có thể xảy ra trong vài giờ. Phân được lưu trữ ở đại tràng xuống và trực tràng cho đến khi đại tiện xảy ra. Điều này thường xảy ra một lần một ngày và trước đó là hoạt động nhu động mạnh mẽ. Sự căng phồng của thành trực tràng do phân gây ra phản xạ phó giao cảm, làm cho cơ trực tràng co lại và cơ thắt trong hậu môn thư giãn. Ngoài ra,có một cơ thắt hậu môn bên ngoài nằm dưới sự kiểm soát có ý thức nên việc đại tiện không hoàn toàn là một hành động không tự nguyện. Động vật ăn cỏ dựa vào vi sinh vật để tiêu hóa cellulose Là thành phần chính của thành tế bào thực vật, cellulose là thành phần chính trong thức ăn của động vật ăn cỏ. Tuy nhiên, hầu hết động vật ăn cỏ không thể sản xuất cellulase, enzyme phân hủy cellulose. (Các trường hợp ngoại lệ bao gồm giun đất, giun tàu và cá bạc ăn sách và giấy tờ lưu trữ.) Từ mối cho đến gia súc, động vật ăn cỏ đều dựa vào vi sinh vật trong đường tiêu hóa của chúng để tiêu hóa xenlulo.

1064 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu 51.15 Bò rừng dạ dày ở động vật nhai lại, giống như họ hàng của chúng là gia súc nuôi trong nhà, có dạ dày chuyên biệt với bốn ngăn cho phép chúng lấy năng lượng từ nguyên liệu thực vật thô thông qua quá trình lên men vi khuẩn của nguyên liệu thực vật khó tiêu hóa. Bản thân vi khuẩn trở thành nguồn dinh dưỡng quan trọng. Dạ cỏ và lưới có nhiều vi sinh vật lên men cellulose. Hỗn hợp thực phẩm lên men và vi sinh vật đi qua omasum, nơi nó được cô đặc bằng cách hấp thụ nước. Thực quản lum Dạ cỏ Bụng dạ là dạ dày “thật”, tiết ra HCI và protease. Các vi sinh vật bị HCI tiêu diệt, được tiêu hóa bởi các protease và được chuyển đến ruột non để tiêu hóa tiếp. Nội dung của dạ cỏ được định kỳ đưa vào miệng để nhai lại. Dạ dày của động vật nhai lại (động vật nhai lại) như gia súc là những cơ quan lớn, có bốn ngăn, tận dụng các vi sinh vật nội cộng sinh của chúng (Hình 51.15). Hai ngăn đầu tiên, dạ cỏ và lưới, chứa đầy các vi sinh vật có khả năng phân hủy cellulose bằng quá trình lên men. Động vật nhai lại định kỳ nôn chất chứa trong dạ cỏ vào miệng để nhai nhiều hơn. Khi nuốt lại, các sợi thực vật sẽ tạo ra nhiều diện tích bề mặt

hơn cho vi sinh vật. Các vi sinh vật chuyển hóa cellulose và các chất dinh dưỡng khác thành các axit béo đơn giản, là chất dinh dưỡng cho vật chủ của chúng. Một số lượng lớn vi sinh vật rời khỏi dạ cỏ cùng với thức ăn được tiêu hóa một phần. Khối lượng này được tập trung bởi sự hấp thụ nước ở omasum trước khi nó đi vào dạ dày thực sự, abomasum, nơi các vi sinh vật bị tiêu diệt bởi axit clohydric tiết ra, được tiêu hóa bởi protease và chuyển đến ruột non để tiêu hóa và hấp thu thêm. Một con bò nhận được hơn 100 gam protein mỗi ngày từ quá trình tiêu hóa các vi sinh vật nội cộng sinh của nó. Tốc độ nhân lên của vi sinh vật trong dạ cỏ sẽ bù đắp sự mất mát của chúng, do đó mối quan hệ cân bằng và cùng có lợi được duy trì. Một số động vật ăn cỏ có vú có buồng lên men vi sinh vật gọi là manh tràng kéo dài từ ruột già. Một ví dụ là con thỏ (xem Hình 51.7). Vì manh tràng đổ vào ruột già nên việc hấp thụ một số chất dinh dưỡng do vi sinh vật tạo ra là không hiệu quả do diện tích bề mặt của ruột già bị hạn chế. Những loài như vậy thường tạo ra hai loại phân - một loại là chất thải nguyên chất và một loại có chứa phân. Trong một hành vi được gọi là coprophagy, những loài này ăn lại phân trực tiếp từ hậu môn để chúng có thể tiêu hóa và hấp thụ các chất dinh dưỡng lẽ ra sẽ bị mất đi. Ở người, manh tràng nhỏ và kết thúc ở phần ruột thừa còn sót lại, không có chức năng tiêu hóa. TÓM TẮT 51.3 Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống là một ruột hình ống thích nghi với việc ăn, phân mảnh, tiêu hóa và hấp thụ thức ăn.Nhu động di chuyển thức ăn qua ruột. Chuyển động phân đoạn trộn lẫn nội dung ruột. Quá trình tiêu hóa và hấp thu chất dinh dưỡng diễn ra chủ yếu ở ruột non; nước và ion được hấp thụ ở ruột già. â€¢ Chức năng tiêu hóa nào diễn ra ở miệng và dạ dày? Xem trang. 1060-1061 và Hình 51.12 â€¢ Muối mật hỗ trợ quá trình tiêu hóa chất béo như thế nào? Xem trang. 1062 và Hình 51.14 â€¢ Mô tả cách các chất điều phối thúc đẩy quá trình hấp thụ chất dinh dưỡng. Xem trang. 1063 Các bước bao gồm trong quá trình ăn vào và tiêu hóa thức ăn - từ phân mảnh trong miệng đến quá trình tiêu hóa ở đường tiêu hóa - làm cho các chất dinh dưỡng trong thực phẩm có sẵn để hấp thụ và cuối cùng là trao đổi chất. Tiếp theo chúng ta xem xét cách các quá trình tiêu hóa được kiểm soát và cách cơ thể xử lý các chất dinh dưỡng sau khi thức ăn được tiêu hóa. Dòng chất dinh dưỡng được kiểm soát và điều chỉnh như thế nào? Ruột của động vật có xương sống là một dây chuyền lắp ráp ngược lại - một dây chuyền tháo rời. Giống như một dây chuyền lắp ráp tiêu chuẩn, việc kiểm soát và phối hợp các quá trình tiêu hóa tuần tự là rất quan trọng. Cả sự kiểm soát tế bào thần kinh và nội tiết tố đều chi phối các quá trình này. Một khi các sản phẩm tiêu hóa được hấp thụ, khả năng cung cấp chúng cho các tế bào của cơ thể cũng phải được kiểm soát. Bạn chắc chắn đã từng tiết nước bọt khi nhìn thấy hoặc ngửi thấy mùi thức ăn. Phản ứng đó là một phản xạ vô thức, cũng như

51 .4 Dòng chất dinh dưỡng được kiểm soát và điều chỉnh như thế nào? 1065 nuốt. Nhiều phản xạ tự trị như vậy phối hợp hoạt động ở các vùng khác nhau của đường tiêu hóa. Ví dụ, việc đưa thức ăn vào dạ dày sẽ kích thích hoạt động tăng lên ở ruột kết và có thể dẫn đến đại tiện. Các tín hiệu thần kinh di chuyển từ vùng này của đường tiêu hóa đến vùng khác trong hệ thần kinh ruột. Một chức năng của hệ thần kinh ruột là điều phối sự di chuyển của thức ăn qua ruột. Tất nhiên, hệ thống thần kinh nội tại này truyền thông tin đến CNS và nhận thông tin đầu vào từ CNS, nhưng vai trò quan trọng nhất của nó là phối hợp các hoạt động trong toàn bộ đường tiêu hóa. Tuy nhiên, bất chấp hệ thống thần kinh nội tại tuyệt vời này, phần lớn việc kiểm soát và điều hòa hệ thống tiêu hóa và quản lý chất dinh dưỡng đều liên quan đến cơ chế nội tiết tố. Các hormone kiểm soát nhiều chức năng tiêu hóa Một số hormone kiểm soát hoạt động của đường tiêu hóa và các cơ quan phụ trợ của nó (Hình 51 .1 6). Loại hormone đầu tiên được phát hiện đến từ tá tràng; nó được gọi là secretin vì nó khiến tuyến tụy tiết ra dịch tiêu hóa. Bây giờ chúng ta biết rằng secretin chỉ là một trong nhiều loại hormone kiểm soát sự bài tiết của tuyến tụy; đặc biệt, secretin kích thích tuyến tụy tiết ra dung dịch giàu ion bicarbonate. Tác nhân kích thích khiến tá tràng tiết ra secretin là độ pH thấp do sự xuất hiện của nhũ trấp có tính axit từ dạ dày. Tương tự, sự hiện diện của chất béo và protein trong nhũ trấp sẽ kích thích giải phóng cholecystokinin (CCK), loại hormone kích thích túi mật tiết ra mật. CCK còn kích thích tuyến tụy tiết ra các enzym tiêu hóa. Cả CCK và secretin đều làm chậm chuyển động của dạ dày, do đó làm chậm quá trình vận chuyển nhũ trấp vào ruột non và cho phép tiêu hóa hoàn chỉnh hơn ở tá tràng. Sự hiện diện của thức ăn trong dạ dày sẽ kích thích các tế bào ở vùng dưới của dạ dày tiết ra một loại hormone gọi là gastrin. Gastrin theo máu trở lại dạ dày và kích thích tiết dịch tiêu hóa cũng như kích thích chuyển động của dạ dày. Sự giải phóng gastrin bắt đầu bị ức chế khi độ pH của chất chứa trong dạ dày giảm xuống dưới 3 - một ví dụ về phản hồi tiêu cực. Hầu hết động vật không ăn liên tục nên chúng có thể ở trạng thái hấp thụ (thức ăn ở ruột) hoặc ở trạng thái sau hấp thu (không

có thức ăn ở ruột). Tuy nhiên, nhu cầu dinh dưỡng cho quá trình chuyển hóa và sinh tổng hợp năng lượng là liên tục. Do đó, việc vận chuyển chất dinh dưỡng phải được kiểm soát để dự trữ tích lũy trong gan, cơ và mô mỡ (mỡ) khi vật nuôi ở trạng thái hấp thụ và sau đó được sử dụng hiệu quả trong trạng thái sau hấp thu. Gan điều khiển lưu lượng của các phân tử cung cấp nhiên liệu cho quá trình trao đổi chất. Khi các phân tử nhiên liệu có nhiều trong máu, gan sẽ lưu trữ chúng dưới dạng glycogen và chất béo. Gan cũng tổng hợp protein huyết tương từ các axit amin tuần hoàn.Khi mức độ phân tử nhiên liệu trong máu giảm, gan sẽ khai thác nguồn dự trữ và đưa chất dinh dưỡng vào máu. Gan có khả năng chuyển hóa rất lớn các phân tử nhiên liệu. Tế bào gan có thể chuyển đổi monosacarit thành Thức ăn trong dạ dày Giải phóng mật Giải phóng tiêu hóa Giải phóng bicarbonate từ enzyme túi mật từ dung dịch từ tuyến tụy nhũ hóa chất béo tuyến tụy trung hòa axit \ 1 / Tiêu hóa thức ăn 51.16 Kiểm soát hormone Quá trình tiêu hóa Các hormone gastrin, cholecystokinin và secretin là tham gia vào các vòng phản hồi kiểm soát quá trình xử lý tuần tự thức ăn trong đường tiêu hóa. Đường màu đỏ biểu thị hành động ức chế; đường màu xanh lá cây biểu thị hành động kích thích. glycogen hoặc chất béo và ngược lại. Gan cũng có thể chuyển đổi một số axit amin nhất định và một số phân tử khác, chẳng hạn như pyruvate và lactate, thành glucose - quá trình tạo glucose (xem Phần 9.5). Gluconeesis cung cấp một con đường gián tiếp để tập luyện cơ bắp nhằm góp phần vào mức đường huyết. Ở mức độ hoạt động hiếu khí cao, các tế bào cơ sẽ phân hủy lượng glycogen dự trữ để cung cấp nhiên liệu trao đổi chất (xem Phần 48.2). Glucose được giải phóng từ glycogen trong cơ không thể rời khỏi tế bào cơ vì nó có thể rời khỏi tế bào gan. Tuy nhiên, khi hoạt động của cơ trở nên kỵ khí, pyruvate và lactate tích tụ, rời khỏi tế bào cơ và đi vào tuần hoàn. Pyruvate và lactate tuần hoàn được gan hấp thụ và chuyển hóa thành glucose, sau đó có thể di chuyển ra khỏi tế bào gan và vào máu. Gan cũng là cơ quan kiểm soát chính quá trình chuyển hóa chất béo thông qua việc sản xuất lipoprotein. Lipoprotein là mộtPyruvate và lactate tuần hoàn được gan hấp thụ và chuyển hóa thành glucose, sau đó có thể di chuyển ra khỏi tế bào gan và vào máu. Gan cũng là cơ quan kiểm soát chính quá trình chuyển hóa chất béo thông qua việc sản xuất lipoprotein. Lipoprotein là mộtPyruvate và lactate tuần hoàn được gan hấp thụ và chuyển hóa thành glucose, sau đó có thể di chuyển ra khỏi tế bào gan và vào máu. Gan cũng là cơ quan kiểm soát chính quá trình chuyển hóa chất béo thông qua việc sản xuất lipoprotein. Lipoprotein là một


Release of **gastrin** from stomach mucosal cells
Gastrin circulates in blood and returns to stomach
Gastrin stimulates secretion o HCl and pepsin, and increases motility of stomach
Increased stomach motility increases delivery of acidic chyme to small intestine
Low pH inhibits gastrin release
Slows movement of stomach
Undigested fats and proteins in chyme
Acid
Release of
Releas

1066 CHƯƠNG 51 Hạt dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu được tạo thành từ lõi là chất béo kỵ nước và cholesterol với lớp vỏ protein ưa nước cho phép nó lơ lửng trong nước. LIPOPROTEIN: TỐT, XẤU VÀ XẤU Lipoprotein vận chuyển chất béo, nguồn dự trữ nhiên liệu dồi dào nhất trong cơ thể, từ nơi hấp thụ hoặc tổng hợp đến nơi lưu trữ và từ nơi lưu trữ đến nơi sử dụng. Chúng ta đã thấy trong Phần 51.3, trong ruột, mật giải quyết vấn đề xử lý chất béo kỵ nước trong môi trường nước như thế nào. Việc vận chuyển chất béo trong hệ tuần hoàn cũng gặp phải vấn đề tương tự và lipoprotein sẽ cung cấp giải pháp. Chylomicron (xem trang 1063) được sản xuất bởi các tế bào niêm mạc ruột là những hạt lipoprotein lớn nhất trong máu. Khi hệ tuần hoàn vận chuyển chylomicron qua gan và mô mỡ, các lipase lipoprotein bắt đầu phá vỡ chúng, đồng thời hàng hóa chất béo trung tính và cholesterol của chúng được hấp thụ vào gan hoặc tế bào mỡ. Các lipoprotein khác ngoài chylomicron được tổng hợp ở gan. Những lipoprotein này có thể được phân loại theo mật độ của chúng. Chất béo có mật độ thấp (nổi trên mặt nước) và protein có mật độ cao, do đó tỷ lệ chất béo-protein trong lipoprotein càng lớn thì mật độ của nó càng thấp. • Lipoprotein mật độ cao (HDL) loại bỏ cholesterol khỏi các mô và mang nó đến gan, nơi nó có thể được sử dụng để tổng hợp mật. HDL bao gồm khoảng 50% protein, 35% lipid và 15% cholesterol. Đây là những điều "tốt" lipoprotein, và mức độ của chúng cao hơn ở những người tập thể dục và có thân hình cân đối. • Lipoprotein mật độ thấp (LDL) vận chuyển cholesterol đi khắp cơ thể để sử dụng trong quá trình sinh tổng hợp và lưu trữ. LDL bao gồm khoảng 25% protein, 25% lipid và 50% cholesterol. Đây là những điều "xấu"; lipoprotein có liên quan đến nguy cơ cao mắc bệnh tim mạch. Các lipoprotein mật độ rất thấp (VLDL) chứa chủ yếu là chất béo triglycerid, chúng vận chuyển đến các tế bào mỡ trong các mô mỡ xung quanh cơ thể. VLDL bao gồm khoảng 2% protein, 94% lipid và 3% cholesterol. Đây là những thứ "xấu xí"; lipoprotein, vì chúng có liên quan đến sự tích tụ chất béo quá mức cũng như nguy cơ mắc bệnh tim mạch cao. Tăng insulin tuần hoàn Hấp thu glucose Kích thích tuyến tụy tiết insulin Sản xuất năng lượng trao đổi chất, tổng hợp chất béo, tổng hợp glycogen 1 Mức đường huyết giảm Đường huyết tăng trên mức bình thường i Mức đường huyết được điều hòa t Đường huyết giảm xuống dưới mức bình thường Mức đường huyết tăng Giải phóng glucose đến máu â–¼ Kích thích tuyến tụy tiết ra glucagon \ / Phân hủy Tăng glycogen lưu thông trong glucagon gan 51.17 Điều chỉnh nồng độ Glucose trong máu Tương tác Insulin (màu xanh) và glucagon (màu nâu) duy trì cân bằng nội môi của glucose tuần hoàn. Điều quan trọng là lượng đường huyết phải được duy trì ổn định vì đây là nguồn nhiên liệu thiết yếu cho hệ thần kinh. EME Hr Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .2 Điều hòa Insulin và Glucose Lifel 0e.com/at51 .2 KIỂM SOÁT INSULIN VÀ GLUCAGON CHUYỂN HÓA NHIÊN LIỆU Trong trạng thái hấp thu, mức đường huyết tăng lên khi carbohydrate được tiêu hóa và hấp thu (Hình 51.17). Trong thời gian này, các tế bào beta của tuyến tụy giải phóng hormone insulin, hormone này đóng vai trò chính trong việc đưa glucose đến nơi nó sẽ được sử dụng hoặc lưu trữ. Hoạt động của insulin khác nhau ở các mô khác nhau, nhưng tất cả đều nhằm mục đích thúc đẩy việc sử dụng glucose làm nhiên liệu trao đổi chất và hướng lượng glucose dư thừa vào kho dự trữ dưới dạng glycogen hoặc chất béo. Glucose đi vào tế bào bằng cơ chế khuếch tán. Sự khuếch tán này được tạo điều kiện thuận lợi bởi các chất vận chuyển, nhưng chúng không phải là chất vận chuyển tích cực - chúng đòi hỏi một gradient nồng độ, đó là lý do tại sao điều quan trọng là phải điều chỉnh nồng độ glucose trong máu để luôn có một gradient nồng độ glucose thích hợp qua màng tế bào. Có một số loại chất vận chuyển glucose, và những chất này trong cơ xương và mô mỡ thường được cô lập trong các túi tế bào chất cho đến khi insulin liên kết với các thụ thể của nó trên bề mặt tế bào và kích hoạt việc đưa các chất vận chuyển vào màng sinh chất. Insulin đóng nhiều vai trò trong việc kiểm soát cách tế bào sử dụng glucose mà chúng lấy từ tuần hoàn. Trong tế bào mỡ, insulin ức chế lipase và thúc đẩy quá trình tổng hợp chất béo từ glucose. Ở gan, insulin kích hoạt một loại enzyme phosphoryl hóa glucose khi nó đi vào tế bào gan để nó không thể khuếch tán trở lại ra ngoài, tăng cường sự khuếch tán tổng thể glucose vào tế bào. Insulin cũng kích hoạt các enzyme trong tế bào gan xúc tác quá trình tổng hợp glycogen.insulin kích hoạt một enzyme phosphoryl hóa glucose khi nó đi vào tế bào gan để nó không thể khuếch tán trở lại ra ngoài, tăng cường sự khuếch tán tổng thể glucose vào tế bào. Insulin cũng kích hoạt các enzyme trong tế bào gan xúc tác quá trình tổng hợp glycogen.insulin kích hoạt một enzyme phosphoryl hóa glucose khi nó đi vào tế bào gan để nó không thể khuếch tán trở lại ra ngoài, tăng cường sự khuếch tán tổng thể glucose vào tế bào. Insulin cũng kích hoạt các enzyme trong tế bào gan xúc tác quá trình tổng hợp glycogen.

51 .4 Dòng chất dinh dưỡng được kiểm soát và điều chỉnh như thế nào? 1067 Trong trạng thái sau hấp thu, lượng glucose trong máu giảm sẽ làm giảm sự giải phóng insulin và sự hấp thu glucose của hầu hết các tế bào bị hạn chế (xem Hình 51.17). Để duy trì mức đường huyết, tế bào gan phân hủy glycogen dự trữ, giải phóng glucose vào máu. Gan và các mô mỡ phân hủy chất béo và cung cấp axit béo cho máu, và hầu hết các tế bào ưu tiên sử dụng các axit béo đó làm nhiên liệu trao đổi chất. Sự kiểm soát quan trọng nhất của quá trình chuyển hóa nhiên liệu ở trạng thái sau hấp thu là thiếu insulin. Một mô không chuyển đổi nguồn nhiên liệu khi động vật hấp thụ sau là hệ thần kinh. Các tế bào của hệ thần kinh cần được cung cấp glucose liên tục và chỉ có thể sử dụng các nhiên liệu khác ở một mức độ rất hạn chế. Hầu hết các tế bào thần kinh không cần insulin để hấp thụ glucose từ máu, nhưng chúng cần một gradient nồng độ glucose thích hợp để thúc đẩy sự khuếch tán glucose dễ dàng qua màng huyết tương của chúng. Vì vậy, điều quan trọng là mức đường huyết được duy trì khi động vật sau hấp thu. Sự phụ thuộc tổng thể của các mô thần kinh vào glucose và nhu cầu của chúng đối với mức đường huyết ổn định là lý do khiến các tế bào khác của cơ thể chuyển sang chuyển hóa chất béo trong trạng thái sau hấp thu là rất quan trọng. Quá trình trao đổi chất của các phân tử nhiên liệu trong trạng thái sau hấp thu hầu hết được kiểm soát do thiếu insulin, nhưng nếu lượng đường trong máu giảm xuống dưới một mức nhất định thì một loại hormone tuyến tụy khác, glucagon, sẽ được kích hoạt. Tác dụng của Glucagon ngược lại với insulin: nó kích thích tế bào gan phân hủy glycogen và thực hiện quá trình tân tạo glucose. Như vậy, dưới tác dụng của glucagon, gan sản xuất glucose và giải phóng vào máu. Não đóng vai trò chính trong việc điều chỉnh lượng thức ăn ăn vào. Nhiều vùng não và tín hiệu có liên quan đến việc điều chỉnh lượng thức ăn ăn vào. Cách đây rất lâu, người ta đã phát hiện ra rằng việc làm tổn thương một vùng ở trung tâm vùng dưới đồi của chuột khiến chuột tăng lượng thức ăn và trở nên béo phì. Tuy nhiên, tổn thương ở vùng dưới đồi dẫn đến giảm lượng thức ăn ăn vào và chuột trở nên gầy đi. Trong cả hai trường hợp, chuột cuối cùng đều đạt được trọng lượng cơ thể cân bằng mới; do đó, có vẻ như khả năng điều tiết vẫn còn, nhưng điểm đặt ra đã bị thay đổi. Bây giờ chúng ta biết rằng một vùng khác của vùng dưới đồi, nhân vòng cung, đóng vai trò quan trọng trong việc tích hợp nhiều tín hiệu phản hồi khác nhau ảnh hưởng đến lượng thức ăn ăn vào và khối lượng cơ thể. Các tế bào trong nhân vòng cung gửi các sợi trục đến vùng dưới đồi và vùng dưới đồi, cũng như đến các vùng não khác ảnh hưởng đến việc hấp thụ thức ăn và chuyển hóa. Một nhóm tế bào thần kinh uốn cong chiếu tới các vùng não ức chế lượng thức ăn ăn vào trong khi nhóm còn lại chiếu tới các vùng não kích thích lượng thức ăn ăn vào.Nhưng điều gì kích thích hoặc ức chế hoạt động của các tế bào thần kinh vòng cung? Một số yếu tố đã được xác định phản ánh sự cân bằng năng lượng của cơ thể. Ba trong số này là protein insulin, leptin và ghrelin. Insulin, như đã trình bày chi tiết ở trên, được giải phóng khi lượng đường trong máu cao. Leptin (tiếng Hy Lạp leptos, "thin") được các tế bào mỡ giải phóng tỷ lệ với lượng lipid chúng chứa. Bằng chứng cho thấy leptin là tín hiệu no được mô tả trong Hình 51 .1 8. Ghrelin được dạ dày tiết ra khi nó trống rỗng; mức độ của nó tăng trước bữa ăn và giảm sau bữa ăn. Trong NVESTIGATINGLIFE vòng cung ^^^^^ 51.18 Đột biến gen đơn dẫn đến béo phì ở chuột Ở chuột, gen Ob mã hóa protein leptin, một yếu tố tạo cảm giác no báo hiệu cho não khi đã tiêu thụ đủ thức ăn. Alen ob lặn là alen I oss-of-f unction, vì vậy chuột ob/ob không sản sinh ra leptin; họ không cảm thấy no và trở nên béo phì. Gen Db mã hóa thụ thể leptin, do đó chuột đồng hợp tử về alen db mất chức năng lặn, ngay cả khi chúng tạo ra leptin, không thể sử dụng nó và do đó trở nên béo phì.3 GIẢ THUYẾT Những con chuột không thể tạo ra protein tín hiệu no leptin sẽ không trở thành béo phì nếu họ có thể lấy leptin từ nguồn bên ngoài. Phương pháp 1 . Tạo ra hai chủng chuột thí nghiệm béo phì về mặt di truyền, một chủng thiếu leptin chức năng (kiểu gen ob/ob) và một chủng thiếu thụ thể leptin (kiểu gen db/db). 2. Tạo các cặp parabiotic bằng cách phẫu thuật nối hệ thống tuần hoàn của chuột không béo phì (loại hoang dã) với đối tác thuộc một trong các chủng béo phì. 3. Cho chuột ăn theo ý muốn. Cặp parabiotic Chuột hoang dã Chuột béo phì về mặt di truyền (Ob/- và Db/-) (ob/ob hoặc db/db) Kết quả Chuột ob/ob Parabiotic thu được leptin từ đối tác hoang dã và giảm mỡ. Chuột db/db parabiotic vẫn béo phì vì chúng thiếu thụ thể leptin và do đó leptin mà chúng nhận được từ bạn tình không có tác dụng. KẾT LUẬN Protein leptin là tín hiệu no có tác dụng ngăn ngừa việc ăn quá nhiều và dẫn đến béo phì. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aColeman, D. L. và K. P. Hummel. 1969. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 217: 1298-1304. 0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .3 Chuột Parabiotic HESS Lifel 0e.com/at51 .3 Hạt nhân, insulin và leptin kích hoạt các tế bào thần kinh ức chế việc ăn uống và ức chế các tế bào thần kinh kích thích việc ăn uống. Ghrelin có tác dụng ngược lại đối với hai

nhóm tế bào thần kinh này.18 Đột biến gen đơn dẫn đến béo phì ở chuột Ở chuột, gen Ob mã hóa protein leptin, một yếu tố tạo cảm giác no báo hiệu cho não khi đã tiêu thụ đủ thức ăn. Alen ob lặn là alen I oss-of-f unction, vì vậy chuột ob/ob không sản sinh ra leptin; họ không cảm thấy no và trở nên béo phì. Gen Db mã hóa thụ thể leptin, do đó chuột đồng hợp tử về alen db mất chức năng lặn, ngay cả khi chúng tạo ra leptin, không thể sử dụng nó và do đó trở nên béo phì.3 GIẢ THUYẾT Những con chuột không thể tạo ra protein tín hiệu no leptin sẽ không trở thành béo phì nếu họ có thể lấy leptin từ nguồn bên ngoài. Phương pháp 1 . Tạo ra hai chủng chuột thí nghiệm béo phì về mặt di truyền, một chủng thiếu leptin chức năng (kiểu gen ob/ob) và một chủng thiếu thụ thể leptin (kiểu gen db/db). 2. Tạo các cặp parabiotic bằng cách phẫu thuật nối hệ thống tuần hoàn của chuột không béo phì (loại hoang dã) với đối tác thuộc một trong các chủng béo phì. 3. Cho chuột ăn theo ý muốn. Cặp parabiotic Chuột hoang dã Chuột béo phì về mặt di truyền (Ob/- và Db/-) (ob/ob hoặc db/db) Kết quả Chuột ob/ob Parabiotic thu được leptin từ đối tác hoang dã và giảm mỡ. Chuột db/db parabiotic vẫn béo phì vì chúng thiếu thụ thể leptin và do đó leptin mà chúng nhận được từ bạn tình không có tác dụng. KẾT LUẬN Protein leptin là tín hiệu no có tác dụng ngăn ngừa việc ăn quá nhiều và dẫn đến béo phì. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aColeman, D. L. và K. P. Hummel. 1969. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 217: 1298-1304. 0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .3 Chuột Parabiotic HESS Lifel 0e.com/at51 .3 Hạt nhân, insulin và leptin kích hoạt các tế bào thần kinh ức chế việc ăn uống và ức chế các tế bào thần kinh kích thích việc ăn uống. Ghrelin có tác dụng ngược lại đối với hai nhóm tế bào thần kinh này.18 Đột biến gen đơn dẫn đến béo phì ở chuột Ở chuột, gen Ob mã hóa protein leptin, một yếu tố tạo cảm giác no báo hiệu cho não khi đã tiêu thụ đủ thức ăn. Alen ob lặn là alen I oss-of-f unction, vì vậy chuột ob/ob không sản sinh ra leptin; họ không cảm thấy no và trở nên béo phì. Gen Db mã hóa thụ thể leptin, do đó chuột đồng hợp tử về alen db mất chức năng lặn, ngay cả khi chúng tạo ra leptin, không thể sử dụng nó và do đó trở nên béo phì.3 GIẢ THUYẾT Những con chuột không thể tạo ra protein tín hiệu no leptin sẽ không trở thành béo phì nếu họ có thể lấy leptin từ nguồn bên ngoài. Phương pháp 1 . Tạo ra hai chủng chuột thí nghiệm béo phì về mặt di truyền, một chủng thiếu leptin chức năng (kiểu gen ob/ob) và một chủng thiếu thụ thể leptin (kiểu gen db/db). 2. Tạo các cặp parabiotic bằng cách phẫu thuật nối hệ thống tuần hoàn của chuột không béo phì (loại hoang dã) với đối tác thuộc một trong các chủng béo phì. 3. Cho chuột ăn theo ý muốn. Cặp parabiotic Chuột hoang dã Chuột béo phì về mặt di truyền (Ob/- và Db/-) (ob/ob hoặc db/db) Kết quả Chuột ob/ob Parabiotic thu được leptin từ đối tác hoang dã và giảm mỡ. Chuột db/db parabiotic vẫn béo phì vì chúng thiếu thụ thể leptin và do đó leptin mà chúng nhận được từ bạn tình không có tác dụng. KẾT LUẬN Protein leptin là tín hiệu no có tác dụng ngăn ngừa việc ăn quá nhiều và dẫn đến béo phì. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aColeman, D. L. và K. P. Hummel. 1969. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 217: 1298-1304. 0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .3 Chuột Parabiotic HESS Lifel 0e.com/at51 .3 Hạt nhân, insulin và leptin kích hoạt các tế bào thần kinh ức chế việc ăn uống và ức chế các tế bào thần kinh kích thích việc ăn uống. Ghrelin có tác dụng ngược lại đối với hai nhóm tế bào thần kinh này.Cặp parabiotic Chuột hoang dã Chuột béo phì về mặt di truyền (Ob/- và Db/-) (ob/ob hoặc db/db) Kết quả Chuột ob/ob Parabiotic thu được leptin từ đối tác hoang dã và giảm mỡ. Chuột db/db parabiotic vẫn béo phì vì chúng thiếu thụ thể leptin và do đó leptin mà chúng nhận được từ bạn tình không có tác dụng. KẾT LUẬN Protein leptin là tín hiệu no có tác dụng ngăn ngừa việc ăn quá nhiều và dẫn đến béo phì. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aColeman, D. L. và K. P. Hummel. 1969. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 217: 1298-1304. 0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .3 Chuột Parabiotic HESS Lifel 0e.com/at51 .3 Hạt nhân, insulin và leptin kích hoạt các tế bào thần kinh ức chế việc ăn uống và ức chế các tế bào thần kinh kích thích việc ăn uống. Ghrelin có tác dụng ngược lại đối với hai nhóm tế bào thần kinh này.Cặp parabiotic Chuột hoang dã Chuột béo phì về mặt di truyền (Ob/- và Db/-) (ob/ob hoặc db/db) Kết quả Chuột ob/ob Parabiotic thu được leptin từ đối tác hoang dã và giảm mỡ. Chuột db/db parabiotic vẫn béo phì vì chúng thiếu thụ thể leptin và do đó leptin mà chúng nhận được từ bạn tình không có tác dụng. KẾT LUẬN Protein leptin là tín hiệu no có tác dụng ngăn ngừa việc ăn quá nhiều và dẫn đến béo phì. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aColeman, D. L. và K. P. Hummel. 1969. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 217: 1298-1304. 0 Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 51 .3 Chuột Parabiotic HESS Lifel 0e.com/at51 .3 Hạt

nhân, insulin và leptin kích hoạt các tế bào thần kinh ức chế việc ăn uống và ức chế các tế bào thần kinh kích thích việc ăn uống. Ghrelin có tác dụng ngược lại đối với hai nhóm tế bào thần kinh này.

1068 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Leptin có phải là tín hiệu no không? Giấy tờ gốc Coleman, D. L., và K. P. Hummel. 1969. Ảnh hưởng của parabiosis bình thường đến chuột mắc bệnh tiểu đường về mặt di truyền. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 217: 1298-1304. Coleman, D. L. 1973. Ảnh hưởng của bệnh parabiosis ở người béo phì với bệnh tiểu đường và chuột bình thường. Bệnh tiểu đường 9: 294-297. Phân tích dữ liệu Nghiên cứu được tóm tắt trong Hình 51.18 ủng hộ giả thuyết rằng có hai gen riêng biệt gửi tín hiệu đến não khi nhận đủ thức ăn - một gen mã hóa tín hiệu no và một gen khác mã hóa protein thụ thể cho tín hiệu đó. Các nghiên cứu sau đó tiết lộ rằng các gen được đề cập mã hóa hormone leptin và thụ thể của nó. Ngoài thí nghiệm trong Hình 51.18, các nhà nghiên cứu đã tinh chế leptin và tiêm nó vào chuột hoang dã (Ob/Ob) và vào chuột béo phì về mặt di truyền thiếu gen leptin (ob/ob). Dữ liệu trong bảng dưới đây được thu thập trước khi bắt đầu tiêm (đường cơ sở) và 10 ngày sau đó. Một tín hiệu tổng hợp có thể đóng vai trò trung tâm trong việc điều hòa việc ăn uống là enzyme kinase protein kích hoạt AMP (AMPK). Khi hầu hết các tế bào bị thiếu chất dinh dưỡng, chúng tạo ra AMPK, chất này kích thích quá trình oxy hóa cơ chất để bổ sung ATP. Nhịn ăn làm tăng mức AMPK ở vùng dưới đồi và việc cho ăn làm giảm chúng. Insulin và leptin làm giảm hoạt động AMPK ở vùng dưới đồi và ghrelin làm tăng hoạt động này. Do đó, AMPK có thể là con đường chung cuối cùng cho các tín hiệu khác nhau kiểm soát lượng thức ăn ăn vào. TÓM TẮT Các yếu tố kiểm soát chính của chức năng ruột là hệ thần kinh nội tại và các hormone gastrin, secretin và cholecystokinin. Insulin là chất kiểm soát nội tiết tố chính của quá trình chuyển hóa nhiên liệu. Vùng dưới đồi kiểm soát lượng thức ăn ăn vào bằng cách tạo ra cảm giác đói và no chịu ảnh hưởng từ phản hồi từ đường huyết và hormone, bao gồm insulin, leptin và ghrelin. â€¢ Vai trò của ba loại lipoprotein khác nhau là gì? Xem trang. 1066 â€¢ Insulin thúc đẩy sự hấp thu và dự trữ năng lượng trong trạng thái hấp thụ bằng những hành động nào? Xem trang 1066-1067 và Hình 51.17 â€¢ Bằng chứng nào ủng hộ giả thuyết rằng leptin ảnh hưởng đến cảm giác no? Xem trang 1067-1068 và Hình 51.18 CÂU HỎI 1 Dữ liệu có ủng hộ giả thuyết rằng leptin là tín hiệu no không? Giải thich câu trả lơi của bạn. CÂU HỎI 2 Những yếu tố nào có thể giải thích sự mất khối lượng cơ thể ở chuột ob/ob được tiêm leptin? Thông số Đường cơ sở Ngày 10 ob/ob Ob/Ob ob/ob Ob/Ob Lượng thức ăn ăn vào (g/ngày) 12,0 5,5 5,0 6,0 Khối lượng cơ thể (g) 64 35 50 38 Tốc độ trao đổi chất (ml 02/kg/giờ) 900 1.150 1.100 1.150 Nhiệt độ cơ thể (Â°C) 34,8 37,0 37,0 37,0 Truy cập BioPortal để biết tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU Có gen nào khiến một người béo phì không? ĐÁP ÁN Nhiều nghiên cứu đã chứng minh rằng xu hướng béo phì là do di truyền và do đó có thể di truyền được.Khoảng 30 nghiên cứu so sánh các cặp song sinh đơn nhân và dị hợp tử đã đưa ra kết luận rằng khả năng di truyền của khối lượng cơ thể là từ 64 đến 84%. Các nghiên cứu về các cặp song sinh đơn nhân được nuôi tách ra đã kết luận rằng khả năng di truyền của khối lượng cơ thể là khoảng 68%. Các nguyên nhân gây béo phì do một gen đơn lẻ đã được quan sát thấy nhưng rất hiếm. Một ví dụ là đột biến gen leptin đã được tìm thấy ở một số rất nhỏ những người béo phì nghiêm trọng và những người này phản ứng nhanh chóng với liệu pháp thay thế leptin. Cho đến nay, mối liên quan giữa gen đơn lẻ được ghi nhận phổ biến nhất với bệnh béo phì là đột biến gen MC4R mã hóa thụ thể rmelanocortin-4 được tìm thấy trên nhiều tế bào thần kinh vùng dưới đồi có tác dụng ức chế hành vi ăn uống. Trong một nghiên cứu về đàn ông Đan Mạch, 2,5% những người đủ tiêu chuẩn béo phì có đột biến gen MC4R. Cộng đồng Pima ở Arizona là một trong những cộng đồng đầu tiên tham gia vào cuộc khảo sát trên toàn bộ bộ gen. Nhiều gen ứng cử viên đã được chứng minh là có liên quan đến béo phì, nhưng chỉ ở mức độ yếu. Kết luận phải là béo phì có thể di truyền được, nhưng ngoại trừ một số trường hợp rất hiếm gặp, đó là một đặc điểm đa gen cao. Khối lượng cơ thể là một hàm của Calo trừ đi Calo tiêu hao và các gen ảnh hưởng đến hai bên của phương trình này có thể liên quan đến béo phì.

Tóm tắt chương 1069 Động vật cần gì từ thức ăn? â€¢ Động vật là những sinh vật dị dưỡng lấy năng lượng và các khối xây dựng phân tử của chúng, trực tiếp hoặc gián tiếp, từ sinh vật tự dưỡng. ™ Carbohydrate, chất béo và protein trong thức ăn cung cấp năng lượng cho động vật. Đơn vị đo hàm lượng năng lượng của thực phẩm là kilocalorie (kcal). Lượng calo dư thừa được lưu trữ dưới dạng glycogen và chất béo. Ôn lại Hình 51.2 â€¢ Đối với nhiều loài động vật, thức ăn cung cấp các bộ xương carbon thiết yếu mà chúng không thể tự tổng

hợp được. Xem lại Hình 51.4 â€¢ Hầu hết các nhà nghiên cứu đều coi 8 axit amin là cần thiết cho người trưởng thành; một số người tin rằng trẻ sơ sinh cần tới 12 axit amin thiết yếu trong chế độ ăn của chúng. Các chất dinh dưỡng đa lượng là các nguyên tố khoáng cần thiết với số lượng lớn; vi chất dinh dưỡng cần thiết với số lượng nhỏ. Ôn lại Hình 51.5# Bảng 51.1, HOẠT ĐỘNG 51.1 â€¢ Vitamin là những phân tử hữu cơ cần phải có từ thực phẩm. Ôn lại Bảng 51 .2f HOẠT ĐỘNG 51 .2 â€¢ Suy dinh dưỡng xảy ra khi chế độ ăn thiếu bất kỳ chất dinh dưỡng thiết yếu nào. Suy dinh dưỡng mãn tính gây ra bệnh thiếu hụt. Động vật ăn và tiêu hóa thức ăn như thế nào? â€¢ Động vật có thể được đặc trưng bởi cách chúng thu được chất dinh dưỡng: động vật hoại sinh và động vật ăn mảnh vụn hoặc sinh vật phân hủy, phụ thuộc vào chất hữu cơ chết, động vật ăn lọc làm căng thẳng môi trường nước để lấy các loại thức ăn nhỏ, động vật ăn cỏ ăn thực vật và động vật ăn thịt ăn động vật khác. Sự thích nghi về hành vi và giải phẫu phản ánh những chiến lược cho ăn này. Xem HOẠT ĐỘNG 51.3 â€¢ Quá trình tiêu hóa liên quan đến sự phân hủy các phân tử thức ăn phức tạp thành các đơn phân mà tế bào có thể hấp thụ và sử dụng. Ở hầu hết các loài động vật, quá trình tiêu hóa diễn ra trong ruột hình ống. Ôn lại Hình 51.7 – Vùng hấp thụ của ruột động vật có xương sống được đặc trưng bởi diện tích bề mặt lớn được tạo ra bởi sự gấp nếp rộng rãi và nhiều nhung mao và vi nhung mao. Ôn lại Hình 51.8 â€¢ Enzym thủy phân phân hủy protein, carbohydrate và chất béo thành các đơn vị đơn phân của chúng. Hệ thống tiêu hóa của động vật có xương sống hoạt động như thế nào? â€¢ Ruột của động vật có xương sống có thể được chia thành nhiều ngăn với các chức năng khác nhau. Ôn lại Hình 51. 9f HOẠT ĐỘNG 51.4 â€¢ Các tế bào và mô của ruột động vật có xương sống được tổ chức theo cùng một cách trong suốt chiều dài của nó. Lớp mô trong cùng, niêm mạc, là bề mặt bài tiết và hấp thụ. Lớp dưới niêm mạc chứa các mạch máu, bạch huyết và mạng lưới thần kinh cảm giác và cũng kiểm soát sự bài tiết của ruột. Bên ngoài lớp dưới niêm mạc là hai lớp cơ trơn. Giữa hai lớp cơ là một mạng lưới thần kinh khác điều khiển các chuyển động của ruột. Ôn lại Hình 51.10 â€¢ Nuốt là phản xạ đẩy một khối thức ăn vào thực quản. Nhu động ruột và chuyển động phân đoạn của ruột sẽ di chuyển viên thức ăn xuống thực quản và dọc theo toàn bộ chiều dài của ruột. Cơ thắt chặn ruột ở một số vị trí nhất định, nhưng chúng giãn ra khi một làn sóng nhu động đến gần. Ôn lại Hình 51.11 â€¢ Quá trình tiêu hóa bắt đầu trong miệng, nơi amylase được tiết ra cùng với nước bọt.Quá trình tiêu hóa protein bắt đầu ở dạ dày, nơi các tế bào thành tiết ra HCI và các tế bào chính tiết ra pepsinogen, một zymogen trở thành pepsin khi được kích hoạt ở độ pH thấp và quá trình tự xúc tác. Niêm mạc cũng tiết ra chất nhầy để bảo vệ các mô của ruột. Ôn lại Hình 51 .1 2 â€¢ Ở tá tràng, enzyme tuyến tụy thực hiện hầu hết quá trình tiêu hóa thức ăn. Mật từ gan và túi mật nhũ hóa chất béo thành các hạt mixen. Các ion bicarbonate từ tuyến tụy trung hòa độ pH của nhũ chấp đi vào từ dạ dày để tạo ra môi trường thuận lợi cho hoạt động của các enzyme tuyến tụy như trypsin. Ôn lại Hình 51.1 3# Bảng 51.3 â€¢ Sự phân cắt cuối cùng của enzyme của polypeptide và disaccharides xảy ra giữa các vi nhung mao của niêm mạc ruột. Axit amin, monosacarit và các ion vô cơ được hấp thụ bởi vi nhung mao. Các protein vận chuyển cụ thể đôi khi cũng có liên quan. Symporters thường tăng cường khả năng hấp thụ chất dinh dưỡng. â € ¢ Chất béo bị phân hủy bởi lipase được hấp thu chủ yếu dưới dạng monoglyceride và axit béo và được tái tổng hợp thành chất béo trung tính trong biểu mô ruột. Triglyceride được kết hợp với cholesterol và phospholipid và được bao phủ bởi protein để tạo thành chylomicron, chúng đi ra khỏi tế bào niêm mạc và vào các mạch bạch huyết ở lớp dưới niêm mạc. Ôn lại Hình 51 .1 4, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 51.1 â€¢ Nước và ion được hấp thụ ở ruột già dưới dạng chất thải và kết tụ thành phân, được đào thải theo định kỳ. ™ Các vi sinh vật trong một số ngăn của ruột tiêu hóa được các chất mà vật chủ của chúng không thể tiêu hóa được. Xem lại Hình 51 .1 5 Dòng chất dinh dưỡng được kiểm soát và điều tiết như thế nào? • Phản xạ tự động phối hợp hoạt động của đường tiêu hóa, nơi có hệ thần kinh nội tại có thể hoạt động độc lập với hệ thần kinh trung ương. â€¢ Hoạt động của dạ dày và ruột non phần lớn được kiểm soát bởi các hormone gastrin, secretin và cholecystokinin. Ôn lại Hình 51.16 â€¢ Gan đóng vai trò trung tâm trong việc điều khiển sự vận chuyển của các phân tử nhiên liệu. Ở trạng thái hấp thụ, gan tiếp nhận và lưu trữ chất béo và carbohydrate, chuyển đổi monosacarit thành glycogen hoặc chất béo. Gan cũng hấp thụ các axit amin và sử dụng chúng để sản xuất protein huyết tương và có thể tham gia vào quá trình tạo glucose. ¢ Chất béo và cholesterol được vận chuyển ra khỏi gan dưới dạng lipoprotein mật độ thấp. Lipoprotein mật độ cao đóng vai trò là chất nhận cholesterol và đưa chất béo và cholesterol trở lại gan. â€¢ Insulin kiểm soát phần lớn quá trình chuyển hóa nhiên liệu trong trạng thái hấp thụ và thúc đẩy sự hấp thu glucose cũng như tổng hợp glycogen và chất béo. Ở trạng thái sau hấp thu, việc thiếu insulin sẽ ngăn chặn sự hấp thu và sử dụng glucose

của hầu hết các tế bào trong cơ thể ngoại trừ tế bào thần kinh. Nếu lượng đường trong máu giảm, sự tiết glucagon tăng lên, kích thích gan phân hủy glycogen và giải phóng glucose vào máu. Ôn lại Hình 51.17# HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 51.2 â€¢ Lượng thức ăn ăn vào bị chi phối bởi cảm giác đói và no,được xác định bởi các cơ chế não phản ứng với các tín hiệu phản hồi như insulin, leptin và ghrelin. Xem lại Hình 51.18f HƯỚNG DẪN Animated 51.3 nn Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is51

1070 CHƯƠNG 51 Dinh dưỡng, tiêu hóa và hấp thu CHƯƠNG NHỚ NHỚ 1. Câu nào về axit amin thiết yếu là đúng? Một. Chúng không được tìm thấy trong chế độ ăn chay. b. Chúng được cơ thể lưu trữ cho đến khi cần thiết. c. Không có chúng, cơ thể bị suy dinh dưỡng. d. Tất cả các loài động vật đều yêu cầu những thứ giống nhau. đ. Con người có thể có được tất cả những thứ đó bằng cách ăn sữa, trứng và thịt. 2. Enzim tiêu hóa của ruột non a. không hoạt động tốt ở độ pH thấp. b. được sản xuất và giải phóng để đáp ứng với sự tuần hoàn của secretin. c. được sản xuất và giải phóng dưới sự kiểm soát của thần kinh. d. đều do tuyến tụy tiết ra. đ. đều được kích hoạt bởi môi trường axit. 3. Phát biểu nào về sự hấp thụ chất dinh dưỡng của tế bào niêm mạc ruột là đúng? Một. Carbohydrate được hấp thụ dưới dạng disacarit. b. Chất béo được hấp thụ dưới dạng axit béo và monoglyceride. c. Axit amin di chuyển qua màng sinh chất chỉ bằng cách khuếch tán. d. Mật vận chuyển chất béo qua màng sinh chất. đ. Hầu hết các chất dinh dưỡng được hấp thu ở tá tràng. 4. Chylomicrons giống như các mixen nhỏ của chất béo trong chế độ ăn uống trong lòng ruột non ở chỗ cả a. được bao phủ bởi mật. b. là chất hòa tan trong lipid. c. đi qua hệ bạch huyết. d. chứa triglycerid. đ. được bao phủ bởi lipoprotein 5. Chất nào sau đây được kích thích bởi cholecystokinin? Một. Nhu động dạ dày b. Giải phóng mật c. Bài tiết axit clohiđric D. Bài tiết ion bicarbonate e. Tiết chất nhầy HIỂU & ÁP DỤNG 6. Một số sách ăn kiêng phổ biến khuyến nghị nên ăn nhiều chất béo và protein cũng như ăn ít carbohydrate như một phương pháp để giảm khối lượng cơ thể. Lý do cơ bản cho chế độ ăn nhiều chất béo và protein cao là gì? 7. Giải thích cách insulin liên quan đến ít nhất năm điểm khác biệt giữa việc quản lý các phân tử nhiên liệu ở trạng thái hấp thụ và sau hấp thu. 8. Theo dõi lịch sử của một phân tử axit béo từ một lát bánh pizza phô mai đến một mảng bám trên động mạch vành. Nó có thể được chuyển đổi thành những dạng và cấu trúc nào khi đi qua cơ thể? Mô tả một con đường trực tiếp và gián tiếp mà nó có thể đã thực hiện. ĐÁNH GIÁ & PHÂN TÍCH 9. Các tế bào ống tụy và tế bào thành của dạ dày đều biểu hiện hàm lượng carbonic anhydrase cao. Giải thích hoạt động của enzyme này giống nhau như thế nào trong cả hai trường hợp, nhưng hậu quả về mặt ảnh hưởng đến độ pH của máu lại khác nhau như thế nào. 10. Khối lượng cơ thể là hàm số của Calo in trừ Calo out. Nếu quét bộ gen của những người béo phì cho thấy hầu hết các gen liên quan đều đóng vai trò trong con đường điều hòa vùng dưới đồi, thì điều gì cho chúng ta biết về phương trình cân bằng năng lượng nào là quan trọng nhất trong việc góp phần gây ra béo phì? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ CHƯƠNG 52.1 Hệ thống bài tiết duy trì cân bằng nội môi như thế nào? 52.2 Động vật bài tiết Nitơ như thế nào? 52.3 Hệ thống bài tiết của động vật không xương sống hoạt động như thế nào? 52.4 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? 52.5 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? 52.6 Chức năng thận được điều hòa như thế nào? Máu là thức ăn nhanh Dơi ma cà rồng Desmodus rotundus có thể điều chỉnh sinh lý bài tiết của nó một cách nhanh chóng từ bài tiết nước sang tiết kiệm nước, tùy thuộc vào việc nó ăn hay tiêu hóa bữa ăn máu. MÁU, MỒ HÔI VÀ NƯỚC MÁI có vị mặn vì chúng có thành phần ion của dịch ngoại bào tắm rửa cho các tế bào của cơ thể. Thể tích và thành phần của dịch ngoại bào phải được điều hòa và giữ tương đối không có chất thải. Duy trì cân bằng nội môi của dịch ngoại bào là công việc của hệ bài tiết. Đó là một công việc đầy thử thách, đôi khi đòi hỏi phải loại bỏ chất lỏng dư thừa và bảo tồn các ion, nhưng đôi khi lại đòi hỏi phải bảo tồn chất lỏng và bài tiết các ion dư thừa. Bản chất của thử thách phụ thuộc vào môi trường và lối sống của động vật. Một số động vật sa mạc hiếm khi gặp phải vùng nước thoáng, vì vậy uống nước không phải là một lựa chọn. Động vật sống ở nước ngọt gặp thách thức ngược lại: nước liên tục xâm nhập vào cơ thể chúng bằng quá trình thẩm thấu và qua thức ăn. Động vật sống trong nước mặn phải đối mặt với thách thức tương tự như cư dân sa mạc - chúng cần tiết kiệm nước và bài tiết các ion. Cơ chế sinh lý mà tất cả các loài động vật phải duy trì cân bằng muối và

nước đều giống nhau, nhưng chúng được sử dụng theo những cách khác nhau để giải quyết các vấn đề riêng của từng loài. Ví dụ, hãy xem xét loài dơi ma cà rồng. Dơi ma cà rồng hút máu động vật như dê và gia súc, dùng răng cửa sắc nhọn để rạch một đường nhỏ (thường là ở chân và mắt cá chân của nạn nhân đang ngủ) rồi hút máu. Nước bọt của dơi có chất chống đông máu giúp máu lưu thông. Máu chứa protein bổ dưỡng, nhưng nó bao gồm chủ yếu là nước. Các bữa ăn máu có thể ít và xa nhau, vì vậy con dơi nhanh chóng tiêu thụ nhiều nhất có thể - lên tới một nửa khối lượng cơ thể của nó. Để tối đa hóa lượng protein hấp thụ và giữ trọng lượng đủ thấp để bay, nó nhanh chóng loại bỏ nước khỏi bữa ăn. Trong vòng vài phút sau khi bắt đầu ăn, con dơi tiết ra rất nhiều nước tiểu loãng. Sau khi cho ăn xong, tốc độ mất nước cao này phải dừng lại - lúc này dơi đang chuyển hóa protein và phải bài tiết một lượng lớn chất thải nitơ trong khi bảo tồn nước. Trong vòng vài phút, hệ thống bài tiết của dơi chuyển từ sản xuất nước tiểu loãng, nhiều sang sản xuất một lượng nhỏ nước tiểu đậm đặc. Để tiết kiệm nước, dơi ma cà rồng (và một số loài gặm nhấm sa mạc) có thể tiết ra nước tiểu đậm đặc gấp 15 lần máu của chúng. Trong một chu kỳ cho ăn,Dơi ma cà rồng chuyển đổi nhanh chóng từ sinh lý bài tiết điển hình của động vật có vú sống trong môi trường có nhiều nước ngọt sang sinh lý bài tiết của động vật có vú sa mạc không bao giờ nhìn thấy nước. m Làm thế nào loài gặm nhấm sa mạc và dơi ma cà rồng tạo ra nước tiểu đậm đặc? Xem câu trả lời ở trang 1090.

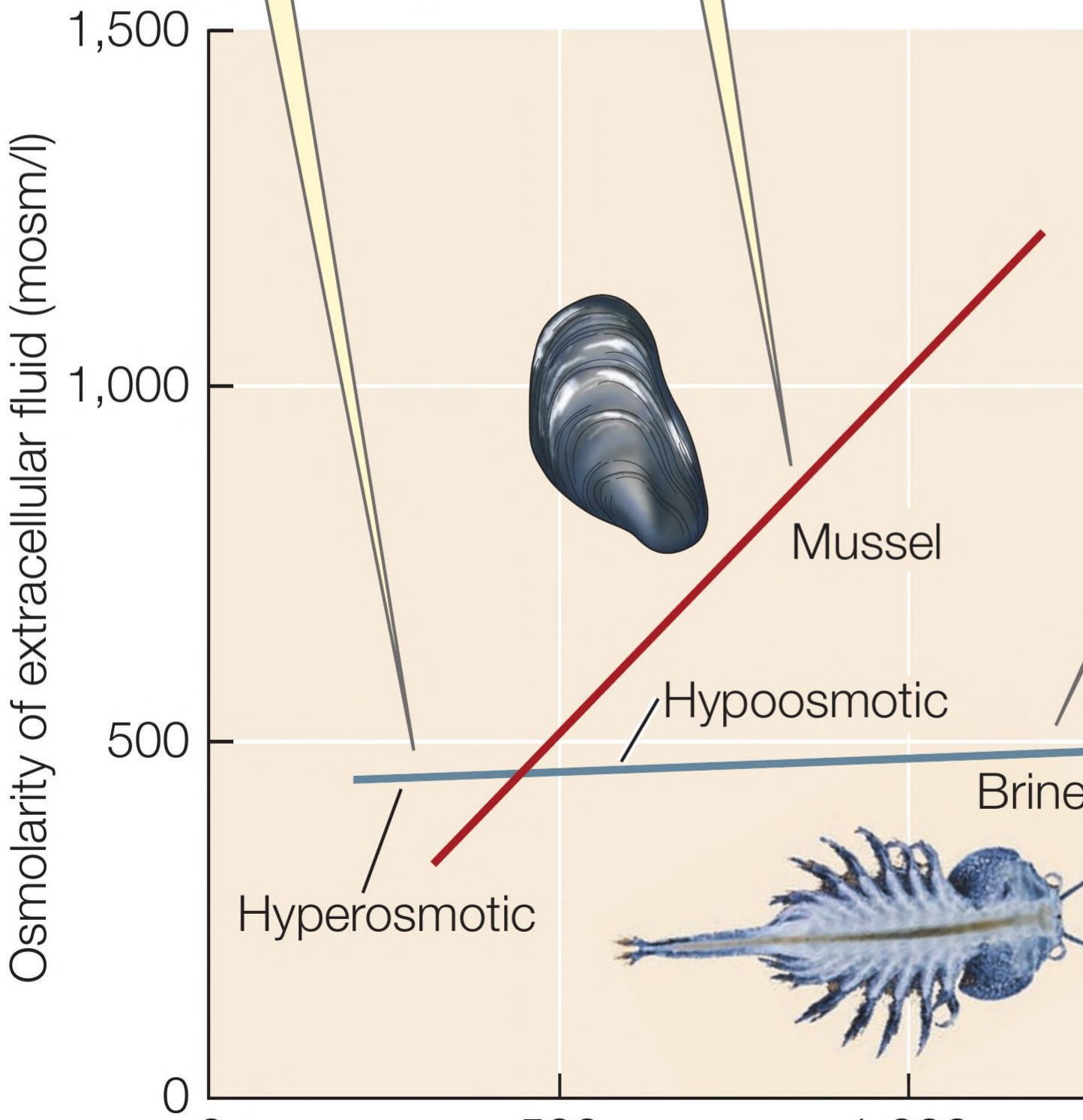


1072 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ Hệ thống bài tiết duy trì cân bằng nội môi như thế nào? Cân bằng nội môi của dịch ngoại bào (huyết tương và dịch kẽ; xem Phần 40.1) rất quan trọng vì một số lý do: Nồng độ chất tan của dịch ngoại bào quyết định sự cân bằng nước của các tế bào trong cơ thể. • Thành phần ion cụ thể của dịch ngoại bào ảnh hưởng đến nhiều chức năng của nhiều loại tế bào. Ví dụ, hãy xem xét tầm quan trọng của chênh lệch nồng độ ion giữa dịch ngoại bào và tế bào chất của tế bào thần kinh và cơ (xem Phần 45.2 và 48.1). â€¢ Sức khỏe của tế bào đòi hỏi phải loại bỏ chất thải nitơ. Các vấn đề cần giải quyết để duy trì cân bằng nội môi của dịch ngoại bào phụ thuộc vào môi trường mà loài đó sống (nước mặn, nước ngọt hoặc trên cạn) và lối sống của nó, như chúng ta đã thấy trong trường hợp loài dơi ma cà rồng ở phần mở đầu. câu chuyện. Động vật phụ thuộc vào hệ thống bài tiết để duy trì thể tích, nồng độ và thành phần của dịch ngoại bào và bài tiết chất thải. Nước đi vào hoặc rời khỏi tế bào bằng thẩm thấu Thể tích của tế bào phụ thuộc vào việc chúng lấy nước từ hay mất nước vào dịch ngoại bào. Sự chuyển động của nước qua màng tế bào phụ thuộc vào sự khác biệt về nồng độ chất tan ở hai bên màng và tính thấm của màng. Đây là quá trình thẩm thấu mà chúng ta đã thảo luận ở Phần 6.3 và 35.1. Nếu nồng độ chất tan của dịch ngoại bào thấp hơn nồng độ của tế bào chất, nước sẽ di chuyển vào tế bào, khiến chúng sưng lên và có thể vỡ ra (xem Hình 6.9). Nếu nồng độ chất tan trong dịch ngoại bào lớn hơn nồng độ chất tan trong tế bào chất thì tế bào sẽ mất nước và co lại. Do đó, nồng độ chất tan của dịch ngoại bào ảnh hưởng đến cả thể tích và nồng độ chất tan của tế bào. Các nhà sinh lý học động vật sử dụng thuật ngữ thẩm thấu khi thảo luận về hiện tượng thẩm thấu. Độ thẩm thấu của dung dịch là số mol chất tan có hoạt tính thẩm thấu trên một lít dung môi. Do đó, dung dịch glucose 1 mol cũng là dung dịch 1 mol (1 osmole trên lít), nhưng dung dịch 1 mol natri clorua (NaCl) là dung dịch 2 thẩm thấu, vì mỗi phân tử NaCl phân ly thành hai ion có hoạt tính thẩm thấu. Hệ thống bài tiết kiểm soát độ thẩm thấu và thành phần của dịch ngoại bào Hệ thống bài tiết kiểm soát độ thẩm thấu và thành phần của dịch ngoại bào bằng cách bài tiết các chất hòa tan dư thừa (chẳng hạn như NaCl khi chúng ta ăn nhiều thức ăn mặn) và bảo tồn các chất hòa tan có giá trị hoặc thiếu hụt (chẳng hạn như glucose và axit amin). Hệ thống bài tiết cũng loại bỏ các chất thải độc hại của quá trình chuyển hóa protein. Sản phẩm của hệ thống bài tiết được gọi là nước tiểu. Ba quá trình cơ bản phổ biến đối với nhiều hệ thống bài tiết của động vật: lọc, bài tiết và tái hấp thu.Dịch ngoại bào được lọc không chứa tế bào hoặc phân tử lớn, chẳng hạn như protein. Ở động vật có hệ tuần hoàn kín, huyết tương thường được lọc từ mao mạch vào các ống liên quan. Thành của các mao mạch và ống thận là bộ lọc và quá trình lọc được điều khiển bởi huyết áp. Khi dịch lọc chảy qua ống thận, thành phần và nồng độ của nó được thay đổi thông qua quá trình bài tiết và tái hấp thu để tạo thành nước tiểu rời khỏi cơ thể. Trong tất cả các cuộc thảo luận tiếp theo về sự chuyển động của nước qua màng, điều quan trọng cần nhớ là không có cơ chế vận chuyển tích cực của nước. Sự chuyển động của nước là do chênh lệch áp suất (lọc) hoặc do chênh lệch nồng độ chất tan (thẩm thấu). Nước luôn chảy theo gradient áp suất hoặc lên theo gradient nồng độ chất tan. Động vật không xương sống thủy sinh có thể thích ứng hoặc điều chỉnh môi trường thẩm thấu và ion của chúng. Hầu hết các động vật không xương sống sống trong nước biển đều tuân theo nồng độ thẩm thấu của môi trường trong một phạm vi độ mặn khá rộng và do đó được gọi là chất phù hợp thẩm thấu (Hình 52.1). Độ thẩm thấu của nước biển ở vùng biển khơi là khoảng 1.000 miliosmol/lít (mosm/1), nhưng nó có thể thay đổi khá nhiều ở các cửa sông nơi nó bị pha loãng bởi dòng nước ngọt chảy vào hoặc trong các vũng thủy triều bốc hơi khi muối tập trung. Sự phù hợp thẩm thấu có thể giúp tiết kiệm năng lượng đáng kể vì nó tiêu tốn năng lượng trao đổi chất để di chuyển các ion qua màng nhằm đạt được Độ thẩm thấu của môi trường (mosm/l). môi trường và là chất phù hợp thẩm thấu trong phần lớn phạm vi đó. Các động vật thủy sinh khác, chẳng hạn như tôm ngâm nước muối, là những chất điều hòa thẩm thấu ở chỗ chúng duy trì độ thẩm thấu tương đối ổn định của chất lỏng ngoại bào khi độ mặn môi trường thay đổi.Động vật không xương sống thủy sinh có thể thích ứng hoặc điều chỉnh môi trường thẩm thấu và ion của chúng. Hầu hết các động vật không xương sống sống trong nước biển đều tuân theo nồng độ thẩm thấu của môi trường trong một phạm vi độ mặn khá rộng và do đó được gọi là chất phù hợp thẩm thấu (Hình 52.1). Độ thẩm thấu của nước biển ở vùng biển khơi là khoảng 1.000 miliosmol/lít (mosm/1), nhưng nó có thể thay đổi khá nhiều ở các cửa sông nơi nó bị pha loãng bởi dòng nước ngọt chảy vào hoặc trong các vũng thủy triều bốc hơi khi muối tập trung. Sự phù hợp thẩm thấu có thể giúp tiết kiệm năng lượng đáng kể vì nó tiêu tốn năng lượng trao đổi chất để di chuyển các ion qua màng nhằm đạt được Độ thẩm thấu của môi trường (mosm/l). môi trường và là chất phù hợp thẩm thấu trong phần lớn phạm vi đó. Các động vật thủy sinh khác, chẳng hạn như tôm ngâm nước muối,

là những chất điều hòa thẩm thấu ở chỗ chúng duy trì độ thẩm thấu tương đối ổn định của chất lỏng ngoại bào khi độ mặn môi trường thay đổi.Động vật không xương sống thủy sinh có thể thích ứng hoặc điều chỉnh môi trường thẩm thấu và ion của chúng. Hầu hết các động vật không xương sống sống trong nước biển đều tuân theo nồng độ thẩm thấu của môi trường trong một phạm vi độ mặn khá rộng và do đó được gọi là chất phù hợp thẩm thấu (Hình 52.1). Độ thẩm thấu của nước biển ở vùng biển khơi là khoảng 1.000 miliosmol/lít (mosm/1), nhưng nó có thể thay đổi khá nhiều ở các cửa sông nơi nó bị pha loãng bởi dòng nước ngọt chảy vào hoặc trong các vũng thủy triều bốc hơi khi muối tập trung. Sự phù hợp thẩm thấu có thể giúp tiết kiệm năng lượng đáng kể vì nó tiêu tốn năng lượng trao đổi chất để di chuyển các ion qua màng nhằm đạt được Độ thẩm thấu của môi trường (mosm/l). môi trường và là chất phù hợp thẩm thấu trong phần lớn phạm vi đó. Các động vật thủy sinh khác, chẳng hạn như tôm ngâm nước muối, là những chất điều hòa thẩm thấu ở chỗ chúng duy trì độ thẩm thấu tương đối ổn định của chất lỏng ngoại bào khi độ mặn môi trường thay đổi.

In dilute environments, brine shrimp transport ions into their extracellular fluid to maintain its osmolarity above environmental.

In mussels, extracellular fluid osmolarity equilibrates with environmental over a wide range of salinities.



52.1 Hệ thống bài tiết duy trì cân bằng nội môi như thế nào? 1073 52.2 Tuyến muối ở mũi bài tiết muối dư thừa (A) Chim biển có tuyến muối ở mũi bài tiết lượng muối dư thừa mà chúng ăn vào cùng với thức ăn. (B) Con hải âu khổng lồ này đã trở về sau chuyến đi kiếm ăn trên biển và đang tiết muối qua tuyến muối ở mũi của nó. Ống trung tâm đổ vào khoang mũi. - - - y (B) Macronectes giganteus Các tuyến muối nằm ở chỗ lõm ở hộp sọ phía trên mắt. Chúng là những bó ống bài tiết được phục vụ bởi sự sắp xếp song song của các tiểu động mạch và tĩnh mạch. Ar+orv Mao mạch Khoang mũi Ống NaCI Tế bào ống Động mạch Tĩnh mạch Ống trung tâm Ống tiết Mỗi bó ống dẫn nước vào ống trung tâm. V. _ J C â€œ \ Cl được tế bào ống thận vận chuyển tích cực vào trong ống thận. Na+ theo sau. Một ít H20 được hút vào ống thận â– bằng quá trình thẩm thấu và đẩy dung dịch NaCI vào ống thận trung tâm. \ _ _ _ w điều hòa thẩm thấu. Tuy nhiên, sự phù hợp thẩm thấu không phải là một lựa chọn cho động vật nước ngọt. Không tế bào nào có thể hoạt động nếu không có ion hoặc chất dinh dưỡng, vì vậy động vật nước ngọt luôn phải tiêu hao năng lượng để bảo tồn muối và bài tiết nước. Một số động vật không xương sống ở biển duy trì độ thẩm thấu khá ổn định của chất lỏng ngoại bào khi độ thẩm thấu của môi trường thay đổi, và do đó những động vật này được gọi là vật điều hòa thẩm thấu (xem Hình 52.1). Các chất điều hòa thẩm thấu trong môi trường biển hầu hết duy trì nồng độ thẩm thấu của chúng thấp hơn đáng kể so với môi trường và do đó tham gia vào quá trình điều hòa giảm thẩm thấu. Tuy nhiên, đôi khi, nước biển bị pha loãng bởi dòng nước ngọt tràn vào, như ở các cửa sông, và động vật phải duy trì nồng độ thẩm thấu cao hơn nồng độ môi trường - một quá trình được gọi là điều hòa ưu thế thẩm thấu. Tôm ngâm nước muối Artemia được minh họa trong Hình 52.1 là một loài có khả năng điều hòa áp suất thẩm thấu với phạm vi dung sai rất lớn. Artemia được tìm thấy với số lượng lớn trong môi trường mặn nhất được biết đến, chẳng hạn như Hồ Muối Lớn của Utah và trong các ao bốc hơi ven biển, nơi tập trung muối cho mục đích thương mại (xem Hình 26.17) và có thể đạt áp suất thẩm thấu 2.500 mosm/1 . Không loài động vật nào có thể tồn tại với độ thẩm thấu bên trong cao như vậy; nồng độ chất tan như vậy sẽ làm cho protein bị biến tính. Artemia có thể khai thác những môi trường này nhờ khả năng điều hòa giảm thẩm thấu bằng cách vận chuyển tích cực NaCI từ dịch ngoại bào qua màng mang ra môi trường. Artemia không thể tồn tại trong nước ngọt, nhưng chúng có thể sống trong nước biển loãng bằng cách đảo ngược hướng vận chuyển NaCI qua màng mang để duy trì độ thẩm thấu của dịch ngoại bào cao hơn môi trường, do đó trở thành chất điều hòa thẩm thấu. Hầu như tất cả các động vật không xương sống ở biển đều là những chất tuân thủ ion đối với một số ion nhất định như Na+ và Cl_ trong dịch ngoại bào của chúng - nghĩa là nồng độ ngoại bào của các ion này giống như trong nước biển.Do đó, những động vật này tránh được chi phí trao đổi chất đáng kể khi di chuyển các ion qua màng để duy trì sự chênh lệch nồng độ giữa chất lỏng ngoại bào và nước biển. Tuy nhiên, hầu hết các động vật biển (ngoại trừ động vật da gai) đều là chất điều chỉnh ion đối với một số ion nhất định; chúng sử dụng các cơ chế vận chuyển tích cực để duy trì các ion này trong dịch ngoại bào ở nồng độ tối ưu. Động vật có xương sống là chất điều hòa thẩm thấu và điều hòa ion Tất cả các động vật có xương sống dưới nước, trừ hai trường hợp ngoại lệ, điều chỉnh độ thẩm thấu của chất lỏng ngoại bào ở mức 300 mosm/1. Khi làm như vậy, chúng chọn lọc những ion nào chúng bảo tồn và những ion nào chúng bài tiết; do đó chúng là chất điều hòa ion cũng như chất điều hòa thẩm thấu. Một ngoại lệ là cá hagfish, loài cá không hàm nguyên thủy và là nhóm động vật có xương sống rất cổ xưa (xem Hình 33.10). Hagfish là chất điều hòa thẩm thấu cũng như chất điều hòa ion đối với nhiều ion được tìm thấy trong nước biển. Ngoại lệ khác là chondrichthyans (cá sụn, cá mập và cá đuối). Chondrichthyans giữ lại trong dịch ngoại bào hai chất hữu cơ là urê và trimethylamine oxit (TMAO), là sản phẩm của quá trình chuyển hóa protein. Kết quả là dịch ngoại bào của chúng có tính thẩm thấu nhẹ với nước biển và chúng thu được nước nhờ quá trình thẩm thấu. Động vật có xương sống trên cạn lấy muối chủ yếu từ thức ăn và điều chỉnh thành phần ion trong dịch ngoại bào bằng cách bảo tồn một số ion và bài tiết một số khác. Ví dụ, động vật ăn cỏ phải tiết kiệm Na+ vì thực vật chúng ăn có nồng độ Na+ thấp. Ngược lại, những loài chim ăn động vật biển phải bài tiết lượng natri dư thừa mà chúng ăn vào qua thức ăn. Những loài chim như vậy, bao gồm chim cánh cụt và mòng biển, bài tiết lượng muối dư thừa qua tuyến muối ở mũi của chúng. Các tuyến này sử dụng sự vận chuyển tích cực của các ion CL (với Na+ và một ít nước theo sau một cách thụ động) vào một loạt các ống và ống dẫn để tạo ra dung dịch NaCI đậm đặc đổ vào khoang mũi (Hình 52.2). Có thể thấy những con chim này thường xuyên hắt hơi hoặc lắc đầu để loại bỏ những giọt muối tiết ra từ tuyến muối ở mũi của chúng.Hagfish là chất điều hòa thẩm thấu cũng như chất điều hòa ion đối với nhiều ion được tìm thấy trong nước biển. Ngoại lệ khác là chondrichthyans (cá sụn, cá mập và cá đuối).

Chondrichthyans giữ lại trong dịch ngoại bào hai chất hữu cơ là urê và trimethylamine oxit (TMAO), là sản phẩm của quá trình chuyển hóa protein. Kết quả là dịch ngoại bào của chúng có tính thẩm thấu nhẹ với nước biển và chúng thu được nước nhờ quá trình thẩm thấu. Động vật có xương sống trên cạn lấy muối chủ yếu từ thức ăn và điều chỉnh thành phần ion trong dịch ngoại bào bằng cách bảo tồn một số ion và bài tiết một số khác. Ví dụ, động vật ăn cỏ phải tiết kiệm Na+ vì thực vật chúng ăn có nồng độ Na+ thấp. Ngược lại, những loài chim ăn động vật biển phải bài tiết lượng natri dư thừa mà chúng ăn vào qua thức ăn. Những loài chim như vậy, bao gồm chim cánh cụt và mòng biển, bài tiết lượng muối dư thừa qua tuyến muối ở mũi của chúng. Các tuyến này sử dụng sự vận chuyển tích cực của các ion CL (với Na+ và một ít nước theo sau một cách thụ động) vào một loạt các ống và ống dẫn để tạo ra dung dịch NaCI đậm đặc đổ vào khoang mũi (Hình 52.2). Có thể thấy những con chim này thường xuyên hắt hơi hoặc lắc đầu để loại bỏ những giọt muối tiết ra từ tuyến muối ở mũi của chúng.Hagfish là chất điều hòa thẩm thấu cũng như chất điều hòa ion đối với nhiều ion được tìm thấy trong nước biển. Ngoại lệ khác là chondrichthyans (cá sụn, cá mập và cá đuối). Chondrichthyans giữ lại trong dịch ngoại bào hai chất hữu cơ là urê và trimethylamine oxit (TMAO), là sản phẩm của quá trình chuyển hóa protein. Kết quả là dịch ngoại bào của chúng có tính thẩm thấu nhẹ với nước biển và chúng thu được nước nhờ quá trình thẩm thấu. Động vật có xương sống trên cạn lấy muối chủ yếu từ thức ăn và điều chỉnh thành phần ion trong dịch ngoại bào bằng cách bảo tồn một số ion và bài tiết một số khác. Ví dụ, động vật ăn cỏ phải tiết kiệm Na+ vì thực vật chúng ăn có nồng độ Na+ thấp. Ngược lại, những loài chim ăn động vật biển phải bài tiết lượng natri dư thừa mà chúng ăn vào qua thức ăn. Những loài chim như vậy, bao gồm chim cánh cụt và mòng biển, bài tiết lượng muối dư thừa qua tuyến muối ở mũi của chúng. Các tuyến này sử dụng sự vận chuyển tích cực của các ion CL (với Na+ và một ít nước theo sau một cách thụ động) vào một loạt các ống và ống dẫn để tạo ra dung dịch NaCI đậm đặc đổ vào khoang mũi (Hình 52.2). Có thể thấy những con chim này thường xuyên hắt hơi hoặc lắc đầu để loại bỏ những giọt muối tiết ra từ tuyến muối ở mũi của chúng.

1074 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ RECAP Hệ thống bài tiết kiểm soát cân bằng nước, muối và bài tiết các chất thải chứa nitơ thông qua ba cơ chế: lọc dịch cơ thể để tạo thành nước tiểu, tích cực bài tiết các chất vào nước tiểu và tái hấp thu tích cực các chất từ nước tiểu. â€¢Mô tả hai cơ chế được sử dụng để di chuyển nước qua màng. Xem trang. 1072 – Những vấn đề cân bằng nước và muối khác nhau mà động vật có thể gặp phải trong môi trường biển, nước ngọt và trên cạn? Một số cách họ đáp ứng những thách thức đó là gì? Xem trang 1072-1073 và Hình 52.1 và 52.2 Ngoài việc duy trì cân bằng muối và nước, động vật phải loại bỏ các chất thải của quá trình trao đổi chất khỏi dịch ngoại bào của chúng. Vấn đề chính là nitơ. Khi các phân tử chứa nitơ bị phân hủy trong quá trình trao đổi chất, sản phẩm cuối cùng có thể gây độc. Động vật bài tiết nitơ như thế nào? Sản phẩm cuối cùng của quá trình chuyển hóa carbohydrate và chất béo là nước và carbon dioxide, không khó để loại bỏ. Tuy nhiên, protein và axit nucleic có chứa nitơ, do đó quá trình trao đổi chất của chúng tạo ra chất thải chứa nitơ ngoài nước và carbon dioxide. Động vật bài tiết nitơ dưới nhiều dạng. Chất thải chứa nitơ phổ biến nhất là amoniac (NH_3). Bởi vì nó có độc tính cao nên amoniac được bài tiết liên tục để ngăn chặn sự tích tụ của nó hoặc được giải độc bằng cách chuyển thành urê hoặc axit uric (Hình 52.3). Amoniac Amoniac hòa tan cao trong nước và khuếch tán nhanh chóng, do đó việc bài tiết liên tục của nó tương đối đơn giản đối với nhiều động vật thủy sinh liên tục mất amoniac từ máu ra môi trường bằng cách khuếch tán qua màng mang của chúng. Động vật bài tiết amoniac, chẳng hạn như động vật không xương sống thủy sinh và cá xương, là động vật có xương ammonotelic. Nếu amoniac tích tụ trong dịch ngoại bào, nó sẽ trở nên độc hại ở mức độ khá thấp và là chất chuyển hóa nguy hiểm đối với động vật trên cạn và đối với những động vật thủy sinh không thể bài tiết amoniac liên tục. Những động vật này phải chuyển đổi amoniac thành urê hoặc axit uric. UREA Động vật tiết niệu, chẳng hạn như động vật có vú, động vật lưỡng cư, chondrichthans (cá mập và cá đuối), và cá hagfish bài tiết urê là chất thải chứa nitơ chính của chúng. Urê hòa tan hoàn toàn trong nước, nhưng sự bài tiết của nó có thể dẫn đến mất nước lớn mà nhiều loài động vật không thể chịu đựng được. Như chúng ta sẽ thấy ở phần sau của chương này, động vật có vú đã tiến hóa hệ thống bài tiết để bảo tồn nước bằng cách sản xuất nước tiểu có nồng độ urê cao. Như chúng tôi đã đề cập ở Phần 52.1, cá mập, cá đuối và cá hagfish giữ lại nồng độ urê và TMAO cao trong dịch ngoại bào của chúng, do đó nó có tính thẩm thấu cao đối với nước biển. AXIT URIC Động vật tiết kiệm nước bằng cách bài tiết

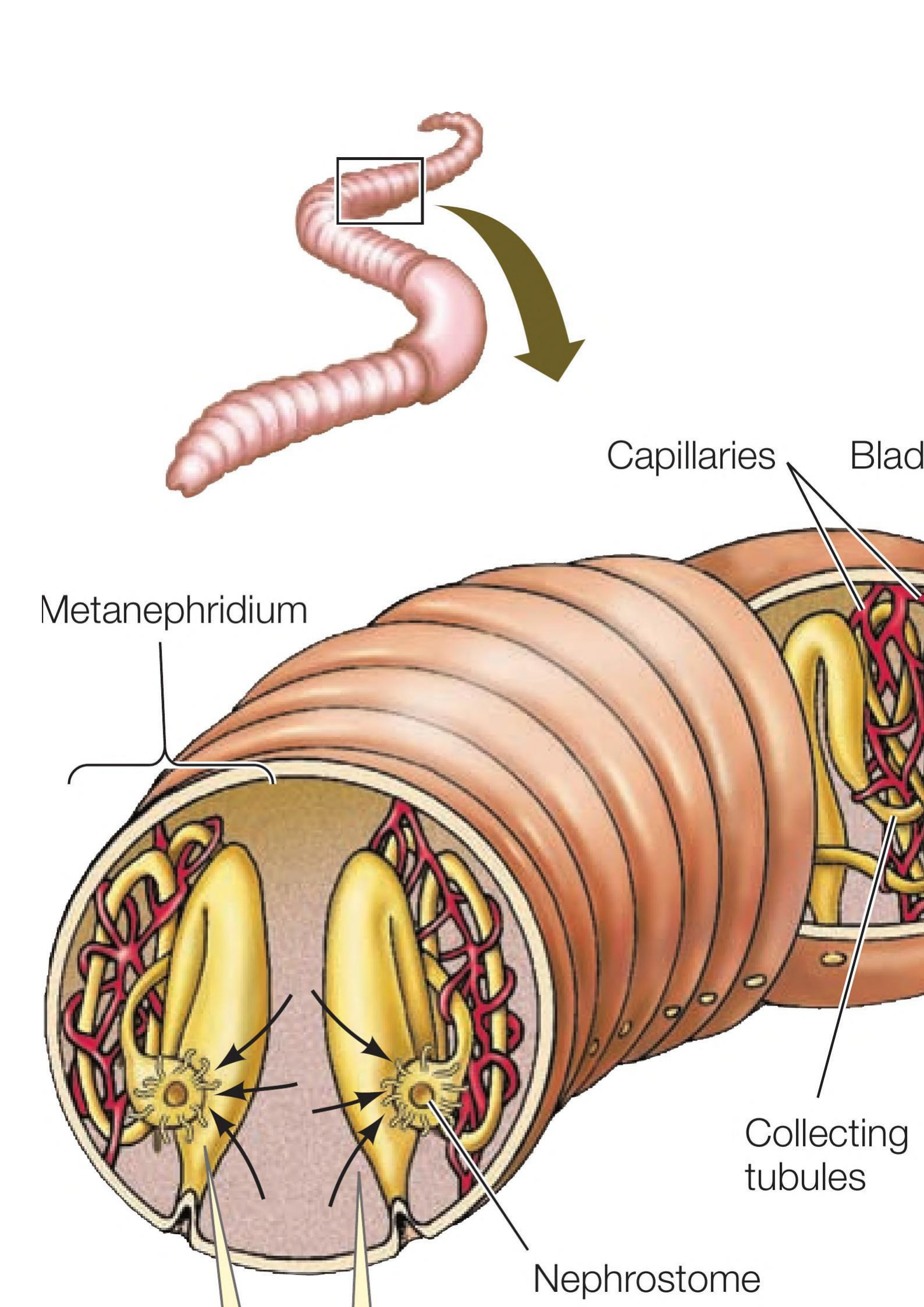
chất thải chứa nitơ chủ yếu dưới dạng axit uric thuộc nhóm uricotelic. Côn trùng, bò sát (bao gồm cả chim) và một số loài lưỡng cư đều có khả năng tiết niệu. Axit uric không tan nhiều trong nước,do đó nó tạo thành huyền phù keo trong nước tiểu và được bài tiết dưới dạng bán rắn (ví dụ, chất màu trắng trong phân chim). Động vật bị sỏi uric mất rất ít nước khi thải chất thải chứa nitơ. Hầu hết các loài tạo ra nhiều hơn một chất thải chứa nitơ. Con người có hệ niệu, nhưng chúng ta cũng bài tiết axit uric. Axit uric trong nước tiểu của con người phần lớn xuất phát từ quá trình chuyển hóa axit nucleic và caffeine. Nếu nồng độ axit uric trong dịch ngoại bào tăng quá cao, các tinh thể axit uric có thể kết tủa ở khớp và gây ra căn bệnh lâu đời gọi là bệnh gút. Do độ hòa tan giảm theo nhiệt độ nên tinh thể axit uric thường kết tủa đầu tiên ở các chi, đặc biệt là ngón chân cái. Đau ngón chân cái là dấu hiệu của bệnh gút Con người cũng có thể bài tiết amoniac, đây là một cơ chế quan trọng để điều chỉnh độ pH của dịch ngoại bào. Như 52.3 Sản phẩm thải của quá trình trao đổi chất Quá trình chuyển hóa protein và axit nucleic tạo ra chất thải chứa nitơ. Nhiều động vật thủy sinh, bao gồm hầu hết các loài cá, bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng amoniac, chất này rất dễ khuếch tán và hòa tan trong môi trường nước. Hầu hết các động vật trên cạn và một số động vật sống dưới nước đều bài tiết urê hoặc axit uric. Urê hòa tan nhiều hơn trong nước và là sản phẩm bài tiết nitơ chính của động vật có vú, động vật lưỡng cư và một số loài cá. Axit uric không tan nhiều trong nước và là sản phẩm bài tiết nitơ chính của loài bò sát, chim, côn trùng và một số loài lưỡng cư. EH Amoniac Động vật ammonotelic (động vật không xương sống dưới nước và hầu hết các loài cá xương) E|H2 Động vật tiết niệu (động vật có vú, hầu hết các loài lưỡng cư, cá sụn) O Động vật Uricotelic (chim, côn trùng, bò sát)Axit uric không tan nhiều trong nước và là sản phẩm bài tiết nitơ chính của loài bò sát, chim, côn trùng và một số loài lưỡng cư. EH Amoniac Động vật ammonotelic (động vật không xương sống dưới nước và hầu hết các loài cá xương) E|H2 Động vật tiết niệu (động vật có vú, hầu hết các loài lưỡng cư, cá sụn) O Động vật Uricotelic (chim, côn trùng, bò sát)Axit uric không tan nhiều trong nước và là sản phẩm bài tiết nitơ chính của loài bò sát, chim, côn trùng và một số loài lưỡng cư. EH Amoniac Động vật ammonotelic (động vật không xương sống dưới nước và hầu hết các loài cá xương) E|H2 Động vật tiết niệu (động vật có vú, hầu hết các loài lưỡng cư, cá sụn) O Động vật Uricotelic (chim, côn trùng, bò sát)

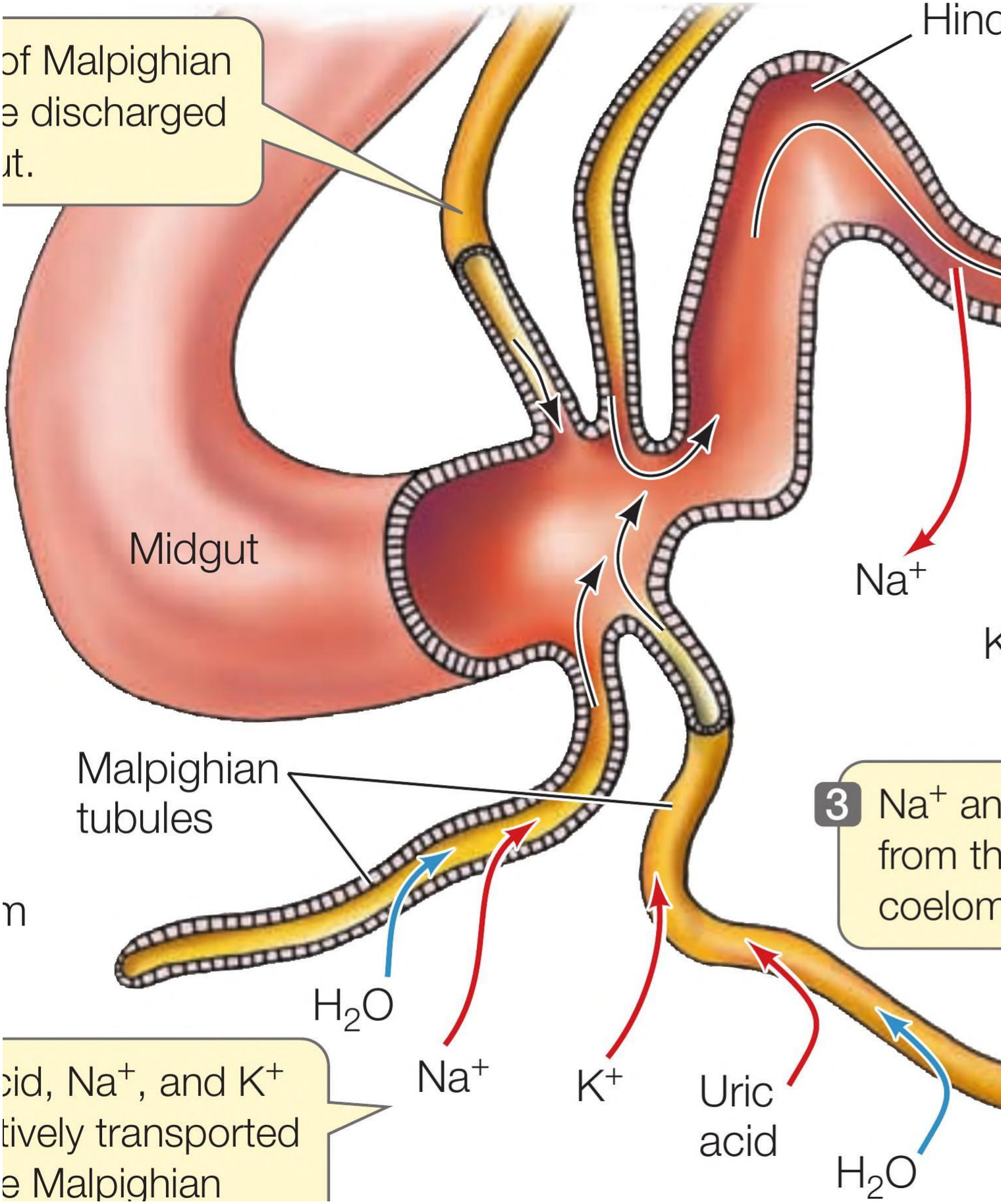
52.3 Hệ thống bài tiết của động vật không xương sống hoạt động như thế nào? 1075 chúng ta sẽ thấy ở phần sau của chương này, amoniac bài tiết sẽ đệm nước tiểu và giúp bài tiết các ion hydro dư thừa. Các loài sống ở các môi trường sống khác nhau ở các giai đoạn phát triển khác nhau có thể sử dụng nhiều cơ chế bài tiết nitơ. Ví dụ, nòng nọc của ếch và cóc bài tiết amoniac qua màng mang, nhưng ếch và cóc trưởng thành thường bài tiết urê. Một số loài lưỡng cư trưởng thành sống ở môi trường khô cằn bài tiết axit uric. RECAP Amoniac là chất thải trao đổi chất phổ biến của các phân tử chứa nitơ. Hầu hết động vật thủy sinh bài tiết amoniac bằng cách khuếch tán vào nước. Động vật trên cạn và một số động vật dưới nước giải độc amoniac bằng cách chuyển đổi thành urê hoặc axit uric. â€¢ Giải thích tầm quan trọng của nồng độ urê cao trong máu cá mập. Xem trang. 1074 – Tại sao bạn có thể mong đợi một loài từ môi trường sống khô cằn sử dụng axit uric làm chất thải chứa nitơ chính? Xem trang. 1074 và Hình 52.3 Động vật thể hiện nhiều khả năng thích nghi khác nhau để đối phó với những thách thức về cân bằng muối và nước trong các môi trường khác nhau. Tuy nhiên, tất cả những sự thích ứng này đều dựa trên hai cơ chế cơ bản - cụ thể là lọc và xử lý dịch lọc qua ống để bảo tồn một số chất hòa tan và bài tiết một số chất khác. Nhân tế bào ngọn lửa Một số chất hòa tan được tái hấp thu bởi tế bào ống thận; những người khác được bài tiết. Lỗ bài tiết...và được đẩy xuống ống bài tiết về phía lỗ bài tiết nhờ sự đập của các lông mao trong tế bào ngọn lửa, v _/ Dịch ngoại bào được lọc giữa các tế bào ở đầu cuối của ống bài tiết. . . 52.4 Protonephridia ở giun dẹp Protonephridia của giun dẹp Planaria bao gồm các ống kết thúc ở tế bào ngọn lửa. Trong vùng tế bào ngọn lửa, dịch cơ thể được lọc giữa các tế bào ống. Thành phần của dịch lọc được thay đổi khi nó chảy xuống ống thận. Hệ thống bài tiết của động vật không xương sống hoạt động như thế nào? Động vật không xương sống ở nước ngọt và trên cạn có nhiều cách thích nghi khác nhau để duy trì cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ. Trong phần này chúng ta sẽ khám phá ba ví dụ về hệ thống bài tiết của động vật không xương sống: protonephridia, metanephridia và ống Malpighian. Mỗi hệ thống này tạo ra dịch kẽ không có phân tử lớn. Sau đó, chúng thay đổi thành phần chất tan (ion và phân tử nhỏ) của chất lỏng đó để tạo thành sản phẩm bài tiết. Protonephridia của giun dẹp bài tiết nước và bảo tồn muối. Nhiều loài giun dẹp sống tự do, chẳng hạn như Planaria, sống ở nước ngọt. Những động vật này bài tiết

nước thông qua một mạng lưới ống phức tạp chạy khắp cơ thể. Các ống kết thúc ở các tế bào ngọn lửa, gọi như vậy vì mỗi tế bào có một chùm lông mao chiếu vào ống (Hình 52.4). Việc đập lông mao tạo ra một ngọn lửa bập bùng. Một tế bào ngọn lửa và một ống cùng nhau tạo thành protonephridium (số nhiều protonephridia; tiếng Hy Lạp proto, "trước" nephros, "thận").Dịch ngoại bào đi vào ống thận bằng cách lọc. Việc đập của lông mao gây ra một áp suất âm nhẹ trong ống thận và các chuyển động của động vật tạo ra áp suất dương trong dịch ngoại bào. Sự chênh lệch áp suất này khiến dịch ngoại bào được lọc qua các khoảng trống nhỏ giữa các tế bào ống thận. Dịch lọc chảy vào lỗ bài tiết của động vật và dọc theo đường đi, các tế bào của ống làm thay đổi thành phần của dịch bằng cách tái hấp thu và bài tiết các ion và phân tử cụ thể. Bởi vì nhiều ion được tái hấp thu hơn là được bài tiết nên nước tiểu rời khỏi cơ thể giun dẹp ít cô đặc hơn dịch ngoại bào. Do đó protonephridium bảo tồn các ion và bài tiết nước và chất thải. Metanephridia của giun đốt xử lý dịch khoang bụng Lọc dịch cơ thể và biến đổi nước tiểu bằng ống thận là những quá trình phát triển cao ở giun đốt chẳng hạn như giun đất. Annelids được phân đoạn và trong mỗi phân đoạn chúng có một khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng gọi là khoang cơ thể (xem Hình 32.11). Annelids có một hệ thống tuần hoàn kín qua đó máu được bơm dưới áp lực. Áp lực làm cho máu được lọc qua các thành mao mạch mỏng, dễ thấm vào khoang bụng. Một số chất thải, chẳng hạn như amoniac, khuếch tán trực tiếp từ mô vào khoang cơ thể. Chất lỏng coelomic này đi đâu? Mỗi đoạn của giun đất chứa một cặp metanephridia (metanephridium số ít; meta tiếng Hy Lạp, "gần giống"). Mỗi metanephridium bắt đầu như một lỗ có lông giống như phễu được gọi là nephrostome. Ống thận nằm ở một đoạn và tiếp tục là một ống ở đoạn tiếp theo. Ống này kết thúc bằng một lỗ, được gọi là nephridiopore, mở ra bên ngoài cơ thể động vật (Hình 52.5). Dịch thể khoang được cuốn vào metanephridia thông qua các ống thận có lông chuyển. Khi chất lỏng đi qua các ống, tế bào của chúng sẽ tích cực tái hấp thu một số phân tử nhất định từ nó và tích cực tiết ra các phân tử khác vào đó. Những gì rời khỏi động vật qua các lỗ thận là nước tiểu loãng có chứa chất thải nitơ và các chất hòa tan khác.Metanephridia của giun đốt xử lý dịch khoang bụng Lọc dịch cơ thể và biến đổi nước tiểu bằng ống thận là những quá trình phát triển cao ở giun đốt chẳng hạn như giun đất. Annelids được phân đoạn và trong mỗi phân đoạn chúng có một khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng gọi là khoang cơ thể (xem Hình 32.11). Annelids có một hệ thống tuần hoàn kín qua đó máu được bơm dưới áp lực. Áp lực làm cho máu được lọc qua các thành mao mạch mỏng, dễ thấm vào khoang bụng. Một số chất thải, chẳng hạn như amoniac, khuếch tán trực tiếp từ mô vào khoang cơ thể. Chất lỏng coelomic này đi đâu? Mỗi đoạn của giun đất chứa một cặp metanephridia (metanephridium số ít; meta tiếng Hy Lạp, "gần giống"). Mỗi metanephridium bắt đầu như một lỗ có lông giống như phễu được gọi là nephrostome. Ống thận nằm ở một đoạn và tiếp tục là một ống ở đoạn tiếp theo. Ống này kết thúc bằng một lỗ, được gọi là nephridiopore, mở ra bên ngoài cơ thể động vật (Hình 52.5). Dịch thể khoang được cuốn vào metanephridia thông qua các ống thận có lông chuyển. Khi chất lỏng đi qua các ống, tế bào của chúng sẽ tích cực tái hấp thu một số phân tử nhất định từ nó và tích cực tiết ra các phân tử khác vào đó. Những gì rời khỏi động vật qua các lỗ thận là nước tiểu loãng có chứa chất thải nitơ và các chất hòa tan khác.Metanephridia của giun đốt xử lý dịch khoang bụng Lọc dịch cơ thể và biến đổi nước tiểu bằng ống thận là những quá trình phát triển cao ở giun đốt chẳng hạn như giun đất. Annelids được phân đoạn và trong mỗi phân đoạn chúng có một khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng gọi là khoang cơ thể (xem Hình 32.11). Annelids có một hệ thống tuần hoàn kín qua đó máu được bơm dưới áp lực. Áp lực làm cho máu được lọc qua các thành mao mạch mỏng, dễ thấm vào khoang bụng. Một số chất thải, chẳng hạn như amoniac, khuếch tán trực tiếp từ mô vào khoang cơ thể. Chất lỏng coelomic này đi đâu? Mỗi đoạn của giun đất chứa một cặp metanephridia (metanephridium số ít; meta tiếng Hy Lạp, "gần giống"). Mỗi metanephridium bắt đầu như một lỗ có lông giống như phễu được gọi là nephrostome. Ống thận nằm ở một đoạn và tiếp tục là một ống ở đoạn tiếp theo. Ống này kết thúc bằng một lỗ, được gọi là nephridiopore, mở ra bên ngoài cơ thể động vật (Hình 52.5). Dịch thể khoang được cuốn vào metanephridia thông qua các ống thận có lông chuyển. Khi chất lỏng đi qua các ống, tế bào của chúng sẽ tích cực tái hấp thu một số phân tử nhất định từ nó và tích cực tiết ra các phân tử khác vào đó. Những gì rời khỏi động vật qua các lỗ thận là nước tiểu loãng có chứa chất thải nitơ và các chất hòa tan khác.Metanephridia của giun đốt xử lý dịch khoang bụng Lọc dịch cơ thể và biến đổi nước tiểu bằng ống thận là những quá trình phát triển cao ở giun đốt chẳng hạn như giun đất. Annelids được phân đoạn và trong mỗi phân đoạn chúng có một khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng gọi là khoang cơ thể (xem Hình 32.11). Annelids có một hệ thống tuần hoàn kín qua đó máu được bơm dưới áp lực. Áp lực làm cho máu được lọc qua các thành mao mạch mỏng, dễ thấm vào khoang bụng. Một số chất thải, chẳng hạn như amoniac, khuếch tán trực tiếp từ mô vào khoang cơ thể. Chất lỏng coelomic này đi đâu? Mỗi đoạn của giun đất chứa một cặp metanephridia (metanephridium số ít; meta tiếng Hy Lạp, "gần giống"). Mỗi metanephridium bắt đầu như một lỗ có lông giống như phễu được gọi là nephrostome. Ống thận nằm ở một đoạn và tiếp tục là một ống ở đoạn tiếp theo. Ống này kết thúc bằng một lỗ, được gọi là nephridiopore, mở ra bên ngoài cơ thể động vật (Hình 52.5). Dịch thể khoang được cuốn vào metanephridia thông qua các ống thận có lông chuyển. Khi chất lỏng đi qua các ống, tế bào của chúng sẽ tích cực tái hấp thu một số phân tử nhất định từ nó và tích cực tiết ra các phân tử khác vào đó. Những gì rời khỏi động vật qua các lỗ thận là nước tiểu loãng có chứa chất thải nitơ và các chất hòa tan khác.

1076 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ 52.5 Metanephridia ở giun đất Metanephridia của giun đốt được sắp xếp theo từng đoạn. Mặt cắt ngang ở đầu bên trái cho thấy một cặp metanephridia. Ba mặt cắt dọc (phải) chỉ hiển thị một metanephridium trong số hai loại ở mỗi phân đoạn. Dịch thể khoang đi vào lỗ

thận và chảy qua các ống dẫn đến lỗ thận. Sự kết hợp chặt chẽ giữa ống thận và mao mạch máu tạo điều kiện cho sự trao đổi tích cực các chất giữa máu và dịch ống thận. Đi tới Hoạt động 52.1 Annelid Metanephridia Lifel 0e.com/ac52. 1 Các tế bào ống của metanephridium làm thay đổi thành phần của chất lỏng khi nó chảy qua ống. . . Ống Malpighian của côn trùng sử dụng phương thức vận chuyển tích cực để bài tiết chất thải. Côn trùng có thể bài tiết chất thải chứa nitơ mà mất rất ít nước và do đó có thể sống ở những môi trường sống khô cằn nhất trên Trái đất. Hệ thống bài tiết của côn trùng bao gồm các ống Malpighian. Một cá thể côn trùng có từ 2 đến hơn 100 ống mù có đầu nối vào ruột giữa ruột giữa và ruột sau (Hình 52.6). Côn trùng có hệ tuần hoàn mở và do đó không thể sử dụng chênh lệch áp suất để lọc chất lỏng ngoại bào vào ống Malpighian. Thay vào đó, các tế bào của ống thận tích cực vận chuyển axit uric, ion kali và ion natri từ dịch ngoại bào vào ống thận. Nồng độ cao của chất lỏng jfr Coelomic được quét vào metanephridium bởi các lông mao bao quanh thận, 0 ...tạo ra nước tiểu loãng được bài tiết qua nephridiopore. các chất hòa tan trong ống thận làm cho nước thẩm thấu theo sau, đẩy chất chứa trong ống về phía ruột. Các tế bào biểu mô của ruột sau và trực tràng vận chuyển tích cực các ion natri và kali từ chất chứa trong ruột trở lại dịch ngoại bào. Vận chuyển muối cục bộ này Ống Malpighian Ống giữa ruột Malpighian Axit trực tràng 3 Axit uric kết tủa trong trực tràng và được bài tiết cùng với chất thải. Ruột sau I Axit uric, Na+ và K+ [được vận chuyển tích cực vào ống Malpighian; H20 theo sau. Na+ Trực tràng sau @ Nội dung của ống Malpighian được thải vào ruột. Chất thải bán rắn (bao gồm axit uric) Uric Na+ và K+ được vận chuyển tích cực từ ruột sau và trực tràng trở lại dịch thể (ngoại bào); H20 theo sau. 52.6 Ống Malpighian ở Côn trùng Các ống Malpighian mù, có thành mỏng được gắn vào điểm nối giữa ruột giữa và ruột sau của côn trùng và chiếu vào các khoang chứa dịch ngoại bào. Hệ thống này giúp loại bỏ chất thải với lượng nước thất thoát rất ít.


Capillaries
Blad
Metanephridium
Collecting
tubules
Nephrostome


of Malpighian
e discharged
ut.
Hind
Midgut
Na+
K
Malpighian
tubules
3 Na+ an
from th
coelom
n
H2O
Na+
K+
Uric
acid
H2O
cid, Na+, and K+
tively transported
e Malpighian

52.4 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? 1077 tạo ra một gradient thẩm thấu kéo nước ra khỏi trực tràng. Khi nồng độ của nó tăng lên, axit uric tạo thành huyền phù keo, giải phóng nhiều nước hơn để được tái hấp thu. Còn lại trong trực tràng là axit uric trộn lẫn với các chất thải khác; chất bán rắn này là thứ mà côn trùng bài tiết. Nếu bạn từng đỗ xe dưới gốc cây và bị ong ghé thăm, bạn sẽ thấy những giọt chất bài tiết nhỏ của ong bám khắp xe. Hệ thống ống Malpighian là một cơ chế có hiệu quả cao để bài tiết chất thải nitơ và một số muối mà không thải ra nhiều nước. RECAP Protonephridia và metanephridia hoạt động bằng cách tạo ra dịch lọc của cơ thể được điều chỉnh bằng cách tiết và tái hấp thu các chất cụ thể trước khi được bài tiết. Ống Malpighian của côn trùng tích cực tiết axit uric và các chất hòa tan khác vào ống kín. â€¢Mô tả cách giun đất lọc máu và tạo ra nước tiểu. Xem trang. 1075 và Hình 52.5 â€¢ Làm thế nào các ống Malpighian giúp một số loài côn trùng có thể tồn tại ở nơi không có nước tự do? Xem trang 1076-1077 và Hình 52.6 Sau khi đã mô tả cách một số nhóm động vật không xương sống xử lý sự bài tiết nitơ, tiếp theo chúng ta sẽ xem xét nephron – đơn vị cơ bản của hệ bài tiết của động vật có xương sống – và nó tiến hóa như thế nào để có thể đáp ứng với một nhiều thách thức về cân bằng muối và nước và duy trì môi trường bên trong tương đối ổn định. Làm thế nào động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước? Cơ quan bài tiết chính của động vật có xương sống là thận và đơn vị chức năng của thận là nephron, có thành phần mạch máu và thành phần ống thận. Thành phần mạch máu bắt đầu bằng một nút mao mạch có tính thấm cao và lọc máu vào thành phần ống. Mạch máu cũng vận chuyển các chất đến ống thận để bài tiết và mang đi các chất mà tế bào ống thận tái hấp thu. Nephron có thể lọc một lượng lớn máu và đạt được sự tái hấp thu số lượng lớn muối và các phân tử có giá trị khác như glucose, khiến thận của động vật có xương sống thích nghi tốt với việc bài tiết lượng nước dư thừa. Sự tiến hóa của động vật có xương sống được cho là bắt đầu từ tổ tiên biển di chuyển vào môi trường sống nước ngọt. Hệ thống bài tiết của tổ tiên động vật có xương sống này đã tiến hóa để bài tiết một lượng lớn nước, tạo điều kiện cho khả năng điều hòa thẩm thấu được thấy ở động vật có xương sống ngày nay. Nhưng nếu các động vật có xương sống đầu tiên tiến hóa để bài tiết nước, thì các dòng động vật có xương sống tiếp theo sẽ thích nghi như thế nào với môi trường nơi nước phải được bảo tồn và muối bài tiết? Câu trả lời cho câu hỏi này khác nhau giữa các nhóm động vật có xương sống. Ngay cả trong số các loài cá biển, khả năng thích nghi bài tiết của cá xương cũng khác với cá chondrichthyans. Loài bò sát, chim và động vật có vú có hệ bài tiết giúp tiết kiệm nước.Các loài bò sát và chim đạt được điều này chủ yếu nhờ cơ chế bài tiết uricotelic và tạo ra sản phẩm bài tiết bán rắn chứa ít nước. Ngược lại, động vật có vú là loài ammonotelic; chúng bài tiết chất thải lỏng nhưng đã phát triển khả năng tạo ra nước tiểu đậm đặc. Cá biển phải tiết kiệm nước. Cá xương biển điều hòa thẩm thấu chất lỏng ngoại bào của chúng để duy trì chúng ở mức 1/3 đến 1/2 độ thẩm thấu của nước biển. Nguồn nước duy nhất của chúng là biển xung quanh nên chúng phải tiết kiệm nước và bài tiết các chất hòa tan dư thừa. Cá xương biển không thể tạo ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng, vì vậy chúng giảm thiểu sự mất nước bằng cách tạo ra rất ít nước tiểu. Ngược lại, cá nước ngọt thải ra nhiều nước tiểu loãng. Nếu các loài cá biển không thể bài tiết các chất hòa tan dư thừa qua nước tiểu thì chúng sẽ xử lý lượng muối lớn mà chúng ăn vào cùng với thức ăn như thế nào? Cá xương biển không hấp thụ từ ruột một số ion mà chúng hấp thụ, đặc biệt là các ion hóa trị hai như Mg2+ hoặc S042-. NaCl, loại muối chính được ăn vào, được bài tiết tích cực qua màng mang. Như chúng tôi đã đề cập trước đó, cá xương có thể mất đi chất thải nitơ, amoniac, bằng cách khuếch tán qua màng mang của chúng. Chondrichthyans (cá mập và cá đuối) là những chất phù hợp thẩm thấu nhưng không phải là chất phù hợp ion. Như chúng ta đã thảo luận, họ nâng cao độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể theo một cách độc đáo. Không giống như các loài cá xương, chúng giữ lại urê và trimethylamine oxit trong dịch ngoại bào nên có tính thẩm thấu cao đối với nước biển. Những loài này đã thích nghi với nồng độ urê trong dịch cơ thể có thể gây độc cho các động vật có xương sống khác. Cá mập và cá đuối vẫn gặp vấn đề trong việc bài tiết một lượng lớn muối mà chúng hấp thụ qua thức ăn. Chúng giải quyết vấn đề này bằng cách có một tuyến ở trực tràng chủ động tiết ra NaCl theo cơ chế tương tự như tuyến muối ở mũi của loài chim biển. Các loài lưỡng cư và bò sát trên cạn phải tránh bị hút ẩm. Hầu hết các loài lưỡng cư sống trong hoặc gần nước ngọt và chúng ở trong môi trường sống ẩm ướt khi chúng mạo hiểm ra khỏi nước. Giống như các loài cá nước ngọt, hầu hết các loài lưỡng cư thải ra một lượng lớn nước tiểu loãng và bảo tồn muối. Tuy nhiên, một số loài lưỡng cư đã thích nghi với môi trường sống đòi hỏi phải bảo tồn nước. Động vật lưỡng cư sống trong môi trường khô ráo trên cạn có làn da giảm khả năng thấm nước. Một số tiết ra chất sáp trên da để chống thấm nước. Một số loài ếch sống ở vùng khô cằn ở Úc đào

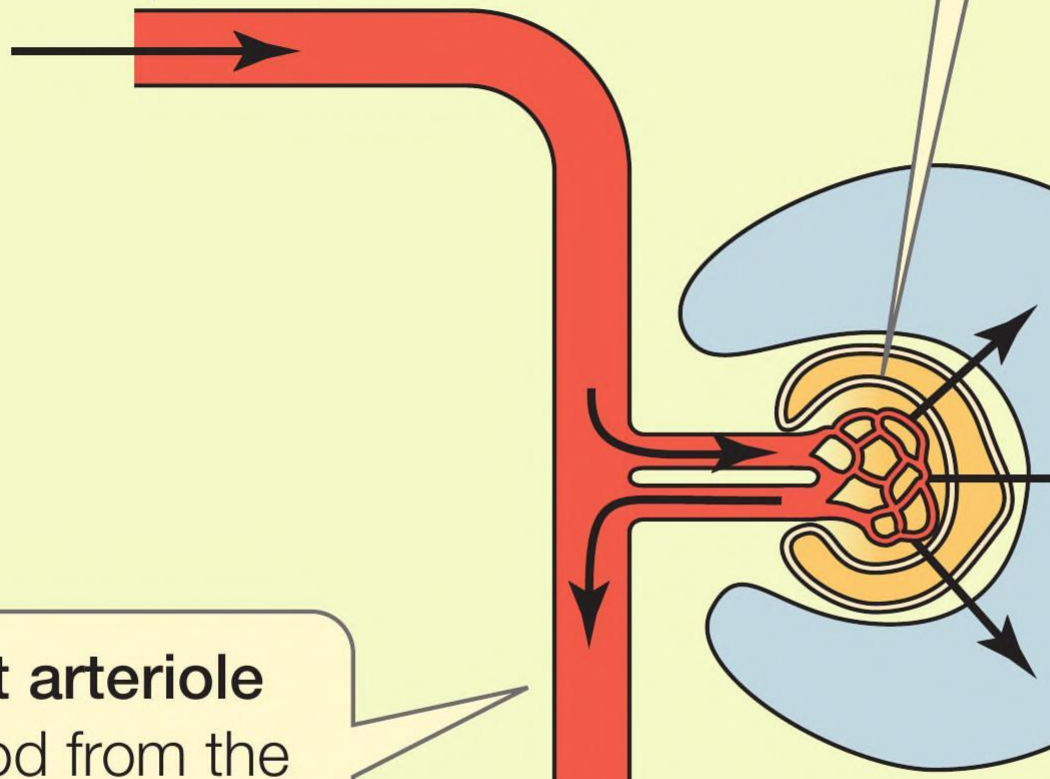
sâu xuống lòng đất và ở đó trong thời gian khô hạn kéo dài. Chúng bước vào giai đoạn kích thích, trạng thái có hoạt động trao đổi chất rất thấp và do đó lượng nước luân chuyển thấp. Khi trời mưa, ếch ra ngoài, kiếm ăn và sinh sản. Sự thích nghi thú vị nhất của chúng là một bàng quang tiết niệu khổng lồ. Trước khi bước vào giai đoạn sinh sản, chúng đổ đầy nước tiểu loãng vào bàng quang, lượng nước tiểu này có thể bằng 1/3 trọng lượng cơ thể của chúng.Nước tiểu loãng này đóng vai trò như một bể chứa nước được tái hấp thu dần dần vào máu trong thời gian dài kích thích. Thổ dân đã học cách xác định vị trí của những con ếch bị chôn vùi này và sử dụng chúng như một nguồn nước khẩn cấp.

1078 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ Một động mạch hướng tâm cung cấp máu dưới áp lực cho cầu thận. Cầu thận, một nút mao mạch, là nơi lọc máu. | Các mao mạch quanh ống thận đưa các chất đến ống thận để bài tiết vào nước tiểu và mang đi các chất được tái hấp thu. ^ Viên nang Bowman nhận dịch lọc cầu thận. Bài tiết ống thận | Dịch lọc đã qua xử lý (nước tiểu) của từng nephron đi vào ống góp và được đưa đến ống chung rời thận. 52.7 Nephron của động vật có xương sống Nephron của động vật có xương sống bao gồm một ống thận liên kết chặt chẽ với hai giường mao mạch, cầu thận và mao mạch quanh ống thận. Đi tới Hoạt động 52.2 Cuộc sống của Nephron có xương sống 0e.com/ac52. 2 Loài bò sát chiếm các môi trường sống từ dưới nước đến cực kỳ nóng và khô. Trên thực tế, rắn, thằn lằn và chim là những thành viên nổi bật nhất của nhiều loài động vật sa mạc. Ba sự thích nghi chính đã giải phóng loài bò sát khỏi sự kết hợp chặt chẽ với nước cần thiết cho hầu hết các loài lưỡng cư (xem Phần 33.4): Bò sát là loài có màng ối không cần nước ngọt để sinh sản vì chúng sử dụng quá trình thụ tinh bên trong và đẻ trứng với vỏ làm chậm quá trình sinh sản. mất nước do bay hơi. â€¢ Loài bò sát có lớp biểu bì (da) khô giúp làm chậm quá trình mất nước do bay hơi. Các loài bò sát bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng bán rắn axit uric, mất rất ít nước trong quá trình này. Động vật có vú có thể tiết ra nước tiểu đậm đặc Động vật có vú chiếm giữ môi trường sống đa dạng, nhiều môi trường sống trong đó có những thách thức đặc biệt đối với hệ bài tiết. Những môi trường thách thức nhất là những môi trường có lượng nước bị hạn chế nghiêm trọng. Động vật có vú có nhiều cách thích nghi để tiết kiệm nước, nhưng nổi bật nhất trong số đó là khả năng sản xuất nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Họ có thể cô đặc nước tiểu nhờ sự thích nghi của thận mà chúng ta sẽ khám phá chi tiết ở Phần 52.5. Tuy nhiên, để hiểu những sự thích ứng này hoạt động như thế nào, trước tiên chúng ta phải mô tả cấu trúc và chức năng của nephron ở động vật có xương sống. Nephron là đơn vị chức năng của thận của động vật có xương sống Sự hình thành nước tiểu ở nephron của động vật có xương sống bao gồm ba quá trình chính (Hình 52.7): â€¢ Lọc. Mỗi nephron có một lớp mao mạch dày đặc được gọi là cầu thận (số nhiều cầu thận). Cầu thận có khả năng thấm cao đối với nước, ion và các phân tử nhỏ nhưng không thấm đối với các phân tử lớn. Huyết áp thúc đẩy sự di chuyển của nước và các chất hòa tan có trọng lượng phân tử nhỏ ra khỏi mao mạch cầu thận. ™ Tái hấp thu ở ống thận. Dịch lọc từ cầu thận chảy vào ống thận. Các tế bào trong ống thận điều chỉnh dịch lọc bằng cách tái hấp thu các ion, chất dinh dưỡng và nước cụ thể, đưa chúng trở lại máu, bỏ lại và tập trung các ion dư thừa và các chất thải như urê. ¢ Bài tiết ở ống thận. Dịch lọc ở ống thận được biến đổi thêm bởi các tế bào ống thận vận chuyển các chất vào ống thận.Đây là những chất cơ thể cần đào thải. Máu đi vào mao mạch cầu thận qua tiểu động mạch hướng tâm và rời cầu thận ở tiểu động mạch đi. Mạch ngắn này được gọi là tiểu động mạch vì nó nuôi dưỡng một lớp mao mạch khác, gọi là mao mạch quanh ống thận, bao quanh ống thận. Các mao mạch quanh ống thận cung cấp các chất cho tế bào ống thận để các tế bào này tiết vào nước tiểu. Các mao mạch quanh ống thận cũng mang đi các chất mà tế bào ống thận tái hấp thu từ nước tiểu. Máu được lọc vào bao Bowman Ống thận bắt đầu bằng bao Bowman (xem Hình 52.7), bao quanh cầu thận (Hình 52. 8A và B). Cầu thận dường như bị đẩy vào bao Bowman giống như một nắm tay đẩy vào một quả bóng bay căng phồng. Các tế bào của nang tiếp xúc trực tiếp với mao mạch cầu thận được gọi là tế bào có chân (Hình 52. 8C). Những tế bào có tính chuyên biệt cao này có nhiều phần mở rộng giống như cánh tay, mỗi phần có hàng trăm quy trình nhỏ như ngón tay. Các tế bào có chân bao quanh các mao mạch để các quá trình của chúng đan xen vào nhau và bao phủ chặt chẽ các mao mạch. Cầu thận lọc máu để tạo ra chất lỏng (dịch lọc thận) thiếu tế bào và các phân tử lớn. Thành mao mạch, lớp đáy của nội mô mao mạch và

supplies blood under pressure to the glomerulus.

of capillaries, is the site o blood filtration.

Filtration



4 An **efferent arteriole** carries blood from the glomerulus.

Reabsorption and secretion

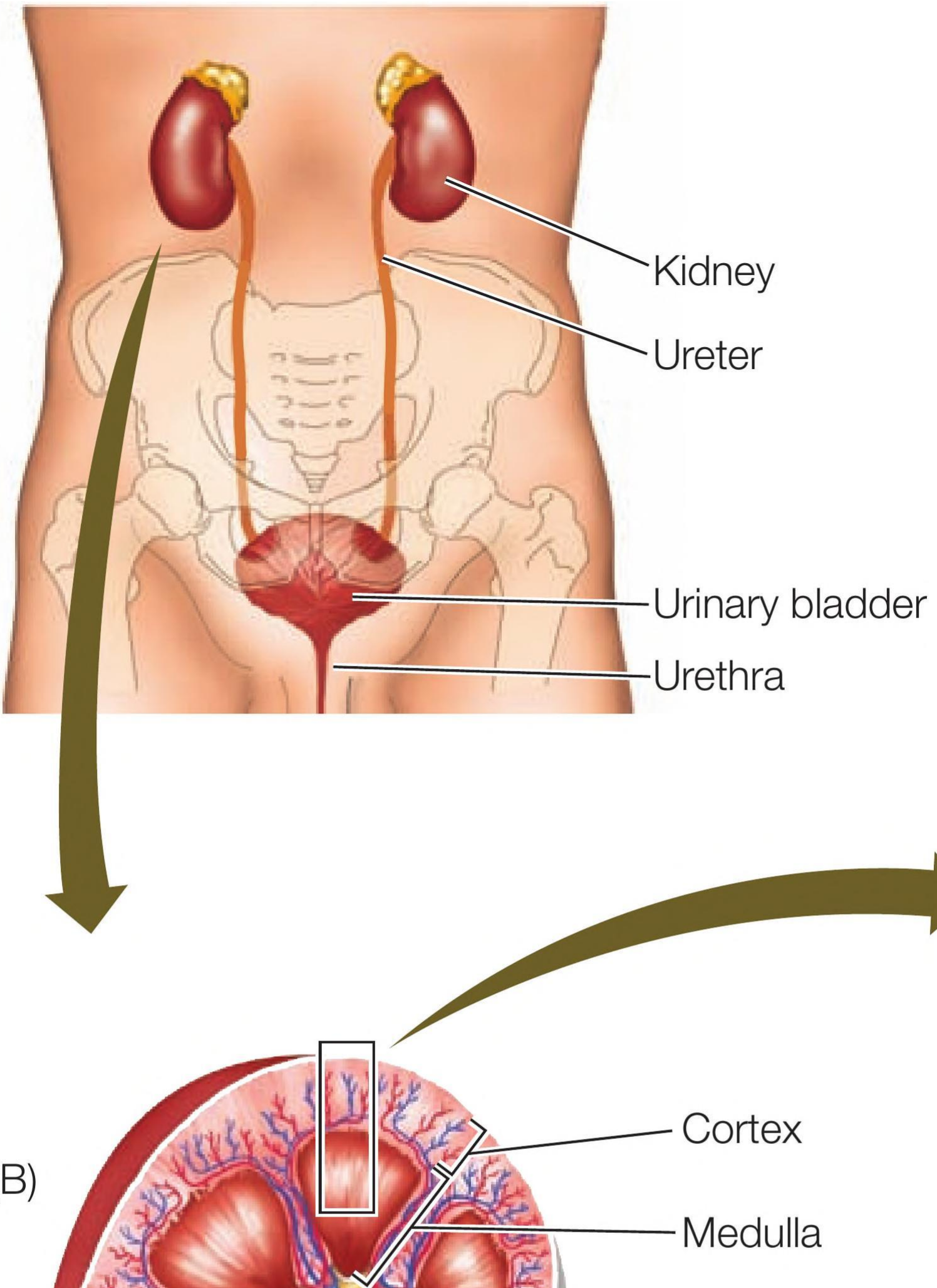
Peritubular capillaries

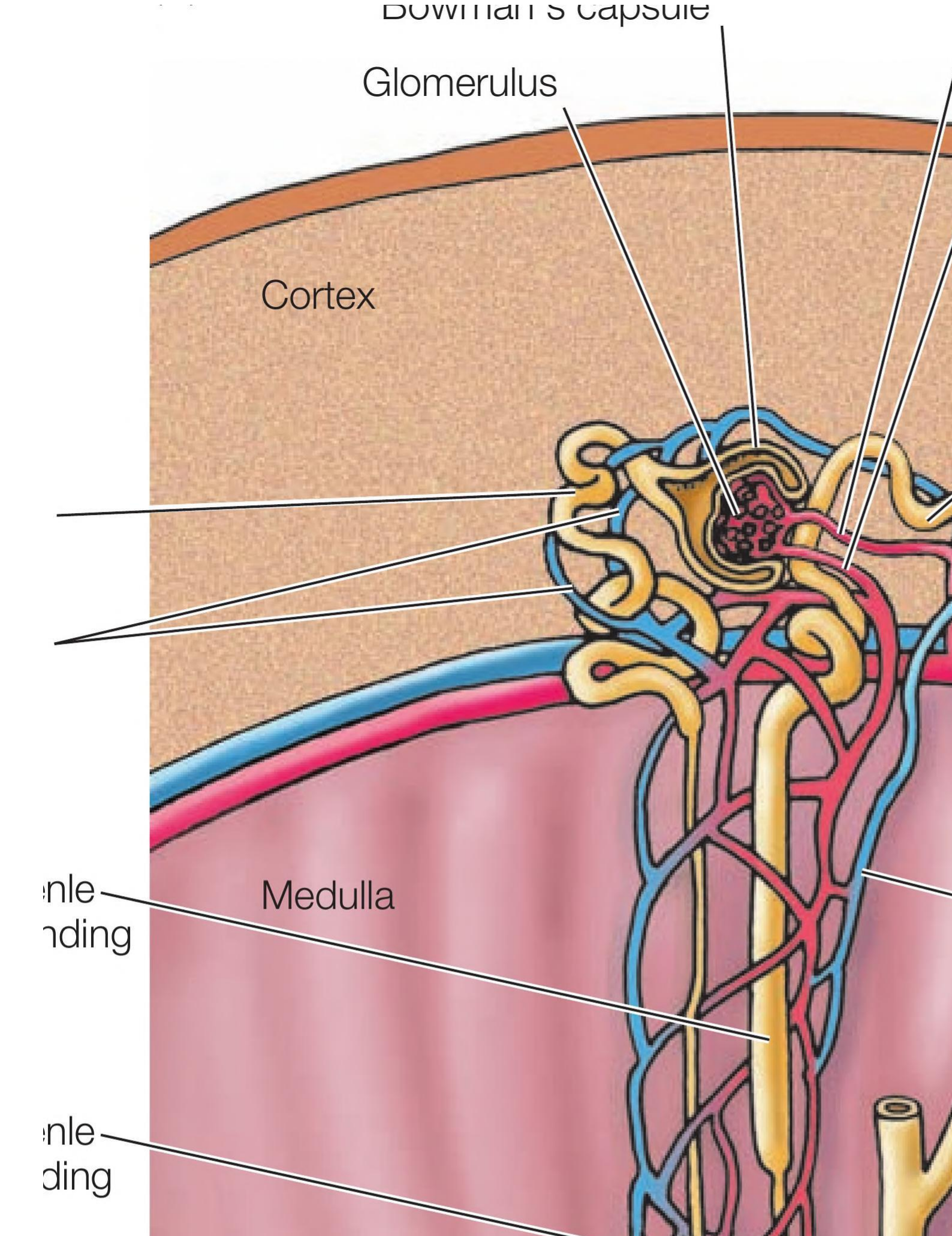
6 Peritubular capillaries bring materials to the tubules that will be secreted into the urine

52.5 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? 1079 Podocytes Mao mạch Viên nang Bowman Ống thận gần (B) Các tiểu động mạch hướng tâm Cầu thận (C) Podocyte Các quá trình của tế bào nang Lọc Lớp nền cơ bản Các quá trình của tế bào nang Thành mao mạch Huyết tương Fenestration 52.8 Chuyến tham quan Nephron Ảnh hiển vi điện tử quét minh họa cơ sở giải phẫu của quá trình lọc máu bằng thận. (A) Mặt cắt ngang này của cầu thận nguyên vẹn cho thấy các tế bào ống hình thành nên bao Bowman. (B) Trong chế phẩm chỉ hiển thị các mạch máu (mô ống đã được tiêu hóa đi), các cầu thận xuất hiện dưới dạng các quả cầu mao mạch được phục vụ bởi các tiểu động mạch. (C) Độ phóng đại cao hơn của cầu thận với các tế bào ống thận còn nguyên vẹn cho thấy các tế bào có chân bao quanh các mao mạch cầu thận. (D) Bộ lọc cầu thận có ba lớp: các tế bào nội mô có cửa sổ của mao mạch, mạng lưới các sợi collagen tạo nên màng đáy và các khe lọc giữa các quá trình tế bào nang. Cả ba lớp đều có điện tích âm, góp phần tạo nên khả năng ngăn cản sự đi qua của các phân tử protein. các tế bào podocytes của nang Bowman đều tham gia lọc. Các lỗ thủng trên thành mao mạch (xem Phần 50.4) cho phép nước và nhiều phân tử chất tan, nhưng không phải hồng cầu, đi qua. Mạng lưới của lớp nền và khoảng trống giữa các tế bào có chân thậm chí còn mịn hơn và ngăn chặn các phân tử lớn rời khỏi mao mạch (Hình 52.8 D). Áp lực động mạch của máu đi vào các mao mạch thấm làm cho nước và các phân tử nhỏ được lọc ra khỏi mao mạch cầu thận và vào trong bao Bowman. Tốc độ lọc cầu thận cao vì huyết áp trong mao mạch cầu thận cao bất thường, và vì các mao mạch của cầu thận, cùng với sự bao phủ của các tế bào nang, dễ thấm nước hơn các mao mạch khác trong cơ thể. Ống thận chuyển dịch lọc cầu thận thành nước tiểu. Thành phần của dịch lọc đi vào ống thận tương tự như huyết tương, ngoại trừ các chất hòa tan có trọng lượng phân tử cao như protein. Tái hấp thu và bài tiết làm cho thành phần của chất lỏng này thay đổi khi nó đi xuống ống thận. Các tế bào của ống thận tích cực tái hấp thu một số phân tử nhất định từ dịch ống thận (được đưa trở lại dòng máu chảy qua các mao mạch quanh ống thận). Ví dụ, glucose và axit amin được tái hấp thu. Hầu hết NaCl được tái hấp thu. Các chất khác trong máu của mao mạch quanh ống thận được bài tiết tích cực vào dịch ống thận. Một ví dụ là axit paraaminohippuric (PAH), được sản xuất trong gan từ axit benzoic, một chất bảo quản thực phẩm phổ biến. Do hoạt động của ống thận, nước tiểu thải ra rất khác so với dịch lọc ban đầu. TÓM TẮT 52.4 Thận là cơ quan bài tiết chính của động vật có xương sống. Đơn vị chức năng của nó là nephron,bao gồm cầu thận lọc máu và ống thận tiết ra và tái hấp thu các chất hòa tan, biến đổi dịch lọc thành nước tiểu. Nephron là cơ chế bài tiết lượng nước dư thừa đồng thời bảo tồn các chất hòa tan có giá trị. â€¢ Giải thích sự khác biệt trong khả năng thích nghi điều hòa thẩm thấu của cá nước ngọt, cá xương biển và cá chondrichthyans. Xem trang. 1077 – Mối quan hệ chức năng giữa mao mạch cầu thận và mao mạch quanh ống thận là gì? Xem trang. 1078 và Hình 52.7 â€¢ Mô tả cách máu được lọc qua cầu thận. Xem trang 1078-1079 â€¢ Thành phần của nước tiểu khác với thành phần của máu như thế nào? Xem trang. 1079 Sự thích nghi giúp thận của động vật có vú tạo ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào là những bước quan trọng trong quá trình tiến hóa của động vật có xương sống và chúng chủ yếu đạt được thông qua những thay đổi trong cấu trúc và chức năng vùng của ống thận. Những thay đổi này đã biến đổi một quả thận tiến hóa để bài tiết nước thành một cơ quan bảo tồn nước. Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? Động vật có vú có nhiệt độ cơ thể cao và tỷ lệ trao đổi chất cao, do đó có khả năng hấp thụ nhiều nước.

1080 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ (A) Niệu quản thận Bàng quang tiết niệu â– Niệu đạo Cortex Tủy Động mạch thận Tĩnh mạch thận Xương chậu Kim tự tháp thận Niệu quản Bao Bowman Tiểu cầu Động mạch hướng tâm Tiểu động mạch ly tâm Ống lượn gần Ống lượn phức tạp Mao mạch quanh ống Vòng Henle (dày) chi lên) Quai Henle (chi lên mỏng) Quai Henle (chi xuống) Vasa orta (mao mạch) Ống lượn xa ống xoắn Nephron vỏ não (vòng ngắn) Tĩnh mạch Ống góp 52.9 Hệ bài tiết của con người (A) Thận của con người nằm tựa lưng thành khoang bụng, ở vùng lưng giữa. (B) Cấu trúc bên trong có tổ chức cao là cơ sở cho chức năng thận. Một số phần của nephron nằm ở vùng bên ngoài của cơ quan, được gọi là vỏ não; các phần khác nằm ở vùng bên trong, gọi là tủy. (C) Các cầu thận và ống lượn gần và ống lượn xa nằm ở vỏ thận. Quai Henle chạy song song như những đoạn thẳng xuống tủy thận và ngược lên vỏ thận. Các ống góp chạy từ vỏ não đến bề mặt bên trong của tủy, nơi chúng đổ vào niệu quản. Mạch thẳng là các mao mạch quanh ống thận song song với quai Henle. Đi tới Hoạt động 52.3 Hệ thống bài tiết của con người Lifel 0e.com/ac52. 3 trận thua. Việc có một hệ thống bài tiết giúp giảm thiểu tình trạng mất nước giúp những loài

có hoạt tính cao này có thể chiếm giữ môi trường sống khô cằn. 03KE Vào Media Clip 52.1 Bên trong bàng quang Lifel 0e.com/mc52. 1 Thận sản xuất nước tiểu và bàng quang lưu trữ nước tiểu. Hệ thống bài tiết của động vật có vú cũng tương tự nhau, vì vậy chúng ta sẽ lấy hệ thống bài tiết của con người làm ví dụ. Con người có hai quả thận ở phía sau phần trên của khoang bụng (Hình 52.9A). Mỗi quả thận lọc máu, xử lý dịch lọc thành nước tiểu và thải nước tiểu đó vào một ống dẫn gọi là niệu quản. Niệu quản của mỗi quả thận dẫn đến bàng quang, nơi nước tiểu được lưu trữ cho đến khi được bài tiết qua niệu đạo, một ống ngắn mở ra bên ngoài cơ thể. Hai cơ vòng quanh đáy niệu đạo kiểm soát việc đi tiểu. Một trong những cơ vòng này là cơ trơn và được điều khiển bởi hệ thần kinh tự trị. Khi bàng quang đầy, các thụ thể căng ở thành bàng quang sẽ kích hoạt phản xạ cột sống làm giãn cơ vòng này. Phản xạ này là khả năng kiểm soát việc đi tiểu duy nhất ở trẻ sơ sinh, do đó chúng thường xuyên bị "tai nạn". Cơ vòng còn lại là cơ xương và được điều khiển bởi hệ thần kinh chủ động. Khi bàng quang rất đầy, chỉ có nỗ lực có ý thức mới có thể ngăn cản việc đi tiểu. Việc tập đi vệ sinh cho trẻ dạy chúng cách kiểm soát cơ vòng này.


Kidney
Ureter
Urinary bladder
Urethra
(B)
Cortex
Medulla


Bowman's capsule
Glomerulus
Cortex
Medulla

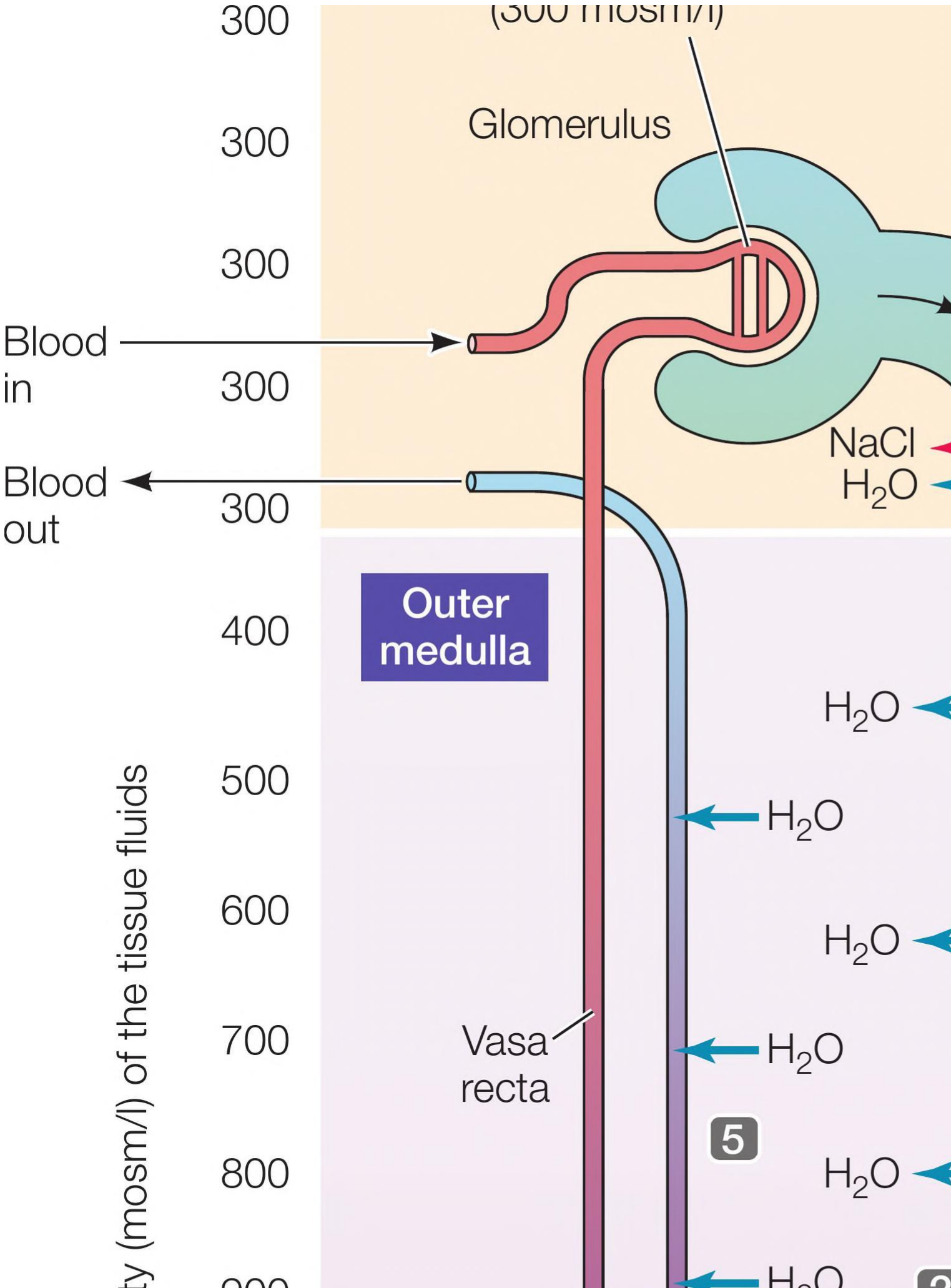
52.5 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? 1081 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Đặc điểm nào của thận quyết định khả năng cô đặc nước tiểu? Giấy gốc Schmidt-Nielsen, B. và R. O'Dell. 1961. Cấu trúc và cơ chế tập trung ở thận động vật có vú. Tạp chí Sinh lý học Hoa Kỳ 200: 1 1 1 9-1 1 24 Phân tích dữ liệu Vào những năm 1950, người ta đưa ra giả thuyết rằng quai Henle ở thận động vật có vú là một cơ chế nhân lên ngược dòng chịu trách nhiệm về khả năng cô đặc nước tiểu của động vật có vú. Bodil Schmidt-Nielsen và Roberta O'Dell đã mở rộng giả thuyết này để đưa ra dự đoán: các vòng Henle càng dài thì gradient nồng độ mà động vật có vú có thể thiết lập càng lớn. Tuy nhiên, có một vấn đề với dự đoán của họ. Vì kích thước thận thay đổi theo kích thước cơ thể, người ta cho rằng một động vật có vú rất nhỏ không thể có quai Henle dài hơn động vật có vú lớn - tuy nhiên nhiều động vật có vú sống trong môi trường khô cằn (và do đó cần tiết kiệm nước bằng cách sản xuất nước tiểu đậm đặc).) là cực kỳ nhỏ. Schmidt-Nielsen và O'Dell đã tinh chỉnh dự đoán của họ để nói rằng độ dài tương đối của quai Henle sẽ tương quan với khả năng cô đặc nước tiểu. Vì quai Henle dài nhất chỉ có thể dài khi tủy thận dày nên họ đã hình thành một thước đo mà họ gọi là "độ dày tủy tương đối". hoặc RMT (xem bảng). Tuy nhiên, một khả năng khác vẫn tồn tại. Như có thể thấy trong Hình 52. 9C, không phải tất cả các quai Henle đều kéo dài đến tận đầu tủy - có những quai Henle ngắn và dài. Khả năng tập trung của thận có thể là một chức năng của tỷ lệ các quai dài? Schmidt-Nielsen và O'Dell đã đo lường các khía cạnh về kích thước và chức năng thận ở một số loài động vật từ môi trường sống có độ khô cằn khác nhau và xác định nồng độ tối đa của nước tiểu mà động vật có thể tạo ra khi thiếu nước. Một số dữ liệu của họ được tóm tắt trong bảng dưới đây. CÂU HỎI 1 Độ dài của quai Henle so với kích thước thận tổng thể có dự đoán được khả năng cô đặc nước tiểu không? (Để trả lời câu hỏi này, hãy vẽ biểu đồ RMT và FPD.) CÂU HỎI 2 Có phải động vật có tỷ lệ quai Henle dài cao hơn có khả năng sản xuất nước tiểu đậm đặc hơn? (Vẽ biểu đồ phần trăm vòng dài của Henle so với FPD.) CÂU HỎI 3 Phần trăm vòng dài của Henle hoặc RMT có phải là yếu tố dự báo tốt hơn về khả năng tập trung không? Động vật Kích thước thận (mm)a Độ dày tủy tương đối, RMTb Phần trăm vòng dài của Henle Điểm đóng băng, FPD (Â°C)C Con người 64,0 3,0 14 2,6 Lợn 66,0 1,6 3 2,0 Mèo nhà 24,0 4,8 100 5,80 Hải ly 36,0 1,3 0 0,96 Phòng thí nghiệm chuột 14,0 5,8 28 4,85 Chuột cát 13,0 10,7 100 9,2 Chuột Kangaroo 5,9 8,5 27 10,4 Jerboa 4,5 9,3 33 12,0 a Kích thước thận = khối lập phương có chiều dài tổng thể x chiều rộng x độ dày bRMT = độ dày của tủy tính bằng mm x 10 chia cho kích thước thận. c FPD = số độ dưới 0°C mà tại đó nước tiểu đóng băng. FPD là thước đo nồng độ chất tan: nước tiểu càng đậm đặc,FPD càng cao. Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA Nephron có sự sắp xếp đều đặn trong thận Thận có hình dạng giống hạt đậu; khi cắt dọc theo trục dài của nó, các đặc điểm giải phẫu chính của nó sẽ lộ ra (Hình 52.9B). Niệu quản, động mạch thận và tĩnh mạch thận đi vào thận ở mặt lõm (đục lỗ). Niệu quản kéo dài vào thận theo nhiều nhánh, các đầu của chúng bao bọc các mô thận gọi là tháp thận. Các kim tự tháp thận tạo nên lõi bên trong, hoặc tủy của thận. Tủy được bao phủ bởi một lớp bên ngoài, hoặc vỏ não, có dạng hạt. Giữa vỏ và tủy, động mạch thận chia thành nhiều tiểu động mạch phục vụ các nephron. Cũng tại khu vực này, tĩnh mạch thận thu thập máu từ nhiều tiểu tĩnh mạch dẫn máu đến các mao mạch quanh ống thận. Việc tổ chức các nephron trong thận rất đều đặn. Tất cả các cầu thận cùng với bao Bowman đều nằm ở vỏ não. Đoạn đầu tiên của ống thận được gọi là ống lượn gần - "ống lượn gần" bởi vì nó gần cầu thận nhất và "phức tạp" vì bị xoắn (Hình 52.9C). Tất cả các ống lượn gần cũng nằm ở vỏ não. Tại thời điểm ống thận đi vào tủy, nó trở nên mỏng, thẳng và đi thẳng xuống tủy. Trong tủy, ống lượn thành một vòng xoắn và đi lên vỏ não, tạo thành cái gọi là quai Henle. Một số nephron có quai Henle dài hơn những nephron khác. Khoảng 20 đến 30 phần trăm nephron ở người có cầu thận nằm sâu trong vỏ não (tức là gần ranh giới với tủy) có quai Henle dài đi sâu vào tủy. Các nephron có cầu thận ở xa hơn trong vỏ não thường có quai Henle ngắn và chỉ đi xuống một khoảng ngắn vào tủy. Như chúng ta sẽ thấy, các vòng dài là sự thích nghi quan trọng của nephron ở động vật có vú giúp thận tập trung nước tiểu.Tất cả các cầu thận cùng với bao Bowman đều nằm ở vỏ não. Đoạn đầu tiên của ống thận được gọi là ống lượn gần - "ống lượn gần" bởi vì nó gần cầu thận nhất và "phức tạp" vì bị xoắn (Hình 52.9C). Tất cả các ống lượn gần cũng nằm ở vỏ não. Tại thời điểm ống thận đi vào tủy, nó trở nên mỏng, thẳng và đi thẳng xuống tủy. Trong tủy, ống lượn thành một vòng xoắn và đi lên vỏ não, tạo thành cái gọi là quai Henle. Một số nephron có quai Henle dài hơn những nephron khác. Khoảng 20 đến 30 phần trăm nephron ở người có cầu thận nằm sâu trong vỏ não (tức là gần ranh giới với tủy) có quai Henle dài đi sâu vào tủy. Các nephron có cầu thận ở xa hơn trong vỏ não thường có quai Henle ngắn và chỉ đi xuống một khoảng ngắn vào tủy. Như chúng ta sẽ thấy, các vòng dài là

sự thích nghi quan trọng của nephron ở động vật có vú giúp thận tập trung nước tiểu.Tất cả các cầu thận cùng với bao Bowman đều nằm ở vỏ não. Đoạn đầu tiên của ống thận được gọi là ống lượn gần - "ống lượn gần" bởi vì nó gần cầu thận nhất và "phức tạp" vì bị xoắn (Hình 52.9C). Tất cả các ống lượn gần cũng nằm ở vỏ não. Tại thời điểm ống thận đi vào tủy, nó trở nên mỏng, thẳng và đi thẳng xuống tủy. Trong tủy, ống lượn thành một vòng xoắn và đi lên vỏ não, tạo thành cái gọi là quai Henle. Một số nephron có quai Henle dài hơn những nephron khác. Khoảng 20 đến 30 phần trăm nephron ở người có cầu thận nằm sâu trong vỏ não (tức là gần ranh giới với tủy) có quai Henle dài đi sâu vào tủy. Các nephron có cầu thận ở xa hơn trong vỏ não thường có quai Henle ngắn và chỉ đi xuống một khoảng ngắn vào tủy. Như chúng ta sẽ thấy, các vòng dài là sự thích nghi quan trọng của nephron ở động vật có vú giúp thận tập trung nước tiểu.

1082 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ Phần lên của quai Henle trở thành ống lượn xa khi nó đến vỏ não - "xa" vì nó ở xa cầu thận hơn. Các ống lượn xa của nhiều nephron tham gia vào một ống góp chung ở vỏ não. Các ống góp đi xuống qua tháp thận, song song và đi qua đầu quai Henle, và đổ vào một cấu trúc hình phễu gọi là xương chậu. Các phần của khung chậu bao quanh mỗi tháp thận nối với nhau để lại thận là niệu quản (xem Hình 52.9B). Tổ chức các mạch máu của thận gần giống với tổ chức của các nephron (xem Hình 52.9C). Các động mạch nhỏ hơn phân nhánh từ động mạch thận và tỏa vào vỏ não, tạo thành các tiểu động mạch hướng tâm mang máu đến từng cầu thận. Mỗi cầu thận được dẫn lưu bởi một động mạch ly tâm tạo thành các mao mạch quanh ống thận, hầu hết chúng bao quanh các ống lượn gần và ống lượn xa. Như chúng ta đã thấy, mối liên hệ chặt chẽ giữa mao mạch cầu thận và quanh ống thận với ống thận cho phép trao đổi giữa máu và các vùng chuyên biệt của ống thận. Một số mao mạch quanh ống thận chạy vào hành não song song với quai Henle và các ống góp, tạo thành mạng lưới mạch máu gọi là mạch thẳng. Tất cả các mao mạch quanh ống thận từ một nephron nối lại với nhau thành một tĩnh mạch nối với các tĩnh mạch từ các nephron khác và cuối cùng dẫn đến tĩnh mạch thận. Như chúng ta sẽ thấy, khả năng cô đặc của thận động vật có vú phụ thuộc vào sự tái hấp thu nước ở tủy thận và ống dẫn tinh là con đường để nước thoát ra khỏi tủy thận và quay trở lại tuần hoàn. Hầu hết dịch lọc cầu thận được tái hấp thu bởi ống lượn gần. Hầu hết nước và các chất hòa tan được lọc bởi cầu thận đều được tái hấp thu và không xuất hiện trong nước tiểu. Chúng ta có thể đi đến kết luận này bằng cách so sánh tốc độ lọc của cầu thận với tốc độ sản xuất nước tiểu. Thận nhận được khoảng 1 lít máu mỗi phút, tương đương khoảng 1.500 lít máu mỗi ngày. Bao nhiêu khối lượng khổng lồ này được lọc ra khỏi cầu thận? Câu trả lời là khoảng 12 phần trăm. Đây vẫn là một khối lượng lớn - 180 lít mỗi ngày! Chúng ta thường đi tiểu ít hơn 2 lít mỗi ngày, do đó khoảng 99% lượng chất lỏng được lọc ra khỏi cầu thận sẽ được đưa trở lại máu. Khối lượng chất lỏng khổng lồ này được tái hấp thu ở đâu và như thế nào? Ống lượn gần (PCT) chịu trách nhiệm cho phần lớn sự tái hấp thu nước và các chất hòa tan từ dịch lọc cầu thận. Các tế bào ở phần này của ống thận có nhiều vi nhung mao làm tăng diện tích bề mặt đỉnh (hướng vào ống thận) để tái hấp thu và chúng có nhiều ty thể - một dấu hiệu cho thấy chúng đang hoạt động trao đổi chất.Tế bào PCT tích cực vận chuyển Na+ (với Cl- theo sau) và các chất hòa tan khác, chẳng hạn như glucose và axit amin, ra khỏi dịch ống thận. Hầu như tất cả các phân tử glucose và axit amin được lọc từ máu đều được tế bào PCT tái hấp thu tích cực và vận chuyển vào dịch ngoại bào. Sự vận chuyển tích cực các chất hòa tan từ ống lượn gần vào dịch kẽ khiến nước đi theo thẩm thấu. Nước và các chất hòa tan di chuyển vào dịch kẽ được các mao mạch quanh ống thận hấp thụ và quay trở lại máu tĩnh mạch. Các quá trình này hoàn thành việc tái hấp thu hơn 75% chất lỏng ban đầu đi vào nephron. Mặc dù có sự tái hấp thu lớn nước và các chất hòa tan ở ống lượn gần, độ thẩm thấu tổng thể của dịch chảy qua PCT không thay đổi. Do đó, quá trình xảy ra trong PCT được gọi là tái hấp thu đẳng trương. Chất lỏng đi vào quai Henle có độ thẩm thấu giống như huyết tương, mặc dù thành phần của nó khác nhau. Vậy làm thế nào thận tạo ra nước tiểu đậm đặc hơn huyết tương? Quai Henle tạo ra sự chênh lệch nồng độ trong tủy thận. Con người có thể tạo ra nước tiểu đậm đặc gấp bốn lần so với huyết tương. Dơi ma cà rồng mà chúng ta gặp ở đầu chương này có thể tạo ra nước tiểu đậm đặc gấp 15 lần so với huyết tương của nó. Khả năng tập trung của thận động vật có vú phát sinh từ cơ chế nhân lên ngược dòng được thực hiện nhờ sự sắp xếp giải phẫu của quai Henle. Thuật ngữ "ngược dòng" đề cập đến các hướng đối lập trong đó chất lỏng trong ống ở các chi đi lên và đi xuống chảy qua. Thuật ngữ "số nhân" đề cập đến khả năng của hệ thống này trong việc tạo ra một gradient nồng độ chất tan trong tủy thận. Quai Henle không tự tạo ra nước tiểu đậm đặc; đúng hơn, chúng làm tăng độ thẩm thấu của dịch ngoại bào trong tủy theo

mức độ tăng dần. Ví dụ, ở người, dịch ngoại bào ở đỉnh tủy giáp vỏ não sẽ có nồng độ khoảng 300 mosm/L (nồng độ trong huyết tương). Nhưng ở phần dưới cùng của hành não, nơi các quai Henle xoắn như kẹp tóc, dịch ngoại bào có thể là 1.200 mosm/L (xem Hình 52.10). Làm thế nào các vòng lặp tạo ra hiệu ứng này? Các tế bào tạo nên các đoạn khác nhau của quai Henle khác nhau về mặt giải phẫu và chức năng. Tế bào của nhánh xuống và tế bào ban đầu của nhánh lên mỏng, không có vi nhung mao và ít ty thể. Chúng không chuyên dụng cho việc vận chuyển. Khi đi lên nhánh lên, các tế bào trở nên chuyên biệt cho hoạt động vận chuyển tích cực. Những tế bào này dày và có nhiều ty thể. Theo đó, các đoạn của quai Henle được gọi là chi xuống mỏng, chi lên mỏng và chi lên dày (Hình 52.10).Cơ chế nhân lên ngược dòng có thể được hiểu dễ dàng hơn bằng cách trước tiên xem xét các sự kiện xảy ra ở nhánh lên dày (Hình 52.10, lưu ý 1). Các tế bào của nhánh lên dày tái hấp thu Na+ và Cl_ từ dịch ống thận và di chuyển nó vào dịch kẽ. (Trong phần thảo luận sau đây, chúng ta sẽ phân biệt giữa hai thành phần của dịch ngoại bào - huyết tương và dịch kẽ.) Phần dày lên không thấm nước, do đó sự tái hấp thu Na+ và CL từ dịch ống thận tăng lên. nồng độ của các chất hòa tan đó trong dịch kẽ xung quanh

52.5 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? 1083 300 400 CD ~o 500 [d CD 3 CD 600 CD CD Â£ 700 o E CD o 800 E, |? 900 a5 o E CD O 1000 1100 1200 Huyết tương (300 mosm/l) Ống lượn gần Ống lượn xa Ống lượn xa Đi tới Hướng dẫn Hoạt hình 52.1 The Mammian Kidney Lifel 0e.com/at52. 1 Dòng khuếch tán hoặc dòng thẩm thấu Vận chuyển chủ động Dòng chất lỏng Ống góp Phần lên dày của quai Henle vận chuyển NaCI từ dịch lọc đến dịch kẽ. Bởi vì vùng này không thấm nước nên H20 không thể đi theo và do đó NaCI tích tụ trong dịch kẽ của tủy thận. Chất lỏng chảy xuống ống góp ít cô đặc hơn chất lỏng kẽ xung quanh, do đó nước được rút ra theo phương pháp thẩm thấu. ly Phần dưới của ống góp có khả năng thấm urê, urê khuếch tán vào dịch kẽ và được tái sử dụng, do đó làm tăng thêm gradient nồng độ trong tủy. Kết quả là độ thẩm thấu cao hơn của dịch kẽ gây ra sự tái hấp thu thẩm thấu nước từ nhánh xuống mỏng của quai Henle, do đó tập trung dịch ống thận đi vào nhánh lên. Thành phần dịch ống thận được kiểm soát chặt chẽ bằng cách bài tiết và hấp thu các chất hòa tan ở ống lượn xa. ty Nước được tái hấp thu từ nhánh xuống của quai Henle và ống góp rời khỏi tủy qua ống dẫn tinh. Nước tiểu (1 200 mosm/l) 52.10 Cô đặc nước tiểu Cơ chế nhân dòng ngược cho phép thận của động vật có vú tạo ra nước tiểu đậm đặc hơn nhiều so với huyết tương. Thành phần - chứ không phải nồng độ - của dịch lọc được thay đổi bởi ống lượn gần, tái hấp thu các phân tử có giá trị (bao gồm cả NaCI). Sự tái hấp thu nước lớn diễn ra theo phương pháp thẩm thấu. Nồng độ nước tiểu làm giảm nồng độ dịch ống đi vào ống lượn xa. Ngược lại, nhánh xuống mỏng có khả năng thấm nước cao nhưng không thấm Na+ và Cl-. Vì dịch kẽ cục bộ đã được cô đặc hơn bởi Na+ và Cl- được tái hấp thu từ nhánh lên dày lân cận, nước được rút ra theo phương pháp thẩm thấu từ dịch ở nhánh xuống. Do đó, dịch ở nhánh xuống trở nên cô đặc hơn khi nó chảy về phía vòng kẹp tóc ở đáy tủy thận (Hình 52.10, lưu ý 2). chất bắt đầu ở nhánh lên dày của quai Henle, nơi tái hấp thu NaCI nhưng không thấm được H20. Một số NaCI được tái hấp thu đi vào nhánh xuống và do đó bị giữ lại trong tủy thận, tạo ra sự chênh lệch nồng độ trong dịch kẽ. Khi nước tiểu trong ống góp đi qua gradient nồng độ này, nó có thể mất nước về mặt thẩm thấu và trở nên cô đặc cao độ. Chi tăng dần mỏng, giống như chi tăng dần dày, không thấm nước. Tuy nhiên, nó có khả năng thấm Na+ và Cl-.Khi dịch tập trung ở ống thận chảy lên nhánh lên mỏng, nó đậm đặc hơn dịch kẽ xung quanh, do đó Na+ và Cl- khuếch tán ra ngoài. Khi dịch ống thận đến phần dày lên, vận chuyển tích cực tiếp tục di chuyển Na+ và Cl- từ dịch ống thận đến dịch kẽ. Kết quả của các quá trình được mô tả ở trên là dịch ống thận đi đến ống lượn xa ít cô đặc hơn huyết tương (Hình 52.10, lưu ý 3) và các chất hòa tan


300
300
300
300
300
400
500
600
700
800
(300 mosm/l)
Glomerulus
Blood in
Blood out
NaCl
H_2O
Outer medulla
H_2O
H_2O
H_2O
H_2O
H_2O
Vasa recta
5
ty (mosm/l) of the tissue fluids

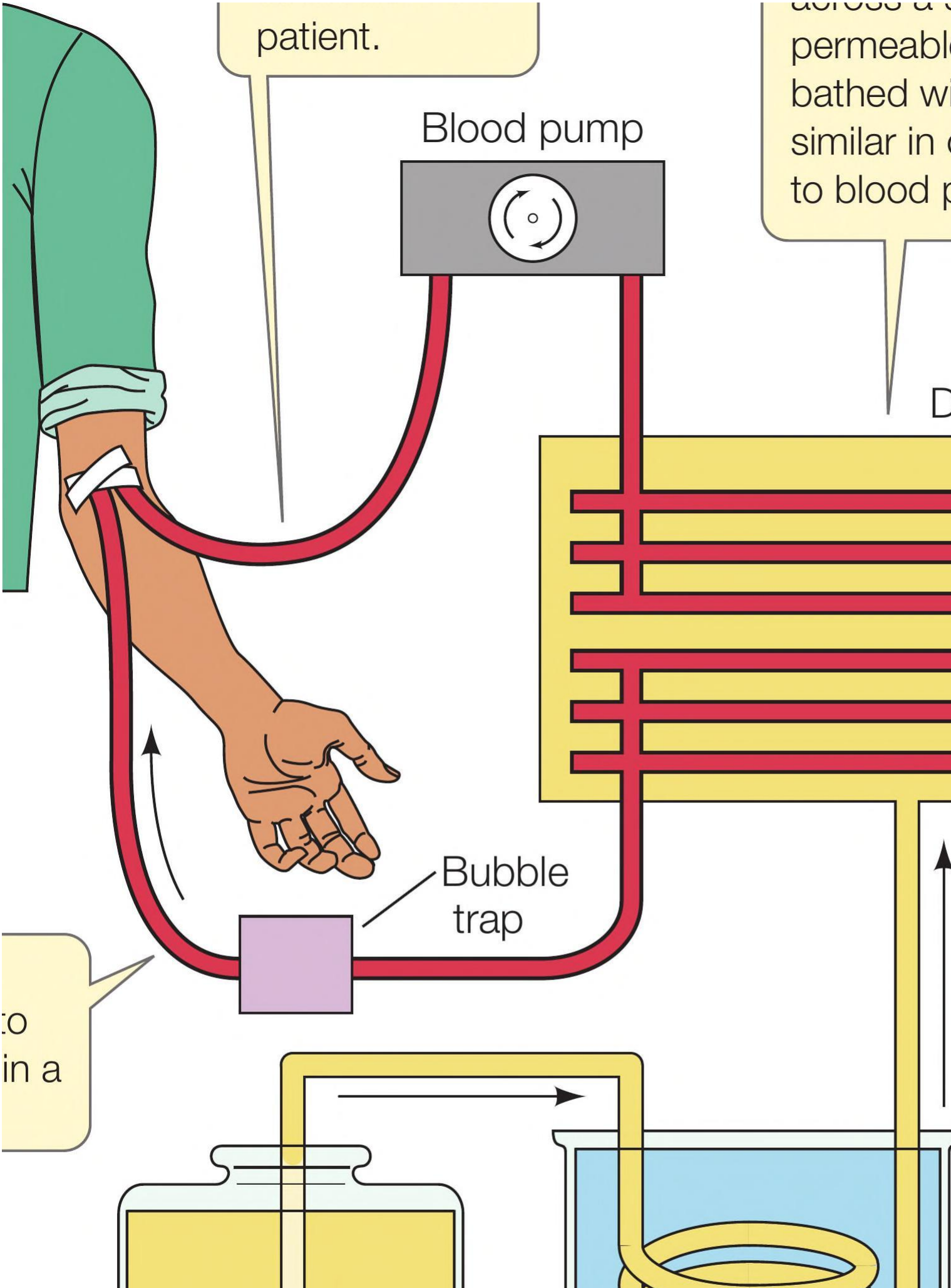
1084 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ còn sót lại trong tủy thận đã tạo ra một gradient nồng độ trong dịch kẽ của tủy thận (được biểu thị bằng gradient màu nền trong Hình 52.10). Bạn có thể thắc mắc tại sao dòng máu chảy qua tủy không làm mất đi gradient nồng độ được thiết lập bởi quai Henle. Sự sắp xếp song song của các mao mạch quanh ống đi lên và đi xuống - mạch thẳng - trong tủy giúp duy trì gradient nồng độ trong tủy. Những mạo mạch này có khả năng thấm cả muối và nước. Do đó, khi máu chảy xuống nhánh xuống của mạch thẳng vào dịch kẽ ngày càng đậm đặc của hành não, nó sẽ mất nước và thu được các chất hòa tan. Khi máu chảy lên từ đáy hành tủy ở nhánh lên của mạch thẳng, điều ngược lại xảy ra (tăng nước và mất chất hòa tan) vì lúc này máu cô đặc hơn dịch kẽ xung quanh (Hình 52.10, ghi chú 4- 6). Động lực của sự trao đổi ngược dòng muối và nước giữa máu trong mạch thẳng và dịch kẽ dẫn đến ít thay đổi thực sự trong thành phần của dịch kẽ trong hành não. Tính thấm nước của ống thận phụ thuộc vào các kênh dẫn nước. Chúng tôi đã lưu ý rằng một số vùng ống thận, chẳng hạn như PCT, có khả năng thấm nước cao trong khi những vùng khác, chẳng hạn như nhánh lên dày của quai Henle, lại không thấm nước. Điều gì gây ra những khác biệt về tính thấm nước ở các vùng khác nhau của nephron? Aquaporin là một loại protein màng tạo thành các kênh dẫn nước (xem Phần 6.3). Các vùng của nephron có khả năng thấm nước cao có số lượng aquaporin nhiều hơn. Do đó, aquaporin có nhiều trong các tế bào PCT ở thận và ở các nhánh xuống của quai Henle, nhưng không có ở các nhánh lên của quai Henle. Là một lưu ý tiến hóa thú vị, aquaporin cũng rất quan trọng trong việc duy trì cân bằng nước ở động vật lưỡng cư. Khi không ở trong môi trường nước, nhiều loài lưỡng cư có thể lấy nước từ chất nền ẩm vì chúng có aquaporin trong tế bào biểu mô của da bụng. Do đó nước có thể xuyên qua da của chúng vào dịch kẽ bằng thẩm thấu. Ống lượn xa điều chỉnh thành phần của nước tiểu. Phần đầu tiên của ống lượn xa tương tự như nhánh lên dày của quai Henle. Na+ và Cl- được vận chuyển ra khỏi dịch ống và nước không thể đi theo. Kết quả là dịch ống thận càng trở nên loãng hơn. Tuy nhiên, các phần sau của ống lượn xa có thể thấm nước và nước có thể được hút theo phương pháp thẩm thấu từ ống thận vào dịch kẽ. Khi dịch ống thận chảy từ ống lượn xa đến ống góp, nó có thể thấp hơn hoặc bằng áp suất thẩm thấu của huyết tương máu.Một chức năng quan trọng của ống lượn xa là điều chỉnh thành phần ion của nước tiểu. Mặc dù sự tái hấp thu số lượng lớn các chất như canxi, photphat, bicarbonate và kali xảy ra ở ống lượn gần, nhưng sự thay đổi nồng độ của các chất này xảy ra ở ống lượn xa. Ví dụ, trong trường hợp kali, nếu một người bị thiếu kali, ion này sẽ được tái hấp thu ở ống lượn xa, nhưng nếu một người có nhiều kali, ion này sẽ được tiết ra ở ống lượn xa. Như chúng ta sẽ thấy dưới đây, sự trao đổi K+ này được kiểm soát bởi hormone aldosterone. Một ví dụ khác là sự tái hấp thu Ca2+ ở ống lượn xa, được kiểm soát bởi hoạt động của vitamin D. Sự điều chỉnh thành phần nước tiểu tiếp tục diễn ra trong ống góp. Như bạn có thể tưởng tượng, danh sách các chất vận chuyển ion ở ống lượn xa rất lớn. Nước tiểu tập trung trong ống góp Dịch ống dẫn vào ống góp có nồng độ chất tan tương đương với huyết tương, nhưng thành phần chất tan của nó khác biệt đáng kể so với huyết tương. Chất tan chính trong dịch ống thận bây giờ là urê, vì muối đã được tái hấp thu trước đó ở nephron. Khi dịch ống thận chảy xuống ống góp, nó sẽ mất nước về mặt thẩm thấu vào dịch kẽ và nước đó quay trở lại hệ tuần hoàn qua ống dẫn tinh (xem Hình 52.10, lưu ý 4). Sự chênh lệch nồng độ được thiết lập trong tủy thận nhờ hoạt động nhân lên ngược dòng của quai Henle tạo ra điện thế thẩm thấu rút nước từ ống góp. Các ống góp bắt đầu ở vỏ thận và chạy qua tủy thận trước khi đổ vào niệu quản ở đầu chóp thận. Trong hành trình này, nồng độ chất tan của dịch kẽ xung quanh tăng lên và ngày càng nhiều nước có thể được hấp thụ từ nước tiểu trong ống góp. Khi đến niệu quản, nước tiểu có thể trở nên cô đặc hơn, với urê là chất tan chính. Khi nước được rút ra khỏi ống góp, một số urê cũng rò rỉ vào dịch kẽ tủy, làm tăng thêm khả năng thẩm thấu của nó. Urê này khuếch tán trở lại quai Henle và được đưa trở lại ống góp. Việc tái sử dụng urê trong tủy thận góp phần đáng kể vào gradient nồng độ và do đó khả năng cô đặc nước tiểu trong ống góp của thận. Khả năng cô đặc nước tiểu của động vật có vú được xác định bởi gradient nồng độ tối đa mà nó có thể thiết lập trong tủy thận. Thận giúp điều chỉnh cân bằng axit-bazơ Bên cạnh việc điều chỉnh cân bằng muối, nước và bài tiết chất thải nitơ, thận còn có một vai trò quan trọng khác: điều chỉnh nồng độ ion hydro (pH) của dịch ngoại bào. pH là một biến quan trọng vì nó ảnh hưởng đến cấu trúc và chức năng của protein.Một cách để giảm thiểu sự thay đổi độ pH trong dung dịch hóa học là thêm chất đệm - một chất có thể hấp thụ hoặc giải phóng các ion hydro (xem Phần 2.4). Chất đệm chính trong máu là ion bicarbonate (HC03_; xem Hình 49.14) được hình thành từ sự phân ly của axit cacbonic, chất này được hình thành do quá trình hydrat hóa C02 theo phản ứng cân bằng sau: co2 + h2o h2co3 ^ h+ + hco3

52.5 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? 1085 (A) | Na+ và HC03 được lọc ở cầu thận. Tế bào ống thận tiết H+ để đổi lấy Na+ 0 Na+/HC03_ vận chuyển Na+ và HC03- qua màng đáy tế bào ống thận. Ống thận Lòng ống thận ra C02 được hình thành do phản ứng của HC03- và H+ và khuếch tán vào tế bào ống thận. Q C02 được chuyển trở lại thành HC03- trong tế bào ống thận. Mao mạch máu (B) Lòng ống thận Nếu tế bào ống thận Glutamine Máu dịch kẽ mao mạch 52.11 Thận bài tiết Axit và bazơ bảo tồn (A) Ion bicarbonate được lọc ra khỏi máu ở cầu thận và tế bào ống thận tiết ra ion hydro vào ống thận dịch. Trong ống thận, bicarbonate được lọc sẽ đệm các ion hydro được tiết ra và giữ cho nước tiểu không trở nên quá axit. C02 được hình thành do phản ứng của bicarbonate và ion hydro được các tế bào ống thận chuyển trở lại thành bicarbonate và vận chuyển trở lại dịch kẽ. (B) Sự bài tiết amoniac (NH3) của tế bào ống thận cũng rất quan trọng đối với sự cân bằng axit-bazơ. Từ phương trình này, bạn có thể thấy rằng nếu thêm các ion hydro dư vào hỗn hợp phản ứng này, phản ứng sẽ chuyển sang trái và hấp thụ lượng H+ dư. Tuy nhiên, nếu các ion hydro được loại bỏ khỏi hỗn hợp phản ứng, phản ứng sẽ chuyển sang bên phải và cung cấp nhiều H+ hơn. Hệ thống đệm HC03_ rất quan trọng trong việc kiểm soát độ pH của máu và do đó của dịch kẽ vì phản ứng có thể bị đẩy sang phải và kéo sang trái về mặt sinh lý. Phổi kiểm soát nồng độ C02 trong máu, do đó làm thay đổi phần axit của phản ứng. C02 được coi là phần axit của phản ứng vì nếu bạn thêm C02 bổ sung, phản ứng sẽ dịch chuyển sang phải, tạo ra nhiều ion H+ hơn. Thận kiểm soát phần bazơ của phản ứng bằng cách loại bỏ H+ khỏi máu và trả lại HC03_ cho máu. Điều này xảy ra như thế nào? HC03_ được lọc ở cầu thận và do đó hiện diện trong dịch ống thận. Tế bào ống thận vận chuyển H+ vào dịch ống để đổi lấy Na+. Trong ống thận, H+ bài tiết kết hợp với HC03_ đã lọc để tạo ra H2C03, sau đó phân ly thành H20 và C02. C02 khuếch tán vào các tế bào ống thận, nơi có sự hiện diện của enzyme carbonic anhydrase, nó tạo ra HC03- được vận chuyển ra khỏi đầu đáy của tế bào vào dịch kẽ và sau đó vào máu (Hình 52.1 1 A). Do đó, với mỗi H+ được tiết vào dịch ống thận, một ion HC03_ sẽ được giải phóng vào máu. Một cơ chế khác bài tiết H+ và tái hấp thu HC03- liên quan đến amoniac (NH3). Sự chuyển hóa glutamine trong tế bào ống thận tạo ra NH3 và HC03- (Hình 52.1 1 B). HC03” được tái hấp thu vào dịch kẽ. NH3 được vận chuyển vào dịch ống thận và kết hợp với H+ tạo thành amoni (NH4+), được bài tiết qua nước tiểu. Quá trình này dẫn đến sự bài tiết ròng H+ ra khỏi cơ thể.NH3 được vận chuyển vào ống thận bằng chất vận chuyển NH3 đã được đặc trưng gần đây trong nỗ lực xác định các protein mới đến từ trình tự của bộ gen người và các bộ gen khác (Hình 52.12). Suy thận được điều trị bằng lọc máu. Mất chức năng thận (suy thận) dẫn đến giữ muối và nước (do đó huyết áp cao), giữ lại urê (ngộ độc ure huyết) và giảm độ pH (nhiễm toan). Người bị suy thận hoàn toàn sẽ chết trong vòng 2 tuần nếu không được điều trị. Một phương pháp điều trị quyết liệt nhưng rất thành công là ghép thận, nhưng thường cần phải duy trì bệnh nhân trong thời gian dài.

1086 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ NVESTIGATINGLIFE ^^^^H 52.12 Một chất vận chuyển amoni trong ống thận? Một cách quan trọng mà thận bài tiết các ion hydro và đệm máu là tiết ra amoniac (NH3) vào ống thận. Người ta cho rằng amoniac chỉ khuếch tán vào ống thận cho đến khi chức năng của Rhcg, một loại protein thuộc họ kháng nguyên máu Rh được phát hiện. Thí nghiệm này đã chứng minh rằng việc mất gen Rhcg ở chuột làm suy giảm khả năng cân bằng độ pH trong máu bằng cách bài tiết lượng H+ dư thừa (dưới dạng amoni)3 GIẢ THUYẾT Protein Rhcg là chất vận chuyển amoniac và rất quan trọng đối với vai trò của thận trong cân bằng axit-bazơ. Phương pháp 1. Tạo dòng chuột có gen mã hóa Rhcg bị loại bỏ (xem Mục 18.4). 2. Đo pH máu ban đầu, nồng độ bicarbonate huyết tương (HCOs~) và nồng độ amoni (NH4+) trong nước tiểu ở chuột thí nghiệm và chuột đối chứng (loại hoang dã). 3. Trong 6 ngày, cho uống nước có chứa axit nhẹ để kiểm soát chuột và chuột bị loại bỏ Rhcg. 4. Đo ba biến số (xem mục 2 ở trên) vào ngày thứ 2 và thứ 6. Kết quả Axit ăn vào làm cho độ pH trong máu của cả hai nhóm trở nên axit hơn, nhưng đến ngày thứ 6, chuột hoang dã có thể thiết lập lại cân bằng axit-bazơ . Trong suốt thí nghiệm, chuột hoang dã bài tiết nhiều amoni (tức là nhiều H+) qua nước tiểu hơn so với chuột bị loại 350 |r 300 | 250 tôi 200 tôi 150 con chuột làm. Đến ngày thứ 6, khả năng đệm máu của chuột hoang dã bằng cách bài tiết H+ dưới dạng amoni dẫn đến mức bicarbonate trong máu trở lại bình thường. 100 KẾT LUẬN Việc thiếu protein Rhcg chức năng làm suy yếu khả năng tiết ra các ion amoni trong nước tiểu của chuột, do đó hạn chế khả năng điều chỉnh cân bằng axit-bazơ. Protein này có lẽ là chất vận chuyển amoniac trong ống thận. Truy cập BioPortal để thảo luận và các liên kết có liên quan về tất cả các số liệu ĐIỀU TRA CUỘC SỐNG. Biver, S. và cộng sự. 2008.

Thiên nhiên 456: 339-343. thời gian đáng kể trong thời gian chờ đợi có một quả thận. Vì vậy, thận nhân tạo hay máy lọc máu thận là phương thức điều trị thiết yếu. Trong máy lọc máu, máu của bệnh nhân chảy qua nhiều kênh nhỏ làm từ màng bán thấm (Hình 52.1 3). Dung dịch lọc máu chảy sang phía bên kia của các màng này, qua đó các phân tử nhỏ có thể khuếch tán. Các phân tử và ion khuếch tán từ vùng có nồng độ cao hơn đến vùng có nồng độ thấp hơn, do đó thành phần của dịch lọc rất quan trọng. Nồng độ của các phân tử hoặc ion cần được bảo toàn phải ở cùng nồng độ trong dịch lọc như trong máu. Nồng độ các phân tử và ion cần loại bỏ khỏi máu trong dịch lọc máu bằng 0. Tổng tiềm năng thẩm thấu của dịch lọc phải bằng huyết tương. Khoảng 500 ml máu của bệnh nhân được đưa vào máy lọc máu cùng một lúc và thiết bị xử lý vài trăm ml máu mỗi phút.Một bệnh nhân không có chức năng thận phải chạy thận nhân tạo từ 4 đến 6 giờ, ba lần một tuần. RECAP Cấu trúc giải phẫu của các nephron giúp thận của động vật có vú có thể tạo ra nước tiểu đậm đặc hơn máu, do đó tiết kiệm nước để duy trì thể tích dịch ngoại bào. Sự tái hấp thu số lượng lớn muối, các chất hòa tan có giá trị khác và nước diễn ra ở ống lượn gần. Quai Henle hoạt động như một hệ số nhân ngược dòng, tạo ra sự chênh lệch nồng độ của dịch kẽ trong tủy thận. Các ống góp chạy qua tủy thận và mất nước theo phương pháp thẩm thấu vào dịch kẽ xung quanh, cô đặc nước tiểu. • Giải thích cơ chế nhân lên ngược dòng của nephron khiến thận có thể tạo thành nước tiểu cô đặc như thế nào. Xem trang 1082-1083 và Hình 52.10 – Tại sao máu chảy qua thận không rửa trôi gradient nồng độ trong tủy? Xem trang. 1082 và Hình 52.10 â€¢ Thận góp phần cân bằng axit-bazơ như thế nào? Xem trang 1085-1086 và Hình 52.11 và 52.12

52.6 Chức năng thận được điều hòa như thế nào? 1087 Máu động mạch được lấy từ bệnh nhân. Máu được thẩm tách qua màng bán thấm được ngâm trong dung dịch có thành phần tương tự như huyết tương. Q Máu được đưa trở lại cơ thể qua tĩnh mạch. Dung dịch lọc máu mới Tắm ở nhiệt độ không đổi Thận góp phần cân bằng nội môi theo nhiều cách, bao gồm điều chỉnh thể tích dịch ngoại bào, duy trì nồng độ thẩm thấu và thành phần ion của dịch ngoại bào và điều chỉnh độ pH. Như chúng ta sẽ thấy tiếp theo, thận cũng đóng vai trò chính trong việc điều hòa huyết áp. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? Một số cơ chế điều tiết tác động lên thận để duy trì huyết áp, độ thẩm thấu của máu và thành phần máu. Chúng ta sẽ thảo luận riêng về các cơ chế này nhưng hãy nhớ rằng chúng luôn phối hợp với nhau. Mức lọc cầu thận được điều hòa Nếu thận ngừng lọc máu, chúng không thể thực hiện bất kỳ chức năng nào của mình. Việc duy trì mức lọc cầu thận (GFR) không đổi phụ thuộc vào lượng máu cung cấp đầy đủ cho thận ở mức huyết áp phù hợp. Động mạch thận thường đưa máu đến thận với áp suất cao vì chúng là nhánh sớm của động mạch chủ. Ngoài ra, cơ chế tự điều hòa đảm bảo cung cấp đủ máu và huyết áp cho chức năng thận bất kể điều gì đang xảy ra ở nơi khác trong cơ thể. Sự điều chỉnh tự điều hòa của thận sẽ bù đắp cho sự giảm cung lượng tim hoặc giảm huyết áp để GFR không đổi. Dung dịch lọc máu đã qua sử dụng có chứa chất thải trao đổi chất sẽ bị loại bỏ. 52.13 Chạy thận Bệnh nhân suy thận có thể được lọc máu khỏi chất thải bằng máy lọc máu thận. Máu chảy qua các kênh của màng bán thấm cho phép khuếch tán các phân tử chất thải từ máu vào dịch lọc máu. Một cơ chế tự điều hòa là sự giãn nở (giãn nở) của các tiểu động mạch thận hướng tâm khi huyết áp giảm. Sự giãn nở này làm giảm sức cản ở các tiểu động mạch và giúp duy trì huyết áp ở cầu thận. Nếu sự giãn nở của động mạch không giữ được GFR giảm, thận sẽ giải phóng một loại enzyme, renin, vào máu. Renin chuyển đổi một protein lưu thông, angiotensinogen, thành angiotensin I, sau đó được tác động bởi enzyme chuyển angiotensin (ACE) để tạo thành hormone hoạt động angiotensin II, hay đơn giản là angiotensin (Hình 52.14). Angiotensin có một số tác dụng giúp phục hồi GFR về mức bình thường: • Nó làm co các tiểu động mạch thận đi, tăng sức cản cho máu rời cầu thận. Giống như đặt một ngón tay lên đầu vòi tưới vườn, sự hạn chế thoát nước này làm tăng huyết áp trong mao mạch cầu thận. “Nó làm co các mạch máu ngoại vi khắp cơ thể, một hành động làm tăng huyết áp. - Nó kích thích vỏ thượng thận tiết ra hormone aldosterone. Aldosterone kích thích tái hấp thu natri ở thận,làm cho quá trình tái hấp thu nước của nó hiệu quả hơn. Tăng cường tái hấp thu nước giúp duy trì lượng máu và do đó huyết áp. - Nó tác động lên não để kích thích cơn khát. Lượng nước uống vào tăng lên khi khát làm tăng thể tích máu và huyết áp. Do đó, hệ thống renin-angiotensin-aldosterone, hay RAAS, điều phối nhiều phản ứng để duy trì huyết áp và chức năng thận. Sự điều hòa GFR sử dụng thông tin phản hồi từ ống lượn xa. Một đặc điểm giải phẫu đáng chú ý của nephron là nơi ống thận của nó quay trở lại vỏ não và trở thành ống lượn xa.


patient.
Blood pump
permeable
bathed wi
similar in
to blood
Bubble
trap
to
in a

1088 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ Nephron Nếu GFR thấp, dòng dịch lọc qua nephron chậm và nhiều NaCI được tái hấp thu hơn.. Cầu thận, nang Bowman Động mạch hướng tâm Ống lượn gần 52.14 Renin-Angiotensin-Aldosterone Hệ thống giúp điều chỉnh GFR Khi mức lọc cầu thận (GFR) giảm, dịch ở ống thận chảy chậm hơn qua quai Henle, nhiều NaCI được tái hấp thu từ nhánh lên dày và dịch đến ống lượn xa sẽ loãng hơn. Chất lỏng loãng ở ống lượn xa (nơi nó tiếp xúc với các tiểu động mạch cầu thận hướng tâm và ly tâm) kích thích giải phóng enzyme renin vào tuần hoàn. Renin bắt đầu một loạt các sự kiện phối hợp với nhau để tăng thể tích máu, huyết áp và GFR. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 52.2 Điều hòa thận Lifel 0e.com/at52.2 ...làm cho chất lỏng ở ống lượn xa loãng hơn. Các tế bào Macula densa ở ống lượn xa Trong đó ống lượn xa tiếp xúc với các tiểu động mạch cầu thận, các tế bào ống thận chuyên biệt (macula densa) phản ứng với chất lỏng loãng bằng cách ra tín hiệu cho các tế bào lân cận tiểu động mạch cầu thận hướng tâm để giải phóng renin. Động mạch đi ra Renin Angiotensinogen – Angiotensin Renin trong máu chuyển hóa một prohormone tuần hoàn, angiotensinogen, thành angiotensin I. 1Angiotensin I – Angiotensin II I Angiotensin i i I Kích thích Kích thích tuyến thượng thận Kích thích vỏ não khát để giải phóng aldosterone ngoại biên co mạch (s^ Angiotensin tuần hoàn enzyme chuyển (ACE) được sản xuất ở phổi và thận chuyển đổi angiotensin I thành angiotensin II, hay đơn giản là angiotensin.(Các) Angiotensin làm tăng GFR thông qua một số cơ chế, bao gồm cả sự co thắt các tiểu động mạch cầu thận đi. Aldosterone làm tăng tái hấp thu Na+ ở ống lượn phức tạp, nó tạo ra sự tiếp xúc với các tiểu động mạch hướng tâm và tiểu động mạch đi của cầu thận. Tại vị trí này, các tế bào của ống thận được biến đổi để tạo thành một cấu trúc gọi là macula densa (xem Hình 52.14), và các tế bào tiểu động mạch cũng được biến đổi và được gọi là các tế bào cạnh cầu thận. các tế bào cảm nhận được nồng độ NaCl trong dịch đi vào ống lượn xa. Nếu mức lọc cầu thận cao, dòng chảy qua quai Henle cao và các tế bào của nhánh dày lên không thể tái hấp thu toàn bộ NaCl đi qua nó. Nếu GFR thấp, dòng chảy qua quai Henle chậm hơn và các tế bào của nhánh dày lên có thể tái hấp thu nhiều NaCI hơn. Nếu mức NaCI ở ống lượn xa giảm xuống quá thấp, các tế bào macula densa sẽ báo hiệu cho các tế bào cận cầu thận giải phóng renin và kích hoạt phản ứng RAAS. Do đó, nồng độ NaCl trong dịch đi qua macula densa là một chức năng của GFR và là thông tin cho phép kiểm soát tốt hệ thống RAAS. Độ thẩm thấu máu và huyết áp được điều hòa bởi ADH. Các tế bào ở vùng dưới đồi có thể kích thích giải phóng một loại hormone gọi là hormone chống bài niệu (ADH,còn gọi là vasopressin) từ tuyến yên sau. ADH có thể tác động lên các tế bào của ống góp để đưa aquaporin (kênh nước) vào màng sinh chất của chúng. Aquaporin làm tăng tính thấm của các màng này với nước, và do đó nhiều nước được tái hấp thu từ dịch ống góp vào các khoảng kẽ của tủy thận. Mức ADH lưu hành càng cao thì số lượng aquaporin càng nhiều. Nhiều yếu tố khác nhau có thể kích thích hoặc ức chế sự giải phóng ADH. Tầm quan trọng chủ yếu đối với chức năng thận là các thụ thể thẩm thấu theo dõi độ thẩm thấu của máu và các thụ thể căng theo dõi huyết áp (Hình 52.15). Các tế bào thần kinh thụ cảm thẩm thấu ở vùng dưới đồi được kích hoạt nhờ sự gia tăng áp suất thẩm thấu của máu và chúng làm tăng giải phóng ADH. ADH giúp điều chỉnh độ thẩm thấu của máu bằng cách kiểm soát sự tái hấp thu nước. Các thụ thể thẩm thấu cũng kích thích cơn khát. Kết quả là việc giữ nước và lượng nước uống vào sẽ làm loãng máu khi chúng làm tăng thể tích máu. Các thụ thể căng ra ở thành động mạch chủ và động mạch cảnh (xem Hình 50.19) phát hiện sự gia tăng huyết áp sẽ ức chế giải phóng ADH. Khi ADH lưu thông ít hơn, nước được tái hấp thu ít hơn, làm giảm thể tích máu và do đó có tác dụng hạ huyết áp. Nếu huyết áp giảm, như khi bạn mất lượng máu do xuất huyết hoặc mất nước bay hơi quá mức.

52.6 Chức năng thận được điều hòa như thế nào? 1089 Độ thẩm thấu máu Osmoreceptors ở tho h\/nnthQbmi iq LI lo 1 lypULI IcilcU 1 lUo phát hiện sự gia tăng độ thẩm thấu và kích thích giải phóng ADH Thận bài tiết các chất hòa tan và tái hấp thu H20 làm giảm độ thẩm thấu của máu t Ở thận: ADH làm tăng tính thấm của tế bào ống góp và các tế bào ống lượn xa đến vùng dưới đồi H20 Huyết áp Tăng huyết áp i Các thụ thể căng trong động mạch chủ và động mạch cảnh phát hiện sự tăng huyết áp và ức chế giải phóng ADH Giảm huyết áp làm giảm sự ức chế và thúc đẩy giải phóng ADH Giảm huyết áp Giải phóng ADH trong máu Tái hấp thu nước giúp duy trì lượng máu và huyết áp 52.15 Hormon chống bài niệu làm tăng huyết áp và thúc đẩy tái hấp thu nước ADH được tạo ra bởi các tế bào thần kinh ở vùng dưới đồi và được giải phóng từ các đầu dây thần kinh ở tuyến yên sau. Sự giải phóng ADH được kích thích bởi các thụ thể thẩm thấu vùng dưới đồi và bị ức chế bởi các thụ thể căng trong các động mạch lớn. Đường màu đỏ biểu thị hành động ức chế; đường màu xanh

lá cây cho thấy hành động kích thích. hoạt động của các thụ thể căng ở động mạch chủ và động mạch cảnh giảm. Đầu vào thông qua các dây thần kinh sọ đến vùng dưới đồi từ các thụ thể này sẽ ức chế sự giải phóng ADH, do đó khi tốc độ bắn của các thụ thể căng này giảm, sự giải phóng ADH sẽ tăng lên. Nhiều ADH hơn dẫn đến tái hấp thu nước hiệu quả hơn và do đó bảo vệ thể tích máu và huyết áp. Rượu ức chế sự giải phóng ADH, giải thích tại sao uống quá nhiều bia lại dẫn đến đi tiểu nhiều và mất nước, góp phần gây ra các triệu chứng nôn nao. Như đã đề cập trước đó, sự hiện diện của aquaporin trong màng plasma quyết định tính thấm nước của chúng. Aquaporin đóng một vai trò quan trọng và duy nhất trong ống góp. Một số thành viên thuộc họ kênh nước aquaporin được tìm thấy trong màng sinh chất của các tế bào ở ống lượn xa. Ít nhất hai aquaporin (AQP-3 và AQP-4) được định vị ở màng đáy (đối diện với các mạch máu). Một aquaporin khác, được gọi là AQP-2, được tìm thấy trong màng tế bào đỉnh (đối diện với ống thận). Sự hiện diện của AQP-2 trong các màng này được kiểm soát bởi ADH, như được mô tả trong Hình 52.1 6. NVESTIGATINGLIFE ^^^^^ 52.16 ADH tạo ra sự đưa Aquaporin vào màng huyết tương. Protein Aquaporin làm cho một số vùng của ống thận có khả năng thấm nước. Một aquaporin, AQP-2, chịu trách nhiệm về tính thấm của tế bào ống góp. M. A. Knepper và các đồng nghiệp đã thực hiện một thí nghiệm để tìm hiểu xem hormone chống bài niệu tác động như thế nào lên các protein này để kiểm soát mức độ thấm của tế bào thận.3 GIẢ THUYẾT Hormon chống bài niệu (ADH) kiểm soát vị trí của protein aquaporin. Cách 1. Phân lập ống góp từ thận chuột. 2. Sử dụng phương pháp nhuộm hóa học miễn dịch để định vị aquaporin AQP-2 trong việc thu thập các tế bào ống dẫn khi có và không có sự hiện diện của ADH.Đồng thời định vị các aquaporin sau khi ADH được áp dụng và sau đó được rửa sạch. AQP-3/AQP-4 Tế bào ống góp Bên trong ống góp Không có ADH, AQP-2 chủ yếu được tìm thấy trong màng của các túi nội bào. Với ADH, AQP-2 chủ yếu được tìm thấy trong màng huyết tương của các tế bào ống góp. Sau khi rửa sạch ADH, AQP-2 lại được cô lập trong các túi nội bào. Màng đáy Màng đỉnh 3. Đo độ thấm nước của tế bào ống góp trong ba điều kiện giống nhau. Kết quả 800 Sự thay đổi vị trí AQP-2 đi kèm với sự gia tăng tính thấm của các tế bào ống dẫn. Không Có Sau ADH ADH đào thải ADH KẾT LUẬN Khi không có ADH, AQP-2 được cô lập nội bào. Khi có ADH, các kênh AQP-2 được đưa vào màng sinh chất, làm cho tế bào dễ thấm nước hơn. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aNielsen, S. và cộng sự. 1995. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 92: 1013-1017.

1090 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ Khi nồng độ ADH thấp, chẳng hạn như khi một người được cung cấp đủ nước, hầu hết protein AQP-2 được cô lập trong màng của các túi nội bào và tính thấm của ống góp thấp. Sự gia tăng nồng độ ADH sẽ kích thích sự đưa các túi này cùng với kênh AQP-2 của chúng vào màng tế bào đỉnh. Kết quả là màng trở nên dễ thấm nước hơn. Nước đi vào các tế bào ống góp sẽ đi vào dịch kẽ thông qua các aquaporin ở màng đáy. ADH cũng kích thích tổng hợp protein AQP-2 mới. Do đó, ADH tuần hoàn kiểm soát số lượng kênh nước AQP-2 trong màng sinh chất của các tế bào ống góp, và do đó kiểm soát tính thấm của ống góp với nước. Tim sản xuất ra một loại hormone giúp hạ huyết áp Bạn có thể không nghĩ tim là một cơ quan nội tiết, nhưng thực tế nó là như vậy. Khi lượng máu cao, huyết áp cao, gây căng thẳng cho tim. Trong những điều kiện này, lượng máu tĩnh mạch hồi về tăng lên sẽ làm căng tâm nhĩ của tim. Khi các sợi cơ tâm nhĩ bị kéo căng quá mức, chúng sẽ giải phóng một loại hormone peptide gọi là peptide natriuretic tâm nhĩ (ANP). Hormon peptide này đi vào tuần hoàn và ở thận, nó làm giảm sự tái hấp thu natri. Nếu natri được tái hấp thu ít hơn thì nước được tái hấp thu ít hơn và lượng nước đi vào nước tiểu nhiều hơn. Do đó ANP có tác dụng làm giảm thể tích máu và do đó làm giảm huyết áp. RECAP Lọc cầu thận rất cần thiết cho chức năng thận và được duy trì nhờ cơ chế tự điều hòa. Các cảm biến theo dõi huyết áp và độ thẩm thấu của máu có thể kích thích hoặc ức chế sự giải phóng các hormone điều chỉnh chức năng thận. • Giải thích tại sao GFR giảm dẫn đến tăng angiotensin tuần hoàn và angiotensin phục hồi GFR như thế nào. Xem trang 1087-1088 và Hình 52.14 â€¢ Giải thích tại sao huyết áp giảm hoặc độ thẩm thấu của máu tăng dẫn đến thay đổi tính thấm của ống góp. Xem Hình 52.15 (A) Chuột nhảy sa mạc Vỏ thận Tủy thận Quai Henle (nhiều) (B) Chuột thí nghiệm Vòng của Henle Tủy thận 52.17 Khả năng cô đặc Khả năng cô đặc nước tiểu của thận động vật có vú phụ thuộc vào độ dài của quai thận của nó Henle so với kích thước tổng thể của thận. (A) Thận của chuột nhảy sa mạc có một kim tự tháp thận duy nhất với các quai Henle dài đến mức kim tự tháp kéo dài đến niệu quản (niệu quản không được hiển thị). (B) Một con chuột thí nghiệm bình thường có vòng Henle ngắn

hơn nhiều. — # — Làm thế nào loài gặm nhấm sa mạc và dơi ma cà rồng tạo ra nước tiểu đậm đặc? TRẢ LỜI Như chúng tôi đã mô tả trong câu chuyện mở đầu, một số loài gặm nhấm sa mạc và dơi ma cà rồng bảo tồn nước bằng cách tạo ra nước tiểu có thể đậm đặc hơn máu của chúng tới 15 lần. Trên thực tế, nước tiểu cô đặc đến mức chứa các tinh thể chất tan. Để so sánh, nồng độ tối đa trong nước tiểu của con người gấp khoảng bốn lần nồng độ trong máu.Nhớ lại Phần 52.5 rằng khả năng tạo ra nước tiểu cô đặc của cơ thể động vật có vú phụ thuộc vào gradient nồng độ được thiết lập trong tủy thận bởi các quai Henle. Một sự điều chỉnh quan trọng để tăng gradient nồng độ là tăng chiều dài của quai Henle so với kích thước thận tổng thể. Ví dụ, một số loài chuột nhảy sa mạc nhỏ có quai Henle cực kỳ dài đến nỗi kim tự tháp thận (mỗi quả thận của loài gặm nhấm chỉ có một, trái ngược với con người) kéo dài ra xa khỏi bề mặt lõm của thận và đi vào niệu quản (Hình 1). 52,17). Kết quả là gradient nồng độ lớn sẽ hút phần lớn nước ra khỏi nước tiểu khi nó đi xuống ống góp. Chuột nhảy sa mạc có khả năng bảo tồn nước hiệu quả đến mức chúng có thể tồn tại nhờ lượng nước thải ra từ quá trình chuyển hóa thức ăn của chúng. Thận của dơi ma cà rồng đặc biệt giỏi trong việc cô đặc urê. Trong vòng vài phút sau khi cho ăn, nồng độ urê trong nước tiểu của nó có thể tăng hơn 500 lần.

Hệ thống bài tiết duy trì cân bằng nội môi như thế nào? Hệ thống bài tiết duy trì độ thẩm thấu và thể tích của dịch ngoại bào và loại bỏ các chất thải của quá trình chuyển hóa nitơ thông qua các quá trình lọc, tái hấp thu và bài tiết. Nước tiểu là sản phẩm đầu ra của hệ thống bài tiết. • Không có sự vận chuyển tích cực của nước, do đó nước phải được di chuyển qua màng bằng sự chênh lệch về độ thẩm thấu hoặc áp suất. – Nước đi vào và rời khỏi tế bào bằng thẩm thấu. Để đạt được sự cân bằng nước trong tế bào, động vật phải duy trì độ thẩm thấu của dịch ngoại bào trong phạm vi chấp nhận được. â€¢ Động vật biển có thể là chất điều hòa thẩm thấu hoặc chất điều hòa thẩm thấu. Động vật nước ngọt phải là loài điều hòa thẩm thấu và phải liên tục bài tiết nước và bảo tồn muối. Động vật trên cạn là loài điều hòa thẩm thấu, nhưng bản chất điều hòa của chúng phụ thuộc vào môi trường và lối sống. â € ¢ Ngoài việc điều chỉnh độ thẩm thấu của tế bào và dịch ngoại bào, động vật còn phải điều chỉnh thành phần ion của chúng bằng cách bảo toàn một số ion và tiết ra một số khác. Các tuyến muối thích nghi với việc tiết NaCI. Ôn lại Hình 52.2 52.2^ Động vật bài tiết Nitơ như thế nào? Động vật thủy sinh hít thở nước có thể loại bỏ chất thải chứa nitơ như amoniac bằng cách khuếch tán qua màng mang của chúng. Động vật trên cạn và một số động vật thủy sinh phải giải độc amoniac bằng cách chuyển nó thành urê hoặc axit uric trước khi bài tiết. Ôn lại Hình 52.3 â€¢ Tùy thuộc vào hình thức bài tiết chất thải chứa nitơ, động vật được phân loại thành ammonotelic, ureotelic hoặc uricotelic. tóm tắt chương (52) – Nephron, đơn vị chức năng của thận của động vật có xương sống, bao gồm cầu thận, trong đó máu được lọc, ống thận, sử dụng các quá trình bài tiết tích cực và tái hấp thu để chuyển dịch lọc cầu thận thành nước tiểu. được bài tiết và một hệ thống mao mạch quanh ống thận bao quanh ống thận và hỗ trợ các chức năng bài tiết và tái hấp thu của ống thận. Ôn lại Hình 52.7, HOẠT ĐỘNG 52.2 Thận của động vật có vú sản xuất nước tiểu cô đặc như thế nào? • Khả năng tập trung của thận động vật có vú là một chức năng giải phẫu của nó, cho phép trao đổi ngược dòng. Ôn lại Hình 52.9 â€¢ Các cầu thận, ống lượn gần và ống lượn xa nằm ở vỏ thận. Một số phân tử được tái hấp thu tích cực từ dịch lọc cầu thận bởi các tế bào ống thận và các phân tử khác được bài tiết tích cực. Các đoạn thẳng của ống thận gọi là quai Henle và ống góp được bố trí song song trong tủy thận. Ôn lại HOẠT ĐỘNG 52.3 â€¢ Muối, nước và các phân tử có giá trị như glucose và axit amin được tái hấp thu ở ống lượn gần mà dịch lọc ở thận không trở nên đậm đặc hơn, mặc dù thành phần của nó thay đổi. • Quai Henle tạo ra sự chênh lệch nồng độ trong dịch kẽ của tủy thận theo cơ chế nhân dòng ngược dòng.Nước tiểu chảy xuống ống góp đến niệu quản được cô đặc nhờ sự tái hấp thu thẩm thấu của nước gây ra bởi gradient nồng độ trong dịch kẽ xung quanh. Ôn lại Hình 52.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 52.1 â€¢ Các ion hydro do ống thận tiết ra được đệm trong nước tiểu nhờ bicarbonate và các hệ thống đệm hóa học khác. Xem lại Hình 52.11, 52.12 Hệ thống bài tiết của Động vật không xương sống hoạt động như thế nào? • Protonephridia của giun dẹp bao gồm các tế bào ngọn lửa và ống bài tiết. Dịch ngoại bào được lọc vào các ống, xử lý dịch lọc để tạo ra nước tiểu loãng. Ôn lại Hình 52.4 â€¢ Ở giun đốt, huyết áp gây ra quá trình lọc máu qua thành mao mạch. Dịch lọc đi vào khoang khoang bụng, nơi nó được hấp thụ bởi metanephridia, chất này làm thay đổi thành phần của dịch lọc bằng cơ chế vận chuyển tích cực. Ôn lại Hình 52.5, HOẠT ĐỘNG 52.1 â€¢ Ống Malpighian của côn trùng nhận ion và chất thải nitơ bằng cách vận chuyển tích cực qua các tế bào ống. Nước theo sau thẩm thấu. Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất

thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại vi, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát nước. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is52com/is52com/is521 Các ion hydro do ống thận tiết ra được đệm trong nước tiểu bằng bicarbonate và các hệ thống đệm hóa học khác. Xem lại Hình 52.11, 52.12 Hệ thống bài tiết của Động vật không xương sống hoạt động như thế nào? • Protonephridia của giun dẹp bao gồm các tế bào ngọn lửa và ống bài tiết. Dịch ngoại bào được lọc vào các ống, xử lý dịch lọc để tạo ra nước tiểu loãng. Ôn lại Hình 52.4 â€¢ Ở giun đốt, huyết áp gây ra quá trình lọc máu qua thành mao mạch. Dịch lọc đi vào khoang khoang bụng, nơi nó được hấp thụ bởi metanephridia, chất này làm thay đổi thành phần của dịch lọc bằng cơ chế vận chuyển tích cực. Ôn lại Hình 52.5, HOẠT ĐỘNG 52.1 â€¢ Ống Malpighian của côn trùng nhận ion và chất thải nitơ bằng cách vận chuyển tích cực qua các tế bào ống. Nước theo sau thẩm thấu. Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? “Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin, gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại biên, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và nồng độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is521 Các ion hydro do ống thận tiết ra được đệm trong nước tiểu bằng bicarbonate và các hệ thống đệm hóa học khác. Xem lại Hình 52.11, 52.12 Hệ thống bài tiết của Động vật không xương sống hoạt động như thế nào? • Protonephridia của giun dẹp bao gồm các tế bào ngọn lửa và ống bài tiết. Dịch ngoại bào được lọc vào các ống, xử lý dịch lọc để tạo ra nước tiểu loãng. Ôn lại Hình 52.4 â€¢ Ở giun đốt, huyết áp gây ra quá trình lọc máu qua thành mao mạch. Dịch lọc đi vào khoang khoang bụng, nơi nó được hấp thụ bởi metanephridia, chất này làm thay đổi thành phần của dịch lọc bằng cơ chế vận chuyển tích cực. Ôn lại Hình 52.5, HOẠT ĐỘNG 52.1 â€¢ Ống Malpighian của côn trùng nhận ion và chất thải nitơ bằng cách vận chuyển tích cực qua các tế bào ống. Nước theo sau thẩm thấu. Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát

và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? “Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin, gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại biên, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và nồng độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is52Dịch ngoại bào được lọc vào các ống, xử lý dịch lọc để tạo ra nước tiểu loãng. Ôn lại Hình 52.4 â€¢ Ở giun đốt, huyết áp gây ra quá trình lọc máu qua thành mao mạch. Dịch lọc đi vào khoang khoang bụng, nơi nó được hấp thụ bởi metanephridia, chất này làm thay đổi thành phần của dịch lọc bằng cơ chế vận chuyển tích cực. Ôn lại Hình 52.5, HOẠT ĐỘNG 52.1 â€¢ Ống Malpighian của côn trùng nhận ion và chất thải nitơ bằng cách vận chuyển tích cực qua các tế bào ống. Nước theo sau thẩm thấu. Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? “Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin, gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại biên, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và nồng độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is52Dịch ngoại bào được lọc vào các ống, xử lý dịch lọc để tạo ra nước tiểu loãng. Ôn lại Hình 52.4 â€¢ Ở giun đốt, huyết áp gây ra quá trình lọc máu qua thành mao mạch. Dịch lọc đi vào khoang khoang bụng, nơi nó được hấp thụ bởi metanephridia, chất này làm thay đổi thành phần của dịch lọc bằng cơ chế vận chuyển tích cực. Ôn lại Hình 52.5, HOẠT ĐỘNG 52.1 â€¢ Ống Malpighian của côn trùng nhận ion và chất thải nitơ bằng cách vận chuyển tích cực qua các tế bào ống. Nước theo sau thẩm thấu. Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? “Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin, gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại biên, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và nồng độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích

thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is52Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại vi, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát nước. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is52Các ion và nước được tái hấp thu từ trực tràng nên côn trùng bài tiết chất thải bán rắn. Xem lại Hình 52.6 Động vật có xương sống duy trì cân bằng muối và nước như thế nào? ¢ Cá xương biển tạo ra ít nước tiểu. Chondrichthyans giữ lại urê và TMAO, do đó độ thẩm thấu của chất dịch cơ thể của chúng vẫn gần với độ thẩm thấu của nước biển. ™ Các loài bò sát và chim có da có khả năng thấm nước thấp và bài tiết chất thải chứa nitơ dưới dạng axit uric ở dạng bán rắn. â€¢ Động vật có vú tiết ra nước tiểu đậm đặc hơn dịch ngoại bào của chúng. Chức năng thận được điều chỉnh như thế nào? “Chức năng thận ở động vật có vú được kiểm soát bởi cơ chế tự điều hòa nhằm duy trì mức lọc cầu thận (GFR) cao liên tục ngay cả khi huyết áp thay đổi. “Một cơ chế tự điều hòa quan trọng là thận giải phóng renin khi huyết áp giảm. Renin kích hoạt angiotensin, gây co tiểu động mạch cầu thận và mạch máu ngoại biên, giải phóng aldosterone (tăng cường tái hấp thu nước) và kích thích khát. Ôn lại Hình 52.14, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 52.2 â€¢ Những thay đổi về huyết áp và nồng độ thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is522 – Những thay đổi về huyết áp và áp suất thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is522 – Những thay đổi về huyết áp và áp suất thẩm thấu ảnh hưởng đến việc giải phóng hormone chống bài niệu (ADH), hormone này kiểm soát tính thấm của ống góp với nước và do đó lượng nước được tái hấp thu từ nước tiểu. ADH kích thích sự biểu hiện và kiểm soát vị trí nội bào của aquaporin, đóng vai trò là kênh dẫn nước trong màng tế bào ống góp. Ôn lại Hình 52.15, 52.16 â€¢ Khi lượng máu về tim tăng lên và làm căng thành tâm nhĩ, peptide lợi niệu tâm nhĩ (ANP) được giải phóng làm tăng bài tiết muối và nước. Xem Hoạt động 52.4 để biết về các hệ cơ quan chính của con người. Đi

tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is52

1092 CHƯƠNG 52 Cân bằng muối, nước và bài tiết nitơ CHƯƠNG ÔN LẠI NHỚ NHỚ HIỂU & ÁP DỤNG 1. Câu nào đúng? Một. Hầu hết các động vật không xương sống ở biển là động vật điều hòa thẩm thấu. b. Tất cả các động vật không xương sống nước ngọt đều là loài thích ứng thẩm thấu. c. Cá xương biển và cá sụn có nồng độ thẩm thấu ngoại bào tương tự nhau. d. Cá nước ngọt là chất điều chỉnh ion. đ. Động vật có vú ở biển lấy nước bằng thẩm thấu. 2. Sự bài tiết chất thải chứa nitơ a. của con người có thể ở dạng urê và axit uric. b. bởi động vật có vú không bao giờ ở dạng axit uric. c. của cá biển chủ yếu ở dạng urê. d. không góp phần vào tính thẩm thấu của nước tiểu. đ. cần nhiều nước hơn nếu chất thải là axit uric khó hòa tan. 3. Vai trò của tế bào nang thận là gì? Một. Chúng ngăn chặn các tế bào hồng cầu và các phân tử lớn xâm nhập vào ống thận. b. Chúng tái hấp thu hầu hết lượng glucose được lọc từ huyết tương. c. Chúng kiểm soát mức lọc cầu thận bằng cách thay đổi sức cản của tiểu động mạch thận. d. Chúng cung cấp một diện tích bề mặt lớn cho sự bài tiết và tái hấp thu ở ống thận. đ. Chúng giải phóng renin khi mức lọc cầu thận giảm. 4. Phần nào của nephron chịu trách nhiệm cho phần lớn sự khác biệt giữa tốc độ lọc cầu thận và tốc độ sản xuất nước tiểu ở động vật có vú? Một. Cầu thận b. Ống lượn gần c. Các vòng của Henle d. Ống lượn xa e. Ống góp 5. Phản ứng nào sau đây không phải là phản ứng được kích thích khi huyết áp giảm mạnh? Một. Co thắt các tiểu động mạch thận hướng tâm b. Tăng giải phóng renin c. Tăng tiết hormone chống bài niệu d. Khát nước tăng e. Co thắt các tiểu động mạch thận đi 6. Những người bị đái tháo đường không kiểm soát được có thể có lượng glucose trong máu rất cao. Tại sao những người như vậy lại có mức độ sản xuất nước tiểu cao? 7. Bệnh nhân cao huyết áp đôi khi được điều trị bằng thuốc ức chế ACE. Giải thích lý do của việc điều trị này. 8. Inulin là một phân tử được lọc ra khỏi cầu thận nhưng không được ống thận tiết ra hoặc tái hấp thu. Nếu bạn tiêm inulin vào động vật và sau một thời gian ngắn đo nồng độ inulin trong máu và nước tiểu của động vật, làm thế nào bạn có thể xác định được mức lọc cầu thận của động vật? Giả sử tốc độ sản xuất nước tiểu là 1 ml mỗi phút. PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 9. Sau khi bạn thực hiện thí nghiệm inulin để đo mức lọc cầu thận, bạn có thể sử dụng thông tin đó như thế nào để xác định xem một chất khác được ống thận tiết ra hay tái hấp thu? Giả sử bạn có thể đo được nồng độ của chất đó trong máu và nước tiểu. Sản xuất nước tiểu vẫn là 1 ml mỗi phút. 10. Acetazolamide là loại thuốc được những người leo núi sử dụng trong thời gian ngắn để giúp họ thích nghi với độ cao. Thuốc là chất ức chế carbonic anhydrase. Trở lại Chương 49,Bạn nghĩ loại thuốc này giúp ích như thế nào trong quá trình thích nghi? Trong bối cảnh của chương này, hãy giải thích tại sao tác dụng phụ của loại thuốc này là đi tiểu thường xuyên. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

Hành vi của động vật CHƯƠNG 53.1 Nguồn gốc của sinh học hành vi là gì? 53.2 Gen ảnh hưởng đến hành vi như thế nào? 53.3 Hành vi phát triển như thế nào? 53.4 Hành vi tiến triển như thế nào? 53.5 Cơ chế sinh lý nào tạo nên hành vi? 53.6 Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? B BƯỚM ĐẦU ROWN (Molothrus ater) rất phong phú và phổ biến ở Bắc Mỹ, trải dài trên nhiều môi trường sống vô cùng đa dạng. Chúng là những con bố mẹ, hoặc làm tổ, ký sinh, đẻ trứng vào tổ của các loài khác. Một con chim chìa vôi cái có thể đẻ 40 quả trứng mỗi mùa ở nhiều tổ khác nhau, nhưng nó không bao giờ ấp trứng hoặc cho con ăn. Trứng chim bò đã được tìm thấy trong tổ của ít nhất 220 loài khác. Vật chủ ấp trứng cùng với trứng của mình và cho chim bò non ăn - thường gây bất lợi cho chim con của chính nó vì gà con chim bò thường lớn hơn và đòi hỏi khắt khe hơn. Chim Cowbird có khả năng sinh sản rất thành công và không khó để hiểu sự tiến hóa của loài ký sinh ở bố mẹ từ quan điểm của loài ký sinh. Nhưng còn áp lực chọn lọc lên các cá thể bị ký sinh thì sao? Trứng chim bò thường trông rất khác so với trứng của chính vật chủ, vậy tại sao loài vật chủ vẫn chưa tiến hóa khả năng nhận biết trứng của kẻ xâm nhập và loại bỏ nó khỏi tổ? Thật vậy, chim cu cu thông thường ở châu Âu (Cuculus canorus) cũng là một loài ký sinh làm tổ, nhưng trứng của nó gần giống trứng của loài vật chủ, có lẽ là một phản ứng thích nghi với khả năng cải thiện của các loài chim chủ trong việc phân biệt và loại bỏ trứng chim cu (một ví dụ về một tiến hóa "chạy đua vũ trang"). Nhưng trong một số trường hợp việc loại bỏ trứng của ký sinh trùng có thể gây ra hậu quả tiêu cực cho vật chủ. Các nhà nghiên cứu đã báo cáo việc quan sát những gì họ đưa ra giả thuyết là một loại "hành vi của mafia". bởi chim chìa vôi, trong đó chim chìa vôi cái

định kỳ quay trở lại để kiểm tra những con chim non lớn nở ra từ trứng do chim bò ký sinh (Molothrus ater) đẻ ra thường được tìm thấy trong tổ của các loài nhỏ hơn nhiều như chim chích vàng [Dendroica petechia). Gà con phát triển nhanh chóng, vượt quá kích thước của bố mẹ vật chủ. Nhu cầu thức ăn của gà con cao đến mức con non của vật chủ có thể bị phớt lờ và chết vì bị bỏ rơi. tổ cô đã ký sinh. Nếu phát hiện thiếu trứng, nó sẽ phá hủy tổ cùng với trứng của vật chủ. Người ta cũng quan sát thấy chim chìa vôi cái có hành vi phá hủy tổ và trứng chưa được ký sinh của vật chủ tiềm năng. Các nhà nghiên cứu đề xuất "hành vi canh tác" có thể buộc chủ nhân của tổ bị phá hủy phải xây dựng lại và đẻ một lứa trứng mới - lúc đó chim chìa vôi có thể đẻ trứng vào tổ mới. Học sinh nghiên cứu hành vi của động vật tìm cách hiểu các hành vi như ký sinh trong tổ tiến hóa như thế nào, chúng phát triển như thế nào và cơ chế cơ bản của chúng là gì. Nhiệm vụ đó, như trong ví dụ về loài chim chăn bò này, thường yêu cầu nghiên cứu bao gồm môi trường và các loài tương tác.Sinh học hành vi là một lĩnh vực có tính tích hợp cao, kết hợp các phương pháp tiếp cận từ hầu hết tất cả các phân ngành sinh học. Việc nghiên cứu hành vi của động vật có thể cho chúng ta cái nhìn sâu sắc về hành vi của chính chúng ta. m Liệu hành vi của loài chim chìa vôi có thể tạo ra áp lực chọn lọc để các loài vật chủ không phát triển hành vi phân biệt trứng? Xem câu trả lời ở trang 1 1 1 7.

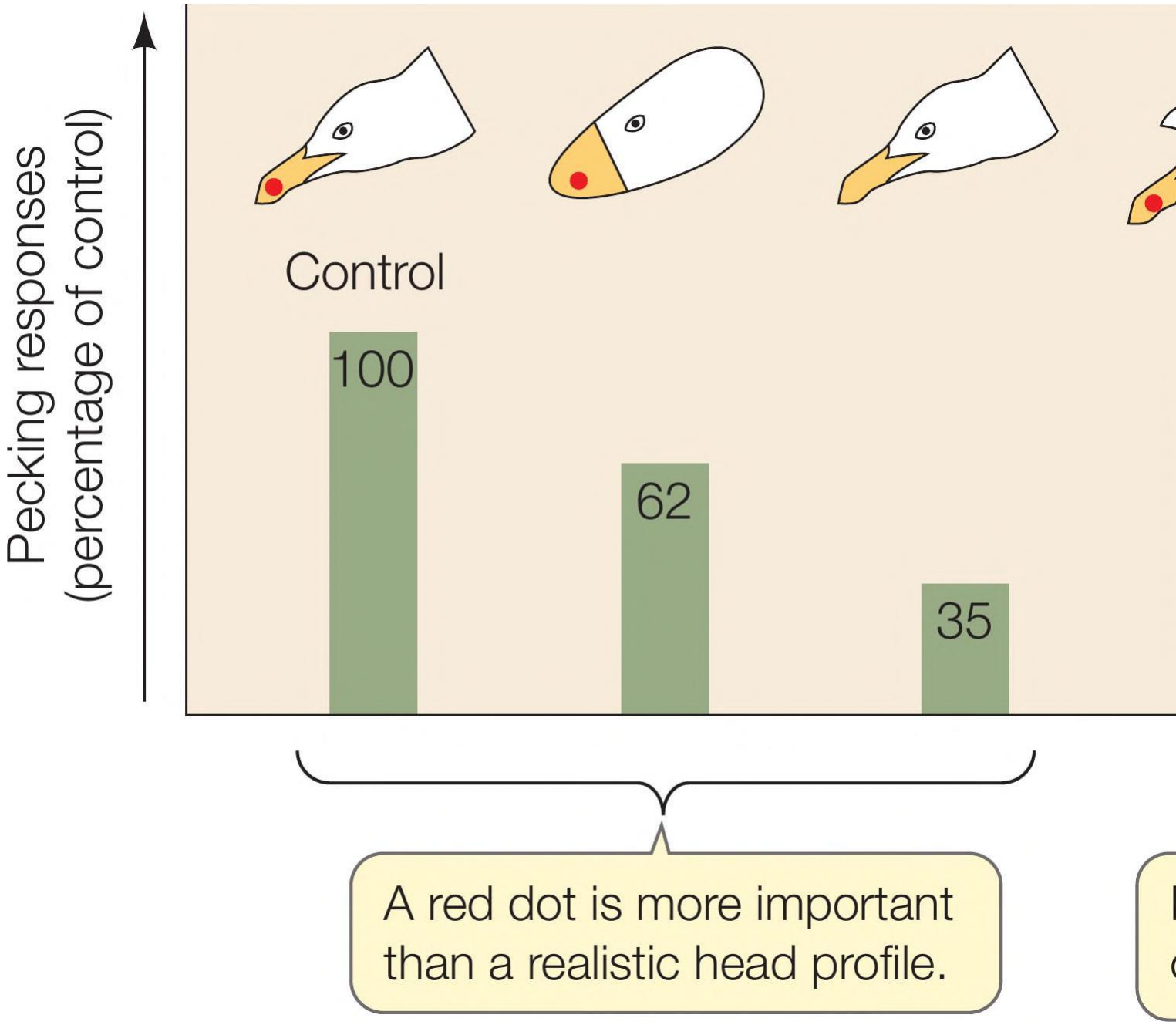


1094 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật Nguồn gốc của sinh học hành vi là gì? Con người đã nghiên cứu hành vi của động vật từ thời tiền sử. Hiểu được thói quen của con mồi tiềm năng cũng như thói quen của những kẻ săn mồi chúng có giá trị rất lớn đối với các thợ săn. Đánh giá cao các đặc điểm hành vi đã dẫn đến việc thuần hóa các loài động vật. Các ghi chép về hành vi của động vật như xuất hiện và biến mất theo mùa, biểu hiện giao phối, hung hăng, bắt mồi, chăm sóc của cha mẹ và giao tiếp được tìm thấy trong suốt lịch sử

được ghi lại. Tuy nhiên, nghiên cứu khoa học về hành vi của động vật không thực sự được tiến hành cho đến đầu những năm 1900. Phản xạ có điều kiện là một cơ chế hành vi đơn giản Vào cuối những năm 1800, nhà sinh lý học người Nga Ivan Pavlov đang nghiên cứu khả năng kiểm soát thần kinh của việc tiết dịch tiêu hóa khi ông quan sát thấy rằng con chó mà ông đang thí nghiệm không chỉ tiết nước bọt khi ngửi thấy mùi thức ăn, mà con vật này cũng tiết nước bọt bất cứ khi nào nó ngửi thấy mùi thức ăn. kỹ thuật viên thường xuyên cho chó ăn vào phòng - ngay cả khi không có thức ăn. Theo quan sát này, Pavlov đã thay thế kỹ thuật viên bằng một kích thích âm thanh; một máy đếm nhịp kêu tích tắc khi con chó được cho ăn. Sau nhiều thử nghiệm, con chó tiết nước bọt khi nghe thấy máy đếm nhịp, ngay cả khi không được cho ăn. Tiết nước bọt khi nhìn, ngửi hoặc nếm thức ăn là phản ứng phản xạ tự nhiên trước một kích thích, nhưng tiết nước bọt khi đáp lại âm thanh là phản ứng học được. Sự kết hợp giữa âm thanh với trải nghiệm nhận thức ăn sẽ tạo điều kiện cho hệ thần kinh của chó tạo ra phản ứng mà Pavlov gọi là phản xạ có điều kiện (Hình 53.1). Pavlov nhận giải Nobel năm 1904 vì công trình chứng minh rằng một hành vi đơn giản do hệ thần kinh điều khiển có thể được sửa đổi thông qua kinh nghiệm. Công trình này đã kích thích nhiều nghiên cứu mới vì Pavlov đã phát triển một mô hình học tập thử nghiệm. Vượt ra ngoài điều kiện của các phản xạ tự chủ, nhà tâm lý học B. F. Skinner đã chỉ ra rằng bất kỳ hành động ngẫu nhiên nào của động vật đều có thể trở thành phản ứng có điều kiện đối với một kích thích nếu phần thưởng gắn liền với hành động và kích thích đó về mặt thời gian. Ví dụ, một con chuột có thể được tạo điều kiện để nhấn một đòn bẩy để đáp lại một kích thích nếu nó nhận được phần thưởng khi nó hành xử như người thí nghiệm mong muốn. Bởi vì con vật được tạo điều kiện để thực hiện một hoạt động trong môi trường của nó, giao thức thử nghiệm này được gọi là điều hòa hoạt động và được xem như một mô hình học tập khác. Các phương pháp thử nghiệm đối với hành vi do Pavlov và Skinner khởi xướng đã có tác động mạnh mẽ đến bản chất của nghiên cứu về hành vi động vật và trọng tâm của các nhà khoa học sử dụng phương pháp tiếp cận của họ khá cụ thể: “Họ tập trung vào môi trường phòng thí nghiệm hơn là môi trường tự nhiên vì trong phòng thí nghiệm , các biến trong thí nghiệm của họ có thể được kiểm soát chính xác. â€¢ Họ chỉ tập trung vào một số loài (chủ yếu là chuột bạch tạng) làm hệ thống mô hình thay vì nghiên cứu các loài đa dạng từ tự nhiên.(A) Trước điều hòa / â– \ Thức ăn là một kích thích vô điều kiện tạo ra phản ứng vô điều kiện (chảy nước miếng). v _ _ _ _ y Âm thanh là một kích thích trung tính không tạo ra phản ứng. (B) Điều hòa r ; \ Điều kiện hóa liên tục đưa ra kích thích vô điều kiện ngay sau khi xuất hiện kích thích trung tính. (C) Sau khi điều hòa 53.1 Phản xạ có điều kiện Ivan Pavlov phát hiện ra rằng khi một phản ứng bình thường được kết hợp với một kích thích nhân tạo hoặc trung tính, động vật sẽ học cách tạo ra phản ứng ngay cả khi chỉ có kích thích nhân tạo. Họ tập trung vào các câu hỏi về học tập và trí nhớ, phần lớn là loại trừ các loại hành vi khác (ví dụ: giao phối, cho ăn, giao tiếp). Được định nghĩa như vậy, lĩnh vực nghiên cứu hành vi động vật được gọi là chủ nghĩa hành vi và phần lớn là lĩnh vực của các nhà tâm lý học. Các nhà tập tính học tập trung vào hành vi của động vật trong môi trường tự nhiên của chúng. Một cách tiếp cận khác để nghiên cứu hành vi động vật xuất hiện cùng lúc với chủ nghĩa hành vi, nhưng phần lớn ở châu Âu. Các nhà khoa học ở đó tập trung vào việc mô tả các đặc điểm của động vật trong môi trường tự nhiên của chúng, một cách tiếp cận được gọi là tập tính học (tiếng Hy Lạp đặc tính, "nhân vật"; logo, "nghiên cứu"). Ngược lại với các nhà nghiên cứu hành vi, các nhà tập tính học quan tâm đến nhiều loại loài, mối quan hệ tiến hóa của chúng và

53.1 Nguồn gốc của Sinh học Hành vi là gì? 1095 (A) Larus marinus (B) Có mảng màu đỏ trên mỏ Hình dạng đầu Màu đầu 53.2 Giải phóng kiểu hành động cố định (A) Ở nhiều loài mòng biển, gà con mổ vào chấm đỏ trên mỏ dưới của bố mẹ theo bản năng, một hành vi khiến gà bố mẹ nôn thức ăn vào miệng gà con. (B) Nghiên cứu của Tinbergen cho thấy chấm đỏ trên tờ tiền dưới của cha mẹ là thành phần quan trọng giải phóng phản ứng mổ. cách mà hành vi của họ thích nghi với môi trường của họ. Những người lãnh đạo phong trào tập tính học là Karl von Frisch, người đã phát hiện ra ngôn ngữ khiêu vũ của ong mật; Konrad Lorenz, người đã phát hiện ra rằng mối liên kết bền chặt giữa cha mẹ và con cái phát triển trong "giai đoạn quan trọng"; sau khi sinh; và Niko Tinbergen, người đã nghiên cứu các kiểu hành vi bẩm sinh thường được gọi là bản năng. Ba nhà khoa học này đã chia sẻ giải thưởng Nobel năm 1973 vì "những khám phá của họ liên quan đến việc tổ chức và khơi gợi các mô hình hành vi cá nhân và xã hội." Các nhà tập tính học chủ yếu quan tâm đến các hành vi đặc trưng của loài hoặc hành vi bản năng, do đó phải có các thành phần di truyền. Các hành vi được cho là

được xác định về mặt di truyền nếu chúng: â€¢ được thực hiện mà không cần học tập â€¢ mang tính khuôn mẫu (nghĩa là chúng được thực hiện theo cùng một cách mỗi lần) â€¢ không thể sửa đổi bằng cách học Các nhà tập tính học gọi những hành vi đó là hành động cố định các mẫu. Để chứng minh rằng một hành vi được xác định về mặt di truyền, các nhà tập tính học đã thực hiện các thí nghiệm thiếu thốn trong đó một con vật được nuôi dưỡng trong một môi trường không có cơ hội để tìm hiểu hành vi đặc trưng của loài nó. Một ví dụ về thí nghiệm tước đoạt tự nhiên là việc giăng mạng nhện. Cha mẹ của nhện non chết trước khi nó nở và trong môi trường theo mùa, nó không có mạng lưới mô hình để sao chép khi quay mạng đầu tiên, điều này đòi hỏi hàng nghìn chuyển động tuần tự rập khuôn. Tuy nhiên, một con nhện non sẽ tạo ra một mạng lưới hoàn hảo, đặc trưng cho loài ngay lần đầu tiên và mỗi lần nó giăng mạng. Do đó, thông tin về hành vi kéo tơ phải được lập trình về mặt di truyền vào hệ thần kinh của nó. Các mẫu hành động cố định thường là phản ứng với các kích thích cụ thể. Các nhà đạo đức học đã mô tả cẩn thận những tác nhân kích thích như vậy mà họ gọi là tác nhân giải phóng. Nói chung, bộ phát hành là tập hợp con đơn giản của thông tin có sẵn trong môi trường. Ví dụ, Tinbergen đã nghiên cứu hành vi ăn xin của gà con. Mòng biển trưởng thành có một chấm màu đỏ ở mỏ dưới. Khi chim bố mẹ quay về tổ cho gà con ăn, gà con mổ vào chấm đỏ để kích thích chim bố mẹ nôn ra thức ăn (Hình 53. 2A). Các nhà thí nghiệm đã điều tra điều gì đã kích thích gà con mổ bố mẹ chúng. hóa đơn. Các mô hình đầu mòng biển có hình dạng và màu sắc khác nhau đã được thử nghiệm (Hình 53. 2B), cũng như các mô hình mỏ không có đầu. Kết quả cho thấy chấm đỏ là cần thiết để giải phóng hành vi mổ gà. Trong thực tế,một cây bút chì có cục tẩy màu đỏ tạo ra phản ứng mổ mạnh mẽ hơn so với một mô hình chính xác về đầu mòng biển không có chấm đỏ. Các nhà tập tính học đã thăm dò nguyên nhân của hành vi Các nhà tập tính học đã chứng minh cơ sở di truyền cho các kiểu hành động cố định bằng cách lai tạo các loài có quan hệ gần gũi. Konrad Lorenz đã nghiên cứu hành vi tán tỉnh của các loài vịt khác nhau. Một số loài trong số này, chẳng hạn như vịt trời, mòng két, chim đuôi nhọn và chim gadwall, có quan hệ họ hàng gần gũi và có thể giao phối với nhau, nhưng chúng hiếm khi làm như vậy trong tự nhiên. Mỗi con vịt đực thực hiện một màn tán tỉnh bao gồm một loạt các chuyển động chính xác đặc trưng cho loài của nó. Một người phụ nữ khó có thể chấp nhận anh ta trừ khi toàn bộ màn trình diễn được hoàn thành thành công và chính xác. Khi Lorenz lai những loài vịt này, con lai thể hiện một số yếu tố trong màn tán tỉnh của mỗi bố mẹ, nhưng ở những sự kết hợp mới lạ. Hơn nữa, Lorenz quan sát thấy rằng các giống lai đôi khi biểu hiện các yếu tố biểu hiện không có trong các loài bố mẹ nhưng lại được thấy ở các loài vịt học tập khác. Các nghiên cứu về lai giống của Lorenz đã chứng minh rằng các kiểu vận động rập khuôn trong màn tán tỉnh là do di truyền. Quan sát cho thấy con cái không quan tâm đến con đực thực hiện các màn trình diễn lai là bằng chứng cho thấy sự lựa chọn giới tính đã định hình những hành vi được xác định về mặt di truyền này (xem Phần 21.2). Các nhà tập tính học đã nhận ra tầm quan trọng của sự phát triển và động lực trong hành vi, đồng thời họ đã đặt nền móng cho việc áp dụng các phương pháp sinh học hiện đại vào nghiên cứu hành vi của động vật. Tinbergen phác thảo những thách thức đối với các nhà điều tra bằng bốn câu hỏi:Quan sát cho thấy con cái không quan tâm đến con đực thực hiện các màn trình diễn lai là bằng chứng cho thấy sự lựa chọn giới tính đã định hình những hành vi được xác định về mặt di truyền này (xem Phần 21.2). Các nhà tập tính học đã nhận ra tầm quan trọng của sự phát triển và động lực trong hành vi, đồng thời họ đã đặt nền móng cho việc áp dụng các phương pháp sinh học hiện đại vào nghiên cứu hành vi của động vật. Tinbergen phác thảo những thách thức đối với các nhà điều tra bằng bốn câu hỏi:Quan sát cho thấy con cái không quan tâm đến con đực thực hiện các màn trình diễn lai là bằng chứng cho thấy sự lựa chọn giới tính đã định hình những hành vi được xác định về mặt di truyền này (xem Phần 21.2). Các nhà tập tính học đã nhận ra tầm quan trọng của sự phát triển và động lực trong hành vi, đồng thời họ đã đặt nền móng cho việc áp dụng các phương pháp sinh học hiện đại vào nghiên cứu hành vi của động vật. Tinbergen phác thảo những thách thức đối với các nhà điều tra bằng bốn câu hỏi:



1096 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật – Nguyên nhân: Động cơ kích thích hành vi là gì và làm thế nào mối quan hệ giữa kích thích và hành vi có thể được sửa đổi bằng quá trình học tập? â€¢ Phát triển: Những kinh nghiệm nào là cần thiết để thể hiện một hành vi và hành vi đó thay đổi như thế nào theo độ tuổi? ™ Chức năng: Hành vi này ảnh hưởng như thế nào đến cơ hội sống sót và sinh sản của động vật? ™ Sự tiến hóa: Hành vi này so sánh với hành vi tương tự ở các loài liên quan như thế nào và nó có thể tiến hóa như thế nào? Hai câu hỏi đầu tiên đề cập đến các nguyên nhân gần đúng của hành vi: các cơ chế di truyền, sinh lý, thần kinh và phát triển trực tiếp quyết định cách hành xử của một cá nhân tại một thời điểm cụ thể. Câu hỏi thứ ba và thứ tư đề cập đến nguyên nhân cơ bản của hành vi: các quá trình tiến hóa tạo ra khả năng và xu hướng hành xử theo những cách cụ thể của động vật. Trong những phần tiếp theo, chúng tôi sẽ mô tả nhiều thí nghiệm về hành vi của động vật. Với mỗi câu hỏi, hãy tự hỏi câu hỏi nào trong bốn câu hỏi của Tinbergen mà nó giải quyết và liệu nó có tập trung vào nguyên nhân gần hay cuối cùng của hành vi hay không. RECAP Các nghiên cứu khoa học ban đầu về hành vi của động vật thực hiện theo hai cách tiếp cận. Các nhà nghiên cứu hành vi tập trung vào nghiên cứu hành vi có điều kiện ở một số loài động vật trong phòng thí nghiệm và đặt các câu

hỏi về quá trình học tập. Các nhà tập tính học đã nghiên cứu hành vi được xác định về mặt di truyền ở nhiều loài trong môi trường tự nhiên của chúng và đặt ra các câu hỏi về tiến hóa. ™ Hãy mô tả sự khác biệt giữa phản xạ có điều kiện và phản xạ có điều kiện. Xem trang. 1094 và Hình 53.1 â€¢ Mối quan hệ giữa bộ phát hành và mẫu hành động cố định là gì? Xem trang. 1095 và Hình 53.2 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa nguyên nhân gần và nguyên nhân cuối cùng của hành vi và cách các câu hỏi của Tinbergen giải quyết hai loại nguyên nhân này. Xem trang. 1096 Công trình của các nhà đạo đức học không còn nghi ngờ gì nữa rằng hành vi có thể được xác định về mặt di truyền, nhưng bằng cách nào? Các gen mã hóa protein, trong khi hành vi là những đặc điểm rất phức tạp liên quan đến đầu vào cảm giác và các mô hình kiểm soát phức tạp đối với các phản ứng với đầu vào đó. Có hợp lý không khi nghĩ rằng một gen đơn lẻ có thể có tác động cụ thể đến một hành vi? Làm thế nào để gen ảnh hưởng đến hành vi? Hầu hết các hành vi là những đặc điểm phức tạp phụ thuộc vào nhiều gen. Tuy nhiên, bằng chứng từ nhiều phương pháp tiếp cận cho thấy rằng sự thay đổi ở các gen đơn lẻ có thể dẫn đến các kiểu hình hành vi riêng biệt mà chọn lọc tự nhiên có thể tác động. Các thí nghiệm nhân giống có thể tạo ra các kiểu hình hành vi. Các nhà di truyền học hành vi xác định các cá thể có kiểu hình hành vi bất thường và tiến hành các thí nghiệm nhân giống để xem liệu những đặc điểm đó có được di truyền hay không và xác định các gen liên quan. Nguồn gốc của các kiểu hình hành vi bất thường có thể đến từ sự đa dạng trong các quần thể tự nhiên chẳng hạn như loài vịt trời mà Lorenz đã lai tạo; từ việc sàng lọc động vật bị đột biến; hoặc từ các thí nghiệm chọn lọc nhân tạo.Ví dụ về các gen đơn lẻ liên quan đến hành vi phức tạp đến từ các nghiên cứu về nhịp sinh học của động vật bị đột biến. Nhịp sinh học, mà chúng ta sẽ thảo luận trong Phần 53.5, là nhịp điệu của hành vi và sinh lý tiếp tục được biểu hiện trong những điều kiện không đổi với khoảng thời gian khoảng (nhưng không chính xác) là 24 giờ - nói cách khác, chúng phản ánh một chiếc đồng hồ bên trong. cơ chế. Mỗi gen (đối với chu kỳ) được phát hiện ở ruồi giấm và các biến thể của gen này khiến chu kỳ sinh học kéo dài, ngắn hoặc bị loại bỏ. Per gen hiện được biết đến là một yếu tố quan trọng của đồng hồ sinh học ở nhiều loài, bao gồm cả con người. Các gen khác liên quan đến hành vi sinh học đã được phát hiện trong các thí nghiệm sàng lọc và gây đột biến tiếp theo. Tuy nhiên, rất ít hành vi có thể được liên kết với một gen duy nhất. Hầu hết các hành vi là những đặc điểm phức tạp và bị ảnh hưởng bởi nhiều gen. Một kỹ thuật được gọi là phân tích tính trạng định lượng (hay QTL, nghĩa là "locus tính trạng định lượng", đề cập đến các vị trí trên nhiễm sắc thể) đã được phát triển để xác định nhiều gen ảnh hưởng đến một tính trạng nhất định. Phân tích QTL yêu cầu động vật, chẳng hạn như chuột, có bộ gen được sắp xếp theo trình tự hoàn chỉnh và được lập bản đồ rõ ràng, có nhiều dấu hiệu di truyền có thể nhận dạng được (tức là các chuỗi DNA duy nhất). Khi các cá thể từ hai chủng của một loài khác nhau về đặc điểm quan tâm được lai với nhau, đặc điểm đó có thể được định lượng ở con cái và con cái có thể được xác định kiểu gen để chỉ ra dấu hiệu di truyền nào được thừa hưởng từ mỗi bố mẹ có tương quan với đặc điểm của sự quan tâm đến con cháu. Những dấu hiệu đó được cho là gần với các gen ảnh hưởng đến tính trạng. Do đó, phân tích QTL chỉ ra các vùng trên nhiễm sắc thể nơi có các gen ảnh hưởng đến tính trạng quan tâm. Các thí nghiệm loại trừ có thể tiết lộ vai trò của các gen cụ thể. Một số phương pháp di truyền phân tử hiện đại bắt đầu với các gen đã được xác định và loại bỏ hoặc làm im lặng chúng để xem việc loại bỏ chúng có ảnh hưởng gì đến kiểu hình hành vi (xem Phần 18.4). Như bạn có thể mong đợi, việc loại bỏ các gen liên quan đến con đường cảm giác có thể có tác động rõ rệt đến hành vi. Một ví dụ là gen quy định một thụ thể khứu giác cụ thể ở chuột. Như chúng ta đã thấy ở Phần 46.2, chuột có hai cơ quan khứu giác: biểu mô khứu giác mũi phổ biến ở tất cả các loài động vật có vú và một cơ quan nhỏ trong đường mũi được gọi là cơ quan vomeonasal, hay VNO (Hình 53.3). Catherine Dulac tại Đại học Harvard phát hiện ra rằng một số lượng lớn thụ thể pheromone được biểu hiện trong cơ quan đó. (Như được mô tả trong Phần 46.2, pheromone là các phân tử truyền tín hiệu được giải phóng ra môi trường.) Dulac đưa ra giả thuyết rằng khi các thụ thể trong VNO của con đực liên kết với pheromone giới tính do chuột cái tạo ra, chúng sẽ kích thích hành vi giao phối. Để kiểm tra giả thuyết này, Dulac đã tạo ra một con chuột đực biến đổi gen trong đó gen truyền tín hiệu thụ thể VNO đã bị loại bỏ. Ngược lại với dự đoán của giả thuyết,trên thực tế, những con đực bị loại đã theo đuổi và giao phối với những con cái được nhốt trong lồng của chúng. Tuy nhiên, chúng cũng truy đuổi và cố gắng giao phối với những con đực bị nhốt trong lồng. Thông thường chuột đực phản ứng mạnh mẽ với

(A) Thùy khứu giác não 53.3 Cơ quan Vomeonasal của chuột xác định giới tính (A) VNO của chuột nằm liền kề với đường mũi. Nó chứa các thụ thể pheromone mà đầu vào của chúng di chuyển đến một vùng cụ thể của khứu giác (bóng khứu giác phụ kiện). (B) Ở chuột đực, thông tin từ VNO dường như rất quan trọng trong việc xác định giới tính và do đó xác định bạn tình tiềm năng. một con đực kỳ lạ, nhưng con đực bị loại không thể phân biệt được con đực và con cái được nhốt trong lồng của mình. Do đó, các thụ thể VNO hoạt động bình thường dường như không cần thiết cho việc thu hút tình dục mà để xác định giới tính. Có thể tưởng tượng sự chọn lọc hoạt động trên một gen này có thể thay đổi cường độ gây hấn giữa con đực và con đực như thế nào và dẫn đến những thay đổi trong hành vi xã hội. Hành vi được kiểm soát bởi các tầng gen Hành vi tán tỉnh con đực ở Drosophila melanogaster, loài ruồi giấm trong phòng thí nghiệm, mang tính khuôn mẫu, đặc trưng cho loài và không cần phải học - một mô hình hành động cố định cổ điển. Khi con đực gặp bạn tình tiềm năng, nó đi theo cô ấy, chạm vào cơ thể cô ấy bằng chân trước, duỗi ra và rung một cánh rồi liếm bộ phận sinh dục của cô ấy (Hình 53.4A). Sự phát triển của hành vi phức tạp này của con đực nằm dưới sự kiểm soát của một gen duy nhất, được gọi là không có quả (fru), cũng như sự phát triển của giải phẫu con đực nằm dưới sự kiểm soát của một gen khác, được gọi là doublesex (i dsx). Ở cả con đực và con cái, hai gen này đều là một phần của gen (A) Ruồi giấm cái có kích thước XX. . ...và nam giới làXY. 53.4 Ruồi giấm đực không có gen (A) thể hiện hành vi tán tỉnh theo khuôn mẫu và đặc trưng của loài. (B) Sự phân biệt giới tính ở Drosophila được kiểm soát bởi một loạt gen, bao gồm cả gen fru, biểu hiện của gen này dẫn đến hành vi tình dục nam giới. Định hướng Gõ Rung động Cánh Liếm f n Các pre-mRNA xác định giới tính được ghép nối theo một cách cụ thể ở ruồi cái. . . MRNA đặc trưng cho nữ Đã cố gắng giao phối MRNA dành riêng cho nam Sự sao chép và nối sxl mRNA mRNA Q Các mRNA sxl và tra cái tạo ra các protein kiểm soát sự ghép nối trong biểu hiện của các gen trong hệ thống phân cấp đặc trưng của con cái. Protein Sxl cái Nữ Tra protein gây chết giới tính (sxl) xStop codon biến áp (tra) xStop codon doublesex (dsx) Phiên mã và nối mRNA / Ghép nối mặc định \ . Không có protein Sxl chức năng. Các mRNA sxl và tra nam có codon dừng kết thúc quá trình dịch mã. Không có chức năng Tra protein Nữ Dsx protein I | Việc ghép nối mặc định của các mRNA dsx kiểm soát giải phẫu nam giới... Nam Dsx không có quả (fru) ^ protein Nữ Fru protein Các chuỗi có màu đen là intron (DNA không mã hóa). w Protein Fru W đực (:! ...và sự ghép nối đặc trưng của nam giới với trái cây, dẫn đến hành vi tán tỉnh của nam giới.

1098 CHƯƠNG 53 Dòng biểu hiện Hành vi Động vật dẫn đến các sản phẩm gen dsx và fru khác nhau ở con đực và con cái (Hình 53.4B). Phiên bản nữ của protein Dsx kiểm soát sự phát triển của giải phẫu phụ nữ và sự biểu hiện của trái cây trong hệ thần kinh nam dẫn đến việc tổ chức mạch thần kinh kiểm soát hành vi tình dục của nam giới. Có hai bài học mang về nhà từ ví dụ này. Đầu tiên, các gen kiểm soát các khía cạnh của hành vi, giống như các gen khác, thường được gắn vào các tầng gen mang lại nhiều cơ hội cho những thay đổi di truyền đơn giản sẽ làm thay đổi kiểu hình của các hành vi thậm chí phức tạp. Thứ hai, một số gen nhất định, chẳng hạn như dsx và fru, ảnh hưởng đến một loạt gen khác góp phần tạo ra các hành vi phức tạp. Những sửa đổi ở bất kỳ gen nào trong số đó hoặc biểu hiện của nó đều có thể làm thay đổi hành vi. Do đó, mặc dù không có hành vi nào được mã hóa bởi một gen đơn lẻ, nhưng những thay đổi trong các gen đơn lẻ có thể ảnh hưởng đến hành vi theo những cách ảnh hưởng đến thể lực của động vật. RECAP Các thí nghiệm nhân giống cho thấy các kiểu hình hành vi có thể được di truyền và sửa đổi bằng chọn lọc tự nhiên. Mặc dù hầu hết các hành vi được kiểm soát bởi các tầng gen phức tạp, các phương pháp di truyền phân tử đã chỉ ra rằng một gen duy nhất có thể xác định được trong tầng có thể ảnh hưởng đến một hành vi phức tạp. “Làm thế nào các thí nghiệm loại trừ có thể tiết lộ các gen kiểm soát hành vi? Xem trang. 1096 và Hình 53.3 â€¢ Bằng chứng nào cho thấy cơ quan sinh dục ở chuột chịu trách nhiệm xác định giới tính? Xem trang 1096-1097 – Mô tả một số cách mà gen có thể kiểm soát sự biểu hiện của một hành vi phức tạp. Xem trang 1097-1098 và Hình 53.4 Làm thế nào các chuỗi di truyền làm nền tảng cho các hành vi phức tạp có thể được lập trình để phản ứng có chọn lọc với các nhóm kích thích cụ thể? Làm thế nào sự biểu hiện của chúng có thể bị giới hạn ở những thời điểm thích hợp trong đời sống của động vật? Câu trả lời cho những câu hỏi này có thể được tìm thấy bằng cách nghiên cứu cách các hành vi phát triển trong suốt cuộc đời. Hành vi phát triển như thế nào? Sự xuất hiện hành vi khi động vật phát triển và trưởng thành phụ thuộc vào sự phát triển của hệ thần kinh cũng như sự tăng trưởng và trưởng thành của các hệ thống cơ thể khác. Một con chim không thể bay cho đến khi đôi cánh của

nó phát triển, các cơ và lông bay của nó trưởng thành. Nhưng ngay cả với năng lực giải phẫu và sinh lý, những hành vi cụ thể cũng có thể không được thể hiện. Những hành vi thích nghi ở một giai đoạn trong cuộc đời của động vật có thể không thích nghi ở các giai đoạn khác. Những hành vi điển hình của động vật chưa trưởng thành, chẳng hạn như xin ăn, có thể biến mất và các kiểu hành vi mới của một cá thể trưởng thành, chẳng hạn như màn tán tỉnh, xuất hiện. Nội tiết tố có thể xác định tiềm năng hành vi và thời gian Nội tiết tố có thể xác định sự phát triển tiềm năng hành vi ở độ tuổi sớm và sự biểu hiện của hành vi đó ở độ tuổi sau này. Một ví dụ điển hình về điều này là hành vi tình dục ở chuột (Hình 53.5). Thông thường, chuột đực và chuột cái trưởng thành biểu hiện các kiểu hành vi tình dục khác nhau:con cái nhận con nuôi hữu tính (A) Chuột cái Điều trị 1 Triệt sản con trưởng thành 9 Điều trị 2 Triệt sản con mới sinh 9 Để nó trưởng thành Treament 3 Triệt sản con sơ sinh 9 và điều trị bằng testosterone Để nó trưởng thành Điều trị bằng 9 steroid sinh dục Điều trị bằng 9 steroid sinh dục Điều trị bằng 9 steroid sinh dục Quan sát: Lordosis Điều trị bằng testosterone Quan sát: Không có hành vi tình dục Quan sát: Lordosis Điều trị bằng testosterone Quan sát: Không có hành vi tình dục Quan sát: Không có Lordosis Điều trị bằng testosterone Quan sát: hành vi tình dục khi có sự tiếp nhận 9 (B) Chuột đực Điều trị 1 Thiến và cf trưởng thành Điều trị 2 Thiến trẻ sơ sinh cf Để trẻ trưởng thành Treament 3 Thiến trẻ sơ sinh cf và điều trị bằng testosterone Để trẻ trưởng thành Điều trị bằng 9 steroid sinh dục Điều trị bằng 9 steroid sinh dục Điều trị bằng 9 steroid sinh dục Quan sát: Không có Lordosis Quan sát: Lordosis Quan sát: Không Lordosis Điều trị bằng testosterone Điều trị bằng testosterone Điều trị bằng testosterone Quan sát: Giao hợp khi có sự tiếp nhận 9 Quan sát: Không có hành vi tình dục khi có sự tiếp nhận 9 Quan sát: Giao hợp khi có sự tiếp nhận 9 53.5 Kiểm soát nội tiết tố đối với hành vi tình dục Các phương pháp điều trị bằng hormone thử nghiệm trên chuột đã chứng minh rằng steroid sinh dục xuất hiện trong quá trình phát triển ban đầu xác định những kiểu hành vi tình dục nào phát triển, trong khi các steroid sinh dục xuất hiện ở tuổi trưởng thành kiểm soát sự biểu hiện của những kiểu hành vi đó.

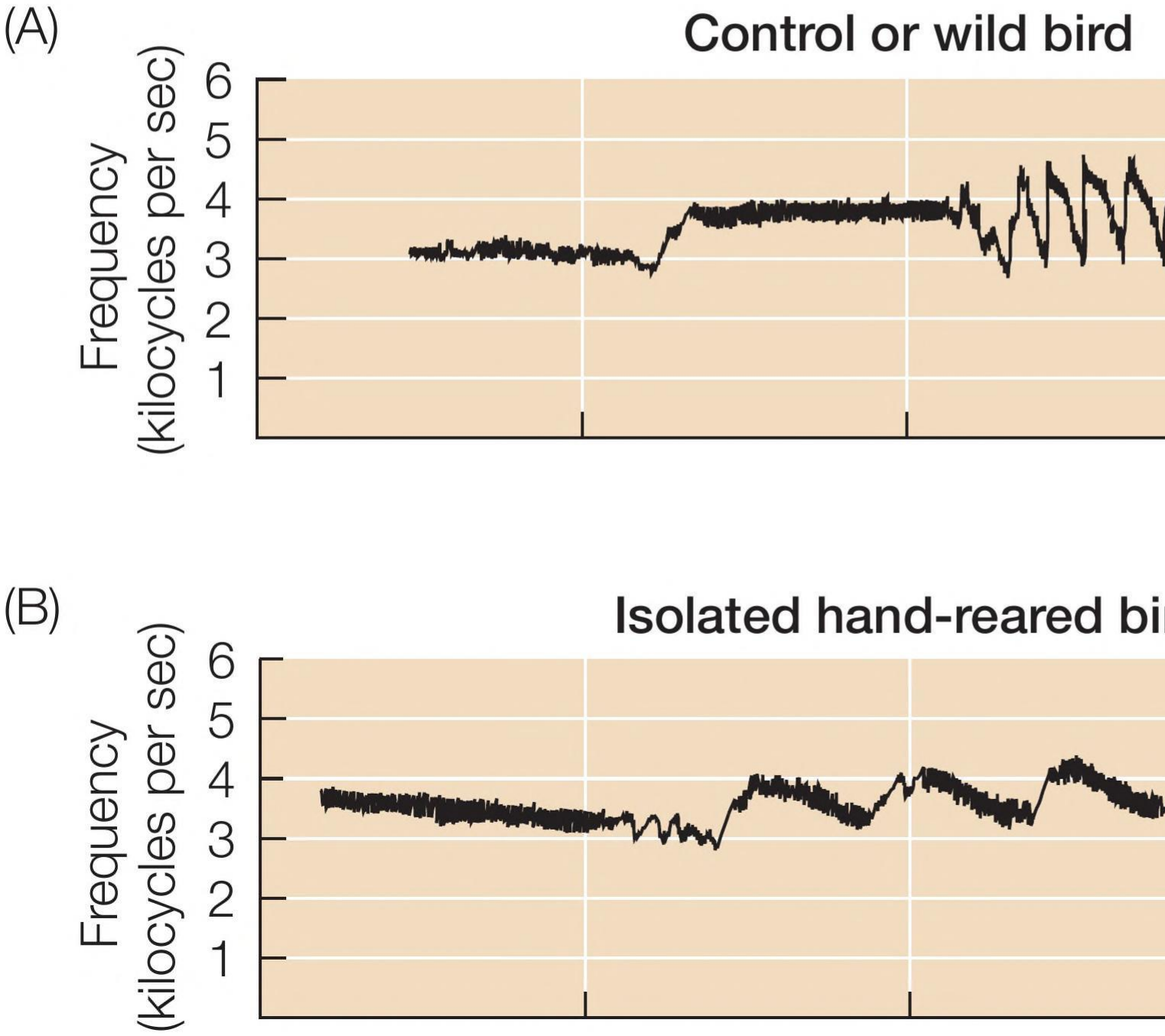
53.3 Hành vi phát triển như thế nào? 1099 tư thế tiếp nhận, được gọi là tư thế ưỡn lưng, trước sự hiện diện của con đực và con đực giao cấu với con cái dễ tiếp thu. Tuy nhiên, cả hai giới đều không thể hiện những hành vi này cho đến khi động vật đến tuổi trưởng thành. Các thí nghiệm trong đó chuột sơ sinh và chuột trưởng thành bị thiến (để loại bỏ ảnh hưởng của steroid sinh dục được sản xuất tự nhiên bởi tuyến sinh dục của chúng) và được điều trị nhân tạo bằng hormone đã dẫn đến kết luận sau: “Sự phát triển của hành vi tình dục nam đòi hỏi não của chuột sơ sinh được tiếp xúc với testosterone, nhưng sự phát triển hành vi tình dục của phụ nữ không cần phải tiếp xúc với estrogen. â € ¢ Testosterone nam tính hóa hệ thống thần kinh của cả nam giới và nữ giới di truyền. Việc tiếp xúc với steroid sinh dục ở tuổi trưởng thành là cần thiết để biểu hiện hành vi tình dục, nhưng testosterone chỉ tạo ra hành vi tình dục nam ở những con chuột trưởng thành có bộ não được nam tính hóa khi chúng còn sơ sinh, và estrogen chỉ tạo ra hành vi tình dục nữ ở những con chuột trưởng thành có bộ não không được nam tính hóa. không được nam tính hóa khi còn là trẻ sơ sinh. Do đó, các steroid sinh dục hiện diện khi sinh sẽ xác định kiểu hành vi nào phát triển và các steroid sinh dục hiện diện ở tuổi trưởng thành sẽ xác định khi nào kiểu hành vi đó được biểu hiện. Một số hành vi chỉ có thể đạt được vào những thời điểm nhất định. Khả năng đáp ứng với những người phóng thích đơn giản là đủ cho một số hành vi nhất định, chẳng hạn như hành vi ăn xin ở gà con, nhưng những thông tin phức tạp hơn không thể được lập trình về mặt di truyền lại cần thiết cho các hành vi khác. Một ví dụ là sự công nhận giữa cha mẹ và con cái. Khi động vật sống gần với các cá thể khác, chẳng hạn như trong đàn hoặc đàn làm tổ, điều quan trọng là bố mẹ và con cái phải tìm hiểu danh tính của nhau ngay sau khi sinh để chúng có thể tìm thấy nhau trong đám đông. tình huống. Trong nhiều trường hợp như vậy, mối liên kết giữa cha mẹ và con cái được hình thành bằng cách in dấu. Đặc điểm của dấu ấn là động vật học được một tập hợp kích thích cụ thể trong một khoảng thời gian giới hạn được gọi là giai đoạn quan trọng, còn được gọi là giai đoạn nhạy cảm. Konrad Lorenz đã chứng minh rằng ngỗng xám non (Anser anser) in dấu lên bố mẹ chúng trong khoảng từ 12 đến 16 giờ sau khi nở. Bằng cách định vị bản thân có mặt trong giai đoạn quan trọng này, Lorenz đã thành công trong việc ghi dấu ấn của những con ngỗng con vào chính mình. Những con ngỗng con được in dấu đi theo anh khắp nơi như thể anh là cha mẹ của chúng (Hình 53. 6A). Trong một thí nghiệm tiếp theo, ông yêu cầu các trợ lý của mình đi những đôi bốt có hoa văn khác nhau. Những chú ngỗng con được in dấu trên đôi ủng, và ngay cả trong tình huống có sự pha trộn giữa các nhóm khỉ con khác nhau, chúng luôn tự sắp xếp theo cách "cha mẹ" của mình. bốt. Dấu

ấn chỉ cần tiếp xúc trong thời gian ngắn nhưng tác dụng của nó rất mạnh mẽ và lâu dài. Chim cánh cụt hoàng đế (Aptenodytes forsteri) sinh sản vào thời điểm lạnh nhất, đen tối nhất trong năm ở Nam Cực. Chim bố mẹ đi bộ sâu vào đất liền tới 150 km để tạo thành một đàn dày đặc, nơi con cái đẻ trứng.Sau đó, cô ấy quay trở lại đại dương để kiếm ăn trong khi bạn tình của cô ấy ấp trứng. Khi cô ấy quay lại, gà con đã nở. Sau đó, cô đảm nhận việc chăm sóc và cho nó ăn, còn người cha quay trở lại biển để kiếm ăn. Nói chung, anh ấy đi vắng quá lâu đến nỗi người mẹ phải để lại (A) Anser anser (B) Aptenodytes forsteri 53.6 Dấu ấn giúp cha mẹ và con cái nhận ra nhau (A) Những con ngỗng xám đã in dấu trên Konrad Lorenz khi những con non theo anh ấy đi khắp mọi nơi. (B) Việc in dấu cho phép một con chim cánh cụt hoàng đế đực tìm thấy con của mình trong số rất nhiều con khác. để tìm thức ăn và tránh đói. Vì vậy, sau khi đi vắng nhiều tuần, chim bố phải tìm thấy gà con của mình trong một đàn gà con đông đúc, đông đúc, tất cả đều đang gọi bố mẹ (Hình 53.6B). Tuy nhiên, anh ta có thể xác định chính xác vị trí của con mình bằng cách nhận ra tiếng gọi của nó, tiếng gọi mà anh ta đã ghi nhớ trước khi đi kiếm ăn. Giai đoạn quan trọng hoặc nhạy cảm để in dấu ấn có thể được xác định bởi trạng thái phát triển ngắn hạn hoặc trạng thái nội tiết tố. Ví dụ, nếu dê mẹ không rúc và liếm con mới sinh của mình trong vòng 10 phút sau khi sinh ra thì sau này dê mẹ sẽ không nhận ra đó là con của mình. Đối với dê, giai đoạn nhạy cảm có liên quan đến mức độ hormone oxytocin đạt mức cao nhất trong hệ tuần hoàn của dê mẹ vào thời điểm dê mẹ sinh con và đang cảm nhận các tín hiệu khứu giác phát ra từ đứa con mới sinh của mình. Một con dê cái mất khả năng ngửi trước khi sinh con sẽ không thể phân biệt được con của mình với con khác sau khi sinh. Việc học tiếng hót của chim liên quan đến di truyền, in dấu và thời gian nội tiết tố. Những con chim biết hót đực sử dụng tiếng hót đặc trưng của loài để khẳng định và quảng cáo lãnh thổ sinh sản, cạnh tranh với những con đực khác và tuyên bố sự thống trị. Chúng cũng sử dụng bài hát để thu hút con cái, chúng nhận ra bài hát của loài chúng mặc dù chúng không nhận ra.Giai đoạn nhạy cảm có liên quan đến mức độ hormone oxytocin đạt mức cao nhất trong hệ tuần hoàn của người mẹ vào thời điểm cô sinh con và đang cảm nhận các tín hiệu khứu giác phát ra từ đứa con mới sinh của mình. Một con dê cái mất khả năng ngửi trước khi sinh con sẽ không thể phân biệt được con của mình với con khác sau khi sinh. Việc học tiếng hót của chim liên quan đến di truyền, in dấu và thời gian nội tiết tố. Những con chim biết hót đực sử dụng tiếng hót đặc trưng của loài để khẳng định và quảng cáo lãnh thổ sinh sản, cạnh tranh với những con đực khác và tuyên bố sự thống trị. Chúng cũng sử dụng bài hát để thu hút con cái, chúng nhận ra bài hát của loài chúng mặc dù chúng không nhận ra.Giai đoạn nhạy cảm có liên quan đến mức độ hormone oxytocin đạt đỉnh điểm trong hệ tuần hoàn của người mẹ vào thời điểm cô sinh con và đang cảm nhận các tín hiệu khứu giác phát ra từ đứa con mới sinh của mình. Một con dê cái mất khả năng ngửi trước khi sinh con sẽ không thể phân biệt được con của mình với con khác sau khi sinh. Việc học tiếng hót của chim liên quan đến di truyền, in dấu và thời gian nội tiết tố. Những con chim biết hót đực sử dụng tiếng hót đặc trưng của loài để khẳng định và quảng cáo lãnh thổ sinh sản, cạnh tranh với những con đực khác và tuyên bố sự thống trị. Chúng cũng sử dụng bài hát để thu hút con cái, chúng nhận ra bài hát của loài chúng mặc dù chúng không nhận ra.

Thời gian (giây) 53,7 Giai đoạn nhạy cảm để học bài hát (A) Siêu âm cho thấy bài hát đặc trưng theo loài của một con chim sẻ đực đầu trắng trưởng thành (Zonotrichia leucophrys). (B) Bài hát của một con đực trưởng thành được nuôi cách ly (chưa bao giờ nghe bài hát này khi còn là con non). (C) Bài hát của một con đực trưởng thành đã nghe bài hát khi còn là con non nhưng đã bị điếc trước khi tự mình hát. Các thí nghiệm của Marler cho thấy rằng con chim trước tiên phải có được trí nhớ bài hát bằng cách nghe bài hát đó khi còn làm tổ, và sau đó phải có khả năng nghe thấy chính mình khi cố gắng kết hợp tiếng hát của mình với trí nhớ bài hát đó. hát nó. Đối với con đực của nhiều loài, chẳng hạn như chim sẻ đầu trắng (Zonotrichia leucophrys), học tập là một bước thiết yếu trong việc tiếp thu bài hát, nhưng những gì chúng có thể học được dường như bị ảnh hưởng bởi gen và có khung thời gian phát triển hạn chế đối với chúng. học hỏi. Một chú chim non trong tự nhiên nghe thấy tiếng chim bố và những chú chim sẻ đầu trắng khác đang hót. Anh cũng nghe được tiếng hót của nhiều loài chim khác. Nhưng anh ấy không hát cho đến khi gần một năm sau trưởng thành về giới tính, và khi làm vậy, anh ấy hát kiểu bài hát của cha mình. Các nghiên cứu về khả năng học bài hát ở loài này được Peter Marler tại Đại học California ở Berkeley khởi xướng vào những năm 1960. Marler đã ấp trứng của những con chim sẻ đầu trắng và tự tay nuôi những con non trong phòng thí nghiệm. Ông có thể cho chúng tiếp xúc với những bài hát được thu âm khác nhau vào những thời điểm khác nhau trong quá trình phát triển

của chúng và phát hiện ra rằng những con chim sẻ đực trưởng thành không thể tạo ra bài hát đặc trưng cho loài của chúng trừ khi chúng nghe thấy nó khi còn là tổ trong 2 tháng đầu đời (Hình 53.7). Nếu chim non nghe bản ghi âm bài hát của chim sẻ đầu trắng trong 2 tháng đầu tiên đó, chúng sẽ bắt đầu hót (kém) khi đến tuổi trưởng thành về giới tính. Bằng cách thử và sai, những con chim trưởng thành sẽ khớp tiếng hót của chúng với trí nhớ bài hát đã lưu trữ của chúng, và từ đó chúng hát bài hát đặc trưng của loài mình. Để đạt đến điểm này, chim non phải có khả năng nghe được tiếng hót của chính mình. Nếu anh ta bị điếc trước khi bắt đầu hát, anh ta sẽ không thể khớp chính xác với bộ nhớ bài hát đã lưu trữ của mình. Tuy nhiên, nếu anh ta bị điếc sau khi hát đúng bài hát dành riêng cho loài của mình, anh ta sẽ tiếp tục hát bình thường. Chúng ta nói rằng tại thời điểm này mô hình hành vi đã được "kết tinh"." Vì vậy, có hai giai đoạn nhạy cảm trong việc học tiếng hót, giai đoạn đầu tiên là trong giai đoạn làm tổ khi trí nhớ bài hát đã in sâu và giai đoạn thứ hai là khi chim sắp trưởng thành về mặt giới tính, khi nó học cách làm quen với ký ức bài hát đó. Trong tự nhiên, chim sẻ đầu trắng đực làm tổ nghe được tiếng hót của nhiều loài, vậy tại sao chúng chỉ học được tiếng hót của loài mình? Marler đã nghiên cứu câu hỏi này trong các thí nghiệm cách ly của mình bằng cách phát các bản ghi âm các bài hát khác cho chim con. Những con chim sẻ đực non không học được tiếng hót của loài khác dù đã nghe nhiều lần nhưng chỉ nghe tiếng hót của loài mình một vài lần cũng đủ ghi dấu ấn. Vì vậy, mặc dù chim sẻ đực phải học tiếng hót của chúng,dường như chúng có khuynh hướng di truyền là học bài hát của riêng mình chứ không phải bài hát của các loài khác. Marler gọi hiện tượng này là “bản năng học hỏi”. Có một lý do quan trọng khiến chim sẻ đầu trắng đực chỉ học được tiếng hót đặc trưng của loài chúng: chim sẻ cái đầu trắng cũng nghe lời cha của chúng. những bài hát khi chúng còn là tổ con, và khi trưởng thành, chúng chọn bạn tình có giọng hát giống như cha chúng. Nhiều cuộc điều tra gần đây đã tiết lộ thêm sự phức tạp trong khả năng học tiếng hót của chim sẻ đầu trắng. Đầu tiên, người ta đã chứng minh rằng mỗi quần thể vương miện trắng có phương ngữ riêng và những con đực từ một quần thể có thể học phương ngữ của một quần thể khác. Thứ hai, người ta quan sát thấy rằng trong tự nhiên, người ta thỉnh thoảng nghe thấy những con vương miện trắng hát những bài hát của các loài khác. Phải chăng các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm của Marler đã bỏ sót một biến số tự nhiên quan trọng? Luis Baptista, người phụ trách các loài chim tại Viện Khoa học California, đã tiến hành nghiên cứu loài chim sẻ đầu trắng để khám phá tác động của các tương tác xã hội đối với việc học bài hát. Ông phát hiện ra rằng khi một con chim sẻ đầu trắng được nuôi bằng tay được tiếp xúc với hình ảnh và âm thanh của một loài có liên quan trong một chiếc lồng liền kề trong khi ghi lại hình ảnh của chính loài của mình. bài hát được phát làm nền, chim sẻ đầu trắng hát bài hát của các loài khác khi trưởng thành. Vì vậy, kinh nghiệm xã hội có tác động mạnh mẽ đến những gì chim non có thể và sẽ học được. Để đặt câu hỏi về ý nghĩa thích ứng của tính dẻo trong hành vi ca hát của nam giới là gì, cần phải xem xét đến sự lựa chọn của nữ giới. Sarah Woolley và Allison Doupe tại Đại học California, San Francisco đã thực hiện điều đó với loài chim sẻ vằn (Taeniopygia guttata), một loài đã trở thành một hệ thống mô hình có giá trị để nghiên cứu sinh học thần kinh của tiếng chim hót. Khi chim sẻ ngựa vằn đực hót một mình, bài hát của chúng có thể thay đổi ("không được định hướng"), gần như thể chúng đang ngẫu hứng. Tuy nhiên, khi họ hát trước sự chứng kiến của phái nữ, bài hát của họ rất rập khuôn ("có hướng dẫn"). Thí nghiệm của Woolley và DoupePhải chăng các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm của Marler đã bỏ sót một biến số tự nhiên quan trọng? Luis Baptista, người phụ trách các loài chim tại Viện Khoa học California, đã tiến hành nghiên cứu loài chim sẻ đầu trắng để khám phá tác động của các tương tác xã hội đối với việc học bài hát. Ông phát hiện ra rằng khi một con chim sẻ đầu trắng được nuôi bằng tay được tiếp xúc với hình ảnh và âm thanh của một loài có liên quan trong một chiếc lồng liền kề trong khi ghi lại hình ảnh của chính loài của mình. bài hát được phát làm nền, chim sẻ đầu trắng hát bài hát của các loài khác khi trưởng thành. Vì vậy, kinh nghiệm xã hội có tác động mạnh mẽ đến những gì chim non có thể và sẽ học được. Để đặt câu hỏi về ý nghĩa thích ứng của tính dẻo trong hành vi ca hát của nam giới là gì, cần phải xem xét đến sự lựa chọn của nữ giới. Sarah Woolley và Allison Doupe tại Đại học California, San Francisco đã thực hiện điều đó với loài chim sẻ vằn (Taeniopygia guttata), một loài đã trở thành một hệ thống mô hình có giá trị để nghiên cứu sinh học thần kinh của tiếng chim hót. Khi chim sẻ ngựa vằn đực hót một mình, bài hát của chúng có thể thay đổi ("không được định hướng"), gần như thể chúng đang ngẫu hứng. Tuy nhiên, khi họ hát trước sự chứng kiến của phái nữ, bài hát của họ rất rập khuôn ("có hướng dẫn"). Thí nghiệm của Woolley và DoupePhải chăng các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm của Marler đã bỏ sót một biến số tự nhiên quan trọng? Luis Baptista, người phụ trách các loài chim tại Viện Khoa học

California, đã tiến hành nghiên cứu loài chim sẻ đầu trắng để khám phá tác động của các tương tác xã hội đối với việc học bài hát. Ông phát hiện ra rằng khi một con chim sẻ đầu trắng được nuôi bằng tay được tiếp xúc với hình ảnh và âm thanh của một loài có liên quan trong một chiếc lồng liền kề trong khi ghi lại hình ảnh của chính loài của mình. bài hát được phát làm nền, chim sẻ đầu trắng hát bài hát của các loài khác khi trưởng thành. Vì vậy, kinh nghiệm xã hội có tác động mạnh mẽ đến những gì chim non có thể và sẽ học được. Để đặt câu hỏi về ý nghĩa thích ứng của tính dẻo trong hành vi ca hát của nam giới là gì, cần phải xem xét đến sự lựa chọn của nữ giới. Sarah Woolley và Allison Doupe tại Đại học California, San Francisco đã thực hiện điều đó với loài chim sẻ vằn (Taeniopygia guttata), một loài đã trở thành một hệ thống mô hình có giá trị để nghiên cứu sinh học thần kinh của tiếng chim hót. Khi chim sẻ ngựa vằn đực hót một mình, bài hát của chúng có thể thay đổi ("không được định hướng"), gần như thể chúng đang ngẫu hứng. Tuy nhiên, khi họ hát trước sự chứng kiến của phái nữ, bài hát của họ rất rập khuôn ("có hướng dẫn"). Thí nghiệm của Woolley và Doupe


(A)
Control or wild bird
Frequency (kilocycles per sec)
1
2
3
4
5
6
(B)
Isolated hand-reared bi
Frequency (kilocycles per sec)
1
2
3
4
5
6

53.3 Hành vi phát triển như thế nào? 1101 (A) Ghi âm bài hát không được chỉ đạo của bạn đời hoặc bài hát không được chỉ dẫn của bạn đời (B) Ghi âm bài hát do bạn chỉ đạo 53.8 Luyện tập tạo nên sự hoàn hảo Khi chim sẻ ngựa vằn đực (Taeniopygia guttata) hát một mình, chúng ứng tác (bài hát không có chỉ dẫn), nhưng khi họ hát trước sự chứng kiến của phụ nữ, họ hát một bài hát rập khuôn (có hướng dẫn). (A) Trong một thí nghiệm lựa chọn hành vi, những con chim sẻ vằn cái sẽ thể hiện bài hát nào chúng thích nhất dựa trên khoảng thời gian chúng ở trong căn phòng nơi những bài hát đó được phát. (B, C) Các biểu đồ cho thấy phần trăm thời gian con chim cái dành cho vị trí đậu gần nhất trong hai bài hát được phát ra. (B) Phụ nữ thích bài hát do người bạn đời của họ chỉ đạo hơn bài hát không được chỉ đạo của anh ấy. (C) Phụ nữ thích bài hát do bạn đời của họ chỉ đạo hơn bài hát do một người đàn ông xa lạ chỉ đạo, cho thấy rằng sự ngẫu hứng của giọng nam có thể giúp hoàn thiện bài hát do họ chỉ đạo. cho thấy rằng những con chim sẻ vằn cái ưa thích bài hát được chỉ đạo hơn và bài hát được chỉ đạo đó sẽ kích hoạt nhiều hơn các vùng thính giác trong não của chúng. Hiệu ứng mạnh nhất được thấy ở những con cái đã giao phối khi nghe bài hát được chỉ đạo của bạn tình (Hình 53.8). Rõ ràng là con cái có phản ứng khác biệt với những thay đổi nhỏ trong bài hát của con đực. Có vẻ như những con đực luyện tập các biến thể trong bài hát của mình nhưng sau đó hợp nhất bài hát thành một "màn trình diễn"; Phiên bản thu hút phái nữ. Thời gian và biểu hiện của tiếng chim hót nằm dưới sự kiểm soát của nội tiết tố Như chúng ta đã thấy, cả chim đực và chim cái đều nghe thấy tiếng hót đặc trưng của loài chúng khi còn là chim non, nhưng chỉ có con đực của hầu hết các loài mới hót khi trưởng thành và hầu hết chỉ làm như vậy vào mùa xuân. Nội tiết tố là cơ sở cho cả sự khác biệt trong cách thể hiện bài hát giữa chim đực và chim cái cũng như thời điểm biểu hiện bài hát. Để xác định xem liệu sự thiếu hụt testosterone có phải là lý do chính khiến chim cái biết hót không hót hay không, các nhà nghiên cứu đã tiêm testosterone vào chim cái trưởng thành vào mùa xuân. Để đáp lại những mũi tiêm này, con cái đã hát bài hát đặc trưng cho loài của chúng giống như con đực đã làm. Rõ ràng con cái hình thành ký ức về bài hát đặc trưng của loài chúng khi chúng còn là tổ và có khả năng thể chất để hát, nhưng trong những trường hợp bình thường, chúng chỉ đơn giản là thiếu sự kích thích nội tiết tố. Làm thế nào testosterone khiến một con chim biết hót? Một nghiên cứu của Fernando Nottebohm tại Đại học Rockefeller tiết lộ rằng mỗi mùa xuân, lượng testosterone tuần hoàn tăng lên khiến một số bộ phận nhất định trong não nam giới cần thiết cho việc học và phát triển bài hát phát triển lớn hơn. Các tế bào thần kinh riêng lẻ ở những vùng não đó tăng kích thước và phát triển phần mở rộng dài hơn, đồng thời số lượng tế bào thần kinh ở những vùng đó cũng tăng lên. Do đó, hormone có thể kiểm soát hành vi bằng cách thay đổi cấu trúc não cũng như chức năng não, cả về mặt phát triển lẫn phản ứng với các tín hiệu môi trường. Điều gì kích hoạt sự giải phóng testosterone khi mùa xuân bắt đầu? Takashi Yoshimura đã tiến hành phân tích microarray DNA của các mẫu não từ một loài chim khác,chim cút Nhật Bản (Coturnix japonicd), là loài mẫu cho phân tích di truyền gia cầm. Biết rằng chu kỳ sáng là dấu hiệu của môi trường, ông đã kiểm tra phản ứng của 38.000 gen để xác định gen nào được kích hoạt bởi những thay đổi về độ dài ngày. Mười bốn giờ sau bình minh vào ngày đầu tiên của chu kỳ sáng quan trọng gây ra hành vi ca hát, các gen trong não mã hóa hormone kích thích tuyến giáp đã được bật lên. Hormon này tác động lên tuyến yên, từ đó tuyến yên điều hòa việc sản xuất các hormone khác kích thích sự phát triển của tinh hoàn và sản xuất testosterone (xem Hình 43.10).

1102 CHƯƠNG 53 TỔNG HỢP Hành vi của động vật Hoóc môn có thể kiểm soát những kiểu hành vi nào được lập trình trong não từ rất lâu trước khi những hành vi đó được biểu hiện. Việc học hỏi và thể hiện hành vi cũng có thể được kiểm soát bởi hormone và do đó được định thời gian cho các giai đoạn cụ thể trong vòng đời. â€¢ Những điều kiện nội tiết tố nào cần thiết cho sự phát triển hành vi tình dục trưởng thành ở chuột đực và chuột cái? Xem trang 1098-1099 và Hình 53.5 â€¢ Giá trị thích ứng của việc in dấu là gì? Xem trang. 1099 – Hãy mô tả chuỗi các sự kiện cần thiết để một con chim sẻ đầu trắng đực cất tiếng hát đặc trưng cho loài của nó vào mùa xuân. Xem trang 1 1 00-1 1 01 và Hình 53.7 Các hành vi phức tạp là sản phẩm của sự tương tác giữa các yếu tố di truyền, sinh lý và môi trường. Nhiều gen tham gia vào việc hình thành hành vi và do đó có nhiều cơ hội lựa chọn để hỗ trợ việc sửa đổi hành vi. Các câu hỏi về cách thức những thay đổi trong hành vi khiến động vật thích ứng với điều kiện môi trường là lĩnh vực thuộc lĩnh vực dựa trên tiến hóa được gọi là sinh thái hành vi. Hành vi tiến triển như thế nào? Hành vi của động vật rất khác nhau trong và giữa các loài. Ở đầu chương này, chúng ta đã thấy rằng hành vi của loài chim chìa vôi đầu nâu ở Bắc Mỹ và loài chim cu gáy

thông thường ở châu Âu - hai nhóm ký sinh trùng ở chim bố mẹ - đã thực hiện những con đường tiến hóa khác nhau một cách tinh vi, và những khác biệt này đã dẫn đến những phản ứng khác nhau. về phía các loài chim chủ mà những ký sinh trùng này ảnh hưởng. Cùng với các tác động tương tác giữa các loài và giữa các loài đối với quá trình tiến hóa, các điều kiện môi trường cũng rất thay đổi theo cả thời gian và không gian. Các nhà sinh thái học hành vi cố gắng khám phá mối quan hệ giữa hành vi và môi trường với mục đích tìm hiểu các cơ chế tiến hóa làm nền tảng cho hành vi. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Tại sao phải đối mặt với Ký sinh trùng? Giấy gốc Hoover, J. P. và S. K. Robinson. 2007. Hành vi trả thù của mafia bởi một loài chim bò ký sinh giúp vật chủ chấp nhận trứng ký sinh. Kỷ yếu của Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia Hoa Kỳ 104: 4479-4483. Phân tích dữ liệu Một tổ hoặc ký sinh trùng bố mẹ đẻ trứng vào tổ của một loài khác, sau đó loài ký sinh này nuôi con của ký sinh trùng với cái giá phải trả là sự thành công sinh sản của chính vật chủ. Khả năng ký sinh của bố mẹ đã phát triển ở một số loài chim, bao gồm cả chim cu và chim bò. Tại sao chim chủ chấp nhận hành vi này, đặc biệt nếu trứng và/hoặc chim con của ký sinh trùng khác biệt rõ ràng với trứng của chúng? Tại sao vật chủ không đẩy trứng hoặc con của ký sinh trùng ra khỏi tổ? Trong một số trường hợp, các nhà nghiên cứu đã quan sát thấy cái mà họ gọi là "hành vi của mafia". trong đó con cái ký sinh quay trở lại tổ chủ và nếu trứng của nó bị loại bỏ, nó sẽ phá hủy hoàn toàn tổ. Jeffrey Hoover và Scott Robinson đã nghiên cứu sự tương tác giữa loài chim chìa vôi đầu nâu (Molothrus atef), một loài ký sinh ở bố mẹ ở Bắc Mỹ và một trong những loài vật chủ phổ biến của nó, loài chim chích nguyên sinh (Protonotaria citrea).Những thí nghiệm này đã xếp tổ chim chích vào năm loại biện pháp xử lý, hai trong số đó bảo vệ tổ chim chích khỏi bất kỳ loài chim chìa vôi nào đến gần ("chim bò bị từ chối tiếp cận") và ba trong số đó cho phép chim chìa vôi tiếp cận tổ (xem bảng). Sau đó, Hoover và Robinson theo dõi tỷ lệ chim chìa vôi phá tổ và số lượng chim chích con trung bình sinh ra trên mỗi tổ chim chích trong mỗi loại xử lý, như được tóm tắt trong hai biểu đồ bên dưới. CÂU HỎI 1 Trong điều kiện nào chim chích thành công nhất? Trong những điều kiện nào tổ chim chích có khả năng bị phá hủy cao nhất? Mô tả điều trị 1 Trứng bò được đẩy ra, cho phép chim bò tiếp cận 2 Tổ không ký sinh, cho phép chim bò tiếp cận 3 Trứng bò được chấp nhận, cho phép chim bò tiếp cận 4 Trứng bò được đẩy ra, chim bò không được phép tiếp cận 5 Tổ không bị ký sinh, chim bò tiếp cận bị từ chối (A) 80 40-1 20-1 n — M I (B) Q) O n 05 ^ 4 ^ 00 H > 0) O -E 3 s co i c 05 ^ 0 Lull 1 2 3 4 5 Loại điều trị CÂU HỎI 2 Những kết quả này có chứng minh cách tiếp cận chi phí-lợi ích đối với sự phát triển của hành vi không? Giải thich câu trả lơi của bạn. Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA

53.4 Hành vi tiến triển như thế nào? 1103 Động vật phải đối mặt với nhiều sự lựa chọn Trong suốt cuộc đời của động vật, hành vi của nó phần lớn là một chuỗi các lựa chọn: di chuyển ở đâu và khi nào, xây tổ ở đâu, ăn gì, khi nào nên chiến đấu và khi nào nên chạy trốn, với kết giao với ai, kết giao với ai. Lựa chọn sai làm giảm thể lực. Các nhà sinh thái học hành vi tìm cách khám phá những thông tin mà động vật sử dụng để đưa ra lựa chọn hành vi và thông tin đó liên quan như thế nào đến các khía cạnh của môi trường ảnh hưởng đến thể lực của chúng. Nơi một loài động vật sống được gọi là môi trường sống của nó. Trong hầu hết các trường hợp, môi trường sống không chỉ cung cấp nơi làm tổ được bảo vệ mà còn cung cấp thức ăn và khả năng tiếp cận bạn tình. Các tín hiệu môi trường mà động vật sử dụng để lựa chọn môi trường sống của chúng có thể khá đơn giản. Ví dụ, chim biển chọn vách đá hoặc đá ngoài khơi để làm tổ và cả hai địa điểm đó đều mang lại sự bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi. Động vật có yêu cầu về thức ăn rất đặc biệt chọn môi trường sống nơi có nhiều loại thức ăn đó. Giả thuyết chung hướng dẫn các nhà sinh thái học hành vi là các tín hiệu mà động vật sử dụng để chọn môi trường sống là những yếu tố dự báo đáng tin cậy về các điều kiện phù hợp cho sự sinh tồn và sinh sản trong tương lai. Đối với nhiều loài, sự hiện diện của các loài cùng loài - các thành viên khác cùng loài - có thể là một gợi ý có giá trị. Việc quan sát các loài đặc hữu có thể cung cấp cho động vật thông tin về chất lượng môi trường sống. Rốt cuộc, bạn không thể tranh cãi với thành công. Ở châu Âu, chim đớp ruồi có cổ (Ficedula albicollis) vào mùa sinh sản mùa xuân là những người hàng xóm tò mò, thường xuyên ghé thăm tổ của các loài cùng loài. Các nhà nghiên cứu đưa ra giả thuyết rằng hành vi này cho phép những con đớp ruồi đánh giá chất lượng môi trường sống bằng cách xem hàng xóm của chúng hoạt động tốt như thế nào. Để kiểm tra giả thuyết này, họ đã tạo ra một số khu vực có đàn chim bố mẹ siêu lớn - thường là dấu hiệu cho thấy nguồn thức ăn dồi dào - bằng cách bắt chim non từ một số tổ và thêm chúng vào tổ ở khu vực khác. Năm tiếp theo, những con đớp ruồi ưu tiên định cư ở những khu vực nơi đàn bố mẹ được mở rộng nhân tạo. Hành vi có

chi phí và lợi ích Các nhà sinh thái học hành vi thường sử dụng cách tiếp cận chi phí-lợi ích để điều tra mối quan hệ giữa hành vi, môi trường và sự phù hợp. Cách tiếp cận chi phí-lợi ích giả định rằng động vật chỉ có một lượng thời gian và năng lượng hạn chế và do đó không đủ khả năng để thực hiện các hành vi tốn nhiều chi phí để thực hiện hơn là mang lại lợi ích. Cách tiếp cận chi phí-lợi ích cung cấp một khuôn khổ mà các nhà sinh thái học hành vi có thể sử dụng để quan sát, xây dựng các giả thuyết và thiết kế các thí nghiệm nhằm điều tra lý do tại sao các mô hình hành vi lại phát triển như vậy. Lợi ích của một hành vi có thể được đo lường bằng mức độ nâng cao thể lực mà động vật tích lũy được khi thực hiện hành vi đó. Chi phí của một hành vi thường có ba thành phần: • Chi phí năng lượng là sự khác biệt giữa năng lượng mà động vật tiêu tốn để thực hiện hành vi đó và không thực hiện hành vi đó. â€¢ Chi phí rủi ro là khả năng bị thương hoặc tử vong tăng lên do thực hiện hành vi.â€¢ Chi phí cơ hội là lợi ích mà động vật bỏ qua do không thể thực hiện các hành vi khác trong cùng khoảng thời gian. Hành vi lãnh thổ mang lại chi phí đáng kể Phân tích chi phí-lợi ích đã được sử dụng rộng rãi trong nghiên cứu hành vi lãnh thổ, đó là hành vi hung hăng chủ động ngăn cản các động vật khác tiếp cận môi trường sống hoặc tài nguyên. Môi trường sống và nguồn tài nguyên tối ưu thường xuyên bị thiếu hụt, vì vậy các loài cùng loài phải cạnh tranh để giành lấy chúng. Nhiều loài động vật - thường là con đực - bảo vệ các lãnh thổ đa năng nhằm cung cấp nơi làm tổ, thức ăn và khả năng tiếp cận bạn tình. Người nắm giữ lãnh thổ xác định ranh giới của mình bằng cách tham gia vào các tương tác hung hăng với hàng xóm, sau đó phải liên tục tuần tra các ranh giới đó và ứng phó với những kẻ xâm phạm. Những tương tác hung hăng này thường bao gồm các màn trình diễn có tính khuôn mẫu cao, đặc trưng cho loài, chẳng hạn như tiếng chim hót. Thông qua hành vi lãnh thổ, con đực có được những nguồn lực cần thiết để sinh sản thành công, nhưng nó cũng phải trả giá. Việc phô trương lãnh thổ đòi hỏi tiêu tốn năng lượng đáng kể, chúng khiến con đực dễ bị săn mồi hơn và làm giảm thời gian nó có để kiếm ăn hoặc tham gia vào hành vi của cha mẹ. Michael Moore và Catherine Marler tại Đại học bang Arizona đã thực hiện một thí nghiệm để ước tính chi phí mà thằn lằn gai đực Yarrow (Sceloporus jarrovii) phải gánh chịu khi bảo vệ một lãnh thổ. Những con thằn lằn này bảo vệ các vùng lãnh thổ bao gồm phạm vi nhà của một số con cái. Hành vi lãnh thổ của chúng thường mãnh liệt nhất vào tháng 9 và tháng 10, khi nồng độ testosterone lưu hành của con đực cao và con cái dễ tiếp thu giao phối nhất. Các nhà nghiên cứu đã thay đổi cường độ hoạt động của thằn lằn. hành vi lãnh thổ bằng cách cấy các viên nang testosterone vào một số con đực vào mùa hè, khi chúng thường không có tính lãnh thổ cao (Hình 53.9). Những con đực được điều trị bằng testosterone dành nhiều thời gian hơn để tuần tra lãnh thổ của chúng, biểu diễn nhiều hơn và tiêu tốn nhiều năng lượng hơn khoảng 1/3 so với những con đực đối chứng (một chi phí năng lượng). Kết quả là chúng có ít thời gian hơn để kiếm ăn (chi phí cơ hội), bắt ít côn trùng hơn, dự trữ ít năng lượng hơn và có tỷ lệ tử vong cao hơn (chi phí rủi ro). Vào mùa hè, khi con cái thường không dễ tiếp thu, chi phí cao cho việc bảo vệ lãnh thổ mạnh mẽ này sẽ vượt xa lợi ích sinh sản của lãnh thổ. Vì vậy, chọn lọc tự nhiên đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự biến đổi theo mùa về mức độ hormone kiểm soát hành vi lãnh thổ ở loài này. SsEE Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 53.1 Chi phí bảo vệ lãnh thổ SEiSS Lifel 0e.com/at53. 1 Cách tiếp cận chi phí-lợi ích giải thích sự đa dạng của hành vi lãnh thổ được thấy ở các loài khác nhau. Ngay cả khi một nguồn tài nguyên thực sự cần thiết cho một loài động vật, nếu nó không thể được bảo vệ về mặt kinh tế thì loài động vật đó sẽ không tham gia vào các hành vi lãnh thổ. Thức ăn rất cần thiết cho mọi loài động vật, nhưng nếu thức ăn được phân phối rộng rãi trong không gian hoặc nguồn cung cấp không ổn định,không có lợi ích gì khi cân bằng chi phí cao khi cố gắng bảo vệ nó. Ví dụ.

1104 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật ĐIỀU TRA CUỘC SỐNG 53.9 Cái giá của việc bảo vệ một lãnh thổ Bằng cách sử dụng các thiết bị cấy testosterone để tăng hành vi lãnh thổ, Michael Moore và Catherine Marler đã đo lường cái giá mà thằn lằn gai đực Yarrow (Sceloporus jarrovii) phải trả khi bảo vệ một lãnh thổ trong thời kỳ mùa hè, khi họ thường không làm như vậy. 3 GIẢ THUYẾT Thằn lằn gai của cỏ thi không bảo vệ lãnh thổ trong mùa hè vì cái giá phải trả cho hành vi chiếm lãnh thổ trong mùa đó lớn hơn lợi ích thu được. Phương pháp 1 . Vào mùa hè, khi thằn lằn cái không tiếp nhận tình dục, hãy nhét viên nang testosterone dưới da của một số con đực; để những con đực khác không được điều trị làm đối chứng. 2. Quan sát các kiểu tập tính lãnh thổ và tỷ lệ sống sót của hai nhóm cá đực. Kết quả là những con đực được điều trị bằng testosterone dành tỷ lệ thời gian cao hơn để tham gia vào các hành vi lãnh thổ so với những con đực không được điều trị. Cấy testosterone Kiểm soát không được điều trị 1 0 giờ sáng 12 giờ trưa 2 giờ chiều Thời gian trong ngày 20

30 40 Ngày sau khi được cấy ghép KẾT LUẬN Đối với những loài thằn lằn này, chi phí bảo vệ lãnh thổ trong mùa hè làm giảm đáng kể tỷ lệ sống sót của chúng mà không làm tăng khả năng sinh sản thành công. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aMarler, C. A. và M. C. Moore. 1988. Sinh thái học hành vi và sinh học xã hội 23: 21-26. đại dương rộng lớn nơi chim biển kiếm ăn không thể được bảo vệ. Nhưng những địa điểm làm tổ an toàn trên các hòn đảo hoặc vách đá đang thiếu hụt và chúng có thể được bảo vệ. Do đó, lãnh thổ của loài chim biển có thể không lớn hơn khoảng cách mà loài chim có thể đạt được khi đậu trên tổ của chúng (Hình 53.1 0A). Trong một số trường hợp, nguồn lực được bảo vệ chính là con cái. Hải cẩu voi dành phần lớn cuộc đời của chúng trên biển, nhưng những con cái lại đến đất liền tại các bãi biển truyền thống để sinh con. Hải cẩu voi đực đến các địa điểm này trước thời hạn và chiếm giữ lãnh thổ thông qua chiến đấu quyết liệt (Hình 53.1 OB). Khi con cái đến bãi biển, chúng xâm nhập vào lãnh thổ của con đực. Miễn là người nắm giữ lãnh thổ nam có thể chống lại những kẻ thách thức, anh ta sẽ có thể giao phối với tất cả các con cái bằng cách sử dụng mảnh bãi biển của mình. Một dạng hành vi lãnh thổ bất thường của con đực phát sinh trong các tình huống mà cả thức ăn, nơi làm tổ và con cái đều không được bảo vệ. Lek là khu vực nơi những con đực tụ tập với mục đích tham gia vào các màn thể hiện mạnh mẽ về sức mạnh lãnh thổ của chúng nhằm gây ấn tượng với con cái và giành cơ hội giao phối. Mặc dù không gian không bị giới hạn, nhưng mỗi nam giới đều bảo vệ một mảnh đất nhỏ mà trên đó anh ta trưng bày (Hình 53.1 0C). Những vùng lãnh thổ gần trung tâm của lek nhất là những địa điểm đắc địa và những con đực cạnh tranh gay gắt để giành lấy những địa điểm đó. Những con cái ghé thăm lek, quan sát những con đực và thường giao phối với những con đực đang nắm giữ những vị trí quan trọng. Lợi ích của hệ thống này đối với con cái là nó được thụ tinh bởi một đối thủ cạnh tranh thành công,và do đó con cái của cô ấy sẽ mang những gen góp phần tạo nên thành công của anh ấy. Đây là một ví dụ khác về lựa chọn giới tính (xem Phần 21.2). Cái giá của việc lekking đối với những con đực rất cao, vì chúng tham gia vào các hành vi lãnh thổ liên tục, mãnh liệt khiến chúng không thể ăn, uống và ngủ cho đến khi chúng bị di dời. Lợi ích là cơ hội phát huy tối đa thể lực của chúng bằng cách giao phối với nhiều con cái. Phân tích chi phí-lợi ích có thể được áp dụng cho hành vi tìm kiếm thức ăn Khi một con vật tìm kiếm thức ăn (tìm kiếm thức ăn), trong số các quyết định mà nó phải đưa ra là dành bao nhiêu thời gian ở mỗi địa điểm trước khi từ bỏ và di chuyển, nguồn tài nguyên nào ở mỗi địa điểm thực sự có thể ăn được. , và loại thực phẩm nào có thể nên ăn và loại nào nên để yên. Bằng cách áp dụng các phương pháp tiếp cận chi phí-lợi ích đối với hành vi cho ăn, các nhà khoa học đã tạo ra một khối kiến thức được gọi là lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu, giúp họ xác định giá trị phù hợp của các lựa chọn cho ăn. Lợi ích chính của việc tìm kiếm thức ăn là giá trị dinh dưỡng của thực phẩm thu được: năng lượng, khoáng chất và vitamin mà nó chứa (xem Phần 51.1). Cái giá phải trả của việc tìm kiếm thức ăn cũng tương tự như các hành vi khác: tiêu tốn năng lượng, mất thời gian từ các hoạt động khác có thể nâng cao thể lực và nguy cơ tiếp xúc nhiều hơn với động vật ăn thịt. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 53.2 Hành vi tìm kiếm thức ăn Sra&i Lifel 0e.com/at53.2 Động vật thường xuyên phải lựa chọn giữa các loại thực phẩm có thể khác nhau không chỉ về hàm lượng năng lượng mà còn về độ phong phú hoặc dễ tiếp thu và chế biến. Lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu dự đoán rằng trong những tình huống như vậy, động vật sẽ đưa ra những lựa chọn giúp chúng tối đa hóa tốc độ thu được năng lượng. Động vật kiếm ăn càng nhanh chóng thỏa mãn nhu cầu của nóĐi tới Hướng dẫn hoạt hình 53.2 Hành vi tìm kiếm thức ăn Sra&i Lifel 0e.com/at53.2 Động vật thường xuyên phải lựa chọn giữa các loại thực phẩm có thể khác nhau không chỉ về hàm lượng năng lượng mà còn về độ phong phú hoặc dễ tiếp thu và chế biến. Lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu dự đoán rằng trong những tình huống như vậy, động vật sẽ đưa ra những lựa chọn giúp chúng tối đa hóa tốc độ thu được năng lượng. Động vật kiếm ăn càng nhanh chóng thỏa mãn nhu cầu của nóĐi tới Hướng dẫn hoạt hình 53.2 Hành vi tìm kiếm thức ăn Sra&i Lifel 0e.com/at53.2 Động vật thường xuyên phải lựa chọn giữa các loại thực phẩm có thể khác nhau không chỉ về hàm lượng năng lượng mà còn về độ phong phú hoặc dễ tiếp thu và chế biến. Lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu dự đoán rằng trong những tình huống như vậy, động vật sẽ đưa ra những lựa chọn giúp chúng tối đa hóa tốc độ thu được năng lượng. Động vật kiếm ăn càng nhanh chóng thỏa mãn nhu cầu của nó

53.4 Hành vi tiến triển như thế nào? 1105 (A) Diomedea melanophris (B) Mirounga angustirostris 53.10 Động vật bảo vệ các lãnh thổ có kích thước khác nhau (A) Lãnh thổ làm tổ của nhiều loài chim biển chỉ bao gồm nhiều không gian mà chúng có thể bảo vệ mà không cần rời khỏi tổ. (B) Hải cẩu voi đực chiến đấu mạnh

mẽ để bảo vệ các khu vực trên bãi biển nơi con cái lao lên khỏi mặt nước để sinh con. (C) Những con gà gô đực lớn hơn tập trung tại một lek ở Colorado để biểu diễn nhằm gây ấn tượng với con cái và giành cơ hội giao phối. (C) Centrocercus urophasianus yêu cầu năng lượng, chi phí cơ hội và chi phí rủi ro khi tìm kiếm thức ăn càng thấp. Earl Werner và Donald Hall của Đại học bang Michigan đã thực hiện các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm với cá thái dương bluegill (Lepomis macrochirus) để kiểm tra giả thuyết tối đa hóa năng lượng này. Để chuẩn bị cho các thí nghiệm của mình, họ đã đo hàm lượng năng lượng của bọ chét nước (Daphnia) ở các kích cỡ khác nhau (các loại thức ăn khác nhau), cá thái dương bluegill (loài kiếm ăn) cần bao nhiêu thời gian để bắt và ăn các loại thức ăn khác nhau đó, năng lượng chúng tiêu tốn theo đuổi và nắm bắt các loại thực phẩm khác nhau cũng như tốc độ chúng gặp các loại thực phẩm khác nhau với mật độ thực phẩm khác nhau. Sau đó, Werner và Hall thả các môi trường thí nghiệm với mật độ và tỷ lệ bọ chét nước lớn, trung bình và nhỏ khác nhau. Họ đưa ra hai dự đoán từ giả thuyết tối đa hóa năng lượng: thứ nhất, trong môi trường có nhiều bọ chét nước lớn, cá sẽ bỏ qua những con bọ nước nhỏ hơn; và thứ hai, trong môi trường có mật độ thấp của cả ba loại bọ chét nước, cá sẽ ăn mọi con bọ nước mà chúng gặp phải. Tỷ lệ bọ chét nước lớn, trung bình và nhỏ được cá ăn trong các điều kiện khác nhau gần giống với dự đoán của giả thuyết (Hình 53.1 1). Giả thuyết tối đa hóa năng lượng xem xét các loại thực phẩm về mặt năng lượng mà chúng cung cấp, nhưng động vật có nhu cầu về chất dinh dưỡng ngoài năng lượng có thể đóng vai trò trong việc hình thành hành vi tìm kiếm thức ăn của chúng. Ví dụ, các khoáng chất thiết yếu đang bị thiếu hụt ở một số loài động vật. khẩu phần ăn, và những con vật đó có thể phải chịu chi phí năng lượng lớn và rủi ro để có được chúng (Hình 53.1 2). Thực phẩm cũng có thể có giá trị y học. Ví dụ, người ta đã quan sát thấy tinh tinh ăn lõi của cây Vernonia amygdalina. Phần lõi chứa một lượng nhỏ chất chuyển hóa thứ cấp (vernonioside Bl) gây độc cho tinh tinh ở nồng độ cao, nhưng ở nồng độ thấp có thể giết chết ký sinh trùng đường ruột của chúng. Những con tinh tinh ăn loại ruột này có ít ký sinh trùng hơn. RECAP 53.4 Các nhà sinh thái học hành vi tìm cách giải thích mối quan hệ giữa sự biến đổi trong hành vi và sự biến đổi trong điều kiện môi trường. Họ tìm cách khám phá những thông tin mà động vật sử dụng để đưa ra lựa chọn hành vi và thông tin đó liên quan như thế nào đến các khía cạnh của môi trường ảnh hưởng đến thể lực của chúng.Phân tích chi phí-lợi ích đã được áp dụng cho hành vi tìm kiếm lãnh thổ và tìm kiếm thức ăn. â€¢ Sự hiện diện của các loài cùng loài trong một môi trường sống có thể cho động vật biết điều gì về môi trường sống đó? Xem trang. 1 1 03 â€¢ Mô tả ba loại hành vi lãnh thổ cũng như chi phí và lợi ích của mỗi loại. Xem trang 1 1 03-1 1 04 và Hình 53.9 â€¢ Làm thế nào để áp dụng phân tích chi phí-lợi ích cho một hành vi? Xem trang 1 1 04-1 1 05 và Hình 53.9 và 53.1 1 Trong khi các nhà sinh thái học hành vi quan tâm đến việc tìm hiểu môi trường tự nhiên ảnh hưởng như thế nào đến giá trị phù hợp của các lựa chọn hành vi - nguyên nhân cuối cùng của những hành vi đó, trong Tinbergen's thuật ngữ - các nhà sinh học hành vi khác tập trung vào các cơ chế và nguyên tắc sinh lý làm nền tảng cho hành vi - những nguyên nhân gần đúng.





1106 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật NGHIÊN CỨU CUỘC SỐNG 53.11 Cá thái dương Bluegill là loài tối đa hóa năng lượng Dựa trên các tính toán tối đa hóa năng lượng, Earl Werner và Donald Hall dự đoán (1) rằng trong một môi trường có nhiều loại thức ăn lớn (ví dụ bọ chét nước Daphnia), cá thái dương bluegill (Lepomis) macrochirus) sẽ bỏ qua các loại thức ăn nhỏ hơn và ưu tiên ăn những con bọ chét nước lớn hơn; và (2) rằng trong một môi trường mà tất cả các loài Daphnia đều khan hiếm, cá sẽ ăn thịt mọi loài chúng gặp phải. Chiến lược như vậy phù hợp với giả thuyết chi phí-lợi ích của hành vi tìm kiếm thức ăn.3 GIẢ THUYẾT Việc lựa chọn mặt hàng thực phẩm Bluegill sẽ phù hợp với các dự đoán tối đa hóa năng lượng của phân tích chi phí-lợi ích. Phương pháp 1 . Đo hàm lượng năng lượng tương ứng của bọ chét nước lớn, trung bình và nhỏ (Daphnia). 2. Sử dụng các phép tính tối đa hóa năng lượng chi phí-lợi ích để dự đoán tốc độ cá thái dương bluegill sẽ tiêu thụ bọ chét nước có kích thước khác nhau ở các mức độ dồi dào thức ăn khác nhau (tức là mật độ bọ chét nước). 3. Cung cấp cho cá bluegill Daphnia với các kích cỡ khác nhau với tỷ lệ khác nhau (được biểu thị bằng các thanh màu khác nhau) và ở mật độ khác nhau. Mật độ thấp Trung bình Mật độ Bluegill cao (con mồi khan hiếm) (con mồi dồi dào) Kết quả Sự lựa chọn thức ăn của bluegill phù hợp với dự đoán của giả thuyết tối đa hóa năng lượng. Trung bình Cao Mật độ mật độ thấp Tỷ lệ trong khẩu phần dự đoán Tỷ lệ thực tế trong khẩu phần Kích thước con mồi (Daphnia) 4. Lưu ý tỷ lệ Daphnia nhỏ, vừa và lớn được cá ăn trong các điều kiện khác nhau và so sánh các tỷ lệ này với dự đoán về năng lượng tối đa hóa. Khi thức ăn khan hiếm, bluegills ăn Daphnia ở mọi kích cỡ, đúng như dự đoán. Khi Daphnia lớn còn nhiều, cá ưu tiên ăn những con mồi lớn hơn. KẾT LUẬN Bluegill lựa chọn các loại thức ăn phù hợp với dự đoán của các tính toán tối đa hóa năng lượng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aWemer, E. E. và D. J. Hall. 1974. Sinh thái học 55: 1042-1052. (A) Ara chloropterus Cơ chế sinh lý nào tạo nên hành vi? Kiểm soát hành vi liên quan đến hệ thống thần kinh và nội tiết. Việc thực hiện hành vi liên quan đến hệ thống cơ xương cũng như các cơ chế tác động khác, chẳng hạn như các cơ chế tạo ra chất tiết, thay đổi màu sắc, xung điện, âm thanh và thậm chí cả ánh sáng. Chúng ta đã xem xét nhiều hệ thống sinh lý tham gia vào các quá trình này, bao gồm hormone, hệ thống sinh sản, hệ thần kinh, hệ thống cảm giác và cơ chế ăn uống. Lĩnh vực sinh lý hành vi, bao gồm các khía cạnh của tất cả các hệ thống này, là rất lớn, vì vậy ở đây chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn về ba hiện tượng khác nhau được các nhà sinh lý học hành vi nghiên cứu: thời điểm của hành vi, định hướng và giao tiếp. Nhịp sinh học phối hợp hành vi với chu kỳ môi trường Trái đất quay quanh trục của nó cứ sau 24 giờ,tạo ra các chu kỳ hàng ngày của ánh sáng và bóng tối, nhiệt độ, độ ẩm và thủy triều. Ngoài ra. Trái đất nghiêng trên trục của nó, vì vậy chu kỳ sáng-tối 53.12 Động vật ăn cỏ Tìm kiếm các nguồn khoáng chất bất thường (A) Vẹt đuôi dài màu đỏ và xanh của rừng Amazon thu được các khoáng chất thiết yếu bằng cách ăn đất sét khô. (B) Bướm Pierid thu được lượng muối cần thiết bằng cách uống dịch tiết từ da và lỗ mũi của caiman.



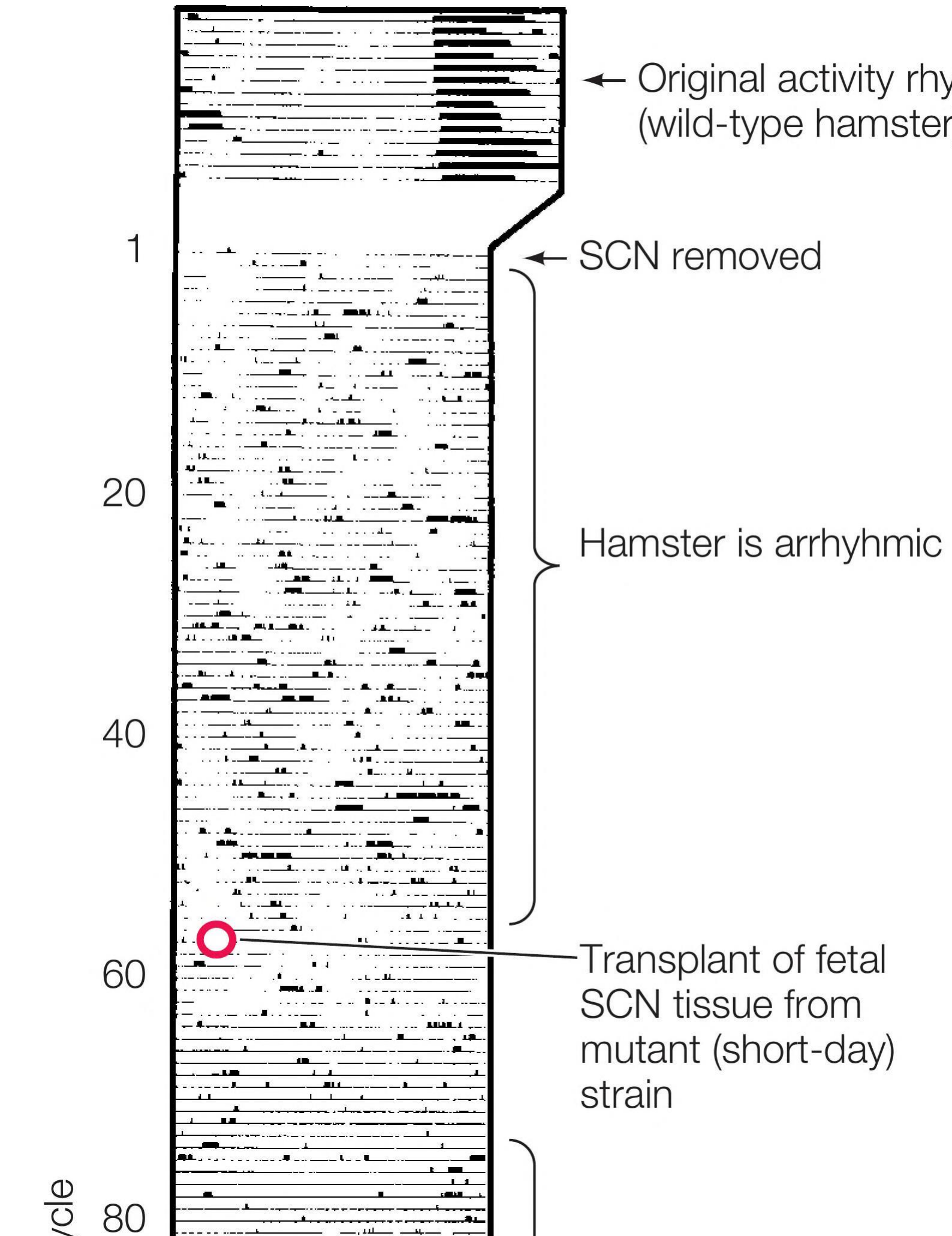
(B)



53.5 Cơ chế sinh lý nào tạo nên hành vi? 1107 Giờ 0 12 I 24 I 36 — Tâ€œ 48 n Trong chu kỳ 12 giờ sáng/12 giờ tối, chuột hoạt động chủ yếu trong bóng tối và có chu kỳ nghỉ-hoạt động là 24 giờ. Trong bóng tối liên tục, chuột vẫn biểu hiện chu kỳ nghỉ ngơi và hoạt động hàng ngày, nhưng thời gian của chu kỳ đó ít hơn 24 giờ. Kết quả là chuột bắt đầu hoạt động và kết thúc hoạt động sớm hơn mỗi ngày. Sáng Tối Sáng Tối 1 21 Nếu chuột được chiếu sáng 20 phút trong khoảng thời gian 24 giờ, chu kỳ hoạt động nghỉ ngơi của nó sẽ kéo dài trong khoảng thời gian 24 giờ. limnuiii naa â– mm i \ i mu hi tin i â– biiksi i ii in iKi'Hii ii mu mu Ii mi mu in v i in mm mi I IBI â– MINI I â– Bin mi i i mi lima in â– â– ill mi i i iiKi MBiiii iii mm mm - n i i uiiibi iimi ii ii â– ii mi iii \ I i n ilium i Â` naiiim Ii j i ii rwiiiiniu mu ilium i e â– I 111 II HUB lill Bllliin VIII I V N B C I IIMI llll BIIHII I 111 I HI IBB â– I UK III â– â– I II i m mi â– i in in mi in i b it i Dark mi i in i ms iiii ii â– i huh chào III 11 llllllllf ININ KB IBM I â– min tôi ơi tôi ơi! iii i i ii laimiiii n in ik i min n m mil 1 1 if a iibi â– â– â– â– đuôi III III I H â– Blil IIMI i i mi lima in â– â– in bmii i ii bi i mail i III nrinÂ « _ â– lllinil IINI II II1UII Bill i i II ItlllB I B IIEI IIMB I bh m â– 1 1 in ii nr inn ininrsrr i vi III II Ill'll ii a i inn m ihi i i a ii jiiii mu imi i â– â – b l â– i mm ibb in I I 53.13 Nhịp sinh học bị ảnh hưởng bởi các tín hiệu môi trường Chu kỳ hoạt động-nghỉ ngơi của chuột thí nghiệm (động vật sống về đêm) phản ứng với chu kỳ sáng-tối mà nó được duy trì. Các thanh màu xám biểu thị thời gian chuột chạy trên bánh xe hoạt động. Hai ngày hoạt động được ghi trên mỗi đường ngang; dữ liệu cho mỗi ngày được vẽ hai lần - một lần ở nửa bên phải của mỗi dòng (giờ 24-48) và một lần nữa ở nửa bên trái của dòng bên dưới nó (giờ 0-24). Việc vẽ đồ thị kép này chỉ nhằm mục đích làm cho mẫu dễ nhìn hơn. Một! Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 53.3 Nhịp sinh học Cuộc sống 0e.com/at53.3 thay đổi khi Trái đất quay quanh mặt trời. Những chu kỳ hàng ngày và theo mùa này ảnh hưởng sâu sắc đến sinh lý và hành vi của động vật. Động vật có xu hướng hoạt động vào ban ngày (ban ngày) hoặc ban đêm (ban đêm) và có khả năng cảm giác phù hợp với sự khác biệt này. Do đó, việc tổ chức hành vi theo chu kỳ tương ứng với chu kỳ môi trường sáng và tối là điều thích nghi. Tương tự, một hành vi thích ứng vào một thời điểm trong năm (chẳng hạn như giữa mùa hè) có thể không thích ứng vào một thời điểm khác (giữa mùa đông). Vì vậy, điều quan trọng là động vật phải tổ chức hành vi của chúng theo thời gian trong ngày hoặc trong năm và có thể đoán trước những thời điểm đó. NHIỆT ĐỘ SINH HỌC Các động vật thí nghiệm được nuôi trong bóng tối liên tục và ở nhiệt độ không đổi, luôn có sẵn thức ăn và nước uống, vẫn thể hiện các chu kỳ hoạt động hàng ngày như hoạt động vận động, ngủ, ăn, uống, học tập,và bất cứ thứ gì khác có thể đo lường được. Sự tồn tại của các chu kỳ hàng ngày này khi không có tín hiệu thời gian từ môi trường cho thấy động vật có đồng hồ bên trong. Bởi vì những chu kỳ hàng ngày này không dài chính xác 24 giờ nên chúng được gọi là nhịp sinh học (circa, "about"; chết, "day"). Như được mô tả trong Phần 37.4, bất kỳ nhịp sinh học nào cũng có thể được xem như một chuỗi các chu kỳ và độ dài của một trong những chu kỳ đó là một chu kỳ của nhịp điệu. Bất kỳ điểm nào trong chu trình đều là một pha của chu trình đó. Khi hai nhịp hoàn toàn khớp nhau, chúng cùng pha và nếu một nhịp bị dịch chuyển (như khi đặt lại đồng hồ), thì đó là pha sớm hoặc bị trễ pha. Bởi vì chu kỳ của nhịp sinh học không chính xác là 24 giờ nên nó phải được thực hiện theo từng pha trước hoặc trễ hơn mỗi ngày để duy trì cùng pha với chu kỳ hàng ngày của môi trường. Nói cách khác, nhịp điệu phải tuân theo chu kỳ sáng và tối trong môi trường của động vật. Một con vật được nuôi trong điều kiện ổn định sẽ không bị cuốn vào chu kỳ sáng tối của môi trường và đồng hồ sinh học của nó sẽ chạy theo chu kỳ tự nhiên - nó sẽ chạy tự do. Nếu thời gian ít hơn 24 giờ, con vật sẽ bắt đầu hoạt động sớm hơn một chút mỗi ngày (Hình 53.1 3). Khoảng thời gian của nhịp sinh học tự do nằm dưới sự kiểm soát của di truyền. Các loài khác nhau có thể có các chu kỳ trung bình khác nhau và trong cùng một loài, các đột biến có thể dẫn đến các độ dài chu kỳ khác nhau. Trong điều kiện tự nhiên, các tín hiệu thời gian của môi trường, chẳng hạn như sự bắt đầu của ánh sáng hoặc bóng tối, cuốn theo nhịp điệu chạy tự do.và trong cùng một loài, các đột biến có thể dẫn đến các khoảng thời gian khác nhau. Trong điều kiện tự nhiên, các tín hiệu thời gian của môi trường, chẳng hạn như sự bắt đầu của ánh sáng hoặc bóng tối, cuốn theo nhịp điệu chạy tự do.và trong cùng một loài, các đột biến có thể dẫn đến các khoảng thời gian khác nhau. Trong điều kiện tự nhiên, các tín hiệu thời gian của môi trường, chẳng hạn như sự bắt đầu của ánh sáng hoặc bóng tối, cuốn theo nhịp điệu chạy tự do.

1108 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật đối với chu kỳ sáng tối của môi trường. Trong phòng thí nghiệm, có thể điều chỉnh nhịp sinh học của động vật chạy tự do bằng các xung ánh sáng hoặc bóng tối ngắn được thực

hiện cứ sau 24 giờ (xem bảng dưới cùng của Hình 53.13). Ở động vật có vú, "đồng hồ" sinh học chính; bao gồm hai cụm tế bào thần kinh ngay phía trên giao thoa thị giác (vùng não nơi các dây thần kinh thị giác gặp nhau). Những cấu trúc này được gọi là hạt nhân siêu âm (SCN). Nếu chúng bị tiêu diệt, con vật sẽ trở nên rối loạn nhịp tim (mất nhịp sinh học) và có khả năng ăn, uống, ngủ hoặc thức bất cứ lúc nào trong ngày. Năm 1990, một nghiên cứu đáng chú ý của Martin Ralph và các đồng nghiệp của ông, khi đó đang làm việc tại Đại học Virginia, đã chỉ ra rằng SCN là nguồn gốc của nhịp sinh học. Khi SCN của chuột đồng trưởng thành có nhịp điệu 24 giờ điển hình bị phá hủy, con vật trở nên rối loạn nhịp tim. Sau vài tuần xảy ra hành vi rối loạn nhịp tim này, các nhà nghiên cứu đã cấy ghép mô SCN từ bào thai của chuột đồng được lai tạo để có nhịp điệu ngày ngắn không điển hình (đột biến) vào chuột đồng ban đầu. bộ não. Thí nghiệm đã tạo ra hai kết quả đáng chú ý (Hình 53.1 4). Đầu tiên, nhịp sinh học được phục hồi bằng mô SCN được cấy ghép, chứng tỏ rằng SCN đủ để tạo ra nhịp sinh học - một trường hợp duy nhất về hành vi được phục hồi bằng cấy ghép thần kinh. Thứ hai, nhịp sinh học được phục hồi có độ dài chu kỳ của chủng người hiến, chứng tỏ rằng kiểu hình cụ thể của hành vi là một đặc tính của mô thần kinh của người hiến và do đó được tạo ra hoàn toàn bởi SCN. Cơ chế phân tử của đồng hồ sinh học liên quan đến các vòng phản hồi tiêu cực. Mặc dù có một số gen liên quan, bao gồm cả các gen được thảo luận trong Phần 53.2, chúng ta có thể khái quát về cơ chế này bằng cách nói rằng khi một số "gen đồng hồ" nhất định; được biểu hiện trong các tế bào SCN, mRNA đi vào tế bào chất, nơi nó được dịch mã. Các protein thu được kết hợp với nhau và dimer quay trở lại nhân như một yếu tố phiên mã giúp ngăn chặn sự biểu hiện của các gen đồng hồ. Thời gian của chu kỳ này là khoảng một ngày. Những phát hiện này cho thấy có thể hiểu được nhịp sinh học của hành vi ở mọi cấp độ, từ máy tạo nhịp phân tử đến các kích thích môi trường lôi kéo chúng vào chu kỳ sáng và tối hàng ngày. NHIỆM VỤ THÁNG TUẦN Những thay đổi theo mùa trong môi trường đặt ra những thách thức đối với nhiều loài. Hầu hết các loài động vật sinh sản thành công nhất nếu chúng định thời gian cho hành vi sinh sản của mình trùng với thời điểm thuận lợi nhất trong năm cho sự sống sót của con cái. Nhiều loài đòi hỏi sự chuẩn bị trước đáng kể cho quá trình sinh sản. Động vật di cư phải đến nơi sinh sản của chúng vào đúng thời điểm và động vật có cấu trúc chuyên biệt được sử dụng trong màn giao phối, chẳng hạn như gạc hươu, nai sừng tấm và tuần lộc, phải phát triển những cấu trúc này trước khi mùa sinh sản đến. Đối với nhiều loài,sự thay đổi độ dài ngày - quang kỳ - là một dấu hiệu đáng tin cậy về những thay đổi theo mùa sắp tới. Tuy nhiên, đối với những người khác, sự thay đổi độ dài ngày không phải là dấu hiệu đáng tin cậy theo mùa. Ví dụ, những con chuột ngủ đông trải qua nhiều tháng dài trong hang tối dưới lòng đất nhưng phải chuẩn bị về mặt sinh lý cho 53.14 Đồng hồ não có thể được cấy ghép Trong thí nghiệm này, nhịp hoạt động của một con chuột đồng hoang dã (tức là điển hình về mặt di truyền) đã được đo; con vật này có chu kỳ sinh học là 24,5 giờ (trên cùng). Sau khi SCN của nó bị loại bỏ (bị tổn thương), hamster trở nên rối loạn nhịp tim. Mô SCN từ bào thai "ngày ngắn" hamster (một chủng đột biến có chu kỳ sinh học 19 giờ) sau đó được cấy vào khu vực nơi vết thương được tạo ra ở hamster hoang dã. Các mô được cấy ghép đã phục hồi nhịp sinh học ở chuột đồng bị tổn thương, nhưng nhịp sinh học được phục hồi lại có chu kỳ kinh nguyệt của động vật hiến tặng. sinh sản gần như ngay khi chúng xuất hiện vào mùa xuân. Một con chim trú đông gần xích đạo không thể sử dụng những thay đổi trong chu kỳ sáng làm dấu hiệu để tính thời gian di cư đến nơi sinh sản ở vùng ôn đới. Khi được nuôi trong điều kiện không đổi trong phòng thí nghiệm, những động vật như vậy biểu hiện nhịp sinh học nội sinh theo dõi thời gian trong năm. Không giống như nhịp sinh học, cơ sở thần kinh của nhịp sinh học vẫn chưa được biết rõ.


Original activity rhy
(wild-type hamster
1
SCN removed
20
Hamster is arrhyhmic
40
60
Transplant of fetal
SCN tissue from
mutant (short-day)
strain
80
ycle

53.5 Cơ chế sinh lý nào tạo nên hành vi? 1109 53.15 Thí điểm Cá voi xám (Eschrichtius Robustus) di cư về phía nam vào mùa đông từ Biển Bering đến bờ biển Baja California bằng cách thí điểm, một phần bằng cách đi theo bờ biển phía tây của Bắc Mỹ. Động vật phải tìm đường xung quanh môi trường của chúng. Để xác định được môi trường sống thích hợp, tìm thức ăn và bạn tình, cũng như tránh những kẻ săn mồi và thời tiết xấu, động vật cần có khả năng tìm đường xung quanh môi trường của nó. Trong môi trường sống cục bộ của nó, động vật có thể định hướng tới các điểm mốc. Nhưng nếu đích đến của nó ở một khoảng cách khá xa thì sao? ĐIỀU KHIỂN: ĐỊNH HƯỚNG BẰNG ĐỊA ĐIỂM Hầu hết động vật tìm đường bằng cách biết và ghi nhớ cấu trúc môi trường của chúng. Hình thức điều hướng này được gọi là thí điểm. Ví dụ, cá voi xám di cư theo mùa giữa Biển Bering và các đầm phá ven biển Mexico (Hình 53.1 5). Họ tìm đường một phần bằng cách đi theo bờ biển phía tây của Bắc Mỹ. Đường bờ biển, dãy núi, sông, dòng nước và kiểu gió đều có thể đóng vai trò là tín hiệu thí điểm cho cá voi. Nhưng một số trường hợp đáng chú ý về sự định hướng và chuyển động ở khoảng cách xa không thể được giải thích bằng phương pháp thí điểm. TRỞ LẠI: TRỞ LẠI ĐẾN MỘT ĐỊA ĐIỂM CỤ THỂ Khả năng quay trở lại địa điểm làm tổ, hang hoặc vị trí cụ thể khác được gọi là quay về tổ. Việc tìm đường có thể được thực hiện bằng cách bay thí điểm trong một môi trường đã biết, nhưng một số động vật di chuyển quãng đường dài qua lãnh thổ xa lạ thực hiện việc tìm đường phức tạp hơn nhiều. Khả năng chim bồ câu quay trở lại chuồng của chúng ngay cả sau khi được vận chuyển đến những địa điểm xa xôi đã được nhiều người biết đến. Họ tìm đường về nhà bằng cách nào? Các thí nghiệm đã chỉ ra rằng chim bồ câu sử dụng mặt trời làm la bàn nhưng chúng vẫn có thể tìm đường về nhà khi không nhìn thấy mặt trời. Các thí nghiệm khác đã chỉ ra rằng chim bồ câu được trang bị kính áp tròng mờ có thể tìm đường về nhà, cho thấy rằng tín hiệu thị giác là không cần thiết. Điều đáng kinh ngạc nhất là chứng minh rằng chim bồ câu có thể phát hiện từ trường của Trái đất và định hướng nó giống như con người định hướng bằng la bàn. Tổng hợp lại, các nghiên cứu về khả năng dẫn đường của chim bồ câu cho thấy rằng chúng có thể sử dụng nhiều nguồn thông tin định hướng dư thừa và có thể chuyển đổi giữa các nguồn đó tùy theo hoàn cảnh. sajE Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 53.4 Cuộc sống mô phỏng đường đi 0e.com/at53.4 DI CHUYỂN: ĐIỀU HÀNH QUA CÁC KHOẢNG CÁCH LỚN Chừng nào con người còn sinh sống ở các vĩ độ ôn đới, họ đã nhận thức được rằng toàn bộ quần thể động vật, đặc biệt là các loài chim, biến mất và xuất hiện trở lại theo mùa. Tuy nhiên, phải đến đầu thế kỷ 19, các mô hình di cư mới được phát hiện bằng cách đánh dấu từng cá thể chim bằng các dải nhận dạng quanh chân của chúng. Chỉ khi các cá thể có thể được xác định rõ ràng thì mới có thể chứng minh được rằng những con chim giống nhau và con cái của chúng quay trở lại cùng một nơi sinh sản từ năm này sang năm khác,và rằng những con chim tương tự này có thể được tìm thấy trong mùa không sinh sản ở những địa điểm cách nơi sinh sản của chúng hàng trăm hoặc thậm chí hàng nghìn km. Nhiều loài quay về và di cư đi thẳng đến đích thông qua những môi trường mà chúng chưa từng trải qua vì chúng sử dụng các cơ chế định hướng khác ngoài việc lái thử. Con người sử dụng hai hình thức điều hướng chính: • Điều hướng theo hướng từ xa đòi hỏi phải biết hướng nào và đích đến cách bao xa. Với la bàn để xác định phương hướng và phương tiện đo khoảng cách, con người có thể định hướng. ™ Điều hướng hai tọa độ, còn được gọi là điều hướng thực sự, yêu cầu biết vĩ độ và kinh độ (tọa độ bản đồ) của cả vị trí hiện tại và điểm đến, cũng như la bàn để xác định hướng. Nhiều loài động vật không phải con người dường như có "cảm giác la bàn" điều đó cho phép chúng sử dụng các dấu hiệu của môi trường để xác định phương hướng và một số dường như có "cảm giác bản đồ" cho phép họ xác định được vị trí của mình. Hành vi của nhiều loài động vật cho thấy chúng có khả năng điều hướng phối hợp hai chiều. Ví dụ, hải âu đầu xám (Thalassarche chrysostoma) sinh sản trên các đảo đại dương ở Nam bán cầu. Khi một con chim hải âu con rời bỏ cha mẹ của nó' làm tổ, nó bay rộng khắp các đại dương phía nam trong 8 hoặc 9 năm (một cách thích hợp, tên chi Thalassarche trong tiếng Hy Lạp có nghĩa là "đầu tiên trên biển"). Khi đó, nó trưởng thành sinh sản và bay về hòn đảo nơi nó được nuôi dưỡng, nơi nó giao phối và xây tổ (Hình 53.16). Làm thế nào con chim có thể tìm thấy một hòn đảo nhỏ giữa đại dương bao la sau nhiều năm lang thang? Đồng hồ sinh học có thể cung cấp cho chim hải âu thông tin về thời gian trong ngày và thông tin bổ sung từ vị trí của mặt trời có thể cho phép nó xác định tọa độ bản đồ của mình - giống như các thủy thủ đã làm trong thời kỳ chưa có vệ tinh định vị toàn cầu. Khả năng xác định vị trí bằng cách tính toán các góc giữa các thiên thể như mặt trời, các ngôi sao và đường chân trờiHành vi của nhiều loài động vật cho thấy chúng có khả năng điều hướng phối hợp hai chiều. Ví dụ, hải âu đầu xám (Thalassarche chrysostoma) sinh sản trên các đảo đại dương ở Nam bán cầu. Khi một con chim hải âu con rời

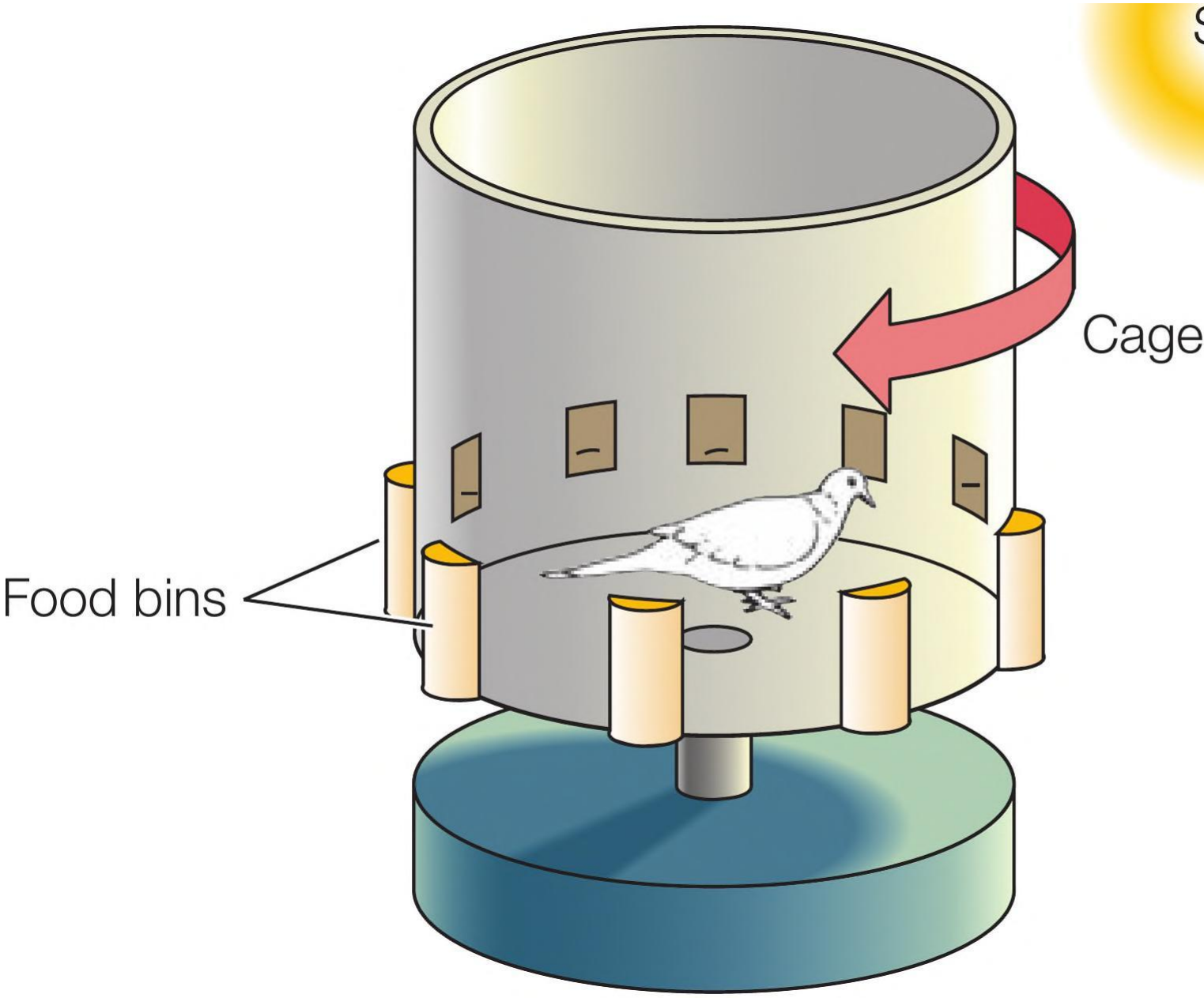
bỏ cha mẹ của nó' làm tổ, nó bay rộng khắp các đại dương phía nam trong 8 hoặc 9 năm (một cách thích hợp, tên chi Thalassarche trong tiếng Hy Lạp có nghĩa là "đầu tiên trên biển"). Khi đó, nó trưởng thành sinh sản và bay về hòn đảo nơi nó được nuôi dưỡng, nơi nó giao phối và xây tổ (Hình 53.16). Làm thế nào con chim có thể tìm thấy một hòn đảo nhỏ giữa đại dương bao la sau nhiều năm lang thang? Đồng hồ sinh học có thể cung cấp cho chim hải âu thông tin về thời gian trong ngày và thông tin bổ sung từ vị trí của mặt trời có thể cho phép nó xác định tọa độ bản đồ của mình - giống như các thủy thủ đã làm trong thời kỳ chưa có vệ tinh định vị toàn cầu. Khả năng xác định vị trí bằng cách tính toán các góc giữa các thiên thể như mặt trời, các ngôi sao và đường chân trờiHành vi của nhiều loài động vật cho thấy chúng có khả năng điều hướng phối hợp hai chiều. Ví dụ, hải âu đầu xám (Thalassarche chrysostoma) sinh sản trên các đảo đại dương ở Nam bán cầu. Khi một con chim hải âu con rời bỏ cha mẹ của nó' làm tổ, nó bay rộng khắp các đại dương phía nam trong 8 hoặc 9 năm (một cách thích hợp, tên chi Thalassarche trong tiếng Hy Lạp có nghĩa là "đầu tiên trên biển"). Khi đó, nó trưởng thành sinh sản và bay về hòn đảo nơi nó được nuôi dưỡng, nơi nó giao phối và xây tổ (Hình 53.16). Làm thế nào con chim có thể tìm thấy một hòn đảo nhỏ giữa đại dương bao la sau nhiều năm lang thang? Đồng hồ sinh học có thể cung cấp cho chim hải âu thông tin về thời gian trong ngày và thông tin bổ sung từ vị trí của mặt trời có thể cho phép nó xác định tọa độ bản đồ của mình - giống như các thủy thủ đã làm trong thời kỳ chưa có vệ tinh định vị toàn cầu. Khả năng xác định vị trí bằng cách tính toán các góc giữa các thiên thể như mặt trời, các ngôi sao và đường chân trời


Bering Sea
Summer feeding range
Alaska
Pacific Ocean
Winter range

1110 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật Bốn màu sắc tượng trưng cho những con đường khác nhau mà bốn cá thể được gắn thẻ phóng xạ đã đi trong một năm. Nơi sinh sản (B) Thalassarche chrysostoma 53.16 Về nhà (A) Chim hải âu đầu xám được sinh ra trên các hòn đảo ở vùng biển cận Nam Cực. Chim non lang thang khắp các đại dương phía nam trong 8 hoặc 9 năm. (B) Khi chúng trưởng thành, những con chim quay trở lại hòn đảo nơi chúng được nở để giao phối và nuôi con non. Một cặp đôi đang tán tỉnh được hiển thị ở đây. Bán cầu, ngôi sao Polaris - "Sao Bắc Đẩu" – nằm ở vùng bầu trời đó và chỉ về phía bắc một cách đáng tin cậy. Stephen Emlen tại Đại học Cornell đã chứng minh rằng loài chim có thể học cách sử dụng các ngôi sao để định hướng. Khi thời điểm trong năm đến khi chim non thường di cư đến phạm vi mùa đông của chúng, những con chim non bị nuôi nhốt trở nên năng động hơn và định hướng hoạt động theo hướng chúng sẽ bay. Làm sao họ biết được hướng đó? Nếu những con chim này được nuôi trong một cung thiên văn có mô hình ngôi sao tự nhiên nhưng không quay, thì những con chim này không học cách định hướng và hoạt động trước khi di cư của chúng là ngẫu nhiên. Tuy nhiên, nếu bầu trời của cung thiên văn quay và ngay cả khi nó quay quanh một điểm khác với Sao Bắc Đẩu, thì các loài chim sẽ định hướng hoạt động sơ bộ của chúng như thể điểm cố định trên bầu trời là hướng bắc. Động vật sử dụng nhiều phương thức để giao tiếp Khi các cá thể động vật tương tác, chúng trao đổi thông tin; do đó hành vi của động vật có thể phát triển thành hệ thống trao đổi thông tin hoặc giao tiếp. Hành vi của các cá nhân có thể trở thành tín hiệu giao tiếp, nhưng chỉ khi việc truyền tải thông tin mang lại lợi ích cho cả người gửi và người nhận. Để hiểu tại sao những điều kiện này phải được đáp ứng, hãy xem xét những màn tán tỉnh của nam giới. Những màn trình diễn này sẽ được ưa chuộng nếu chúng làm tăng khả năng giao phối và truyền gen của con đực, đồng thời việc lựa chọn giới tính sẽ xảy ra nếu màn trình diễn truyền tải thông tin đến con cái (người nhận) về phẩm chất của nó với tư cách là một người cha tiềm năng cho con cái của cô ấy. . Động vật giao tiếp bằng nhiều phương thức cảm giác khác nhau về bản chất của tín hiệu được tạo ra, tính đặc hiệu của thông tin được truyền tải, tốc độ và độ bền của tín hiệu cũng như sự phù hợp của nó trong các môi trường khác nhau. Các nhà sinh lý học hành vi quan tâm đến giao tiếp phải xem xét các đặc điểm cảm giác và vận động của động vật nghiên cứu, tính chất vật lý của các phương thức giao tiếp mà chúng sử dụng và môi trường diễn ra giao tiếp. vào những thời điểm cụ thể trong ngày được gọi là điều hướng thiên thể. Vào ban ngày, mặt trời có thể đóng vai trò như một chiếc la bàn nếu bạn biết bây giờ là mấy giờ và động vật có thể sử dụng đồng hồ sinh học của chúng để biết thông tin đó. Khả năng này đã được chứng minh bằng việc "chuyển đồng hồ"; thí nghiệm như trong Hình 53.17. Các thí nghiệm tương tự đã chỉ ra rằng nhiều loài động vật có thể định hướng bằng la bàn mặt trời bù thời gian. StfaB Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 53.5 La bàn mặt trời bù thời gian [1D3E5S5 Lifel 0e.com/at53.5 Nhiều loài động vật thường sống về đêm; Ngoài ra, nhiều loài chim di cư vào ban ngày nên không thể sử dụng mặt trời để xác định phương hướng. Các ngôi sao cung cấp hai nguồn thông tin về hướng: các chòm sao chuyển động và một điểm cố định. Vị trí của các chòm sao (như của mặt trời) thay đổi do Trái đất quay. Với bản đồ sao và đồng hồ, hướng có thể được xác định bằng cách sử dụng bất kỳ chòm sao nào. Nhưng có một điểm không thay đổi vị trí trong đêm là điểm nằm ngay trên trục mà Trái đất quay. Ở các TÍN HIỆU HÓA HỌC phía Bắc Do tính đa dạng của cấu trúc phân tử, pheromone có thể truyền đạt những thông điệp rất cụ thể, giàu thông tin (xem Phần 46.2). Pheromone hoạt động hiệu quả cả ngày lẫn đêm và chúng có thể bao phủ phạm vi truyền dẫn rộng. Pheromone được sử dụng trong các loại giao tiếp khác nhau có tính dễ bay hơi (dễ bay hơi) và khả năng khuếch tán khác nhau; những tính chất hóa học này là chức năng của bản chất và kích thước của phân tử pheromone. Ví dụ, pheromone hoạt động như tín hiệu báo động rất dễ bay hơi và khuếch tán, do đó thông điệp của chúng lan truyền nhanh chóng nhưng biến mất cũng nhanh chóng. Pheromone đánh dấu lãnh thổ và đánh dấu đường mòn có độ biến động và khả năng khuếch tán thấp và duy trì hiệu quả trong thời gian dài nên chúng có thể truyền tải thông tin định hướng. Pheromone giới tính, chẳng hạn như pheromone của bướm gypsy (xem Hình 46.4), có những đặc tính trung gian nên chúng có thể lan truyền một khoảng cách xa nhưng không biến mất nhanh chóng. Pheromone là một cách hiệu quả để trao đổi thông tin cụ thể của loài và vì người nhận phải có phân tử thụ thể thích hợp để phát hiện pheromone nên đây không phải là tín hiệu dễ bị kẻ săn mồi chặn lại. Tín hiệu pheromonal không thểvì vậy thông điệp của họ lan truyền nhanh chóng nhưng lại biến mất nhanh chóng. Pheromone đánh dấu lãnh thổ và đánh dấu đường mòn có độ biến động và khả năng khuếch tán thấp và duy trì hiệu quả trong thời gian dài nên chúng có thể truyền tải thông tin định hướng. Pheromone giới tính, chẳng hạn như pheromone của bướm gypsy (xem Hình 46.4), có những đặc tính trung gian, vì vậy chúng có thể lan truyền một khoảng

cách xa nhưng không biến mất nhanh chóng. Pheromone là một cách hiệu quả để trao đổi thông tin cụ thể của loài và vì người nhận phải có phân tử thụ thể thích hợp để phát hiện pheromone nên đây không phải là tín hiệu dễ bị kẻ săn mồi chặn lại. Tín hiệu pheromonal không thểvì vậy thông điệp của họ lan truyền nhanh chóng nhưng lại biến mất nhanh chóng. Pheromone đánh dấu lãnh thổ và đánh dấu đường mòn có độ biến động và khả năng khuếch tán thấp và duy trì hiệu quả trong thời gian dài nên chúng có thể truyền tải thông tin định hướng. Pheromone giới tính, chẳng hạn như pheromone của bướm gypsy (xem Hình 46.4), có những đặc tính trung gian nên chúng có thể lan truyền một khoảng cách xa nhưng không biến mất nhanh chóng. Pheromone là một cách hiệu quả để trao đổi thông tin cụ thể của loài và vì người nhận phải có phân tử thụ thể thích hợp để phát hiện pheromone nên đây không phải là tín hiệu dễ bị kẻ săn mồi chặn lại. Tín hiệu pheromonal không thể

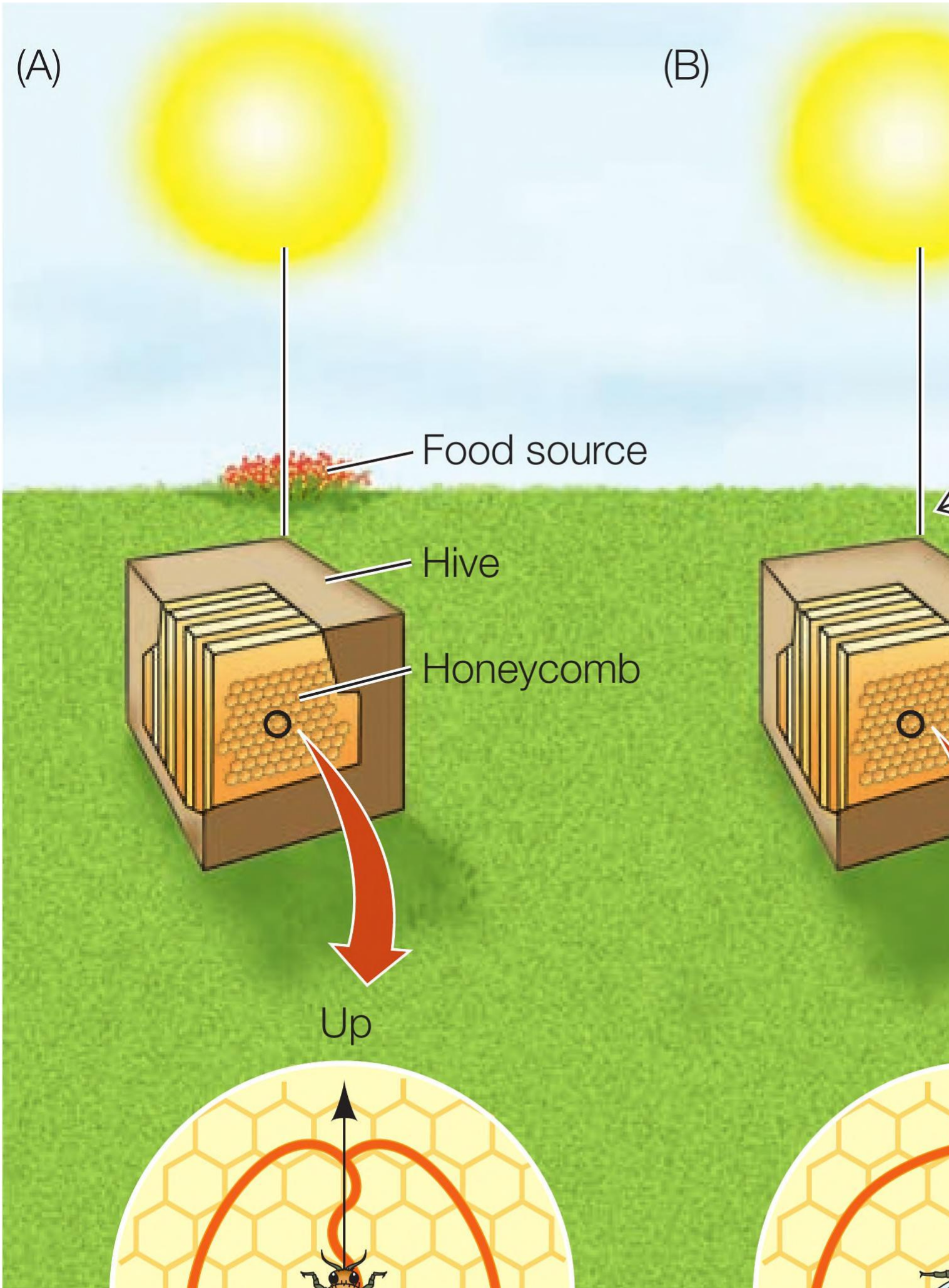
53.5 Cơ chế sinh lý nào tạo nên hành vi? 1111 NVESTIGATINGLIFE 53.17 Một la bàn mặt trời bù thời gian Các thí nghiệm cho thấy loài chim' Đồng hồ sinh học ảnh hưởng đến khả năng phán đoán hướng của chúng mà chim bồ câu sử dụng mặt trời để thiết lập phương hướng di chuyển và dựa trên vị trí của mặt trời.3 để tìm thức ăn một cách chính xác. "Chuyển đồng hồ" các thí nghiệm chứng minh rằng Chim bồ câu GIẢ THUYẾT xác định hướng la bàn từ vị trí của mặt trời đối với đồng hồ sinh học bên trong của chúng. Phương pháp 1 . Đặt một con chim bồ câu vào một cái lồng tròn mà từ đó nó có thể nhìn thấy mặt trời và bầu trời, nhưng không thể nhìn thấy đường chân trời hoặc bất kỳ tín hiệu thị giác nào khác. 2. Bao quanh lồng có nhiều thùng đựng thức ăn nhưng chỉ đặt thức ăn vào thùng ở cực nam, từ đó huấn luyện chim tìm kiếm thức ăn ở phía nam. (Xoay lồng nhưng luôn đặt thức ăn vào thùng ở cực nam xác nhận rằng chim đang tìm đường về phía nam.) 3. Đặt chim bồ câu đã được huấn luyện vào phòng có chu kỳ ánh sáng được kiểm soát trong 2 tuần. Bật đèn vào lúc nửa đêm và tắt vào buổi trưa để đẩy nhanh nhịp sinh học của nó thêm 6 giờ (tức là, 6 giờ sáng đối với chim giống như buổi trưa). 4. Đưa chim bồ câu vào lồng tròn dưới ánh sáng tự nhiên và quan sát hành vi tìm kiếm thức ăn của nó. Kết quả Sự thay đổi 6 giờ trong đồng hồ sinh học dẫn đến sai số 90 độ trong phương hướng của chim bồ câu. Hướng Đông Khi mặt trời mọc, chim bồ câu ở giai đoạn nâng cao tìm kiếm thức ăn trong thùng ở đầu phía đông của lồng — sẽ ở phía nam theo vị trí của mặt trời vào buổi trưa. Sự thay đổi 6 giờ trong đồng hồ sinh học của họ dẫn đến sai số 90° trong phương hướng của họ. > -Thùng đựng thức ăn đầy KẾT LUẬN Chim bồ câu có khả năng xác định phương hướng bằng cách sử dụng vị trí của mặt trời làm la bàn. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aKramer, G. 1952. Ibis 94: 265-285. có thể thay đổi nhanh chóng nhưng chúng có thể truyền tải những thông tin tĩnh và phức tạp. Động vật có vú đánh dấu lãnh thổ của chúng bằng pheromone tiết lộ rất nhiều thông tin về bản thân chúng: loài, bản sắc cá thể, tình trạng sinh sản, kích thước (được biểu thị bằng chiều cao của vết đánh dấu) và con vật đã ở trong khu vực đó gần đây như thế nào (được biểu thị bằng sức mạnh). của mùi hương). TÍN HIỆU HÌNH THỨC Tín hiệu hình ảnh mang lại lợi thế là truyền thông tin nhanh chóng trên một khoảng cách đáng kể (tùy thuộc vào môi trường và thị lực của máy thu); chúng cũng truyền tải vị trí chính xác của người ra tín hiệu. Nội dung tín hiệu có thể được tăng cường bằng các chuyển động (như trong màn tán tỉnh) hoặc bằng các tư thế khác nhau. Tuy nhiên, tín hiệu hình ảnh hiệu quả đòi hỏi phải có đủ ánh sáng và người nhận phải nhìn vào người ra tín hiệu. Do đó, giao tiếp bằng hình ảnh không đặc biệt hữu ích vào ban đêm hoặc trong môi trường thiếu ánh sáng, chẳng hạn như hang động và độ sâu đại dương. Một số loài đã khắc phục được hạn chế này bằng cơ chế phát sáng. Ví dụ, đom đóm sử dụng cơ chế enzyme để tạo ra các tia sáng. Bằng cách phát ra các tia sáng theo kiểu đặc trưng của loài,đom đóm quảng cáo cho bạn tình vào ban đêm. Một nhược điểm khác của tín hiệu thị giác là chúng có thể bị các loài khác chặn lại. Ví dụ, có những loài đom đóm săn mồi bắt chước kiểu chớp sáng của con cái của các loài khác. Một người đàn ông tiếp cận người bắt chước “nữ" trở thành một bữa ăn hơn là một người bạn đời. Do đó, sự lừa dối có thể là một phần trong hệ thống giao tiếp của động vật, cũng như nó là một phần trong giao tiếp của con người.



1112 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật TÍN HIỆU ÂM THANH Âm thanh không thể truyền tải thông tin phức tạp nhanh như tín hiệu hình ảnh. Nhưng tín hiệu âm thanh, không giống như tín hiệu hình ảnh, có thể được sử dụng vào ban đêm và trong môi trường tối. Chúng không bị cản trở bởi các vật thể gây nhiễu tín hiệu thị giác, vì vậy chúng có thể được truyền đi trong các môi trường phức tạp như rừng. Chúng thường tốt hơn các tín hiệu hình ảnh trong việc thu hút sự chú ý của người nhận vì người nhận không cần phải nhìn vào người ra hiệu để nhận được tin nhắn. Âm thanh cũng hữu ích cho việc giao tiếp ở khoảng cách xa. Mặc dù cường độ của âm thanh giảm theo khoảng cách từ nguồn, nhưng âm thanh lớn có thể truyền thông tin đi một khoảng cách xa hơn nhiều so với tín hiệu hình ảnh. Những bài hát phức tạp của cá voi lưng gù, khi được tạo ra ở độ sâu đại dương khoảng 1.000 mét, có thể được nghe cách xa hàng trăm km, cho phép những con cá voi này xác định được vị trí của nhau trên những vùng biển rộng lớn. Nội dung thông tin của các tín hiệu âm thanh có thể được tăng lên bằng cách thay đổi tần số của chúng, như chúng ta có thể thấy trong siêu âm bài hát của loài chim sẻ đầu trắng trong Hình 53.7, và khi chúng ta thực hành trong lời nói của mình. Tuy nhiên, tín hiệu âm thanh khiến người ra tín hiệu có nguy cơ bị kẻ săn mồi phát hiện. Mối nguy hiểm này có thể được giảm thiểu bằng cách điều chỉnh tần số và cấu trúc tín hiệu làm giảm thông tin định hướng mà máy thu có thể trích xuất từ tín hiệu. Cuộc gọi báo thức có xu hướng là âm thanh thuần túy (một tần số duy nhất) không có nhiều cấu

trúc thời gian (bắt đầu và dừng). Rất khó để bản địa hóa các cuộc gọi như vậy. Ngược lại, các cuộc gọi lãnh thổ có xu hướng bao trùm dải tần số rộng và có cấu trúc thời gian. Những cuộc gọi này rất dễ bản địa hóa. Tần số và cấu trúc của tín hiệu âm thanh cũng được điều chỉnh phù hợp với môi trường sống cụ thể. Ví dụ, các loại thực vật khác nhau có đặc tính hấp thụ âm thanh khác nhau: âm thanh thuần khiết ở tần số thấp truyền tải tốt hơn trong rừng và các âm thanh phức tạp hơn ở tần số cao truyền tải tốt hơn trong môi trường sống mở. TÍN HIỆU CƠ HỌC Động vật tiếp xúc gần gũi với nhau có thể giao tiếp bằng cách chạm. Một trường hợp kinh điển về giao tiếp cơ học là điệu nhảy của ong mật (Apis spp.), được mô tả lần đầu tiên bởi Karl von Frisch. Ong mật có khả năng định hướng ngoạn mục và có thể truyền đạt chính xác vị trí của nguồn thức ăn ở khoảng cách xa tới 10 km. Khi một con ong kiếm ăn tìm thấy thức ăn, nó quay trở lại tổ và thông báo khám phá của mình cho các bạn cùng tổ bằng cách thực hiện một điệu nhảy lắc lư mạnh mẽ trong tổ tối trên bề mặt thẳng đứng của tổ ong. Những con ong khác đi theo vũ công và nhận được tin nhắn của cô ấy. Điệu nhảy lắc lư truyền tải thông tin về cả khoảng cách và hướng của nguồn thức ăn. Con ong nhảy múa liên tục vẽ theo hình số 8 khi chạy trên tổ ong. Cô luân phiên nửa vòng sang trái và phải, lắc bụng mạnh trong quãng đường chạy ngắn, thẳng giữa các lượt (Hình 53.1 8).Những con ong sử dụng mặt trời làm la bàn và góc đường thẳng cho biết hướng của nguồn thức ăn so với vị trí của mặt trời chiếu xuống đường chân trời. Ngay cả trong điều kiện nhiều mây, con kiếm ăn vẫn có thể chỉ đường đến nguồn thức ăn vì nó có thể nhìn thấy ánh sáng phân cực. Đồng hồ sinh học của ong cho phép người vũ công điều chỉnh 53.18 Vũ điệu lắc lư của ong mật (A) Một con ong mật (Apis mellifera) chạy thẳng lên trên bề mặt thẳng đứng của tổ ong trong tổ tối, đồng thời vẫy bụng để báo hiệu tổ ong rằng có một nguồn thức ăn ở hướng mặt trời. (B) Khi đường chạy lắc lư của nó tạo thành một góc so với phương thẳng đứng, những con ong khác biết rằng góc đó phân cách hướng của nguồn thức ăn với hướng của mặt trời. Đến Hoạt động 53.1 Múa ong mật Giao tiếp Lifel 0e.com/ac53. 1 điệu nhảy của cô ấy có tính đến chuyển động của mặt trời trong chuyến bay trở về. Đồng hồ của các tân binh cho phép họ điều chỉnh hướng bay để phù hợp với chuyển động của mặt trời. Khoảng cách đến nguồn thức ăn được biểu thị bằng thời lượng của phần lắc lư của điệu nhảy. Nguồn thức ăn càng xa thì thời gian mỗi lần lắc lư càng dài. Khi thức ăn đến gần tổ, phần lắc lư của điệu nhảy trở nên ngắn đến mức von Frisch tưởng như đó là một điệu nhảy khác mà ông gọi là điệu nhảy vòng tròn. Tuy nhiên, nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng các điệu nhảy vòng tròn và lắc lư thực sự diễn ra liên tục, từ cấp độ này đến cấp độ khác. Vì vậy, ong mật có một ngôn ngữ khiêu vũ truyền đạt cả khoảng cách và hướng tới nguồn thức ăn. Khi được yêu cầu chứng minh rằng loài ong không chỉ đơn giản sử dụng dấu mùi để tìm nguồn thức ăn được chỉ định, von Frisch đã trả lời bằng một quan sát rất thông thường. Những con ong trở về từ nguồn thức ăn mới sẽ bay xung quanh các rào cản như các tòa nhà, nhưng những con ong mới đi tìm nguồn thức ăn sẽ bay qua các rào cản theo kiểu "đường bay thẳng" điều này là không thể nếu họ đi theo dấu vết mùi. Quan sát cẩn thận vẫn là một trong những công cụ tốt nhất để nghiên cứu hành vi.1 điệu nhảy của cô ấy có tính đến chuyển động của mặt trời trong chuyến bay trở về. Đồng hồ của các tân binh cho phép họ điều chỉnh hướng bay để phù hợp với chuyển động của mặt trời. Khoảng cách đến nguồn thức ăn được biểu thị bằng thời lượng của phần lắc lư của điệu nhảy. Nguồn thức ăn càng xa thì thời gian mỗi lần lắc lư càng dài. Khi thức ăn đến gần tổ, phần lắc lư của điệu nhảy trở nên ngắn đến mức von Frisch tưởng như đó là một điệu nhảy khác mà ông gọi là điệu nhảy vòng tròn. Tuy nhiên, nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng các điệu nhảy vòng tròn và lắc lư thực sự diễn ra liên tục, từ cấp độ này đến cấp độ khác. Vì vậy, ong mật có một ngôn ngữ khiêu vũ truyền đạt cả khoảng cách và hướng tới nguồn thức ăn. Khi được yêu cầu chứng minh rằng loài ong không chỉ đơn giản sử dụng dấu mùi để tìm nguồn thức ăn được chỉ định, von Frisch đã trả lời bằng một quan sát rất thông thường. Những con ong trở về từ nguồn thức ăn mới sẽ bay xung quanh các rào cản như các tòa nhà, nhưng những con ong mới đi tìm nguồn thức ăn sẽ bay qua các rào cản theo kiểu "đường bay thẳng" điều này là không thể nếu họ đi theo dấu vết mùi. Quan sát cẩn thận vẫn là một trong những công cụ tốt nhất để nghiên cứu hành vi.1 điệu nhảy của cô ấy có tính đến chuyển động của mặt trời trong chuyến bay trở về. Đồng hồ của các tân binh cho phép họ điều chỉnh hướng bay để phù hợp với chuyển động của mặt trời. Khoảng cách đến nguồn thức ăn được biểu thị bằng thời lượng của phần lắc lư của điệu nhảy. Nguồn thức ăn càng xa thì thời gian mỗi lần lắc lư càng dài. Khi thức ăn đến gần tổ, phần lắc lư của điệu nhảy trở nên ngắn đến mức von Frisch tưởng như đó là một điệu nhảy khác mà ông gọi là điệu nhảy vòng tròn. Tuy nhiên, nghiên cứu gần đây đã chỉ ra rằng các điệu nhảy vòng tròn và lắc lư thực sự diễn ra liên tục, từ cấp độ này đến cấp độ khác. Vì vậy, ong mật có một ngôn ngữ khiêu vũ truyền đạt cả khoảng cách và

hướng tới nguồn thức ăn. Khi được yêu cầu chứng minh rằng loài ong không chỉ đơn giản sử dụng dấu mùi để tìm nguồn thức ăn được chỉ định, von Frisch đã trả lời bằng một quan sát rất thông thường. Những con ong trở về từ nguồn thức ăn mới sẽ bay xung quanh các rào cản như các tòa nhà, nhưng những con ong mới đi tìm nguồn thức ăn sẽ bay qua các rào cản theo kiểu "đường bay thẳng" điều này là không thể nếu họ đi theo dấu vết mùi. Quan sát cẩn thận vẫn là một trong những công cụ tốt nhất để nghiên cứu hành vi.


(A)
(B)
Food source
Hive
Honeycomb
Up

53.6 Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? 1113 GIAO TIẾP TRONG NHIỀU PHƯƠNG THỨC CẢM GIÁC Tránh sự mơ hồ là ưu tiên hàng đầu trong bất kỳ hệ thống tín hiệu nào. Độ đặc hiệu của tín hiệu được tăng cường nếu sử dụng nhiều phương thức cảm giác. Ví dụ, hành vi tán tỉnh ở ruồi giấm bao gồm các tín hiệu thị giác, xúc giác, hóa học và âm thanh (xem Hình 53.4 A). Ruồi giấm đực hướng về phía tầm nhìn của con cái (tín hiệu thị giác) và chạm vào cơ thể con cái bằng chân trước (tín hiệu xúc giác). Khi phát hiện pheromone trong lớp biểu bì của con cái (tín hiệu hóa học), con đực bắt đầu rung một cánh, tạo ra bài hát tán tỉnh đặc trưng của loài (tín hiệu âm thanh). Sau đó, con đực mở rộng miệng để nếm bộ phận sinh dục của con cái (tín hiệu hóa học và xúc giác); nếu cô ấy tiếp thu, anh ấy sẽ bắt đầu giao hợp. Nếu tại bất kỳ thời điểm nào phản hồi giác quan cho nam hoặc nữ biết rằng việc giao phối của họ không phù hợp thì quá trình tán tỉnh sẽ đột ngột kết thúc. RECAP Nhịp sinh học cho phép động vật dự đoán những thay đổi trong môi trường của nó. Ở động vật có vú, đồng hồ sinh học nằm trong nhân siêu âm tạo ra nhịp điệu mà thông tin môi trường có thể điều khiển được. Khả năng điều hướng của động vật bao gồm từ điều hướng đơn giản bằng các điểm mốc cho đến điều hướng theo khoảng cách và hai tọa độ. Hành vi có thể phát triển thành tín hiệu giao tiếp nếu việc truyền tải thông tin mang lại lợi ích cho cả người gửi và người nhận. â€¢ Nhịp điệu chạy tự do có nghĩa là gì? Mô tả cách nó có thể được đưa vào ngày 24 giờ. Xem trang 1 1 07-1 1 08 và Hình 53.13 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa dẫn đường thí điểm, dẫn đường theo hướng khoảng cách và dẫn đường hai tọa độ. Xem trang 1109-1110 â€¢ Giải thích cách hoạt động của la bàn mặt trời bù thời gian. Xem trang 1110 và Hình 53.1 7 â€¢ Mô tả ưu điểm và nhược điểm của từng phương thức giao tiếp trong số ba phương thức giao tiếp. Xem trang Ill 0-1 112 Khi các hành vi liên quan đến nhiều cá thể - hoặc các loài khác nhau, như trường hợp trong câu chuyện mở đầu chương - chúng ta phải xem xét chọn lọc tự nhiên vận hành như thế nào đối với tất cả các bên tương tác, liệu chúng có đang gửi hoặc nhận tín hiệu. Mối quan tâm này trở nên đặc biệt có liên quan trong trường hợp hành vi xã hội. Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? Sự tiến hóa của hành vi xã hội đã trở thành một lĩnh vực nghiên cứu riêng vào năm 1975, với việc xuất bản cuốn sách mang tính bước ngoặt Sinh học xã hội của E. O. Wilson. Chúng ta bắt đầu xem xét lĩnh vực rộng lớn này bằng những tương tác đơn giản liên quan đến một nam và một nữ, nhưng chúng ta đã thấy được sự đa dạng. Các loài khác nhau về hệ thống giao phối, từ một vợ một chồng đến bừa bãi; về mức độ chăm sóc của cha mẹ mà họ dành cho con cái của mình; và ở mức độ mà con đực góp phần nuôi dạy con non. Ngoài những hệ thống giao phối tương đối đơn giản này, còn có sự kết hợp của số lượng lớn hơn các cá thể sinh sản trong hệ thống giao phối đa thê, trong đó con đực có nhiều hơn một bạn tình, hoặc hệ thống giao phối đa bội,trong đó một con cái có nhiều hơn một bạn tình. Thậm chí còn tồn tại những tương tác phức tạp hơn trong đó các đại gia đình tham gia vào việc nuôi dạy con non, và cuối cùng là những xã hội như đàn ong mật trong đó một số lượng lớn các cá thể không sinh sản hỗ trợ một cá thể sinh sản duy nhất. Sinh học xã hội tìm cách hiểu sự tiến hóa của sự đa dạng của các hành vi xã hội bằng cách hỏi xem các hành vi đó góp phần như thế nào vào sự phù hợp của tất cả các cá nhân liên quan. Hệ thống giao phối tối đa hóa khả năng thích ứng của cả hai đối tác Ở đầu Chương 7, chúng ta đã tìm hiểu về hành vi giao phối của hai loài chuột đồng. Chuột đồng cỏ (Microtus ochrogaster) là loài một vợ một chồng, hình thành mối liên kết đôi bền chặt có thể tồn tại suốt đời và cả bố và mẹ đều tham gia nuôi dưỡng con non. Ngược lại, chuột đồng núi (M. montanus) lại lăng nhăng: con đực giao phối với nhiều con cái và con non được một mình con cái nuôi dưỡng. Các nhà sinh lý học hành vi đã giải thích các cơ chế gần đúng đằng sau những khác biệt rõ ràng về hành vi này về mặt giải phóng các hormone thần kinh và sự phân bố các cơ quan thụ cảm đối với các hormone đó trong não của hai loài. Câu hỏi cuối cùng - và câu hỏi được hỏi ở đây - là tại sao hai hệ thống giao phối khác nhau lại tiến hóa ở hai loài có quan hệ họ hàng gần gũi đến vậy. Chúng tôi bắt đầu với tiền đề rằng có sự bất cân xứng trong sự đóng góp của động vật đực và cái đối với con cái của chúng tại thời điểm thụ tinh. Con cái sản xuất một số lượng trứng hạn chế và mỗi quả trứng được dự trữ rất nhiều tài nguyên. Con đực sản xuất ra số lượng tinh trùng gần như vô hạn, gần như không chứa nguồn lực nào. Vì vậy, chi phí năng lượng và cơ hội cho việc sinh sản ở con cái lớn hơn con đực. Ở động vật có vú, sự bất đối xứng này tăng lên trong suốt thời kỳ mang thai vì con cái phải chịu phần lớn chi phí. Vào thời điểm mới sinh hoặc mới nở, sự đầu tư của con cái vào con non lớn hơn nhiều so với sự đầu tư của con đực và cách chính để con cái phát huy tối đa thể lực của mình là đảm bảo con non khỏe mạnh và khỏe mạnh. sống sót để truyền lại gen của mình. Con đực có nhiều lựa chọn khác nhau để tối đa hóa thể lực của mình. Anh ta có thể đơn giản tiếp tục sau khi thụ tinh với con cái và tìm kiếm bạn tình bổ sung như một phương tiện để tối đa hóa thành công

sinh sản của mình - như trường hợp của chuột đồng. Hoặc anh ta có thể ở lại với con cái mà anh ta đã thụ tinh, bảo vệ nó và giúp chăm sóc con non của chúng - như trường hợp của chuột đồng. Chiến lược nào giúp tối đa hóa thể lực của anh ta phụ thuộc vào một số yếu tố chịu ảnh hưởng của loài. môi trường, chẳng hạn như khả năng con cái và con cái của nó sẽ sống sót mà không cần sự giúp đỡ của con đực và khả năng con đực tìm thấy một con cái có khả năng sinh sản khác. Vì vậy, các nhà sinh học xã hội tìm cách định lượng các yếu tố này trong tự nhiên như một phương tiện để giải thích những khác biệt quan sát được trong hệ thống giao phối. Hệ thống POLYGYNY trong đó một con đực có nhiều hơn một bạn tình liên quan đến sự bất đối xứng khác nhau. Trong trường hợp con đực có thể cô lập một nhóm con cái khỏi những con đực khác,anh ta có thể tăng cường thể lực của mình bằng cách tăng số lượng nữ giới trong nhóm của mình.

1114 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật Như chúng ta đã thấy trong Phần 53.4, hải cẩu voi đực thực hiện được điều này bằng cách bảo vệ một khu vực bãi biển nơi con cái sinh con. Khỉ đầu chó đực làm như vậy bằng cách chăn dắt con cái. Chim sáo cánh đỏ đực có thể thu hút nhiều hơn một bạn tình bằng cách bảo vệ các lãnh thổ làm tổ chất lượng cao, nơi con cái thích xây tổ hơn. Vì tỷ lệ giới tính ở tất cả các loài này gần bằng 50:50, nên có sự khác biệt lớn về sức khỏe của con đực, với một số con đực có khả năng sinh sản thành công cao trong khi nhiều con đực thì không. Vì vậy, sự lựa chọn ưu tiên những con đực thành công trong việc cạnh tranh với những con đực khác để giành được và bảo vệ quyền tiếp cận với nhiều con cái. Nhìn chung, những con đực to hơn, khỏe hơn là những kẻ chiến thắng và sự dị hình giới tính về kích thước cơ thể ngày càng phát triển. Hải cẩu voi là một ví dụ điển hình: con đực có thể nặng gấp ba lần con cái. Khi so sánh các loài có hệ thống giao phối đa thê, có mối tương quan chặt chẽ giữa số lượng con cái mà con đực kiểm soát và mức độ dị hình giới tính. Tại sao con cái tham gia vào hệ thống giao phối đa thê này? Tại sao phụ nữ không tìm kiếm một người đàn ông tử tế, tốt bụng, không cạnh tranh? Trong một số trường hợp, cô ấy không có lựa chọn nào khác. Nếu hải cẩu voi cái muốn đưa con của mình đến một bãi biển an toàn, nó phải vào lãnh thổ của con đực. Nếu một con chim sáo cánh đỏ cái muốn làm tổ trong một lãnh thổ tối ưu, nó sẽ phải chia sẻ sự quan tâm của chủ sở hữu lãnh thổ đó với những con cái khác. Tuy nhiên, ngay cả khi con cái có quyền lựa chọn bạn tình, nó vẫn có khả năng tối đa hóa thể lực của mình bằng cách giao phối với một con đực đủ mạnh và thống trị để kiểm soát một số con cái. Tại sao? Nếu người bạn đời của cô ấy là một người đàn ông thống trị, thì con đực của cô ấy có thể sẽ mang những đặc điểm của cha, trở thành những con đực thống trị và sinh cho cô ấy nhiều cháu hơn. Kết quả cuối cùng của việc con cái lựa chọn con đực vì sức mạnh và sự thống trị của chúng trong cuộc cạnh tranh giữa con đực và con đực là hệ thống giao phối lek (xem Hình 53. 10C), trong đó điều duy nhất mà con đực cống hiến cho con cái là thể hiện sự thống trị của mình so với những con đực khác. TỔNG HỢP Hệ thống giao phối trong đó một con cái giao phối với nhiều con đực tương đối hiếm, nhưng nó được thấy ở một số loài chim và một số loài động vật có vú trong đó việc chăm sóc của người cha đối với con non có thể có ảnh hưởng lớn đến thể lực. Một ví dụ về loài đa phối là sư tử vàng tamarin (Leontopithecus rosalia), một loài linh trưởng có nguồn gốc từ rừng mưa nhiệt đới Brazil (Hình 53.1 9). Khỉ rất nhỏ - con trưởng thành nặng chưa đến 1 kg - và do đó phải đối mặt với áp lực săn mồi cao. Con cái thường sinh đôi và do đó con sơ sinh chiếm tỷ lệ trọng lượng mẹ cao hơn so với các loài linh trưởng khác. Con non cũng phát triển nhanh hơn các loài linh trưởng khác nên chi phí chăm sóc cao. Vì tất cả những lý do này, những con khỉ non được mẹ chúng chăm sóc một mình khó có thể sống sót.Khỉ đực có thể làm gì để đảm bảo khả năng sinh sản thành công? Đề phòng những kẻ săn mồi là một đóng góp rõ ràng; thu thập thức ăn cho con cái và con cái là một việc khác. Giống như các loài linh trưởng bố mẹ khác, khỉ thường mang con non, nhưng hầu hết các loài linh trưởng khác chỉ có một con. Khi khỉ mẹ mang thai đôi, chúng dành 92% thời gian để nghỉ ngơi, so với 58% thời gian khi chúng không bế con. Nghỉ ngơi không tương thích với việc kiếm ăn và đáp ứng nhu cầu năng lượng cao của mẹ. Tuy nhiên, khi có sự hiện diện của một con đực, nó sẽ bế con non về Leontopithecus rosalia 53.19 Chế độ đa phu trong một loài linh trưởng nhỏ Những loài linh trưởng sư tử vàng có nguy cơ tuyệt chủng ở Brazil là loài linh trưởng nhỏ có lịch sử sống độc đáo đã dẫn đến chế độ đa phu ở một số nhóm, trong đó con đực đóng vai trò chính trong việc nuôi dạy con trẻ. một phần ba thời gian nên mẹ có nhiều thời gian hơn để tìm kiếm thức ăn và cho ăn. Nếu một con tamarin đực có tác dụng bảo vệ và nuôi dạy con non thì hai con sẽ còn hữu ích hơn nữa. Một số con cái có thể thu hút bạn đời thứ hai bằng cách tiếp thu tình dục với anh ta. Cả hai con đực đều không thể chắc chắn rằng con cái cuối cùng sẽ là của mình, vì vậy việc giúp đỡ

trong việc nuôi dưỡng chúng là điều có lợi nhất cho cả hai. Trong số các nhóm xã hội được quan sát trong nghiên cứu thực địa, chỉ có 22% có một nam và một nữ, trong khi 61% có nhiều nam và một nữ. Thể chất có thể bao gồm nhiều thứ hơn là con cái của bạn. Là con người, chúng ta dễ dàng hiểu khái niệm về đại gia đình - anh, chị, em, cô, chú, cháu gái, cháu trai. Các gia đình mở rộng cũng là một hình thức tổ chức xã hội phổ biến ở các loài khác và các thành viên của các gia đình này có thể hợp tác để bảo vệ lãnh thổ, tránh động vật ăn thịt, tìm kiếm thức ăn và nuôi dưỡng con non. Nếu hành vi được ưa chuộng khi nó làm tăng khả năng thích hợp của cá nhân thực hiện nó, thì làm thế nào chúng ta có thể giải thích sự tiến hóa của các hành vi xã hội không dẫn đến việc người thực hiện sinh nhiều con hơn và thậm chí có thể tỏ ra vị tha - mang lại lợi ích cho cá nhân khác ở mức một chi phí cho người biểu diễn? Sức khỏe của một cá thể được tăng lên khi có con cái vì những đứa con đó mang gen của bố mẹ sang thế hệ tiếp theo. Thể lực đạt được bằng cách sinh ra con cái được gọi là thể lực trực tiếp. Tuy nhiên, gen của một cá nhân không chỉ được truyền sang thế hệ tiếp theo bởi con cái của họ. Ở các sinh vật lưỡng bội, trung bình hai con của cùng bố mẹ có chung 50% số alen giống nhau và một cá thể có khả năng chia sẻ 25% số alen của nó với anh chị em của nó. con cái (cháu gái hoặc cháu trai). Vì vậy, bằng cách giúp đỡ cha mẹ và những người thân khác nuôi dạy con cái, một cá nhânNghỉ ngơi không tương thích với việc kiếm ăn và đáp ứng nhu cầu năng lượng cao của mẹ. Tuy nhiên, khi có sự hiện diện của một con đực, nó sẽ bế con non về Leontopithecus rosalia 53.19 Chế độ đa phu trong một loài linh trưởng nhỏ Những loài linh trưởng sư tử vàng có nguy cơ tuyệt chủng ở Brazil là loài linh trưởng nhỏ có lịch sử sống độc đáo đã dẫn đến chế độ đa phu ở một số nhóm, trong đó con đực đóng vai trò chính trong việc nuôi dạy con trẻ. một phần ba thời gian nên mẹ có nhiều thời gian hơn để tìm kiếm thức ăn và cho ăn. Nếu một con tamarin đực có tác dụng bảo vệ và nuôi dạy con non thì hai con sẽ còn hữu ích hơn nữa. Một số con cái có thể thu hút bạn đời thứ hai bằng cách tiếp thu tình dục với anh ta. Cả hai con đực đều không thể chắc chắn rằng con cái cuối cùng sẽ là của mình, vì vậy việc giúp đỡ trong việc nuôi dưỡng chúng là điều có lợi nhất cho cả hai. Trong số các nhóm xã hội được quan sát trong nghiên cứu thực địa, chỉ có 22% có một nam và một nữ, trong khi 61% có nhiều nam và một nữ. Thể chất có thể bao gồm nhiều thứ hơn là con cái của bạn. Là con người, chúng ta dễ dàng hiểu khái niệm về đại gia đình - anh, chị, em, cô, chú, cháu gái, cháu trai. Các gia đình mở rộng cũng là một hình thức tổ chức xã hội phổ biến ở các loài khác và các thành viên của các gia đình này có thể hợp tác để bảo vệ lãnh thổ, tránh động vật ăn thịt, tìm kiếm thức ăn và nuôi dưỡng con non. Nếu hành vi được ưa chuộng khi nó làm tăng khả năng thích hợp của cá nhân thực hiện nó, thì làm thế nào chúng ta có thể giải thích sự tiến hóa của các hành vi xã hội không dẫn đến việc người thực hiện sinh nhiều con hơn và thậm chí có thể tỏ ra vị tha - mang lại lợi ích cho cá nhân khác ở mức một chi phí cho người biểu diễn? Sức khỏe của một cá thể được tăng lên khi có con cái vì những đứa con đó mang gen của bố mẹ sang thế hệ tiếp theo. Thể lực đạt được bằng cách sinh ra con cái được gọi là thể lực trực tiếp. Tuy nhiên, gen của một cá nhân không chỉ được truyền sang thế hệ tiếp theo bởi con cái của họ. Ở các sinh vật lưỡng bội, trung bình hai con của cùng bố mẹ có chung 50% số alen giống nhau và một cá thể có khả năng chia sẻ 25% số alen của nó với anh chị em của nó. con cái (cháu gái hoặc cháu trai). Vì vậy, bằng cách giúp đỡ cha mẹ và những người thân khác nuôi dạy con cái, một cá nhânNghỉ ngơi không tương thích với việc kiếm ăn và đáp ứng nhu cầu năng lượng cao của mẹ. Tuy nhiên, khi có sự hiện diện của một con đực, nó sẽ bế con non về Leontopithecus rosalia 53.19 Chế độ đa phu trong một loài linh trưởng nhỏ Những loài linh trưởng sư tử vàng có nguy cơ tuyệt chủng ở Brazil là loài linh trưởng nhỏ có lịch sử sống độc đáo đã dẫn đến chế độ đa phu ở một số nhóm, trong đó con đực đóng vai trò chính trong việc nuôi dạy con trẻ. một phần ba thời gian nên mẹ có nhiều thời gian hơn để tìm kiếm thức ăn và cho ăn. Nếu một con tamarin đực có tác dụng bảo vệ và nuôi dạy con non thì hai con sẽ còn hữu ích hơn nữa. Một số con cái có thể thu hút bạn đời thứ hai bằng cách tiếp thu tình dục với anh ta. Cả hai con đực đều không thể chắc chắn rằng con cái cuối cùng sẽ là của mình, vì vậy việc giúp đỡ trong việc nuôi dưỡng chúng là điều có lợi nhất cho cả hai. Trong số các nhóm xã hội được quan sát trong nghiên cứu thực địa, chỉ có 22% có một nam và một nữ, trong khi 61% có nhiều nam và một nữ. Thể chất có thể bao gồm nhiều thứ hơn là con cái của bạn. Là con người, chúng ta dễ dàng hiểu khái niệm về đại gia đình - anh, chị, em, cô, chú, cháu gái, cháu trai. Các gia đình mở rộng cũng là một hình thức tổ chức xã hội phổ biến ở các loài khác và các thành viên của các gia đình này có thể hợp tác để bảo vệ lãnh thổ, tránh động vật ăn thịt, tìm kiếm thức ăn và nuôi dưỡng con non. Nếu hành vi được ưa chuộng khi nó làm tăng khả năng thích hợp của cá nhân thực hiện nó, thì làm thế nào chúng ta có thể giải thích sự tiến hóa của các hành vi xã hội không dẫn đến việc người thực

hiện sinh nhiều con hơn và thậm chí có thể tỏ ra vị tha - mang lại lợi ích cho cá nhân khác ở mức một chi phí cho người biểu diễn? Sức khỏe của một cá thể được tăng lên khi có con cái vì những đứa con đó mang gen của bố mẹ sang thế hệ tiếp theo. Thể lực đạt được bằng cách sinh ra con cái được gọi là thể lực trực tiếp. Tuy nhiên, gen của một cá nhân không chỉ được truyền sang thế hệ tiếp theo bởi con cái của họ. Ở các sinh vật lưỡng bội, trung bình hai con của cùng bố mẹ có chung 50% số alen giống nhau và một cá thể có khả năng chia sẻ 25% số alen của nó với anh chị em của nó. con cái (cháu gái hoặc cháu trai). Vì vậy, bằng cách giúp đỡ cha mẹ và những người thân khác nuôi dạy con cái, một cá nhânvì vậy việc giúp đỡ trong việc nuôi dưỡng chúng là điều có lợi nhất cho cả hai. Trong số các nhóm xã hội được quan sát trong nghiên cứu thực địa, chỉ có 22% có một nam và một nữ, trong khi 61% có nhiều nam và một nữ. Thể chất có thể bao gồm nhiều thứ hơn là con cái của bạn. Là con người, chúng ta dễ dàng hiểu khái niệm về đại gia đình - anh, chị, em, cô, chú, cháu gái, cháu trai. Các gia đình mở rộng cũng là một hình thức tổ chức xã hội phổ biến ở các loài khác và các thành viên của các gia đình này có thể hợp tác để bảo vệ lãnh thổ, tránh động vật ăn thịt, tìm kiếm thức ăn và nuôi dưỡng con non. Nếu hành vi được ưa chuộng khi nó làm tăng khả năng thích hợp của cá nhân thực hiện nó, thì làm thế nào chúng ta có thể giải thích sự tiến hóa của các hành vi xã hội không dẫn đến việc người thực hiện sinh nhiều con hơn và thậm chí có thể tỏ ra vị tha - mang lại lợi ích cho cá nhân khác ở mức một chi phí cho người biểu diễn? Sức khỏe của một cá thể được tăng lên khi có con cái vì những đứa con đó mang gen của bố mẹ sang thế hệ tiếp theo. Thể lực đạt được bằng cách sinh ra con cái được gọi là thể lực trực tiếp. Tuy nhiên, gen của một cá nhân không chỉ được truyền sang thế hệ tiếp theo bởi con cái của họ. Ở các sinh vật lưỡng bội, trung bình hai con của cùng bố mẹ có chung 50% số alen giống nhau và một cá thể có khả năng chia sẻ 25% số alen của nó với anh chị em của nó. con cái (cháu gái hoặc cháu trai). Vì vậy, bằng cách giúp đỡ cha mẹ và những người thân khác nuôi dạy con cái, một cá nhânvì vậy việc giúp đỡ trong việc nuôi dưỡng chúng là điều có lợi nhất cho cả hai. Trong số các nhóm xã hội được quan sát trong nghiên cứu thực địa, chỉ có 22% có một nam và một nữ, trong khi 61% có nhiều nam và một nữ. Thể chất có thể bao gồm nhiều thứ hơn là con cái của bạn. Là con người, chúng ta dễ dàng hiểu khái niệm về đại gia đình - anh, chị, em, cô, chú, cháu gái, cháu trai. Các gia đình mở rộng cũng là một hình thức tổ chức xã hội phổ biến ở các loài khác và các thành viên của các gia đình này có thể hợp tác để bảo vệ lãnh thổ, tránh động vật ăn thịt, tìm kiếm thức ăn và nuôi dưỡng con non. Nếu hành vi được ưa chuộng khi nó làm tăng khả năng thích hợp của cá nhân thực hiện nó, thì làm thế nào chúng ta có thể giải thích sự tiến hóa của các hành vi xã hội không dẫn đến việc người thực hiện sinh nhiều con hơn và thậm chí có thể tỏ ra vị tha - mang lại lợi ích cho cá nhân khác ở mức một chi phí cho người biểu diễn? Sức khỏe của một cá thể được tăng lên khi có con cái vì những đứa con đó mang gen của bố mẹ sang thế hệ tiếp theo. Thể lực đạt được bằng cách sinh ra con cái được gọi là thể lực trực tiếp. Tuy nhiên, gen của một cá nhân không chỉ được truyền sang thế hệ tiếp theo bởi con cái của họ. Ở các sinh vật lưỡng bội, trung bình hai con của cùng bố mẹ có chung 50% số alen giống nhau và một cá thể có khả năng chia sẻ 25% số alen của nó với anh chị em của nó. con cái (cháu gái hoặc cháu trai). Vì vậy, bằng cách giúp đỡ cha mẹ và những người thân khác nuôi dạy con cái, một cá nhân

53.6 Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? 1115 Aphelocoma coerulescens 53.20 Những người giúp việc tại Nest Young Florida chim giẻ cùi thường bỏ qua việc sinh sản trong vài năm đầu trưởng thành để giúp cha mẹ nuôi dưỡng anh chị em của chúng. Những con chim non này giúp bố mẹ chúng cho chim non ăn, bảo vệ lãnh thổ và bảo vệ tổ khỏi những kẻ săn mồi. làm tăng sự truyền các alen chung đó sang thế hệ tiếp theo. Sự thích hợp toàn diện là sự thích hợp trực tiếp của cá thể cộng với sự thích hợp gián tiếp của nó: khả năng sinh sản thành công của họ hàng của cá thể đó, trong phạm vi những họ hàng đó có chung các alen của cá thể đó. Việc tối đa hóa sự phù hợp toàn diện là cơ chế thúc đẩy việc lựa chọn họ hàng, lựa chọn các hành vi làm tăng khả năng sinh sản thành công của họ hàng ngay cả khi chúng phải trả giá cho người thực hiện. Một ví dụ là "giúp việc trong tổ" hành vi, được nghiên cứu rộng rãi ở loài chim giẻ cùi Florida (Aphelocoma coerulescens) bởi Glen Woolfenden và John Fitzpatrick. Các cặp chim giẻ cùi giao phối suốt đời và thiết lập các vùng lãnh thổ rộng lớn mà chúng bảo vệ một cách tích cực. Cặp giao phối có thể được hỗ trợ nuôi con non bởi ba đến năm người giúp việc (Hình 53.20). Những người trợ giúp bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi, cho con non ăn, dọn tổ và bay cùng chim non. Tại sao những con chim này lại giúp đỡ người khác thay vì nuôi con non của chúng? Thông qua một nghiên cứu dài hạn, Woolfenden và Fitzpatrick đã có thể xác định được một số sự thật quan

trọng: “Những người giúp đỡ là con cái trước của cặp giao phối và thường từ 1 đến 3 tuổi. â € ¢ Những con chim non cố gắng sinh sản gần như không có khả năng sinh sản thành công. â€¢ Các cặp giao phối với người giúp đỡ có khả năng sinh sản thành công gấp khoảng ba lần so với những cặp không có người giúp đỡ. Những kết quả này ủng hộ kết luận rằng chim giẻ cùi trợ giúp đang tối đa hóa khả năng hòa nhập của chúng bằng cách giúp cha mẹ chúng nuôi dạy anh chị em cho đến khi chúng đủ trưởng thành để có xác suất hợp lý trong việc nuôi dạy thành công con cái của chúng. Khái niệm lựa chọn họ hàng đã được W. D. Hamilton chính thức hóa trong cái được gọi là quy tắc Hamilton. Ông lập luận rằng, để một hành vi vị tha rõ ràng có khả năng thích ứng, lợi ích phù hợp của hành động đó đối với người nhận nhân với mức độ liên quan giữa người thực hiện và người nhận phải lớn hơn chi phí mà người thực hiện phải trả. Mối quan hệ này đã được nêu rõ từ nhiều năm trước bởi nhà di truyền học lỗi lạc J. B. S. Haldane, người đã nói trong một cuộc tranh luận về lòng vị tha rằng ông sẽ không sẵn sàng liều mạng để cứu anh trai mình, nhưng vì hai anh em hoặc tám anh em họ, ông sẽ cân nhắc. Tính xã hội là kết quả cực đoan của chọn lọc họ hàng Quy tắc Hamilton có thể được áp dụng để giải thích tính xã hội: các nhóm xã hội bao gồm các thành viên không sinh sản (nghĩa là các thành viên với tư cách cá nhân không thể sinh sản). Các ví dụ rõ ràng nhất về tính xã hội cao xảy ra ở nhóm Hymenoptera, một nhóm côn trùng bao gồm ong bắp cày, ong và kiến. Ví dụ, ở một đàn ong mật,hàng nghìn cá thể trong đàn là những con cái vô sinh. HlgH Vào Media Clip 53.1 Social Tôm Lifel 0e.com/mc53. 1 Chìa khóa để hiểu được sự tiến hóa của tính xã hội cao ở màng trinh là cơ chế xác định giới tính của chúng, đơn bội, trong đó các cá thể lưỡng bội là con cái và các cá thể đơn bội là con đực. Nữ hoàng mang theo nguồn cung cấp tinh trùng suốt đời thu được trong chuyến bay giao phối duy nhất của mình và cô ấy kiểm soát xem trứng của mình có được thụ tinh hay không. Trứng không được thụ tinh sẽ phát triển thành con đực đơn bội; trứng được thụ tinh sẽ phát triển thành con cái lưỡng bội. Các con gái của nữ hoàng mang tất cả gen của cha và trung bình một nửa gen của mẹ. Kết quả là, những con ong cái vô trùng trong tổ ong - tất cả đều là chị em - chia sẻ trung bình 75% số alen của chúng (Hình 53.21). Nếu những con cái này sinh sản, chúng sẽ chỉ chia sẻ 50% số alen với con cái của chúng. Vì vậy, họ có khả năng tăng cường khả năng hòa nhập của mình bằng cách nuôi dạy các chị em gái hơn là sinh ra và chăm sóc con cái của chính họ. Tính xã hội cao cũng có thể nảy sinh nếu việc thiết lập các thuộc địa mới tốn kém hoặc nguy hiểm. Gần như tất cả các loài động vật có tính xã hội cao đều xây dựng những tổ hoặc hệ thống hang phức tạp để nuôi dưỡng con cái của chúng. Cấu trúc như vậy thể hiện sự đầu tư rất lớn về nguồn lực. Chuột chũi trần trụi là loài động vật có vú có tính xã hội cao sống trong các hệ thống đường hầm phức tạp dưới lòng đất (Hình 53.22). Một đàn bao gồm 70 đến 80 cá thể nhưng chỉ có 1 con cái sinh sản và một số con đực sinh sản. Các thành viên khác trong đàn là những công nhân vô trùng đào và bảo trì đường hầm, đề phòng những kẻ xâm nhập, thu hoạch thức ăn (củ) và sử dụng phân của chúng để nuôi ong chúa và con cái của nó. Những cá nhân cố gắng tìm kiếm thuộc địa mới có nguy cơ thất bại cao hoặc bị bắt bởi những kẻ săn mồi. Khi cơ hội sinh sản thành công của cá thể gần như bằng không.Tính xã hội cao cũng có thể nảy sinh nếu việc thiết lập các thuộc địa mới tốn kém hoặc nguy hiểm. Gần như tất cả các loài động vật có tính xã hội cao đều xây dựng những tổ hoặc hệ thống hang phức tạp để nuôi dưỡng con cái của chúng. Cấu trúc như vậy thể hiện sự đầu tư rất lớn về nguồn lực. Chuột chũi trần trụi là loài động vật có vú có tính xã hội cao sống trong các hệ thống đường hầm phức tạp dưới lòng đất (Hình 53.22). Một đàn bao gồm 70 đến 80 cá thể nhưng chỉ có 1 con cái sinh sản và một số con đực sinh sản. Các thành viên khác trong đàn là những công nhân vô trùng đào và bảo trì đường hầm, đề phòng những kẻ xâm nhập, thu hoạch thức ăn (củ) và sử dụng phân của chúng để nuôi ong chúa và con cái của nó. Những cá nhân cố gắng tìm kiếm thuộc địa mới có nguy cơ thất bại cao hoặc bị bắt bởi những kẻ săn mồi. Khi cơ hội sinh sản thành công của cá thể gần như bằng không.Tính xã hội cao cũng có thể nảy sinh nếu việc thiết lập các thuộc địa mới tốn kém hoặc nguy hiểm. Gần như tất cả các loài động vật có tính xã hội cao đều xây dựng những tổ hoặc hệ thống hang phức tạp để nuôi dưỡng con cái của chúng. Cấu trúc như vậy thể hiện sự đầu tư rất lớn về nguồn lực. Chuột chũi trần trụi là loài động vật có vú có tính xã hội cao sống trong các hệ thống đường hầm phức tạp dưới lòng đất (Hình 53.22). Một đàn bao gồm 70 đến 80 cá thể nhưng chỉ có 1 con cái sinh sản và một số con đực sinh sản. Các thành viên khác trong đàn là những công nhân vô trùng đào và bảo trì đường hầm, đề phòng những kẻ xâm nhập, thu hoạch thức ăn (củ) và sử dụng phân của chúng để nuôi ong chúa và con cái của nó. Những cá nhân cố gắng tìm kiếm thuộc địa mới có nguy cơ thất bại cao hoặc bị bắt bởi những kẻ săn mồi. Khi cơ hội sinh sản thành công của cá thể gần như bằng không.



1116 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật Con đực là con đơn bội của ong chúa trước đó. Tinh trùng của một con đực sẽ thụ tinh cho tất cả trứng của ong chúa. Con đực đơn bội O Nữ hoàng lưỡng bội O# Trứng tinh trùng o Con cái lưỡng bội (chị em) OQ Con đực đơn bội 100% 50% Các chị em không sinh sản đều nhận gen giống hệt nhau từ con đực và chia sẻ 50% gen của mẹ, nghĩa là chúng có chung ^trung bình, 75% gen của họ. r > Những con đực đơn bội phát triển từ trứng chưa được thụ tinh của ong chúa hiện tại. 53.21 Ưu ái chị em hơn con gái Ong mật cái là lưỡng bội và ong đực là đơn bội. Vì vậy, nếu một con ong thợ sinh sản, nó sẽ chia sẻ khoảng 50% gen của mình với con cái. Tuy nhiên, cô có trung bình 75% gen giống với các chị gái của mình. Xét về mặt thể lực hòa nhập thì ở loài này, em gái có giá trị hơn con gái. một cá thể có thể phát huy tối đa khả năng hòa nhập của mình một cách tốt nhất bằng cách ở lại và giúp duy trì đàn. Cuộc sống nhóm có lợi ích và chi phí Ngoài những ảnh hưởng trực tiếp đến khả năng sinh sản thành công, các hệ thống xã hội có thể góp phần vào sự tồn tại theo nhiều cách, nhưng chúng cũng có thể liên quan đến chi phí. Do đó, cách tiếp cận

chi phí-lợi ích của sinh thái hành vi có liên quan đến việc tìm hiểu sự phát triển của hành vi xã hội. Heterocephalus glaber 53.22 Một loài chuột chũi trần trụi có vú có tính xã hội sống thành đàn lớn với một con cái sinh sản và một vài con đực sinh sản. Ngôi nhà của họ là một hệ thống đường hầm phức tạp được khai quật theo thời gian. Một ví dụ rõ ràng về lợi ích của việc sống theo nhóm là cải thiện hiệu quả tìm kiếm thức ăn. Bằng cách săn mồi theo bầy, chó hoang châu Phi (xem Hình 59.17) sử dụng các chiến lược hợp tác cho phép chúng hạ gục con mồi lớn hơn khả năng của một con chó đơn lẻ. Bầy càng lớn thì tỷ lệ săn thành công càng cao. Một khi con mồi bị giết, sự hiện diện của đồng loại cũng làm giảm nguy cơ chó hoang mất con mồi vào tay những loài ăn xác lớn hơn, chẳng hạn như linh cẩu. Sống theo nhóm cũng có thể làm giảm nguy cơ các cá nhân trở thành con mồi. Nhiều loài chim nhỏ kiếm ăn theo đàn. Để kiểm tra giả thuyết rằng việc bầy đàn mang lại sự bảo vệ chống lại những kẻ săn mồi, R. E. Kenward đã thả một con chim ưng đã được huấn luyện (Accipiter gentilis) đến gần loài chim bồ câu rừng thông thường hoang dã (Columba palumbus) ở Anh. Diều hâu thành công nhất khi tấn công những con chim bồ câu đơn độc. Thành công trong việc bắt một con chim bồ câu trong đàn giảm khi số lượng chim bồ câu trong đàn tăng lên (Hình 53.23A). Đàn càng lớn thì một số cá thể trong đàn càng sớm phát hiện ra diều hâu và bay đi. Hành vi trốn thoát này đã kích thích các cá thể khác trong đàn cũng bỏ chạy. Gọi báo động là một phương tiện khác để giảm nguy cơ bị săn mồi, nhưng người gọi phải chịu chi phí rủi ro bằng cách kêu gọi sự chú ý về chính mình. Sóc đất Belding sống thành đàn lớn trên đồng cỏ rộng mở. Khi một con sóc thông báo về sự hiện diện của kẻ săn mồi bằng tiếng sủa to và chói tai, tất cả những con sóc gần đó đều lao vào hang của chúng (Hình 53.23B).Paul Sherman đã chỉ ra rằng người gọi sẽ tăng gấp đôi nguy cơ bị săn lùng - vậy tại sao họ lại làm vậy? Nghiên cứu của Sherman và những người khác đã chỉ ra rằng hành vi vị tha này là sản phẩm của quá trình chọn lọc họ hàng. Ở loài đa thê này, con đực thiết lập các lãnh thổ rộng lớn vào mùa xuân, bao gồm lãnh thổ của một số con cái mà chúng thụ tinh. Sau đó, con cái xua đuổi con đực. Con cái định cư gần mẹ của chúng, vì vậy những con cái lân cận trong đàn có xu hướng trở thành chị em và chúng bảo vệ con non của nhau. Sherman đã chỉ ra rằng nam giới ít đưa ra các cuộc gọi cảnh báo hơn nữ giới và nữ giới có nhiều khả năng đưa ra các cuộc gọi báo động hơn khi có những người có liên quan ở gần. Hành vi xã hội có nhiều chi phí cũng như lợi ích. Việc kiếm ăn trong một nhóm có thể làm giảm lượng thức ăn có sẵn cho mỗi cá thể và các cá thể kiếm ăn có thể cản trở hoạt động kiếm ăn của nhau. Những cá thể sống theo nhóm có thể phải đối mặt với nhiều sự cạnh tranh về bạn tình cũng như thức ăn hơn so với những cá thể sống đơn độc. Một nhóm lớn thực sự có thể thu hút sự chú ý của những kẻ săn mồi. Và sống ở mật độ dân số cao có thể làm tăng nguy cơ lây truyền bệnh tật. Nghiên cứu về sự lây truyền bệnh trong quần thể động vật hoang dã là một lĩnh vực tương đối mới, nhưng những nghiên cứu như vậy đã cho thấy rõ rằng các loài sống theo nhóm có xu hướng bùng phát dịch bệnh hơn là các loài sống đơn độc. Các khái niệm về sinh học xã hội có thể được áp dụng cho con người? Kể từ khi xuất bản cuốn Sinh học xã hội của E. O. Wilson, việc áp dụng các khái niệm di truyền tiến hóa vào hành vi của con người đã gây tranh cãi gay gắt. Cường độ của cuộc tranh luận có thể xuất phát từ ấn tượng rằng các phương pháp tiếp cận sinh học xã hội giống với các phong trào giả khoa học bị mất uy tín trước đây như thuyết Darwin xã hội, thuyết quyết định sinh học và thuyết ưu sinh, tất cả đều được sử dụng làm cơ sở lý luận.Và sống ở mật độ dân số cao có thể làm tăng nguy cơ lây truyền bệnh tật. Nghiên cứu về sự lây truyền bệnh trong quần thể động vật hoang dã là một lĩnh vực tương đối mới, nhưng những nghiên cứu như vậy đã cho thấy rõ rằng các loài sống theo nhóm có xu hướng bùng phát dịch bệnh hơn là các loài sống đơn độc. Các khái niệm về sinh học xã hội có thể được áp dụng cho con người? Kể từ khi xuất bản cuốn Sinh học xã hội của E. O. Wilson, việc áp dụng các khái niệm di truyền tiến hóa vào hành vi của con người đã gây tranh cãi gay gắt. Cường độ của cuộc tranh luận có thể xuất phát từ ấn tượng rằng các phương pháp tiếp cận sinh học xã hội giống với các phong trào giả khoa học bị mất uy tín trước đây như thuyết Darwin xã hội, thuyết quyết định sinh học và thuyết ưu sinh, tất cả đều được sử dụng làm cơ sở lý luận.Và sống ở mật độ dân số cao có thể làm tăng nguy cơ lây truyền bệnh tật. Nghiên cứu về sự lây truyền bệnh trong quần thể động vật hoang dã là một lĩnh vực tương đối mới, nhưng những nghiên cứu như vậy đã cho thấy rõ rằng các loài sống theo nhóm có xu hướng bùng phát dịch bệnh hơn là các loài sống đơn độc. Các khái niệm về sinh học xã hội có thể được áp dụng cho con người? Kể từ khi xuất bản cuốn Sinh học xã hội của E. O. Wilson, việc áp dụng các khái niệm di truyền tiến hóa vào hành vi của con người đã gây tranh cãi gay gắt. Cường độ của cuộc tranh luận có thể xuất phát từ ấn tượng rằng các

phương pháp tiếp cận sinh học xã hội giống với các phong trào giả khoa học bị mất uy tín trước đây như thuyết Darwin xã hội, thuyết quyết định sinh học và thuyết ưu sinh, tất cả đều được sử dụng làm cơ sở lý luận.

53.6 Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? 1117 53.23 Sống theo nhóm mang lại sự bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi Động vật sống theo nhóm có thể chia nhỏ chi phí cho việc đề phòng những kẻ săn mồi. (A) Số lượng chim bồ câu rừng thông thường trong một đàn càng lớn thì khả năng một trong những con chim bồ câu sẽ phát hiện ra một con chim ưng săn mồi trước khi nó tấn công càng lớn và khả năng con diều hâu bắt được một trong những con chim bồ câu càng thấp. (B) Một con sóc đất đực của Belding phát ra tiếng kêu báo động khi phát hiện kẻ săn mồi. Mặc dù hành vi này làm tăng nguy cơ trở thành con mồi của cá nhân anh ta, nhưng anh ta lại tăng cơ hội sống sót cho nhiều người thân của mình. vì sự phân biệt chủng tộc và phân biệt đối xử. Những người ủng hộ sinh học xã hội khẳng định rằng khoa học của họ là một ngành khoa học khách quan và những câu hỏi về "cái gì là"? không nên gộp chung với những câu hỏi "nên là gì"." Ví dụ, chúng ta có thể chứng minh cơ sở di truyền của dị hình giới tính ở kích thước cơ thể và khối lượng cơ bắp ở người và chúng ta có thể so sánh sự lưỡng hình này với các động vật có vú khác. Tuy nhiên, mọi nỗ lực sử dụng dữ liệu đó để bảo vệ chính trị hoặc pháp lý cho chế độ đa thê sẽ không phải là khoa học và không nên nhầm lẫn với khoa học. Thực tế là sinh hóa, sinh học tế bào, sinh lý và giải phẫu của chúng ta được định hình bởi gen của chúng ta là điều không thể tranh cãi. Tuy nhiên, cũng rõ ràng rằng những đặc điểm hình thành về mặt di truyền này cũng bị ảnh hưởng bởi các yếu tố như môi trường, dinh dưỡng, tương tác xã hội và văn hóa. Tại sao nó phải khác nhau về hành vi? Các nghiên cứu về các cặp song sinh giống hệt nhau được nuôi riêng biệt đã đưa ra bằng chứng về sự kế thừa những điểm tương đồng kỳ lạ trong xu hướng hành vi. Các nghiên cứu về nền văn hóa con người biệt lập trên khắp thế giới cũng cho thấy những điểm tương đồng đáng chú ý trong tổ chức xã hội. Tuy nhiên, không có nghiên cứu nào trong số này bắt đầu thách thức vai trò chủ đạo của học tập và văn hóa trong việc hình thành hành vi con người. TÓM TẮT (53^) Hành vi xã hội có thể được hiểu bằng cách hỏi xem nó đóng góp như thế nào cho sự phù hợp của các cá nhân liên quan. Sự bất cân xứng giữa hai giới trong sự đầu tư của cha mẹ là yếu tố chính trong sự phát triển của hệ thống giao phối. Theo lý thuyết chọn lọc họ hàng, một cá thể có thể tăng cường mức độ thích hợp của mình bằng cách giúp đỡ những cá thể có liên quan mà nó có chung alen. Trong những trường hợp cực đoan, việc lựa chọn họ hàng đã làm nảy sinh tính xã hội. â€¢ Những điều kiện môi trường nào có thể dẫn đến chế độ một vợ một chồng, đa thê hoặc đa phu? Xem trang Ill 3-1 114 â€¢ Giải thích cách một cá nhân có thể tăng cường thể lực bằng cách giúp đỡ người thân của mình. Xem trang Ill 4-1 115 â€¢ Tại sao tính xã hội bình đẳng lại phổ biến ở các loài màng trinh? Xem trang. 1115 và Hình 53.21 â€¢ Một số chi phí và lợi ích của việc sống theo nhóm là gì? Xem trang. 1116 và Hình 53.23 Kiến thức về hành vi của các loài cụ thể – cách chúng sử dụng môi trường, cách chúng kiếm thức ăn, cách chúng tổ chức các hoạt động theo không gian và thời gian – là điều cần thiết để hiểu cách các loài tương tác trong tự nhiên. Những tương tác này là một trọng tâm của khoa học sinh thái,chủ đề của Phần Mười của cuốn sách này. w Hành vi của loài chim chìa vôi có thể tạo ra áp lực chọn lọc để các loài vật chủ không phát triển hành vi phân biệt trứng? TRẢ LỜI Kết quả nghiên cứu của Jeffrey Hoover và Scott Robinson, một số nghiên cứu đã được mô tả trong bài tập Làm việc với Dữ liệu trên trang. 1 102, cho thấy rằng do sự phá hủy tổ và các hành vi khác của chim chìa vôi, những vật chủ dung nạp sự ký sinh vào tổ của chim bò có thể nuôi dưỡng thành công nhiều con non của chúng hơn những vật chủ phân biệt đối xử với trứng chim bò - một áp lực chọn lọc đối với chim vật chủ để không phân biệt đối xử. Tất nhiên, khi các nhà thí nghiệm ngăn chặn chim bò sữa tiếp cận tổ của vật chủ, vật chủ thậm chí còn có khả năng sinh sản thành công cao hơn. Vì vậy, trên thực tế, những con chim chủ đã trả "tiền bảo vệ"; dưới hình thức nuôi dưỡng trứng chim chìa vôi (và do đó làm giảm nhưng không loại bỏ hoàn toàn khả năng sinh sản thành công của chúng), khiến các nhà nghiên cứu đặt tên cho loài chim chìa vôi là? hành động "hành vi của mafia."

(A)



Goshawk

The more pigeons in the flock, the sooner the hawk is spotted…

Hawk's distance (meters) when spotted by pigeons (●)

80

60

40

20

1118 CHƯƠNG 53 Hành vi của động vật Nguồn gốc của sinh học hành vi là gì? â– tóm tắt chương(53) Cơ chế sinh lý nào tạo nên hành vi? Khám phá của Ivan Pavlov về phản xạ có điều kiện và nghiên cứu của B. F. Skinner về điều hòa hoạt động như một mô hình học tập đã dẫn đến một cách tiếp cận gọi là chủ nghĩa hành vi, chủ yếu thực hiện các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm trên chuột và một số mô hình động vật khác. Xem lại Hình 53.1 – Đạo đức học tập trung vào cả nguyên nhân gần nhất của hành vi (nguyên nhân trực tiếp của hành vi và cách hành vi phát triển) và nguyên nhân cuối cùng (cách hành vi ảnh hưởng đến khả năng tiến hóa của động vật). “Trọng tâm chính của các nhà đạo đức học là các mô hình hành động cố định và cơ chế giải phóng chúng. Họ đã thực hiện các thí nghiệm tước đoạt cũng như thí nghiệm nhân giống để chứng minh rằng một số hành vi nhất định được xác định về mặt di truyền. Xem lại Hình 53.2. Làm thế nào để gen ảnh hưởng đến hành vi? Các thí nghiệm nhân giống có thể tiết lộ liệu một kiểu hình hành vi có được di truyền hay không. Phân tích đặc điểm định lượng có thể tiết lộ các gen ứng cử viên có ảnh hưởng đến hành vi. Các thí nghiệm loại bỏ gen có thể tiết lộ vai trò của các gen cụ thể tạo nên kiểu hình hành vi. Ôn lại Hình 53.3 â€¢ Hầu hết các hành vi là những đặc điểm phức tạp liên quan đến nhiều gen hoạt động theo tầng và đưa ra nhiều điểm cho sự thay đổi trong một gen đơn lẻ để ảnh hưởng đến hành vi. Xem lại Hình 53.4 Hành vi phát triển như thế nào? â€¢ Flormones có thể xác định mô hình hành vi phát triển và thời điểm biểu hiện của nó. Ôn lại Hình 53.5 â€¢ Dấu ấn là một quá trình trong đó động vật học được một tập hợp kích thích cụ thể trong một khoảng thời gian quan trọng hoặc nhạy cảm nhất định. Giai đoạn quan trọng đó có thể được quyết định bởi hormone. Sự phát triển và biểu hiện bài hát ở chim sẻ đầu trắng liên quan đến khuynh hướng di truyền để học bài hát của loài cụ thể, một giai đoạn quan trọng để ghi nhớ bài hát và thời gian biểu hiện bài hát được kiểm soát bằng nội tiết tố. Tương tác xã hội cũng có thể đóng một vai trò. Xem lại Hình 53. 7, 53.8 Hành vi tiến triển như thế nào? “Hành vi của một con vật bao gồm một loạt các lựa chọn ảnh hưởng đến thể trạng của nó. Để đưa ra những lựa chọn này, động vật sử dụng các tín hiệu môi trường là những yếu tố dự đoán đáng tin cậy về tác động tiềm ẩn của lựa chọn đó đối với thể lực của chúng. â€¢ Phương pháp chi phí-lợi ích có thể được sử dụng để điều tra giá trị phù hợp của các hành vi cụ thể. Chi phí của một hành vi thường có ba thành phần: chi phí năng lượng, chi phí rủi ro và chi phí cơ hội. Ôn lại Hình 53.9# HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 53.1 â€¢ Theo lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu, động vật nên thực hành các hành vi kiếm ăn để tối đa hóa năng lượng thu được với chi phí thấp nhất. Ôn lại Hình 53.1 1# HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 53.2 â€¢ Nhịp sinh học kiểm soát chu kỳ hành vi hàng ngày. Nếu không có tín hiệu thời gian từ môi trường, nhịp sinh học sẽ diễn ra tự do với một khoảng thời gian được lập trình về mặt di truyền. Chúng thường bị cuốn vào chu kỳ sáng-tối bởi các tín hiệu môi trường. Xem lại Hình 53.1 3# HƯỚNG DẪN Animated 53.3 Các hình thức điều hướng được động vật sử dụng để tìm đường trong môi trường bao gồm thí điểm (định hướng đến các điểm mốc), điều hướng theo khoảng cách và điều hướng hai tọa độ. Cơ chế điều hướng bao gồm điều hướng thiên thể và la bàn mặt trời bù thời gian. Ôn lại Hình 53.15-53.17, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 53.4, 53.5 â€¢ Hành vi của các cá nhân có thể trở thành tín hiệu giao tiếp nếu việc truyền tải thông tin mang lại lợi ích cho cả người gửi và người nhận. Ôn lại Hình 53.18, HOẠT ĐỘNG 53.1 â€¢ Các tín hiệu truyền thông hóa học (pheromone) có thể rất đặc hiệu và có các diễn biến theo thời gian khác nhau. Tín hiệu hình ảnh có thể truyền tải những thông điệp phức tạp một cách nhanh chóng nhưng chỉ khi người nhận có thể nhìn thấy người gửi. Tín hiệu âm thanh có thể truyền đi khoảng cách xa, không yêu cầu người nhận tập trung và có thể được sửa đổi để tiết lộ hoặc che giấu thông tin định hướng. Tín hiệu xúc giác có thể truyền tải những thông điệp phức tạp khi động vật ở gần nhau. Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? “Hệ thống giao phối đa thê, trong đó một con đực điều khiển và giao phối với nhiều con cái, có thể dẫn đến sự khác biệt lớn về khả năng sinh sản thành công của con đực. Chế độ đa phu - con cái giao phối với nhiều con đực - có thể phát triển trong những hoàn cảnh mà con đực có thể đóng góp đáng kể vào sự sống còn của con cái mình. â€¢ Sự thích hợp mà một cá thể đạt được bằng cách sinh ra con cái (sự thích hợp trực tiếp) cộng với mức độ thích hợp mà nó đạt được bằng cách tăng khả năng sinh sản thành công của những họ hàng mà nó có chung alen (sự thích nghi gián tiếp) được gọi là sự thích hợp bao gồm. Việc lựa chọn họ hàng có thể ủng hộ hành vi vị tha đối với người thân, bất chấp cái giá phải trả của nó đối với người biểu diễn, nếu nó làm tăng mức độ phù hợp của người biểu diễn. • Do kết quả của haplodiploidy, cơ chế xác định giới tính của côn trùng màng trinh, những con ong cái (chị em) không sinh sản chia sẻ nhiều alen với nhau hơn những con cái sinh sản chia sẻ với con cái của chúng. Xem lại Hình 53.21 â€¢ FHaplodiploidy có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của hành vi xã hội trong nhóm này thông qua

chọn lọc họ hàng. Tính xã hội cao cũng xuất hiện ở các loài lưỡng bội trong đó cơ hội sinh sản thành công của cá thể là cực kỳ thấp. â€¢ Sống theo nhóm mang lại những lợi ích như hiệu quả tìm kiếm thức ăn cao hơn và bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi, nhưng nó cũng có những cái giá phải trả, chẳng hạn như tăng sự cạnh tranh về thức ăn và dễ lây truyền bệnh tật. Xem HOẠT ĐỘNG 53.2 để xem lại khái niệm của chương này 0xÂ£0 Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu i chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HfSrSi Life10e.com/is53Ôn lại Hình 53.18, HOẠT ĐỘNG 53.1 â€¢ Các tín hiệu truyền thông hóa học (pheromone) có thể rất đặc hiệu và có các diễn biến theo thời gian khác nhau. Tín hiệu hình ảnh có thể truyền tải những thông điệp phức tạp một cách nhanh chóng nhưng chỉ khi người nhận có thể nhìn thấy người gửi. Tín hiệu âm thanh có thể truyền đi khoảng cách xa, không yêu cầu người nhận tập trung và có thể được sửa đổi để tiết lộ hoặc che giấu thông tin định hướng. Tín hiệu xúc giác có thể truyền tải những thông điệp phức tạp khi động vật ở gần nhau. Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? “Hệ thống giao phối đa thê, trong đó một con đực điều khiển và giao phối với nhiều con cái, có thể dẫn đến sự khác biệt lớn về khả năng sinh sản thành công của con đực. Chế độ đa phu - con cái giao phối với nhiều con đực - có thể phát triển trong những hoàn cảnh mà con đực có thể đóng góp đáng kể vào sự sống còn của con cái mình. â€¢ Sự thích hợp mà một cá thể đạt được bằng cách sinh ra con cái (sự thích hợp trực tiếp) cộng với mức độ thích hợp mà nó đạt được bằng cách tăng khả năng sinh sản thành công của những họ hàng mà nó có chung alen (sự thích nghi gián tiếp) được gọi là sự thích hợp bao gồm. Việc lựa chọn họ hàng có thể ủng hộ hành vi vị tha đối với người thân, bất chấp cái giá phải trả của nó đối với người biểu diễn, nếu nó làm tăng mức độ phù hợp của người biểu diễn. • Do kết quả của haplodiploidy, cơ chế xác định giới tính của côn trùng màng trinh, những con ong cái không sinh sản (chị em) chia sẻ nhiều alen với nhau hơn những con cái sinh sản chia sẻ với con cái của chúng. Xem lại Hình 53.21 â€¢ FHaplodiploidy có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của hành vi xã hội trong nhóm này thông qua chọn lọc họ hàng. Tính xã hội cao cũng xuất hiện ở các loài lưỡng bội trong đó cơ hội sinh sản thành công của cá thể là cực kỳ thấp. â€¢ Sống theo nhóm mang lại những lợi ích như hiệu quả tìm kiếm thức ăn cao hơn và bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi, nhưng nó cũng có những cái giá phải trả, chẳng hạn như tăng sự cạnh tranh về thức ăn và dễ lây truyền bệnh tật. Xem HOẠT ĐỘNG 53.2 để xem lại khái niệm của chương này 0xÂ£0 Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu i chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HfSrSi Life10e.com/is53Ôn lại Hình 53.18, HOẠT ĐỘNG 53.1 â€¢ Các tín hiệu truyền thông hóa học (pheromone) có thể rất đặc hiệu và có các diễn biến theo thời gian khác nhau. Tín hiệu hình ảnh có thể truyền tải những thông điệp phức tạp một cách nhanh chóng nhưng chỉ khi người nhận có thể nhìn thấy người gửi. Tín hiệu âm thanh có thể truyền đi khoảng cách xa, không yêu cầu người nhận tập trung và có thể được sửa đổi để tiết lộ hoặc che giấu thông tin định hướng. Tín hiệu xúc giác có thể truyền tải những thông điệp phức tạp khi động vật ở gần nhau. Hành vi xã hội tiến hóa như thế nào? “Hệ thống giao phối đa thê, trong đó một con đực điều khiển và giao phối với nhiều con cái, có thể dẫn đến sự khác biệt lớn về khả năng sinh sản thành công của con đực. Chế độ đa phu - con cái giao phối với nhiều con đực - có thể phát triển trong những hoàn cảnh mà con đực có thể đóng góp đáng kể vào sự sống còn của con cái mình. â€¢ Sự thích hợp mà một cá thể đạt được bằng cách sinh ra con cái (sự thích hợp trực tiếp) cộng với mức độ thích hợp mà nó đạt được bằng cách tăng khả năng sinh sản thành công của những họ hàng mà nó có chung alen (sự thích nghi gián tiếp) được gọi là sự thích hợp bao gồm. Việc lựa chọn họ hàng có thể ủng hộ hành vi vị tha đối với người thân, bất chấp cái giá phải trả của nó đối với người biểu diễn, nếu nó làm tăng mức độ phù hợp của người biểu diễn. • Do kết quả của haplodiploidy, cơ chế xác định giới tính của côn trùng màng trinh, những con ong cái không sinh sản (chị em) chia sẻ nhiều alen với nhau hơn những con cái sinh sản chia sẻ với con cái của chúng. Xem lại Hình 53.21 â€¢ FHaplodiploidy có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của hành vi xã hội trong nhóm này thông qua chọn lọc họ hàng. Tính xã hội cao cũng xuất hiện ở các loài lưỡng bội trong đó cơ hội sinh sản thành công của cá thể là cực kỳ thấp. â€¢ Sống theo nhóm mang lại những lợi ích như hiệu quả tìm kiếm thức ăn cao hơn và bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi, nhưng nó cũng có những cái giá phải trả, chẳng hạn như tăng sự cạnh tranh về thức ăn và dễ lây truyền bệnh tật. Xem HOẠT ĐỘNG 53.2 để xem lại khái niệm của chương này 0xÂ£0 Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu i chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HfSrSi Life10e.com/is53â€¢ Sự thích hợp mà một cá thể đạt được bằng cách sinh ra con cái (sự thích hợp trực tiếp) cộng với mức độ thích hợp mà nó đạt được bằng cách tăng khả năng sinh sản thành công của những họ hàng mà nó có chung alen (sự thích nghi gián tiếp) được gọi là sự thích hợp bao gồm. Lựa chọn

họ hàng có thể ủng hộ hành vi vị tha đối với người thân, bất chấp cái giá phải trả của nó đối với người biểu diễn, nếu nó làm tăng tính hòa nhập của người biểu diễn. • Do kết quả của haplodiploidy, cơ chế xác định giới tính của côn trùng màng trinh, những con ong cái (chị em) không sinh sản chia sẻ nhiều alen với nhau hơn những con cái sinh sản chia sẻ với con cái của chúng. Xem lại Hình 53.21 â€¢ FHaplodiploidy có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của hành vi xã hội trong nhóm này thông qua chọn lọc họ hàng. Tính xã hội cao cũng xuất hiện ở các loài lưỡng bội trong đó cơ hội sinh sản thành công của cá thể là cực kỳ thấp. â€¢ Sống theo nhóm mang lại những lợi ích như hiệu quả tìm kiếm thức ăn cao hơn và bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi, nhưng nó cũng có những cái giá phải trả, chẳng hạn như tăng sự cạnh tranh về thức ăn và dễ lây truyền bệnh tật. Xem HOẠT ĐỘNG 53.2 để xem lại khái niệm của chương này 0xÂ£0 Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu i chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HfSrSi Life10e.com/is53â€¢ Sự thích hợp mà một cá thể đạt được bằng cách sinh ra con cái (sự thích hợp trực tiếp) cộng với mức độ thích hợp mà nó đạt được bằng cách tăng khả năng sinh sản thành công của những họ hàng mà nó có chung alen (sự thích nghi gián tiếp) được gọi là sự thích hợp bao gồm. Việc lựa chọn họ hàng có thể ủng hộ hành vi vị tha đối với người thân, bất chấp cái giá phải trả của nó đối với người biểu diễn, nếu nó làm tăng mức độ phù hợp của người biểu diễn. • Do kết quả của haplodiploidy, cơ chế xác định giới tính của côn trùng màng trinh, những con ong cái không sinh sản (chị em) chia sẻ nhiều alen với nhau hơn những con cái sinh sản chia sẻ với con cái của chúng. Xem lại Hình 53.21 â€¢ FHaplodiploidy có lẽ đã tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của hành vi xã hội trong nhóm này thông qua chọn lọc họ hàng. Tính xã hội cao cũng xuất hiện ở các loài lưỡng bội trong đó cơ hội sinh sản thành công của cá thể là cực kỳ thấp. â€¢ Sống theo nhóm mang lại những lợi ích như hiệu quả tìm kiếm thức ăn cao hơn và bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi, nhưng nó cũng có những cái giá phải trả, chẳng hạn như tăng sự cạnh tranh về thức ăn và dễ lây truyền bệnh tật. Xem HOẠT ĐỘNG 53.2 để xem lại khái niệm của chương này 0xÂ£0 Đi tới Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu i chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình HfSrSi Life10e.com/is53

Tóm tắt Chương 1119 ÔN LẠI CHƯƠNG NHỚ 1. Điều nào sau đây không đúng với mẫu hành động cố định? Một. Biểu hiện của nó có thể phụ thuộc vào điều kiện nội tiết tố. b. Nó được gây ra bởi các kích thích phức tạp, đặc trưng cho từng loài. c. Nó rất rập khuôn và đặc trưng cho loài. d. Nó có thể được thể hiện ngay cả khi con vật chưa bao giờ nhìn thấy nó biểu diễn. đ. Cơ sở di truyền của nó có thể được chứng minh bằng các thí nghiệm nhân giống. 2. Điều nào sau đây không phải là một thành phần của chi phí để thực hiện một hành vi? Một. Chi phí năng lượng của nó b. Nguy cơ bị thương c. Chi phí cơ hội của nó d. Nguy cơ bị kẻ săn mồi tấn công e. Thông tin của nó có giá 3. Chim di cư vào ban đêm a. kế thừa một bản đồ sao. b. xác định phương hướng bằng cách biết thời gian và vị trí của một chòm sao trên bầu trời đêm đang quay. c. hướng tới một điểm cố định trên bầu trời đêm đang quay. d. dấu ấn trên một hoặc nhiều chòm sao quan trọng. đ. xác định khoảng cách chứ không phải hướng từ các ngôi sao. 4. Nếu một con chim được huấn luyện tìm kiếm thức ăn ở phía tây của một cái lồng hướng ra bầu trời, sau đó được đặt trong một căn phòng có chu kỳ ánh sáng được kiểm soát sao cho nhịp sinh học của nó bị trễ pha 6 giờ (tức là, nhịp sinh học chậm hơn thời gian thực 6 giờ), khi được đưa trở lại lồng mở vào buổi trưa theo thời gian thực, nó sẽ tìm kiếm thức ăn trong a. phía bắc. b. phía nam. c. phía đông. d. hướng Tây. 5. Câu nào sau đây về giao tiếp là đúng? Một. Thông tin phức tạp không thể được truyền tải bằng pheromone. b. Tín hiệu hình ảnh là thuận lợi trong môi trường phức tạp. c. Giao tiếp bằng âm thanh luôn tiết lộ vị trí của người ra tín hiệu. d. Một ưu điểm của pheromone là thông điệp có thể tồn tại theo thời gian. đ. Điệu nhảy của ong mật là một ví dụ về tín hiệu thị giác. 6. Chi phí thường gắn liền với cuộc sống tập thể là a. tăng nguy cơ bị săn mồi. b. can thiệp vào việc kiếm ăn. c. tăng khả năng tiếp xúc với bệnh tật và ký sinh trùng. d. tăng sự cạnh tranh giữa bạn tình. đ. Tất cả những điều trên 7. Hành vi vị tha a. có thể làm tăng thể lực toàn diện của một cá nhân. b. phụ thuộc vào việc xác định giới tính đơn bội. c. là phổ biến nhất giữa các cá nhân không liên quan. d. luôn gây ra sự suy giảm thực sự về thể lực của người biểu diễn. đ. đặc trưng cho một hệ thống giao phối một vợ một chồng. 8. Một nhóm được cho là có tính xã hội cao nếu a. các thành viên trong nhóm tương tác chặt chẽ. b. một số thành viên sinh ra nhiều con hơn những thành viên khác. c. một hệ thống phân cấp thống trị tồn tại giữa các thành viên trong nhóm. d. các cá thể trẻ vẫn ở trong nhóm để giúp bố mẹ nuôi dưỡng những đứa con khác. đ. nhóm bao gồm các cá nhân trợ giúp không sinh sản. HIỂU & ÁP DỤNG 9. Chó đực trưởng thành nhấc chân sau lên khi đi tiểu, trong khi chó

con và chó cái trưởng thành ngồi xổm. Nếu một chú chó con mới sinh được tiêm estrogen, nó sẽ không bao giờ nhấc chân lên để đi tiểu; trong suốt quãng đời còn lại của nó, nó sẽ luôn ngồi xổm. Kết quả này có thể được giải thích như thế nào? 10. Ở hầu hết các loài động vật có xương sống có cá thể giúp đỡ, cá thể giúp đỡ là những cá thể có khả năng sinh sản,và thường sinh sản muộn hơn. Trong số các loài côn trùng có tính xã hội cao, các đẳng cấp vô sinh đã tiến hóa nhiều lần. Những khác biệt nào giữa động vật có xương sống và côn trùng có thể giải thích cho sự thất bại của các giai cấp vô sinh trong quá trình tiến hóa ở động vật có xương sống? 11. Các nghiên cứu về tiếng chim hót ở loài ngựa vằn cho thấy con đực dường như có "sự luyện tập"; (không có hướng dẫn) các bài hát và "trình diễn" (có hướng dẫn) bài hát (xem Hình 53.8). Các nghiên cứu thực địa cho thấy tiếng hót của chim sẻ đầu trắng có tiếng địa phương và tiếng hót của những con chim đực sống cách nhau chỉ vài km là có thể phân biệt được. Giả sử những con chim sẻ đầu trắng, như chim sẻ ngựa vằn, có những bài hát được định hướng và không được định hướng, thì ý nghĩa thích ứng của "thực hành" này có thể là gì? so với "hiệu suất" hành vi?

1 1 20 CHƯƠNG 53 PHÂN TÍCH & Hành vi của Động vật ĐÁNH GIÁ 12. Chim bò là loài ký sinh làm tổ, như đã thấy trong câu chuyện mở đầu của chương này. Bạn nghĩ điều gì sẽ đặc trưng cho việc thu được bài hát ở loài chim cao bồi? Trong một khu vực địa lý nhất định, chim chìa vôi có xu hướng ký sinh vào tổ của các loài chim cụ thể. Bạn nghĩ chim cái học được hành vi này như thế nào? Bạn sẽ kiểm tra giả thuyết của mình như thế nào? 13. Một số tổ ong mật có hành vi vệ sinh: nếu nhộng chết trong tổ ong, một số ong thợ sẽ mở nắp các ong mật trong khi những ong thợ khác sẽ lấy xác ra. Một số tổ ong không biểu hiện hành vi này. Trong một nghiên cứu di truyền hành vi cổ điển, việc lai tạo đã được thực hiện giữa các tổ ong hợp vệ sinh và không hợp vệ sinh. Kết quả là khoảng 25% số tổ ong được tạo ra là hợp vệ sinh và khoảng 75% thì không. Trong số những con không có, khoảng một phần ba thể hiện hành vi mở nắp và khoảng một phần ba thể hiện hành vi loại bỏ thân thịt nếu tế bào không được mở nắp. Nhưng có sự khác biệt đáng kể trong những dữ liệu này. Một nghiên cứu lập bản đồ gen gần đây (sử dụng phân tích QTL) đã tiết lộ bảy mối tương quan đáng kể giữa tần số alen cụ thể và hành vi vệ sinh. Dữ liệu cổ điển gợi ý gì về cơ sở di truyền của hành vi vệ sinh? Dữ liệu bản đồ gen gợi ý điều gì? Làm thế nào bạn có thể giải quyết những khác biệt? Thế hệ bố mẹ Kiểu gen (đực hoặc cái) Ong không hợp vệ sinh Ong vệ sinh F1 (tất cả không hợp vệ sinh) Giao tử được tạo ra bởi con cái F1 00C30 Lai chéo với con đực hợp vệ sinh Con cái thế hệ F2 n n II ốm Hành vi Không hợp vệ sinh (75%) Hợp vệ sinh (25%) Một phần ba số ong không hợp vệ sinh loại bỏ nhộng chết nếu tế bào không được đóng nắp. Một phần ba số ong không hợp vệ sinh mở các tế bào nhộng chết nhưng không loại bỏ chúng. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

PHẦN MƯỜI Sinh thái Sinh thái và sự phân bố của sự sống Fynbos vào mùa xuân Quần xã thực vật độc đáo này chỉ giới hạn ở một khu vực nhỏ trên bờ biển phía tây của Mũi Nam Phi. CHƯƠNG NỘI DUNG 54.1 Sinh thái là gì? 54.2 Tại sao khí hậu lại khác nhau về mặt địa lý? 54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? 54.4 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường nước? 54.5 Yếu tố nào xác định ranh giới các vùng địa lý sinh học? YNBOS LÀ TỪ CHÂU PHI có nguồn gốc từ fijnbosch trong tiếng Hà Lan, có nghĩa là "bụi cây mịn." Đó là tên được đặt cho một tập hợp các loài thực vật khác thường được tìm thấy ở vùng phía tây Cape của Nam Phi. Những người thực dân Hà Lan định cư ở đó có lẽ đã thất vọng vì không có những cây to và cứng cáp; hầu hết thảm thực vật cây bụi trong khu vực đều thiếu sức nặng cần thiết để xây dựng. Hầu hết các loài thực vật cũng có lá nhỏ, mảnh, quá nhiều da và cứng để sử dụng cho bất kỳ mục đích nào có ích cho con người. Cây Fynbos có thể không hữu ích cho việc xây dựng, nhưng chúng bao gồm một số loài hoa vườn phổ biến và đẹp nhất thế giới, bao gồm hoa phong lữ, hoa lay ơn và hoa protea. Mặc dù có diện tích chưa đến 90.000 km2 (nhỏ hơn bang Maine), fynbos là nơi sinh sống của 6.000 loài đặc hữu - tức là những loài không tìm thấy ở nơi nào khác trên thế giới. Fynbos có xu hướng gây ra các vụ cháy rừng cứ sau 15 đến 30 năm. Những đám cháy này giết chết những cây và cây trưởng thành, được thay thế bằng những cây mới khỏe mạnh nảy mầm từ những hạt được chôn trong đất hoặc được bảo quản trong các nón chống cháy. Nếu cháy rừng quá hiếm, cây rừng sẽ hình thành và thay thế các loài fynbos độc nhất. Khoảng một phần ba số thực vật này phụ thuộc vào kiến để phát tán và nảy mầm, và hạt của chúng được trang

bị cấu trúc thịt giàu lipid (elaiosome). Kiến nhặt một hạt giống lên, gặm lấy elaiosome rồi cất giữ hạt giống để tiêu thụ sau, chôn nó đủ sâu để tránh bị thương do lửa. Ngày nay, hơn 1.700 loài fynbos đang bị đe dọa tuyệt chủng. Trong một thời gian dài, các nỗ lực bảo tồn đã bị cản trở do hạt fynbos không thể nảy mầm khi không có cháy rừng trên diện rộng. Năm 1990, hai nhà thực vật học Nam Phi đã phát hiện ra rằng hạt của loài cây fynbos quý hiếm Audounia capitata nảy mầm nhờ khói từ việc đốt củi. Ngay cả "khói lỏng" được sản xuất bởi ngành công nghiệp hương liệu thực phẩm hóa ra lại đủ để kích thích sự nảy mầm. Các nhà điều tra ở Úc và California sau đó phát hiện ra rằng các hóa chất trong khói kích thích sự nảy mầm ở thực vật thuộc các họ hoàn toàn khác, những họ cũng phụ thuộc vào việc đốt lửa liên tục để duy trì. Fynbos chỉ được tìm thấy ở một khu vực nhỏ trên bờ biển phía tây của Mũi Nam Phi. Tuy nhiên, loại thảm thực vật này - cứng cáp, bụi rậm và thích nghi với lửa - là đặc điểm của nhiều khu vực trên thế giới có mùa hè nóng, khô và mùa đông ẩm ướt, mát mẻ. Kiểu thời tiết này được gọi là khí hậu Địa Trung Hải,và các quần xã thực vật tương tự không chỉ được tìm thấy dọc theo bờ biển Địa Trung Hải của Châu Âu và Cận Đông mà còn dọc theo bờ biển phía tây của Úc, Bắc Mỹ và Nam Mỹ. Điều gì ở rìa phía tây của các lục địa đã thúc đẩy các cộng đồng thực vật cây bụi, cứng rắn như fynbos? Xem câu trả lời ở trang 1 1 46.



1122 CHƯƠNG 54 Sinh thái học và sự phân bố của sự sống Sinh thái là gì? Sinh thái học là nghiên cứu khoa học về sự tương tác giữa các sinh vật và giữa các sinh vật với môi trường vật lý của chúng. Sinh thái học là một nhánh tương đối mới của khoa học sinh học; trên thực tế, nó thậm chí còn không có tên chính thức cho đến năm 1866. Năm 1859, Charles Darwin mô tả trọng tâm của Nguồn gốc các loài là "sự thích nghi của các sinh vật hữu cơ với nhau và với điều kiện sống vật chất của chúng". Ernst Haeckel, một nhà sinh vật học người Đức chịu ảnh hưởng sâu sắc của Darwin, đã xây dựng một từ mới cho doanh nghiệp mới này: "sinh thái học" từ gốc Hy Lạp oikos, "hộ gia đình" nơi "hộ gia đình" bao trùm toàn bộ môi trường sống của sinh vật. Như Haeckel đã nói, "Sinh thái học là nghiên cứu về tất cả những mối quan hệ qua lại phức tạp mà Darwin gọi là "những điều kiện của cuộc đấu tranh sinh tồn." Sinh thái học cung cấp những lời giải thích về thế giới có thể cảm nhận được, sờ thấy được. Mặc dù hậu quả của sự tương tác giữa enzyme và cơ chất có thể được nhìn thấy nhưng bản thân sự tương tác lại không được nhìn thấy rõ ràng đối với người quan sát thông thường. Ngược lại, người ta thường có thể quan sát được sự tương tác giữa các sinh vật và giữa các sinh vật với môi trường của chúng. Tuy nhiên, việc phân tích những quan sát đó thường đòi hỏi sự kiên trì, khéo léo và điều tra bổ sung. Việc bướm đến thăm hoa đã được quan sát và ngưỡng mộ trong nhiều thế kỷ; Việc bướm thực hiện một dịch vụ thiết yếu cho những bông hoa mà chúng ghé thăm bằng cách vận chuyển phấn hoa là một hiểu biết sâu sắc về sinh thái cách đây chưa đầy 250 năm. Sự cần thiết của khoa học đúng đắn trong việc đưa ra quyết định về loài của chúng ta' tương tác với môi trường là một lý do chính để nghiên cứu sinh thái. Con người là một phần của môi trường sinh học và các hoạt động của chúng ta có ảnh hưởng sâu sắc đến rất nhiều sinh vật khác, cũng như có những tác động khôn lường đến dòng năng lượng phi sinh học và chu trình dinh dưỡng trong môi trường vật lý. Sự hiểu biết về sinh thái giúp cải thiện đáng kể khả năng của chúng ta trong việc trồng lương thực cho bản thân một cách đáng tin cậy và bền vững, quản lý sâu bệnh một cách an toàn và hiệu quả cũng như đối phó với các thảm họa thiên nhiên như lũ lụt và hỏa hoạn. Chúng ta càng hiểu rõ hơn về các tương tác sinh thái thì khả năng chúng ta có thể hoàn thành những điều này mà không gây ra hàng loạt hậu quả không lường trước được cho bản thân và các sinh vật khác càng cao. Sinh thái học không giống như chủ nghĩa môi trường Khi xác định sinh thái là gì, điều quan trọng là phải nhấn mạnh sinh thái không phải là gì. "Sinh thái" đôi khi được đánh đồng với "chủ nghĩa môi trường" nhưng hai thuật ngữ này không tương đương. Sinh thái học là môn khoa học tạo ra kiến thức về các tương tác trong thế giới tự nhiên; như một lĩnh vực nghiên cứu, nó vốn không tập trung vào những mối quan tâm của con người. Chủ nghĩa môi trường là việc sử dụng kiến thức sinh thái, cùng với kinh tế, đạo đức và nhiều cân nhắc khác,để thông báo cả các quyết định cá nhân và chính sách công liên quan đến quản lý tài nguyên thiên nhiên và hệ sinh thái. Các nhà sinh thái học nghiên cứu các thành phần sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái Ngay từ đầu, hệ sinh thái đã bao gồm cả các thành phần sống hoặc sinh học cũng như vật lý và hóa học. hoặc phi sinh học, các thành phần của hệ sinh thái. Ví dụ, các đặc điểm vật lý, phi sinh học của bầu khí quyển Trái đất quyết định nhiệt độ bề mặt và lượng mưa, từ đó hạn chế nơi sinh vật có thể sống. Các thành phần sinh học của môi trường của một sinh vật là các sinh vật khác, vì vậy sinh thái học bao gồm việc nghiên cứu sự tương tác giữa các loài và giữa các loài. Sinh thái học cũng bao gồm việc nghiên cứu sự chuyển động của năng lượng và chất dinh dưỡng thông qua các hệ sinh thái - mạng lưới các sinh vật tương tác trong một khu vực và môi trường vật lý mà chúng chiếm giữ. Vào thời Haeckel, mối quan tâm chính của sinh thái học là tìm hiểu sự phân bố và sự phong phú của các sinh vật. Điều đó vẫn đúng cho đến ngày nay, nhưng lĩnh vực này đã phát triển và đa dạng hóa đáng kể. Một loạt các công cụ mới liên tục xuất hiện - các mô hình toán học, kỹ thuật phân tử và hình ảnh vệ tinh, chỉ kể tên một vài công cụ - cũng như các kết nối mới hoặc nâng cao với các lĩnh vực khác (đặc biệt là khoa học vật lý) đã làm thay đổi đáng kể nghiên cứu sinh thái. Tuy nhiên, mục tiêu cuối cùng của sinh thái học vẫn như cũ: cung cấp dữ liệu khách quan về sự tương tác của các thành phần khác nhau của môi trường sinh học và phi sinh học và thông qua phân tích dữ liệu để hiểu các tương tác này và các kết quả khác nhau của chúng. RECAP Sinh thái học là nghiên cứu khoa học về sự tương tác giữa các sinh vật và giữa các sinh vật với môi trường vật lý của chúng. • Một số lý do để coi sinh thái là một hoạt động khoa học hữu ích là gì? Xem trang. 1122 â€¢ Sinh thái học khác với chủ nghĩa bảo vệ môi trường như thế nào? Xem trang. 1122 Chúng ta sẽ bắt đầu nghiên cứu về sinh thái học khi môn học này bắt đầu vào thời Haeckel, tập trung vào các yếu tố quyết định sự phân bố và sự phong phú của các sinh vật. Đầu tiên chúng ta sẽ xem xét các lực vật lý gây ra biến đổi khí hậu. Tại sao khí hậu thay đổi theo địa lý? Thuật ngữ "thời tiết" và "khí hậu" cả hai đều đề cập đến các điều kiện khí quyển -

nhiệt độ, độ ẩm, lượng mưa, hướng và vận tốc gió - nhưng chúng đề cập đến các thang thời gian khác nhau. Thời tiết là trạng thái ngắn hạn của điều kiện khí quyển tại một địa điểm và thời gian cụ thể, trong khi khí hậu đề cập đến các điều kiện khí quyển trung bình và mức độ biến đổi của chúng tại một địa điểm cụ thể trong một thời gian dài hơn. Nói cách khác, khí hậu chính là điều bạn mong đợi; thời tiết là những gì bạn nhận được. Phản ứng của sinh vật với thời tiết thường là ngắn hạn - chẳng hạn như tìm nơi trú ẩn khỏi một cơn mưa bất chợt hoặc rùng mình để giữ ấm khi nhiệt độ giảm xuống. Mặt khác, các phản ứng với khí hậu có xu hướng là sự thích nghi tiến hóa phát sinh trong quần thể theo thời gian và ảnh hưởng đến sinh lý, hình thái và hành vi.Những sự thích nghi này là một trong những động lực thúc đẩy sự hình thành loài. Nếu sinh vật không thể thích nghi với khí hậu của một nơi cụ thể, chúng sẽ không được tìm thấy ở đó.

54.2 Tại sao khí hậu lại khác nhau về mặt địa lý? 1123 Về phía cực, tia nắng mặt trời bị hấp thụ vì chúng phải di chuyển một quãng đường dài hơn trong bầu khí quyển. Tại và gần xích đạo, ánh sáng mặt trời chiếu vào Trái đất theo một góc dốc, mang lại nhiều nhiệt và ánh sáng hơn trên một đơn vị diện tích. Cực Bắc (90°N) Về phía cực, các tia mặt trời chiếu tới Trái đất theo một góc xiên và trải rộng trên một diện tích lớn hơn, do đó năng lượng của chúng bị khuếch tán. 54.1 Năng lượng mặt trời đầu vào thay đổi theo vĩ độ Góc của ánh sáng mặt trời tới ảnh hưởng đến lượng năng lượng mặt trời chạm tới một đơn vị bề mặt Trái đất nhất định. Hướng quay của Trái đất Bức xạ mặt trời thay đổi trên bề mặt Trái đất Năng lượng mặt trời đầu vào quyết định nhiệt độ không khí và là yếu tố chính quyết định khí hậu. Cường độ bức xạ mặt trời thay đổi trong suốt một năm và từ nơi này sang nơi khác do hình dạng của Trái đất, quỹ đạo quanh mặt trời và độ nghiêng của trục. Lượng năng lượng mặt trời đạt đến một điểm nhất định trên bề mặt Trái đất phụ thuộc chủ yếu vào góc của tia nắng. Ở các vĩ độ cao (tức là các khu vực hướng về cực Bắc và Nam), ánh sáng mặt trời chiếu vào bề mặt Trái đất theo một góc, do đó năng lượng mặt trời tới được phân bổ trên một diện tích lớn hơn (và do đó ít cường độ hơn) so với ở xích đạo, nơi ánh sáng mặt trời chiếu vuông góc lên bề mặt (Hình 54.1). Hơn nữa, khi đi tới một góc, bức xạ Equinox ngày 22 tháng 9 ngày Equinox ngày 20 tháng 3 của mặt trời phải đi qua nhiều bầu khí quyển Trái đất hơn, do đó nhiều năng lượng của nó bị hấp thụ hoặc phản xạ hơn trước khi chạm tới bề mặt. Do sự khác biệt về năng lượng mặt trời đầu vào, không khí ở hai cực lạnh hơn không khí ở xích đạo. Nhiệt độ không khí trung bình trong một năm giảm khoảng 0,76°C ở mọi vĩ độ (khoảng 110 km) ở mực nước biển. Nhiệt độ không khí cũng giảm theo độ cao, do đó nhiệt độ ở mực nước biển ấm hơn nhiệt độ trên các đỉnh núi ở cùng vĩ độ. Do trục Trái đất nghiêng một góc 23,5 độ nên lượng ánh sáng mặt trời mà một vùng cụ thể trên Trái đất nhận được thay đổi trong suốt một năm khi Trái đất quay quanh mặt trời (Hình 54.2). Độ nghiêng này gây ra sự thay đổi theo mùa về nhiệt độ và độ dài ngày. Các vĩ độ cao hơn có sự biến đổi theo mùa lớn hơn các vĩ độ thấp hơn. Xung quanh đường xích đạo, độ dài ngày và nhiệt độ theo mùa chỉ thay đổi một chút trong năm, mặc dù có sự thay đổi theo mùa trong mô hình lượng mưa. 54.2 Thay đổi theo mùa là kết quả của độ nghiêng của trục Trái đất Vì trục quay của Trái đất nghiêng nên sự định hướng so với mặt trời thay đổi trong suốt một năm khi hành tinh quay quanh mặt trời. Sự biến đổi của bức xạ mặt trời tạo ra sự biến đổi khí hậu theo mùa.



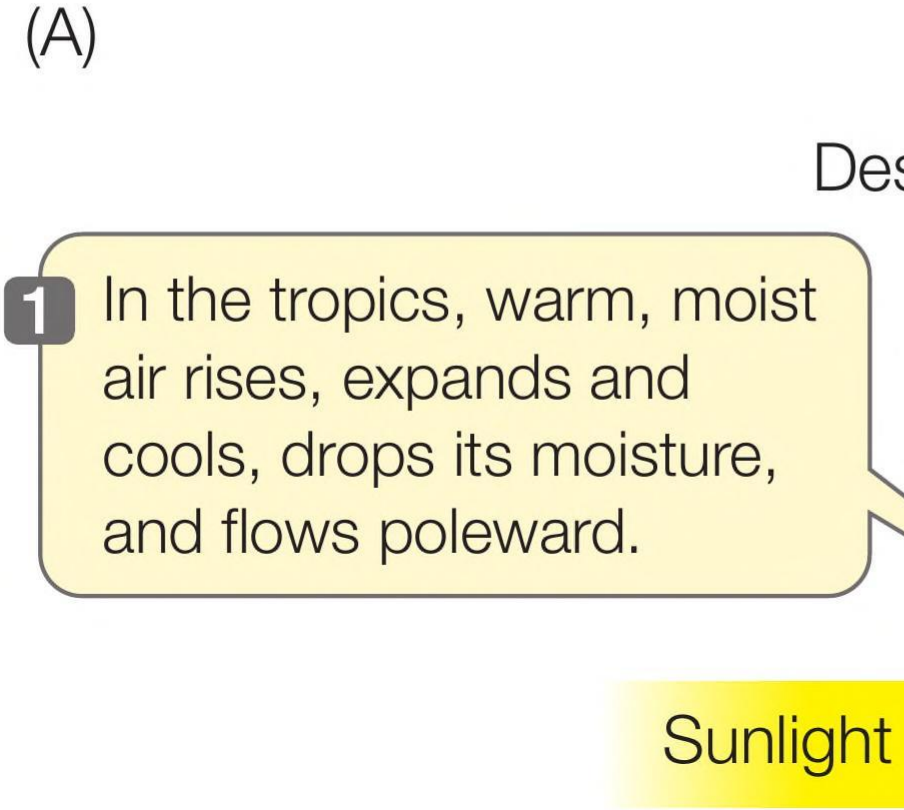
Earth's orbit

When the Southern Hemisphere is tilted toward the sun, it is summer there and winter in the Northern Hemisphere.

Solstice
December 21

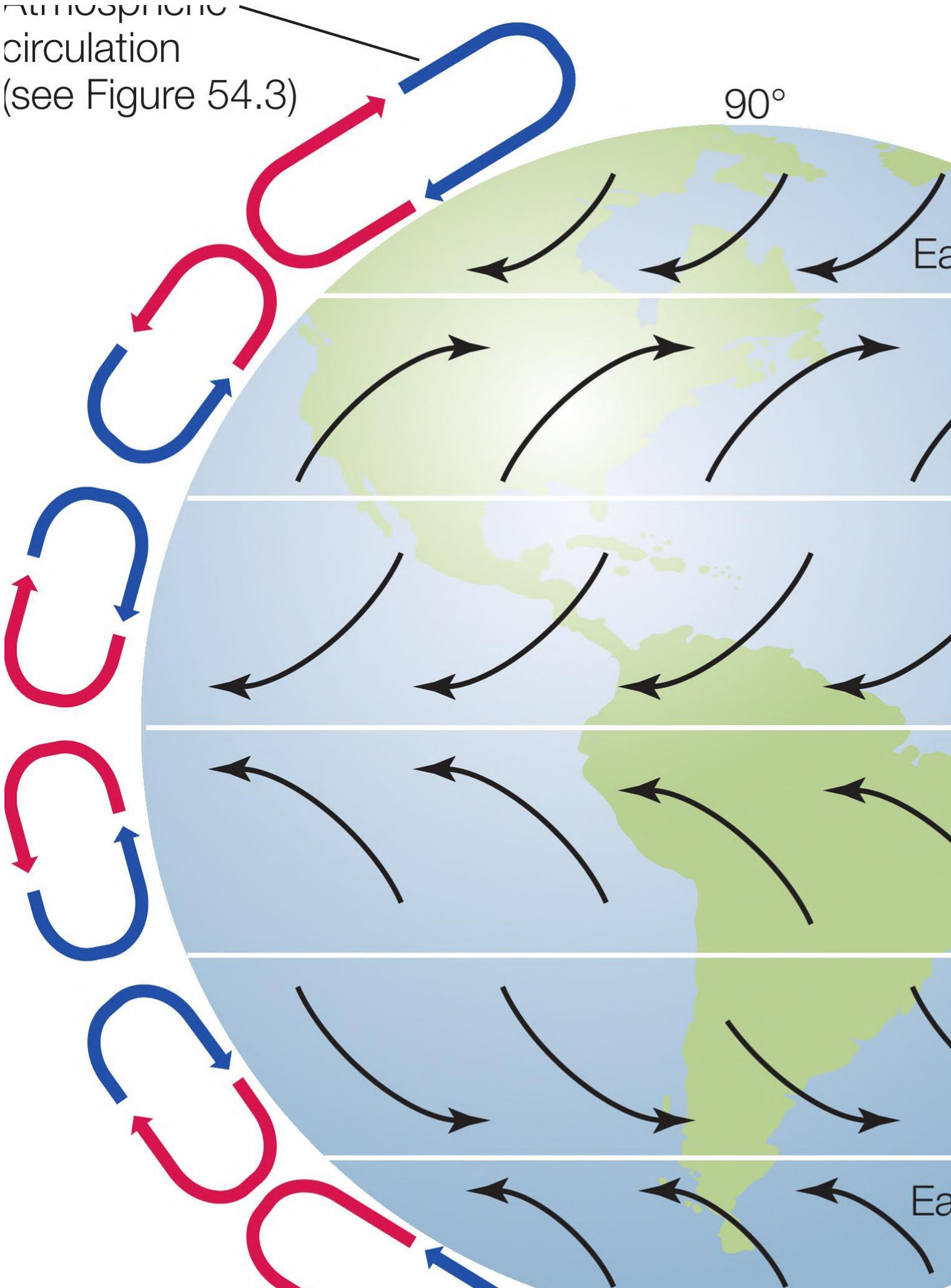
North

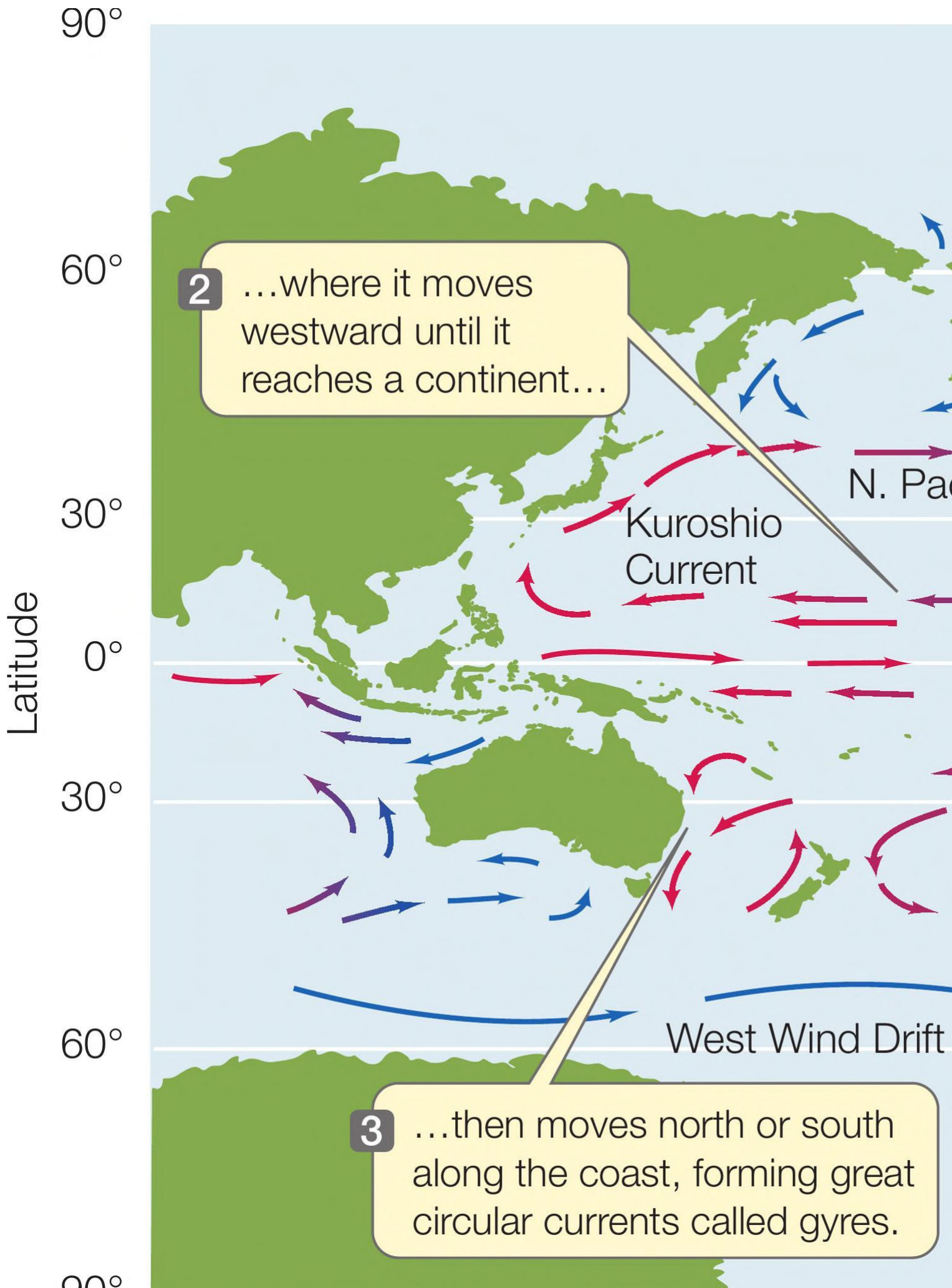
90Â° 60Â° 30Â° 0Â° 30Â° 60Â° 90Â° Năng lượng mặt trời đầu vào xác định mô hình hoàn lưu khí quyển Không khí ở khu vực xung quanh xích đạo nhận được năng lượng mặt trời đầu vào lớn nhất. Khi một khối không khí được làm nóng lên, nó nở ra, trở nên loãng hơn và bay lên. Tuy nhiên, khi nó tăng lên, nó nguội đi. Không khí mát không thể chứa nhiều hơi nước như không khí ấm, vì vậy không khí giãn nở, làm mát sẽ giải phóng hơi ẩm dưới dạng kết tủa. Do đó, khi mặt trời làm ấm không khí ở vùng nhiệt đới, không khí đó bay vào khí quyển, nguội đi và giải phóng một lượng lớn mưa. Khi nó dâng lên, nó được thay thế bằng không khí bề mặt thổi vào từ phía bắc và phía nam (Hình 54.3A). Ở trên cao của bầu khí quyển, không khí nhiệt đới bị đẩy về phía bắc và phía nam khi không khí mới ấm lên thay thế nó. Khi nó đạt đến vĩ độ khoảng 30°B và 30°N, nó nguội đi và chìm xuống. Không khí khô, mát mẻ này vốn đã mất đi độ ẩm khi bay lên trên đường xích đạo, giờ đây lấy đi độ ẩm từ mặt đất thay vì giải phóng nó. Các sa mạc lớn trên Trái đất - bao gồm Sahara của Châu Phi, Gobi của Trung Quốc, các sa mạc của Australia và Tây Nam Mỹ - đều nằm ở những vĩ độ này. Trong khi một phần không khí đi xuống chảy ngược về phía xích đạo, một phần lại chảy về các cực, tạo nên những chuyển động mang tính chu kỳ hơn nữa của không khí. Ở vĩ độ khoảng 60°, không khí lại bốc lên. Tại các cực, nơi có ít năng lượng mặt trời đưa vào, không khí khô, lạnh đi xuống (Hình 54. 3B). Những chuyển động mang tính chu kỳ này của các khối không khí chủ yếu chịu trách nhiệm xác định nhiệt độ không khí và lượng mưa trên bề mặt Trái đất. Hoàn lưu khí quyển và chuyển động quay của Trái đất tạo ra gió thịnh hành. Vận tốc quay của Trái đất quanh trục của nó nhanh nhất ở xích đạo, nơi đường kính Trái đất lớn nhất và chậm nhất ở gần các cực. Một khối không khí không di chuyển về phía bắc hoặc phía nam có cùng vận tốc quay như Trái đất ở cùng vĩ độ. Tuy nhiên, khi khối không khí di chuyển về phía xích đạo (được điều khiển bởi các kiểu hoàn lưu được mô tả ở trên và trong Hình 54.3), chuyển động quay của nó trở nên chậm hơn so với chuyển động quay của hành tinh bên dưới nó và nó bị lệch về phía tây. Ngược lại, chuyển động quay của khối không khí di chuyển về phía một trong hai cực sẽ nhanh hơn chuyển động quay của bề mặt bên dưới nó và bị lệch về phía đông. Sự tương tác giữa chuyển động quay của Trái đất và chuyển động của khối không khí bắc-nam tạo nên một mô hình tuần hoàn không khí bề mặt được gọi là gió thịnh hành (Hình 54.4). Gió thịnh hành thổi từ đông sang tây ở vùng nhiệt đới (gió mậu dịch); từ tây sang đông ở vĩ độ trung bình (tây); và từ đông sang tây lại trên vĩ độ 60°B hoặc 60°N (các hướng đông). Gió thịnh hành đẩy dòng hải lưu Gió di chuyển nước mà nó thổi qua bằng lực ma sát. Do đó, các mô hình lưu thông không khí toàn cầu điều khiển các mô hình lưu thông của nước bề mặt đại dương, được gọi là dòng hải lưu. Gió mậu dịch chẳng hạn,khiến các dòng hải lưu hội tụ ở xích đạo và di chuyển về phía tây cho đến khi chúng gặp một khối đất lục địa. Vào thời điểm đó, dòng nước ngược xích đạo mạnh sẽ đưa một phần nước quay trở lại phía đông. Phần nước còn lại phân chia, một số di chuyển về phía bắc và một số di chuyển về phía nam dọc theo bờ lục địa (Hình 54.5). Những mô hình chuyển động của nước này thiết lập các mô hình tuần hoàn quay được gọi là con quay hồi chuyển (con quay hồi chuyển trong tiếng Hy Lạp, "xoắn ốc"). Những dòng hải lưu lớn này quay theo chiều kim đồng hồ ở Bắc bán cầu và ngược chiều kim đồng hồ ở Nam bán cầu. Bởi vì các dòng hải lưu vận chuyển nhiệt nên chúng có tác động to lớn đến khí hậu Trái đất. Sự di chuyển về phía cực của nước ấm từ vùng nhiệt đới truyền một lượng lớn nhiệt đến các vĩ độ cao. Ví dụ, Dòng Vịnh mang nước ấm từ Đại Tây Dương nhiệt đới (bao gồm cả Vịnh Mexico) về phía bắc qua Đại Tây Dương đến phía bắc châu Âu, khiến khí hậu châu Âu ôn hòa hơn đáng kể so với các vĩ độ tương ứng ở Bắc Mỹ. Tương tự, các dòng hải lưu từ vĩ độ cao chảy về xích đạo mang lại mùa đông ẩm ướt, mát mẻ cho một số vùng ven biển phía Tây vốn ấm áp và khô ráo.



54.3 Air Circulation in Earth's Atmosphere
(A) Solar energy drives patterns of atmospheric circulation. (B) Those patterns, in

Hoàn lưu khí quyển (xem Hình 54.; Các sinh vật thích nghi với các thách thức về khí hậu. Các mô hình chúng ta vừa mô tả làm phát sinh một bức tranh khảm các điều kiện khí hậu trên khắp Trái đất. Các điều kiện khí hậu trong một khu vực - đặc biệt là nhiệt độ và lượng mưa - đóng vai trò là tác nhân chọn lọc trên các sinh vật sống ở đó. Kết quả là, nhiều sinh vật thể hiện sự thích nghi với các điều kiện khí hậu, có thể liên quan đến các chuyên môn về sinh lý, hình thái hoặc hành vi. chuyển động quay của Trái đất kết hợp với sự lưu thông khí quyển của các khối không khí (xem Hình 54.3) để tạo ra một mô hình toàn cầu về gió bề mặt thịnh hành trên khắp hành tinh. Ví dụ, các sinh vật phải đối phó với nhiệt độ cực thấp có khả năng sống sót bằng nhiều chiến lược khác nhau, trong đó chủ yếu là sản xuất chất chống đông. Vi khuẩn, bọt biển, cá Bắc Cực và nhiều côn trùng vùng ôn đới nằm trong số những sinh vật sản xuất chất chống đông để hạ thấp điểm đóng băng của nội dung tế bào hoặc dịch cơ thể của chúng (xem Phần 40.3). Một trong hai loài thực vật có hoa duy nhất có nguồn gốc từ Nam Cực, loài cỏ tóc chịu lạnh (Deschampsia antarctica), tồn tại bằng cách tạo ra các protein ngăn cản sự hình thành các tinh thể băng lớn gây tổn hại. Ở Alaska, ếch gỗ (Rana sylvatica), loài lưỡng cư duy nhất được tìm thấy ở phía bắc Vòng Bắc Cực, có thể sống sót ở nhiệt độ -6°C trong hơn một tháng với tới 65% lượng dịch cơ thể của nó ở dạng rắn đông lạnh (Hình 54.6). Ếch tránh tổn thương tế bào bằng cách cho phép chất lỏng đóng băng trong không gian ngoại bào. Sự thích ứng với điều kiện khí hậu thường được thể hiện ở sự khác biệt về hình thái. Ví dụ, một số sinh vật thu nhiệt sống ở vùng khí hậu lạnh có hình dạng tròn hơn và các bộ phận phụ ngắn hơn so với họ hàng của chúng thích nghi với khí hậu ấm hơn, điều này mang lại cho chúng diện tích bề mặt nhỏ hơn so với thể tích của chúng và cho phép chúng bảo tồn nhiệt dễ dàng hơn (xem Hình 40.18). Dòng ngược xích đạo phát sinh giữa | các dòng xoáy bán cầu. 54.5 Hoàn lưu đại dương Các dòng hải lưu bề mặt của đại dương được điều khiển chủ yếu bởi các cơn gió thịnh hành được trình bày trong Hình 54.4.


circulation
(see Figure 54.3)
90°

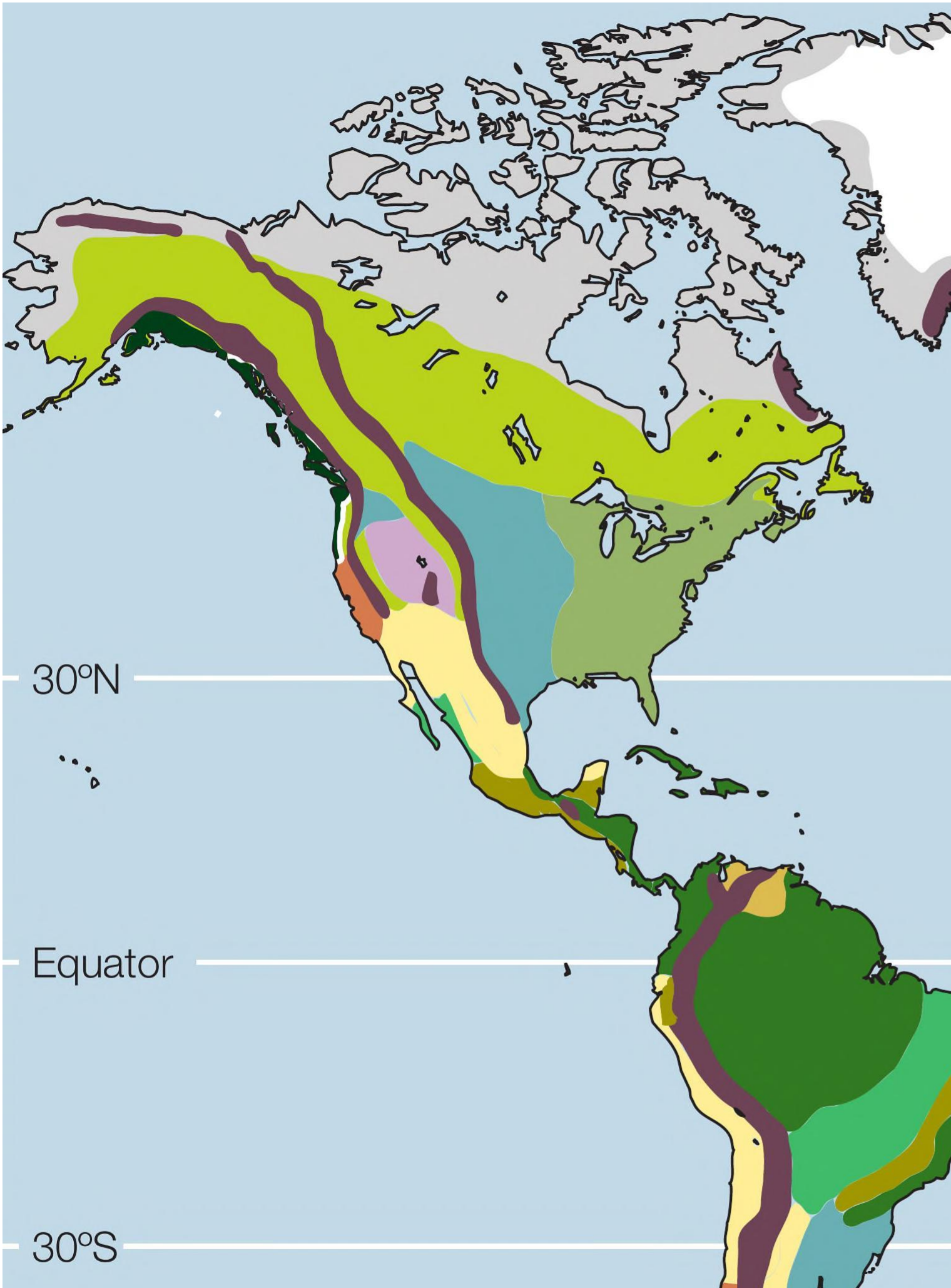

90°
60°
30°
0°
30°
60°
Latitude
2 …where it moves westward until it reaches a continent…
N. Pa
Kuroshio Current
West Wind Drift
3 …then moves north or south along the coast, forming great circular currents called gyres.

1126 CHƯƠNG 54 Sinh thái và phân bố sự sống Rana sylvatica 54.6 Sự thích nghi tiến hóa với khí hậu Ếch gỗ sống sót qua mùa đông lạnh giá ở Alaska bằng cách để tới 65% chất dịch cơ thể của chúng đóng băng. Các cơ chế hành vi điều chỉnh nhiệt độ thường bổ sung cho sự thích nghi sinh lý và hình thái, đặc biệt là ở các loài sinh vật biến nhiệt. Một sự thích ứng hành vi quan trọng với việc thay đổi điều kiện khí hậu là thay đổi vị trí của một người để tìm một vi khí hậu phù hợp hơn. Vi khí hậu là tập hợp các điều kiện khí hậu trong một khu vực nhỏ cụ thể thường khác với các điều kiện trong môi trường nói chung. Ví dụ, một số loài thằn lằn sa mạc duy trì nhiệt độ cơ thể bằng cách dành thời gian trong hang dưới lòng đất vào ban đêm (xem Hình 40.11). Mặc dù nhiệt độ bề mặt có thể dao động mạnh nhưng vi khí hậu của hang được bảo vệ chống lại những thay đổi đó. Ngoài các phong trào cục bộ như vậy, các phong trào đường dài có thể là sự thích ứng chính với các thách thức khí hậu. Nhiều sinh vật tìm kiếm nơi ở mới khi điều kiện địa phương xấu đi. Nếu những thay đổi theo mùa lặp đi lặp lại làm thay đổi môi trường theo những cách có thể dự đoán được, các sinh vật có thể tiến hóa các vòng đời dường như đoán trước được những thay đổi đó. Di cư, một phản ứng đối với những thay đổi môi trường mang tính chu kỳ như vậy, đã được thảo luận trong Phần 53.5. TỔNG HỢP Sự khác biệt về vĩ độ trong năng lượng mặt trời đầu vào tạo ra các mô hình hoàn lưu khí quyển, từ đó thúc đẩy hoàn lưu đại dương. Những mô hình lưu thông không khí và đại dương này quyết định khí hậu của Trái đất. • Sự thay đổi theo vĩ độ của năng lượng mặt trời đầu vào thúc đẩy mô hình lưu thông không khí toàn cầu như thế nào? Xem trang. 1124 và Hình 54.3 â€¢ Các mô hình lưu thông không khí toàn cầu điều khiển các dòng hải lưu như thế nào? Xem trang 1124-1125 và Hình 54.5 Sự biến đổi to lớn về khí hậu Trái đất đã tạo ra nhiều môi trường khác nhau, tất cả đều là nơi tập hợp các sinh vật thích nghi với điều kiện phi sinh học địa phương. Các nhà sinh thái học nhận thấy việc phân loại và đặt tên cho các môi trường này dựa trên những điểm tương đồng về sinh thái của chúng là rất hữu ích. Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? Quần xã sinh vật là một môi trường được hình thành bởi các thuộc tính khí hậu và địa lý và được đặc trưng bởi các sinh vật tương tự về mặt sinh thái. Các nhà sinh thái học phân loại các quần xã sinh vật trên cạn chủ yếu theo các loài thực vật chiếm ưu thế. Bằng cách cung cấp cấu trúc ba chiều và bằng cách thay đổi các điều kiện vật lý gần mặt đất, các loài thực vật ưu thế của môi trường trên cạn ảnh hưởng mạnh mẽ đến sự tồn tại của các sinh vật khác sống ở đó. Sự phân bố của quần xã sinh vật được xác định chủ yếu bởi các mô hình nhiệt độ và lượng mưa hàng năm. Quần xã sinh vật tương tự có thể được tìm thấy ở một số nơi cách xa nhau, phần lớn phụ thuộc vào sự hiện diện của các điều kiện khí hậu thích hợp (Hình 54.7). Các tập hợp loài khác nhau có thể được tìm thấy ở các khu vực địa lý riêng biệt, nhưng do sự tiến hóa hội tụ để đáp ứng với các lực chọn lọc tương tự (xem Phần 22.1),các sinh vật trong cùng một quần xã có thể có nhiều đặc điểm thích nghi về sinh lý, hình thái và hành vi. Ví dụ, tầm vóc cây bụi và những chiếc lá cứng của thảm thực vật fynbos được mô tả ở phần mở đầu của chương này là những đặc điểm chung của các loài thực vật chiếm ưu thế ở các vùng khác có khí hậu Địa Trung Hải. Ở một số quần xã, chẳng hạn như rừng rụng lá ôn đới, lượng mưa tương đối ổn định trong suốt cả năm, nhưng nhiệt độ thay đổi đáng kể giữa mùa hè và mùa đông. Ở các quần xã sinh vật khác, cả nhiệt độ và lượng mưa đều thay đổi theo mùa. Ở vùng nhiệt đới, biến động nhiệt độ theo mùa là nhỏ và chu kỳ hàng năm bị chi phối bởi mùa mưa và mùa khô. Các kiểu quần xã nhiệt đới được xác định chủ yếu bởi độ dài của mùa khô. Các yếu tố phi sinh học khác - đặc biệt là đặc điểm đất và cháy rừng - cũng ảnh hưởng đến cấu trúc và vòng đời của thảm thực vật chiếm ưu thế trong một khu vực và do đó ảnh hưởng đến các thuộc tính sinh thái của các sinh vật khác sống ở đó. Ví dụ, đất sa mạc ở Úc cực kỳ nghèo dinh dưỡng và thực vật ở đó gặp khó khăn trong việc phát triển tán lá mới. Những cây như vậy thường bảo vệ lá của chúng khỏi người tiêu dùng bằng cách sản sinh ra một lượng lớn hóa chất làm giảm lá. khả năng tiêu hóa. Vì những chiếc lá này không được ăn nên chúng già đi và rơi xuống đất, tạo ra vô số rác rất dễ cháy, tạo ra những đám cháy dữ dội định kỳ quét khắp cảnh quan. Kết quả là, những loài thực vật mọng nước - dễ bị lửa thiêu rụi - không được tìm thấy ở Úc, mặc dù chúng phổ biến ở các sa mạc ở các lục địa khác. Đôi khi các quần xã sinh vật xuất hiện ở vị trí gần nhau về mặt địa lý nhưng khác nhau do các đặc điểm địa chất nhất định làm thay đổi mô hình nhiệt độ và lượng mưa ở địa phương. Các đặc điểm địa hình chính như núi hoặc hồ lớn có ảnh hưởng theo vùng đến nhiệt độ và lượng mưa. Ví dụ, khi gió thịnh hành đưa các khối không khí tiếp xúc với một dãy núi, không khí phải bay lên để vượt qua các ngọn núi, giãn nở và nguội đi khi làm như vậy. Do đó, các đám mây thường hình thành ở phía đón gió của dãy núi (phía hướng về phía gió) và giải phóng hơi ẩm ở đó dưới dạng mưa hoặc tuyết. Ở phía khuất gió (tức là đối diện với hướng gió), không khí lúc này đã khô đi xuống, ấm lên và một lần

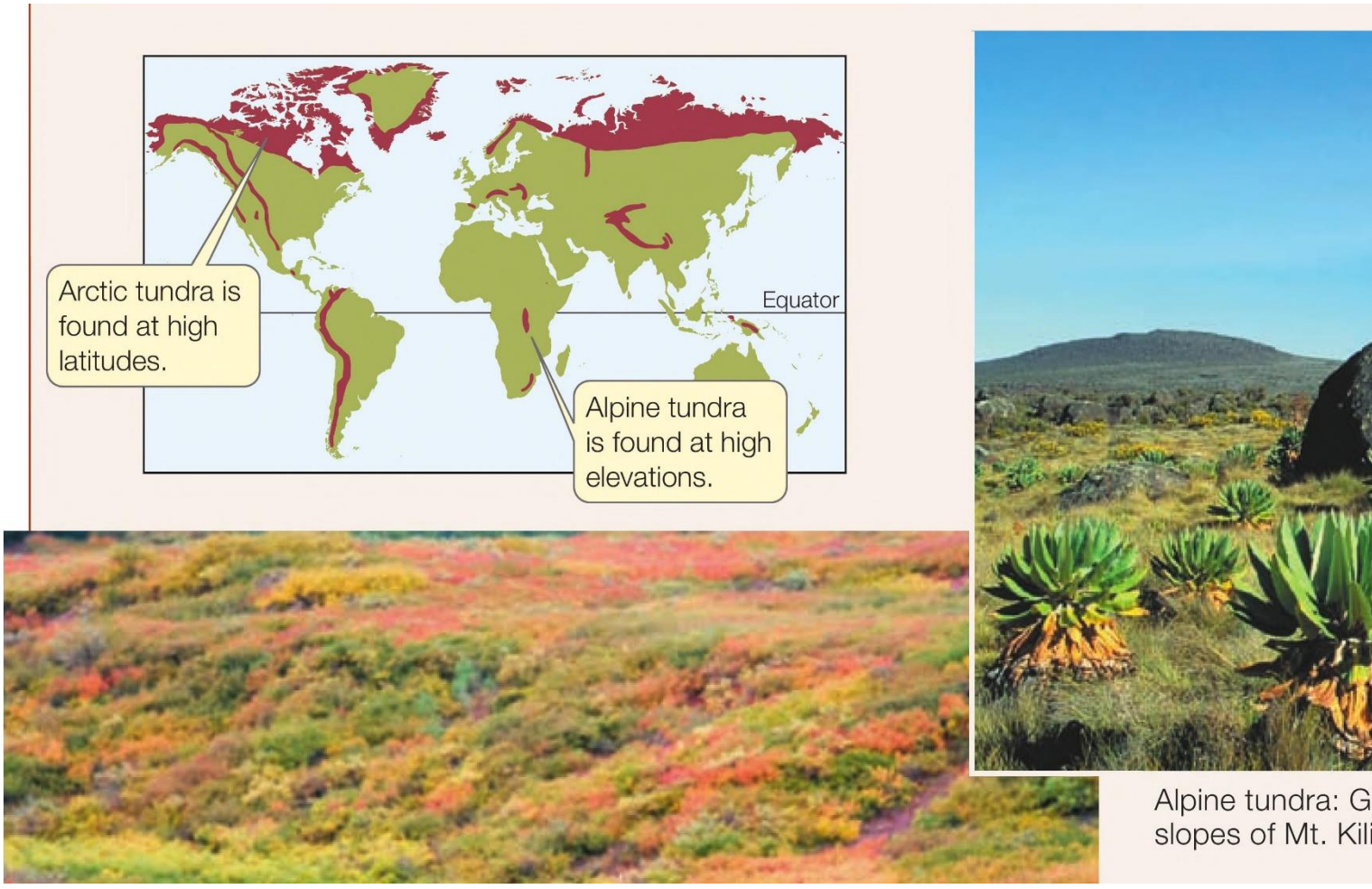
nữa hấp thụ hơi ẩm. Kiểu này thường tạo ra một vùng khô gọi làbiến động nhiệt độ theo mùa là nhỏ và chu kỳ hàng năm bị chi phối bởi mùa mưa và mùa khô. Các kiểu quần xã nhiệt đới được xác định chủ yếu bởi độ dài của mùa khô. Các yếu tố phi sinh học khác - đặc biệt là đặc điểm đất và cháy rừng - cũng ảnh hưởng đến cấu trúc và vòng đời của thảm thực vật chiếm ưu thế trong một khu vực và do đó ảnh hưởng đến các thuộc tính sinh thái của các sinh vật khác sống ở đó. Ví dụ, đất sa mạc ở Úc cực kỳ nghèo dinh dưỡng và thực vật ở đó gặp khó khăn trong việc phát triển tán lá mới. Những cây như vậy thường bảo vệ lá của chúng khỏi người tiêu dùng bằng cách sản sinh ra một lượng lớn hóa chất làm giảm lá. khả năng tiêu hóa. Vì những chiếc lá này không được ăn nên chúng già đi và rơi xuống đất, tạo ra vô số rác rất dễ cháy, tạo ra những đám cháy dữ dội định kỳ quét khắp cảnh quan. Kết quả là, những loài thực vật mọng nước - dễ bị lửa thiêu chết - không được tìm thấy ở Úc, mặc dù chúng phổ biến ở các sa mạc ở các lục địa khác. Đôi khi các quần xã sinh vật xuất hiện ở vị trí gần nhau về mặt địa lý nhưng khác nhau do các đặc điểm địa chất nhất định làm thay đổi mô hình nhiệt độ và lượng mưa ở địa phương. Các đặc điểm địa hình chính như núi hoặc hồ lớn có ảnh hưởng theo vùng đến nhiệt độ và lượng mưa. Ví dụ, khi gió thịnh hành đưa các khối không khí tiếp xúc với một dãy núi, không khí phải bay lên để vượt qua các ngọn núi, giãn nở và nguội đi khi làm như vậy. Do đó, các đám mây thường hình thành ở phía đón gió của dãy núi (phía hướng về phía gió) và giải phóng hơi ẩm ở đó dưới dạng mưa hoặc tuyết. Ở phía khuất gió (tức là đối diện với hướng gió), không khí lúc này đã khô đi xuống, ấm lên và một lần nữa hấp thụ hơi ẩm. Kiểu này thường tạo ra một vùng khô gọi làbiến động nhiệt độ theo mùa là nhỏ và chu kỳ hàng năm bị chi phối bởi mùa mưa và mùa khô. Các kiểu quần xã nhiệt đới được xác định chủ yếu bởi độ dài của mùa khô. Các yếu tố phi sinh học khác - đặc biệt là đặc điểm đất và cháy rừng - cũng ảnh hưởng đến cấu trúc và vòng đời của thảm thực vật chiếm ưu thế trong một khu vực và do đó ảnh hưởng đến các thuộc tính sinh thái của các sinh vật khác sống ở đó. Ví dụ, đất sa mạc ở Úc cực kỳ nghèo dinh dưỡng và thực vật ở đó gặp khó khăn trong việc phát triển tán lá mới. Những cây như vậy thường bảo vệ lá của chúng khỏi người tiêu dùng bằng cách sản sinh ra một lượng lớn hóa chất làm giảm lá. khả năng tiêu hóa. Vì những chiếc lá này không được ăn nên chúng già đi và rơi xuống đất, tạo ra vô số rác rất dễ cháy, tạo ra những đám cháy dữ dội định kỳ quét khắp cảnh quan. Kết quả là, những loài thực vật mọng nước - dễ bị lửa thiêu rụi - không được tìm thấy ở Úc, mặc dù chúng phổ biến ở các sa mạc ở các lục địa khác. Đôi khi các quần xã sinh vật xuất hiện ở vị trí gần nhau về mặt địa lý nhưng khác nhau do các đặc điểm địa chất nhất định làm thay đổi mô hình nhiệt độ và lượng mưa ở địa phương. Các đặc điểm địa hình chính như núi hoặc hồ lớn có ảnh hưởng theo vùng đến nhiệt độ và lượng mưa. Ví dụ, khi gió thịnh hành đưa các khối không khí tiếp xúc với một dãy núi, không khí phải bay lên để vượt qua các ngọn núi, giãn nở và nguội đi khi làm như vậy. Do đó, các đám mây thường hình thành ở phía đón gió của dãy núi (phía hướng về phía gió) và giải phóng hơi ẩm ở đó dưới dạng mưa hoặc tuyết. Ở phía khuất gió (tức là đối diện với hướng gió), không khí lúc này đã khô đi xuống, ấm lên và một lần nữa hấp thụ hơi ẩm. Kiểu này thường tạo ra một vùng khô gọi làCác đặc điểm địa hình chính như núi hoặc hồ lớn có ảnh hưởng theo vùng đến nhiệt độ và lượng mưa. Ví dụ, khi gió thịnh hành đưa các khối không khí tiếp xúc với một dãy núi, không khí phải bay lên để vượt qua các ngọn núi, giãn nở và nguội đi khi làm như vậy. Do đó, các đám mây thường hình thành ở phía đón gió của dãy núi (phía hướng về phía gió) và giải phóng hơi ẩm ở đó dưới dạng mưa hoặc tuyết. Ở phía khuất gió (tức là đối diện với hướng gió), không khí lúc này đã khô đi xuống, ấm lên và một lần nữa hấp thụ hơi ẩm. Kiểu này thường tạo ra một vùng khô gọi làCác đặc điểm địa hình chính như núi hoặc hồ lớn có ảnh hưởng theo vùng đến nhiệt độ và lượng mưa. Ví dụ, khi gió thịnh hành đưa các khối không khí tiếp xúc với một dãy núi, không khí phải bay lên để vượt qua các ngọn núi, giãn nở và nguội đi khi làm như vậy. Do đó, các đám mây thường hình thành ở phía đón gió của dãy núi (phía hướng về phía gió) và giải phóng hơi ẩm ở đó dưới dạng mưa hoặc tuyết. Ở phía khuất gió (tức là đối diện với hướng gió), không khí lúc này đã khô đi xuống, ấm lên và một lần nữa hấp thụ hơi ẩm. Kiểu này thường tạo ra một vùng khô gọi là

54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? Xích đạo 1127 | Rừng mưa nhiệt đới | Rừng rụng lá nhiệt đới | Rừng gai | Savanna nhiệt đới Sa mạc nóng | Sa mạc lạnh Chaparral | Núi cao (rừng phương bắc và lãnh nguyên) | Rừng thường xanh ôn đới | Rừng rụng lá ôn đới | Rừng phương bắc Lãnh nguyên Bắc Cực Đồng cỏ ôn đới Chỏm băng vùng cực 54.7 Phân bố toàn cầu của các quần xã sinh vật chính trên cạn Sự phân bố của các quần xã sinh vật trên cạn được xác định chủ yếu bởi các mô hình nhiệt độ và

lượng mưa hàng năm. Hj&E Vào phần Hướng dẫn hoạt hình 54.1 Biomes |_ife1 0e.com/at54.1 Bóng mưa ở sườn khuất gió của dãy núi (Hình 54.8). Sa mạc Atacama, ở phía dưới gió của dãy Bờ biển Chile, là một trong những khu vực như vậy. Các mô tả về quần xã sinh vật được trình bày ở đây rất chung chung và không bao gồm hết các biến thể có thể tìm thấy trong mỗi quần xã. Hơn nữa, ranh giới mà các nhà sinh thái học vạch ra giữa các quần xã có xu hướng tùy tiện. Mặc dù đôi khi có thể thấy rõ sự thay đổi đột ngột trong cảnh quan, nhưng thường thì một quần thể sinh vật này sẽ dần dần hòa nhập vào một quần thể khác. Bất chấp những điều không chắc chắn này, việc công nhận các quần xã sinh vật chính trên thế giới vẫn hữu ích vì những môi trường này có chung các thuộc tính sinh thái nhất định bất kể vị trí của chúng. 54.8 Bóng mưa Lượng mưa trung bình hàng năm ở phía khuất gió của dãy núi có xu hướng thấp hơn ở phía đón gió. HPÂ® EK Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 54.2 Rain Shadow Lifel 0e.com/at54.2 0 Ở phía đón gió của núi, không khí bốc lên và nguội đi, giải phóng hơi ẩm dưới dạng mưa hoặc tuyết và dẫn đến thảm thực vật tươi tốt.

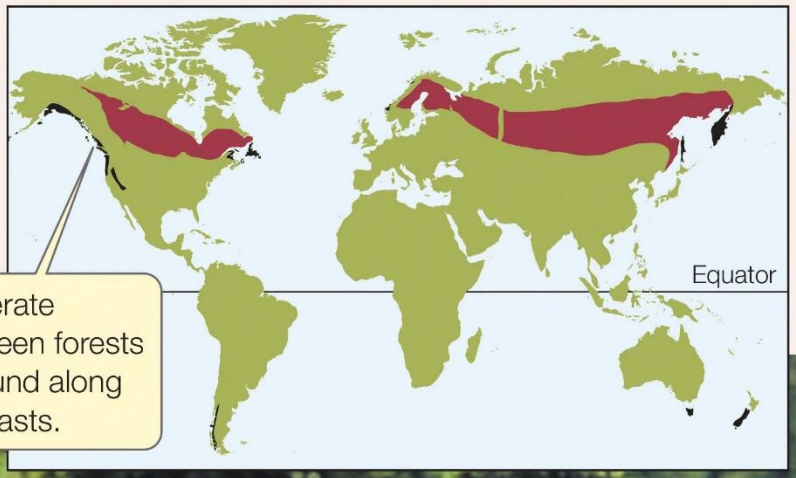

30°N
Equator
30°S

1128 CHƯƠNG 54 Sinh thái và phân bố sự sống TUNDRA Lãnh nguyên Bắc Cực được tìm thấy ở vĩ độ cao. Lãnh nguyên Xích đạo Alpine được tìm thấy ở độ cao lớn. Lãnh nguyên dãy An-pơ: Cá mặt đất khổng lồ (Dendrosenecio keniensis) trên sườn núi Kilimanjaro, Tanzania Lãnh nguyên Bắc Cực: Caribou [Rangifer tarandus) ở Công viên quốc gia Denali, Alaska I Thành phần cộng đồng Cây chiếm ưu thế Cây thân thảo lâu năm và cây bụi nhỏ Độ phong phú loài Thực vật: Thấp; cao hơn ở vùng núi cao nhiệt đới Động vật: Thấp; nhiều loài chim di cư vào mùa hè; một số loài côn trùng có nhiều vào mùa hè Hệ sinh vật đất Một số loài Lượng mưa Bàn chân đầy lông và bộ lông trắng của loài liễu ptarmigan (Lagopus lagopus) là sự thích nghi với tuyết ở vùng lãnh nguyên Bắc Cực ở Manitoba. Lãnh nguyên được tìm thấy ở vĩ độ cao và độ cao lớn. Quần xã lãnh nguyên được đặc trưng bởi nhiệt độ thấp và mùa sinh trưởng ngắn. Những điều kiện này chiếm ưu thế không chỉ ở các vĩ độ cao của Bắc Cực mà còn ở các độ cao trên núi ở mọi vĩ độ. Ở vùng lãnh nguyên Bắc Cực, thảm thực vật bao gồm các cây lâu năm phát triển thấp và được bao phủ bởi lớp băng vĩnh cửu - loại đất thấm nước đóng băng vĩnh viễn. Vài cm trên cùng của lớp đất tan băng trong mùa hè ngắn ngủi, khi mặt trời có thể ở trên đường chân trời 24 giờ một ngày. Do đó, mặc dù có rất ít lượng mưa ở gần các cực, nhưng đất ở vùng lãnh nguyên Bắc Cực ở vùng đất thấp vẫn ẩm ướt vì nước không thể thoát qua lớp băng vĩnh cửu. Lãnh nguyên được tìm thấy ở độ cao lớn bên ngoài vùng cực được gọi là lãnh nguyên núi cao. Vùng lãnh nguyên núi cao nhiệt đới không bị bao phủ bởi lớp băng vĩnh cửu, do đó quá trình quang hợp và hầu hết các hoạt động sinh học khác vẫn tiếp tục (mặc dù chậm) trong suốt cả năm. Một loạt các dạng sinh trưởng thực vật hiện diện ở vùng lãnh nguyên núi cao nhiệt đới, bao gồm cây bụi phát triển thấp, cây lâu năm và cỏ. Nhiều cây vùng lãnh nguyên có lá có lông giữ nhiệt. Hoa của một số loài di chuyển trong ngày, theo dõi hơi ấm của mặt trời. Hầu hết các loài động vật đều là mùa hè



54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? 1129 RỪNG THƯỜNG XANH VÀ NHIỆT ĐỘ Con cú phương bắc (Aegolius funereus) ăn côn trùng, chim nhỏ và động vật có vú của các khu

rừng thường xanh lá kim ở Châu Âu và Bắc Mỹ. Cú sống trong rừng quanh năm, thỉnh thoảng phân tán khi thức ăn trở nên vô cùng khan hiếm. người di cư hoặc không hoạt động trong phần lớn thời gian trong năm. Các loài chim và động vật có vú cư trú, chẳng hạn như loài liễu ptarmigan (Lagopus lagopus) và cáo Bắc Cực (Vulpes lagopus), có bộ lông dày hoặc lông có thể thay đổi màu sắc theo mùa, từ màu nâu vào mùa hè đến màu trắng vào mùa đông. Cây thường xanh thống trị các khu rừng thường xanh ôn đới và phương bắc Quần xã sinh vật rừng phương bắc (còn được gọi là taiga) xuất hiện ở các vĩ độ bên dưới vùng lãnh nguyên Bắc Cực và ở độ cao bên dưới vùng lãnh nguyên núi cao trên các ngọn núi vùng ôn đới. Mùa đông ở rừng phương bắc kéo dài và rất lạnh; mùa hè ngắn, mặc dù thường tương đối ấm áp. Các khu rừng phương bắc ở Bắc bán cầu bị chi phối bởi các loài thực vật hạt trần như cây vân sam và linh sam. Các lá thường xanh của cây lá kim có hình kim chứ không phẳng; diện tích bề mặt giảm của chúng làm giảm sự mất nước bay hơi. Mùa hè ngắn tạo điều kiện cho lá thường xanh, sẵn sàng quang hợp ngay khi nhiệt độ ấm lên. Vào mùa đông, các cành rũ xuống giúp cây dễ dàng đổ tuyết. Các loài động vật có vú thống trị ở rừng phương bắc, chẳng hạn như nai sừng tấm và thỏ rừng, ăn lá cây, nhưng hạt trong nón lá kim hỗ trợ nhiều loại động vật gặm nhấm, chim và côn trùng. Nhiều động vật có vú nhỏ





Bull moose (*Alces alces*) in boreal forest, Alberta, Canada



Southern beec
of Fiordland N

Community composition

Dominant plants

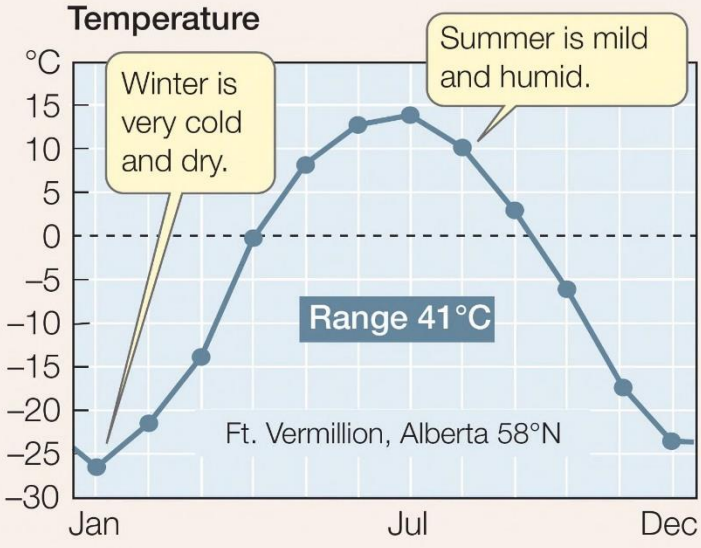
Trees, shrubs, and perennial herbs

Species richness

Plants: Low in trees, higher in understory
Animals: Low, but with summer peaks in migratory birds

Soil biota

Very rich in deep litter layer

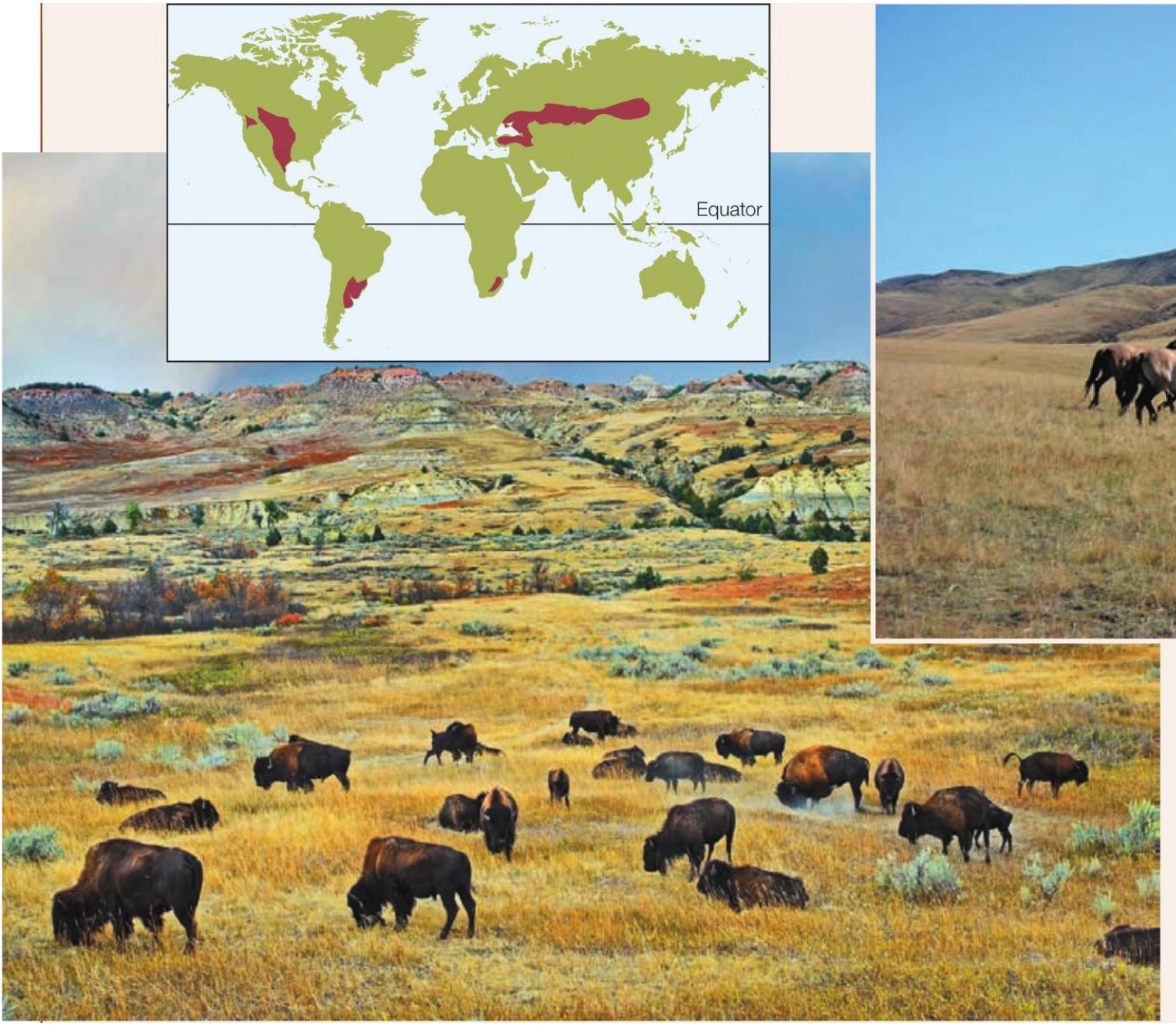




1130 CHƯƠNG 54 Sinh thái và sự phân bố của sự sống RỪNG RỪNG ÔN NHIỆT cm 10 5 0 Lượng mưa Tổng lượng hàng năm: 00 Dm j Jan Lá sồi rụng trên nền rừng mùa đông, Bướm áo tang New Yor (Nymphalis antiopa) qua mùa đông khi trưởng thành, định cư ở các kẽ hở và dưới vỏ cây trong những khu rừng rụng lá ở miền đông Bắc Mỹ. Sự xuất hiện sớm của chúng là điềm báo của mùa xuân. Mùa hè ấm áp và ẩm ướt. Nhiệt độ 25 20 15 10 5 0 -5 -10 . Gấu đen Jan (Ursus Americanus) phổ biến ở các khu rừng rụng lá ở Bắc Mỹ. Thành phần quần xã Thực vật chiếm ưu thế Cây cối và cây bụi Sự phong phú về loài Thực vật: Nhiều loài cây ở Đông Nam Hoa Kỳ và Đông Á, tầng cây bụi phong phú Động vật: Giàu; nhiều loài chim di cư, cộng đồng lưỡng cư phong phú nhất trên Trái đất, quần thể côn trùng mùa hè phong phú Hệ sinh vật đất Ngủ đông phong phú vào mùa đông, nhưng chuột đồng, vượn cáo và chuột vẫn hoạt động dưới lớp tuyết, làm thức ăn cho các loài săn mồi như cáo và cú. Rừng thường xanh ôn đới mọc dọc theo bờ biển của các lục địa ở cả hai bán cầu ở vĩ độ trung bình đến cao, nơi có mùa đông ôn hòa và ẩm ướt còn mùa hè mát và khô. Ở Bắc bán cầu, cây chiếm ưu thế trong các khu rừng thường xanh ôn đới là cây lá kim, một số trong số đó là loài cây có khối lượng lớn nhất thế giới (bao gồm cả cây tùng bách khổng lồ và cây gỗ đỏ ven biển). Ở Nam bán cầu, cây chiếm ưu thế là sồi phương Nam (Nothofagus), một số trong đó là cây thường xanh. Rừng rụng lá ôn đới thay đổi theo mùa Quần xã rừng rụng lá ôn đới được tìm thấy ở miền đông Bắc Mỹ, Đông Á và Châu Âu. Nhiệt độ ở những vùng này dao động đáng kể giữa mùa hè và mùa đông, mặc dù lượng mưa phân bố khá đều trong suốt cả năm. Những cây rụng lá chiếm ưu thế trong những khu rừng này, rụng lá trong mùa đông lạnh giá và tạo ra những chiếc lá mới quang hợp nhanh chóng trong mùa hè ấm áp và ẩm ướt. Nhiều loài cây sống ở đây hơn là trong các khu rừng phương bắc. Các khu rừng ôn đới có số lượng loài phong phú nhất là ở phía Nam

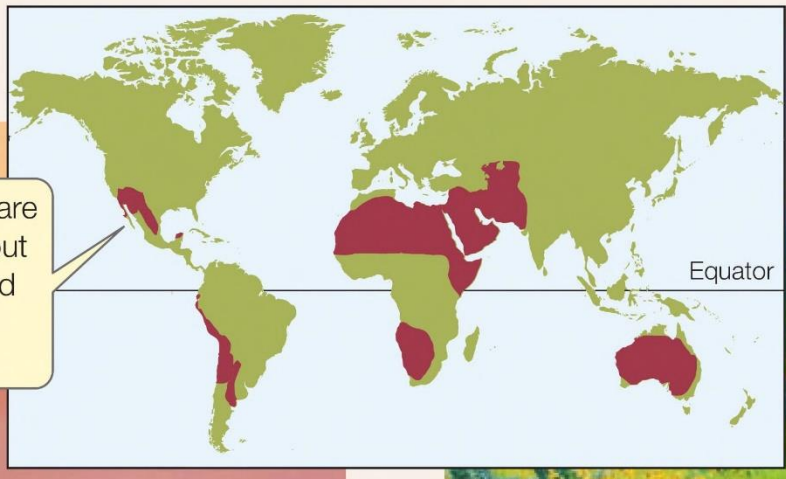


54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? 1131 ĐẢO NHIỆT ĐỘ Â°C 30 25 20 15 10 5 0 -5 Nhiệt độ Mùa đông lạnh và khô. Mùa hè ấm áp và ẩm ướt hơn. Phạm vi 24°C - â– Pueblo, Colorado 38Â°N Tháng 12 Tháng 12 Loài rhea (Rhea pennata) không biết bay của Darwin gặm cỏ trên đồng cỏ Patagonia. Ngựa của Przewalski ở Công viên Quốc gia Khustain Nuruu, Mông Cổ Thành phần cộng đồng Đàn bò rừng Mỹ chăn thả trên thảo nguyên cỏ ngắn, Bắc Dakota Cây ưu thế Cỏ và cành lâu năm Độ phong phú về loài Thực vật: Khá cao Động vật: Tương đối ít loài chim vì cấu trúc đơn giản; động vật có vú khá phong phú Hệ sinh vật đất Giàu cm 10 5 Lượng mưa Tổng lượng hàng năm: 31 cm Tháng 12 Tháng 12 Dãy núi Appalachian của Hoa Kỳ và những dãy núi được tìm thấy ở miền đông Trung Quốc và Nhật Bản - những khu vực không được bao phủ bởi sông băng trong Thế Pleistocen. Nhiều chi thực vật được chia sẻ giữa ba khu vực địa lý riêng biệt nơi quần xã sinh vật này được tìm thấy. Mặc dù nhiều loài động vật là cư dân thường trú của các khu rừng rụng lá, một số (bao gồm nhiều loài chim) di cư để thoát khỏi cái lạnh mùa đông. Những loài khác sống sót qua mùa đông sẽ tích trữ lượng mỡ khổng lồ vào mùa thu và ngủ đông (xem Phần 40.5), thường ở các hang dưới lòng đất. Nhiều loài côn trùng trải qua mùa đông ở trạng thái tạm dừng (ngưng phát triển), trạng thái này khởi phát do số giờ ban ngày giảm dần - một dấu hiệu dự báo đáng tin cậy về mùa đông. Đồng cỏ ôn đới phổ biến rộng rãi Đồng cỏ ôn đới được tìm thấy ở nhiều nơi trên thế giới, tất cả đều tương đối khô hạn quanh năm. Hầu hết các đồng cỏ, chẳng hạn như đồng cỏ hoang ở Argentina, thảo nguyên ở Nam Phi và Đại Bình nguyên ở Bắc Mỹ, có mùa hè nóng bức và mùa đông tương đối lạnh. Ở một số đồng cỏ, phần lớn lượng mưa rơi vào mùa đông (như ở đồng cỏ California); ở những nơi khác, phần lớn rơi vào mùa hè (như ở Great Plains và thảo nguyên Nga). Thảm thực vật đồng cỏ có cấu trúc đơn giản nhưng phong phú về các loài cỏ lâu năm và cành (cây thân thảo không phải là cỏ). Sinh khối thực vật dồi dào này hỗ trợ đàn gia súc



1132 CHƯƠNG 54 Sinh thái học và sự phân bố sự sống của các loài động vật có vú lớn ăn cỏ. Thực vật đồng cỏ thích nghi với việc chăn thả và đốt lửa. Chúng tích trữ phần lớn năng lượng dưới lòng đất và nảy mầm nhanh chóng sau khi bị đốt cháy hoặc chăn thả. Có tương đối ít cây ở đồng cỏ ôn đới vì cây không thể sống sót sau các vụ cháy định kỳ. Nếu đồng cỏ không bị đốt cháy định kỳ, nhiều loài tiêu biểu cho quần xã sinh vật này sẽ bị thay thế bằng những loài không chịu được lửa và là đối thủ cạnh tranh vượt trội. Lớp đất mặt của đồng cỏ thường giàu và sâu, do đó đặc biệt thích hợp cho việc trồng các loại cây trồng như ngô và lúa mì. Kết quả là hầu hết các đồng cỏ ôn đới trên thế giới đã bị chuyển sang mục đích nông nghiệp và không còn tồn tại ở trạng thái tự nhiên nữa. Các sa mạc nóng hình thành ở vĩ độ 30° Quần xã sa mạc nóng tập trung ở hai vành đai, tập trung ở vĩ độ 30°N và 30°S (nơi không khí ấm, khô đi xuống và hấp thụ hơi ẩm; xem Hình 54.3). Vùng khô nhất trong số những vùng này, nơi mưa hiếm khi xuyên qua, nằm cách xa đại dương, như ở trung tâm Australia và giữa sa mạc Sahara ở Châu Phi. Thực vật sa mạc có một số thích nghi về cấu trúc và sinh lý giúp chúng bảo tồn nước, như được mô tả ở

HOT DESERT





Gemsbok (*Oryx gazella*) on the dunes, Namib-Naukluft National Park, Namibia



Succulents such as aga
deserts of the North An



The fog-basking beetle (*Onymacris unguicularis*)

Community composition

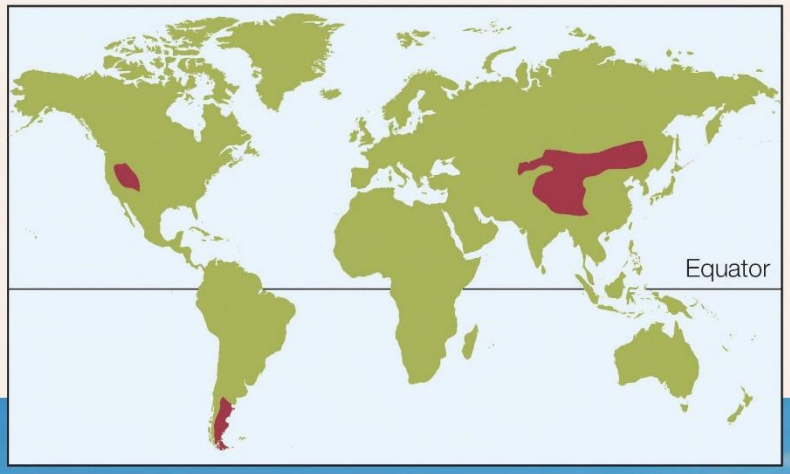
Dominant plants

Many different growth forms (but few or no trees)

Species richness

Plants: Moderately rich; many annuals
Animals: Very rich in rodents; richest bee communities on Earth; very rich in reptiles and butterflies

54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? 1133 Sa mạc lạnh Thực vật chiếm ưu thế Đa dạng loài Cây bụi và cây thân thảo mọc thấp Thực vật: Ít loài Động vật: Giàu chim ăn hạt, kiến; và loài gặm nhấm; thấp ở tất cả các taxon khác Sinh vật đất — — — j Tổng hàng năm : 38 cm j I l u J 1 1 1 1 1 III. Nghèo về loài Sống trong sa mạc lạnh giá đặt ra những thách thức đặc biệt đối với loài nhiệt đới. Con thằn lằn có cổ này (Crotaphytus sp.) ở Bluff, Utah, đang sưởi ấm bằng cách nằm trên một tảng đá. Mục 39.3. Nhiều loài thực vật sa mạc là xerophyte: loài có khả năng thích nghi để giảm mất nước hoặc dự trữ nước. Các bộ phận trên mặt đất của nhiều loài thực vật sa mạc được bao phủ bởi lớp biểu bì dạng sáp để tránh mất nước; lá có thể bị biến thành gai để giảm thiểu diện tích bề mặt, như ở họ xương rồng ở Tây bán cầu và họ Euphorbiaceae ở phần lớn phần còn lại của thế giới. Các loài thực vật sa mạc khác là loài mọng nước trữ nước trong lá hoặc thân thịt. Hầu hết các cây lâu năm không hoạt động trong mùa khô và sau đó phát triển nhanh chóng khi có mưa trở lại. Hạt của chúng có xu hướng chịu nhiệt, chịu hạn và tích tụ ở trạng thái ngủ trong đất. Các động vật sa mạc nhỏ không hoạt động vào thời điểm nóng nhất trong ngày và ở trong hang dưới lòng đất. Động vật có vú ở sa mạc có khả năng thích nghi sinh lý để bảo tồn nước, bao gồm giảm số lượng tuyến mồ hôi và thận tạo ra nước tiểu đậm đặc. Nhiều động vật sa mạc không cần nước ngoài lượng nước chúng có thể chiết xuất từ carbohydrate trong thức ăn. Sa mạc lạnh ở vùng cao và khô Quần xã sa mạc lạnh được tìm thấy ở các vùng khô ở vĩ độ trung bình đến cao, đặc biệt là ở bên trong các lục địa nơi các dãy núi chặn không khí giàu độ ẩm (xem Hình 54.8). Bị chặn bởi





Vicuña (*Vic*
Lauca Nati



A cold desert in northern New Mexico, at about 2,000 meters in elevation, is dominated by juniper shrubs (*Juniperus* sp.).



Community composition

Dominant plants

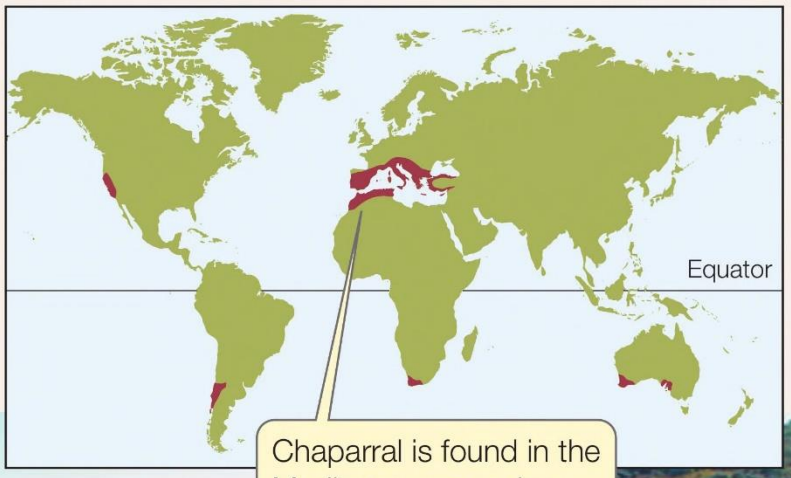
Low-growing shrubs and herbaceous plants

Species richness

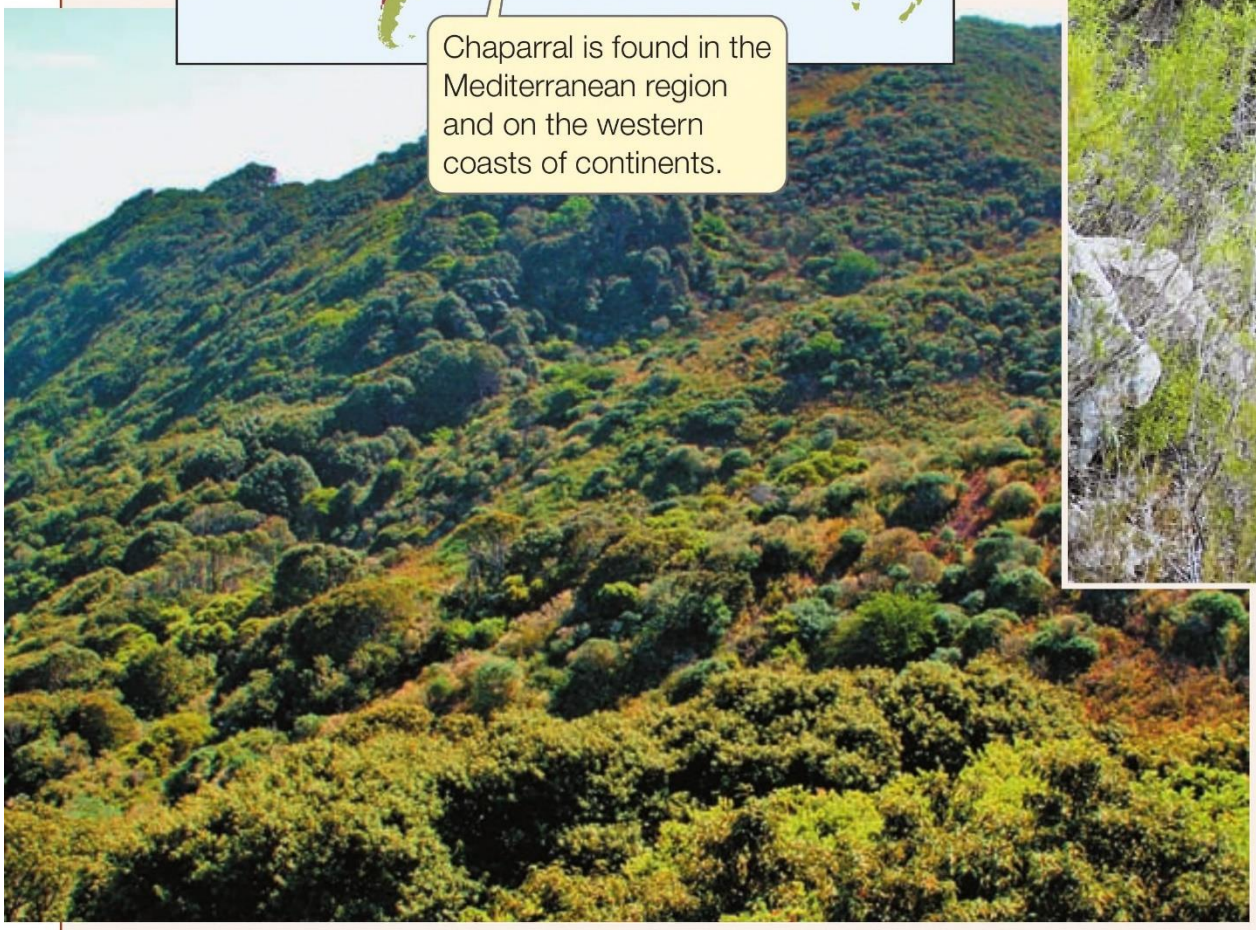
Plants: Few species
Animals: Rich in seed-eating birds, ants, and rodents; low in all other taxa

Soil biota

1134 CHƯƠNG 54 Sinh thái và phân bố sự sống Hai dãy núi CHAPARRAL (dãy Andes và dãy Bờ biển Chile), sa mạc Atacama là nơi khô cằn nhất trên Trái đất; lượng mưa trung bình hàng năm dưới 1mm. Các sa mạc lạnh giá bị thống trị bởi một số loài cây bụi phát triển thấp. Các lớp bề mặt của đất được nạp lại độ ẩm vào mùa đông và sự phát triển của thực vật tập trung vào mùa xuân. Các sa mạc lạnh tương đối ít loài, nhưng thực vật mọc ở đó có xu hướng tạo ra số lượng lớn hạt giống, hỗ trợ nhiều loài chim, kiến và động vật gặm nhấm ăn hạt. Hành vi đào hang phổ biến ở những cư dân sa mạc lạnh giá nhưng - trái ngược với động vật sa mạc nóng bức - chúng đào hang để thoát khỏi nhiệt độ lạnh chứ không phải nhiệt độ quá cao. Chaparral có mùa hè nóng, khô và mùa đông ẩm ướt, mát mẻ. Quần xã chaparral được tìm thấy ở bờ biển phía tây của các lục địa ở vĩ độ trung bình (khoảng 40Â°). Mùa đông ở quần xã này mát mẻ và ẩm ướt; mùa hè ấm áp và khô ráo. Những vùng khí hậu như vậy được tìm thấy ở khu vực Địa Trung Hải của Châu Âu (mà khí hậu Địa Trung Hải được đặt tên), ven biển California, miền trung Chile, cực nam châu Phi và tây nam Australia. Fynbos ở vùng Cape của Nam Phi, được mô tả ở phần mở đầu của chương này, là một phần của quần xã chaparral. Thực vật chiếm ưu thế trong thảm thực vật chaparral là cây bụi phát triển thấp và cây có lá thường xanh cứng giúp tiết kiệm nước.



Chaparral is found in the Mediterranean region and on the western coasts of continents.





A Spanish ibex
vegetation foun

Maritime chaparral on Montara Mountain in California's San Mateo County. The light green shrubs in the foreground are *Arctostaphylos montaraensis*, a species that is endemic to this mountain.



Community composition

Dominant plants

Low-growing shrubs and herbaceous plants

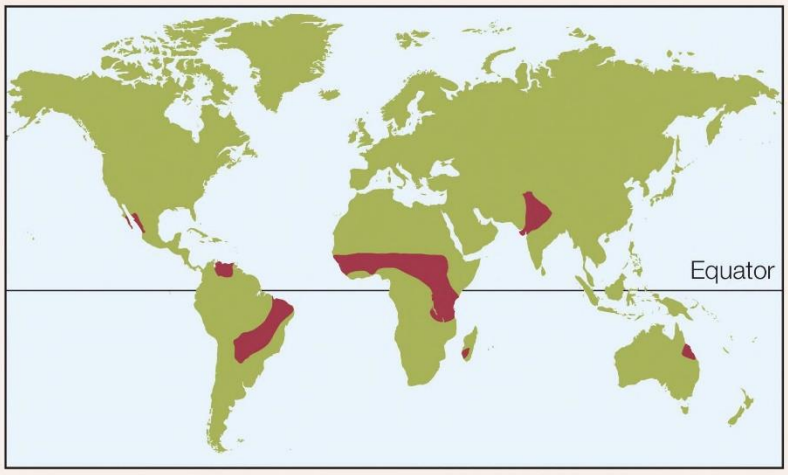
Species richness

Plants: Extremely high in South Africa and Australia
Animals: Rich in rodents and reptiles; very rich in insects, especially bees

Soil biota

Moderately rich

54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? 1135 RỪNG THORN và Xích đạo SAVANNA NHIỆT ĐỚI Các nhóm gia đình voi châu Phi (Loxodonta africana) tại Khu bảo tồn động vật hoang dã Malo 01 của Kenya hội tụ thành một đàn lớn để di cư. Mùa hè rất ẩm ướt, nhưng không ấm hơn nhiều so với mùa đông. Nhiệt độ Mùa đông ôn hòa và rất khô. Loài ocotillo Madagascar (Alluadia procera) thống trị khu rừng gai này. Lượng mưa Thành phần quần thể Cây bụi và cây nhỏ; cỏ Cây: Trung bình ở rừng gai; động vật xavan thấp: Hệ động vật có vú phong phú; khá giàu chim, bò sát và côn trùng Các đàn mối xây dựng những ụ khổng lồ trên thảo nguyên châu Phi, cung cấp nguồn thức ăn cho các loài động vật có vú như loài khỉ đầu chó này (Papio sp.). Phạm vi 10,7°C Tổng số hàng năm: 74 cm Cây chiếm ưu thế Sự phong phú về loài Cây bụi thực hiện phần lớn quá trình sinh trưởng và quang hợp vào đầu mùa xuân, khi côn trùng hoạt động và chim sinh sản. Nhiều loài chaparral tạo ra các chất hóa học phòng thủ có mùi nồng để giảm tổn thất cho động vật ăn cỏ những tán lá khó thay thế của chúng. Cây hàng năm rất phong phú và tạo ra số lượng lớn hạt rơi xuống đất, nuôi sống nhiều loài gặm nhấm nhỏ, hầu hết chúng lưu trữ hạt trong hang dưới lòng đất. Đào hang để tránh nắng nóng giữa trưa và kiếm ăn về đêm là những chiến lược được nhiều loài động vật chaparral sử dụng. Thảm thực vật Chaparral thích nghi với các vụ cháy định kỳ; Hạt của một số loài không nảy mầm cho đến khi chúng sống sót sau một trận hỏa hoạn. Nhiều cây bụi của cây chaparral ở Bắc bán cầu tạo ra những quả phân tán bằng chim và chín vào cuối mùa thu. khi số lượng lớn các loài chim di cư đến từ phía bắc. Ở fynbos ở Nam Phi, những hạt giống được trang bị elaiosome được kiến vận chuyển, chúng chôn chúng đủ sâu để sống sót sau các trận hỏa hoạn định kỳ. Rừng gai và thảo nguyên nhiệt đới có khí hậu tương tự Rừng gai và quần xã thảo nguyên nhiệt đới được tìm thấy chủ yếu ở các vĩ độ bên dưới các sa mạc nóng bức ở Châu Phi, Nam Mỹ và Úc. Mưa ít hoặc không có ở các quần xã sinh vật này vào mùa đông, nhưng lượng mưa có thể lớn vào mùa hè. Rừng gai có nhiều loài thực vật tương tự như những loài được tìm thấy ở các sa mạc nóng bức.





Family groups
Kenya's Ol Ma
herd for migra



Madagascar ocotillo (*Alluadia procera*) dominate this thorn forest.



Te
sa

Community composition

Dominant plants

Shrubs and small trees; grasses

Species richness

Plants: Moderate in thorn forest; low in savanna

Animals: Rich mammal faunas; moderately rich in birds, reptiles, and insects

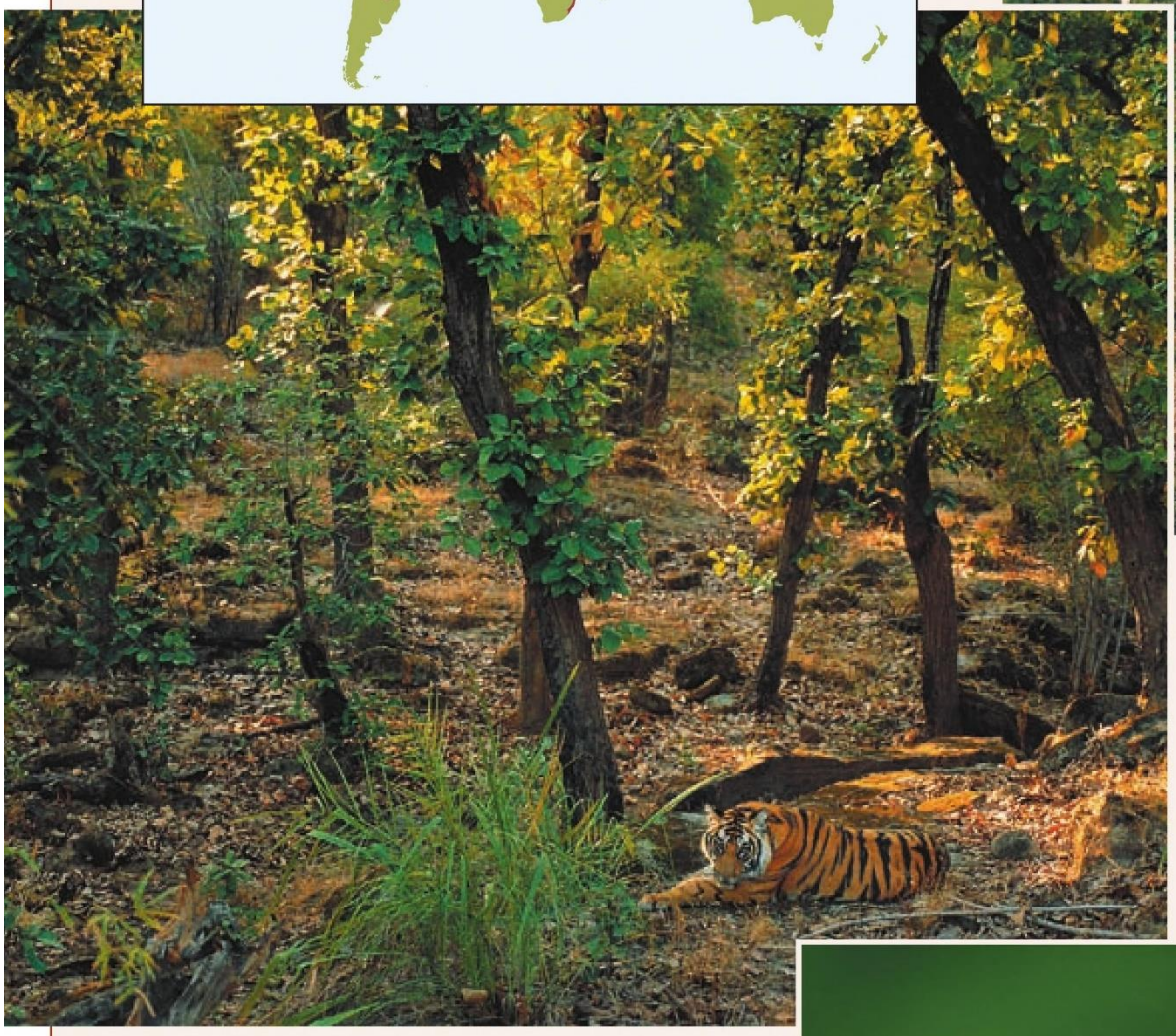
Soil biota

1136 CHƯƠNG 54 Sinh thái và phân bố sự sống RỪNG RỪNG NHIỆT ĐỚI Cây rụng lá Độ phong phú về loài Thực vật: Giàu vừa phải về loài cây Động vật: Phong phú các quần xã động vật có vú, chim, bò sát và lưỡng cư; giàu côn trùng Hệ sinh vật đất Giàu nhưng ít được biết đến. Các loài chim ruồi như Amazilia tzacatl là loài thụ phấn chính trong quần xã sinh vật này. bao gồm cả các loài mọng nước. Thực vật chiếm ưu thế là cây bụi có gai và cây nhỏ, nhiều cây rụng lá trong mùa đông dài và khô. Cây thuộc chi Acacia phổ biến ở các khu rừng gai và thảo nguyên trên toàn thế giới. Ở Châu Phi, cây Andansonia (baobab) cũng là đặc điểm nổi bật của quần xã sinh vật này. Savanna được đặc trưng bởi những bãi cỏ rộng lớn và những cây giống cỏ bao quanh những cây riêng lẻ rải rác. Các thảo nguyên nhiệt đới lớn nhất được tìm thấy ở miền trung và miền đông châu Phi, nơi chúng sinh sống bởi các đàn động vật có vú ăn cỏ và săn mồi cũng như các động vật ăn thịt lớn săn mồi chúng. Sự di cư của những đàn động vật ăn cỏ rộng lớn để tìm kiếm " đồng cỏ xanh hơn" trong mùa khô là một đặc điểm khác của vùng ấn tượng này. Những kẻ chăn thả và ăn cỏ duy trì các thảo nguyên bằng cách tàn phá các cây bụi và cây cối một cách không cân xứng, những cây không thể chịu được sự mất mô nhiều như cỏ. Nếu thảm thực vật thảo nguyên không bị chăn thả, gặm nhấm hoặc đốt cháy, chúng thường trở thành rừng gai rậm rạp. Rừng rụng lá nhiệt đới xuất hiện ở vùng đất thấp nóng Khi nhiệt độ và độ dài của mùa mưa tăng về phía xích đạo, quần xã rừng rụng lá nhiệt đới sẽ thay thế rừng gai. Rừng rụng lá nhiệt đới có cây cao hơn





A forest canopy of
season in Cerro Bla



Bengal tiger (*Panthera tigris tigris*) in the forests of Bandhavgarh, India.



Hummingbirds such as *Amazilia tzacatl* are major pollinators in this biome.

Community composition

Dominant plants

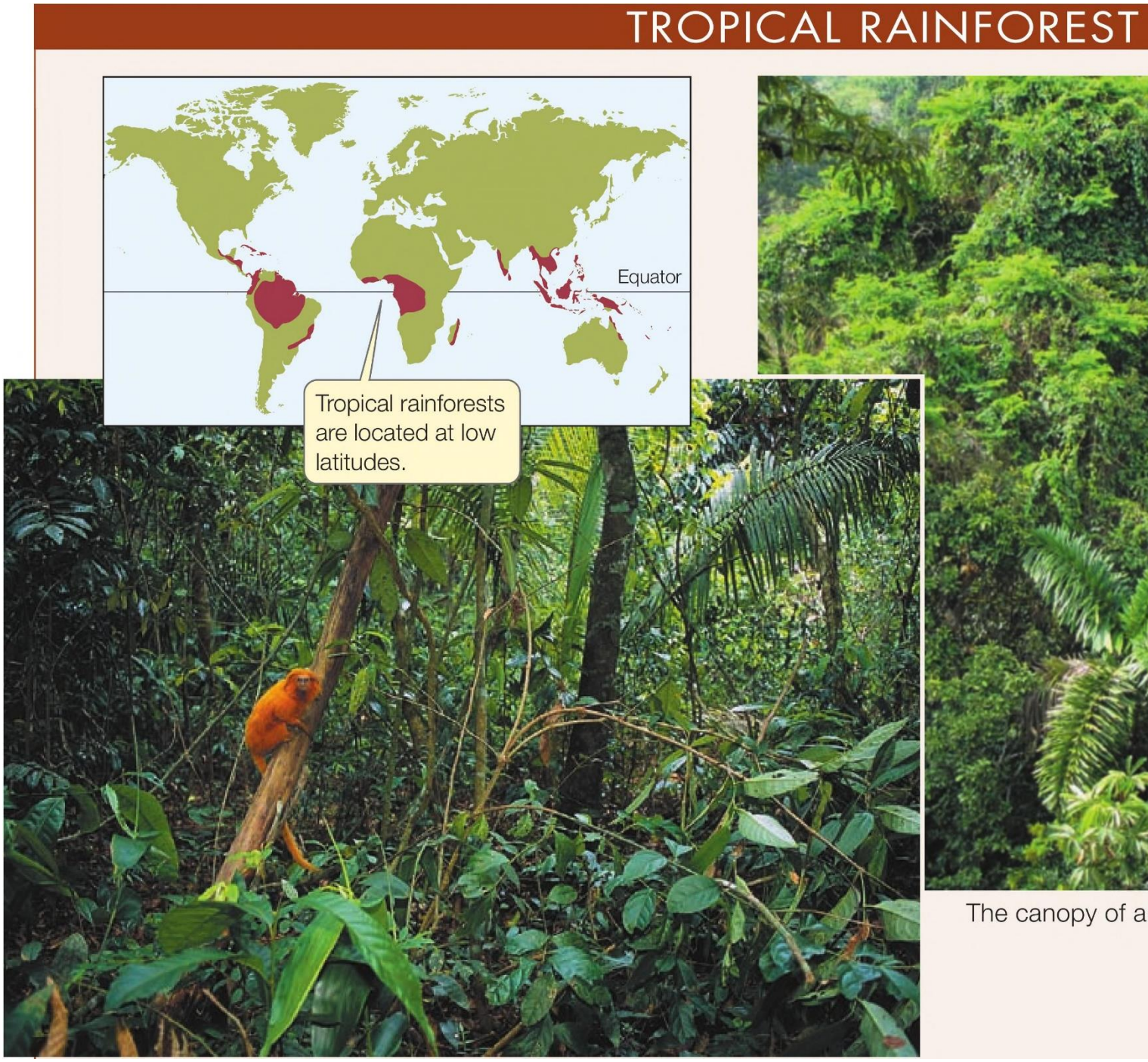
Deciduous trees

Species richness

Plants: Moderately rich in tree species
Animals: Rich mammal, bird, reptile, and amphibian communities; rich in insects

Soil biota

54.3 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? 1137 Một con sư tử vàng tamarin (Leontopithecus rosalia) gần Rio de Janeiro, Brazil Thành phần cộng đồng Thực vật chiếm ưu thế Cây cối và dây leo Độ phong phú về loài Thực vật: Cực cao Động vật: Rất cao về động vật có vú, chim, động vật lưỡng cư và động vật chân đốt Hệ sinh vật đất Rất phong phú nhưng ít được biết đến Ba Con lười -toed (Bradypus variegatus) gần như sống hoàn toàn trên cây, sống trong các tán rừng nhiệt đới ở Trung và Nam Mỹ. Lượng mưa cm 30 25 20 15 10 5 0 Tháng 1 Tháng 7 Tháng 12 và ít thực vật mọng nước hơn rừng gai hoặc thảo nguyên, đồng thời chúng hỗ trợ số lượng loài thực vật và động vật lớn hơn nhiều. Hầu hết các cây, ngoại trừ những cây mọc ven sông, đều rụng lá trong mùa khô nóng kéo dài. Tăng trưởng tăng vào mùa mưa; nhiều cây ra hoa khi chúng vẫn chưa có lá. Hầu hết các loài thực vật trong quần xã sinh vật này đều được thụ phấn nhờ động vật. Ở Sierra Madre Occidental, một dãy núi ở cực Tây Nam Hoa Kỳ kéo dài đến phía Tây Mexico, những khu rừng rụng lá nhiệt đới là một phần của "hành lang mật hoa". một loạt các thảm thực vật có hoa được sử dụng làm điểm dừng tiếp nhiên liệu cho những người di cư đường dài đi về phía bắc từ các địa điểm trú đông đến nơi sinh sản của họ ở dãy núi Rocky. Đất của quần xã sinh vật này nằm trong số những loại đất tốt nhất ở vùng nhiệt đới cho nông nghiệp vì chúng chứa nhiều chất dinh dưỡng hơn đất ở những vùng ẩm ướt hơn. Kết quả là hầu hết các khu rừng rụng lá nhiệt đới trên toàn thế giới đã bị chặt phá để làm nông nghiệp và chăn thả gia súc. Rừng mưa nhiệt đới rất phong phú về loài Quần xã rừng mưa nhiệt đới, hay đơn giản là rừng mưa nhiệt đới, được tìm thấy ở các vùng xích đạo nơi tổng lượng mưa vượt quá 250 cm

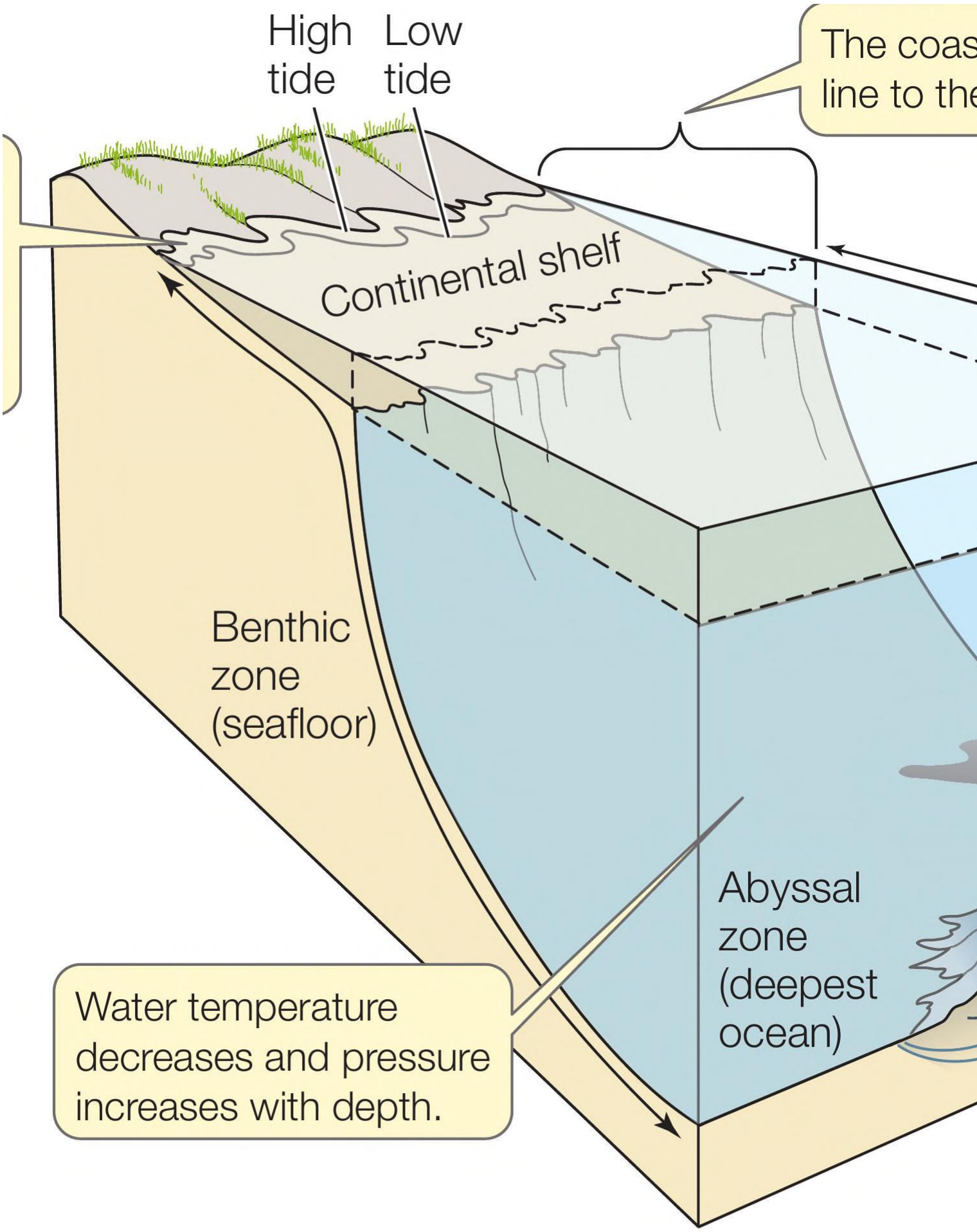


LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Nguồn gốc của Sơ đồ Khí hậu Walter Được phát minh bởi nhà địa lý sinh học người Đức Heinrich Walter vào năm 1979, kỹ thuật đồ họa này vẽ đồ thị dữ liệu về nhiệt độ và lượng mưa theo cách đơn giản để hình dung ra một "mùa phát triển" - những tháng có nhiệt độ trung bình trên 0°C và lượng mưa trung bình giảm trên mức nhiệt độ. Phân tích dữ liệu Biểu đồ khí hậu của Walter được xác định dựa trên "quy tắc ngón tay cái" rằng sự phát triển của thực vật đòi hỏi nhiệt độ trên 0°C và lượng mưa ít nhất 20 mm cho mỗi 10°C trên 0°C. Chúng có hai thang đo trục y, một thang đo nhiệt độ và một thang đo lượng mưa; các trục này căn chỉnh lượng mưa 0 mm với nhiệt độ 0°C. Trục x hiển thị 12 tháng, với ngày hạ chí được đặt ở giữa trục x. Biểu đồ Walter bên phải là dành cho London, Anh. Dữ liệu nhiệt độ và lượng mưa trung bình hàng năm của ba thành phố khác được đưa ra trong bảng. Sử dụng những dữ liệu này, hãy tạo sơ đồ Walter cho mỗi thành phố. Sử dụng sơ đồ của bạn cùng với thông tin trong các phần trước của chương này để trả lời các câu hỏi. CÂU HỎI 1 Chỉ dựa vào sơ đồ của bạn, bạn nghĩ quần xã sinh vật nào được đại diện

bởi mỗi địa điểm? Thuộc tính vật lý nào ngoài nhiệt độ và lượng mưa có thể ảnh hưởng đáng kể đến quần xã sinh vật ở những địa điểm này? CÂU HỎI 2 Bạn giải thích thế nào về sự chênh lệch nhiệt độ giữa London và Moscow, cả hai đều nằm ở cùng vĩ độ của Châu Âu? CÂU HỎI 3 Perth nằm ở bờ biển phía Tây nước Úc, ở Nam bán cầu. Điều này ảnh hưởng thế nào đến cấu hình sơ đồ Walter của bạn? (Gợi ý: Bạn đặt ngày hạ chí ở đâu?) Nếu không xem xét dữ liệu khí hậu này, bạn mong đợi tìm thấy quần xã sinh vật nào chỉ dựa trên vĩ độ và vị trí ven biển của Perth? LONDON, Anh 51 Â°N Tháng Vị trí và vĩ độ Tháng 1 Tháng 2 Tháng 3 Tháng 5 Tháng 6 Tháng 6 Tháng 7 Tháng 9 Tháng 9 Tháng 11 Tháng 12 MOSCOW, Nga 56Â°N Nhiệt độ. (Â°C) -10,5 -9,0 -4,0 4,5 12,0 16,5 18,5 16,5 11,0 4,0 -2,0 -7,5 Lượng mưa. (mm) 34,5 29,0 32,5 38,0 51,0 65,5 81,5 72,0 58,0 50,5 44,0 42,5 DENVER, Hoa Kỳ 38Â°N Nhiệt độ. (Â°C) -1 ,0 0,5 4,0 9,0 14,0 19,5 23,0 22,0 17,0 11,0 4,0 -0,5 Lượng mưa. (mm) 14,0 15,5 33,5 44,5 62,5 43,0 47,0 37,5 28,5 26,0 23,0 15,0 PERTH, Úc Nhiệt độ 32Â°S. (Â°C) 30,0 30,0 28,0 24,5 21,0 18,5 17,5 18,0 19,5 21,5 24,5 27,5 Lượng mưa. (mm) 8,5 12,5 19,0 45,0 121,5 182,0 174,0 135,5 80,0 53,5 21,0 13,5 Vào BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA hàng năm và mùa khô kéo dài không quá 2 hoặc 3 tháng. Không có mùa nào không thích hợp cho sự phát triển, đây là quần xã có số lượng loài phong phú nhất trong số tất cả các quần xã, với số lượng lên tới 500 loài cây trên mỗi km vuông. Mặc dù những khu rừng này chỉ chiếm chưa đến 2% bề mặt Trái đất nhưng chúng là nơi sinh sống của hơn một nửa số loài đã biết. Cùng với số lượng lớn các loài mà chúng hỗ trợ, rừng nhiệt đới có năng suất tổng thể cao nhất trong tất cả các quần xã sinh thái trên cạn. Tuy nhiên,hầu hết các chất dinh dưỡng khoáng được gắn vào thực vật. Đất thường không thể hỗ trợ nông nghiệp nếu không sử dụng nhiều phân bón. Những khu rừng này là nơi sinh sống của nhiều loài thực vật biểu sinh - những loài thực vật mọc trên các cây khác, lấy chất dinh dưỡng và độ ẩm từ không khí và nước chứ không phải từ đất. Rừng mưa nhiệt đới cung cấp cho con người vô số sản phẩm đa dạng, bao gồm trái cây, các loại hạt, thuốc, nhiên liệu, bột giấy và gỗ làm đồ nội thất. Nhiều loài hữu ích hơn chắc chắn đang chờ được khám phá, vì chỉ một tỷ lệ nhỏ các loài trong quần thể sinh vật này đã được kiểm kê. Tuy nhiên, các khu rừng nhiệt đới hiện đang bị chặt phá hoặc chuyển đổi sang mục đích nông nghiệp với tốc độ gần 20 triệu ha mỗi năm. RECAP Các nhà sinh thái học nhận ra một số loại môi trường trên cạn được gọi là quần xã sinh vật. Sự phân bố địa lý của quần xã sinh vật được xác định chủ yếu bởi nhiệt độ và lượng mưa, nhưng cũng bị ảnh hưởng bởi đặc điểm đất và lửa. â€¢ Đồng cỏ ôn đới khác với thảo nguyên nhiệt đới như thế nào? Chúng giống nhau ở điểm nào? Xem trang 1131 và 1135. Yếu tố chính nào phân biệt quần xã sinh vật nhiệt đới? Xem trang 1135-1137 Khoảng 70% bề mặt Trái đất được bao phủ bởi các đại dương và biển nước mặn hỗ trợ sự sống dồi dào. Một tỷ lệ nhỏ thế giới thủy sinh bao gồm nước ngọt cũng chứa một tỷ lệ đáng kể các sinh vật dưới nước trên Trái đất.

54.4 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường nước? 1139 544 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường nước? Các quần xã sinh vật dưới nước không phụ thuộc vào thực vật về cấu trúc như các quần xã sinh vật trên cạn. Độ mặn là yếu tố chính để phân biệt các quần xã sinh vật dưới nước. Quần xã sinh vật biển được đặc trưng bởi nước mặn, quần xã sinh vật nước ngọt có độ mặn thấp và quần xã sinh vật cửa sông có sự pha trộn giữa nước ngọt và nước mặn. Quần xã sinh vật biển có thể được chia thành nhiều vùng sống. Các đại dương trên Trái đất tạo thành một khối nước lớn, liên kết với nhau mà các yếu tố khí quyển phân biệt quần xã sinh vật trên cạn ít ảnh hưởng đến. Tuy nhiên, sự thâm nhập ánh sáng, nhiệt độ nước, áp lực nước, chuyển động của nước (tức là sóng và thủy triều) và độ mặn đều thay đổi theo không gian, vì vậy hầu hết các sinh vật biển đều có phạm vi hạn chế và thể hiện sự thích nghi với các điều kiện vật lý cụ thể. Sự gián đoạn về mặt vật lý và sinh học trong quần xã sinh vật biển chia nó thành nhiều vùng sống riêng biệt (Hình 54.9). Các khu vực này được xác định chủ yếu bởi khoảng cách từ bờ biển và mặt nước. Độ sâu của lưu vực đại dương thay đổi từ đường bờ biển đến thềm lục địa tương đối nông và đến phần sâu nhất của đại dương, đôi khi được gọi là đồng bằng vực thẳm. Độ sâu của nước ảnh hưởng đến lượng ánh sáng có sẵn để duy trì các sinh vật quang hợp tạo thành nền tảng của chuỗi thức ăn biển. Trong cả môi trường biển và nước ngọt, lớp nước có đủ ánh sáng mặt trời để hỗ trợ quá trình quang hợp được gọi là vùng quang hợp. Khoảng 90 phần trăm tất cả các sinh vật dưới nước được tìm thấy trong vùng quang học. Vùng ven biển kéo dài từ bờ biển đến rìa thềm lục địa; nó được đặc trưng bởi nước tương đối nông, giàu oxy và nhiệt độ và độ mặn tương đối ổn định. Những điều kiện này hỗ trợ mật độ cao của thực vật phù du (sinh vật nguyên sinh quang hợp nổi), từ đó

hỗ trợ một số nghề cá quan trọng nhất trên thế giới. Cấu trúc trong các cộng đồng vùng ven biển có thể được cung cấp bởi nhiều loại sinh vật. Ở vùng nước ven biển ấm áp, san hô tạo ra các cấu trúc rạn san hô phức tạp hỗ trợ các hệ sinh thái cạnh tranh với rừng nhiệt đới về tính đa dạng. "Rừng" các loài tảo đa bào (rong biển và tảo bẹ khổng lồ) mọc dọc theo nhiều bờ biển ở vĩ độ cao hơn. Vùng ven biển chịu tác động của sóng gọi là vùng ven biển. Các sinh vật tự dưỡng chính trong vùng này - cỏ biển và tảo - được nhiều loại động vật không xương sống cũng như các loài cá nhỏ tiêu thụ. Phần vùng ven biển nằm giữa mức thủy triều cao và thấp là vùng bãi triều, nơi mà sự chuyển động của thủy triều tạo ra các điều kiện có nhiệt độ và độ mặn biến đổi rất lớn. Các sinh vật thủy triều, bao gồm trai, hà, động vật giáp xác và giun đào hang, lần lượt tiếp xúc với không khí và chìm dưới nước. Ở hầu hết các đại dương, sinh vật tự dưỡng chiếm ưu thế là thực vật phù du. Ở vùng biển khơi, hay vùng biển nổi,đối tượng tiêu thụ chính của thực vật phù du là động vật phù du - chủ yếu là động vật giáp xác nhỏ và giai đoạn ấu trùng của động vật biển - mà Cao Thủy triều thấp Vùng ven biển kéo dài từ bờ biển đến rìa thềm lục địa. Vùng bãi triều bị ảnh hưởng bởi tác động của sóng và tiếp xúc với không khí. Nhiệt độ nước giảm và áp suất | tăng theo độ sâu. 54.9 Các vùng sống của quần xã sinh vật biển Các vùng sống của đại dương chủ yếu được xác định bởi sự xâm nhập của ánh sáng. Hơn 90% các loài sống ở đại dương sống trong vùng ánh sáng mặt trời, chiếm ít hơn 2% thể tích nước mở. Hoạt động của sóng và sự tiếp xúc với không khí ảnh hưởng đến các vùng sống nơi đại dương gặp bờ. Rừng tảo bẹ khổng lồ (Macrocystis sp.) thống trị nhiều cộng đồng ven biển. Một loài cá cờ lớn (Istiophorus albicans) ăn cá mòi (Sardinella aurita) ở vùng nước nổi của Vịnh Mexico. Nhiệt và khoáng chất từ các miệng phun thủy nhiệt nuôi dưỡng các cộng đồng đại dương sâu độc đáo.


High tide
Low tide
The coas
line to the
Continental shelf
Benthic zone (seafloor)
Abyssal zone (deepest ocean)
Water temperature decreases and pressure increases with depth.

1140 CHƯƠNG 54 Sinh thái và phân bố sự sống 54.10 Các vùng sống trong hồ nước ngọt Giống như đại dương, các vùng nước ngọt đứng có thể được chia thành các vùng sống dựa trên độ sâu nước và khoảng cách từ bờ. Một đàn chim Alburnus scoranza ảm đạm giữa những đám lau sậy khổng lồ dọc bờ hồ ở Macedonia. lần lượt hỗ trợ nhiều loài động vật có xương sống và động vật không xương sống bơi tự do lớn hơn. Đáy đại dương - bề mặt trầm tích - được gọi là vùng đáy. Nhiều sinh vật đáy thích nghi với cuộc sống trên nền đáy biển. Chúng bao gồm các động vật không có cuống như bọt biển, động vật ký sinh, giun ruy băng và động vật chân tay cũng như các loài ăn thức ăn ở đáy di động như cua và sên biển. Nơi nước quá sâu để ánh sáng xuyên qua, quá trình quang hợp có thể diễn ra rất ít và sự đa dạng của thực vật và động vật đều thấp. Độ sâu đạt được ít hơn 1 phần trăm ánh sáng mặt trời tới tạo thành vùng thiếu ánh sáng. Nhiều sinh vật sống ở những vùng này tồn tại dựa vào chất hữu cơ đang phân hủy chìm xuống từ vùng quang học. Một số tự tạo ra ánh sáng bằng các cơ quan phát quang sinh học (xem Hình 33.14D). Ngay cả các rãnh và thung lũng rạn nứt dưới đại dương sâu cũng hỗ trợ hệ sinh thái miệng phun thủy nhiệt được duy trì bởi các sinh vật nhân sơ tự dưỡng hóa học có thể chuyển hóa các chất dinh dưỡng trong nước biển mà không cần sự trợ giúp của ánh sáng mặt trời (xem Phần 26.3). Các quần xã sinh vật nước ngọt có thể rất phong phú về loài Ngược lại với các đại dương rộng lớn, các vùng nước ngọt chỉ chiếm chưa đến 3% bề mặt Trái đất, nhưng chúng là nhà của khoảng 10% tổng số loài thủy sinh. Quần xã sinh vật nước ngọt, như tên gọi của nó, được đặc trưng bởi độ mặn thấp - thường dưới 1%. Quần xã sinh vật nước ngọt được phân biệt bởi mức độ và hướng chuyển động của nước. Nước ở suối, sông chảy (nói chung) theo một hướng, từ nguồn đến cửa sông. Hồ, ao là những vùng nước đọng. Các vùng đất ngập nước tạo thành một quần thể sinh vật trung gian, với mực nước dao động. Hồ và ao được tìm thấy trên mọi châu lục. Chúng khác nhau về kích thước và độ bền: một số ao nhỏ có thể chỉ tồn tại trong một mùa duy nhất, trong khi các hồ có diện tích hàng nghìn km2 có thể tồn tại trong nhiều thế kỷ hoặc lâu hơn. Giống như đại dương, các vùng nước đọng có thể được chia thành các vùng sống dựa trên độ sâu và khoảng cách từ bờ (Hình 54.10). Vùng dọc theo bờ biển được đặc trưng bởi nhiệt độ ấm áp và tính đa dạng loài cao. Các lớp quang học phía trên của vùng nước mở chứa đầy thực vật phù du và các loài cá ăn chúng; bên dưới là vùng aphotic nơi có ít ánh sáng xuyên qua, nồng độ oxy thấp và có rất ít sự đa dạng sinh học. Giống như quần xã sinh vật biển, vùng đáy bao gồm trầm tích và các chất nền khác ở đáy hồ. Các đặc điểm vật lý của dòng suối hoặc dòng sông thay đổi dọc theo chiều dài của nó khi nước chảy từ điểm xuất phát (nguồn) đến miệng của nó, nơi nó đổ ra hồ hoặc đại dương. Nguồn của dòng suối hoặc sông có thể là tuyết tan, suối hoặc hồ.Đầu nguồn (gần nguồn) có xu hướng mát, chảy nhanh và được cung cấp đủ oxy. Khi dòng sông chảy về hạ lưu, nó mở rộng ra, tốc độ dòng chảy chậm lại và tạo điều kiện cho đời sống thực vật và động vật đa dạng hơn. Ở miệng, trầm tích có thể tích tụ, làm giảm sự thâm nhập ánh sáng và lượng oxy. Các loài động vật sống ở sông suối cũng khác nhau tùy theo chiều dài của chúng. Ví dụ, cá hồi vân (Oncorhynchus mykiss), đẻ trứng trên nền sỏi và sử dụng tín hiệu thị giác để tìm con mồi, phát triển mạnh ở vùng thượng nguồn trong vắt, không có trầm tích. Ngược lại, một số loài cá da trơn có thể chịu đựng được vùng nước nông đục, thiếu oxy gần cửa sông bằng cách trao đổi khí qua da và định vị con mồi bằng hóa chất thay vì tín hiệu thị giác. Quần xã sinh vật đất ngập nước nước ngọt rất khác nhau về quy mô và tính bền vững. Đầm lầy, đầm lầy và đầm lầy đều là các dạng vùng đất ngập nước ngọt. Đặc điểm thống nhất của vùng đất ngập nước ngọt là lũ lụt theo mùa. Sự dao động mực nước là do các yếu tố đầu vào dưới dạng nước ngầm, nước mặt, nước mưa và đầu ra dưới dạng bốc thoát hơi nước, dòng nước dưới bề mặt và dòng chảy bề mặt. Thực vật được tìm thấy ở vùng đất ngập nước ngọt bao gồm bèo tấm và các loài thực vật nổi khác có rễ nhỏ, thực vật nổi có rễ chìm hoàn toàn trong nước, chẳng hạn như cây đuôi mèo, cũng như các cây và cây bụi mọc ở rìa. Mặc dù có nhiều loại động vật được tìm thấy ở vùng đất ngập nước, ếch và các loài lưỡng cư khác có vòng đời với cả giai đoạn sống dưới nước và trên cạn, đặc biệt hoạt động tốt trong môi trường trên cạn bão hòa nước này.và những cây cối, bụi rậm mọc ở rìa. Mặc dù có nhiều loại động vật được tìm thấy ở vùng đất ngập nước, ếch và các loài lưỡng cư khác có vòng đời với cả giai đoạn sống dưới nước và trên cạn, đặc biệt hoạt động tốt trong môi trường trên cạn bão hòa nước này.và những cây cối, bụi rậm mọc ở rìa. Mặc dù có nhiều loại động vật được tìm thấy ở vùng đất ngập nước, ếch và các loài lưỡng cư khác có vòng đời với cả giai đoạn sống dưới nước và trên cạn, đặc biệt hoạt động tốt trong môi trường trên cạn bão hòa nước này.

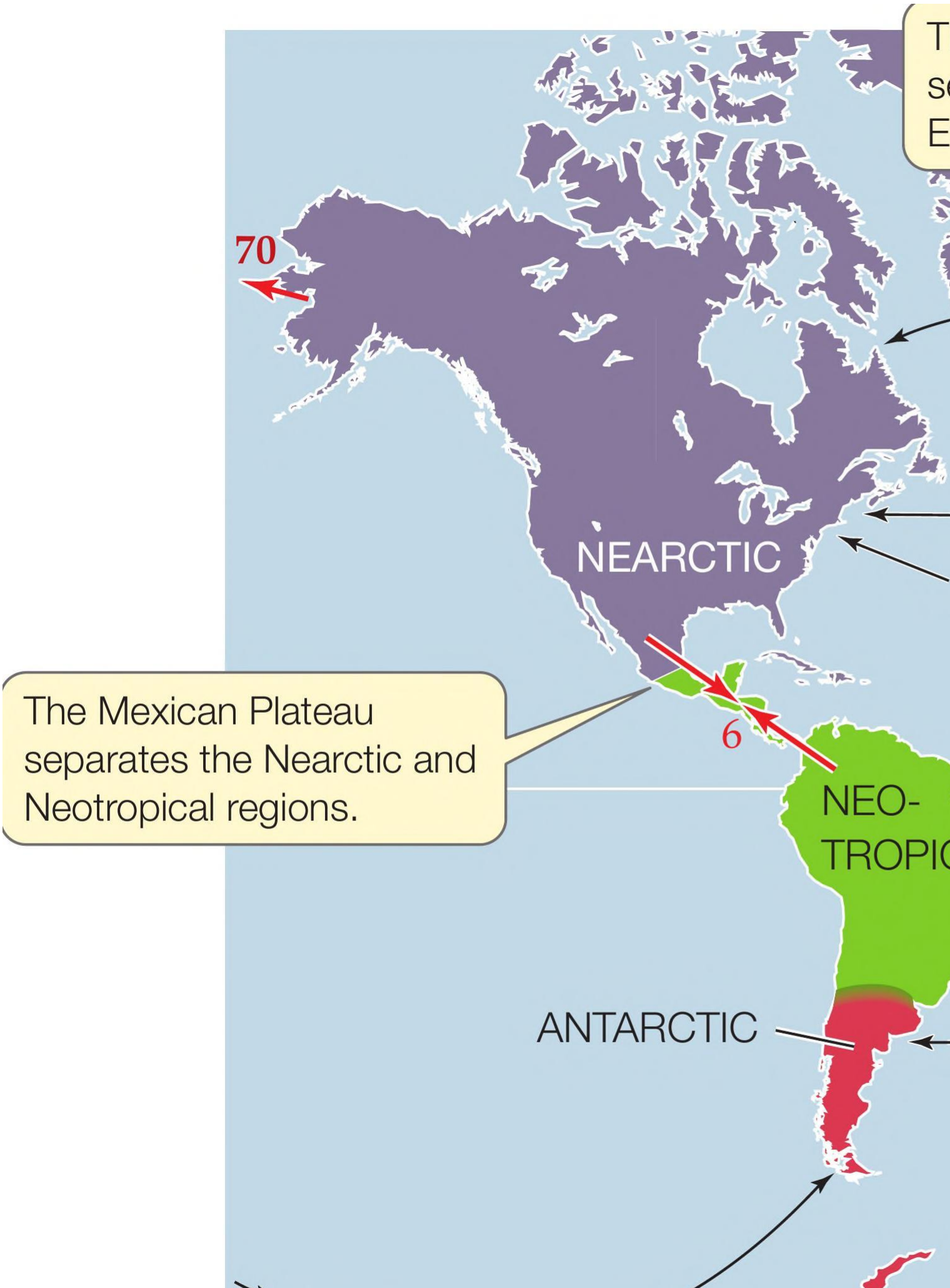
54.5 Yếu tố nào xác định ranh giới các vùng địa lý sinh học? 1141 Cửa sông có đặc điểm của cả môi trường nước ngọt và môi trường biển Cửa sông hình thành nơi các con sông gặp biển và nước mặn trộn lẫn với nước ngọt. Tùy thuộc vào điều kiện địa phương, môi trường cửa sông có quy mô và thành phần loài khác nhau. Ở phần trên của vùng bãi triều, các cửa sông có thể hỗ trợ các đầm lầy ngập mặn, với các loại cây cói, cỏ và cây bụi mọc thấp chịu mặn. Rừng ngập mặn có thể được tìm thấy dọc theo bờ biển và ở vùng đồng bằng sông ở vĩ độ nhiệt đới và cận nhiệt đới. Thống trị những khu rừng này là rừng ngập mặn (Rhizophora). Những cây này thể hiện nhiều khả năng thích nghi đáng chú ý - bao gồm cả rễ trên không không thấm muối - khiến chúng có khả năng chịu đựng độ mặn cao, thiếu oxy định kỳ và ngập lụt thường xuyên. Thảm cỏ biển có thể hình thành ở vùng dưới thủy triều, chủ yếu là các loài thực vật có hoa như cỏ lươn (Zostera) có thể tồn tại hoàn toàn dưới nước. Sự đa dạng ở các cửa sông có xu hướng rất cao. Mang đặc điểm của cả hệ thống nước ngọt và nước biển, các cửa sông là nơi sinh sống của nhiều loài độc đáo và đóng vai trò quan trọng đối với các loài khác như là cầu nối giữa môi trường biển và nước ngọt. Ví dụ, một số loài cá hồi nở ở sông phải mất nhiều tháng ở cửa sông để thích nghi với độ mặn cao hơn trước khi bơi ra biển để trưởng thành. Không thể phóng đại tầm quan trọng của các cửa sông với tư cách là vườn ươm của sinh vật biển. Môi trường cửa sông từ lâu đã là nguồn mang lại lợi ích cho con người, trong đó ít nhất là vai trò của chúng trong việc làm sạch dòng chảy trên mặt đất và nước ngầm. Tuy nhiên, ở nhiều nơi trên thế giới, việc đánh bắt quá mức, hủy hoại môi trường sống và ô nhiễm đe dọa khả năng tồn tại của hệ sinh thái cửa sông. TÓM TẮT Quần xã sinh vật biển có thể được chia thành nhiều vùng sinh vật được xác định theo khoảng cách từ bề mặt, điều này ảnh hưởng đến lượng ánh sáng có sẵn để duy trì quá trình quang hợp và khoảng cách từ bờ biển. Hồ và ao, là quần xã sinh vật nước ngọt, cũng được chia thành các vùng sống theo độ sâu của nước và độ xuyên thấu của ánh sáng. Muối và nước ngọt trộn lẫn trong các vùng nước được gọi là cửa sông. • Sự thâm nhập ánh sáng ảnh hưởng như thế nào đến sự đa dạng ở các vùng sống khác nhau của đại dương? Xem trang. 1139 và Hình 54.9 â€¢ Các cửa sông liên kết hệ thống nước ngọt và biển như thế nào và tại sao quần thể sinh vật này lại quan trọng đến vậy? Xem trang. 1 1 41 Các quần xã và vùng sống có những đặc điểm vật lý tương tự nhau ở những nơi khác nhau trên thế giới và các sinh vật thích nghi với quần xã có những đặc điểm tương tự ở những khu vực cách xa nhau. Tuy nhiên, các quần thể sinh vật ở các khu vực khác nhau hiếm khi có những loài cụ thể chung, vì vậy chỉ riêng khí hậu không thể giải thích tại sao các loài lại sống ở nơi chúng sinh sống. Những yếu tố nào quyết định ranh giới của các khu vực địa lý sinh học? Khí hậu tương tác với các đặc điểm phi sinh học của địa phương để ảnh hưởng đến nơi và cách sinh vật sống, nhưng đây không phải là yếu tố duy nhất quyết định nơi sinh vật có thể được tìm thấy.Lịch sử tiến hóa - ở đâu và khi nào các nhóm sinh vật có nguồn gốc và phân tách - là chìa khóa để xác định sự phân bố của các sinh vật. Ngược lại, lịch sử tiến hóa lại bị ảnh hưởng rất nhiều bởi lịch sử địa chất, lịch sử này có ảnh hưởng sâu sắc đến sự phân tán của các loài. Lịch sử địa chất ảnh hưởng đến sự phân bố của các sinh vật Cho đến khi các nhà tự nhiên học châu Âu đi khắp thế giới vào thế kỷ 19, họ không có cách nào biết được các sinh vật được phân bố như thế nào ở những nơi khác trên thế giới. Alfred Russel Wallace, người cùng với Charles Darwin đưa ra ý tưởng rằng chọn lọc tự nhiên có thể giải thích cho sự tiến hóa của sự sống trên Trái đất (xem Phần 21.1), là một trong những nhà du hành toàn cầu đó. Wallace đã dành bảy năm ở Quần đảo Mã Lai, nơi ông nhận thấy một số mô hình đáng chú ý trong sự phân bố của các sinh vật. Ví dụ, ông mô tả các loài chim khác nhau đáng kể sinh sống ở các hòn đảo lân cận Bali và Lombok: Ở Bali, chúng tôi có chim cu gáy, chim hét và chim gõ kiến; khi đi qua Lomock, những loài này không còn được nhìn thấy nữa, nhưng chúng tôi có rất nhiều loài vẹt mào, chim hút mật và gà tây bụi rậm, những loài cũng không được biết đến ở Bali hoặc bất kỳ hòn đảo nào xa hơn về phía tây. Eo biển ở đây rộng mười lăm dặm, do đó chúng ta có thể đi qua trong hai giờ từ khu vực rộng lớn này đến khu vực khác trên trái đất, khác biệt về cơ bản trong đời sống động vật của họ cũng như châu Âu khác với châu Mỹ. Wallace chỉ ra rằng những khác biệt này không thể giải thích được bằng khí hậu hay đặc điểm đất đai, bởi vì ở những khía cạnh đó, Bali và Lombok về cơ bản là giống hệt nhau. Wallace nhận thấy rằng, dựa trên sự phân bố của các loài thực vật và động vật, ông có thể vẽ một đường chia Quần đảo Mã Lai thành hai nửa rõ rệt (Hình 54.11). Ông đã suy luận chính xác rằng sự khác biệt đáng kể về hệ thực vật và động vật có liên quan đến độ sâu của kênh ngăn cách Bali và Lombok. Kênh này sâu đến mức nó vẫn chứa đầy nước và do đó sẽ là rào cản đối với sự di chuyển của động vật trên cạn, ngay cả trong thời kỳ băng hà của kỷ Pleistocene, khi mực nước biển giảm hơn 100 mét và Bali cũng như các đảo về phía tây được kết nối với lục địa châu Á. Với những hiểu biết sâu sắc

này, Wallace đã thiết lập nền tảng khái niệm về địa sinh học, nghiên cứu khoa học về mô hình phân bố quần thể, loài và cộng đồng sinh thái trên khắp Trái đất. Trong cuốn Phân bố địa lý của động vật, xuất bản năm 1876, ông đã trình bày chi tiết các yếu tố được biết vào thời điểm đó ảnh hưởng đến sự phân bố của động vật, bao gồm cả thời kỳ băng hà trong quá khứ, cầu đất liền, kênh đại dương sâu và dãy núi. Ông đã đạt được một số thước đo về sự bất tử về mặt khoa học ở chỗ sự gián đoạn Mã Lai mà lần đầu tiên khơi dậy sự tò mò của ông vẫn được biết đến cho đến ngày nay với tên gọi "đường của Wallace"." Các biota ở những nơi khác nhau trên thế giới đủ khác nhau để cho phép chúng ta chia Trái đất thành nhiều khu vực có quy mô lục địa gọi là vùng địa sinh học (Hình 54.1 2),mỗi loài chứa các tập hợp đặc trưng của các loài chiếm giữ nhiều quần xã sinh vật khác nhau. Ranh giới của các khu vực địa sinh học này được vẽ ra ở nơi tập hợp các loài thay đổi đáng kể, thường là trong khoảng cách ngắn. Biotas của các vùng địa sinh học

1142 CHƯƠNG 54 Sinh thái và phân bố sự sống 54.11 Đường của Wallace Đường của Wallace tương ứng với một kênh nước sâu giữa các đảo Bali và Lombok. Kênh này có thể đã ngăn chặn sự di chuyển của các sinh vật trên cạn ngay cả trong thời kỳ băng hà thế Pleistocene, khi mực nước biển thấp hơn 100 mét so với ngày nay. khác nhau vì đại dương, núi non, sa mạc và các rào cản khác hạn chế sự phân tán của sinh vật từ vùng này sang vùng khác. Mặc dù các sinh vật phân tán giữa các khu vực địa sinh học lân cận, nhưng sự trao đổi như vậy không thường xuyên hoặc đủ lớn để loại bỏ những khác biệt nổi bật giữa chúng. Chuyển sang Hoạt động 54.1 Các khu vực địa sinh học chính Lifel 0e.com/ac54.1 Hai tiến bộ khoa học đã thay đổi lĩnh vực địa sinh học Các loài sống ở Bali tương tự như các loài ở Thái Lan và các đảo phía tây. Các loài sống ở Lombok tương tự như ở Australia và New Guinea. Trong nhiều thập kỷ sau khi quan sát thấy rằng các vùng sinh vật của các khu vực địa sinh học chính rất khác nhau, các nhà địa sinh học đã suy đoán về nguyên nhân của những khác biệt này. Tuy nhiên, lĩnh vực này vẫn chủ yếu mang tính mô tả cho đến nửa sau thế kỷ 20 khi hai tiến bộ khoa học đã biến địa sinh học thành một lĩnh vực năng động, đa ngành. Những tiến bộ này là (1) sự chấp nhận lý thuyết trôi dạt lục địa và (2) sự phát triển của phân loại phát sinh loài. Sa mạc Sahara và Á Rập 54.12 Các khu vực địa sinh học của Trái đất Khu vực địa sinh học chính khác. Mũi tên màu đỏ trên bản đồ hiển thị thời gian (trong hàng triệu khu vực được phân tách theo năm khí hậu, địa hình và/hoặc thủy sinh) kể từ khi các khối đất liền tập hợp lại. Mũi tên màu đen cho thấy các ranh giới phân tán theo thời gian khiến cho các quần thể sinh vật của chúng khác biệt đáng kể so với quần thể sinh vật kể từ khi các khối đất liền tách ra.

Distribution of Life





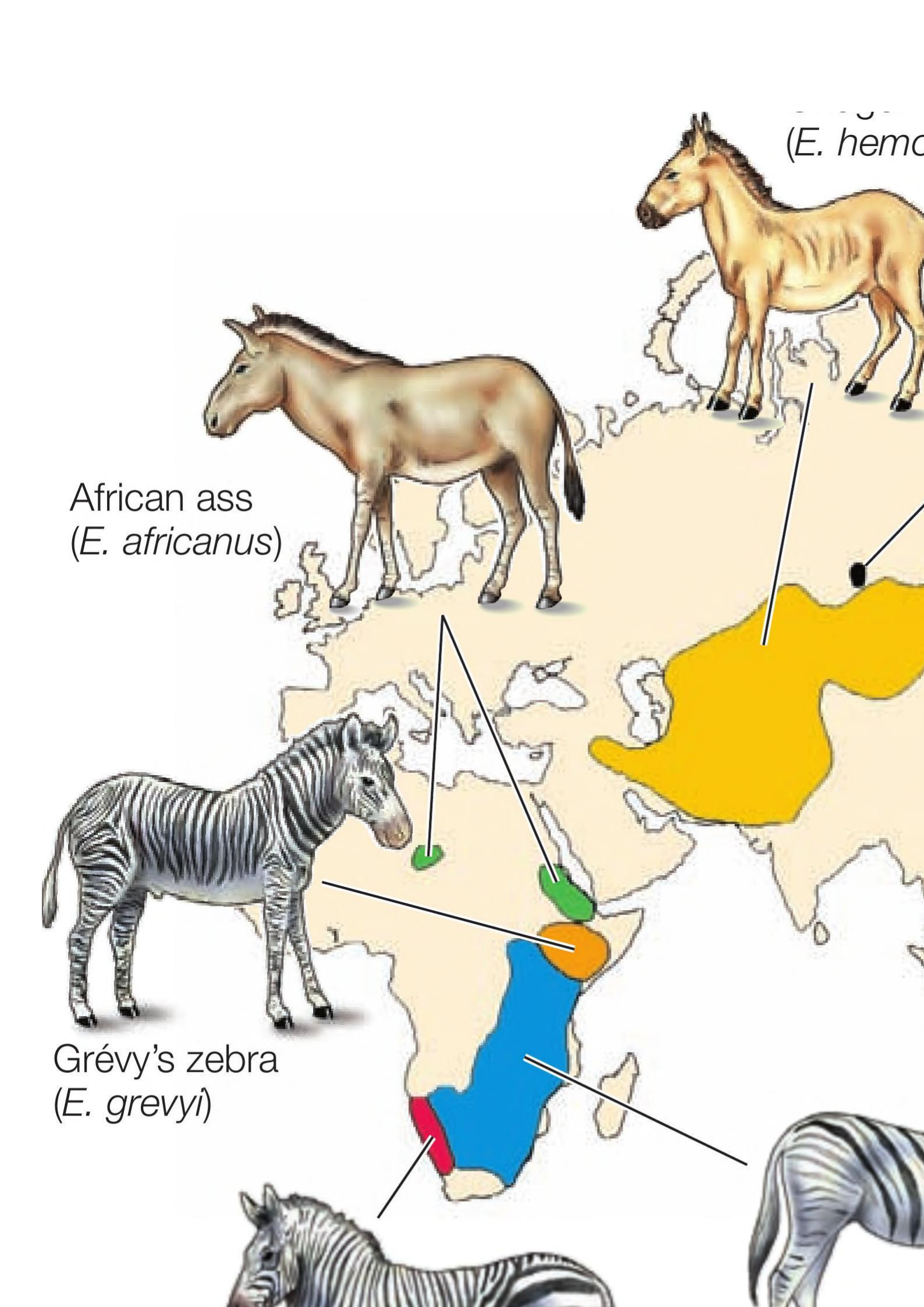
The Mexican Plateau separates the Nearctic and Neotropical regions.

54.5 Yếu tố nào xác định ranh giới các vùng địa lý sinh học? 1143 (A) (B) Nam Mỹ Australia Khối đất cực nam ở Gondwana tách khỏi Nam Mỹ và trôi dạt qua Nam Cực, để trở thành các khối đất liền ở Nam Cực, Australia và Nam Thái Bình Dương. V _ _ _ y 54.13 Nothofagus có sự phân bố ở Gondwanan Phạm vi hiện đại của loài sồi phương Nam (A) được giải thích rõ nhất là do nguồn gốc của chúng ở Gondwana trong kỷ Phấn trắng. (B) Khi Gondwana tan rã, Nothofagus vẫn ở Nam Mỹ, Úc, New Zealand và các đảo ở Nam Thái Bình Dương. Kỷ Phấn trắng Hiện tại New Guinea Tasmania New Caledonia New Zealand â– Phân bố Nothofagus TRÔI LỤC ĐỊCH Đến những năm 1960, các nhà khoa học đã biết rằng các lục địa có thể và thực sự di chuyển (xem Phần 25.2). Bây giờ chúng ta biết rằng trong suốt kỷ Triassic và kỷ Jura, siêu lục địa Pangea đã chia thành hai khối đất lớn, Laurasia và Gondwana (xem Hình 25.12), sau đó tách ra thành các lục địa mà chúng ta biết ngày nay. Những nhóm sinh vật hiện diện trên hai lục địa trở lên được cho là những nhóm cổ xưa mà tổ tiên của họ đã phân bố rộng rãi trên những vùng đất rộng lớn này trước khi chúng tan rã. Tuy nhiên, sau khi chia tách, con cháu của họ tiến hóa độc lập, do đó các nhóm không hình thành cho đến sau khi các lục địa tách ra sẽ có sự phân bố rời rạc hơn. Do đó, sự trôi dạt lục địa ít nhất chịu trách nhiệm một phần cho sự tồn tại của các vùng địa sinh học được trình bày trong Hình 54.12. Sự trôi dạt lục địa giải thích một số phân bố địa lý sinh học nhất định mà nếu không sẽ khó hiểu. Ví dụ, những cây sồi phía nam - những cây thuộc chi Nothofagus - được tìm thấy ở cả khu vực địa sinh học Tân nhiệt đới và Úc. Sự phân bố của chúng gợi ý rằng chi này có nguồn gốc ở Gondwana trong thời kỳ kỷ Phấn trắng và bị tách biệt về mặt địa lý do sự tan rã của khối đất đó (Hình 54.13). Chúng ta có bằng chứng gì cho thấy Nothofagus không đơn giản nhảy cóc từ vùng địa lý sinh học này sang vùng địa lý sinh học khác? Phấn hoa Nothofagus hóa thạch từ 55 đến 34 triệu năm trước đã được tìm thấy ở Úc, New Zealand, phía tây Nam Cực và Nam Mỹ, cho thấy rằng Nothofagus đã từng được phân bố liên tục trên một vùng đất duy nhất (xem Hình 54.13B). Hơn nữa, sự phân bố hiện đại của các loài rệp chỉ ăn Nothofagus cũng tương tự như sự phân bố của cây. Không có dòng không khí hoặc nước nào giữa Chile và New Zealand có khả năng phát tán côn trùng, cho thấy rệp phát sinh vào thời điểm cây chủ của chúng phát triển trên một vùng đất chung. SINH HỌC Như chúng ta đã thấy trong Chương 22, các nhà phân loại học đã phát triển các phương pháp mạnh mẽ để tái cấu trúc các mối quan hệ phát sinh loài giữa các sinh vật. Các nhà địa lý sinh học đã áp dụng những phương pháp này để giúp họ hiểu được làm thế nào các sinh vật lại chiếm giữ vùng phân bố ngày nay của chúng.Các nhà địa lý sinh học có thể chuyển đổi các cây phát sinh gen thành các loài phát sinh loài theo khu vực bằng cách thay thế tên của các đơn vị phân loại trên cây bằng tên của những nơi mà các đơn vị phân loại đó hiện đang sống hoặc đã từng sống. Ví dụ, giả sử chúng ta thắc mắc tại sao ngựa vằn, là thành viên của họ ngựa (Equidae), lại sống ở Châu Phi khi hồ sơ hóa thạch chỉ ra rằng ngựa vằn có nguồn gốc ở Bắc Mỹ. Một phát sinh loài khu vực của các loài ngựa còn sống cho thấy rằng tổ tiên của loài ngựa ngày nay (đại diện bởi các hóa thạch lâu đời nhất) đã phân tán từ Bắc Mỹ đến Châu Á, rồi từ Châu Á đến Châu Phi, và sự phân chia loài ngựa vằn tiếp theo diễn ra hoàn toàn ở Châu Phi (Hình 54.14). Đi tới Media Clip 54.1 Đi bè đến Madagascar Lifel 0e.com/mc54.1 Sự phân bố không liên tục có thể là kết quả của các sự kiện gián tiếp hoặc phân tán. Sự xuất hiện của một rào cản vật lý đối với sự phân tán làm chia cắt phạm vi của một loài được gọi là sự kiện gián tiếp. Một sự kiện gián tiếp

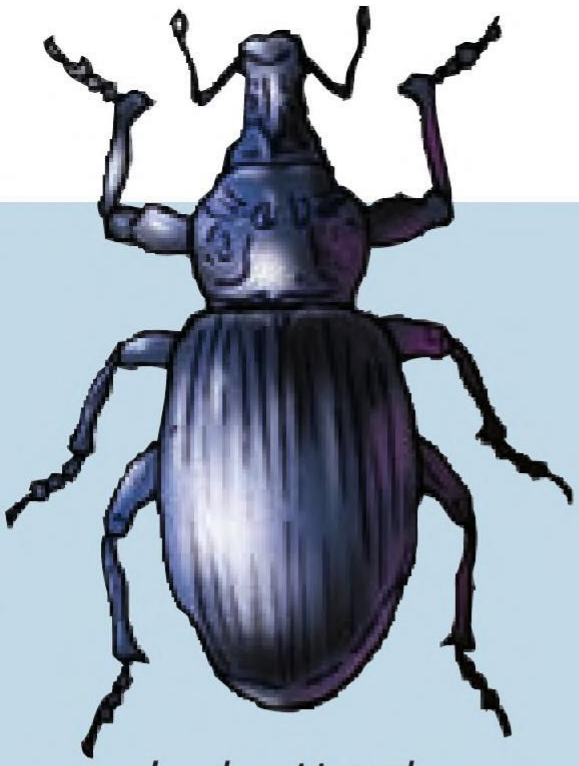



Present
New Guinea
New Caledonia
Australia
Tasmania
New Zealand
Laurasia
Gondwana

1144 CHƯƠNG 54 Sinh thái học và sự phân bố của sự sống (B) Lừa rừng (E hemonius) Lừa châu Phi (E africanus) Phát sinh loài khu vực Nguồn gốc ở Bắc Mỹ Ngựa được xác định khi chúng di chuyển từ châu Á đến châu Phi. cr / ^ \ f j Przewalski’s horse /L (E przewalskii) J Ngựa vằn núi (E zebra) Ngựa vằn đồng bằng (E quagga) Trung Á Sự phân bố của ngựa vằn đã diễn ra hoàn toàn ở Châu Phi. f Trung Đông và L Trung Á Bắc Phi Tây Nam Phi Đông Phi L Đông và Nam Phi I Cây phát sinh loài Dòng dõi này dẫn tới loài ngựa hiện đại (E caballus). Tổ tiên ngựa ngựa vằn Đồng bằng J J 3,9 triệu năm trước 54,14 Cây phát sinh chủng loại thành Phát sinh chủng loại khu vực Việc chuyển đổi một cây phát sinh chủng loại thành một phát sinh chủng loại khu vực giúp các nhà địa sinh học giải thích sự phân bố hiện tại của một đơn vị phân loại đã diễn ra như thế nào. (A) Tổ tiên của tất cả các loài ngựa châu Á và châu Phi (chi Equus; ngựa và họ hàng của chúng) di cư qua cầu đất liền eo biển Bering (màu xanh nhạt) khoảng 10 triệu năm trước. (B) Phát sinh loài sinh vật và khu vực giải thích sự phân bố ở châu Á và châu Phi của con cháu của những giống ngựa tổ tiên này. chia loài thành hai hoặc nhiều quần thể không liên tục, mặc dù không có cá thể nào phân tán đến các khu vực mới. Tuy nhiên, nếu các thành viên của một loài vượt qua rào cản hiện có và thiết lập một quần thể mới thì phạm vi phân bố không liên tục của loài được coi là kết quả của sự phân tán. Cho rằng các quá trình gián tiếp và phân tán đều ảnh hưởng đến các kiểu phân bố, làm thế nào các nhà địa sinh học có thể xác định vai trò của từng quá trình khi tái tạo lại lịch sử tiến hóa của một loài cụ thể? Bằng cách nghiên cứu phát sinh loài trong khu vực, một nhà địa sinh học có thể phát hiện ra bằng chứng cho thấy sự phân bố của một loài tổ tiên bị ảnh hưởng bởi một sự kiện gián tiếp, chẳng hạn như sự trôi dạt lục địa hoặc sự thay đổi mực nước biển. Nếu suy luận đó là đúng thì thật hợp lý khi cho rằng các loài tổ tiên ở các dòng dõi khác sẽ bị ảnh hưởng bởi cùng một sự kiện và do đó các mô hình phân bố tương tự sẽ được nhìn thấy ở các nhóm phân loại khác. Sự khác biệt trong mô hình phân bố giữa các nhóm phân loại có thể chỉ ra rằng chúng phản ứng khác nhau với cùng các sự kiện gián tiếp, rằng chúng phân tách vào những thời điểm khác nhau hoặc chúng có lịch sử phân tán rất khác nhau. Bằng cách phân tích những điểm tương đồng và khác biệt như vậy, các nhà địa sinh học tìm cách khám phá vai trò tương đối của các sự kiện gián tiếp và sự phân tán trong việc xác định các mô hình phân bố ngày nay. Nguyên tắc phân tích được sử dụng trong việc xây dựng lại các phát sinh chủng loại (xem Phần 22.2) cũng có thể hữu ích trong các nghiên cứu địa sinh học. Ví dụ, máy bay không người lái của New Zealand


(E. hemo
African ass
(E. africanus)
Grévy's zebra
(E. grevyi)

54.5 Yếu tố nào xác định ranh giới các vùng địa lý sinh học? 1145 54.15 A Phân bố gián tiếp Vòng tròn màu vàng biểu thị sự phân bố hiện tại của loài mọt không biết bay Lyperobius Huttoni. So sánh địa lý ngày nay của New Zealand với địa lý của nó trong thế Pliocene, khi phần phía nam của Đảo Bắc ngày nay là một phần của Đảo Nam, gợi ý rằng có một sự kiện gián tiếp - một sự phân chia vật lý ngăn cách quần thể - giải thích sự phân bố này. Mọt Lyperobius Huttoni được tìm thấy ở vùng núi của Đảo Nam và trên các vách đá trên biển ở góc cực Tây Nam của Đảo Bắc (Hình 54.15). Thoạt nhìn, sự phân bố của nó có thể gợi ý rằng, mặc dù loài mọt này không thể bay, một số cá thể trong quá khứ xa xôi đã tìm cách vượt qua eo biển Cook, vùng nước rộng 25 km ngăn cách hai hòn đảo. Tuy nhiên, hơn 60 loài động vật và thực vật khác, bao gồm cả các loài côn trùng không biết bay khác, được tìm thấy ở cả hai bên eo biển Cook. Bất kể khả năng bay, lội nước hay bơi lội của chúng, khó có khả năng tất cả 60 loài này đã cùng nhau vượt qua đại dương một cách độc lập vào những thời điểm khác nhau trong suốt lịch sử tiến hóa của chúng. Trên thực tế, bằng chứng địa chất cho thấy mũi phía tây nam ngày nay của Đảo Bắc đã từng hợp nhất với Đảo Nam. Do đó, một sự kiện gián tiếp duy nhất - sự chia cắt mũi phía bắc của Đảo Nam khỏi phần còn lại của hòn đảo bởi Eo biển Cook mới hình thành - có thể đã tạo ra mô hình phân bố chung cho tất cả 60 loài ngày nay. Trong các trường hợp khác, bằng chứng chỉ ra sự phân tán. Ví dụ, có hơn 135 loài bọ cánh cứng sừng dài đặc hữu của Quần đảo Hawaii. Các hòn đảo chưa bao giờ gắn liền với bất kỳ lục địa nào (chúng hình thành do hoạt động núi lửa từ đáy đại dương sâu), do đó không có sự phân chia quần thể liên tục nào diễn ra. Vì vậy sự phân bố này chắc hẳn là kết quả của sự phân tán ở khoảng cách xa. Bọ cánh cứng, có quan hệ gần gũi nhất với một chi được tìm thấy ở Bắc và Trung Mỹ, có lẽ đã xâm chiếm các hòn đảo và sau đó được xác định là do kết quả của việc chuyên ăn các loài thực vật ký chủ khác nhau trên các hòn đảo khác nhau (xem Phần 23.3). Con người có ảnh hưởng mạnh mẽ đến các mô hình địa sinh học Một lực nữa có khả năng tạo ra các mô hình phân bố trải rộng trên nhiều vùng địa sinh học là hoạt động của con người. Trong số các loài côn trùng được tìm thấy ở cả châu Âu và Bắc Mỹ, người ta ước tính rằng hơn một nửa đã được con người vận chuyển giữa các lục địa, do vô tình hoặc cố ý. Nhiều loài được vận chuyển này gây ra những hậu quả không lường trước được đối với các loài khác ở khu vực mới của chúng. Ví dụ, ở những nơi loài fynbos bị kiến Argentina xâm chiếm, cây con thường không xuất hiện sau các vụ cháy. Như chúng ta đã thấy ở đầu chương này, hạt của một số cây fynbos sống sót được sau lửa chỉ nhờ sự giúp đỡ của kiến. Kiến phải bị thu hút bởi một hạt giống, nhặt nó lên khỏi mặt đất, gặm nhấm elaiosome giàu lipid,sau đó chôn hạt đủ sâu vào đất để tránh bị bỏng do lửa. Kiến Argentina, loài kiến mà con người vô tình vận chuyển từ Nam Mỹ đến Nam Phi, bị thu hút bởi hạt và ăn elaiosome, nhưng những con kiến nhỏ này quá nhỏ để mang theo những hạt lớn và chúng không thể chôn hạt đủ sâu xuống đất để sống sót sau hỏa hoạn. Ở những nơi kiến Argentina đã di dời các loài kiến bản địa, việc thay thế cây có hạt lớn bằng cây con sau đám cháy có thể giảm gấp 10 lần so với những khu vực chưa bị xâm chiếm. Tác động của việc con người đưa các loài ngẫu nhiên như vậy vào sẽ được thảo luận chi tiết ở Chương 59. RECAP Trái đất có thể được chia thành bảy vùng địa sinh học, mỗi vùng có các tập hợp loài riêng biệt. Các sự kiện gián tiếp tạo ra các mô hình phân bố bằng cách phân chia phạm vi loài; mô hình phân bố cũng có thể thay đổi khi các loài phân tán qua các rào cản. “Điều gì quyết định ranh giới của các khu vực địa sinh học chính trên Trái đất? Những ranh giới này khác với ranh giới của quần xã sinh vật được mô tả trong Phần 54.3 như thế nào? Xem trang. 1126, tr. 1141, và Hình 54.7 và 54.12 â€¢ Giải thích các khái niệm về sự trôi dạt lục địa và địa lý học đã biến đổi lĩnh vực địa sinh học như thế nào. Xem trang 1142-1143 â€¢ Sự gián tiếp và phân tán tương tác như thế nào để tạo ra sự phân bố loài? Xem trang 1143-1145 Môi trường vật lý và lịch sử địa chất của Trái đất là những yếu tố chính ảnh hưởng đến sự phân bố của sinh vật. Tiếp theo chúng ta sẽ chuyển sang ảnh hưởng của các sinh vật và quần thể sinh vật lên nhau. Các lực lượng phi sinh học, cùng loài và khác loài đều tương tác với nhau trong các quá trình phức tạp của động thái quần thể.1143-1145 Môi trường vật lý và lịch sử địa chất của Trái đất là những yếu tố chính ảnh hưởng đến sự phân bố của sinh vật. Tiếp theo chúng ta sẽ chuyển sang ảnh hưởng của các sinh vật và quần thể sinh vật lên nhau. Các lực lượng phi sinh học, cùng loài và khác loài đều tương tác với nhau trong các quá trình phức tạp của động thái quần thể.1143-1145 Môi trường vật lý và lịch sử địa chất của Trái đất là những yếu tố chính ảnh hưởng đến sự phân bố của sinh vật. Tiếp theo chúng ta sẽ chuyển sang ảnh hưởng của các sinh vật và quần thể sinh vật lên nhau. Các lực lượng phi sinh học, cùng loài và khác loài đều tương tác với nhau trong các quá trình phức tạp của động thái quần thể.



L. huttoni

North Island

Modern geography

Cook Strait

South Island

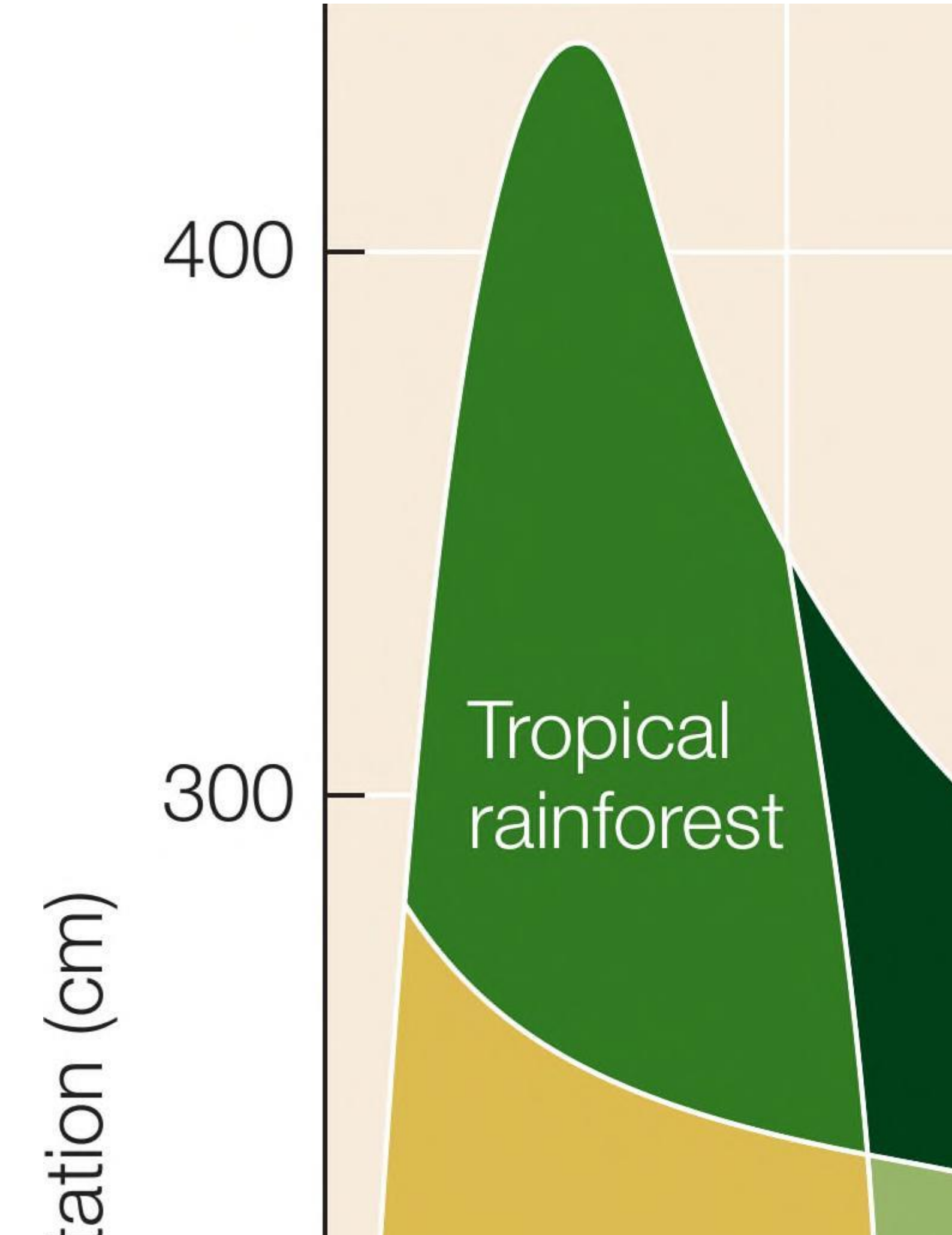
Plioc
geog

Điều gì ở rìa phía tây của các lục địa đã thúc đẩy các cộng đồng thực vật cây bụi, cứng cỏi như fynbos? TRẢ LỜI Fynbos là một ví dụ về quần xã chaparral được tìm thấy ở các vùng Địa Trung Hải và trên bờ biển phía tây của các lục địa ở vĩ độ trung bình (khoảng 40Â°). Khí hậu Địa Trung Hải thúc đẩy các cộng đồng thực vật được nuôi dưỡng bởi mùa đông mát mẻ, ẩm ướt và có thể tồn tại trong điều kiện mùa hè khô hanh và cháy rừng định kỳ. Vị trí lục địa của quần xã sinh vật này có liên quan đến sự gần gũi của các dòng hải lưu lạnh chảy về phía xích đạo ngoài khơi (xem Hình 54.5). Những cơn gió thịnh hành tạo nên những dòng nước biển xoay tròn. Do hướng quay của chúng, nước ấm có xu hướng di chuyển về phía các cực dọc theo bờ biển phía đông của các lục địa, trong khi nước mát di chuyển về phía xích đạo từ các vĩ độ cao hơn dọc theo bờ biển phía tây. Những dòng hải lưu mát mẻ này mang lại mùa đông mát mẻ, ẩm ướt tương tự như những gì đã trải qua ở khu vực Địa Trung Hải cho các khu vực rộng lớn ở các vùng ven biển phía tây lục địa. Sinh thái là gì? â € ¢ Sinh thái học là nghiên cứu khoa học về sự tương tác giữa các sinh vật, giữa các sinh vật và môi trường vật lý của chúng, cũng như các mô hình phân bố và phong phú do những tương tác này tạo ra. “Chủ nghĩa môi trường là việc sử dụng kiến thức sinh thái để đưa ra các quyết định của chúng ta về việc quản lý tài nguyên thiên nhiên. - Môi trường của một sinh vật bao gồm cả thành phần phi sinh học (vật lý và hóa học) và thành phần sinh học (các sinh vật sống khác). Tại sao khí hậu thay đổi theo địa lý? â€¢ Thời tiết đề cập đến điều kiện khí quyển tại một địa điểm và thời gian cụ thể. Khí hậu là mức trung bình của các điều kiện khí quyển và sự biến đổi của các điều kiện đó, được tìm thấy ở một địa điểm cụ thể trong một khoảng thời gian dài. “Năng lượng mặt trời tới được một đơn vị bề mặt Trái đất nhất định phụ thuộc chủ yếu vào góc bức xạ của mặt trời, do đó góc này là một hàm của vĩ độ. Độ nghiêng của trục Trái đất dẫn đến sự thay đổi theo mùa về nhiệt độ và độ dài ngày. Ôn lại Hình 54.1, 54.2 â€¢ Sự thay đổi theo vĩ độ của năng lượng mặt trời đầu vào điều khiển mô hình hoàn lưu khí quyển. Đánh giá 54.3 – Các kiểu gió bề mặt toàn cầu được điều khiển bởi hoàn lưu khí quyển và chuyển động quay của Trái đất; những cơn gió thịnh hành này lần lượt tạo ra các dòng hải lưu trên bề mặt đại dương. Ôn lại Hình 54.4, 54.5 â€¢ Các sinh vật ứng phó với các thách thức khí hậu bằng các thích ứng về sinh lý, hình thái và hành vi. Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường trên cạn? - Quần xã sinh vật là một môi trường được hình thành bởi các thuộc tính khí hậu và địa lý và được đặc trưng bởi các sinh vật tương tự về mặt sinh thái. Xem lại Hình 54.7 â€¢ Sự phân bố của quần xã sinh vật trên cạn được xác định chủ yếu bởi khí hậu, nhưng các yếu tố khác, chẳng hạn như đặc điểm của đất và lửa, cũng ảnh hưởng đến thảm thực vật. Các quần xã sinh vật bao gồm vùng lãnh nguyên Bắc Cực và núi cao, rừng phương bắc, rừng rụng lá ôn đới và thường xanh ôn đới, đồng cỏ ôn đới, sa mạc nóng và lạnh, chaparral,rừng gai và thảo nguyên, rừng rụng lá nhiệt đới và rừng mưa nhiệt đới. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 54.1, 54.2 CHƯƠNG TÓM TẮT 54 Sự sống được phân bố như thế nào trong môi trường dưới nước? Các quần xã sinh vật dưới nước không phụ thuộc vào thực vật về cấu trúc như các quần xã sinh vật trên cạn. Độ mặn là yếu tố chính để phân biệt quần xã sinh vật dưới nước. â€¢ Quần xã sinh vật biển có đặc điểm là độ mặn cao. Các vùng sinh vật biển được xác định theo khoảng cách từ bề mặt, điều này ảnh hưởng đến lượng ánh sáng có sẵn để duy trì các sinh vật quang hợp và theo khoảng cách từ bờ biển. Ôn lại Hình 54.9 â€¢ Quần xã sinh vật nước ngọt được phân biệt bởi chuyển động của nước (nước đứng và nước chảy). Nước đọng (hồ và ao), giống như các lưu vực đại dương, có thể được chia thành các vùng sống được phân biệt theo độ sâu và khoảng cách từ bờ. Ôn lại Hình 54.10 â€¢ Các điều kiện vật lý ở suối và sông thay đổi dọc theo chiều dài của chúng khi nước chảy từ nguồn tới miệng. â€¢ Ở vùng đất ngập nước ngọt, mực nước dao động do sự thay đổi lượng nước đầu vào và đầu ra. - Cửa sông là vùng nước có sự hòa trộn giữa nước ngọt và muối. Quần xã sinh vật này hỗ trợ nhiều loài độc đáo. Những yếu tố nào quyết định ranh giới của các khu vực địa lý sinh học? - Địa sinh học là nghiên cứu khoa học về mô hình phân bố quần thể, loài và cộng đồng sinh thái. • Ranh giới của các khu vực địa sinh học được vẽ ra ở nơi tập hợp các loài thay đổi đáng kể trong khoảng cách ngắn. Các ranh giới này nhìn chung có quy mô lục địa và tương ứng với các rào cản hiện tại hoặc quá khứ đối với sự phân tán. Ôn lại Hình 54.11, 54.12, HOẠT ĐỘNG 54.1 â€¢ Sự trôi dạt lục địa giải thích một số phân bố không liên tục bao gồm nhiều hơn một vùng địa sinh học. Xem lại Hình 54.13 â€¢ Các nhà địa lý sinh học có thể chuyển đổi các cây phát sinh loài thành các loài phát sinh loài theo khu vực để hiểu làm thế nào các sinh vật lại chiếm giữ vùng phân bố ngày nay của chúng. Xem lại Hình 54.14 â€¢ Cả hai sự kiện gián tiếp và sự phân tán qua các rào cản đều tạo ra sự phân bố loài không liên tục. Xem lại Hình 54.15. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is5410 â€¢ Các điều kiện vật lý ở

suối và sông thay đổi dọc theo chiều dài của chúng khi nước chảy từ nguồn tới miệng. â€¢ Ở vùng đất ngập nước ngọt, mực nước dao động do sự thay đổi lượng nước đầu vào và đầu ra. - Cửa sông là vùng nước có sự hòa trộn giữa nước ngọt và muối. Quần xã sinh vật này hỗ trợ nhiều loài độc đáo. Những yếu tố nào quyết định ranh giới của các khu vực địa lý sinh học? - Địa sinh học là nghiên cứu khoa học về mô hình phân bố quần thể, loài và cộng đồng sinh thái. • Ranh giới của các khu vực địa sinh học được vẽ ra ở nơi tập hợp các loài thay đổi đáng kể trong khoảng cách ngắn. Các ranh giới này nhìn chung có quy mô lục địa và tương ứng với các rào cản hiện tại hoặc quá khứ đối với sự phân tán. Ôn lại Hình 54.11, 54.12, HOẠT ĐỘNG 54.1 â€¢ Sự trôi dạt lục địa giải thích một số phân bố không liên tục bao gồm nhiều hơn một vùng địa sinh học. Xem lại Hình 54.13 â€¢ Các nhà địa lý sinh học có thể chuyển đổi các cây phát sinh loài thành các loài phát sinh loài theo khu vực để hiểu làm thế nào các sinh vật lại chiếm giữ vùng phân bố ngày nay của chúng. Xem lại Hình 54.14 â€¢ Cả hai sự kiện gián tiếp và sự phân tán qua các rào cản đều tạo ra sự phân bố loài không liên tục. Xem lại Hình 54.15. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is5410 â€¢ Các điều kiện vật lý ở suối và sông thay đổi dọc theo chiều dài của chúng khi nước chảy từ nguồn tới miệng. â€¢ Ở vùng đất ngập nước ngọt, mực nước dao động do sự thay đổi lượng nước đầu vào và đầu ra. - Cửa sông là vùng nước có sự hòa trộn giữa nước ngọt và muối. Quần xã sinh vật này hỗ trợ nhiều loài độc đáo. Những yếu tố nào quyết định ranh giới của các khu vực địa lý sinh học? - Địa sinh học là nghiên cứu khoa học về mô hình phân bố quần thể, loài và cộng đồng sinh thái. • Ranh giới của các khu vực địa sinh học được vẽ ra ở nơi tập hợp các loài thay đổi đáng kể trong khoảng cách ngắn. Các ranh giới này nhìn chung có quy mô lục địa và tương ứng với các rào cản hiện tại hoặc quá khứ đối với sự phân tán. Ôn lại Hình 54.11, 54.12, HOẠT ĐỘNG 54.1 â€¢ Sự trôi dạt lục địa giải thích một số phân bố không liên tục bao gồm nhiều hơn một vùng địa sinh học. Xem lại Hình 54.13 â€¢ Các nhà địa lý sinh học có thể chuyển đổi các cây phát sinh loài thành các loài phát sinh loài theo khu vực để hiểu làm thế nào các sinh vật lại chiếm giữ vùng phân bố ngày nay của chúng. Xem lại Hình 54.14 â€¢ Cả hai sự kiện gián tiếp và sự phân tán qua các rào cản đều tạo ra sự phân bố loài không liên tục. Xem lại Hình 54.15. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is54

Tóm tắt Chương 1147 ÔN LẠI CHƯƠNG NHỚ 1. Sinh thái học và chủ nghĩa môi trường là a. đồng nghĩa; các thuật ngữ có thể được sử dụng thay thế cho nhau b. khác biệt bởi sự nhấn mạnh của hệ sinh thái vào thế giới sinh học hơn là thế giới phi sinh học. c. khác biệt bởi sự thiếu hữu ích của sinh thái trong việc giải quyết các vấn đề thế giới. d. khác biệt bởi sự tập trung vốn có của chủ nghĩa môi trường vào mối quan tâm của con người. đ. cả hai lĩnh vực nghiên cứu khoa học tạo ra kiến thức về thế giới tự nhiên nhưng sử dụng các công cụ hoàn toàn khác nhau. 2. Năng lượng từ mặt trời quyết định a. nhiệt độ không khí. b. mô hình lưu thông không khí và gió. c. dòng chảy bề mặt đại dương. d. Tất cả những điều trên e. Không có ý nào ở trên 3. Lượng năng lượng mặt trời đến được một đơn vị bề mặt Trái đất nhất định phụ thuộc chủ yếu vào a. góc của tia nắng. b. độ ẩm của không khí. c. lượng mây che phủ. d. sức mạnh của gió. đ. độ dài ngày. 4. Quần xã sinh vật biển có thể được chia thành các vùng sống vì a. tốc độ quang hợp ở đại dương thấp. b. dòng hải lưu giữ các sinh vật ở gần nơi chúng sinh ra. c. nhiệt độ nước, độ mặn và nguồn cung cấp thực phẩm đều khác nhau trong đại dương. d. gió mậu dịch giữ nước ấm và nước lạnh tách biệt. đ. lục địa cung cấp rào cản cho sự di chuyển của các dạng sống sinh vật phù du. 5. Bạn đang chọn địa điểm để trồng ngô (Zea mays) và muốn giảm thiểu diện tích đất cần canh tác để đạt năng suất tối đa. Bạn sẽ định vị trang trại của mình ở quần xã sinh vật nào? Một. Rừng mưa nhiệt đới vì quần xã này là nơi có sự đa dạng thực vật to lớn. b. Rừng thường xanh ôn đới vì ở đó có một số loài thực vật lớn nhất thế giới. c. Đồng cỏ ôn đới vì lớp đất mặt sâu và giàu dinh dưỡng. d. Lãnh nguyên Bắc Cực vì ngày hè dài và độ ẩm của đất dồi dào. đ. Tất cả các quần xã sinh vật này đều phù hợp như nhau để trồng ngô hiệu quả. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Matorral Chile nằm trên bờ biển phía tây của Nam Mỹ trong khoảng từ 32°N đến 37°S. Khu vực này có mùa đông ẩm ướt, mát mẻ và mùa hè nóng, khô. Mô tả hình dáng bên ngoài và vòng đời của những cây có hạt mà bạn mong đợi tìm thấy ở đó. Rất có thể họ sẽ phát tán hạt giống của mình bằng cách nào? Mô tả một số sự thích nghi cụ thể mà bạn có thể mong đợi gặp ở ít nhất một số loài thực vật ở đó. 7. Năm 2008, chuyên gia về nhện Rudy Jocque đã phát hiện ra hai loài nhện mới thuộc chi Australutica ở Nam Phi. Trước phát hiện này, các loài duy nhất được biết đến trong chi này đều được tìm thấy ở Úc. Một trong những loài mới được tìm thấy trong số các thành tạo đá lâu đời nhất ở miền nam châu

Phi (hình thành khoảng 150 triệu năm trước). Dựa trên những gì bạn biết về sự trôi dạt lục địa, bạn có nghĩ rằng các loài Australutica chưa được phát hiện có thể tồn tại ở bất kỳ nơi nào khác trên thế giới không? Bạn sẽ tìm kiếm những loài như vậy ở đâu ngoài Úc và Nam Phi? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 8. Tham khảo biểu đồ tóm tắt đặc điểm quần xã dưới đây. Nếu nhiệt độ trung bình toàn cầu tăng 5°C vào năm 2100,Theo dự đoán của một số mô hình khí hậu, quần xã sinh vật nào sẽ bị suy giảm về mặt địa lý?


400
300
Tropical
rainforest
ation (cm)

1148 CHƯƠNG 54 Sinh thái học và sự phân bố sự sống 9. Ngày nay, số lượng loài ruồi giấm lớn nhất cho đến nay 10. Bản đồ dưới đây lấy từ một bài báo năm 2008 của H. I. McCallum (chi Drosophila) được tìm thấy ở Quần đảo Hawaii. Sẽ và đồng nghiệp (Sinh thái và Xã hội 13: 41-57). Bạn kết luận rằng chi này có nguồn gốc từ Hawaii và tiêu đề của bài báo là "Liệu dòng dõi của Wallace có cứu được nước Úc khỏi sự lây lan sang các khu vực khác không?" Cúm gia cầm xảy ra trong hoàn cảnh nào?" Dựa trên bản đồ và những gì bạn có, bạn nghĩ có thể chính xác khi kết luận rằng một nhóm đã tìm hiểu về địa sinh học, bạn sẽ trả lời như thế nào về các sinh vật có nguồn gốc ở cùng khu vực với câu hỏi của tiêu đề? Bạn nghĩ yếu tố nào có thể khiến số lượng loài sinh sống ngày nay lớn nhất? (Gợi ý: Xem xét liệu có ảnh hưởng đến sự lây lan về mặt địa lý của căn bệnh này không? thảo luận về phát sinh loài ngựa và Hình 54.14.) Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và đánh giá khác.



Sinh thái học dân số CHƯƠNG 55.1 Các nhà sinh thái học đo lường dân số như thế nào? 55.2 Các nhà sinh thái học nghiên cứu động thái dân số như thế nào? 55.3 Điều kiện môi trường ảnh hưởng đến lịch sử cuộc sống như thế nào? 55.4 Yếu tố nào hạn chế mật độ dân số? 55.5 Sự biến đổi môi trường sống ảnh hưởng đến động thái quần thể như thế nào? 55.6 Chúng ta có thể sử dụng các nguyên tắc sinh thái như thế nào để quản lý quần thể? TRONG Thế chiến thứ hai, Lực lượng bảo vệ bờ biển Hoa Kỳ đã thành lập một trạm theo dõi LORAN (Thiết bị hỗ trợ điều hướng tầm xa) trên hòn đảo nhỏ St. Matthew ở Alaska, một vùng lãnh nguyên biệt lập và không có người ở cách ngôi làng gần nhất hơn 300 km. Để cung cấp thực phẩm khẩn cấp cho 19 người được giao nhiệm vụ trên đảo vào năm 1944, Lực lượng Cảnh sát biển đã đưa 29 con tuần lộc (Rangifer tarandus) bằng sà lan và thả chúng. Tuần lộc phát triển mạnh trên thảm địa y dày và tươi tốt bao phủ hòn đảo. Ngoài đàn ông, hòn đảo không có kẻ săn tuần lộc nào cả; những cư dân có xương sống trên cạn duy nhất khác là cáo Bắc Cực, một loài chuột đồng và một số loài chim làm tổ trên mặt đất. Sau đó, chiến tranh kết thúc và những người đàn ông rời hòn đảo, bỏ lại đàn tuần lộc trong một môi trường có nguồn thức ăn dồi dào và không có động vật săn mồi tự nhiên. Năm 1957 David Klein, một nhà sinh vật học về Cá và Động vật hoang dã người Mỹ, đã đến thăm St. Matthew. Ông và một trợ lý đã đếm được hơn 1.350 con tuần lộc, hầu hết chúng đều có vẻ khỏe mạnh. Tuy nhiên, họ cũng nhận thấy những khu vực có địa y bị chăn thả quá mức. Năm 1963, Klein và ba đồng nghiệp đi nhờ một chiếc tàu tuần duyên tới hòn đảo này. Lần này họ đếm được hơn 6.000 con tuần lộc, với mật độ 47 con/dặm vuông. Hòn đảo được bao phủ bởi phân tuần lộc và những con vật này nhỏ hơn những con được nhìn thấy 6 năm trước đó. Mùa đông năm 1963-1964 mang đến những cơn bão khủng khiếp, nhiệt độ thấp kỷ lục và lượng tuyết rơi dày đặc cho St. Khi Klein trở lại vào mùa hè năm 1966, hòn đảo tràn ngập những bộ xương tuần lộc. Klein tìm thấy Trò chơi Tuần lộc Một phần của đàn tuần lộc St. Matthew được thấy trong bức ảnh này chụp năm 1963, ngay trước khi một mùa đông đặc biệt khắc nghiệt đã phá hủy phần lớn quần thể tuần lộc bị cô lập này. Đàn này đã phát triển theo cấp số nhân kể từ khi được đưa đến hòn đảo này như một nguồn thức ăn cho trạm Cảnh sát biển trong Thế chiến thứ hai. chỉ còn 42 con tuần lộc còn sống, trong đó có 41 con cái trưởng thành; con đực đơn độc dường như có gạc biến dạng. Địa y đã biến mất, thay thế gần như hoàn toàn bằng cói và cỏ mà tuần lộc không thể tồn tại. Đến năm 1980, tuần lộc cũng biến mất khỏi đảo. Việc đưa các loài động vật có vú lớn đến các hòn đảo nhỏ vốn có nhiều rủi ro, như trải nghiệm của đàn tuần lộc trên đảo St. Matthew đã minh họa. Nhưng những lời giới thiệu như vậy không phải lúc nào cũng kết thúc trong thảm họa. Đàn tuần lộc được đưa đến hòn đảo cận Nam Cực thuộc Nam Georgia gần một thế kỷ trước vẫn tồn tại và quần thể của chúng dường như ổn định. Tại sao quần thể của một loài cụ thể ở một nơi lại bùng nổ và sụp đổ, nhưng ở một nơi khác, dường như tương tự,nơi vẫn ổn định? Kiến thức đó rất quan trọng để hiểu tại sao một số loài trở thành loài gây hại ở một số nơi chứ không phải ở những nơi khác, để quản lý việc thu hoạch bền vững các loài có giá trị kinh tế quan trọng và để thiết kế các kế hoạch bảo tồn các loài có nguy cơ tuyệt chủng. m Tại sao quần thể tuần lộc du nhập vẫn tồn tại trên đảo Nam Georgia nhưng không tồn tại trên đảo St. Matthew? Xem câu trả lời ở trang 1 1 66.



(B) Camarhyncus parvulus 1150 CHƯƠNG 55 Sinh thái quần thể (A) Loxodonta africana Kiểu nếp gấp và vết khía trên tai của mỗi con voi cũng độc đáo như dấu vân tay. (C) Apis mellifera Một con chip máy tính trên lưng ong mật ghi lại chuyển động của nó giữa tổ và hoa. Các nhà sinh thái học đo lường quần thể như thế nào? 55.1 Nhận dạng các cá thể (A) Kiểu nếp gấp và vết khía trên tai voi rất đặc biệt và có thể được sử dụng để nhận dạng các cá thể trong quần thể. (B) Ý tưởng gắn một dải kim loại vào chân chim để xác định một cá thể đã có từ ít nhất là từ năm 1595, khi vua Pháp Henry IV đeo vòng cho chim ưng peregrine của hoàng gia. Tuy nhiên, việc phân loại khoa học cho các nghiên cứu về dân số không được thiết lập rộng rãi cho đến những năm đầu của thế kỷ XX. Những loài chim sẻ Galapagos như loài chim sẻ cây nhỏ này đã được nghiên cứu và đánh dấu rộng rãi theo cách này. (C) Những con ong thợ trong tổ không thể phân biệt được từng cá thể với các nhà sinh thái học, những người đã nghĩ ra các phương pháp đánh dấu khéo léo. Con ong mật này đeo một

con chip máy tính trên lưng, con chip này không chỉ nhận dạng con ong mà còn ghi lại chuyển động của nó giữa tổ và những bông hoa. Ngay trước khi sinh thái học trở thành một ngành sinh học riêng biệt, con người đã tham gia vào việc quản lý quần thể. Bất cứ khi nào chúng ta trồng trọt hoặc chăn nuôi, chúng ta rõ ràng đang tăng quy mô quần thể thực vật và động vật được thuần hóa. Các chiến lược kiểm soát sinh vật gây hại nhằm mục đích giảm quy mô quần thể của các sinh vật mà chúng tôi cho là không mong muốn có sự hiện diện của chúng. Những người quản lý trò chơi, người quản lý công viên và các nhà sinh học bảo tồn nhằm mục đích duy trì ổn định quần thể cá, động vật hoang dã và các loài bị đe dọa hoặc có nguy cơ tuyệt chủng. Tất cả những hoạt động này đòi hỏi sự hiểu biết về động thái dân số: các mô hình và quá trình thay đổi dân số. Nghiên cứu về động thái dân số cũng cho phép chúng ta hiểu những thay đổi về quần thể mà chúng ta vô tình thực hiện trong quá trình các hoạt động khác của con người - như khi Cảnh sát biển đưa tuần lộc đến Đảo St. Matthew. Một quần thể bao gồm các cá thể của một loài tương tác với nhau trong một khu vực nhất định tại một thời điểm cụ thể. Quần thể là đơn vị nghiên cứu quan trọng vì các nhóm cá thể tương tác trong thời gian và không gian có những đặc điểm sinh thái mà các cá thể không có. Tại bất kỳ thời điểm nào, một sinh vật riêng lẻ chỉ chiếm một điểm trong không gian và có độ tuổi và kích thước cụ thể. Tuy nhiên, các thành viên của một quần thể được phân bố trong không gian và khác nhau về độ tuổi cũng như quy mô. Mật độ dân số là số lượng cá thể trên một đơn vị diện tích hoặc thể tích. Mật độ là hàm của các quá trình bổ sung thêm các cá thể vào quần thể (sinh và nhập cư) và các quá trình làm giảm số lượng cá thể trong quần thể (tử vong và di cư). Các quần thể cũng có cấu trúc tuổi đặc trưng hoặc sự phân bố các cá thể theo các nhóm tuổi và mô hình phân tán đặc trưng hoặc sự phân bố không gian của các cá thể trong môi trường.Những đặc tính này của quần thể, thường xuyên thay đổi do sự ra đời, cái chết và sự di chuyển của các cá thể, ảnh hưởng đến sự ổn định của quần thể và ảnh hưởng đến cách thức mà quần thể của một loài tương tác với quần thể của loài khác. Vì vậy, để nghiên cứu quần thể, các nhà sinh thái học cần đếm số lượng cá thể trong một khu vực nhất định và xác định tuổi của chúng. Các nhà sinh thái học sử dụng nhiều phương pháp khác nhau để đếm và theo dõi các cá thể. Cách đếm các cá thể trong quần thể phụ thuộc vào bản chất của sinh vật đang nghiên cứu. Quần thể động vật thường khó đếm hơn quần thể cây. Hầu hết các loài động vật đều có thể di chuyển, vì vậy để tránh việc tính trùng, các cá thể phải được xác định. Tuy nhiên, việc đếm từng cây trong rừng có thể khó khăn về mặt logic, ngay cả khi những cây đó đứng yên. Ở một số loài, các cá thể đủ lớn và khác biệt, còn quần thể đủ nhỏ để các nhà điều tra có thể xác định tất cả các cá thể và đếm chúng. Các nhà sinh học đã thực hiện kiểu đếm này, được gọi là điều tra dân số đầy đủ, về quần thể voi châu Phi ở Khu bảo tồn quốc gia Samburu và Buffalo Springs ở Kenya. Bằng cách theo dõi những con voi trong 21 tháng, các nhà sinh vật học đã học được cách nhận biết từng cá thể trong số 760 cá thể trong quần thể, chủ yếu bằng những dấu hiệu độc đáo và đặc biệt trên tai của chúng (Hình 55.1 A).



55.1 Các nhà sinh thái học đo lường quần thể như thế nào? 1151 IRESEARCHTOOLS 55.2 Phương pháp đánh dấu lại Phương pháp được mô tả ở đây được sử dụng để ước tính quy mô quần thể cho các quần thể động vật trong đó các cá thể có tính di động cao (chẳng hạn như Ixodes scapularis, bọ ve chân đen). Khi khu vực lấy mẫu đã được xác định, các nhà điều tra sẽ bắt giữ, đánh dấu và sau đó thả các cá thể của sinh vật quan tâm. Tỷ lệ các cá thể được đánh dấu này xuất hiện trong mẫu thứ hai được giả định bằng tỷ lệ của tổng số cá thể trong mẫu đó với tổng dân số của khu vực. | Thu thập một mẫu ngẫu nhiên các cá nhân từ quần thể quan tâm. Đánh dấu từng cá thể bị bắt. | Thả các cá thể được đánh dấu và dành một khoảng thời gian thích hợp để chúng hợp nhất hoàn toàn với các cá thể không được đánh dấu trong quần thể. | Ước tính tổng kích thước quần thể N bằng phương trình trong đó M n1 = tổng số cá thể trong mẫu đầu tiên (bị bắt, đánh dấu và thả ra) n2 = tổng số cá thể trong mẫu thứ hai M = số cá thể được đánh dấu bắt lại trong mẫu thứ hai Lấy mẫu cá thể ngẫu nhiên thứ hai. Xác định tổng số cá thể bị bắt và số lượng cá thể được đánh dấu trong mẫu này. Tuy nhiên, đối với hầu hết các loài, việc nhận dạng các cá thể là không thể hoặc không thực tế. Nếu các nhà sinh vật học muốn xác định các cá thể của loài đó thì chúng phải được đánh dấu theo một cách nào đó. Không có hình thức đánh dấu nhân tạo nào có tác dụng với tất cả các loài. Cây có thể được đánh dấu bằng thẻ gắn vào cành hoặc bằng cọc cắm xuống đất gần đó. Các loài chim có thể được đánh dấu bằng các dải màu trên chân của chúng (Hình 55.1 B), bướm và bọ cánh cứng bằng những chấm sơn màu nhỏ có hoa văn khác nhau. Ong mật có thể được theo dõi bằng công nghệ nhận dạng tần số vô tuyến (RFID) hoàn toàn tự động - công nghệ tương tự được sử dụng để theo dõi việc mua hàng trong siêu thị (Hình 55.1 C). Từng con ong được đánh dấu bằng một con chip và một đầu đọc được đặt ở lối vào tổ để ghi lại chuyển động của những con ong được đánh dấu. Động vật có vú nhỏ có thể được đánh dấu bằng cách tẩy hoặc nhuộm lông ở những vị trí chiến lược. Ở hầu hết các loài, quần thể quá lớn và các cá thể của chúng quá nhỏ, bề ngoài quá giống nhau hoặc quá linh hoạt để có thể tiến hành một cuộc điều tra dân số đầy đủ. Do đó, quy mô dân số thường được ước tính từ các mẫu đại diện bằng phương pháp thống kê. Các nhà sinh thái học có thể ước tính mật độ quần thể từ các mẫu Các nhà sinh thái học thường đo mật độ của các sinh vật trên cạn bằng số lượng cá thể trên một đơn vị diện tích. Họ có thể đo mật độ của các sinh vật sống trong đất, không khí hoặc nước dưới dạng số lượng hoặc khối lượng trên một đơn vị thể tích. Các nhà sinh thái học thu được các phép đo này từ các đơn vị mẫu, sau đó ngoại suy từ các mẫu này để ước tính tổng mật độ quần thể. Ước tính mật độ quần thể là dễ dàng nhất đối với các sinh vật không cuống.Các nhà điều tra chỉ cần đếm các cá thể trong một mẫu các địa điểm đại diện và ngoại suy số đếm cho toàn bộ phạm vi địa lý của quần thể. Các cá nhân có thể được tính trong các khu vực được đánh dấu và đo lường gọi là ô tiêu chuẩn. Thực vật thường được đếm dọc theo một mặt cắt ngang - một đường vẽ trên một khu vực trong phạm vi của quần thể (thường được biểu thị bằng một chuỗi được đánh dấu đều đặn). Bất kỳ cá nhân nào chạm vào đường đều được tính. Bằng cách đếm lặp đi lặp lại bằng một trong hai phương pháp này, các nhà điều tra có thể ước tính khá chính xác về quy mô của quần thể. Việc đếm các sinh vật di động khó khăn hơn vì các cá thể di chuyển vào và ra khỏi khu vực lấy mẫu. Trong những trường hợp như vậy, điều tra viên có thể sử dụng phương pháp lấy lại dấu (Hình 55.2). Họ bắt đầu bằng việc bắt, đánh dấu và sau đó thả một số cá thể. Sau đó, sau khi các cá thể được đánh dấu đã có thời gian hòa nhập với các cá thể không được đánh dấu trong quần thể (nhưng trước khi đủ thời gian để việc sinh, tử và sự di chuyển của các cá thể ảnh hưởng đáng kể đến quy mô quần thể), một mẫu cá thể khác sẽ được thu thập. Mẫu này sau đó được sử dụng để ước tính tổng quy mô dân số trong khu vực lấy mẫu. Điều này được thực hiện bằng cách áp dụng phương trình được mô tả trong Hình 55.2, giả định rằng tỷ lệ các cá thể được đánh dấu trong mẫu thứ hai (tức là các cá thể được bắt và đánh dấu trong mẫu đầu tiên) gần giống như tỷ lệ các cá thể trong mẫu lấy mẫu. khu vực được chụp trong mẫu đầu tiên. Tuy nhiên, đối với một số loài, giả định này không áp dụng được. Một số động vật bị bắt học cách tránh bẫy hoặc rời khỏi khu vực lấy mẫu và do đó ít có khả năng bị bắt lại hơn những cá thể không được đánh dấu. Những người khác trở nên "vui vẻ bẫy"; (chẳng hạn như một số con chuột liên tục vào lại bẫy sống để ăn mồi bơ đậu phộng). Trong một số trường hợp, hành động đánh dấu có thể làm giảm cơ hội sống sót của một cá thể do căng thẳng khi xử lý hoặc vô tình làm thay đổi ngoại hình khiến các cá thể bị đánh dấu dễ bị kẻ săn mồi dễ thấy hơn. Các nhà sinh thái học sử dụng các kỹ thuật thống kê để sửa những lỗi này và cải thiện độ chính xác của ước tính dân số. Xác định quy mô và mật độ dân số là quan trọng, nhưng những con số này chỉ là điểm khởi đầu để hiểu được động thái dân số vì không phải tất cả các cá nhân đều đóng góp như nhau vào sự tăng trưởng dân số. Cấu trúc tuổi của một dân số ảnh hưởng đến

khả năng phát triển của nó. Cấu trúc tuổi của dân số - sự phân bố các cá thể theo các nhóm tuổi - có ảnh hưởng sâu sắc đếnBằng cách đếm lặp đi lặp lại bằng một trong hai phương pháp này, các nhà điều tra có thể ước tính khá chính xác về quy mô của quần thể. Việc đếm các sinh vật di động khó khăn hơn vì các cá thể di chuyển vào và ra khỏi khu vực lấy mẫu. Trong những trường hợp như vậy, điều tra viên có thể sử dụng phương pháp lấy lại dấu (Hình 55.2). Họ bắt đầu bằng việc bắt, đánh dấu và sau đó thả một số cá thể. Sau đó, sau khi các cá thể được đánh dấu đã có thời gian hòa nhập với các cá thể không được đánh dấu trong quần thể (nhưng trước khi đủ thời gian để việc sinh, tử và sự di chuyển của các cá thể ảnh hưởng đáng kể đến quy mô quần thể), một mẫu cá thể khác sẽ được thu thập. Mẫu này sau đó được sử dụng để ước tính tổng quy mô dân số trong khu vực lấy mẫu. Điều này được thực hiện bằng cách áp dụng phương trình được mô tả trong Hình 55.2, giả định rằng tỷ lệ các cá thể được đánh dấu trong mẫu thứ hai (tức là các cá thể được bắt và đánh dấu trong mẫu đầu tiên) gần giống như tỷ lệ các cá thể trong mẫu lấy mẫu. khu vực được chụp trong mẫu đầu tiên. Tuy nhiên, đối với một số loài, giả định này không áp dụng được. Một số động vật bị bắt học cách tránh bẫy hoặc rời khỏi khu vực lấy mẫu và do đó ít có khả năng bị bắt lại hơn những cá thể không được đánh dấu. Những người khác trở nên "vui vẻ bẫy"; (chẳng hạn như một số con chuột liên tục vào lại bẫy sống để ăn mồi bơ đậu phộng). Trong một số trường hợp, hành động đánh dấu có thể làm giảm cơ hội sống sót của một cá thể do căng thẳng khi xử lý hoặc vô tình làm thay đổi ngoại hình khiến các cá thể bị đánh dấu dễ bị kẻ săn mồi dễ thấy hơn. Các nhà sinh thái học sử dụng các kỹ thuật thống kê để sửa những lỗi này và cải thiện độ chính xác của ước tính dân số. Xác định quy mô và mật độ dân số là quan trọng, nhưng những con số này chỉ là điểm khởi đầu để hiểu được động thái dân số vì không phải tất cả các cá nhân đều đóng góp như nhau vào sự tăng trưởng dân số. Cấu trúc tuổi của dân số ảnh hưởng đến khả năng phát triển của nó. Cấu trúc tuổi của dân số - sự phân bố các cá thể theo các nhóm tuổi - có ảnh hưởng sâu sắc đếnBằng cách đếm lặp đi lặp lại bằng một trong hai phương pháp này, các nhà điều tra có thể ước tính khá chính xác về quy mô của quần thể. Việc đếm các sinh vật di động khó khăn hơn vì các cá thể di chuyển vào và ra khỏi khu vực lấy mẫu. Trong những trường hợp như vậy, điều tra viên có thể sử dụng phương pháp lấy lại dấu (Hình 55.2). Họ bắt đầu bằng việc bắt, đánh dấu và sau đó thả một số cá thể. Sau đó, sau khi các cá thể được đánh dấu đã có thời gian hòa nhập với các cá thể không được đánh dấu trong quần thể (nhưng trước khi đủ thời gian để việc sinh, tử và sự di chuyển của các cá thể ảnh hưởng đáng kể đến quy mô quần thể), một mẫu cá thể khác sẽ được thu thập. Mẫu này sau đó được sử dụng để ước tính tổng quy mô dân số trong khu vực lấy mẫu. Điều này được thực hiện bằng cách áp dụng phương trình được mô tả trong Hình 55.2, giả định rằng tỷ lệ các cá thể được đánh dấu trong mẫu thứ hai (tức là các cá thể được bắt và đánh dấu trong mẫu đầu tiên) gần giống như tỷ lệ các cá thể trong mẫu lấy mẫu. khu vực được chụp trong mẫu đầu tiên. Tuy nhiên, đối với một số loài, giả định này không áp dụng được. Một số động vật bị bắt học cách tránh bẫy hoặc rời khỏi khu vực lấy mẫu và do đó ít có khả năng bị bắt lại hơn những cá thể không được đánh dấu. Những người khác trở nên "vui vẻ bẫy"; (chẳng hạn như một số con chuột liên tục vào lại bẫy sống để ăn mồi bơ đậu phộng). Trong một số trường hợp, hành động đánh dấu có thể làm giảm cơ hội sống sót của một cá thể do căng thẳng khi xử lý hoặc vô tình làm thay đổi ngoại hình khiến các cá thể bị đánh dấu dễ bị kẻ săn mồi dễ thấy hơn. Các nhà sinh thái học sử dụng các kỹ thuật thống kê để sửa những lỗi này và cải thiện độ chính xác của ước tính dân số. Xác định quy mô và mật độ dân số là quan trọng, nhưng những con số này chỉ là điểm khởi đầu để hiểu được động thái dân số vì không phải tất cả các cá nhân đều đóng góp như nhau vào sự tăng trưởng dân số. Cấu trúc tuổi của một dân số ảnh hưởng đến khả năng phát triển của nó. Cấu trúc tuổi của dân số - sự phân bố các cá thể theo các nhóm tuổi - có ảnh hưởng sâu sắc đếngiả định rằng tỷ lệ các cá thể được đánh dấu trong mẫu thứ hai (tức là các cá thể đã được bắt và đánh dấu trong mẫu đầu tiên) gần giống với tỷ lệ các cá thể trong khu vực lấy mẫu đã được bắt trong mẫu đầu tiên. Tuy nhiên, đối với một số loài, giả định này không áp dụng được. Một số động vật bị bắt học cách tránh bẫy hoặc rời khỏi khu vực lấy mẫu và do đó ít có khả năng bị bắt lại hơn những cá thể không được đánh dấu. Những người khác trở nên "vui vẻ bẫy"; (chẳng hạn như một số con chuột liên tục vào lại bẫy sống để ăn mồi bơ đậu phộng). Trong một số trường hợp, hành động đánh dấu có thể làm giảm cơ hội sống sót của một cá thể do căng thẳng khi xử lý hoặc vô tình làm thay đổi ngoại hình khiến các cá thể bị đánh dấu dễ bị kẻ săn mồi dễ thấy hơn. Các nhà sinh thái học sử dụng các kỹ thuật thống kê để sửa những lỗi này và cải thiện độ chính xác của ước tính dân số. Xác định quy mô và mật độ dân số là quan trọng, nhưng những con số này chỉ là điểm khởi đầu để hiểu được động thái dân số vì không phải tất cả các cá nhân đều đóng góp như

nhau vào sự tăng trưởng dân số. Cấu trúc tuổi của dân số ảnh hưởng đến khả năng phát triển của nó. Cấu trúc tuổi của dân số - sự phân bổ các cá thể theo các nhóm tuổi - có ảnh hưởng sâu sắc đếngiả định rằng tỷ lệ các cá thể được đánh dấu trong mẫu thứ hai (tức là các cá thể đã được bắt và đánh dấu trong mẫu đầu tiên) gần giống với tỷ lệ các cá thể trong khu vực lấy mẫu đã được bắt trong mẫu đầu tiên. Tuy nhiên, đối với một số loài, giả định này không áp dụng được. Một số động vật bị bắt học cách tránh bẫy hoặc rời khỏi khu vực lấy mẫu và do đó ít có khả năng bị bắt lại hơn những cá thể không được đánh dấu. Những người khác trở nên "vui vẻ bẫy"; (chẳng hạn như một số con chuột liên tục vào lại bẫy sống để ăn mồi bơ đậu phộng). Trong một số trường hợp, hành động đánh dấu có thể làm giảm cơ hội sống sót của một cá thể do căng thẳng khi xử lý hoặc vô tình làm thay đổi ngoại hình khiến các cá thể bị đánh dấu dễ bị kẻ săn mồi dễ thấy hơn. Các nhà sinh thái học sử dụng các kỹ thuật thống kê để sửa những lỗi này và cải thiện độ chính xác của ước tính dân số. Xác định quy mô và mật độ dân số là quan trọng, nhưng những con số này chỉ là điểm khởi đầu để hiểu được động thái dân số vì không phải tất cả các cá nhân đều đóng góp như nhau vào sự tăng trưởng dân số. Cấu trúc tuổi của dân số ảnh hưởng đến khả năng phát triển của nó. Cấu trúc tuổi của dân số - sự phân bổ các cá thể theo các nhóm tuổi - có ảnh hưởng sâu sắc đến

1152 CHƯƠNG 55 Sinh thái quần thể LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Giám sát quần thể bọ ve Giấy gốc Falco, R. C. và O. Fish. 1988. Tỷ lệ nhiễm Ixodes dammini gần nhà của bệnh nhân mắc bệnh Lyme ở Quận Westchester, New York. Tạp chí Dịch tễ học Hoa Kỳ 127: 826-830. Phân tích dữ liệu Bệnh Lyme là một tình trạng mãn tính và gây suy nhược do vi khuẩn xoắn khuẩn thuộc chi Borrelia gây ra. Vi khuẩn này lây nhiễm sang người qua vết cắn của vật chủ trung gian là ve chân đen Ixodes scapularis (còn gọi là ve hươu). Tỷ lệ mắc bệnh Lyme đã tăng lên đáng kể trong 20 năm qua, đặc biệt là ở vùng đông bắc Hoa Kỳ. Để đánh giá nguy cơ tiếp xúc với căn bệnh này ở Quận Westchester, New York, các nhà điều tra đã đo mức độ phong phú của bọ ve hươu ở các bãi cỏ ngoại ô gần khu vực nhiều cây cối bằng phương pháp lấy lại dấu vết được mô tả trong Hình 55.2. (Bọ ve thường được thu thập bằng cách kéo một tấm vải trắng dọc theo mặt đất; bọ ve bám vào tấm vải giống như cách chúng bám vào một chân đi ngang qua.) Bằng cách kéo mẫu một bãi cỏ đại diện, họ đã thu thập dữ liệu được hiển thị trong bảng. CÂU HỎI 1 Tham khảo Hình 55.2. Sử dụng phương trình và thông tin khác được mô tả trong hình đó, hãy ước tính tổng số bọ ve trên bãi cỏ được lấy mẫu từ dữ liệu bên dưới. CÂU HỎI 2 Bãi cỏ có diện tích khoảng 700 m2. Mật độ gần đúng của bọ ve trên một mét vuông là bao nhiêu? CÂU HỎI 3 Bạn nghĩ nghiên cứu này có thể có ý nghĩa gì đối với người dân ở khu vực lân cận này? Ban đầu Sự kiện sự kiện bắt giữ lần thứ hai (3 tuần sau) Bọ trưởng thành đã bắt được 180 33 Số bọ ve được đánh dấu 180a 8 aTất cả bọ ve bắt được trong sự kiện đầu tiên đều được đánh dấu bằng sơn acrylic và thả ra. Hãy truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU tăng trưởng dân số vì khả năng sinh sản thay đổi theo độ tuổi. Những quần thể có tỷ lệ lớn các cá thể trong độ tuổi sinh sản cao nhất có tiềm năng phát triển lớn hơn những quần thể có những cá thể quá trẻ hoặc quá già để sinh sản. Ở một số loài, sinh sản chỉ là hoạt động của một phần rất nhỏ quần thể trong một khoảng thời gian ngắn trong vòng đời. Ví dụ, những con trưởng thành của loài côn trùng nhỏ Clunio marinus ("con ruồi một giờ") giao phối, đẻ trứng và chết trong vòng khoảng một giờ sau khi hoàn thành quá trình phát triển ấu trùng của chúng. Ngược lại, một số loài động vật có xương sống, chẳng hạn như voi, có khả năng sinh sản trong nhiều năm. Hãy xem xét kết quả của một nghiên cứu dài hạn về cấu trúc tuổi của quần thể voi ở Vườn Quốc gia Thung lũng Kidepo, Uganda và nó thay đổi như thế nào theo thời gian. So với quần thể năm 1970, quần thể năm 2000 có nhiều voi trên 25 tuổi hơn (Hình 55.3). Sự thay đổi này là kết quả của nhiều năm có tỷ lệ tử vong chênh lệch giữa voi con do hạn hán và voi đực trưởng thành do nạn săn trộm ngà voi. Cơ cấu tuổi vào năm 2000 cho thấy tốc độ tăng dân số tăng lên,cho rằng voi cái châu Phi trở nên có khả năng sinh sản vào khoảng 10 đến 15 tuổi và có thể tiếp tục sinh con cho đến năm 50 tuổi. Mô hình phân tán của một quần thể phản ánh cách các cá thể được phân bố trong không gian. Sự phân tán đề cập đến sự phân bố của các cá thể trong không gian. Sự phân tán ảnh hưởng đến cách các cá thể trong quần thể tương tác với nhau và do đó có thể có tác động quan trọng đến sự gia tăng dân số. Ngoài ra, các nhà sinh thái học phải hiểu mô hình phân tán của một loài để lựa chọn khu vực lấy mẫu và phương pháp thống kê thích hợp để ước tính quy mô quần thể. Các nhà sinh thái học nhận ra ba kiểu phân tán cơ bản: mm Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 55.1 ’ Cấu trúc tuổi và khả năng sống sót BraZi Lifel 0e.com/at55. 1 55.3 Những thay đổi về ảnh hưởng của cơ cấu tuổi đến tăng trưởng dân số Â§Quần thể voi ở

Vườn quốc gia Thung lũng Kidepo, Uganda là g, được theo dõi từ năm 1970 đến năm 2000. < Trong thời gian này, tỷ lệ dân số trong độ tuổi sinh sản chính (15-30 tuổi) tăng lên đáng kể. Cấu trúc tuổi như vậy trong dân số có thể dẫn đến tốc độ tăng trưởng cao. Những năm sinh sản chính Số lượng voi (%) Loxodonta africana

(A) Phân tán cụm 55.2 Các nhà sinh thái học nghiên cứu động thái quần thể như thế nào? 1153 (B) Phân tán đều đặn (C) Phân tán ngẫu nhiên 55.4 Mô hình phân tán (A) Việc săn cá kình cùng nhau trong nhóm thể hiện mô hình phân tán tập trung. (B) Chim biển làm tổ thường xác định các vùng lãnh thổ có bán kính được xác định bởi sải cánh của chúng - một khoảng không gian mà chúng có thể bảo vệ mà không cần rời khỏi tổ. Hành vi này dẫn đến một mô hình phân tán thường xuyên. (C) Hạt bồ công anh được gió phát tán một cách ngẫu nhiên, do đó cây mọc lên từ những hạt đó có kiểu phát tán ngẫu nhiên. • Mô hình phân tán tập trung xảy ra khi sự hiện diện của một cá thể tại bất kỳ điểm nào trong không gian làm tăng xác suất có những cá thể khác ở gần điểm đó (Hình 55.4A). • Mô hình phân tán đều đặn xảy ra khi sự hiện diện của một cá thể tại bất kỳ điểm nào trong không gian làm giảm khả năng có những người khác ở gần điểm đó (Hình 55. 4B). • Mô hình phân tán ngẫu nhiên xảy ra khi sự hiện diện của một cá thể tại bất kỳ điểm nào trong không gian không ảnh hưởng đến xác suất có các cá thể khác ở gần điểm đó (Hình 55.4C). Các mô hình phân tán có thể khác nhau giữa các loài hoặc giữa các quần thể trong loài. Sự thay đổi không gian trong điều kiện môi trường ảnh hưởng mạnh mẽ đến mô hình phân tán. Sự khác biệt ở quy mô nhỏ về nhiệt độ, độ ẩm hoặc tốc độ gió có thể khiến những nơi cụ thể ít nhiều phù hợp với một số sinh vật nhất định. Ví dụ, rệp tập trung dọc theo các gân lá nhô ra, nơi chúng được che chắn khỏi gió. Tương tác giữa các cá nhân cũng có thể mang lại các mô hình phân tán đặc trưng. Đời sống xã hội, với sự hợp tác mà nó bao hàm, có xu hướng thúc đẩy các mô hình phân tán tập trung. Ngược lại, sự cạnh tranh cùng loài về thức ăn, không gian hoặc bạn tình có xu hướng tách các cá thể ra xa nhau theo mô hình phân tán đều đặn. TÓM TẮT Để hiểu được động thái của quần thể, các nhà sinh thái học đo mật độ, cấu trúc tuổi và mô hình phân tán của chúng. â€¢ Một số cách có thể đo được mật độ dân số là gì? Xem trang. 1151 â € ¢ Cấu trúc tuổi của dân số có thể ảnh hưởng như thế nào đến sự tăng trưởng của nó? Xem trang 1151-1152 và Hình 55.3. Các yếu tố môi trường ảnh hưởng đến mô hình phân tán như thế nào? Xem trang. 1153 và Hình 55.4 Khi kích thước, mật độ và các đặc điểm quan trọng khác của quần thể đã được đo lường, những dữ liệu này có thể được sử dụng để mô tả nhiều " chiến lược sinh tồn" được tìm thấy trong các quần thể và để hiểu cũng như dự đoán những thay đổi trong và giữa các quần thể. Các nhà sinh thái học nghiên cứu động lực dân số như thế nào? Việc định lượng mật độ dân số và cơ cấu tuổi cung cấp thông tin hữu ích về dân số, nhưng chỉ riêng những đặc điểm đó không thể giải thích được cách thức, thời điểm và lý do dân số thay đổi về quy mô. Để hiểu được sự gia tăng dân số, các nhà sinh thái học phải đo lường quá trình dân số cũng như các đặc điểm của dân số. Việc nghiên cứu các quá trình dân số được gọi là nhân khẩu học.Các sự kiện nhân khẩu học xác định quy mô dân số Quy mô dân số thay đổi theo thời gian do các sự kiện nhân khẩu học: sinh, tử, nhập cư và di cư. Trong bất kỳ khoảng thời gian nào, quy mô của quần thể tăng theo số lượng cá thể được thêm vào quần thể do sinh sản và nhập cư (sự di chuyển của các cá thể từ nơi khác vào quần thể) và giảm theo số lượng cá thể bị mất khỏi quần thể theo tử vong và di cư (các cá nhân rời khỏi quần thể để đi nơi khác). Mối quan hệ này được biểu thị bằng toán học là Na = N0 + (B - D) + (I-E) (55.1) trong đó N1 = số lượng cá thể tại thời điểm 1 N0 = số lượng cá thể tại thời điểm 0

1154 CHƯƠNG 55 Sinh thái học dân số B = số cá thể sinh ra trong khoảng thời gian từ thời điểm 0 đến thời điểm 1 D = số người chết trong khoảng thời gian từ thời điểm 0 đến thời điểm 1 I = số người di cư trong khoảng thời gian từ thời điểm 0 đến thời điểm 1 E = số người di cư giữa thời gian 0 và thời gian 1 Sử dụng phương trình 55.1 để ước tính N1 qua nhiều khoảng thời gian giúp các nhà nghiên cứu ước tính tốc độ thay đổi quy mô dân số theo thời gian - tức là tốc độ tăng trưởng của dân số. Bảng sống theo dõi các sự kiện nhân khẩu học Nghiên cứu về biến động dân số đòi hỏi phải theo dõi các sự kiện nhân khẩu học trong quần thể và xác định tỷ lệ (số lượng trên một đơn vị thời gian) mà chúng xảy ra. Mỗi người chỉ sinh ra một lần và chết đi một lần; tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử vong là tài sản của dân số. Bảng sống là một công cụ mà các nhà sinh thái học sử dụng cho những mục đích này. Các công ty bảo hiểm nhân thọ sử dụng các bảng tương tự (được gọi là bảng tính toán bảo hiểm) để xác định mức phí bảo hiểm cho những người ở các độ tuổi khác nhau. Dữ liệu từ bảng sống có thể được sử dụng để xác định các yếu tố tử vong chính hoặc nguyên nhân tử vong ở các giai đoạn

sống cụ thể để dự đoán xu hướng dân số trong tương lai và phát triển các chiến lược quản lý quần thể các loài có giá trị thương mại hoặc sinh thái. BẢNG CUỘC SỐNG CỦA COHORT Bảng cuộc sống có thể được xây dựng bằng một số phương pháp. Để xây dựng bảng sống đoàn hệ, các nhà điều tra bắt đầu với một đoàn hệ - một nhóm các cá nhân sinh ra trong cùng khung thời gian hoặc cùng nhóm tuổi - và ghi lại cái chết của họ cho đến khi không còn cá nhân nào trong đoàn hệ còn sống. Loại bảng sống này đôi khi được gọi là bảng sống theo chiều ngang vì nó dựa trên dữ liệu được thu thập trong toàn bộ vòng đời. Các lớp tuổi được sử dụng trong bảng sống thuần tập phụ thuộc vào vòng đời của sinh vật quan tâm. Bảng đời sống đoàn hệ phụ thuộc vào độ tuổi theo dõi các sự kiện nhân khẩu học như một hàm của tuổi theo lịch. Các bảng sống đoàn hệ phụ thuộc vào giai đoạn theo dõi các sự kiện nhân khẩu học ở các giai đoạn khác nhau của vòng đời (ví dụ: trứng, ấu trùng, nhộng và côn trùng trưởng thành ở côn trùng). Chúng thường được sử dụng khi sự sống sót và sinh sản phụ thuộc nhiều vào giai đoạn phát triển hơn là vào tuổi dương lịch, chẳng hạn như trường hợp côn trùng và các động vật khác trải qua quá trình biến thái. Bằng cách sử dụng dữ liệu trong bảng sống thuần tập, các nhà điều tra có thể tính toán tỷ lệ tử vong: tỷ lệ cá nhân ở mỗi nhóm tuổi chết trước khi đến nhóm tuổi tiếp theo. Bằng cách theo dõi một nhóm thuần tập, các nhà điều tra cũng có thể tính toán khả năng trung bình tử vong của một cá nhân trong một khoảng thời gian cụ thể, một giá trị được gọi là tỷ lệ tử vong bình quân đầu người, hay d. Bằng cách tương tự, họ có thể tính toán khả năng sống sót (được biểu thị bằng thuật ngữ Nếu), đó là khả năng một thành viên trong nhóm sống sót đến tuổi x (Bảng 55.1). ƯỚC TÍNH NĂNG LỰC SINH SẢN Bảng tuổi thọ đoàn hệ cũng có thể được sử dụng để theo dõi mức độ mà các cá nhân ở các nhóm tuổi khác nhau đóng góp vào tái sản xuất (và do đó tăng trưởng dân số).Các nhà điều tra có thể sử dụng dữ liệu trong bảng để tính số con mà một cá thể trung bình sinh ra hoặc tỷ lệ sinh bình quân đầu người, b. Vì chỉ có con cái mới sinh ra con cái nên bảng sống thường theo dõi số lượng con cái được sinh ra bởi mỗi con cái trong mỗi khoảng thời gian - một yếu tố được gọi là khả năng sinh sản (được biểu thị bằng thuật ngữ mx). Phần bảng sống theo dõi khả năng sinh sản được gọi là biểu đồ khả năng sinh sản (xem Bảng 55.1, cột ngoài cùng bên phải). Những dữ liệu như vậy cho phép các nhà khoa học ước tính tiềm năng tăng trưởng của một quần thể. Dữ liệu trong Bảng 55.1 lần lượt theo dõi tỷ lệ sống sót (lx) và khả năng sinh sản (mx) của một nhóm loài chim sẻ xương rồng Geospiza scandens trên Isla Daphne ở Galapagos. Peter và Rosemary Grant đã theo dõi một đàn gồm 210 con chim từ khi chúng nở vào năm 1978 cho đến năm 1991, lúc đó chỉ có 3 cá thể - tất cả đều là con đực - còn sống. Tất cả các loài chim sẻ xương rồng trên đảo đều được buộc dây để người Grant có thể nhận ra chúng là các cá thể (xem Hình 55. IB). Bảng sống của G. scandens cho thấy tỷ lệ tử vong cao trong năm đầu đời, sau đó giảm đáng kể trong vài năm trước khi tăng lên trong những năm sau đó. Dữ liệu về khả năng sinh sản chỉ ra rằng con cái có thể bắt đầu sinh sản khi được 1 tuổi và có thể tiếp tục sinh sản trong suốt cuộc đời của chúng. Tuy nhiên, khả năng sống sót và thành công trong chăn nuôi không chỉ tương quan với tuổi tác. Các quan sát khác về các điều kiện trên Isla Daphne cho thấy mối tương quan giữa khả năng sinh sản với lượng mưa, mà TABLE55.1 Bảng sống cho đoàn hệ Geospiza năm 1978 đã quét được trên Isla Daphne Lớp tuổi (năm) Số người sống sót Tỷ lệ sống sót3 Tỷ lệ tử vong6 Tỷ lệ sinh sản0 0-1 210 – 0,57 0,00 1-2 91 0,43 0,14 0,05 2-3 78 0,37 0,10 0,67 3-4 70 0,33 0,07 1,50 4-5 65 0,31 0,05 0,66 Lượng mưa tăng 5-6 62 0,30 0,32 5,50 6-7 42 0,20 0,45 0,69 Hạn hán 7-8 23 0,11 0,35 0,00 8-9 15 0,07 0,07 0,00 9-10 14 0,07 0,21 2,20 10-11 11 0,05 0,09 0,00 11-12 10 0,05 0,60 0,00 12-13 4 0,02 0,25 € ” 13 3 0,01 — — một người sống sót (IJ = tỷ lệ của nhóm thuần tập ban đầu (ở đây là 210 cá thể) sống sót đến độ tuổi x. b Tỷ lệ tử vong (d) = tỷ lệ các cá thể ở độ tuổi x chết trước khi đạt đến độ tuổi x + 1. c Khả năng sinh sản (mj = số lượng số con cái non nớt trên mỗi con cái trong mỗi mùa sinh sản. Trong số 210 con trong đoàn hệ này, có 90 con là con cái.Peter và Rosemary Grant đã theo dõi một đàn gồm 210 con chim từ khi chúng nở vào năm 1978 cho đến năm 1991, lúc đó chỉ có 3 cá thể - tất cả đều là con đực - còn sống. Tất cả các loài chim sẻ xương rồng trên đảo đều được buộc dây để người Grant có thể nhận ra chúng là các cá thể (xem Hình 55. IB). Bảng sống của G. scandens cho thấy tỷ lệ tử vong cao trong năm đầu đời, sau đó giảm đáng kể trong vài năm trước khi tăng lên trong những năm sau đó. Dữ liệu về khả năng sinh sản chỉ ra rằng con cái có thể bắt đầu sinh sản khi được 1 tuổi và có thể tiếp tục sinh sản trong suốt cuộc đời của chúng. Tuy nhiên, khả năng sống sót và thành công trong chăn nuôi không chỉ tương quan với tuổi tác. Các quan sát khác về các điều kiện trên Isla Daphne cho thấy mối tương quan giữa khả năng sinh sản với lượng mưa, mà TABLE55.1 Bảng sống cho đoàn hệ Geospiza năm 1978 đã quét được trên Isla Daphne Lớp tuổi (năm) Số người sống sót Tỷ lệ sống sót3 Tỷ lệ tử

vong6 Tỷ lệ sinh sản0 0-1 210 – 0,57 0,00 1-2 91 0,43 0,14 0,05 2-3 78 0,37 0,10 0,67 3-4 70 0,33 0,07 1,50 4-5 65 0,31 0,05 0,66 Lượng mưa tăng 5-6 62 0,30 0,32 5,50 6-7 42 0,20 0,45 0,69 Hạn hán 7-8 23 0,11 0,35 0,00 8-9 15 0,07 0,07 0,00 9-10 14 0,07 0,21 2,20 10-11 11 0,05 0,09 0,00 11-12 10 0,05 0,60 0,00 12-13 4 0,02 0,25 € ” 13 3 0,01 — — một người sống sót (IJ = tỷ lệ của nhóm thuần tập ban đầu (ở đây là 210 cá thể) sống sót đến độ tuổi x. b Tỷ lệ tử vong (d) = tỷ lệ các cá thể ở độ tuổi x chết trước khi đạt đến độ tuổi x + 1. c Khả năng sinh sản (mj = số lượng số con cái non nớt trên mỗi con cái trong mỗi mùa sinh sản. Trong số 210 con trong đoàn hệ này, có 90 con là con cái.Peter và Rosemary Grant đã theo dõi một đàn gồm 210 con chim từ khi chúng nở vào năm 1978 cho đến năm 1991, lúc đó chỉ có 3 cá thể - tất cả đều là con đực - còn sống. Tất cả các loài chim sẻ xương rồng trên đảo đều được buộc dây để người Grant có thể nhận ra chúng là các cá thể (xem Hình 55. IB). Bảng sống của G. scandens cho thấy tỷ lệ tử vong cao trong năm đầu đời, sau đó giảm đáng kể trong vài năm trước khi tăng lên trong những năm sau đó. Dữ liệu về khả năng sinh sản chỉ ra rằng con cái có thể bắt đầu sinh sản khi được 1 tuổi và có thể tiếp tục sinh sản trong suốt cuộc đời của chúng. Tuy nhiên, khả năng sống sót và thành công trong chăn nuôi không chỉ tương quan với tuổi tác. Các quan sát khác về các điều kiện trên Isla Daphne cho thấy mối tương quan giữa khả năng sinh sản với lượng mưa, mà TABLE55.1 Bảng sống cho đoàn hệ Geospiza năm 1978 đã quét được trên Isla Daphne Lớp tuổi (năm) Số người sống sót Tỷ lệ sống sót3 Tỷ lệ tử vong6 Tỷ lệ sinh sản0 0-1 210 – 0,57 0,00 1-2 91 0,43 0,14 0,05 2-3 78 0,37 0,10 0,67 3-4 70 0,33 0,07 1,50 4-5 65 0,31 0,05 0,66 Lượng mưa tăng 5-6 62 0,30 0,32 5,50 6-7 42 0,20 0,45 0,69 Hạn hán 7-8 23 0,11 0,35 0,00 8-9 15 0,07 0,07 0,00 9-10 14 0,07 0,21 2,20 10-11 11 0,05 0,09 0,00 11-12 10 0,05 0,60 0,00 12-13 4 0,02 0,25 € ” 13 3 0,01 — — một người sống sót (IJ = tỷ lệ của nhóm thuần tập ban đầu (ở đây là 210 cá thể) sống sót đến độ tuổi x. b Tỷ lệ tử vong (d) = tỷ lệ các cá thể ở độ tuổi x chết trước khi đạt đến độ tuổi x + 1. c Khả năng sinh sản (mj = số lượng số con cái non nớt trên mỗi con cái trong mỗi mùa sinh sản. Trong số 210 con trong đoàn hệ này, có 90 con là con cái.b Tỷ lệ tử vong (d) = tỷ lệ số người ở độ tuổi x chết trước tuổi x + 1 . cKhả năng sinh sản (mj = số con cái non nớt trên mỗi con cái trong mùa sinh sản. Trong số 210 con trong đoàn hệ này, có 90 con là con cái.b Tỷ lệ tử vong (d) = tỷ lệ số người ở độ tuổi x chết trước tuổi x + 1 . cKhả năng sinh sản (mj = số con cái non nớt trên mỗi con cái trong mùa sinh sản. Trong số 210 con trong đoàn hệ này, có 90 con là con cái.

55.2 Các nhà sinh thái học nghiên cứu động thái dân số như thế nào? 1155 55.5 Đường cong sống sót Các nhà sinh thái học nhận ra ba loại đường cong sống sót chung. Lưu ý rằng số người sống sót đã được vẽ theo thang logarit. Ba loài cung cấp ví dụ thực tế về ba loại lịch sử cuộc sống. 1.000 100 03 03 o CO b 03 _Q E =5 (A) Đường cong khả năng sống sót sinh lý: Hầu hết các cá thể sống sót đến tuổi già. (B) Đường cong sống sót về mặt sinh thái: Các cá nhân phải đối mặt với nguy cơ tử vong thường xuyên ở mọi lứa tuổi. (C) Đường cong sống sót hợp lý của Matu: Hầu hết các cá nhân chết trẻ. Trẻ sơ sinh ở Galapagos thay đổi đáng kể từ năm này sang năm khác. Bảng sống này và các dữ liệu sinh thái khác, kết hợp với nhau, cho thấy rằng sự sống sót của chim trưởng thành và số lượng con non mà chúng có thể sinh ra phụ thuộc vào nguồn thức ăn sẵn có - tức là vào sản lượng hoa và quả xương rồng, có mối tương quan chặt chẽ với lượng mưa (xem Bảng 55.1). Nói tóm lại, dữ liệu bảng sống có thể hữu ích trong việc xác định các yếu tố sinh thái ảnh hưởng đến biến động dân số, ít nhất là trong thời gian ngắn. Lịch trình sinh sản rất khác nhau giữa các loài không chỉ vì các sinh vật khác nhau về số lượng con mà chúng có thể sinh ra mà còn vì chúng khác nhau về thời gian sinh sản. Trong khi voi cái G. scandens có thể bắt đầu sinh sản khi được 1 tuổi và trong điều kiện thuận lợi có thể sinh ra nhiều lứa mỗi mùa, voi châu Phi cái không sinh con cho đến khi chúng ít nhất 15 tuổi và thường chỉ sinh một con non sau mỗi 5 năm hoặc Vì thế. BẢNG SỐNG DỌC Vì không phải tất cả các loài đều có thể dễ dàng theo dõi theo thời gian nên một số bảng sống được xây dựng bằng cách lấy mẫu một quần thể tại một thời điểm. Những bảng sống này phù hợp với mọi lứa tuổi và do đó được gọi là bảng sống theo chiều dọc. Một cách để xây dựng bảng sống theo chiều dọc là ghi lại thông tin từ tập hợp người chết, một tập hợp các thi thể hoặc hóa thạch của các cá thể sống cùng nhau ở một địa điểm cụ thể tại một thời điểm nhất định. Tương tự, chẳng hạn, ngày sinh và ngày mất trên bia mộ trong nghĩa trang có thể được sử dụng để xây dựng bảng sống theo chiều dọc cho dân số loài người và để ước tính xác suất của họ ở các độ tuổi khác nhau. Tuổi (năm) 1 _ i _ i _ i _ i _ i _ i _ i _ i 01 2345678 Tuổi (năm) 1.000.000. 0 20 40 60 80 Đường cong tuổi (năm). Thông thường, đường cong tỷ lệ sống sót được xây dựng cho một nhóm giả định, thường gồm 1.000 cá thể, bằng cách vẽ đồ thị số

lượng cá thể dự kiến sẽ sống sót để đạt đến từng nhóm tuổi theo thang logarit. Các nhà sinh thái học đã nhận thấy rằng các đường cong sống sót có xu hướng có một trong ba hình dạng chung: Đường cong sống sót phản ánh các chiến lược lịch sử sự sống Việc xây dựng các bảng sống đã cho phép các nhà sinh thái học quan sát các mô hình lịch sử sự sống chung, phản ánh các giải pháp chung cho các thách thức sinh thái, trên nhiều loài sinh vật vô cùng đa dạng. Ví dụ, tỷ lệ cá thể sống sót qua mỗi giai đoạn cuộc đời (sống sót,lx) có thể được lấy từ bảng sống và được vẽ bằng đồ họa để xây dựng khả năng sống sót. Các loài có đường cong sống sót sinh lý có khả năng sống sót tổng thể cao cho đến tuổi trưởng thành nhưng giảm mạnh vào cuối đời (biểu diễn đồ họa là lõm; Hình 55. 5A). Các loài có đường cong sống sót này (chẳng hạn như con người, voi và nhiều loài động vật có vú lớn khác) thường có khả năng sinh sản thấp nhưng lại cung cấp sự chăm sóc của cha mẹ cho con cái, giúp giảm nguy cơ tử vong trong giai đoạn phát triển ban đầu.

1156 CHƯƠNG 55 Sinh thái quần thể â€¢ Các loài có đường cong sinh tồn sinh thái phải đối mặt với nguy cơ tử vong thường xuyên ở mọi lứa tuổi (biểu diễn đồ họa là tuyến tính; Hình 55.5 B). Nhiều loài chim thể hiện mô hình này. • Các loài có đường cong sống sót khi trưởng thành có khả năng sống sót thấp trong giai đoạn đầu đời và khả năng sống sót cao hơn khi chúng đạt đến độ tuổi trưởng thành (biểu diễn đồ họa là lồi; Hình 55. 5C). Các loài có đường cong sống sót này (chẳng hạn như hầu hết các loài côn trùng, động vật không xương sống ở biển và thực vật hàng năm) có xu hướng sinh nhiều con nhưng ít hoặc không có sự chăm sóc của cha mẹ. Những đường cong sống sót khác nhau này phản ánh sự khác biệt trong cách các sinh vật phân chia thời gian và năng lượng của chúng cho sự tăng trưởng, duy trì và sinh sản; cách một loài phân chia nguồn năng lượng của nó được gọi là chiến lược lịch sử cuộc sống của nó. Hiểu được những rủi ro mà các sinh vật phải đối mặt trong các giai đoạn khác nhau trong cuộc đời của chúng sẽ giúp làm rõ lý do tại sao lịch sử cuộc sống giữa các loài lại khác nhau. Mặc dù những chiến lược cơ bản này phần lớn được xác định về mặt di truyền và phân loại, nhưng các điều kiện môi trường khác nhau có thể ảnh hưởng đến các đặc điểm lịch sử cuộc sống. Hãy chứng kiến, ví dụ, số lượng con non do chim sẻ xương rồng sinh ra trong một năm phụ thuộc vào số lượng hoa và quả của cây xương rồng, do đó lại phụ thuộc vào lượng mưa sẵn có. RECAP Bảng sống có thể được xây dựng bằng cách theo dõi một nhóm cá nhân theo thời gian hoặc bằng cách ghi lại tuổi khi chết theo bảng sống dọc. Đường cong sống sót có thể được xây dựng bằng cách vẽ biểu đồ khả năng sống sót ở các độ tuổi khác nhau. Sự khác biệt về hình dạng của những đường cong này có thể làm sáng tỏ những khác biệt trong chiến lược lịch sử cuộc sống. â€¢ Bảng sống cung cấp những loại thông tin gì về dân số? Xem trang 1154-1155 và Bảng 55.1. Sự khác biệt giữa bảng sống theo chiều dọc và bảng sống theo nhóm là gì? Xem trang 1154-1155 â€¢ Mô tả ba loại đường cong sống sót. Xem trang 1155-1156 và Hình 55.5 Sự biến đổi môi trường ảnh hưởng đến khả năng sống sót và khả năng sinh sản. So sánh giữa các quần thể và loài cho thấy các mô hình khác nhau trong đặc điểm lịch sử cuộc sống, cho phép các sinh vật đối phó với các thách thức môi trường khác nhau. Điều kiện môi trường ảnh hưởng đến lịch sử cuộc sống như thế nào? Bởi vì nguồn lực và các yếu tố tử vong khác nhau rất nhiều giữa các môi trường nên các chiến lược lịch sử cuộc sống cũng khác nhau đáng kể. Ngược lại, những biến thể đó quyết định dân số có thể tăng trưởng nhanh như thế nào. Tỷ lệ sống sót và khả năng sinh sản quyết định tốc độ tăng trưởng của quần thể Để biết dân số có khả năng tăng trưởng như thế nào, các nhà sinh thái học có thể sử dụng dữ liệu bảng sống để tính tốc độ tăng trưởng bình quân đầu người của dân số, ký hiệu là r. Tốc độ tăng dân số là sự chênh lệch giữa tỷ lệ sinh bình quân đầu người (b) và tỷ lệ tử vong bình quân đầu người (id) (tạm thời bỏ qua vấn đề nhập cư và di cư). Nói cách khác, đó là tốc độ thay đổi trung bình về quy mô dân số của mỗi cá nhân trong một đơn vị thời gian.Nó được biểu thị bằng phương trình r = b-d (55.2) Nếu tỷ lệ sinh bình quân đầu người lớn hơn tỷ lệ tử vong bình quân đầu người thì r > 0 và dân số ngày càng tăng. Nếu tỷ lệ tử vong bình quân đầu người lớn hơn tỷ lệ sinh bình quân đầu người thì r < 0 và dân số đang giảm dần. Trạng thái cân bằng, r - 0, sẽ biểu thị một dân số ổn định, không tăng cũng không giảm. Giá trị tối đa của r (rmax) được gọi là tốc độ tăng nội tại của dân số. Nó phản ánh tốc độ tăng trưởng vốn có của sinh vật trong những điều kiện lý tưởng - nghĩa là không phụ thuộc vào bất kỳ hạn chế (môi trường) bên ngoài nào đối với sự gia tăng dân số. Một quần thể chỉ có thể đạt rmax trong một khoảng thời gian giới hạn, nếu có, vì những hạn chế về môi trường hầu như luôn tồn tại. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường Tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử đều bị ảnh hưởng bởi các yếu tố môi trường, do đó r thay đổi khi môi trường thay đổi. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng nhiều nhất bởi

các điều kiện môi trường bao gồm: â€¢ tuổi sinh sản lần đầu (thời gian thế hệ) â€¢ số lứa con trên mỗi con cái (số lần con cái sinh ra con cái) â€¢ số con trong mỗi lứa (số con cái) số con được sinh ra mỗi lần con cái sinh sản) Những đặc điểm này khác nhau không chỉ giữa các loài mà còn giữa các quần thể cùng loài. Cơ hội sinh sản của một số loài bị giới hạn ở một số địa điểm hoặc thời điểm nhất định trong năm, trong khi các loài và quần thể khác có thể sinh sản liên tục trong suốt vòng đời của chúng. Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm ướt. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.thì r < 0 và dân số đang giảm dần. Trạng thái cân bằng, r - 0, sẽ biểu thị một dân số ổn định, không tăng cũng không giảm. Giá trị tối đa của r (rmax) được gọi là tốc độ tăng nội tại của dân số. Nó phản ánh tốc độ tăng trưởng vốn có của sinh vật trong những điều kiện lý tưởng - nghĩa là không phụ thuộc vào bất kỳ hạn chế (môi trường) bên ngoài nào đối với sự gia tăng dân số. Một quần thể chỉ có thể đạt rmax trong một khoảng thời gian giới hạn, nếu có, vì những hạn chế về môi trường hầu như luôn tồn tại. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường Tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử đều bị ảnh hưởng bởi các yếu tố môi trường, do đó r thay đổi khi môi trường thay đổi. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng nhiều nhất bởi các điều kiện môi trường bao gồm: â€¢ tuổi sinh sản lần đầu (thời gian thế hệ) â€¢ số lứa con trên mỗi con cái (số lần con cái sinh ra con cái) â€¢ số con trong mỗi lứa (số con cái) số con được sinh ra mỗi lần con cái sinh sản) Những đặc điểm này khác nhau không chỉ giữa các loài mà còn giữa các quần thể cùng loài. Cơ hội sinh sản của một số loài bị giới hạn ở một số địa điểm hoặc thời điểm nhất định trong năm, trong khi các loài và quần thể khác có thể sinh sản liên tục trong suốt vòng đời của chúng. Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm ướt. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.thì r < 0 và dân số đang giảm dần. Trạng thái cân bằng, r - 0, sẽ biểu thị một dân số ổn định, không tăng cũng không giảm. Giá trị tối đa của r (rmax) được gọi là tốc độ tăng nội tại của dân số. Nó phản ánh tốc độ tăng trưởng vốn có của sinh vật trong những điều kiện lý tưởng - nghĩa là không phụ thuộc vào bất kỳ hạn chế (môi trường) bên ngoài nào đối với sự gia tăng dân số. Một quần thể chỉ có thể đạt rmax trong một khoảng thời gian giới hạn, nếu có, vì những hạn chế về môi trường hầu như luôn tồn tại. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường Tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử đều bị ảnh hưởng bởi các yếu tố môi trường, do đó r thay đổi khi môi trường thay đổi. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng nhiều nhất bởi các điều kiện môi trường bao gồm: â€¢ tuổi sinh sản lần đầu (thời gian thế hệ) â€¢ số lứa con trên mỗi con cái (số lần con cái sinh ra con cái) â€¢ số con trong mỗi lứa (số con cái) số con được sinh ra mỗi lần con cái sinh sản) Những đặc điểm này khác nhau không chỉ giữa các loài mà còn giữa các quần thể cùng loài. Cơ hội sinh sản của một số loài bị giới hạn ở một số địa điểm hoặc thời điểm nhất định trong năm, trong khi các loài và quần thể khác có thể sinh sản liên tục trong suốt vòng đời của chúng. Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong

mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm ướt. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.Một quần thể chỉ có thể đạt rmax trong một khoảng thời gian giới hạn, nếu có, vì những hạn chế về môi trường hầu như luôn tồn tại. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường Tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử đều bị ảnh hưởng bởi các yếu tố môi trường, do đó r thay đổi khi môi trường thay đổi. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng nhiều nhất bởi các điều kiện môi trường bao gồm: â€¢ tuổi sinh sản lần đầu (thời gian thế hệ) â€¢ số lứa con trên mỗi con cái (số lần con cái sinh ra con cái) â€¢ số con trong mỗi lứa (số con cái) số con được sinh ra mỗi lần con cái sinh sản) Những đặc điểm này khác nhau không chỉ giữa các loài mà còn giữa các quần thể cùng loài. Cơ hội sinh sản của một số loài bị giới hạn ở một số địa điểm hoặc thời điểm nhất định trong năm, trong khi các loài và quần thể khác có thể sinh sản liên tục trong suốt vòng đời của chúng. Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm và ấm áp. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.Một quần thể chỉ có thể đạt rmax trong một khoảng thời gian giới hạn, nếu có, vì những hạn chế về môi trường hầu như luôn tồn tại. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường Tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử đều bị ảnh hưởng bởi các yếu tố môi trường, do đó r thay đổi khi môi trường thay đổi. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng nhiều nhất bởi các điều kiện môi trường bao gồm: â€¢ tuổi sinh sản lần đầu (thời gian thế hệ) â€¢ số lứa con trên mỗi con cái (số lần con cái sinh ra con cái) â€¢ số con trong mỗi lứa (số con cái) số con được sinh ra mỗi lần con cái sinh sản) Những đặc điểm này khác nhau không chỉ giữa các loài mà còn giữa các quần thể cùng loài. Cơ hội sinh sản của một số loài bị giới hạn ở một số địa điểm hoặc thời điểm nhất định trong năm, trong khi các loài và quần thể khác có thể sinh sản liên tục trong suốt vòng đời của chúng. Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm ướt. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây

nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm ướt. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.Nhiều loài hoa dại sa mạc chỉ phát triển và ra hoa trong mùa mưa xuân và chúng có thể không sinh sản được trong những năm không đủ lượng mưa. Ngược lại, một số cây nho nhiệt đới ra hoa liên tục trong môi trường rừng nhiệt đới ẩm ướt. Những loài có thể sinh sản nhiều lần trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng là những loài lặp đi lặp lại {item, "repeat"; pario, "beget"). Các loài semelparous (semel , "một lần") chỉ sinh sản một lần (Hình 55.6). Nói chung, các loài semelparous sinh ra nhiều con trong một lứa hơn các loài lặp lại trong suốt cuộc đời của chúng; do đó, tính tương đồng đôi khi được gọi là "vụ nổ lớn" sinh sản. Semelparity là điển hình của những sinh vật không có lợi thế sinh tồn lớn khi đến tuổi trưởng thành; nó bao gồm một số loài cá, nhiều loài côn trùng và tất cả các loại cây hàng năm. Ngược lại, sự lặp lại là điển hình của các sinh vật có cơ hội sống sót tăng lên khi chúng đạt đến độ trưởng thành. Ví dụ, do điều kiện môi trường trong tổ của các loài côn trùng có tập tính xã hội như ong mật và kiến rất ổn định nên sự lặp lại là quy luật giữa các loài này; một số ong chúa sống từ 10 năm trở lên và sinh sản trong suốt cuộc đời trưởng thành của chúng.

55.4 Yếu tố nào hạn chế mật độ dân số? 1157 Orgyia antiqua 55.6 Sinh sản Big Bang Các loài bán sinh chỉ sinh sản một lần và đầu tư rất nhiều năng lượng vào việc tạo ra số lượng con cái tối đa. Bướm đêm bụi cỏ cái không bay mà ở lại với những cái kén rỗng, được gắn vào cây là nguồn thức ăn ở giai đoạn sâu bướm. Con cái đứng yên đẻ một số lượng lớn trứng rồi chết. Khi trứng nở vào mùa xuân năm sau, ấu trùng được bao quanh bởi những tán lá mà chúng có thể ăn được. Các đặc điểm lịch sử cuộc sống bị ảnh hưởng bởi các tương tác giữa các loài. Việc săn mồi và các tương tác khác giữa các loài có thể ảnh hưởng đến chiến lược lịch sử cuộc sống theo nhiều cách. Ví dụ, một số quần thể cá bảy màu (Poecilia reticulata) ở Trinidad sống ở các dòng suối nơi chúng bị các loài cá lớn hơn tấn công và ăn thịt. Nhưng một số dòng suối có thác nước mà loài cá săn mồi không thể vượt qua được. Cá bảy màu sống ở khu vực không có động vật ăn thịt ở thượng nguồn từ những thác nước đó có tỷ lệ tử vong thấp hơn cá bảy màu bên dưới thác. Để xem liệu nguy cơ bị động vật ăn thịt ăn thịt có ảnh hưởng đến chiến lược lịch sử cuộc sống của những con cá bảy màu này hay không, David Reznick và các đồng nghiệp đã thu thập cá bảy màu từ các địa điểm có mức độ săn mồi cao và mức độ săn mồi thấp rồi nuôi chúng trong phòng thí nghiệm. Một số cá bảy màu từ mỗi nhóm được cung cấp thức ăn dồi dào và những con khác được cung cấp thức ăn hạn chế để mô phỏng sự thay đổi mà loài cá thường gặp ở dòng quê hương của chúng. Trong phòng thí nghiệm, nơi không có động vật ăn thịt nào hiện diện, cá bảy màu từ các địa điểm có mức độ săn mồi cao trưởng thành sớm hơn, sinh sản thường xuyên hơn và sinh ra nhiều con hơn trong mỗi lứa so với cá bảy màu từ các địa điểm có mức độ săn mồi thấp, bất kể chúng nhận được bao nhiêu thức ăn. Các nhà điều tra kết luận rằng loài săn mồi đã chọn lọc để sinh sản sớm và thường xuyên. RECAP (55.3 Sự khác biệt giữa tỷ lệ sinh và tỷ lệ tử cung cấp ước tính về tỷ lệ tăng trưởng bình quân đầu người của dân số, hay r. Tỷ lệ đó bị ảnh hưởng mạnh mẽ bởi chiến lược lịch sử cuộc sống của dân số, do đó chiến lược này lại ảnh hưởng rất lớn đến phụ thuộc vào điều kiện môi trường. â€¢ Cho một số ví dụ về các đặc điểm lịch sử cuộc sống thay đổi theo điều kiện môi trường. Xem trang 1156 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa lặp lại và bán đồng đẳng. Xem trang 1156 â€¢ Sự săn mồi có thể ảnh hưởng như thế nào đến sự tiến hóa của Xem trang 1157 Ở bất kỳ loài nào, các yếu tố môi trường có thể ảnh hưởng khác nhau đến sự phát triển của quần thể ở những nơi khác nhau và vào những thời điểm khác nhau. Năm 1911, L. O. Howard, nhà côn trùng học trưởng của Bộ Nông nghiệp Hoa Kỳ, ước tính rằng, nếu tất cả con cái của chúng sống sót, một cặp ruồi bắt đầu sinh sản vào ngày 15 tháng 4 sẽ tạo ra một quần thể của 5.598.720.000.000 người lớn tính đến ngày 10 tháng 9 cùng năm.Các nhà côn trùng học khác không đồng ý với tính toán của Howard - họ đưa ra

con số cao hơn nhiều. Với khả năng sinh sản đáng kinh ngạc như vậy, rõ ràng có những lực tác động đang hạn chế sự phát triển của quần thể ruồi (và quần thể của mọi sinh vật khác). Tất cả các quần thể đều có tiềm năng tăng trưởng theo cấp số nhân Khi số lượng cá thể trong quần thể tăng lên, số lượng cá thể sinh sản cũng tăng lên, do đó số lượng cá thể mới được thêm vào trên một đơn vị thời gian tăng nhanh, mặc dù tốc độ tăng bình quân đầu người không đổi. Nếu số sinh và tử xảy ra liên tục với tốc độ không đổi thì đồ thị quy mô dân số theo thời gian sẽ tạo thành một đường cong hướng lên liên tục (Hình 55.7). Mô hình này được gọi là tăng trưởng theo cấp số nhân. Về mặt toán học, sự thay đổi số lượng cá thể N trong khoảng thời gian T có thể được biểu thị dưới dạng AN/AT trong đó A là biểu diễn toán học cho "thay đổi trong." Tỷ lệ giữa N và T có thể được biểu thị bằng mức đóng góp trung bình của mỗi cá thể vào tăng trưởng dân số r (hãy nhớ trong Công thức 55.2 rằng r = b-d) nhân với số lượng cá thể trong quần thể. Về mặt toán học. AN AT = rN Sử dụng ký hiệu của phép tính vi phân, trong trường hợp này chỉ đơn giản chỉ ra rằng khoảng thời gian được biểu thị bằng A là ngắn, phương trình này có thể được biểu thị dưới dạng dN dT = rN (55.3)





1158 CHƯƠNG 55 Sinh thái dân số Năm 1963-1964, sau một thời gian nguồn cung lương thực giảm sút, một mùa đông lạnh giá bất thường đã gây ra sự sụt giảm dân số. 55.7 Tăng trưởng dân số theo cấp số nhân có thể dẫn đến sự sụt giảm dân số Đàn tuần lộc được đưa vào đảo St. Matthew đã trải qua những điều kiện thuận lợi và tăng trưởng theo cấp số nhân trong nhiều năm. Một mùa đông lạnh giá thảm khốc đã gây ra sự suy giảm dân số và cuối cùng dẫn đến cái chết của toàn bộ dân số. 0^0 st Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 55.2 Tuổi thọ tăng trưởng dân số theo cấp số nhân 0e.com/at55.2 Thuật ngữ dN / dT là tốc độ thay đổi quy mô dân số theo thời gian và biểu thức rN đôi khi được gọi là tiềm năng sinh học của dân số. Một số quần thể có thể tăng trưởng với tốc độ gần bằng tiềm năng sinh học của chúng, nhưng chỉ trong thời gian ngắn. Trong suốt 20 năm sau khi chúng được giới thiệu, số lượng tuần lộc được mô tả ở phần mở đầu của chương này đã tăng theo cấp số nhân, như được thấy trong Hình 55.7. Khi đàn lần đầu tiên được du nhập, nó có môi trường sống rộng rãi, thức ăn dồi dào và không có động vật ăn thịt nên không có gì hạn chế sự phát triển của quần thể. Điều kiện khí hậu thuận lợi cũng cho phép dân số tăng theo cấp số nhân. Sự thay đổi đột ngột về điều kiện khí hậu - tuyết dày khiến việc tìm kiếm thức ăn trở nên khó khăn - là yếu tố chính dẫn đến sự suy giảm quần thể. Mặc dù vụ tai nạn xảy ra do điều kiện thời tiết khắc nghiệt bất thường, nhưng tình trạng thể chất tương đối kém của tuần lộc trong đàn, do địa y vốn là nguồn thức ăn chính của chúng quá đông đúc và chăn thả quá mức, đã góp phần gây ra tỷ lệ tử vong lớn. Đi tới Media Clip 55.1 Tiềm năng sinh học của đời sống dân số 0e.com/mc55. 1 Tăng trưởng logistic xảy ra khi dân số đạt đến khả năng chịu tải của nó Không có dân số thực tế nào có thể duy trì tốc độ tăng trưởng theo cấp số nhân trong thời gian rất dài. Khi mật độ quần thể tăng lên, các nguồn tài nguyên mà nó yêu cầu - chẳng hạn như thức ăn, nơi làm tổ và nơi trú ẩn - sẽ cạn kiệt. Trong trường hợp không có đủ nguồn lực để duy trì nhiều cá nhân hơn, tỷ lệ sinh giảm và tỷ lệ tử vong tăng. Bất kỳ môi trường nhất định nào cũng chỉ có đủ nguồn lực để hỗ trợ vô thời hạn cho một số lượng hữu hạn các cá thể của một loài. im (\ Tăng trưởng dân số chững lại theo thời gian (tuần) 55.8 Mức tăng trưởng dân số logistic Trong một môi trường có nguồn lực hạn chế, dân số thường ngừng tăng trưởng theo cấp số nhân trước khi đạt đến khả năng chịu đựng của môi trường (K). Dữ liệu ở đây được ghi lại từ a quần thể bọ cánh cứng răng cưa trong phòng thí nghiệm được duy trì với nguồn cung cấp thực phẩm liên tục, đây là mô hình tăng trưởng hậu cần điển hình, tạo thành một đường cong hình chữ S. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 55.3 Tăng trưởng dân số logistic Lifel 0e.com/at55.3 Số lượng cá thể đó, được gọi là sức chịu đựng của môi trường (K), là một hàm số của các nguồn tài nguyên của nó. Sự tăng trưởng của dân số thường chậm lại khi mật độ của nó đạt đến khả năng chịu đựng của môi trường.Một dân số có mức tăng trưởng giảm dần khi nguồn tài nguyên trở nên khan hiếm hơn sẽ hiển thị một mô hình gọi là tăng trưởng hậu cần, trong đó biểu đồ quy mô dân số theo thời gian tạo thành một đường cong hình chữ S. Hình 55.8 cho thấy mô hình tăng trưởng này ở một quần thể bọ cánh cứng trong phòng thí nghiệm được duy trì với nguồn cung cấp thức ăn liên tục. Để tạo đường cong tăng trưởng logistic hình chữ S từ phương trình tăng trưởng theo cấp số nhân, chúng tôi thêm một thuật ngữ, K-N K. Đại lượng này thể hiện mức giảm tăng trưởng dân số do sử dụng tài nguyên sẵn có và được gọi là sức cản của môi trường. Chừng nào quy mô dân số còn nhỏ hơn khả năng chuyên chở (tức là N < K), thì chỉ một phần tài nguyên sẵn có đang được sử dụng. Tuy nhiên, khi quy mô dân số đạt đến khả năng chuyên chở, phần nguồn lực sẵn có cho bất kỳ cá thể mới nào sẽ trở nên nhỏ hơn. Hàm ý là mỗi cá thể được thêm vào quần thể sẽ làm giảm mức tăng trưởng dân số bằng nhau. Do đó, tốc độ thay đổi quy mô quần thể theo thời gian = tiềm năng sinh học x sức đề kháng của môi trường hoặc theo thuật ngữ toán học. dN dT = rNx K-N K (55.4) Tăng trưởng dân số sẽ dừng khi N = K vì tại thời điểm đó, K - N = 0, do đó (K - N)/K = 0, và do đó dN/dT = 0 và dân số vẫn giữ nguyên ở một kích thước không đổi. Đi tới Hoạt động 55.1 Vòng đời tăng trưởng dân số logistic 0e.com/ac55. 1

55.4 Yếu tố nào hạn chế mật độ dân số? 1159 /"-strategists /(-strategists HABITAT Có thể sống ở nhiều môi trường sống. Khả năng chịu đựng cao đối với cả sự bất ổn của môi trường và nguồn tài nguyên chất lượng thấp. SINH LÝ Phôi phát triển nhanh, trưởng thành nhanh đến tuổi sinh sản, kích thước cơ thể nhỏ. CHIẾN LƯỢC SINH SẢN Giao phối ngẫu nhiên . Sinh sản một lần (semelparity) dẫn đến số lượng con cháu lớn. Ít hoặc không có sự đầu tư của cha mẹ vào mỗi con con. SỰ SỐNG SÓT Vòng đời ngắn, tỷ lệ tử vong không phụ thuộc vào mật độ, điển hình là đường cong sống sót trưởng thành (xem Hình 55.4). sự gia tăng dân số kéo theo sự sụt giảm dân số theo chu kỳ hoặc theo mùa. kích thước. CHIẾN LƯỢC SINH SẢN Lựa chọn bạn

tình, liên kết cặp. Sinh sản nhiều lần (iteroparity), mỗi lần sinh ra ít con. Sự đầu tư lớn của cha mẹ vào mỗi đứa con. SỰ SỐNG SỐNG Tuổi thọ cao, tỷ lệ tử vong phụ thuộc vào mật độ, đường cong sống sót sinh lý hoặc sinh thái điển hình (xem Hình 55.4). BIẾN ĐỘNG DÂN SỐ Tăng trưởng dân số tăng chậm ổn định và chững lại ở mức công suất (K). VÍ DỤ Cây sồi, chim xanh, gấu bắc cực Sự gia tăng dân số có thể bị hạn chế bởi các yếu tố phụ thuộc vào mật độ hoặc không phụ thuộc vào mật độ Khi nguồn tài nguyên bị hạn chế, việc bổ sung thêm nhiều cá thể vào quần thể có nguy cơ khiến mọi việc trở nên tồi tệ hơn đối với mọi người. Các yếu tố có ảnh hưởng đến quy mô dân số tăng tỷ lệ thuận với mật độ dân số được gọi là yếu tố điều hòa phụ thuộc vào mật độ. Những yếu tố này bao gồm: â€¢ Cung cấp thực phẩm. Khi dân số tăng lên, nó có thể cạn kiệt nguồn cung cấp thực phẩm, làm giảm lượng thực phẩm có sẵn cho mỗi cá nhân. Dinh dưỡng kém sau đó có thể làm tăng tỷ lệ tử vong hoặc giảm tỷ lệ sinh. ™ Động vật ăn thịt có thể bị thu hút bởi những khu vực có mật độ con mồi cao. Nếu những kẻ săn mồi bắt được một tỷ lệ lớn hơn quần thể con mồi so với khi quần thể đó còn nhỏ thì tỷ lệ tử vong của quần thể con mồi sẽ tăng lên. “Mầm bệnh có thể lây lan dễ dàng hơn ở những quần thể đông đúc hơn so với những quần thể có ít cá thể trên một đơn vị diện tích, dẫn đến tỷ lệ tử vong tăng lên. Tuy nhiên, không phải tất cả các yếu tố làm thay đổi quy mô dân số đều hoạt động theo cách phụ thuộc vào mật độ. Một thời kỳ cực lạnh hoặc một cơn bão đặc biệt mạnh có thể giết chết một tỷ lệ lớn các cá thể trong quần thể bất kể mật độ quần thể; một sự kiện như vậy không phụ thuộc vào mật độ. Các yếu tố phi sinh học có xu hướng hoạt động theo cách không phụ thuộc vào mật độ, trong khi các yếu tố sinh học (chẳng hạn như nguồn cung cấp thực phẩm) có xu hướng phụ thuộc vào mật độ. Để một quá trình sinh thái điều chỉnh quy mô dân số (tức là duy trì dân số ở một mức nhất định),nó phải thể hiện sự phụ thuộc vào mật độ sao cho một số loại phản hồi tiêu cực được áp dụng khi dân số tăng lên. 55.9 Hai chiến lược lịch sử cuộc sống Các loài có lịch sử cuộc sống nhằm đạt được tốc độ tăng dân số tối đa có thể được gọi là chiến lược gia r; những loài có động thái quần thể bị giới hạn bởi khả năng chịu đựng là /(- các nhà chiến lược. Lịch sử cuộc sống của hầu hết các loài kết hợp các yếu tố của cả hai chiến lược. Các yếu tố điều hòa quần thể khác nhau dẫn đến các chiến lược lịch sử cuộc sống khác nhau. Các loài khác nhau về khả năng sinh sản cũng như khả năng sinh sản. mức độ mà chúng dễ bị tổn thương trước các yếu tố tử vong phụ thuộc vào mật độ và mật độ. Một số biến đổi trong đặc điểm lịch sử cuộc sống dường như là kết quả của sự thích nghi với các điều kiện môi trường sống khác nhau. Nói chung, môi trường sống không thể đoán trước có liên quan đến khả năng sinh sản cao và tỷ lệ nội tại cao tương ứng tăng lên khi sinh vật tận dụng tối đa các cơ hội hiếm có để sinh sản. Ngược lại, môi trường sống có thể dự đoán được, nơi sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Các loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là r- chiến lược gia và những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại sao9 Hai chiến lược lịch sử cuộc sống Những loài có lịch sử cuộc sống nhằm đạt được tốc độ tăng dân số tối đa có thể được gọi là chiến lược gia r; những loài có động thái quần thể bị giới hạn bởi khả năng chịu đựng là /(- các nhà chiến lược. Lịch sử cuộc sống của hầu hết các loài kết hợp các yếu tố của cả hai chiến lược. Các yếu tố điều hòa quần thể khác nhau dẫn đến các chiến lược lịch sử cuộc

sống khác nhau. Các loài khác nhau về khả năng sinh sản cũng như khả năng sinh sản. mức độ mà chúng dễ bị tổn thương trước các yếu tố tử vong phụ thuộc vào mật độ và mật độ. Một số biến đổi trong đặc điểm lịch sử cuộc sống dường như là kết quả của sự thích nghi với các điều kiện môi trường sống khác nhau. Nói chung, môi trường sống không thể đoán trước có liên quan đến khả năng sinh sản cao và tỷ lệ nội tại cao tương ứng tăng lên khi sinh vật tận dụng tối đa các cơ hội hiếm có để sinh sản. Ngược lại, môi trường sống có thể dự đoán được, nơi sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Các loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là r- chiến lược gia và những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại sao9 Hai chiến lược lịch sử cuộc sống Những loài có lịch sử cuộc sống nhằm đạt được tốc độ tăng dân số tối đa có thể được gọi là chiến lược gia r; những loài có động thái quần thể bị giới hạn bởi khả năng chịu đựng là /(- các nhà chiến lược. Lịch sử cuộc sống của hầu hết các loài kết hợp các yếu tố của cả hai chiến lược. Các yếu tố điều hòa quần thể khác nhau dẫn đến các chiến lược lịch sử cuộc sống khác nhau. Các loài khác nhau về khả năng sinh sản cũng như khả năng sinh sản. mức độ mà chúng dễ bị tổn thương trước các yếu tố tử vong phụ thuộc vào mật độ và mật độ. Một số biến đổi trong đặc điểm lịch sử cuộc sống dường như là kết quả của sự thích nghi với các điều kiện môi trường sống khác nhau. Nói chung, môi trường sống không thể đoán trước có liên quan đến khả năng sinh sản cao và tỷ lệ nội tại cao tương ứng tăng lên khi sinh vật tận dụng tối đa các cơ hội hiếm có để sinh sản. Ngược lại, môi trường sống có thể dự đoán được, nơi sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Các loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là r- chiến lược gia và những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại saoCác

yếu tố điều hòa quần thể khác nhau dẫn đến các chiến lược lịch sử vòng đời khác nhau. Các loài khác nhau về khả năng sinh sản cũng như mức độ dễ bị tổn thương trước các yếu tố tử vong phụ thuộc vào mật độ và mật độ. Một số biến thể trong đặc điểm lịch sử cuộc sống này dường như là kết quả của sự thích nghi với các điều kiện môi trường sống khác nhau. Nói chung, môi trường sống không thể đoán trước có liên quan đến khả năng sinh sản cao và tốc độ gia tăng nội tại cao tương ứng khi các sinh vật tận dụng tối đa các cơ hội hiếm có để sinh sản. Ngược lại, môi trường sống có thể dự đoán được, nơi các sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép đạt được tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là loài chiến lược r, và những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại saoCác yếu tố điều hòa quần thể khác nhau dẫn đến các chiến lược lịch sử vòng đời khác nhau. Các loài khác nhau về khả năng sinh sản cũng như mức độ dễ bị tổn thương trước các yếu tố tử vong phụ thuộc vào mật độ và mật độ. Một số biến thể trong đặc điểm lịch sử cuộc sống này dường như là kết quả của sự thích nghi với các điều kiện môi trường sống khác nhau. Nói chung, môi trường sống không thể đoán trước có liên quan đến khả năng sinh sản cao và tốc độ gia tăng nội tại cao tương ứng khi các sinh vật tận dụng tối đa các cơ hội hiếm có để sinh sản. Ngược lại, môi trường sống có thể dự đoán được, nơi các sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép đạt được tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là loài chiến lược r, và những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại saotrong đó các sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép đạt được tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là loài chiến lược r, và những loài có chiến lược lịch sử

cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại saotrong đó các sinh vật có xác suất sinh sản thành công cao, có liên quan đến khả năng sinh sản thấp và r thấp. Những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép đạt được tốc độ gia tăng nội tại cao được gọi là loài chiến lược r, và những loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép chúng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của chúng được gọi là chiến lược gia K (Hình 55.9). Tuy nhiên, hãy nhớ rằng những phạm trù này không phải là tuyệt đối; nhiều loài nằm trong phạm vi liên tục giữa hai chiến lược này. Đối với các nhà chiến lược r-, cuộc sống là không chắc chắn. Các cá thể có xu hướng chỉ sinh sản một lần và sinh ra số lượng lớn con cái. Nói chung, họ có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau. Các nhà chiến lược K thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được, tồn tại lâu dài và sinh sản nhiều lần; số lượng con cái nhỏ hơn của chúng có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Các nhà chiến lược K có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên của họ và ít chấp nhận sự thay đổi về chất lượng tài nguyên. Các chiến lược lịch sử cuộc sống có thể phát triển được gợi ý bởi mối tương quan di truyền giữa các tập hợp đặc điểm lịch sử cuộc sống. Những mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại saoNhững mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại saoNhững mối tương quan di truyền như vậy ngụ ý sự lựa chọn đồng thời trên hai hoặc nhiều đặc điểm trong lịch sử cuộc sống hoặc mối liên kết giữa các gen mã hóa những đặc điểm đó. Ví dụ, trên các chủng Drosophila melanogaster, tỷ lệ tăng nội tại cao có tương quan với khả năng sinh sản trong điều kiện thiếu đói và với khả năng phát triển trên nhiều môi trường khác nhau trong phòng thí nghiệm - cả hai đều phù hợp với chiến lược r dung nạp được nhiều nguồn lực và điều kiện khác nhau. Một số yếu tố sinh thái giải thích loài mật độ quần thể đặc trưng Các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và không phụ thuộc vào mật độ có thể giải thích quần thể tăng hay giảm như thế nào, nhưng chúng không giải thích được tại sao

HABITAT
Can inhabit a broad range of habitats. High tolerance for both environmental instability and low-quality resources.

PHYSIOLOGY
Rapid embryonic development, rapid maturation to reproductive age, small body size.

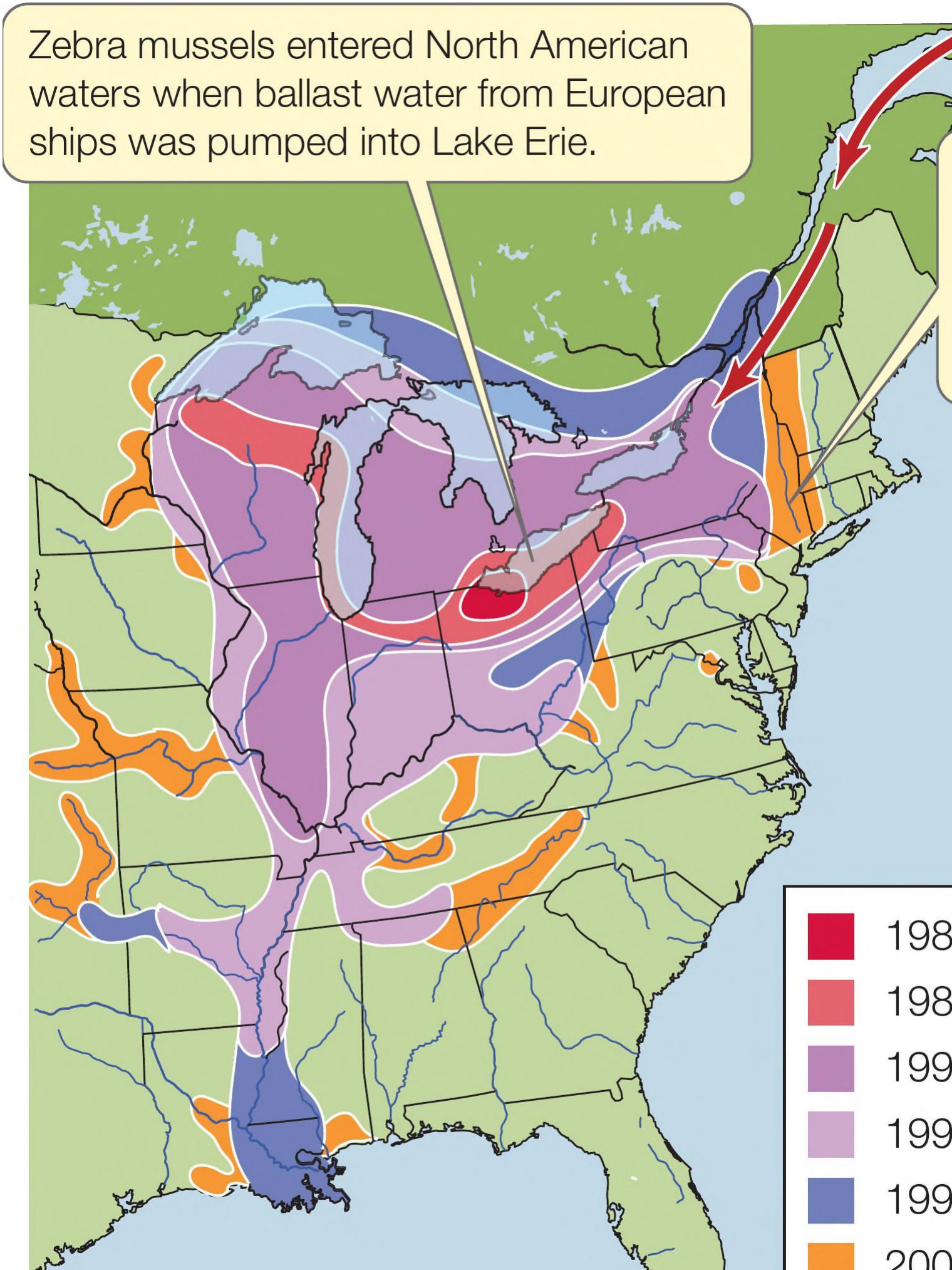
REPRODUCTIVE STRATEGY
Random mating. Reproduce once (semelparity) resulting in a large number of offspring. Little or no parental investment in each offspring.

SURVIVORSHIP
Short life span, density-independent mortality, typically a maturational survivorship curve (see Figure 55.4).

POPULATION FLUCTUATION
Short periods of exponential population growth followed by periodic or seasonal population crashes.

1160 CHƯƠNG 55 Quần thể Sinh thái học Vẹm ngựa vằn xâm nhập vào vùng biển Bắc Mỹ khi nước dằn từ các tàu châu Âu được bơm vào Hồ Erie. Dreissena polymorpha 55.10 Các quần thể mới được du nhập có thể phát triển nhanh chóng Từ năm 1988 đến năm 2009, phạm vi của vẹm ngựa vằn ở miền đông Bắc Mỹ đã tăng theo cấp số nhân, thông qua sự gia tăng dân số nhanh chóng cũng như do sự vận chuyển vô tình trên sà lan di chuyển giữa các tuyến đường thủy. Vẹm cái có thể đẻ hơn 1 triệu quả trứng trong một mùa và ở Bắc Mỹ loài này có rất ít động vật săn mồi tự nhiên. Con người có thể vô tình vận chuyển ấu trùng vẹm ngựa vằn từ vùng nước này sang vùng nước khác trên thuyền đánh cá và các phương tiện thủy khác, và trong những năm gần đây loài gây hại xâm lấn này đã bắt đầu xuất hiện ở các hồ và suối ở miền Tây nước Mỹ. một số loài phổ biến trong khi những loài khác lại hiếm - đó là lý do tại sao mật độ đặc trưng của các loài lại khác nhau. Nhiều yếu tố giải thích tại sao mật độ quần thể điển hình lại khác nhau rất nhiều giữa các loài, nhưng ba trong số các yếu tố này có ảnh hưởng đặc biệt: “Các loài sử dụng nguồn tài nguyên dồi dào thường đạt mật độ quần thể cao hơn các loài sử dụng nguồn tài nguyên khan hiếm. Do đó, tính trung bình, ruồi giấm Drosophila melanogaster, loài ăn nấm men và các vi khuẩn khác có trên bất kỳ loại trái cây thối nào, đạt mật độ quần thể cao hơn đáng kể so với các loài ruồi giấm khác ăn vi khuẩn tìm thấy trên các loại trái cây cụ thể. • Những loài có kích thước cơ thể nhỏ thường có mật độ quần thể cao hơn những loài có kích thước cơ thể lớn. Nhìn chung, mật độ dân số giảm khi kích thước cơ thể tăng lên vì tính theo đầu người, những cá thể nhỏ cần ít năng lượng hơn để tồn tại so với những cá thể lớn. â€¢ Tổ chức xã hội phức tạp có thể tạo điều kiện cho mật độ dân số cao. Các loài có tính xã hội cao, bao gồm kiến, mối và con người, có thể đạt được mật độ dân số cao đáng kể. Một số loài mới được du nhập đạt mật độ quần thể cao. Các loài được du nhập vào một khu vực mới, nơi không có động vật săn mồi và mầm bệnh thông thường, đôi khi đạt mật độ quần thể cao hơn nhiều so với mật độ quần thể trong phạm vi bản địa của chúng. Đôi khi mật độ dân số cao này chỉ là tạm thời; những mật độ này giảm nếu và khi các yếu tố tử vong mới gây ảnh hưởng. Tuy nhiên, trong trường hợp không có các yếu tố như vậy, các quần thể trong môi trường sống mới thuộc địa có thể vẫn dày đặc đến mức các loài du nhập trở thành một vấn đề lớn đối với các loài bản địa. Quần thể vẹm ngựa vằn (Dreissena polymorpha) ở Bắc Mỹ chứng tỏ tốc độ phát triển của các quần thể mới du nhập. Vẹm ngựa vằn xuất hiện lần đầu tiên ở Hồ St. Clair, giữa Hồ Erie và Hồ Huron, vào năm 1988. Có lẽ chúng được vận chuyển đến đó từ Châu Âu trong nước dằn của các tàu chở hàng xuyên đại dương. Chúng lây lan nhanh chóng và ngày nay chiếm phần lớn diện tích của Ngũ Đại Hồ và hệ thống thoát nước của sông Mississippi (Hình 55.10), đạt mật độ lên tới 400.000 cá thể trên một mét vuông ở một số nơi.Bởi vì chúng bám vào bất kỳ chất nền ổn định nào dưới nước, vẹm ngựa vằn có thể che phủ đáy thuyền và làm tắc nghẽn các cửa hút nước của thành phố cũng như đường ống của nhà máy điện. Chúng thậm chí còn định cư trên các sinh vật thủy sinh khác, gây ra vấn đề cho trai bản địa. Mật độ cao như vậy không bao giờ được tìm thấy ở châu Âu bản địa của chúng, nơi có hơn 100 loài động vật ăn thịt và ký sinh trùng giúp kiểm soát mật độ quần thể vẹm ngựa vằn. Lịch sử tiến hóa có thể giải thích sự phong phú của loài Ba yếu tố chính giải thích sự thay đổi mật độ quần thể không thể giải thích tất cả sự khác biệt về sự phong phú của loài. Ví dụ, mặc dù linh sam Douglas (Pseudotsuga menziesii) và sequoias khổng lồ (Sequoiadendron giganteum) đều là những cây lớn sử dụng cùng nguồn năng lượng (ánh sáng mặt trời) và chất dinh dưỡng (đất), linh sam Douglas có rất nhiều ở khắp miền tây Bắc Mỹ, trong khi sequoia khổng lồ lại có giới hạn ở một vài khu rừng ở Sierra Nevada. Tương tự, mỗi loài trong số một số loài cá con sa mạc (chi Cyprinodon) chỉ sống trong một con suối duy nhất ở Thung lũng Chết, California, trong khi cá vược miệng nhỏ (Microp terus dolomieu) có thể được tìm thấy ở nhiều sông hồ ở phía đông Bắc Mỹ. Để giải thích những khác biệt này, điều quan trọng là phải biết không chỉ hệ sinh thái đương đại của những sinh vật này mà còn cả lịch sử tiến hóa của chúng. Như đã mô tả ở Chương 23, một loài mới có thể hình thành theo nhiều cách. Các loài phát sinh do thể đa bội hoặc do các sự kiện sáng lập chắc chắn sẽ bắt đầu với một quần thể địa phương rất nhỏ. Các loài cá nhộng sa mạc dường như đã tiến hóa một cách biệt lập khi tình trạng khô cằn ngày càng tăng ở Thung lũng Chết trong 50.000 năm qua đã khiến các quần thể liên tục tách rời nhau. Ngược lại, khi một loài đang trên đà tuyệt chủng (như có thể xảy ra với loài sequoia khổng lồ), phạm vi của nó sẽ co lại cho đến khi biến mất khi cá thể cuối cùng chết.trong khi cá vược miệng nhỏ (Microp terus dolomieu) có thể được tìm thấy ở nhiều sông hồ ở miền đông Bắc Mỹ. Để giải thích những khác biệt này, điều quan trọng là phải biết không chỉ hệ sinh thái đương đại của những sinh vật này mà còn cả lịch sử tiến hóa của chúng. Như đã mô tả ở Chương 23, một loài mới có thể hình thành theo nhiều cách. Các loài phát sinh do thể đa bội hoặc do các sự kiện sáng lập chắc chắn sẽ bắt

đầu với một quần thể địa phương rất nhỏ. Các loài cá nhộng sa mạc dường như đã tiến hóa một cách biệt lập khi tình trạng khô cằn ngày càng tăng ở Thung lũng Chết trong 50.000 năm qua đã khiến các quần thể liên tục tách rời nhau. Ngược lại, khi một loài đang trên đà tuyệt chủng (như có thể xảy ra với loài sequoia khổng lồ), phạm vi của nó sẽ co lại cho đến khi biến mất khi cá thể cuối cùng chết.trong khi cá vược miệng nhỏ (Microp terus dolomieu) có thể được tìm thấy ở nhiều sông hồ ở miền đông Bắc Mỹ. Để giải thích những khác biệt này, điều quan trọng là phải biết không chỉ hệ sinh thái đương đại của những sinh vật này mà còn cả lịch sử tiến hóa của chúng. Như đã mô tả ở Chương 23, một loài mới có thể hình thành theo nhiều cách. Các loài phát sinh do thể đa bội hoặc do các sự kiện sáng lập chắc chắn sẽ bắt đầu với một quần thể địa phương rất nhỏ. Các loài cá nhộng sa mạc dường như đã tiến hóa một cách biệt lập khi tình trạng khô cằn ngày càng tăng ở Thung lũng Chết trong 50.000 năm qua đã khiến các quần thể liên tục tách rời nhau. Ngược lại, khi một loài đang trên đà tuyệt chủng (như có thể xảy ra với loài sequoia khổng lồ), phạm vi của nó sẽ co lại cho đến khi biến mất khi cá thể cuối cùng chết.


Zebra mussels entered North American waters when ballast water from European ships was pumped into Lake Erie.
198
198
199
199
199
200

55.5 Sự biến đổi môi trường sống ảnh hưởng đến động thái quần thể như thế nào? 1161 RECAP Kích thước quần thể bị giới hạn bởi sức chứa của môi trường, được xác định bởi nguồn tài nguyên sẵn có. Các loài liên quan đến môi trường sống không thể đoán trước có xu hướng là những nhà chiến lược, trong khi các loài liên quan đến môi trường sống có thể dự đoán được có xu hướng là những người có tỷ lệ K-st. â€¢ Tại sao dân số chỉ có thể tăng theo cấp số nhân trong thời gian ngắn? Xem trang 1157-1158 và Hình 55.7 và 55.8 â€¢ Sự khác biệt giữa các yếu tố phụ thuộc vào mật độ và các yếu tố không phụ thuộc vào mật độ ảnh hưởng đến quy mô quần thể là gì? Xem trang. 1159 – Mô tả đặc điểm của chiến lược gia r và chiến lược gia K. Xem trang. 1159 và Hình 55.9 Một loài hiếm khi được tìm thấy ở tất cả các môi trường sống có vẻ phù hợp với nó. Lịch sử địa chất và lịch sử tiến hóa của các loài cung cấp một cách giải thích cho quan sát này (xem Phần 54.5). Chương này tiếp theo khám phá một lĩnh vực giải thích khác: sự thay đổi về mặt không gian trong sự phù hợp với môi trường sống. Sự biến đổi môi trường sống ảnh hưởng đến động lực dân số như thế nào? Hầu hết các hướng dẫn thực địa về lịch sử tự nhiên đều có bản đồ hiển thị phạm vi địa lý mà một loài có thể được tìm thấy. Nhưng ngay cả những loài phong phú nhất cũng không được tìm thấy ở mọi nơi trong phạm vi bản đồ của nó. Mỗi loài đều có những yêu cầu về môi trường sống cụ thể để xác định nơi nào trong phạm vi tiềm năng của chúng. Nhiều quần thể sống trong các mảng môi trường sống riêng biệt Hầu hết các sinh vật sống trong các mảng môi trường sống riêng biệt, các khu vực thuộc một loại môi trường sống cụ thể được bao quanh bởi các khu vực môi trường sống ít phù hợp hơn. Ví dụ, sâu bướm của loài bướm Bay checkerspot (Euphydryas editha bayensis) chỉ ăn hai loài thực vật hàng năm (chuối California và cỏ ba lá cú tím) chỉ mọc trên các mỏm đá ngoằn ngoèo trên những ngọn đồi phía nam San Francisco, California . Những con bướm bị giới hạn trong các mảng thực vật này và không thể thiết lập quần thể ở những môi trường sống xung quanh thiếu chúng. Một số quần thể sống trong các mảng môi trường sống riêng biệt được phân chia một cách hiệu quả thành các quần thể riêng biệt được liên kết với nhau bằng sự di chuyển thường xuyên của các cá thể giữa các mảng. Quần thể lớn hơn bao gồm tất cả các quần thể phụ như vậy được gọi là quần thể biến chất. Mỗi quần thể con đều có xác suất "sinh" (sự xâm chiếm vùng môi trường sống của nó) và "cái chết" (tuyệt chủng trong bản vá đó). Mỗi quần thể con phát triển theo cách chúng tôi đã mô tả, nhưng vì các quần thể nhỏ hơn nhiều so với sự biến chất, nên sự xáo trộn cục bộ và biến động ngẫu nhiên về số lượng cá thể có nhiều khả năng gây ra sự tuyệt chủng của một tiểu quần thể hơn là toàn bộ sự biến chất, như chúng tôi sẽ giải thích. ở Chương 59. Tuy nhiên, nếu các cá thể di chuyển thường xuyên giữa các quần thể phụ, việc nhập cư có thể ngăn chặn sự tuyệt chủng của các quần thể đang suy giảm, một quá trình được gọi là hiệu ứng giải cứu. Bướm kiểm tra Vịnh cung cấp một minh họa ấn tượng về động lực của quá trình biến chất.Năm 1960, Paul Ehrlich và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Stanford bắt đầu nghiên cứu quần thể loài bướm này trong Khu bảo tồn sinh học Jasper Ridge gần khuôn viên Stanford. Họ xác định rằng quần thể Jasper Ridge thực sự là một trong nhiều quần thể phụ trong một quần thể biến chất lớn và rất rời rạc. Họ đã theo dõi tiểu quần thể Jasper Ridge, cũng như một số quần thể khác trong quần thể này trong nhiều năm và phát hiện ra rằng các quần thể này có kích thước rất khác nhau và không đồng bộ. Sự sống sót của ấu trùng phụ thuộc vào các yếu tố khí hậu (đặc biệt là nhiệt độ), thời gian mưa và sự sống sót của cây ký chủ. Trong những năm hạn hán, hầu hết cây ký chủ chết vào đầu mùa xuân, trước khi sâu bướm phát triển đủ để bước vào giai đoạn nghỉ hè. Một đợt hạn hán nghiêm trọng vào năm 1975-1977 đã dẫn đến sự tuyệt chủng của một số quần thể. Một trong những mảnh đất trống đã được tái sinh vài năm sau đó, rất có thể là do các cá thể thuộc quần thể đơn lẻ lớn nhất, Morgan Hill, mà vào cuối năm 1989 đã có hàng trăm nghìn con bướm (Hình 55.1 1). Tuy nhiên, vào năm 1998, tiểu quần thể Morgan Hill, vốn từng là quần thể lớn nhất trong quá trình biến chất, đã bị tuyệt chủng. Ehrlich và các đồng nghiệp của ông đã kiểm tra dữ liệu khí hậu trong 70 năm của khu vực và kết luận rằng sự biến đổi khí hậu ngày càng tăng là nguyên nhân dẫn đến sự tuyệt chủng. Quần thể phụ trong vùng này đã tuyệt chủng vào năm 1976, nhưng địa điểm này đã được tái định cư vào năm 1988. ^^ Vùng này đã được định cư vào năm 1986. J Tiểu quần thể Morgan Hill có lẽ là nguồn cung cấp các cá thể cho việc tái định cư định kỳ ở các vùng khác. Euphydryas editha bayensis â– Các vùng lộ thiên của loài bướm (môi trường sống tiềm năng của bướm) r - 1 i_ _ Thường thiếu bướm 55.11 A Checkerboard of Checkersspots Sự biến chất của loài bướm tại điểm kiểm tra Vịnh được chia thành nhiều quần thể giới hạn trong các mảng môi trường sống (mỏ đá rắn) có chứa loài này 39; cây thực phẩm.mà vào cuối năm 1989 đã có hàng trăm nghìn con bướm (Hình 55.1 1). Tuy nhiên, vào năm 1998, tiểu quần thể Morgan Hill, vốn từng là quần thể lớn nhất trong quá trình biến chất, đã bị

tuyệt chủng. Ehrlich và các đồng nghiệp của ông đã kiểm tra dữ liệu khí hậu trong 70 năm của khu vực và kết luận rằng sự biến đổi khí hậu ngày càng tăng là nguyên nhân dẫn đến sự tuyệt chủng. Quần thể phụ trong vùng này đã tuyệt chủng vào năm 1976, nhưng địa điểm này đã được tái định cư vào năm 1988. ^^ Vùng này đã được định cư vào năm 1986. J Tiểu quần thể Morgan Hill có lẽ là nguồn cung cấp các cá thể cho việc tái định cư định kỳ ở các vùng khác. Euphydryas editha bayensis â– Các vùng lộ thiên của loài bướm (môi trường sống tiềm năng của bướm) r - 1 i_ _ Thường thiếu bướm 55.11 A Checkerboard of Checkersspots Sự biến chất của loài bướm tại điểm kiểm tra Vịnh được chia thành nhiều quần thể giới hạn trong các mảng môi trường sống (mỏ đá rắn) có chứa loài này 39; cây thực phẩm.mà vào cuối năm 1989 đã có hàng trăm nghìn con bướm (Hình 55.1 1). Tuy nhiên, vào năm 1998, tiểu quần thể Morgan Hill, vốn từng là quần thể lớn nhất trong quá trình biến chất, đã bị tuyệt chủng. Ehrlich và các đồng nghiệp của ông đã kiểm tra dữ liệu khí hậu trong 70 năm của khu vực và kết luận rằng sự biến đổi khí hậu ngày càng tăng là nguyên nhân dẫn đến sự tuyệt chủng. Quần thể phụ trong vùng này đã tuyệt chủng vào năm 1976, nhưng địa điểm này đã được tái định cư vào năm 1988. ^^ Vùng này đã được định cư vào năm 1986. J Tiểu quần thể Morgan Hill có lẽ là nguồn cung cấp các cá thể cho việc tái định cư định kỳ ở các vùng khác. Euphydryas editha bayensis â– Các vùng lộ thiên của loài bướm (môi trường sống tiềm năng của bướm) r - 1 i_ _ Thường thiếu bướm 55.11 A Checkerboard of Checkersspots Sự biến chất của loài bướm tại điểm kiểm tra Vịnh được chia thành nhiều quần thể giới hạn trong các mảng môi trường sống (mỏ đá rắn) có chứa loài này 39; cây thực phẩm.

1162 CHƯƠNG 55 Sinh thái học dân số NVESTIGATINGLIFE ^^ ^^ ^^ ^^ ^^^ H 55.12 Hành lang có thể giải cứu một số quần thể Dữ liệu từ các thí nghiệm của Andrew Gonzales và Enrique Chaneton được tóm tắt ở đây cho thấy rằng hành lang giữa các mảng môi trường sống làm tăng cơ hội tái định cư và do đó có sự tồn tại của tiểu quần thể.3 GIẢ THUYẾT Các tiểu quần thể của một quần thể di cư bị phân mảnh có nhiều khả năng tồn tại hơn nếu không có rào cản đối với việc tái thuộc địa. Phương pháp 1 . Trên những tảng đá phủ đầy rêu tái tạo, hãy cạo lớp phủ rêu liên tục để tạo ra một "cảnh quan" của rêu "đại lục" với những mảng được bao quanh bởi đá trơ trụi. Rêu trung tâm 50 cm x 50 cm "đại lục" (M) được bao quanh bởi 12 mảng rêu hình tròn, mỗi mảng rộng 10 cm2 (quần thể). Trong "quốc đảo" (I), các mảnh đất được bao quanh bởi đá trọc (không phù hợp với các loài động vật chân đốt nhỏ sống bằng rêu và do đó là rào cản đối với việc tái thuộc địa). Trong "hành lang" xử lý (C), các mảng đất được nối với đất liền bằng một dải rêu sống có kích thước 7 x 2 cm. Trong "hành lang gãy" xử lý (B), cấu hình giống như "hành lang" xử lý, ngoại trừ dải rêu được cắt bằng dải đá trần dài 2 cm. 2. Sau 6 tháng, xác định số lượng loài động vật chân đốt nhỏ hiện diện ở từng vùng đất liền và từng mảng nhỏ. Kết quả Các mảnh đất được kết nối với đất liền bằng hành lang vẫn giữ được nhiều loài cũng như đất liền mà chúng được kết nối. Ít loài còn lại trong các phương pháp xử lý hành lang và đảo nhỏ. 10 r Hành lang Đại lục Bị đứt đoạn KẾT LUẬN Các rào cản đối với quá trình tái tổ hợp làm giảm số lượng các quần thể phụ tồn tại trong một quần thể biến chất. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aGonzalez, A. và E. J. Chaneton. 2002. Tạp chí Sinh thái Động vật 71: 594-602. Nếu không có một quần thể nguồn lớn, ổn định để cung cấp cho người di cư tái định cư, như tiểu quần thể Morgan Hill đã làm trong đợt hạn hán những năm 1970, thì khó có khả năng bất kỳ quần thể phụ nào khác sẽ tồn tại nếu không có sự can thiệp của con người. Hành lang có thể cho phép các quần thể con tồn tại. Trong bất kỳ sự biến đổi quần thể nào, môi trường sống giữa các mảng mà sinh vật có thể di chuyển qua đó, được gọi là hành lang, đóng một vai trò quan trọng trong việc tạo điều kiện thuận lợi cho sự phân tán để duy trì các quần thể con. Những gì tạo nên hành lang phụ thuộc vào khả năng phân tán của sinh vật. Việc nghiên cứu các hành lang là một công việc khó khăn về mặt thực nghiệm vì khoảng cách xa có thể chia cắt các mảng; hơn nữa, chuyển động của động vật, đặc biệt là những loài bay, có thể khó theo dõi. Do đó, một trong những thử nghiệm đầu tiên về tầm quan trọng của hành lang là một thí nghiệm thao tác quy mô nhỏ sử dụng rêu mọc trên đá, cung cấp môi trường sống cho một số loài động vật chân đốt nhỏ, bao gồm cả bọ đuôi bật (động vật sáu chân không cánh nhỏ) và ve. Các nhà điều tra đã tạo ra các mảng môi trường sống bằng cách dọn sạch rêu xung quanh các mảng đó (Hình 55.12). Ở mức độ nhỏ,hoàn toàn bị cô lập, số lượng loài động vật chân đốt nhỏ hiện diện đã giảm khoảng 40% trong vòng 6 tháng. Các nhà điều tra cũng tạo ra những mảng được nối với nhau bằng những hành lang rêu hẹp. Trong một số trường hợp, các hành lang vẫn được giữ nguyên; ở những nơi khác, "hành lang giả" bị cản trở bởi một rào

chắn rộng 2 cm. Rào cản 2 cm có vẻ nhỏ nhưng nó là một trở ngại đáng sợ đối với động vật chân đốt chỉ rộng 2 mm. Sáu tháng sau, các mảng được kết nối bằng các hành lang liền mạch chứa nhiều loài động vật chân đốt nhỏ hơn các mảng được kết nối bằng các hành lang giả bị gián đoạn. 0j$E Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 55.4 Phân mảnh môi trường sống EftS Lifel 0e.com/at55.4 Một nghiên cứu quy mô lớn hơn về tác động của hành lang đã được thực hiện tại Công viên Quốc gia Palenque ở Mexico. Mặc dù khoảng một phần ba diện tích vườn quốc gia bao gồm rừng mưa nhiệt đới, nhưng khu rừng đó được bao quanh bởi đồng cỏ chăn nuôi gia súc, môi trường sống của sông và các mảnh rừng. Các nhà điều tra đã di chuyển từng con chim, đại diện cho nhiều loài khác nhau, từ khu rừng này sang khu rừng khác trong công viên. Một số cá thể đã được di chuyển giữa các khu rừng gần nhau nhưng không được kết nối bởi các hành lang rừng (tức là chúng được bao quanh hoàn toàn bởi đồng cỏ gia súc). Phần còn lại được di chuyển giữa các mảnh đất gần nhau và được bao quanh bởi đồng cỏ gia súc, nhưng được kết nối về mặt vật lý bằng các hành lang hẹp của môi trường sống trong rừng. Sau đó, các nhà điều tra theo dõi sự trở lại của những con chim bị bắt về mảnh rừng quê hương của chúng. Ở tất cả các loài, khả năng chim bị bắt lại ở các khu vực rừng quê hương được kết nối bằng hành lang với các khu vực nơi chúng được thả cao hơn gấp sáu lần so với các khu vực rừng nhà không liên kết với các khu vực nơi chúng được thả. Ngay cả các hành lang rừng hẹp cũng có thể có lợi cho các loài chim rừng nhiệt đới, vốn có nguy cơ bị săn mồi cao hơn và căng thẳng sinh lý lớn hơn khi chúng phải bay qua các khu vực trống trải.Một số cá thể đã được di chuyển giữa các khu rừng gần nhau nhưng không được kết nối bởi các hành lang rừng (tức là chúng được bao quanh hoàn toàn bởi đồng cỏ gia súc). Phần còn lại được di chuyển giữa các mảnh đất gần nhau và được bao quanh bởi đồng cỏ gia súc, nhưng được kết nối về mặt vật lý bằng các hành lang hẹp của môi trường sống trong rừng. Sau đó, các nhà điều tra theo dõi sự trở lại của những con chim bị bắt về mảnh rừng quê hương của chúng. Ở tất cả các loài, khả năng chim bị bắt lại ở các khu vực rừng quê hương được kết nối bằng hành lang với các khu vực nơi chúng được thả cao hơn gấp sáu lần so với các khu vực rừng nhà không liên kết với các khu vực nơi chúng được thả. Ngay cả các hành lang rừng hẹp cũng có thể có lợi cho các loài chim rừng nhiệt đới, vốn có nguy cơ bị săn mồi cao hơn và căng thẳng sinh lý lớn hơn khi chúng phải bay qua các khu vực trống trải.Một số cá thể đã được di chuyển giữa các khu rừng gần nhau nhưng không được kết nối bởi các hành lang rừng (tức là chúng được bao quanh hoàn toàn bởi đồng cỏ gia súc). Phần còn lại được di chuyển giữa các mảnh đất gần nhau và được bao quanh bởi đồng cỏ gia súc, nhưng được kết nối về mặt vật lý bằng các hành lang hẹp của môi trường sống trong rừng. Sau đó, các nhà điều tra theo dõi sự trở lại của những con chim bị bắt về mảnh rừng quê hương của chúng. Ở tất cả các loài, khả năng chim bị bắt lại ở các khu vực rừng quê hương được kết nối bằng hành lang với các khu vực nơi chúng được thả cao hơn gấp sáu lần so với các khu vực rừng nhà không liên kết với các khu vực nơi chúng được thả. Ngay cả các hành lang rừng hẹp cũng có thể có lợi cho các loài chim rừng nhiệt đới, vốn có nguy cơ bị săn mồi cao hơn và căng thẳng sinh lý lớn hơn khi chúng phải bay qua các khu vực trống trải.

55.6 Chúng ta có thể sử dụng các nguyên tắc sinh thái như thế nào để quản lý quần thể? 1163 TÓM TẮT Một quần thể biến chất bao gồm các quần thể riêng biệt sống trong các khu vực môi trường sống riêng biệt. Các hành lang tạo điều kiện thuận lợi cho việc di chuyển giữa các khu vực làm tăng cơ hội tồn tại của quần thể phụ. â€¢ Những mảng môi trường sống không phù hợp có ảnh hưởng gì đến cơ cấu quần thể? Xem trang. 1161 và Hình 55.11 â€¢ Hành lang giữa các mảng môi trường sống có ảnh hưởng gì đến các quần thể phụ? Xem trang. 1162 và Hình 55.12 Trong nhiều thế kỷ, con người đã cố gắng giảm quần thể các loài mà họ cho là không mong muốn và duy trì hoặc tăng quần thể các loài mong muốn hoặc hữu ích. Những nỗ lực quản lý quần thể như vậy có nhiều khả năng thành công hơn nếu dựa trên kiến thức về cách thức quần thể đó phát triển và yếu tố quyết định mật độ của chúng. Làm thế nào chúng ta có thể sử dụng các nguyên tắc sinh thái để quản lý quần thể? Nếu chúng ta muốn quản lý các loài khác - nghĩa là tăng hoặc giảm quần thể của chúng - chúng ta cần hiểu lịch sử đời sống và động thái của quần thể chúng. Các nguyên tắc về biến động quần thể cũng có thể giúp chúng ta hiểu được tác động của quần thể chúng ta và các hoạt động của nó đối với các loài khác. Các kế hoạch quản lý phải tính đến các chiến lược lịch sử cuộc sống Biết chiến lược lịch sử cuộc sống của một loài có thể hữu ích trong việc quản lý các quần thể có giá trị thương mại. Cá đá đen (Sebastes melanops), một loài cá săn quan trọng sống ngoài khơi bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ, là một ví dụ như vậy. Cá đá có mô hình tăng trưởng không xác định - chúng tiếp tục phát triển trong suốt cuộc đời của

mình. Giống như nhiều loài động vật khác, số lượng trứng mà cá đá cái tạo ra tỷ lệ thuận với kích thước của nó, vì vậy con cái lớn hơn sẽ đẻ nhiều trứng hơn con cái nhỏ hơn. Ngoài ra, những con cái lớn hơn, lớn hơn có khả năng cung cấp những giọt dầu cho trứng mà chúng tạo ra tốt hơn, cung cấp năng lượng cho ấu trùng mới nở, giúp chúng có một khởi đầu thuận lợi trong cuộc sống (Hình 55.13). Ấu trùng từ trứng có giọt dầu lớn hơn, do con cái lớn hơn sinh ra, phát triển nhanh hơn và sống sót tốt hơn ấu trùng từ trứng có giọt dầu nhỏ hơn. Những đặc điểm lịch sử cuộc sống này có ý nghĩa quan trọng đối với việc quản lý quần thể cá đá. Bởi vì ngư dân thích đánh bắt những con cá lớn nên việc đánh bắt thâm canh ngoài khơi bờ biển Oregon từ năm 1996 đến năm 1999 đã làm giảm tuổi trung bình của cá đá cái từ 9,5 xuống 6,5 tuổi. Do đó, con cái sinh sản năm 1999 nhìn chung nhỏ hơn con cái sinh sản năm 1996. Sự thay đổi này làm giảm số lượng trứng trung bình do con cái tạo ra và làm giảm tốc độ tăng trưởng trung bình của ấu trùng khoảng 50%. Sự suy giảm khả năng sinh sản này có liên quan đến việc giảm khả năng phục hồi của quần thể cá đá sau khi đánh bắt thâm canh. Việc duy trì quần thể cá đá có năng suất cao có thể yêu cầu dành riêng các khu vực cấm đánh bắt cá, nơi một số con cái có thể được bảo vệ khỏi việc đánh bắt cá và được phép phát triển đến kích thước lớn. (A) Sebastes melanops (B) Giọt dầu 55.13 Nguồn dự trữ năng lượng mang lại cho cá đá một khởi đầu thuận lợi (A) Trong số các loài cá đá, những con cái lớn hơn, lớn hơn sẽ sinh sản thành công hơn, tạo ra nhiều trứng hơn và trứng có giọt dầu dinh dưỡng lớn hơn. (B) Giọt dầu dính vào ấu trùng cá đá này cung cấp dinh dưỡng để thúc đẩy sự phát triển của nó cho đến khi nó có thể tự ăn. Các kế hoạch quản lý phải được hướng dẫn bởi các nguyên tắc biến động dân số Nếu chúng ta nhìn vào đường cong tăng trưởng logistic (xem Hình 55.8), chúng ta có thể thấy rằng số sinh có xu hướng cao nhất khi dân số ở dưới mức khả năng chịu tải của nó. Do đó, nếu chúng ta muốn tối đa hóa số lượng cá thể có thể được thu hoạch từ một quần thể, chúng ta nên quản lý quần thể sao cho nó đủ xa dưới khả năng chịu đựng để có tỷ lệ sinh cao. Các quy định về săn bắn và đánh bắt cá được thiết lập nhằm mục đích này. Các quần thể có tỷ lệ gia tăng nội tại cao có thể tồn tại ngay cả khi tỷ lệ thu hoạch cao. Trong những quần thể như vậy (bao gồm nhiều loài cá), mỗi con cái có thể đẻ hàng nghìn hoặc hàng triệu quả trứng. Trong nhiều quần thể sinh sản nhanh này, tốc độ tăng trưởng của các cá thể phụ thuộc vào mật độ. Vì vậy nếu các cá thể trước sinh sản được thu hoạch với tỷ lệ cao thì các cá thể còn lại có thể phát triển nhanh hơn. Một số quần thể cá có thể được thu hoạch nhiều trên cơ sở bền vững vì một số lượng tương đối nhỏ cá cái có thể sản xuất đủ số lượng trứng để duy trì quần thể. Tuy nhiên, cá có thể bị đánh bắt quá mức, như được minh họa bằng câu chuyện về cá đá đen. Nhiều quần thể cá đã bị suy giảm đáng kể do có quá nhiều cá thể bị thu hoạch đến nỗi một số ít cá trưởng thành có khả năng sinh sản còn sống sót không thể duy trì được quần thể. Georges Bank, ngoài khơi bờ biển phía đông bắc Bắc Mỹ - nguồn cung cấp cá tuyết, cá tuyết chấm đen và các thực phẩm chính khácVì vậy nếu các cá thể trước sinh sản được thu hoạch với tỷ lệ cao thì các cá thể còn lại có thể phát triển nhanh hơn. Một số quần thể cá có thể được thu hoạch nhiều trên cơ sở bền vững vì một số lượng tương đối nhỏ cá cái có thể sản xuất đủ số lượng trứng để duy trì quần thể. Tuy nhiên, cá có thể bị đánh bắt quá mức, như được minh họa bằng câu chuyện về cá đá đen. Nhiều quần thể cá đã bị suy giảm đáng kể do có quá nhiều cá thể bị thu hoạch đến nỗi một số ít cá trưởng thành có khả năng sinh sản còn sống sót không thể duy trì được quần thể. Georges Bank, ngoài khơi bờ biển phía đông bắc Bắc Mỹ - nguồn cung cấp cá tuyết, cá tuyết chấm đen và các thực phẩm chính khácVì vậy nếu các cá thể trước sinh sản được thu hoạch với tỷ lệ cao thì các cá thể còn lại có thể phát triển nhanh hơn. Một số quần thể cá có thể được thu hoạch nhiều trên cơ sở bền vững vì một số lượng tương đối nhỏ cá cái có thể sản xuất đủ số lượng trứng để duy trì quần thể. Tuy nhiên, cá có thể bị đánh bắt quá mức, như được minh họa bằng câu chuyện về cá đá đen. Nhiều quần thể cá đã bị suy giảm đáng kể do có quá nhiều cá thể bị thu hoạch đến nỗi một số ít cá trưởng thành có khả năng sinh sản còn sống sót không thể duy trì được quần thể. Georges Bank, ngoài khơi bờ biển phía đông bắc Bắc Mỹ - nguồn cung cấp cá tuyết, cá tuyết chấm đen và các thực phẩm chính khác

1164 CHƯƠNG 55 Sinh thái dân số 1965 1975 1985 1995 Năm 55.14 Thu hoạch quá mức có thể làm giảm quần thể cá Các quần thể cá tuyết và cá tuyết chấm đen ở Georges Bank - và do đó thu hoạch các loài này - đã bị sụt giảm do đánh bắt quá mức. Cá Bufo marinus - bị khai thác quá nhiều trong thế kỷ 20 đến nỗi nhiều trữ lượng cá đã bị suy giảm đến mức không đủ để hỗ trợ nghề cá thương mại (Hình 55.14). Quần thể cá tuyết chấm đen đã phục hồi đủ để hỗ trợ nghề cá vì việc đánh bắt thương mại loài cá này đã ngừng và chỉ được bắt đầu lại sau khi quần thể đã phục hồi. Ngược lại, các nhà quản lý chỉ giảm áp lực đánh bắt cá tuyết một cách

chậm rãi và số lượng cá tuyết không tăng. Nhiều loài sinh sản nhanh có thể phục hồi nếu ngừng thu hoạch quá mức, nhưng việc phục hồi sẽ khó khăn hơn đối với các loài sinh sản chậm. Những người săn cá voi ở thế kỷ 20 đã săn lùng cá voi xanh (Balaenoptera musculus), loài động vật lớn nhất Trái đất, sắp tuyệt chủng. Những con cá voi này sinh sản rất chậm: chúng sống tới 10 năm trước khi trưởng thành về mặt sinh sản, mỗi lần chỉ sinh một con và có khoảng thời gian dài giữa các lần sinh. Không có gì ngạc nhiên khi dân số không thể phục hồi. Cho dù chúng ta muốn quản lý quy mô quần thể của các loài mong muốn để thu hoạch bền vững hay của các loài không mong muốn nhằm mục đích kiểm soát thì các nguyên tắc tương tự cũng được áp dụng. Nếu động thái của quần thể dịch hại bị ảnh hưởng chủ yếu bởi các yếu tố điều hòa phụ thuộc vào mật độ thì việc tiêu diệt một phần quần thể đó sẽ chỉ làm giảm mật độ đó xuống mức mà tại đó chúng sẽ phát triển nhanh hơn. Một cách tiếp cận hiệu quả hơn để giảm dân số như vậy là loại bỏ các nguồn tài nguyên của nó, từ đó làm giảm khả năng chịu tải của môi trường. Ví dụ: chúng ta có thể loại bỏ chuột khỏi thành phố của mình dễ dàng hơn bằng cách không có rác (làm giảm khả năng vận chuyển của môi trường của chuột) thay vì đầu độc chuột (điều này chỉ làm tăng tỷ lệ sinh sản của chúng). Kiểm soát sinh học là việc sử dụng thiên địch (động vật ăn thịt, ký sinh trùng hoặc mầm bệnh) để giảm mật độ quần thể của một loài gây thiệt hại về kinh tế. Trong nhiều trường hợp, loài mục tiêu chỉ là loài gây hại vì nó đã được du nhập vào một vùng mới. Kẻ thù tự nhiên được sử dụng để kiểm soát sinh học thường được lấy từ vùng bản địa của loài gây hại. Kiểm soát sinh học trở nên phổ biến vào thế kỷ 19 sau khi bùng phát bệnh vảy bông, một loại côn trùng Úc tấn công cây có múi, xuất hiện trong các vườn cây có múi ở California. Sự kiểm soát sinh học 55.15 trước đây đã trở nên sai lầm Loài cóc mía Trung Mỹ không những thất bại trong việc kiểm soát loài bọ phá hoại trên các cánh đồng mía của Úc mà còn gia tăng đáng kể về số lượng và hiện đang đe dọa nhiều loài bản địa của Úc (bao gồm cả loài ếch bản địa mà cá thể này đang ăn) . bọ rùa và ruồi ký sinh sau đó được du nhập từ Úc. Trong vòng một năm kể từ khi được thả ra, những loài côn trùng này đã kiểm soát được vảy. Tuy nhiên, đôi khi,thiên địch được đưa vào không những không có tác dụng gì đối với loài gây hại mà chúng được nhập khẩu để kiểm soát mà còn tự giải phóng khỏi kẻ thù của mình và trở thành loài gây hại. Sự thật này là nền tảng cho câu chuyện kinh dị về loài cóc mía (Bufo marinus) ở Australia. Loài cóc Trung Mỹ này (Hình 55.1 5) được đưa vào sử dụng để kiểm soát bọ mía tấn công các cánh đồng mía ở Australia. Nhưng bọ mía Úc vẫn ở trên cao trên thân cây; những con cóc không thể đạt tới độ cao như vậy và do đó không ảnh hưởng gì đến quần thể bọ cánh cứng. Thật không may, chúng có ảnh hưởng lớn đến các loài khác. Tất cả các giai đoạn trong vòng đời của B. marinus đều có độc và các loài bò sát Úc (bao gồm rắn và thằn lằn) cũng như các động vật có vú ăn chúng thường chết. Không có kẻ thù nào hạn chế sự gia tăng dân số của chúng, cóc mía phát triển nhanh chóng và vượt qua các loài lưỡng cư bản địa để giành lấy tài nguyên. Những con cóc đã lan rộng từ miền bắc Australia xuống bờ biển phía đông, nơi chúng đe dọa các loài ếch bản địa bằng cách săn mồi cũng như cạnh tranh với chúng. Chính phủ Úc buộc phải chi hàng triệu đô la để cố gắng giảm số lượng của chúng. Sự tăng trưởng dân số loài người đã tăng theo cấp số nhân Năm 1798, Thomas Robert Malthus, trong Tiểu luận về Nguyên tắc Dân số, đã chỉ ra rằng dân số loài người đang tăng theo cấp số nhân nhưng nguồn cung cấp thực phẩm thì không, và lập luận rằng đến một lúc nào đó, nạn đói và cái chết sẽ là nguyên nhân chính. số phận cuối cùng của loài người. Malthus không thể lường trước được những đổi mới công nghệ trong 200 năm tới sẽ nâng cao đáng kể năng lực sản xuất của con người.Malthus không thể lường trước được những đổi mới công nghệ trong 200 năm tới sẽ nâng cao đáng kể năng lực sản xuất của con người.Malthus không thể lường trước được những đổi mới công nghệ trong 200 năm tới sẽ nâng cao đáng kể năng lực sản xuất của con người.

55.6 Chúng ta có thể sử dụng các nguyên tắc sinh thái như thế nào để quản lý quần thể? 1165 (A) Hoa Kỳ 55.16 Dân số loài người đang tăng trưởng theo cấp số nhân Tốc độ tăng trưởng dân số loài người đã chậm lại phần nào, nhưng quy mô lớn của nó có nghĩa là hàng triệu người vẫn được bổ sung thêm mỗi năm. đồ ăn. Tuy nhiên, ngày nay, quy mô dân số loài người một lần nữa lại là mối lo ngại nghiêm trọng khi chúng ta phải đối mặt với những tác động do chúng ta góp phần gây ô nhiễm, hủy hoại môi trường sống và sự tuyệt chủng của các loài khác. Một ngàn năm. Khả năng vận chuyển của trái đất đối với con người là thấp do chúng ta có thể kiếm được thức ăn và nước uống tương đối kém hiệu quả. Sự phát triển của hệ thống xã hội và truyền thông, việc thuần hóa thực vật và động vật, năng suất cây trồng và vật nuôi ngày càng tăng nhờ những tiến bộ công nghệ không ngừng và trình độ quản lý bệnh tật ngày càng tăng của chúng ta đều góp phần vào sự tăng trưởng

chưa từng thấy của dân số loài người. Phải mất hơn 10.000 năm dân số mới đạt tới 1 tỷ người, điều này xảy ra vào đầu thế kỷ 19. Ngày nay, chỉ 200 năm sau, hành tinh này là nơi sinh sống của hơn 7 tỷ người (Hình 55.16). Tăng trưởng dân số đã chậm lại phần nào so với mức cao nhất sau Thế chiến thứ hai - ước tính tốc độ tăng dân số hiện tại trên toàn thế giới là khoảng 1,1% mỗi năm - nhưng với cơ sở 7 tỷ, ngay cả tốc độ tăng trưởng tối thiểu cũng có nghĩa là thêm hàng triệu người nữa. cá nhân mỗi năm. Dân số loài người không tăng trưởng với tốc độ như nhau trên khắp thế giới. Như chúng ta đã thấy đối với loài voi trong Hình 55.2, ở những loài sống lâu, thời gian sinh và tử ảnh hưởng đến sự phân bố tuổi của quần thể trong nhiều năm. Từ năm 1946 đến năm 1964, Hoa Kỳ trải qua thời kỳ "bùng nổ dân số". Trong những năm đó, gần 75 triệu trẻ sơ sinh đã được sinh ra và số trẻ em trung bình trong mỗi gia đình tăng từ 2,5 lên 3,8. Tỷ lệ sinh ở Hoa Kỳ giảm trong những năm 1960, nhưng trong những năm 1970 và 1980, những người thuộc thế hệ bùng nổ dân số trở thành cha mẹ, tạo ra một sự phình to về nhân khẩu học khác - một "tiếng vang bùng nổ dân số"; (Hình 55.1 7A). Ngày nay "thế hệ tiếng vang" đang ở ngưỡng trở thành lứa tuổi thống trị. Cấu trúc tuổi của dân số Hoa Kỳ là điển hình của nhiều quốc gia công nghiệp hóa, nhưng một số quốc gia phát triển cao (đặc biệt là ở châu Âu) đang trải qua sự suy giảm dân số. Tuy nhiên, ở các nước đang phát triển, nhiều quốc gia đang có tốc độ tăng trưởng theo cấp số nhân và có dân số 05 =5 CL O CL 10 9 8 7 6 5 4 (9,4) 7,0 Dân số thế giới đã tăng hơn gấp đôi từ năm 1950 đến năm 2000. Nam Nữ Nam 2012 2050 (ước tính) Nữ “Baby boomers” lứa tuổi 80 70 “Baby boomers” là tầng lớp chiếm ưu thế vào năm 1980. Con cái của “baby boomers” Đến năm 2020, con cái của “baby boomers” sẽ chiếm ưu thế như cha mẹ của chúng. Cấu trúc “kim tự tháp thực sự” của Uganda là điển hình của nhiều quốc gia đang phát triển. Đức cũng trải qua thời kỳ “bùng nổ trẻ em” thời hậu chiến nhưng tỷ lệ sinh đã giảm đều đặn kể từ năm 1970.10 5 0 5 10 Dân số (triệu) Dân số (triệu) 55,17 Kim tự tháp dân số (A) Sự phân bổ độ tuổi được quan sát và dự đoán đối với dân số Hoa Kỳ từ năm 1960 đến năm 2020 cho thấy tỷ lệ sinh trong thời kỳ "bùng nổ dân số" đã ảnh hưởng đến cơ cấu tuổi của dân số nước này trong nhiều thập kỷ. (B) Ở Uganda, cũng như ở nhiều nước đang phát triển, tỷ lệ dân số lớn nhất thuộc nhóm tuổi trẻ nhất, điều đó có nghĩa là tỷ lệ sinh tăng lên rất nhiều khi những cá nhân này đến tuổi sinh sản. Ngược lại, một số lượng nhỏ nhưng ngày càng tăng các quốc gia phát triển cao có cơ cấu dân số như ở Đức, điều này báo trước sự suy giảm dân số.

1166 CHƯƠNG 55 Sinh thái dân số nghiêng nhiều về các tầng lớp trẻ hơn, báo hiệu tỷ lệ tăng dân số cao trong tương lai (Hình 55.1 7B). Tất nhiên, tốc độ tăng dân số chỉ là một thước đo tác động của con người đến môi trường; cách thức mà quần thể sử dụng tài nguyên cũng rất quan trọng, như chúng ta sẽ thảo luận sâu hơn trong Chương 58 và 59. RECAP Những nỗ lực quản lý quần thể có nhiều khả năng thành công hơn nếu chúng dựa trên sự hiểu biết về lịch sử cuộc sống và động lực của quần thể. • Mô tả một chiến lược hiệu quả để giảm quần thể dịch hại và giải thích tại sao nó lại hiệu quả. Xem trang. 1164 – Con người đã thay đổi sức chứa của Trái đất đối với dân số của chúng ta như thế nào? Xem trang. 1165 - Â® Tại sao quần thể tuần lộc du nhập vẫn tồn tại trên đảo Nam Georgia nhưng không tồn tại trên đảo St. Matthew? TRẢ LỜI Số phận khác nhau của quần thể tuần lộc trên hai hòn đảo này phản ánh sự khác biệt không chỉ về điều kiện vật chất trên đảo mà còn về lịch sử và mục đích của việc du nhập tuần lộc. Về mặt vật lý, điều kiện khí hậu trung bình ở St. Matthew khắc nghiệt hơn ở Nam Georgia; các sự kiện thời tiết thảm khốc như mùa đông về cơ bản đã quét sạch đàn tuần lộc St. Matthew ít xảy ra hơn ở Nam Georgia. Sự ổn định về quy mô dân số thường liên quan đến sự ổn định về điều kiện môi trường. Về mặt lịch sử, tuần lộc ở Nam Georgia được những người đàn ông tham gia buôn bán cá voi đưa đến đó với mục tiêu thiết lập nguồn cung cấp thực phẩm cho các tàu đi qua khu vực. Kết quả là, quần thể tuần lộc bị thu hoạch thường xuyên (ban đầu là do những người săn cá voi bắn tuần lộc để lấy thức ăn, và sau đó là do các nhà khoa học bắn chúng vì mục đích nghiên cứu). Tuy nhiên, số lượng tuần lộc ở Nam Georgia không giảm không có nghĩa là số lượng tuần lộc ở mức mong muốn. Mật độ tuần lộc dao động từ 40 đến 85 con trên mỗi km vuông - cao hơn gần 10 lần so với mật độ ở những khu vực có tuần lộc bản địa. Với mật độ dày đặc này, tuần lộc đang có những tác động tiêu cực đến các loài thực vật và động vật bản địa của Nam Georgia, chẳng hạn như loài chim hải âu cằm trắng làm tổ trong hang. Vào tháng 2 năm 2011, các kế hoạch đã được thực hiện để tiêu diệt tuần lộc ở Nam Georgia với hy vọng bảo tồn các loài bản địa. Các nhà sinh thái học đo lường quần thể như thế nào? “Quần thể bao gồm các cá thể của một loài tương tác với nhau trong một khu vực cụ thể tại một thời điểm cụ thể. “Mật độ của quần thể là số lượng cá thể trên

một đơn vị diện tích hoặc thể tích. Các nhà sinh thái học đã phát triển nhiều cách đếm số lượng cá thể cũng như cách ước tính quy mô quần thể từ một mẫu, chẳng hạn như phương pháp lấy lại dấu vết. Ôn lại Hình 55.2 â€¢ Các quần thể có cấu trúc tuổi và kiểu phân tán đặc trưng. Xem lại Hình 55.3, 55.4, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 55.1 Các nhà sinh thái học nghiên cứu động thái dân số như thế nào? – Các sự kiện nhân khẩu học – sinh, tử, nhập cư,và di cư - xác định quy mô dân số. â€¢ Bảng sống cung cấp bản tóm tắt các sự kiện nhân khẩu học trong một quần thể. Bảng đời sống thuần tập theo dõi một nhóm cá nhân sinh ra cùng thời điểm và ghi lại khả năng sống sót cũng như khả năng sinh sản của những cá nhân đó theo thời gian. Xem lại Bảng 55.1 â€¢ Dữ liệu về bảng sống có thể được sử dụng để xây dựng đường cong sống sót. Các nhà sinh thái học mô tả ba loại đường cong sống sót chung, phản ánh các mô hình lịch sử cuộc sống khác nhau. Ôn lại Hình 55.5 â€¢ Chiến lược lịch sử cuộc sống của một sinh vật mô tả cách nó phân chia thời gian và năng lượng cho sự tăng trưởng, duy trì và sinh sản. u chương tóm tắt (55) Điều kiện môi trường ảnh hưởng đến lịch sử cuộc sống như thế nào? â€¢ Tốc độ tăng dân số bình quân đầu người (r) là chênh lệch giữa tỷ lệ sinh bình quân đầu người (b) và tỷ lệ tử vong bình quân đầu người (d). â€¢ Đặc điểm lịch sử cuộc sống của một loài có thể thay đổi tùy theo môi trường sống. â€¢ Sự tương tác với các loài khác và môi trường phi sinh học có thể ảnh hưởng đến sự tiến hóa của một loài&39; đặc điểm lịch sử cuộc sống. 55.4 Yếu tố nào hạn chế mật độ dân số? “Dân số có thể tăng trưởng theo cấp số nhân trong thời gian ngắn, nhưng cuối cùng nguồn tài nguyên của họ trở nên cạn kiệt, khiến tỷ lệ sinh giảm và tỷ lệ tử vong tăng. Ôn lại Hình 55.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 55.2 â€¢ Tăng trưởng logistic là mô hình được thấy khi tốc độ tăng trưởng của dân số chậm lại khi mật độ của nó đạt đến khả năng chịu đựng của môi trường (K). Ôn lại Hình 55.8, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 55.3, HOẠT ĐỘNG 55.1 â€¢ Các loài chiến lược gia r có lịch sử sống cho phép tốc độ tăng trưởng nội tại cao. Các nhà chiến lược K kiên trì ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của họ. Nhiều loài' chiến lược lịch sử cuộc sống rơi vào sự liên tục giữa hai thái cực này. Ôn lại Hình 55.9 â€¢ Mật độ dân số được xác định bởi cả hai yếu tố phụ thuộc mật độ và không phụ thuộc mật độ. Một số yếu tố - bao gồm sự dồi dào về tài nguyên, kích thước cơ thể và tổ chức xã hội - ảnh hưởng đến mật độ dân số. . . tiếp tụcâ€¢ Sự tương tác với các loài khác và môi trường phi sinh học có thể ảnh hưởng đến sự tiến hóa của một loài&39; đặc điểm lịch sử cuộc sống. 55.4 Yếu tố nào hạn chế mật độ dân số? “Dân số có thể tăng trưởng theo cấp số nhân trong thời gian ngắn, nhưng cuối cùng nguồn tài nguyên của họ trở nên cạn kiệt, khiến tỷ lệ sinh giảm và tỷ lệ tử vong tăng. Ôn lại Hình 55.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 55.2 â€¢ Tăng trưởng logistic là mô hình được thấy khi tốc độ tăng trưởng của dân số chậm lại khi mật độ của nó đạt đến khả năng chịu đựng của môi trường (K). Ôn lại Hình 55.8, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 55.3, HOẠT ĐỘNG 55.1 â€¢ Các loài chiến lược gia r có lịch sử sống cho phép tốc độ tăng trưởng nội tại cao. Các nhà chiến lược K kiên trì ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của họ. Nhiều loài' chiến lược lịch sử cuộc sống rơi vào sự liên tục giữa hai thái cực này. Ôn lại Hình 55.9 â€¢ Mật độ dân số được xác định bởi cả hai yếu tố phụ thuộc mật độ và không phụ thuộc mật độ. Một số yếu tố - bao gồm sự dồi dào về tài nguyên, kích thước cơ thể và tổ chức xã hội - ảnh hưởng đến mật độ dân số. . . tiếp tụcâ€¢ Sự tương tác với các loài khác và môi trường phi sinh học có thể ảnh hưởng đến sự tiến hóa của một loài&39; đặc điểm lịch sử cuộc sống. 55.4 Yếu tố nào hạn chế mật độ dân số? “Dân số có thể tăng trưởng theo cấp số nhân trong thời gian ngắn, nhưng cuối cùng nguồn tài nguyên của họ trở nên cạn kiệt, khiến tỷ lệ sinh giảm và tỷ lệ tử vong tăng. Ôn lại Hình 55.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 55.2 â€¢ Tăng trưởng logistic là mô hình được thấy khi tốc độ tăng trưởng của dân số chậm lại khi mật độ của nó đạt đến khả năng chịu đựng của môi trường (K). Ôn lại Hình 55.8, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 55.3, HOẠT ĐỘNG 55.1 â€¢ Các loài chiến lược gia r có lịch sử sống cho phép tốc độ tăng trưởng nội tại cao. Các nhà chiến lược K kiên trì ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường của họ. Nhiều loài' chiến lược lịch sử cuộc sống rơi vào sự liên tục giữa hai thái cực này. Ôn lại Hình 55.9 â€¢ Mật độ dân số được xác định bởi cả hai yếu tố phụ thuộc mật độ và không phụ thuộc mật độ. Một số yếu tố - bao gồm sự dồi dào về tài nguyên, kích thước cơ thể và tổ chức xã hội - ảnh hưởng đến mật độ dân số. . . tiếp tục

Tóm tắt chương 1167 Sự biến đổi môi trường sống ảnh hưởng đến động lực dân số như thế nào? Làm thế nào chúng ta có thể sử dụng các nguyên tắc sinh thái để quản lý quần thể? â€¢ Không có loài nào được tìm thấy ở khắp mọi nơi trong phạm vi của nó. Các thành viên của hầu hết các loài sống trong các môi trường sống riêng biệt. â€¢ Một quần thể biến chất bao gồm các quần thể con riêng biệt trong đó một số cá thể di chuyển thường

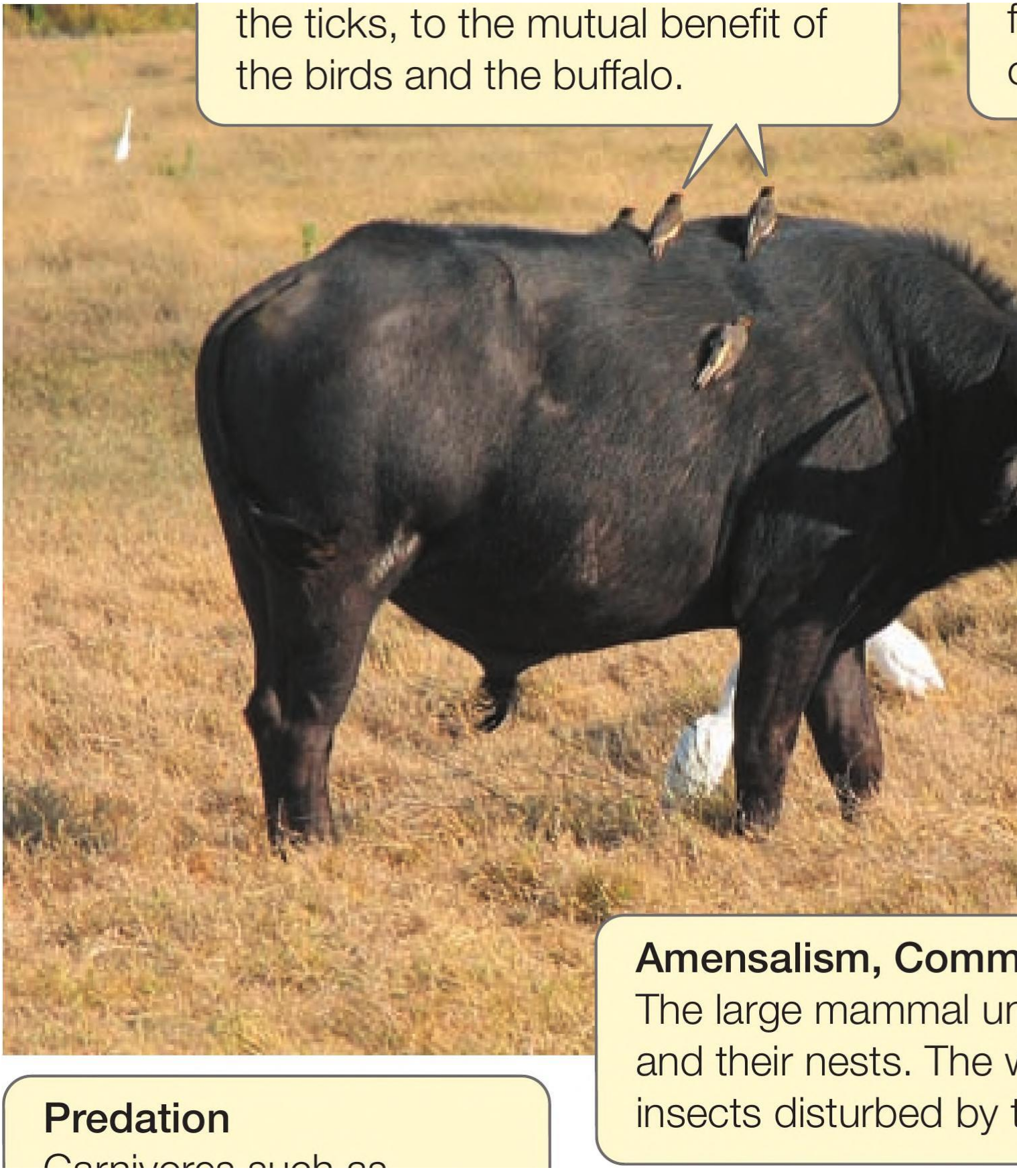
xuyên. Xem lại Hình 55.11 â€¢ Sự tuyệt chủng của một quần thể phụ có thể được ngăn chặn bằng cách nhập cư của các cá thể từ quần thể khác, một quá trình được gọi là hiệu ứng giải cứu. Hành lang giữa các mảnh đất có thể tạo điều kiện thuận lợi cho việc di chuyển như vậy. Xem lại Hình 55.1 2, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 55.4 â€¢ Để quản lý quần thể, điều quan trọng là phải hiểu lịch sử đời sống và động thái quần thể của chúng. Để tối đa hóa số lượng cá thể có thể được thu hoạch từ một quần thể, quần thể phải được giữ ở mức dưới mức khả năng chuyên chở. â€¢ Giảm khả năng chịu đựng của môi trường đối với một loài gây hại là cách hiệu quả hơn để giảm quần thể của nó hơn là giết chết các thành viên của nó. “Khả năng chịu đựng của Trái đất đối với con người phụ thuộc vào việc chúng ta sử dụng tài nguyên và tác động của các hoạt động của chúng ta đối với môi trường. Dân số loài người tăng trưởng với tốc độ khác nhau ở những nơi khác nhau trên thế giới. Xem lại các số liệu 55.1 6f 55.17 IHjgm Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is55 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ 1. Một nhóm các cá thể cùng loài sinh ra cùng một thời điểm được gọi là a. deme. b. tiểu quần thể. c. Dân số Mendel. d. đội quân. đ. đơn vị phân loại. 2. Một quần thể có kích thước không đổi ở mức khả năng chịu đựng của nó đang biểu hiện a. tăng trưởng theo cấp số nhân. b. tăng trưởng hình học. c. tăng trưởng logistic. d. Tăng trưởng hình chữ J. đ. Tăng trưởng âm. 3. Quá trình người nhập cư ngăn cản một quần thể phụ khỏi bị tuyệt chủng được gọi là a. hiệu ứng thuộc địa. b. tác dụng cứu nguy. c. hiệu ứng biến thái. d. hiệu ứng trôi dạt di truyền. đ. tác dụng cứu nguy. 4. Yếu tố tử vong nào sau đây ít có khả năng tác động theo cách phụ thuộc vào mật độ nhất? Một. Sự ăn thịt b. Bệnh c. Cung cấp thực phẩm d. Lửa đ. Tất cả những yếu tố này hoạt động theo cách phụ thuộc vào mật độ. 5. Cách tốt nhất để giảm quần thể của một loài không mong muốn về lâu dài là a. làm giảm khả năng chịu đựng của môi trường đối với loài. b. tiêu diệt có chọn lọc những con trưởng thành sinh sản. c. tiêu diệt có chọn lọc các cá thể chưa sinh sản. d. cố gắng giết các cá nhân ở mọi lứa tuổi. đ. khử trùng cá thể. 6. Các quần thể dễ bị thu hoạch quá mức nhất có đặc điểm là có a. người lớn sống rất lâu. b. thời kỳ tiền sinh sản ngắn và nhiều con cái. c. thời kỳ tiền sinh sản ngắn và ít con cái. d. thời kỳ tiền sinh sản dài và ít con cái. đ. thời kỳ tiền sinh sản dài và nhiều con cái. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Hầu hết các sinh vật mà con người quản lý ở mật độ cao hơn đều sống lâu và có tỷ lệ sinh sản thấp,trong khi hầu hết các sinh vật mà con người muốn giảm số lượng đều có thời gian tồn tại ngắn ngủi nhưng lại có tỷ lệ sinh sản cao. Tầm quan trọng của những khác biệt này đối với chiến lược quản lý và hiệu quả của thực tiễn quản lý là gì? 8. Vào giữa thế kỷ 19, dân số Ireland chủ yếu phụ thuộc vào một loại cây lương thực duy nhất là khoai tây. Khi một căn bệnh khiến vụ khoai tây thất bát, dân số Ireland giảm mạnh vì ba lý do: (1) một phần lớn dân số di cư sang Hoa Kỳ và các nước khác; (2) độ tuổi kết hôn trung bình của phụ nữ tăng từ khoảng 20 lên khoảng 30 tuổi; và (3) nhiều người chết đói. Không có thay đổi xã hội nào trong số này được lên kế hoạch ở cấp quốc gia, tuy nhiên chúng đều góp phần điều chỉnh quy mô dân số theo khả năng chịu đựng mới. Thảo luận các nguyên tắc sinh thái liên quan, sử dụng các ví dụ từ các loài khác.

 ĐÁNH GIÁ 9. Một phương pháp kiểm soát các loài dịch hại du nhập là đưa thiên địch (động vật ăn thịt, ký sinh trùng hoặc mầm bệnh) từ môi trường sống tự nhiên của dịch hại để giảm mật độ quần thể của chúng. Tuy nhiên, một số loài được du nhập để kiểm soát dịch hại đã trở thành bản thân loài gây hại. Một số nhà khoa học cho rằng không nên sử dụng các biện pháp kiểm soát sinh học trong bất kỳ trường hợp nào để quản lý dịch hại. Những người khác cho rằng, miễn là chúng được nghiên cứu kỹ lưỡng và hiệu đính kỹ lưỡng, chúng ta nên tiếp tục sử dụng các sinh vật kiểm soát sinh học như một phần trong bộ công cụ để quản lý sâu bệnh. Bạn ủng hộ quan điểm nào và tại sao? 10. Phần 55.5 mô tả hai nghiên cứu về tác động của hành lang đối với động thái biến chất – một nghiên cứu về động vật chân đốt nhỏ có khả năng phân tán hạn chế (xem Hình 55.12) và một nghiên cứu khác về các loài chim trong rừng nhiệt đới ở Mexico (xem trang 1162). Với sự khác biệt về kích thước và khả năng di chuyển giữa các loài động vật chân đốt nhỏ bé, không có cánh và các loài chim rừng, liệu có thể đưa ra một định nghĩa chung về hành lang không? Làm thế nào một nhà điều tra có thể tiến hành một thí nghiệm duy nhất để xác định tác động của hành lang lên nhiều sinh vật có kích thước và khả năng di chuyển khác nhau? Điều quan trọng là phải xem xét nhiều hơn một nhóm sinh vật khi cố gắng tìm hiểu tác động của các hành lang trong môi trường sống bị chia cắt? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

tôi" i \ Tương tác giữa các loài OO và Đồng tiến hóa CHƯƠNG 56.1 Các loại tương tác nào được các nhà sinh thái học nghiên cứu? 56.2 Tương tác đối kháng phát triển như thế nào? 56.3 Tương tác lẫn nhau phát triển như thế nào? 56.4 Kết quả của cạnh tranh là gì? RẤT NHIỀU CÔN TRÙNG có thể khẳng định là chủ đề của mối thù làm phim ở Hollywood, nhưng kiến là một ngoại lệ. Năm 1998, hai bộ phim hoạt hình của các hãng phim cạnh tranh, Antz và A Bug's Life, được phát hành cách nhau một tháng. Dù là hoạt hình giải trí hay chủ đề nghiên cứu khoa học, hành vi của những loài côn trùng sống theo bầy đàn này từ lâu đã mê hoặc con người. Khoảng 50 loài cắt lá hoặc "dù che nắng" Kiến có tên như vậy là do chúng có thói quen cắt từng mẩu lá và giữ chúng trên đầu như những chiếc lọng khi chúng chở chúng về tổ. Tuy nhiên, kiến không ăn lá cây mà chúng thu thập được. Những chiếc lá bị cắt sẽ dùng làm chất nền để nuôi các loại nấm mà kiến cắt lá ăn. Khi một con kiến chúa mới rời tổ mẹ, nó mang theo một phần khối lượng nấm mà nó đã được nuôi dưỡng trên đó. Sau khi giao phối, nó đào xuống đất tạo thành một đường hầm kết thúc bằng một căn phòng, trong đó nó đặt các viên nấm và đẻ trứng. Con cái của cô ăn nấm và phát triển thành những công nhân cỡ nhỏ, sau đó thu thập nguyên liệu lá để "cho ăn" nấm. Khi vườn nấm mở rộng, kiến xây dựng nhiều tổ hơn. Trong 3 năm, số lượng ong thợ trong một tổ có thể lên tới 8 triệu con và tổ có chiều ngang hơn 30 mét. Cần hơn 2 kg lá mỗi ngày để duy trì một khu vườn nấm trung bình của một đàn kiến, vì vậy những con kiến này có thể dễ dàng tước bỏ một khu vực thực vật. Sản xuất nấm trên quy mô lớn đòi hỏi phải có sự phân công lao động; các cá thể khác nhau thu hoạch các mảnh lá, chăm sóc nấm, bảo vệ nấm Nông dân Atta cephalotes là một trong những loài kiến cắt lá ở Trung Mỹ. Kiến cắt lá thu hoạch và vận chuyển các mảnh lá về tổ của chúng, nơi thảm thực vật sẽ nuôi dưỡng một loại nấm phát triển mạnh mà kiến tiêu thụ. làm tổ, dọn đường cho người thu gom lá và canh giữ những mảnh lá mang về tổ. Nấm trong tổ của kẻ cắt lá không thể tồn tại nếu không có kiến, chúng cung cấp lá cho nấm phát triển và bổ sung phân bón dưới dạng những giọt phân của chúng. Kiến cắt lá thậm chí còn đánh giá lá, tránh những lá có chứa hóa chất diệt nấm. Tuy nhiên, các vườn nấm rất dễ bị xâm nhập bởi các vi khuẩn không mong muốn. Để chống lại kẻ xâm lược như vậy, loài nấm mốc xanh Escovopsis, lũ kiến mang đến một đối tác khác. Chúng có cấu trúc đặc biệt để mang vi khuẩn Pseudonocardia, loại vi khuẩn này sản sinh ra các loại kháng sinh mạnh để ngăn chặn nấm mốc không mong muốn nhưng không gây hại cho nấm trồng. Ngoài ra còn có vi khuẩn Klebsiella, có khả năng cố định nitơ trong khí quyển để giúp bón phân cho vườn nấm và đáp ứng nhu cầu dinh dưỡng của kiến.Không còn nghi ngờ gì nữa, những sinh vật khác ẩn nấp trong vườn nấm đang chờ các nhà sinh thái học tò mò hoặc các nhà làm phim tương lai khám phá. Nấm trong tổ kiến cắt lá không thể tồn tại nếu không có kiến, nhưng liệu kiến cắt lá có thể tồn tại nếu không có nấm? Xem câu trả lời ở trang 1 1 85.



1170 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự cùng tiến hóa Các nhà sinh thái học nghiên cứu những loại tương tác nào? Một trong những điều chắc chắn của cuộc sống là, vào một thời điểm nào đó giữa lúc sinh ra và khi chết đi, mỗi cá thể sẽ gặp gỡ và tương tác với các cá thể của loài khác. Những tương tác này có những hậu quả có thể ảnh hưởng đến thể lực của mỗi cá nhân. Do đó, chúng có thể ảnh hưởng đến mật độ quần thể và sự phân bố của các loài, và về lâu dài, chúng có thể dẫn đến sự thay đổi tiến hóa ở một hoặc nhiều loài tương tác. Tương tác giữa các loài có thể được nhóm thành nhiều loại. Mặc dù các loại tương tác diễn ra giữa các sinh vật sống trên Trái đất về cơ bản là vô hạn, các nhà sinh thái học nhóm các tương tác giữa các loài thành một số loại cơ bản. Các loại này phản ánh liệu kết quả của các tương tác là tích cực (+), tiêu cực (-) hay trung tính (0) đối với từng loài có liên quan (Hình 56.1). Chúng tôi sẽ giới thiệu năm loại tương tác giữa các loài trong chương này. TƯƠNG TÁC ĐỐI THỦ Tương tác đối kháng là những tương tác trong đó một loài có lợi còn loài kia có hại. Tương tác đối kháng bao gồm ba loại cơ bản: • Động vật ăn cỏ, trong đó một cá thể của loài khác tiêu thụ một phần hoặc (hiếm khi) toàn bộ thực vật. â € ¢ Ký sinh trùng, trong đó một loài chỉ tiêu thụ một số mô nhất định ở một hoặc một vài cá thể của loài khác (vật chủ của nó) mà không nhất thiết phải giết chết chúng. Một số ký sinh trùng là mầm bệnh gây ra các triệu chứng bệnh ở vật chủ. TỔNG HỢP Chủ nghĩa tương hỗ là một kiểu tương tác giữa các loài mang lại lợi ích cho cả hai loài. Sự tương tác giữa kiến cắt lá và nấm được mô tả ở phần mở đầu của chương này là một ví dụ về sự tương hỗ: kiến ăn và nuôi dưỡng nấm, còn nấm lại làm thức ăn cho kiến. Chủ nghĩa tương sinh tồn tại giữa các cặp đối tác rất khác nhau, bao gồm không chỉ động vật và nấm mà còn cả nấm và thực vật, động vật và thực vật, động vật và động vật, vi khuẩn và tất cả các loại sinh vật khác. CẠNH TRANH Cạnh tranh giữa các loài đề cập đến sự tương tác trong đó hai hoặc nhiều loài sử dụng cùng một nguồn tài nguyên. Kết quả của những tương tác này phụ thuộc vào nguồn lực sẵn có. Trong một số trường hợp, các đối thủ cạnh tranh có thể cùng tồn tại bằng cách sử dụng tài nguyên theo những cách khác nhau; nếu nguồn lực đang ở mức cực kỳ thiếu hụt. â€¢ Ăn thịt, trong đó một cá thể của một loài giết và ăn thịt nhiều cá thể của loài khác (con mồi của nó). (A) Loại Tương tác giữa các loài Ảnh hưởng đến Hiệu ứng đối với Loại tương tác Loài 1 loài 2 r Ăn thịt (động vật ăn thịt-con mồi) + Đối kháng -< Động vật ăn cỏ (thực vật-động vật ăn cỏ) + tương tác Ký sinh trùng (ký sinh trùng/ + V. vật chủ gây bệnh) Tương sinh + + Cạnh tranh Chủ nghĩa hội sinh + 0 (hội sinh-vật chủ) Amensalism 0 Ký sinh trùng, ăn thịt, tương sinh Da trâu bị nhiễm bọ ve ký sinh. Chim Oxpecker ăn động vật ăn cỏ Trâu châu Phi (| N Động vật ăn thịt ăn thịt như Amensalism,Chủ nghĩa hội sinh Loài động vật có vú lớn vô tình phá hủy côn trùng và tổ của chúng. Những con diệc trắng ăn côn trùng bị quấy rầy khi trâu đi qua. 56.1 Các loại tương tác giữa các loài (A) Tương tác giữa các loài có thể được nhóm thành các loại dựa trên việc ảnh hưởng của chúng đối với từng loài tương tác là tích cực (+), tiêu cực (-) hay trung tính (0). (B) Ngay cả những cảnh nhỏ cũng có thể bao gồm nhiều tương tác giữa các loài khác nhau. Đi tới Hoạt động 56.1 Tương tác sinh thái Lifel 0e.com/ac56. 1 Sói gỗ săn và giết động vật có vú ăn cỏ wrcmaaQ Cạnh tranh Con gấu xám đang cố gắng chiếm lấy con sói.



56.1 Các nhà sinh thái học nghiên cứu những loại tương tác nào? Tuy nhiên, vào năm 1171, kết quả có thể là tiêu cực đối với tất cả các loài cạnh tranh. Tại một thời điểm nào đó, nguồn tài nguyên có thể bị thiếu hụt đến

mức dân số không thể tự duy trì được nữa; khi nguồn lực trở nên hạn chế theo cách này, sự cạnh tranh sẽ trở nên gay gắt. Cạnh tranh có thể xảy ra cùng với hầu hết mọi loại tương tác khác: giữa các loài săn mồi phụ thuộc vào cùng một loài con mồi, giữa các loài động vật ăn cỏ ăn cùng một cây chủ hoặc giữa các vi khuẩn gây bệnh tấn công cùng một vật chủ. Nguồn tài nguyên hạn chế không nhất thiết phải là thực phẩm; các loài có thể cạnh tranh về nước, không gian, nơi làm tổ hoặc thậm chí (trong trường hợp thực vật) là ánh sáng mặt trời. CHỦ NGHĨA CỘNG ĐỒNG VÀ AMENSALISM Tương tác đối kháng, tương hỗ và cạnh tranh đều ảnh hưởng đến sự phù hợp của cả hai người tham gia, nhưng có hai loại tương tác khác chỉ ảnh hưởng đến một người tham gia. Chủ nghĩa hội sinh là một loại tương tác trong đó một người tham gia được hưởng lợi nhưng người kia không bị ảnh hưởng. Hầu hết các ví dụ về chủ nghĩa hội sinh (tiếng Latin, "ở cùng một bàn") liên quan đến việc một loài ăn, ăn hoặc xung quanh một loài khác. Ví dụ, một loài có thể liên kết với một loài khác, nhờ hành vi kiếm ăn của chính nó, khiến thức ăn trở nên dễ tiếp cận hơn. Ví dụ, gia súc diệc ăn côn trùng bị quấy rầy bởi động vật ăn cỏ lớn, nhưng hoạt động của chúng không ảnh hưởng đến động vật ăn cỏ (xem Hình 56. IB). Một hình thức hội sinh khác liên quan đến việc liên kết với mục đích vận chuyển, thường là để tiếp cận các nguồn thực phẩm quý hiếm và tồn tại trong thời gian ngắn. Ví dụ, những đống phân của động vật có vú là nguồn tài nguyên quý giá đối với một số loài ăn mảnh vụn, nhưng chúng khó tìm và không bao giờ tồn tại được lâu. Nhiều loại động vật ăn mảnh vụn không thể bay - bọ ve, tuyến trùng và thậm chí cả nấm - bám vào cơ thể của bọ phân, chúng không chỉ có thể bay mà còn rất giỏi trong việc tìm kiếm phân tươi. Những người quá giang này không có tác dụng gì đối với bọ phân' sự thích hợp. Amensalism là một loại tương tác trong đó một người tham gia không bị ảnh hưởng trong khi người kia bị tổn hại. Một đàn voi di chuyển trong rừng nghiền nát côn trùng và thực vật theo từng bước đi, nhưng những con voi không bị ảnh hưởng bởi cuộc tàn sát này. Tương tác Amensal có xu hướng ngẫu nhiên hơn và do đó ít dự đoán hơn so với các loại tương tác khác. Các kiểu tương tác không phải lúc nào cũng rõ ràng Mặc dù các nhà sinh thái học thấy việc nhóm các tương tác giữa các loài thành một số loại cơ bản là hữu ích, nhưng ranh giới giữa các loại không phải lúc nào cũng rõ ràng. Ví dụ, hải quỳ ở Thái Bình Dương đốt và ăn cá nhỏ, nhưng một số loài cá chọn lọc (chủ yếu thuộc chi Amphiprion) sống bên trong hải quỳ và không bị ảnh hưởng bởi vết đốt của chúng. An toàn trước những kẻ săn mồi, cá hải quỳ di chuyển tự do giữa các xúc tu có nọc độc để ăn thịt những con cnidarians. chất thải (Hình 56.2). Cá hải quỳ phải thích nghi với nọc độc của hải quỳ và đến lượt cá hải quỳ cũng phải thích nghi với cá.Quá trình thích nghi dường như liên quan đến sự thay đổi lớp màng nhầy của cá; lau sạch chất nhầy của cá đã thích nghi sẽ gây ra vết đốt ngay lập tức, trong khi hải quỳ không đốt cá có chất nhầy nguyên vẹn. Lợi ích của mối quan hệ này với cá hải quỳ là rất rõ ràng: nó thoát khỏi kẻ săn mồi bằng cách ẩn nấp sau những xúc tu châm chích của hải quỳ và nó không cần phải kiếm ăn Amphiprion ocellaris 56.2 Sự tương tác giữa các loài không phải lúc nào cũng rõ ràng Các nhà sinh thái học từ lâu đã tin tưởng rằng mối quan hệ giữa hải quỳ và cá hải quỳ là một mối quan hệ cộng sinh: rằng loài cá, nhờ sống giữa các xúc tu đốt của hải quỳ, đã nhận được sự bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi. Nhưng liệu nó cũng có thể được coi là sự tương hỗ nếu phân của cá cung cấp cho hải quỳ những chất dinh dưỡng có lợi? rộng rãi cho thực phẩm. Nhưng liệu hải quỳ có được hưởng lợi từ sự liên kết này không? Bằng cách đại tiện trong khi cư trú, cá hải quỳ có thể cung cấp chất dinh dưỡng giàu nitơ cho hải quỳ. Mặt khác, cá thỉnh thoảng có thể ăn trộm con mồi của hải quỳ, điều này ảnh hưởng tiêu cực đến sức khỏe của hải quỳ. Các loại tương tác được mô tả trong phần này trên thực tế là một phần của sự liên tục và theo thời gian tiến hóa, chúng có thể chuyển từ loại này sang loại khác. Kết quả của chúng phụ thuộc vào cả hoàn cảnh sinh thái và tiến hóa, bao gồm cả sự hiện diện và ảnh hưởng của các loài khác. Một số loại tương tác dẫn đến sự đồng tiến hóa. Tất cả các loại tương tác đều có khả năng ảnh hưởng đến mật độ quần thể của các loài tương tác. Bằng cách góp phần vào sự sống sót hoặc sinh sản khác biệt của các cá thể có những đặc điểm khác nhau, chúng cũng có thể thay đổi tần số kiểu gen trong quần thể tương tác theo thời gian. Do đó, những tương tác này vừa có những hậu quả về mặt sinh thái, như khi chúng ảnh hưởng đến sự phân bố và sự phong phú của một loài, vừa có những hậu quả về mặt tiến hóa, khi chúng dẫn đến sự thích nghi. Trong một số trường hợp, sự thích nghi ở một loài có thể dẫn đến sự tiến hóa của sự thích nghi tương hỗ ở loài mà nó tương tác, một quá trình được gọi là đồng tiến hóa. Darwin quan sát thấy rằng sự thay đổi tiến hóa xảy ra không chỉ để đáp ứng với các điều kiện vật lý, như được mô tả ở Chương 54, mà còn để đáp ứng với sự tương tác giữa các loài. Trong phần giới thiệu cuốn Nguồn gốc các loài, Darwin đã chỉ ra rằng chim gõ kiến có bàn chân, đuôi, mỏ và lưỡi “thích nghi đáng kinh ngạc để bắt côn

trùng dưới vỏ cây". là kết quả của sự tương tác lâu dài của chúng với con mồi côn trùng.2 Sự tương tác giữa các loài không phải lúc nào cũng rõ ràng Các nhà sinh thái học từ lâu đã tin rằng mối quan hệ giữa hải quỳ và cá hải quỳ là một mối quan hệ hội sinh: rằng loài cá, nhờ sống giữa các xúc tu có nọc độc của hải quỳ, đã nhận được sự bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi. Nhưng liệu nó cũng có thể được coi là sự tương hỗ nếu phân của cá cung cấp cho hải quỳ những chất dinh dưỡng có lợi? rộng rãi cho thực phẩm. Nhưng liệu hải quỳ có được hưởng lợi từ sự liên kết này không? Bằng cách đại tiện trong khi cư trú, cá hải quỳ có thể cung cấp chất dinh dưỡng giàu nitơ cho hải quỳ. Mặt khác, cá thỉnh thoảng có thể ăn trộm con mồi của hải quỳ, điều này ảnh hưởng tiêu cực đến sức khỏe của hải quỳ. Các loại tương tác được mô tả trong phần này trên thực tế là một phần của sự liên tục và theo thời gian tiến hóa, chúng có thể chuyển từ loại này sang loại khác. Kết quả của chúng phụ thuộc vào cả hoàn cảnh sinh thái và tiến hóa, bao gồm cả sự hiện diện và ảnh hưởng của các loài khác. Một số loại tương tác dẫn đến sự đồng tiến hóa. Tất cả các loại tương tác đều có khả năng ảnh hưởng đến mật độ quần thể của các loài tương tác. Bằng cách góp phần vào sự sống sót hoặc sinh sản khác biệt của các cá thể có những đặc điểm khác nhau, chúng cũng có thể thay đổi tần số kiểu gen trong quần thể tương tác theo thời gian. Do đó, những tương tác này vừa có những hậu quả về mặt sinh thái, như khi chúng ảnh hưởng đến sự phân bố và sự phong phú của một loài, vừa có những hậu quả về mặt tiến hóa, khi chúng dẫn đến sự thích nghi. Trong một số trường hợp, sự thích nghi ở một loài có thể dẫn đến sự tiến hóa của sự thích nghi tương hỗ ở loài mà nó tương tác, một quá trình được gọi là đồng tiến hóa. Darwin quan sát thấy rằng sự thay đổi tiến hóa xảy ra không chỉ để đáp ứng với các điều kiện vật lý, như được mô tả ở Chương 54, mà còn để đáp ứng với sự tương tác giữa các loài. Trong phần giới thiệu cuốn Nguồn gốc các loài, Darwin đã chỉ ra rằng chim gõ kiến có bàn chân, đuôi, mỏ và lưỡi "thích nghi đáng kinh ngạc để bắt côn trùng dưới vỏ cây". là kết quả của sự tương tác lâu dài của chúng với con mồi côn trùng.2 Sự tương tác giữa các loài không phải lúc nào cũng rõ ràng Các nhà sinh thái học từ lâu đã tin rằng mối quan hệ giữa hải quỳ và cá hải quỳ là một mối quan hệ hội sinh: rằng loài cá, nhờ sống giữa các xúc tu có nọc độc của hải quỳ, đã nhận được sự bảo vệ khỏi những kẻ săn mồi. Nhưng liệu nó cũng có thể được coi là sự tương hỗ nếu phân của cá cung cấp cho hải quỳ những chất dinh dưỡng có lợi? rộng rãi cho thực phẩm. Nhưng liệu hải quỳ có được hưởng lợi từ sự liên kết này không? Bằng cách đại tiện trong khi cư trú, cá hải quỳ có thể cung cấp chất dinh dưỡng giàu nitơ cho hải quỳ. Mặt khác, cá thỉnh thoảng có thể ăn trộm con mồi của hải quỳ, điều này ảnh hưởng tiêu cực đến sức khỏe của hải quỳ. Các loại tương tác được mô tả trong phần này trên thực tế là một phần của sự liên tục và theo thời gian tiến hóa, chúng có thể chuyển từ loại này sang loại khác. Kết quả của chúng phụ thuộc vào cả hoàn cảnh sinh thái và tiến hóa, bao gồm cả sự hiện diện và ảnh hưởng của các loài khác. Một số loại tương tác dẫn đến sự đồng tiến hóa. Tất cả các loại tương tác đều có khả năng ảnh hưởng đến mật độ quần thể của các loài tương tác. Bằng cách góp phần vào sự sống sót hoặc sinh sản khác biệt của các cá thể có những đặc điểm khác nhau, chúng cũng có thể thay đổi tần số kiểu gen trong quần thể tương tác theo thời gian. Do đó, những tương tác này vừa có những hậu quả về mặt sinh thái, như khi chúng ảnh hưởng đến sự phân bố và sự phong phú của một loài, vừa có những hậu quả về mặt tiến hóa, khi chúng dẫn đến sự thích nghi. Trong một số trường hợp, sự thích nghi ở một loài có thể dẫn đến sự tiến hóa của sự thích nghi tương hỗ ở loài mà nó tương tác, một quá trình được gọi là đồng tiến hóa. Darwin quan sát thấy rằng sự thay đổi tiến hóa xảy ra không chỉ để đáp ứng với các điều kiện vật lý, như được mô tả ở Chương 54, mà còn để đáp ứng với sự tương tác giữa các loài. Trong phần giới thiệu cuốn Nguồn gốc các loài, Darwin đã chỉ ra rằng chim gõ kiến có bàn chân, đuôi, mỏ và lưỡi "thích nghi đáng kinh ngạc để bắt côn trùng dưới vỏ cây". là kết quả của sự tương tác lâu dài của chúng với con mồi côn trùng.Một số loại tương tác dẫn đến sự đồng tiến hóa. Tất cả các loại tương tác đều có khả năng ảnh hưởng đến mật độ quần thể của các loài tương tác. Bằng cách góp phần vào sự sống sót hoặc sinh sản khác biệt của các cá thể có những đặc điểm khác nhau, chúng cũng có thể thay đổi tần số kiểu gen trong quần thể tương tác theo thời gian. Do đó, những tương tác này vừa có những hậu quả về mặt sinh thái, như khi chúng ảnh hưởng đến sự phân bố và sự phong phú của một loài, vừa có những hậu quả về mặt tiến hóa, khi chúng dẫn đến sự thích nghi. Trong một số trường hợp, sự thích nghi ở một loài có thể dẫn đến sự tiến hóa của sự thích nghi tương hỗ ở loài mà nó tương tác, một quá trình được gọi là đồng tiến hóa. Darwin quan sát thấy rằng sự thay đổi tiến hóa xảy ra không chỉ để đáp ứng với các điều kiện vật lý, như được mô tả ở Chương 54, mà còn để đáp ứng với sự tương tác giữa các loài. Trong phần giới thiệu cuốn Nguồn gốc các loài, Darwin đã chỉ ra rằng chim gõ kiến có bàn chân, đuôi, mỏ và lưỡi "thích nghi đáng kinh ngạc để bắt côn trùng dưới vỏ

cây”. là kết quả của sự tương tác lâu dài của chúng với con mồi côn trùng.Một số loại tương tác dẫn đến sự đồng tiến hóa. Tất cả các loại tương tác đều có khả năng ảnh hưởng đến mật độ quần thể của các loài tương tác. Bằng cách góp phần vào sự sống sót hoặc sinh sản khác biệt của các cá thể có những đặc điểm khác nhau, chúng cũng có thể thay đổi tần số kiểu gen trong quần thể tương tác theo thời gian. Do đó, những tương tác này vừa có những hậu quả về mặt sinh thái, như khi chúng ảnh hưởng đến sự phân bố và sự phong phú của một loài, vừa có những hậu quả về mặt tiến hóa, khi chúng dẫn đến sự thích nghi. Trong một số trường hợp, sự thích nghi ở một loài có thể dẫn đến sự tiến hóa của sự thích nghi tương hỗ ở loài mà nó tương tác, một quá trình được gọi là đồng tiến hóa. Darwin quan sát thấy rằng sự thay đổi tiến hóa xảy ra không chỉ để đáp ứng với các điều kiện vật lý, như được mô tả ở Chương 54, mà còn để đáp ứng với sự tương tác giữa các loài. Trong phần giới thiệu cuốn Nguồn gốc các loài, Darwin đã chỉ ra rằng chim gõ kiến có bàn chân, đuôi, mỏ và lưỡi “thích nghi đáng kinh ngạc để bắt côn trùng dưới vỏ cây”. là kết quả của sự tương tác lâu dài của chúng với con mồi côn trùng.



1172 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự cùng tiến hóa Trong khi các yếu tố phi sinh học cũng đóng vai trò là tác nhân chọn lọc, chúng khác biệt cơ bản với các tác nhân chọn lọc sinh học ở chỗ bản thân chúng không trải qua sự thay đổi do sự tương tác. Tuyết và băng không trở nên nguy hiểm hơn khi gặp phải các sinh vật chịu lạnh, nhưng theo thời gian tiến hóa, những kẻ săn mồi có thể trở nên nhanh nhẹn hơn, mạnh mẽ hơn hoặc hiệu quả hơn trong việc bắt con mồi. Đáp lại, các loài con mồi có thể trở nên nhanh nhẹn hơn, cứng rắn hơn, ít dễ thấy hơn hoặc độc hơn, tất cả đều làm giảm khả năng bị tiêu thụ. Một loạt sự thích nghi có đi có lại có thể dẫn đến cái được mệnh danh là cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa. Sự tương tự về chạy đua vũ trang, lần đầu tiên được sử dụng trong bối cảnh tương tác giữa động vật ăn cỏ và thực vật, có thể được áp dụng cho hầu hết các tương tác đối kháng. Sự tiến hóa của các đặc điểm làm tăng khả năng thích nghi của loài săn mồi, động vật ăn cỏ hoặc ký sinh gây áp lực chọn lọc lên con mồi hoặc loài vật chủ để chống lại sự thích nghi của người tiêu dùng. Ngược lại, sự thích nghi của con mồi hoặc vật chủ lại gây áp lực lựa chọn lên người tiêu dùng để cải thiện khả năng thích ứng của nó hơn nữa, dẫn đến một loạt các thích nghi có đi có lại ngày càng leo thang. Các loại tương tác có nhiều khả năng dẫn đến đồng tiến hóa nhất là những loại tương tác xảy ra có thể dự đoán được và với tần suất cao theo thời gian và có tác động mạnh mẽ đến các loài tương tác. Do đó, hầu hết các tương tác bổ sung và hội sinh ít có khả năng cùng tiến hóa hơn so với nhiều tương tác đối kháng và tương hỗ. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 56.1 SgBBS Coevolution: Strategies for Survival Lifel 0e.com/at56.1 RECAP Các tương tác giữa các loài có thể được nhóm thành các danh mục dựa trên việc chúng mang lại lợi ích hay gây hại cho từng loài liên quan. Một số tương tác giữa các loài có thể dẫn đến sự thích nghi và đồng tiến hóa qua lại. ™ Mô tả các loại tương tác giữa các loài. Xem trang. 1170 và Hình 56.1 â€¢ Cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa có ý nghĩa gì? Xem trang. 1172 Phần 31.3 và 51.1 đã xem xét một số chiến lược cho ăn dị dưỡng theo quan điểm của người tiêu dùng. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem các tương tác đối kháng - ăn thịt, ăn cỏ và ký sinh - ảnh hưởng như thế nào đến cả loài tiêu thụ và loài tài nguyên. Tương tác đối kháng phát triển như thế nào? Mỗi loài đều đóng vai trò là nguồn thức ăn, bằng cách này hay cách khác, cho ít nhất một loài khác. Người tiêu dùng có thể tăng cường thể lực bằng cách mua thức ăn, trong khi các loài tài nguyên có thể tăng cường thể lực bằng cách tránh bị tiêu thụ. Do đó, lợi ích của người tiêu dùng và các loài tài nguyên thiết lập một mối quan hệ đối kháng có thể dẫn đến một cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa. Tuy nhiên, những mối quan hệ tiêu hao này không hẳn là tai hại; Các sinh vật tạo ra bữa ăn cho nhau theo nhiều cách khác nhau. Tương tác giữa động vật ăn thịt và con mồi dẫn đến một loạt các thích nghi. Tương tác giữa động vật ăn thịt và con mồi có lẽ là loại tương tác đối kháng quen thuộc nhất và kịch tính nhất.Những kẻ săn mồi luôn giết chết những con mồi mà chúng tiêu thụ và trong suốt cuộc đời của nó, kẻ săn mồi sẽ giết và tiêu thụ nhiều con mồi. Động vật ăn thịt có xu hướng ít chuyên biệt hơn các loại người tiêu dùng khác. Sự phù hợp của kẻ săn mồi phụ thuộc vào việc cân bằng chi phí của việc truy đuổi, khuất phục và xử lý con mồi với lợi ích về mặt năng lượng của việc tiêu thụ nó, như chúng ta đã thấy trong Phần 53.4. Vì vậy, nhiều kẻ săn mồi lớn hơn con mồi và nhiều kẻ trong số chúng sử dụng sức mạnh hoặc sự nhanh nhẹn để bắt con mồi. Điều này đúng với các loài săn mồi ở mọi kích cỡ: hổ truy đuổi hươu và bọ hổ truy đuổi côn trùng nhỏ hơn đều là những kẻ săn mồi nhanh nhẹn, mạnh mẽ và cả hai đều được trang bị bộ hàm khỏe (Hình 56.3). Những kẻ săn mồi nhỏ hơn con mồi sẽ dựa vào các chiến lược khác để tăng hiệu quả của chúng. Ví dụ, nhiều loài nhện bắt con mồi bằng mạng. 56.3 Động vật ăn thịt sử dụng nhiều loại vũ khí (A) Hổ là hiện thân của hầu hết mọi người về hình ảnh kẻ săn mồi - một loài động vật lớn sử dụng khả năng tàng hình, tốc độ , sức mạnh, răng và móng vuốt để bắt con mồi. (B) Con bọ hổ xanh dài 1,3 cm cũng rất đáng sợ đối với con mồi của nó, bao gồm cả sâu bướm. Bộ hàm khổng lồ của bọ cánh cứng chiếm phần lớn chiều dài cơ thể của nó và nó là một trong những loài chạy nhanh nhất trong số các loài côn trùng. (A) Panthera tigris (B) Cicindela campestris

(A) Hyla versicolor 56.2 Tương tác đối kháng phát triển như thế nào? 1173 56.4 Tránh tiêu thụ bằng cách tránh bị phát hiện (A) Ếch cây xám có thể thay đổi màu sắc để hòa trộn với chất nền của nó. (B) Sự giống nhau với một vật thể không ăn được có thể là một biện pháp phòng vệ hiệu quả chống lại những kẻ săn mồi bằng mắt. Những con chim tìm kiếm con mồi côn trùng có khả năng bỏ qua một con katydid trông giống như một chiếc lá bị ăn một phần. chỉ có giun đất và ốc sên mà còn săn mồi lớn hơn chính nó rất nhiều, bao gồm cả chuột và chim nhỏ. Các loài con mồi có nhiều kiểu phòng thủ khác nhau trước kẻ săn mồi. Nhiều loài động

vật có thể trốn thoát khỏi kẻ săn mồi chỉ bằng cách bay hoặc chạy trốn. Những người khác có phòng thủ hình thái. Da, vỏ, gai hoặc lông cứng có thể đánh bại ngay cả kẻ săn mồi kiên quyết. Tuy nhiên, đến lượt chúng, sự thích nghi lại tiến hóa ở những kẻ săn mồi có thể vượt qua những biện pháp phòng vệ này. TRÁNH PHÁT HIỆN Các loài con mồi thường có thể trốn thoát khỏi kẻ săn mồi bằng cách ẩn nấp. Một hình thức ẩn nấp là ngụy trang hoặc ghép nền, còn được gọi là crypsis. Một số động vật thậm chí có thể thay đổi màu sắc để phù hợp với chất nền mà chúng tìm thấy (Hình 56.4A). Khả năng ngụy trang của một số loài cho phép chúng trông giống những vật thể mà kẻ săn mồi coi là không ăn được. Ví dụ, katydid trong Hình 56.4B trông rất giống một chiếc lá chết, thậm chí trông giống như một vết nấm đang phân hủy. Bởi vì tầm nhìn của nhiều loài săn mồi được điều chỉnh để phát hiện con mồi đang di chuyển, nhiều loài con mồi chỉ đơn giản là ngừng di chuyển nếu chúng đang bị truy đuổi. "Chơi trò có túi" một thuật ngữ đôi khi được áp dụng cho chiến lược này, đề cập đến khả năng mô phỏng cái chết của opossum (Didelphis virginiana). PHÒNG NGỪA HÓA CHẤT Nhiều loài động vật sử dụng cơ chế phòng vệ bằng hóa chất để trốn thoát hoặc đẩy lùi kẻ săn mồi. Phòng vệ bằng hóa chất nói chung là lĩnh vực của những con mồi động vật nhỏ, yếu, không có cuống hoặc không được bảo vệ. Ví dụ, trong số các loài nhuyễn thể, loài nào càng yếu? vỏ thì càng có nhiều khả năng sử dụng biện pháp phòng vệ bằng hóa chất; ví dụ như loài sên biển ở Hình 56. 5B không có vỏ nhưng có độc tính cao. Một số động vật có xương sống cũng dựa vào hóa chất để xua đuổi kẻ săn mồi. Nhiều loài côn trùng tạo ra chất xịt, dịch rỉ hoặc bọt khi bị tấn công. Ví dụ, bọ Bombardier sở hữu một cặp tuyến gần lỗ hậu môn. Mỗi tuyến có hai ngăn được lót bằng lớp biểu bì bảo vệ. Ngăn bên trong chứa hỗn hợp các hóa chất tương đối không độc hại, cùng với hydro peroxide. Ngăn bên ngoài chứa enzym. Khi bị quấy rầy, bọ cánh cứng sẽ thải các chất ở ngăn bên trong ra ngăn bên ngoài, dẫn đến phản ứng hóa học giải phóng năng lượng tức thời. Oxy là một trong những sản phẩm cuối cùng được tạo ra bởi phản ứng này và áp suất tạo ra sẽ giải phóng hỗn hợp với tiếng "bốp" có thể nghe được. Do phản ứng giải phóng năng lượng nên nhiệt độ của tia phun xấp xỉ 100°C. Phản ứng của những kẻ săn mồi - bao gồm cả con người - đối với chất tiết nóng, bùng nổ này là có thể dự đoán được,và bọ cánh cứng ném bom có rất ít kẻ thù. Đi tới Media Clip 56.1 nSfrifi Bombardier Beetle Xịt kẻ thù của nó SfiJfS Lifel 0e.com/mc56.1 Nhưng sự thích nghi có thể tiến hóa ở những kẻ săn mồi vượt qua khả năng phòng thủ hóa học của con mồi, như chúng ta đã thấy trong trường hợp sa giông da thô và sọc văn rắn đã trở nên không nhạy cảm với chất độc bảo vệ của nó (xem Hình 21.20). Một số kẻ săn mồi không chỉ không nản lòng trước các chất hóa học phòng thủ của con mồi mà còn ăn chúng và cô lập chúng trong cơ thể để tự vệ chống lại kẻ săn mồi của chính chúng. Sên biển có thể ăn nhiều loại con mồi được bảo vệ tốt mà không bị trừng phạt và là bậc thầy trong việc có được khả năng phòng thủ từ thức ăn của chúng. Một số loài ăn bọt biển tập trung các hóa chất độc hại lấy được từ con mồi, trong khi những loài khác ăn hydrozoans, kết hợp các tế bào đốt của con mồi, vẫn còn hoạt động, vào cơ thể của chúng. TUYỆT VỜI Một số loài săn mồi tự vệ bằng hóa chất độc hại quảng cáo thực tế đó. Hình thức quảng cáo này được gọi là chủ nghĩa ngụy biện hoặc màu sắc cảnh báo. Các loài săn mồi aposematic khai thác thực tế là kẻ săn mồi có thể học cách tránh các tín hiệu cảnh báo nhất định. Tín hiệu cảnh báo của chúng có thể là hình ảnh (nhiều loài độc hại có màu sắc rực rỡ) hoặc âm thanh (ví dụ như tiếng kêu cảnh báo của rắn đuôi chuông), tùy thuộc vào tín hiệu cảm giác mà kẻ săn mồi sử dụng để tìm con mồi. Nhiều con mồi độc có màu sắc tươi sáng hoặc hoa văn nổi bật để bảo vệ bản thân trước những kẻ săn mồi có khả năng định hướng trực quan. Màu sắc cảnh báo như vậy làm tăng khả năng kẻ săn mồi học cách nhận biết và tránh các loài độc hại (Hình 56.5). Một số loài săn mồi có xương sống dựa vào tín hiệu thị giác có thể học nhanh chóng để liên kết các kiểu màu sắc nhất định với trải nghiệm ăn uống khó chịu. Do đó, các loài aposematic có đặc điểm đủ cứng rắn để sống sót sau cuộc chạm trán ngắn ngủi với kẻ săn mồi. Bất kỳ cuộc gặp gỡ nào dẫn đến cái chết của cá thể aposetic đều khó có thể dẫn đến việc lựa chọn mô hình aposetic của nó. Đôi khi các nhà nghiên cứu thực địa tìm thấy những con bướm aposematic bị tổn thương do mỏ chim gây ra - một dấu hiệu cho thấy chúng đã sống sót sau khi bị một loài chim ăn thịt ít học nếm thử. HỆ THỐNG BẮT BUỘC Ngay cả một số loài không độc hại cũng được hưởng lợi từ màu sắc cảnh báo. Chúng ta đã thấy rằng một số loài con mồi tránh tiêu thụ bằng cách bắt chước những vật không ăn được (xem Hình 56.4B).Một số loài ăn bọt biển tập trung các hóa chất độc hại lấy được từ con mồi, trong khi những loài khác ăn hydrozoans, kết hợp các tế bào đốt của con mồi, vẫn còn hoạt động, vào cơ thể của chúng. TUYỆT VỜI Một số loài săn mồi tự vệ bằng hóa chất độc hại quảng cáo thực tế đó. Hình thức quảng cáo này được gọi là chủ nghĩa ngụy biện hoặc màu sắc cảnh báo. Các loài săn mồi aposematic khai thác thực tế là kẻ

săn mồi có thể học cách tránh các tín hiệu cảnh báo nhất định. Tín hiệu cảnh báo của chúng có thể là hình ảnh (nhiều loài độc hại có màu sắc rực rỡ) hoặc âm thanh (ví dụ như tiếng kêu cảnh báo của rắn đuôi chuông), tùy thuộc vào tín hiệu cảm giác mà kẻ săn mồi sử dụng để tìm con mồi. Nhiều con mồi độc có màu sắc tươi sáng hoặc hoa văn nổi bật để bảo vệ bản thân trước những kẻ săn mồi có khả năng định hướng trực quan. Màu sắc cảnh báo như vậy làm tăng khả năng kẻ săn mồi học cách nhận biết và tránh các loài độc hại (Hình 56.5). Một số loài săn mồi có xương sống dựa vào tín hiệu thị giác có thể học nhanh chóng để liên kết các kiểu màu sắc nhất định với trải nghiệm ăn uống khó chịu. Do đó, các loài aposematic có đặc điểm đủ cứng rắn để sống sót sau cuộc chạm trán ngắn ngủi với kẻ săn mồi. Bất kỳ cuộc gặp gỡ nào dẫn đến cái chết của cá thể aposetic đều khó có thể dẫn đến việc lựa chọn mô hình aposetic của nó. Đôi khi các nhà nghiên cứu thực địa tìm thấy những con bướm aposematic bị tổn thương do mỏ chim gây ra - một dấu hiệu cho thấy chúng đã sống sót sau khi bị một loài chim ăn thịt ít học nếm thử. HỆ THỐNG BẮT BUỘC Ngay cả một số loài không độc hại cũng được hưởng lợi từ màu sắc cảnh báo. Chúng ta đã thấy rằng một số loài con mồi tránh tiêu thụ bằng cách bắt chước những vật không ăn được (xem Hình 56.4B).Một số loài ăn bọt biển tập trung các hóa chất độc hại lấy được từ con mồi, trong khi những loài khác ăn hydrozoans, kết hợp các tế bào đốt của con mồi, vẫn còn hoạt động, vào cơ thể của chúng. TUYỆT VỜI Một số loài săn mồi tự vệ bằng hóa chất độc hại quảng cáo thực tế đó. Hình thức quảng cáo này được gọi là chủ nghĩa ngụy biện hoặc màu sắc cảnh báo. Các loài săn mồi aposematic khai thác thực tế là kẻ săn mồi có thể học cách tránh các tín hiệu cảnh báo nhất định. Tín hiệu cảnh báo của chúng có thể là hình ảnh (nhiều loài độc hại có màu sắc rực rỡ) hoặc âm thanh (ví dụ như tiếng kêu cảnh báo của rắn đuôi chuông), tùy thuộc vào tín hiệu cảm giác mà kẻ săn mồi sử dụng để tìm con mồi. Nhiều con mồi độc có màu sắc tươi sáng hoặc hoa văn nổi bật để bảo vệ bản thân trước những kẻ săn mồi có khả năng định hướng trực quan. Màu sắc cảnh báo như vậy làm tăng khả năng kẻ săn mồi học cách nhận biết và tránh các loài độc hại (Hình 56.5). Một số loài săn mồi có xương sống dựa vào tín hiệu thị giác có thể học nhanh chóng để liên kết các kiểu màu sắc nhất định với trải nghiệm ăn uống khó chịu. Do đó, các loài aposematic có đặc điểm đủ cứng rắn để sống sót sau cuộc chạm trán ngắn ngủi với kẻ săn mồi. Bất kỳ cuộc gặp gỡ nào dẫn đến cái chết của cá thể aposetic đều khó có thể dẫn đến việc lựa chọn mô hình aposetic của nó. Đôi khi các nhà nghiên cứu thực địa tìm thấy những con bướm aposematic bị tổn thương do mỏ chim gây ra - một dấu hiệu cho thấy chúng đã sống sót sau khi bị một loài chim ăn thịt ít học nếm thử. HỆ THỐNG BẮT BUỘC Ngay cả một số loài không độc hại cũng được hưởng lợi từ màu sắc cảnh báo. Chúng ta đã thấy rằng một số loài con mồi tránh tiêu thụ bằng cách bắt chước những vật không ăn được (xem Hình 56.4B).Đôi khi các nhà nghiên cứu thực địa tìm thấy những con bướm aposematic bị tổn thương do mỏ chim gây ra - một dấu hiệu cho thấy chúng đã sống sót sau khi bị một loài chim ăn thịt ít học nếm thử. HỆ THỐNG BẮT BUỘC Ngay cả một số loài không độc hại cũng được hưởng lợi từ màu sắc cảnh báo. Chúng ta đã thấy rằng một số loài con mồi tránh tiêu thụ bằng cách bắt chước những vật không ăn được (xem Hình 56.4B).Đôi khi các nhà nghiên cứu thực địa tìm thấy những con bướm aposematic bị tổn thương do mỏ chim gây ra - một dấu hiệu cho thấy chúng đã sống sót sau khi bị một loài chim ăn thịt ít học nếm thử. HỆ THỐNG BẮT BUỘC Ngay cả một số loài không độc hại cũng được hưởng lợi từ màu sắc cảnh báo. Chúng ta đã thấy rằng một số loài con mồi tránh tiêu thụ bằng cách bắt chước những vật không ăn được (xem Hình 56.4B).



1174 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự cùng tiến hóa (C) Dendrobates reticulatus 56.5 Một số con mồi có nhãn cảnh báo Một số con mồi độc cảnh báo những kẻ săn mồi tiềm năng bằng màu sắc ngụy trang. (A) Cây bông sữa rất độc hại và nhiều loài côn trùng ăn chúng, chẳng hạn như ấu trùng bướm vua này, kết hợp các hóa chất độc hại của cây vào hệ thống của chúng. (B) Hải sâm (sên biển) là động vật thân mềm không có vỏ bảo vệ; tuy nhiên, chúng có thể có các tuyến trùng đốt (thu được từ con mồi hydrozoan). (C) Ếch phi tiêu độc ở Trung và Nam Mỹ cô lập các hóa chất có độc tính cao trên làn da sáng màu của chúng. Những người khác làm như vậy bằng cách bắt chước các loài aposetic. Chiến lược này đã dẫn đến sự phát triển của hai loại hệ thống bắt chước. Trong mô hình bắt chước Batesian, một loài lành tính, ăn được (bắt chước) gần giống với một loài nguy hiểm, độc hại (mô hình) và được hưởng lợi từ hành vi tránh né mà loài mô hình học được. động vật ăn thịt (Hình 56. 6A). Sự bắt chước có thể vượt ra ngoài ngoại hình; nhiều mô hình bắt chước cũng mô phỏng các hành vi đặc biệt của mô hình của họ. Ở sa mạc Kalahari ở miền nam châu Phi, thằn lằn Eremias lugubris trưởng thành có màu sắc khó hiểu để hòa lẫn với cát, nhưng thằn lằn non của loài này có màu đen và trắng dễ thấy, giống với loài bọ cánh cứng nguy hiểm bản địa ở cùng khu vực. Oogpisters (tiếng Afrikaans có nghĩa là "nước tiểu vào mắt bạn"), giống như loài bọ ném bom được mô tả trước đó, có thể phát ra tia độc hại trên một khoảng cách đáng kể. Những con thằn lằn non sẽ ấn đuôi xuống đất và cong lưng, do đó, chúng càng giống với một con chim săn mồi sắp "bắn". (A) Bắt chước Batesian Loài blenny vô hại này... ...gần giống với loài có liên quan đến nọc độc. Petroscirtes breviceps Meiacanthus grammistes 56.6 Sự thật về việc ghi nhãn? (A) Loài bắt chước Batesian là loài dễ bị tổn thương và được bảo vệ bằng cách bắt chước các tín hiệu nguy hiểm của các loài nguy hiểm. Ngoại hình của loài blenny vô hại Petroscirtes breviceps gần giống với loài blenny sọc có răng nanh, sở hữu một cặp răng nanh có rãnh với các tuyến nọc độc liên quan. (Những con cá đực nhìn thấy ở đây đang canh giữ những quả trứng mà con cái đặt bên trong những chiếc chai bỏ đi dưới đáy biển.) (B) Màu sắc chung của loài bắt chước Mullerian là một sự quảng cáo trung thực về độc tính của chúng. Là sâu bướm, tất cả các loài bướm cánh dài (chi Heliconius) ở Nam Mỹ đều ăn những cây hoa hướng dương độc hại và đưa chất độc vào cơ thể trưởng thành của chúng. Các loài Heliconius sống cùng nhau trong một khu vực cụ thể có màu sắc cảnh báo tương tự nhau. (B) Bắt chước Mullerian w Trong mỗi cặp, Heliconius melpomene xuất hiện ở trên, H. erato ở dưới. Cả hai loài đều độc hại. 5m? iW. Ngoại hình của Ly.V, cả hai loài khác nhau 1 1 về mặt địa lý nhưng luôn có mối liên hệ với nhau.

(A) *Danaus plexippus* larva



(B) *Chromodoris* sp.



56.2 Tương tác đối kháng phát triển như thế nào? 1175 Trong sự bắt chước của Mullerian, một số loài aposmatic hội tụ về một kiểu màu phổ biến; tất cả đều được hưởng lợi từ việc cung cấp tín hiệu nhận dạng

mạnh hơn cho kẻ săn mồi. Nhiều loài bướm cánh dài Tân nhiệt đới (Heliconius), là loài sâu bướm ăn cây hoa hướng dương độc hại và đưa chất độc thực vật vào cơ thể chúng, là loài bắt chước Mullerian, và các loài Heliconius sống cùng nhau trong một khu vực địa lý cụ thể có thể có màu sắc tương tự và có chung đặc điểm chung. mẫu cảnh báo chung (Hình 56.6B). Trình tự bộ gen của loài bắt chước Heliconius Mullerian đã xác định được một gen, optix, mã hóa cho một yếu tố phiên mã, bằng cách thay đổi kiểu biểu hiện gen, có thể tạo ra các kiểu màu giống nhau ở các loài Heliconius không có quan hệ họ hàng gần gũi lắm, do đó dẫn đến sự tiến hóa của loài bắt chước. các mẫu màu trong một khu vực địa lý. Động vật ăn cỏ là sự tương tác rộng rãi. Sự tương tác phổ biến nhất giữa các sinh vật đa bào trên Trái đất là giữa thực vật và động vật ăn cỏ ăn chúng. Động vật ăn cỏ tương đối dễ dàng kiếm được thức ăn vì thực vật không có cuống và không thể cào, cắn hoặc bỏ chạy. Mỗi lớp động vật có xương sống chính đều bao gồm ít nhất một vài loài động vật ăn cỏ. Trong các hệ thống biển, các sinh vật ăn thực vật và tảo bao gồm động vật thân mềm, động vật giáp xác, động vật da gai và giun đốt. Nhưng xét về số lượng cá thể cũng như số lượng loài thì đại đa số động vật ăn cỏ trên thế giới là côn trùng. Hơn 90 phần trăm côn trùng ăn cỏ là loài ăn tạp, hoặc là những chuyên gia chỉ ăn một hoặc một số loài thực vật, thường có liên quan về mặt phân loại. Ngược lại, các loài đa thực ăn tới hàng trăm loài thực vật không liên quan. Động vật ăn cỏ có xương sống nói chung là loài đa thực; Ví dụ, một con bò chăn thả trên đồng cỏ có thể tiêu thụ nhiều loài thực vật khác nhau chỉ trong một buổi chiều. Tuy nhiên, có những ngoại lệ cho mô hình này. Gấu túi Úc nổi tiếng chỉ ăn lá cây bạch đàn và chế độ ăn của gấu trúc khổng lồ gần như hoàn toàn là tre. Động vật ăn cỏ, đặc biệt là côn trùng, thường chỉ tiêu thụ các phần của cây lương thực và thường không giết chúng. Trong hầu hết các hệ sinh thái tự nhiên, côn trùng hiếm khi loại bỏ hơn 20% sinh khối thực vật. Vì lý do đó, một số nhà sinh thái học đặt câu hỏi về khả năng côn trùng gây áp lực chọn lọc lên các đặc điểm thực vật. Tuy nhiên, tỷ lệ tử vong không phải là hình thức chọn lọc duy nhất dẫn đến sự thay đổi về mặt tiến hóa; động vật ăn cỏ có thể làm giảm sức sống của cây nếu cây chúng tấn công sinh ra ít con hơn. PHÒNG BẢO VỆ CỦA THỰC VẬT CHỐNG LẠI ĐỘNG VẬT THẢO Khả năng phòng vệ của thực vật chống lại những sinh vật tiêu thụ đa dạng của chúng nhất thiết phải rất đa dạng. Đối với hầu hết các loài thực vật, hóa học là cơ chế bảo vệ chính. Như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này, lá của một số loại cây có chứa các chất hóa học ngăn không cho nấm tiêu thụ chúng - và do đó, tình cờ, cũng không bị kiến cắt lá thu hoạch.Sự đa dạng đáng kinh ngạc của các chất chuyển hóa thứ cấp được thực vật tạo ra để tự vệ trước động vật ăn cỏ là chủ đề của Phần 39.2. Tuy nhiên, nhiều loài thực vật có thêm khả năng phòng vệ. Một số thực vật tự bảo vệ mình bằng cách khó tiêu hóa về mặt vật lý. Gai và gai là những biện pháp ngăn chặn hiệu quả việc duyệt các động vật ăn cỏ có xương sống. Các loài động vật ăn cỏ nhỏ hơn, bao gồm nhiều loài côn trùng, có thể bị ngăn cản bởi những sợi lông móc nhỏ trên bề mặt lá. Cơ thể mềm mại của rầy có thể bị những sợi lông này xuyên qua, giúp cố định côn trùng tại chỗ cho đến khi nó chết vì đói hoặc mất máu. Lớp biểu bì của cây cũng có thể hoạt động như một rào cản vật lý. Hầu hết các loại cỏ đều chứa silica, chất này làm mòn các cạnh sắc của răng động vật ăn cỏ. Côn trùng chỉ ăn cỏ có xu hướng có hàm dưới giống như cái đục cắt xuyên qua mô lá và đầu của chúng to ra để chứa các cơ hàm lớn hơn cần thiết để xử lý thức ăn. Sự thích nghi qua lại ở động vật ăn cỏ và thực vật Khái niệm đồng tiến hóa lần đầu tiên được mô tả trong bối cảnh tương tác giữa động vật ăn cỏ và thực vật. Năm 1959, nhà côn trùng học Gottfried Fraenkel đã đưa ra kết luận sau nhiều năm nghiên cứu rằng tất cả các loại cây xanh về cơ bản đều có hàm lượng dinh dưỡng tương đương với côn trùng. Vậy thì tại sao lại có nhiều loài côn trùng kén ăn như vậy? Fraenkel đề xuất giả thuyết mới rằng các yếu tố sinh thái là nền tảng cho sự đa dạng của các chất chuyển hóa thứ cấp có tác dụng ngăn cản côn trùng ăn cỏ. Một vài năm sau, nhà côn trùng học Paul Ehrlich và nhà thực vật học Peter Raven đã đề xuất kịch bản tiến hóa sau đây để giải thích các mô hình sử dụng cây chủ ở các loài côn trùng ăn cỏ (cụ thể là trong trường hợp của chúng là họ bướm): “Một số loài thực vật, do đột biến hoặc tái tổ hợp, tạo ra chất chuyển hóa thứ cấp mới. â € ¢ Nếu hóa chất làm giảm sức hấp dẫn của thực vật đối với động vật ăn cỏ, thì kiểu gen thực vật tạo ra hóa chất sẽ được ưa chuộng bởi chọn lọc tự nhiên. â€¢ Thoát khỏi cái chết liên quan đến động vật ăn cỏ, thực vật sở hữu hóa chất mới trải qua bức xạ thích ứng. â € ¢ Một số động vật ăn cỏ nhất định, do đột biến hoặc tái tổ hợp, tiến hóa khả năng kháng hóa chất và những động vật ăn cỏ kháng thuốc này phải trải qua bức xạ thích nghi của riêng chúng. â€¢ Với áp lực chọn lọc vừa đủ, một loài động vật ăn cỏ có khả năng kháng bệnh có thể tiến hóa để sử dụng hóa chất này như một biện pháp phòng vệ chống lại những kẻ săn mồi của chính nó. Quá trình đồng tiến hóa từng bước này giải thích không chỉ sự đa dạng sinh hóa của thực vật có hoa mà còn giải

thích sự đa dạng to lớn của côn trùng ăn cỏ. Kịch bản sinh thái do Ehrlich và Raven vạch ra là một ví dụ khác về cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa. Một loạt các cách thích nghi ngoạn mục để phòng vệ thực vật đã tiến hóa ở động vật ăn cỏ. Nhiều động vật ăn cỏ phá vỡ sự phòng vệ của thực vật bằng hành vi. Ví dụ, các chất chuyển hóa thứ cấp được tạo ra bởi một loại cây có tên là St. Johnswort (Hypericum perforatum) cần tiếp xúc với ánh sáng mặt trời để có độc tính tối ưu,vì vậy một số côn trùng ăn cây này cuộn lá của nó thành một hình trụ không thấm ánh sáng và kiếm ăn thoải mái trong bóng tối. Những con bọ cắt laticifer được mô tả ở Phần 39.2 có một phương pháp khác để khử độc cho cây lương thực của chúng. Nhiều loài động vật ăn cỏ lớn, chẳng hạn như hươu, ngựa và những loài tương tự, ăn cỏ trên nhiều loại thực vật, giảm thiểu sự tiếp xúc của chúng với bất kỳ hóa chất phòng thủ cụ thể nào. Tồn tại lâu dài và với

1176 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và Đồng tiến hóa có trí nhớ tương đối tốt, chúng có thể học cách tránh những thực vật có mùi vị khó chịu. Không giống như động vật ăn cỏ có vú lớn, sâu bướm và nhiều loài côn trùng ăn cỏ khác có thể dành cả đời để ăn một cá thể cây duy nhất. Chế độ ăn kiêng như vậy có liên quan đến hệ thống giải độc chuyên môn cao. Sâu bướm lưng kim cương ăn các loại thực vật thuộc họ bắp cải, vốn rất giàu glycoside dầu mù tạt độc hại. Trong ruột của nó có một loại enzyme phân hủy glycoside thành các sản phẩm phụ vô hại, cho phép nó ăn những cây này mà không bị trừng phạt. Một số động vật ăn cỏ tiến thêm một bước nữa về sức đề kháng bằng cách lưu trữ hoặc cô lập độc tố thực vật trong các cơ quan hoặc mô chuyên biệt không nhạy cảm với những độc tố đó. Bằng cách này, chúng có thể tích tụ một lượng lớn chất độc trong cơ thể mà không gây ảnh hưởng xấu. Chiến lược này cũng làm cho các hóa chất bị thu hồi có sẵn để phòng vệ trước các loài động vật ăn cỏ. kẻ thù của chính mình. Ví dụ, sâu bướm của bướm chúa không nhạy cảm với các glycosid gây độc thần kinh trong cây chủ là cây bông tai, nhưng hầu hết kẻ thù của nó, bao gồm cả các loài chim ăn côn trùng, không thể chịu đựng được các hợp chất này (như màu sắc khải huyền của sâu bướm gợi ý; xem Hình 56.5 A). Tuy nhiên, thực vật vẫn tiếp tục tham gia cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa. Như chúng ta đã thấy, bướm cánh dài chủ yếu ăn cây lạc tiên. Những con bướm ăn thịt này chỉ đẻ trứng trên cây hoa hướng dương và ấu trùng của chúng lưu giữ chất độc thực vật trong cơ thể chúng khi chúng ăn lá cây. Tuy nhiên, một số loài hoa hướng dương có cấu trúc lá biến đổi giống như trứng bướm. Một số loài bướm cánh dài sẽ không đẻ trứng trên những cây đã có sẵn trứng, do đó việc bắt chước trứng làm giảm khả năng cây bị tiêu thụ (Hình 56.7). 56.7 Sử dụng mô phỏng để tránh ăn cỏ Lá của một số loài hoa hướng dương phát triển cấu trúc giống như trứng của loài động vật ăn cỏ chính, bướm cánh dài (Heliconius spp.; xem Hình 56. 6B). Con cái của nhiều loài bướm cánh dài sẽ không đẻ trứng trên những cây đã có sẵn trứng, vì vậy trứng bắt chước sẽ ngăn cản những con cái này, do đó bảo vệ cây khỏi bị sâu non mới nở ăn thịt. Tương tác giữa ký sinh trùng và vật chủ có thể gây bệnh Ký sinh trùng là sự tương tác trong đó một loài chỉ tiêu thụ một số mô nhất định ở một hoặc một số cá thể vật chủ của loài khác mà không nhất thiết phải giết chết chúng. Giữ vật chủ sống sót là điều quan trọng đối với những ký sinh trùng có tính chuyên môn cao; giết chết vật chủ sẽ khiến ký sinh trùng không còn cách nào để kiếm sống. MICROPARASITE Các vi ký sinh nhỏ hơn nhiều so với vật chủ của chúng và thường sống và sinh sản bên trong vật chủ của chúng. Vi ký sinh bao gồm trong hàng ngũ của chúng là virus, vi khuẩn và sinh vật nguyên sinh. Nhiều thế hệ có thể cư trú trong một cá thể vật chủ duy nhất và một vật chủ có thể chứa hàng nghìn hoặc hàng triệu chúng. Nhiều vi ký sinh,trong quá trình lấy chất dinh dưỡng mà vật chủ phải trả giá, chúng gây ra các triệu chứng bệnh tật - tức là chúng là mầm bệnh. Phần 39.1 mô tả một loạt các chất chuyển hóa thứ cấp mà thực vật tạo ra để tự vệ trước mầm bệnh và Chương 42 mô tả khả năng phòng vệ của hệ thống miễn dịch ở động vật. Trong một số trường hợp, việc lây nhiễm mầm bệnh có thể dẫn đến cái chết của vật chủ, nhưng cái chết không phải là kết quả tất yếu của những tương tác này. Nếu một chủng mầm bệnh tồn tại trong quần thể vật chủ thì mầm bệnh phải liên tục lây nhiễm sang các cá thể vật chủ mới. Một chủng ít nguy hiểm hơn giết chết một tỷ lệ nhỏ các cá thể vật chủ có thể lây nhiễm sang một số lượng lớn hơn các vật chủ mới. Do đó, mầm bệnh và vật chủ có thể đạt đến trạng thái cùng tồn tại khi sức đề kháng của vật chủ tăng lên (khả năng chịu đựng tác động của mầm bệnh) và độc lực của mầm bệnh giảm (khả năng gây bệnh) tiến triển. Tuy nhiên, các chủng độc lực mới cũng có thể xuất hiện, nhắc nhở chúng ta rằng cuộc chạy đua vũ trang vẫn đang tiếp diễn. Các mầm bệnh' vật chủ được chia thành ba loại: dễ mắc bệnh (có khả năng bị nhiễm bệnh), bị nhiễm bệnh hoặc đã hồi phục (và do đó, trong nhiều trường hợp, có khả năng miễn dịch). Một mầm bệnh có thể dễ dàng xâm nhập vào quần thể vật chủ được thống trị bởi

những cá thể nhạy cảm, nhưng khi nhiễm trùng lây lan, sẽ có ít cá thể nhạy cảm hơn bị nhiễm bệnh. Cuối cùng, đạt đến một điểm mà tại đó hầu hết những người bị nhiễm bệnh không còn truyền bệnh cho những người dễ mắc bệnh nữa. Do đó, tỷ lệ lây nhiễm thường tăng, sau đó giảm và không tăng trở lại cho đến khi một lượng lớn các cá thể vật chủ nhạy cảm xuất hiện trở lại. MACROPARASITE Trong khi các loài ký sinh vi mô thường sống và sinh sản bên trong vật chủ của chúng, thì các loài ký sinh vĩ mô lớn hơn lại liên kết với vật chủ của chúng theo cách ít thân mật hơn một chút. Mặc dù ký sinh trùng vĩ mô hiếm khi gây ra các loại triệu chứng bệnh giống như ký sinh trùng gây bệnh gây ra, tuy nhiên chúng có thể ảnh hưởng đến sự sống sót và sinh sản của vật chủ và do đó có thể đóng vai trò là tác nhân chọn lọc trên vật chủ. Ký sinh trùng là loài ký sinh lớn sống bên ngoài cơ thể vật chủ. Nội ký sinh, chẳng hạn như sán dây được mô tả trong Phần 31.3, là những loài ký sinh lớn dành ít nhất một phần vòng đời của chúng bên trong cơ thể vật chủ. Một số loài ký sinh trùng - đỉa, muỗi và những loài tương tự - chỉ liên kết tình cờ với vật chủ của chúng, tương tác với chúng chỉ đủ lâu để ăn no rồi đi tiếp. Những người khác dành cả cuộc đời cho vật chủ của họ; những loài ngoại ký sinh ít vận động này có một số thuộc tính giúp chúng bám chặt vàoNếu một chủng mầm bệnh tồn tại trong quần thể vật chủ thì mầm bệnh phải liên tục lây nhiễm sang các cá thể vật chủ mới. Một chủng ít nguy hiểm hơn giết chết một tỷ lệ nhỏ các cá thể vật chủ có thể lây nhiễm sang một số lượng lớn hơn các vật chủ mới. Do đó, mầm bệnh và vật chủ có thể đạt đến trạng thái cùng tồn tại khi sức đề kháng của vật chủ tăng lên (khả năng chịu đựng tác động của mầm bệnh) và độc lực của mầm bệnh giảm (khả năng gây bệnh) tiến triển. Tuy nhiên, các chủng độc lực mới cũng có thể xuất hiện, nhắc nhở chúng ta rằng cuộc chạy đua vũ trang vẫn đang tiếp diễn. Các mầm bệnh' vật chủ được chia thành ba loại: dễ mắc bệnh (có khả năng bị nhiễm bệnh), bị nhiễm bệnh hoặc đã hồi phục (và do đó, trong nhiều trường hợp, có khả năng miễn dịch). Một mầm bệnh có thể dễ dàng xâm nhập vào quần thể vật chủ được thống trị bởi những cá thể nhạy cảm, nhưng khi nhiễm trùng lây lan, sẽ có ít cá thể nhạy cảm hơn bị nhiễm bệnh. Cuối cùng, đạt đến một điểm mà tại đó hầu hết những người bị nhiễm bệnh không còn truyền bệnh cho những người dễ mắc bệnh nữa. Do đó, tỷ lệ lây nhiễm thường tăng, sau đó giảm và không tăng trở lại cho đến khi một lượng lớn các cá thể vật chủ nhạy cảm xuất hiện trở lại. MACROPARASITE Trong khi các loài ký sinh vi mô thường sống và sinh sản bên trong vật chủ của chúng, thì các loài ký sinh trùng lớn hơn lại liên kết với vật chủ của chúng theo cách ít thân mật hơn một chút. Mặc dù ký sinh trùng vĩ mô hiếm khi gây ra các loại triệu chứng bệnh giống như ký sinh trùng gây bệnh gây ra, tuy nhiên chúng có thể ảnh hưởng đến sự sống sót và sinh sản của vật chủ và do đó có thể đóng vai trò là tác nhân chọn lọc trên vật chủ của chúng. Ký sinh trùng là loài ký sinh lớn sống bên ngoài cơ thể vật chủ. Nội ký sinh, chẳng hạn như sán dây được mô tả trong Phần 31.3, là những loài ký sinh lớn dành ít nhất một phần vòng đời của chúng bên trong cơ thể vật chủ. Một số loài ký sinh trùng - đỉa, muỗi và những loài tương tự - chỉ liên kết tình cờ với vật chủ của chúng, tương tác với chúng chỉ đủ lâu để ăn no rồi đi tiếp. Những người khác dành cả cuộc đời cho vật chủ của họ; những loài ngoại ký sinh ít vận động này có một số thuộc tính giúp chúng bám chặt vàoNếu một chủng mầm bệnh tồn tại trong quần thể vật chủ thì mầm bệnh phải liên tục lây nhiễm sang các cá thể vật chủ mới. Một chủng ít nguy hiểm hơn giết chết một tỷ lệ nhỏ các cá thể vật chủ có thể lây nhiễm sang một số lượng lớn hơn các vật chủ mới. Do đó, mầm bệnh và vật chủ có thể đạt đến trạng thái cùng tồn tại khi sức đề kháng của vật chủ tăng lên (khả năng chịu đựng tác động của mầm bệnh) và độc lực của mầm bệnh giảm (khả năng gây bệnh) tiến triển. Tuy nhiên, các chủng độc lực mới cũng có thể xuất hiện, nhắc nhở chúng ta rằng cuộc chạy đua vũ trang vẫn đang tiếp diễn. Các mầm bệnh' vật chủ được chia thành ba loại: dễ mắc bệnh (có khả năng bị nhiễm bệnh), bị nhiễm bệnh hoặc đã hồi phục (và do đó, trong nhiều trường hợp, có khả năng miễn dịch). Một mầm bệnh có thể dễ dàng xâm nhập vào quần thể vật chủ được thống trị bởi những cá thể nhạy cảm, nhưng khi nhiễm trùng lây lan, sẽ có ít cá thể nhạy cảm hơn bị nhiễm bệnh. Cuối cùng, đạt đến một điểm mà tại đó hầu hết những người bị nhiễm bệnh không còn truyền bệnh cho những người dễ mắc bệnh nữa. Do đó, tỷ lệ lây nhiễm thường tăng, sau đó giảm và không tăng trở lại cho đến khi một lượng lớn các cá thể vật chủ nhạy cảm xuất hiện trở lại. MACROPARASITE Trong khi các loài ký sinh vi mô thường sống và sinh sản bên trong vật chủ của chúng, thì các loài ký sinh vĩ mô lớn hơn lại liên kết với vật chủ của chúng theo cách ít thân mật hơn một chút. Mặc dù ký sinh trùng vĩ mô hiếm khi gây ra các loại triệu chứng bệnh giống như ký sinh trùng gây bệnh gây ra, tuy nhiên chúng có thể ảnh hưởng đến sự sống sót và sinh sản của vật chủ và do đó có thể đóng vai trò là tác nhân chọn lọc trên vật chủ. Ký sinh trùng là loài ký sinh lớn sống bên ngoài cơ thể vật chủ. Nội ký sinh, chẳng hạn như sán dây được mô tả trong Phần 31.3, là

những loài ký sinh lớn dành ít nhất một phần vòng đời của chúng bên trong cơ thể vật chủ. Một số loài ký sinh trùng - đỉa, muỗi và những loài tương tự - chỉ liên kết tình cờ với vật chủ của chúng, tương tác với chúng chỉ đủ lâu để ăn no rồi đi tiếp. Những người khác dành cả cuộc đời cho vật chủ của họ; những loài ngoại ký sinh ít vận động này có một số thuộc tính giúp chúng bám chặt vàoCuối cùng, đạt đến một điểm mà tại đó hầu hết những người bị nhiễm bệnh không còn truyền bệnh cho những người dễ mắc bệnh nữa. Do đó, tỷ lệ lây nhiễm thường tăng, sau đó giảm và không tăng trở lại cho đến khi một lượng lớn các cá thể vật chủ nhạy cảm xuất hiện trở lại. MACROPARASITE Trong khi các loài ký sinh vi mô thường sống và sinh sản bên trong vật chủ của chúng, thì các loài ký sinh vĩ mô lớn hơn lại liên kết với vật chủ của chúng theo cách ít thân mật hơn một chút. Mặc dù ký sinh trùng vĩ mô hiếm khi gây ra các loại triệu chứng bệnh giống như ký sinh trùng gây bệnh gây ra, tuy nhiên chúng có thể ảnh hưởng đến sự sống sót và sinh sản của vật chủ và do đó có thể đóng vai trò là tác nhân chọn lọc trên vật chủ. Ký sinh trùng là loài ký sinh lớn sống bên ngoài cơ thể vật chủ. Nội ký sinh, chẳng hạn như sán dây được mô tả trong Phần 31.3, là những loài ký sinh lớn dành ít nhất một phần vòng đời của chúng bên trong cơ thể vật chủ. Một số loài ký sinh trùng - đỉa, muỗi và những loài tương tự - chỉ liên kết tình cờ với vật chủ của chúng, tương tác với chúng chỉ đủ lâu để ăn no rồi đi tiếp. Những người khác dành cả cuộc đời cho vật chủ của họ; những loài ngoại ký sinh ít vận động này có một số thuộc tính giúp chúng bám chặt vàoCuối cùng, đạt đến một điểm mà tại đó hầu hết những người bị nhiễm bệnh không còn truyền bệnh cho những người dễ mắc bệnh nữa. Do đó, tỷ lệ lây nhiễm thường tăng, sau đó giảm và không tăng trở lại cho đến khi một lượng lớn các cá thể vật chủ nhạy cảm xuất hiện trở lại. MACROPARASITE Trong khi các loài ký sinh vi mô thường sống và sinh sản bên trong vật chủ của chúng, thì các loài ký sinh vĩ mô lớn hơn lại liên kết với vật chủ của chúng theo cách ít thân mật hơn một chút. Mặc dù ký sinh trùng vĩ mô hiếm khi gây ra các loại triệu chứng bệnh giống như ký sinh trùng gây bệnh gây ra, tuy nhiên chúng có thể ảnh hưởng đến sự sống sót và sinh sản của vật chủ và do đó có thể đóng vai trò là tác nhân chọn lọc trên vật chủ. Ký sinh trùng là loài ký sinh lớn sống bên ngoài cơ thể vật chủ. Nội ký sinh, chẳng hạn như sán dây được mô tả trong Phần 31.3, là những loài ký sinh lớn dành ít nhất một phần vòng đời của chúng bên trong cơ thể vật chủ. Một số loài ký sinh trùng - đỉa, muỗi và những loài tương tự - chỉ liên kết tình cờ với vật chủ của chúng, tương tác với chúng chỉ đủ lâu để ăn no rồi đi tiếp. Những người khác dành cả cuộc đời cho vật chủ của họ; những loài ngoại ký sinh ít vận động này có một số thuộc tính giúp chúng bám chặt vào

56.3 Tương tác lẫn nhau phát triển như thế nào? 1177 (A) Pthirus pubis i _ i 0,5 |jm vào vật chủ của chúng. Chấy rận, thường được tìm thấy ở vùng lông mu của vật chủ là con người, có móng vuốt ở đầu chân để kẹp quanh lông mu với độ chính xác cao (Hình 56.8A). Khi kéo rận cua ra thường sẽ để lại phần chân còn dính chặt vào tóc. Những cách thích nghi khác làm giảm khả năng loại bỏ ký sinh trùng của vật chủ bị kích thích bao gồm cơ thể dẹt và lớp biểu bì dày và cứng. Hầu hết các loài côn trùng ký sinh ít vận động đều có tính chuyên môn hóa cao, đôi khi chỉ ăn một loài vật chủ duy nhất. Hầu hết các vật chủ đều tích cực làm việc để loại bỏ các loài ngoại ký sinh của chúng. Hành vi chải chuốt - một thành phần quan trọng trong tương tác xã hội của nhiều loài linh trưởng - có thể đã tiến hóa để đáp ứng với các loài ký sinh trùng. Ví dụ, loài khỉ Nhật Bản (Macacafuscata) dễ bị lây nhiễm bởi hai loài chấy rận, chúng có xu hướng đẻ vô số trứng trên bề mặt bên ngoài của lưng, cánh tay và chân của vật chủ. Để kiểm soát quần thể rận, khỉ hình thành và duy trì các mối liên kết xã hội nhằm đảm bảo sự hiện diện nhất quán của các đối tác chải lông (Hình 56. 8B). Một số nhà sinh vật học tin rằng con người; không có lông và tư thế đi bằng hai chân (giúp bàn tay rảnh rỗi để thao tác với các vật nhỏ), cũng như ngón tay cái đối diện, là những phản ứng tiến hóa đối với các loài ký sinh trùng. Các tương tác giữa động vật ăn thịt-con mồi, động vật ăn cỏ-thực vật và ký sinh trùng-vật chủ đều mang tính chất đối kháng. Người tiêu dùng có sự thích nghi để tìm kiếm và sử dụng các loài tài nguyên của họ một cách hiệu quả. Các loài tài nguyên của chúng lần lượt có sự thích nghi giúp giảm khả năng bị phát hiện, bắt giữ hoặc ăn thịt. â€¢ Một số cách thích nghi giúp các loài săn mồi tránh được sự tiêu thụ của động vật ăn thịt là gì? Xem trang 1172-1175 â € ¢ Chủ nghĩa ngụy biện và bắt chước có liên quan như thế nào? Xem trang 1 1 73– 1175 và Hình 56.4-56.6 â€¢ Giải thích kịch bản đồng tiến hóa giữa côn trùng ăn cỏ và cây chủ của chúng do Ehrlich và Raven đề xuất. Xem trang. 1175 (B) Macaca fuscata 56.8 Ký sinh trùng và động vật linh trưởng (A) Các loài ký sinh ngoài như rận cua có xu hướng nhỏ bé, không có cánh, dẹt và có móng vuốt khỏe để bám chặt. Con người là vật chủ duy nhất được biết đến của loài này, chúng lây nhiễm vào lông mu. (B) Hành vi

chải chuốt tương hỗ giữa các loài linh trưởng được cho là đã tiến hóa để đáp ứng với các loài ký sinh trùng. Khỉ Nhật Bản hình thành các nhóm xã hội trong đó hành vi này đóng một vai trò quan trọng. Giống như các tương tác đối kháng, các tương tác cùng có lợi giữa các loài có thể dẫn đến sự đồng tiến hóa. Việc trao đổi hàng hóa hoặc dịch vụ cùng có lợi có thể đảm bảo khả năng dự đoán và tần suất của những tương tác đó theo thời gian phát triển; do đó nhiều tương tác lẫn nhau được cùng phát triển chặt chẽ. Tương tác lẫn nhau phát triển như thế nào? Tương sinh là sự tương tác giữa hai loài mang lại lợi ích cho cả hai đối tác. Có một số giới hạn phân loại về tương tác lẫn nhau:nhiều sinh vật có các đối tác tương hỗ từ các lĩnh vực khác và các nhánh xa trên cây sự sống. Tương tác lẫn nhau thường phát sinh trong môi trường thiếu nguồn lực. Do đó, nhiều quan hệ tương hỗ liên quan đến việc trao đổi thực phẩm để lấy nhà ở hoặc quốc phòng. San hô và các sinh vật nội cộng sinh quang hợp của chúng (xem Hình 27.21) và địa y hình thành từ nấm và tảo quang hợp (xem Phần 30.2) là những ví dụ về tương tác lẫn nhau trong đó thức ăn được trao đổi để làm nhà ở. Trong một kiểu tương sinh phổ biến khác, các sinh vật không cuống, đặc biệt là thực vật có hoa, dựa vào các loài di động hơn để giao phối hoặc phân tán. Trong chương này, chúng ta sẽ tập trung vào sự tương hỗ liên quan đến động vật, chúng có thể hình thành mối liên kết tương hỗ với các động vật khác, với thực vật và với nhiều loại vi sinh vật. Nhiều quan điểm tương hỗ không đối xứng - nói cách khác, một bên được hưởng lợi nhiều hơn bên kia. Một hoặc cả hai đối tác có thể tiến hành các biện pháp thích ứng để đảm bảo rằng việc trao đổi mang lại lợi ích cho cả hai. Sự thích ứng có đi có lại có nhiều khả năng xảy ra nhất

1178 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và Đồng tiến hóa trong tương tác lẫn nhau nếu sự gia tăng sự phụ thuộc vào đối tác sẽ làm tăng lợi ích nhận được từ sự tương tác. Nếu sự phụ thuộc ngày càng tăng không mang lại lợi thế chọn lọc, thì những loài tương sinh (đặc biệt là các loài trong quan hệ tương hỗ không đối xứng) có thể tiến hóa thành ký sinh trùng, mất bạn tình và sống độc lập hoặc thậm chí tuyệt chủng. Một số đối tác tương hỗ trao đổi thức ăn để được chăm sóc hoặc vận chuyển Một số sinh vật, chẳng hạn như kiến cắt lá được mô tả ở phần mở đầu của chương này, lấy thức ăn bằng cách " nông nghiệp" nấm. Việc nuôi nấm đã được ghi nhận ở nhiều loài khác nhau, bao gồm bọ cánh cứng, mối và thậm chí cả ốc sên. Trong hầu hết các trường hợp, nông dân cung cấp nhà ở, dinh dưỡng và chăm sóc cho đối tác nấm. Nấm cung cấp thức ăn cho vật chủ, sản sinh ra các enzyme phân hủy protein và cellulose thực vật, từ đó chuyển hóa các nguyên liệu thực vật mà côn trùng không thể tự tiêu hóa thành dạng ăn được. Trong hơn 50 năm qua loài bọ thông miền Nam nuôi nấm (Dendroct onus frontalis) đã phá hủy những vùng rừng thông rộng lớn có giá trị ở miền đông nam Hoa Kỳ (Hình 56.9). Con bọ này có được phần lớn hiệu quả nhờ vào các đối tác tương hỗ của nó. Hàng loạt bọ trưởng thành tấn công một cây thông cùng một lúc, lấn át khả năng tự vệ của cây (cách phòng thủ của cây là giải phóng một lượng lớn nhựa dưới áp lực để xua đuổi bọ cánh cứng). Sau đó, bọ cánh cứng đào một loạt đường xuyên qua mô mạch bên dưới vỏ cây để đẻ trứng. Bọ cánh cứng cái cũng mang bào tử của nấm đối tác của chúng vào phòng trưng bày. Nấm phát triển và phá vỡ các bức tường của phòng trưng bày, đồng thời bọ cánh cứng ăn trực tiếp nấm và gỗ đã tiêu hóa một phần. Bọ cánh cứng cũng đưa vào một loại vi khuẩn sản sinh ra chất kháng sinh để ngăn vi khuẩn có hại tấn công nấm (chẳng hạn như loài kiến cắt lá ở phần mở đầu của chương này). Tập đoàn vi khuẩn-nấm côn trùng này vượt qua khả năng phòng vệ chống lại động vật ăn cỏ của cây, đối với các đối tác; đôi bên cùng có lợi nhưng lại gây thiệt hại lớn cho rừng thông. Một số đối tác tương hỗ trao đổi thức ăn hoặc nhà ở để phòng thủ Một số thực vật không chỉ là nguồn thức ăn cho côn trùng mà chúng còn là đối tác tương hỗ. Sự tương tác được biết đến nhiều nhất là giữa kiến và cây keo ở Trung Mỹ. Năm 1874, ở Nicaragua, nhà tự nhiên học Thomas Belt đã quan sát thấy sự tương tác đặc biệt giữa cây keo bullhorn (Acacia cornigera) và kiến Pseudomyrmex, được gọi là kiến keo vì chúng chỉ được tìm thấy cùng với cây keo. Cây keo Bullhorn có tên gọi chung là do những chiếc gai rỗng, to ra, trong đó kiến xây tổ. Cây cũng tạo ra phần thưởng cho kiến, cả về cấu trúc ngoài hoa tạo ra mật hoa và các đầu lá biến đổi giàu dầu và protein. Những cấu trúc này không có mục đích rõ ràng nào ngoài việc cung cấp thức ăn cho kiến.Belt cho rằng loài kiến keo khét tiếng hung hãn bảo vệ cây chống lại động vật ăn cỏ để đổi lấy thức ăn và nơi trú ẩn. Nhưng ý tưởng của ông đã không được thử nghiệm cho đến khi Daniel Janzen tiến hành thí nghiệm vào năm 1966. Bằng cách loại bỏ kiến khỏi một số loài (A) Dendroctonus frontalis 56.9 Tương tác tương hỗ mang lại cái chết cho cây thông (A) Bọ thông phía nam có mối quan hệ tương hỗ với một loại nấm, nó "trang trại" trong mô mạch của cây thông. (B) Những con bọ khai quật những đường hầm bên trong cây cối; mô mạch

máu. Ở đây chúng đẻ trứng và nuôi nấm; nấm tiêu hóa gỗ và cung cấp dinh dưỡng cho ấu trùng. (C) Hàng loạt bọ thông đã tràn ngập khu rừng này, dẫn đến cái chết của cây thông trên diện rộng. keo bằng thuốc trừ sâu, Janzen đã chứng minh rằng những cây không có kiến bị giảm tốc độ tăng trưởng và tỷ lệ chết tăng lên (Hình 56.10). Mặc dù thiết kế thí nghiệm này không hoàn hảo – thuốc trừ sâu đã loại bỏ các loài không phải kiến cũng như kiến khỏi cây keo thí nghiệm và cũng có thể ảnh hưởng đến khả năng phát triển của cây – nhưng đây là bằng chứng thực nghiệm đầu tiên cho thấy thực vật có thể được hưởng lợi từ phương pháp này. liên quan đến kiến, hiện nay là một khái niệm được chấp nhận rộng rãi. Trên thực tế, kể từ khi Janzen tiến hành thí nghiệm của mình, nghiên cứu bổ sung về kiến và cây keo đã tiết lộ rằng kiến không chỉ đơn thuần bảo vệ cây khỏi kẻ thù ăn cỏ; họ cũng cắt cỏ dại xung quanh gốc cây, có lẽ làm giảm sự cạnh tranh về chất dinh dưỡng. 0*K0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 56.2 Cuộc sống tương sinh 0e.com/at56.2có lẽ làm giảm sự cạnh tranh về chất dinh dưỡng. 0*K0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 56.2 Cuộc sống tương sinh 0e.com/at56.2có lẽ làm giảm sự cạnh tranh về chất dinh dưỡng. 0*K0 Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 56.2 Cuộc sống tương sinh 0e.com/at56.2



Galleries in vascular tissue of bark

(C)





NVESTIGATINGLIFE 56.10 Kiến và keo có phải là loài tương sinh? Cây keo Bullhorn (. Acacia cornigera) có nhiều cấu trúc cung cấp thức ăn và nơi trú ẩn cho loài kiến thuộc chi Pseudomyrmex (kiến keo). Các thí nghiệm của Daniel Janzen đã chứng minh rằng cây được hưởng lợi rất nhiều từ sự kết hợp của chúng với những con kiến này và năng lượng tiêu hao để phát triển các cấu trúc phản hấp dẫn sẽ được hoàn trả bằng sự tăng trưởng và khả năng sống sót tăng lên.3 GIẢ THUYẾT Cây Acacia cornigera bị mất quần thể kiến Pseudomyrmex sẽ tồn tại và phát triển kém hơn những cây có đàn kiến cư trú. Phương pháp 1. Xác định quần thể cây A. cornigera; chỉ định ngẫu nhiên một số trong số chúng làm đối chứng chưa được xử lý và phần còn lại làm đối tượng thử nghiệm. 2. Phun thuốc trừ sâu cho cây thí nghiệm để tiêu diệt toàn bộ kiến Pseudomyrmex. 3. Phủ TanglefootÂ® (một vật liệu dính) vào gốc cây thí nghiệm để ngăn kiến tái xâm chiếm. 4. Ghi lại tỷ lệ sống và tăng trưởng của cây ở cả hai nhóm trong khoảng thời gian 10 tháng. “Sừng bò” là những chiếc gai to, rỗng để kiến xây tổ. Kết quả Sau 10 tháng, cây đối chứng (có kiến) có tỷ lệ sống và tăng trưởng cao hơn đáng kể so với cây không có kiến. Kiến hiện diện Kiến vắng mặt Kiến hiện diện Kiến vắng mặt KẾT LUẬN Kiến Pseudomyrmex mang lại lợi ích đáng kể về thể lực cho cây Keo cornigera. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aJanzen, D. H. 1966. Tiến hóa 20: 249-275. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: â– â– â– â– â– â– â– â– â– Bài báo gốc về sự tương tác giữa các loài phức tạp Ness, J. H. 2006. Chi phí gián tiếp của chủ nghĩa tương hỗ: Những vệ sĩ thực vật hung hãn nhất cũng ngăn cản các loài thụ phấn. Oikos 113: 506-514. Phân tích dữ liệu Như đã đề cập trong bài viết, keo bullhorn tạo ra chất có đường trên mật hoa ngoài hoa để thu hút kiến. Một số loài kiến đóng vai trò là vệ sĩ ngoan cường cho cây trồng, tấn công các loài côn trùng khác có thể đe dọa cây trồng. Bằng cách này, kiến và thực vật đóng vai trò tương hỗ (xem Hình 56.10). Tuy nhiên, không phải tất cả các loài côn trùng bị kiến vệ sĩ ngăn cản đều đe dọa đến cây trồng. Trong một trường hợp tương sinh khác, cây xương rồng thùng lưỡi câu (Ferocactus wislizeni) ở miền Tây Hoa Kỳ tạo ra mật hoa ngoài hoa để thu hút một số loài kiến. Vào năm 2003 và 2004, Joshua Ness đã thu thập dữ liệu về chuyến viếng thăm của các loài ong thụ phấn từ loài F. wislizeni do mỗi loài trong số bốn loài kiến xâm chiếm. Sử dụng dữ liệu trong bảng để trả lời các câu hỏi, giải thích lý do của bạn trong từng trường hợp. CÂU HỎI 1 Loài kiến nào là người bảo vệ tốt nhất trước động vật ăn cỏ? CÂU HỎI 2 Khi có loài kiến nào thì ong có khả năng tìm kiếm thức ăn cao nhất? CÂU HỎI 3 Tại sao bạn nghĩ rằng khả năng sinh sản thành công của những cây này (được đo bằng khối lượng hạt và số lượng hạt được tạo ra) thay đổi tùy theo loài kiến đang bảo vệ chúng? Đặc điểm Loài kiến hiện diện3 Crematogaster opuntiae Forelius sp. Solenopsis aurea Solenopsis xyloni No.kiến/hoa 1,3 Â±0,2 2,5 Â±0,3 4,0 Â± 0,5 3,8 Â±0,3 Hoa bị kiến chiếm giữ (%) 10,8 Â±3,1 52,0 Â± 6,8 30,9 Â±4,1 44,2 Â± 4,3 Hoa bị các loài thụ phấn chiếm giữ (%) 23,3 Â±4,5 14,2 Â±4,9 13,6 Â±3,1 4,2 Â±1,2 Thời gian ong kiếm ăn/hoa (giây) 43 Â±12,0 44 Â±18 76 Â±19,0 15 Â±3,0 Khối lượng hạt riêng lẻ (mg) 237 Â± 6,0 253 Â±15 232 Â± 8,0 203 Â±8 Số hạt/quả 1017 Â±88,0 1037 Â±206 1239 Â±107 871 Â±10,7 Khối lượng hạt/quả (g) 2,32 Â±0,16 2,43 Â± 0,38 2,82 Â± 0,21 1,77 Â±0,20 aChỉ có một loài kiến hiện diện trên mỗi cây xương rồng được nghiên cứu. Giá trị là phương tiện Â± sai số chuẩn. Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚIDATA

1180 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự cùng tiến hóa Thực vật và các loài thụ phấn trao đổi thức ăn để vận chuyển phấn hoa Đối với khoảng 3/4 trong số 250.000 loài thực vật có hoa trên hành tinh, quá trình sinh sản đòi hỏi phải có động vật vận chuyển phấn hoa. Lợi ích từ quan điểm của thực vật là rất rõ ràng: đối tác động vật di chuyển phấn hoa từ cá thể không cuống này sang cá thể khác và do đó thúc đẩy sinh sản hữu tính và do đó thúc đẩy sự đa dạng di truyền. Trong phần này chúng ta sẽ tập trung vào những lợi ích mang lại cho động vật thụ phấn. Một hệ thống thụ phấn tương hỗ đòi hỏi một số đặc điểm: â€¢ Chất hấp dẫn hoặc phần thưởng lôi kéo người thụ phấn đến thăm cây. â€¢ Hành vi của người thụ phấn đảm bảo nó sẽ đến thăm nhiều cá thể của cùng một loài thực vật. cho phép loài thụ phấn vận chuyển phấn hoa của cây. Đặc điểm hoa ảnh hưởng đến loại loài thụ phấn bị thu hút bởi hoa. Ví dụ, các mẫu màu cực tím rất hấp dẫn đối với ong (xem Hình 29.15) nhưng lại vô hình đối với hầu hết các loài thụ phấn khác. Chiều sâu và chiều rộng của bông hoa có thể hạn chế kích thước và hình dạng của phần miệng của loài thụ phấn có thể tiếp cận mật hoa của nó (xem Hình 23.13). Thời điểm ra hoa của cây cũng có thể hạn chế số lượng loài thụ phấn tiềm năng và khuyến khích sự trung thành của loài thụ phấn. Hoa lôi kéo các loài thụ phấn bằng nhiều cách. Phần thưởng trực tiếp nhất

dành cho các loài thụ phấn là phấn hoa, đôi khi được dùng làm thức ăn. Phấn hoa có lẽ là chất hấp dẫn ban đầu trong lịch sử tiến hóa của sự tương tác giữa thực vật và côn trùng thụ phấn. Tuy nhiên, quá trình sinh sản của thực vật sẽ không được thực hiện nếu các loài thụ phấn ăn hết phấn hoa của cây; do đó thực vật đã tiến hóa nhiều cách thích nghi khác nhau để đảm bảo rằng chúng được hưởng lợi từ sự trao đổi chất. Ví dụ, một số thực vật có hai loại bao phấn: bao phấn ăn để tạo ra phấn hoa cho các loài thụ phấn và bao phấn thụ tinh để tạo ra phấn hoa để sinh sản. Hai loại bao phấn này có hình dạng và vị trí khác nhau, do đó khi loài thụ phấn ăn phấn hoa từ bao phấn ăn, bao phấn thụ tinh sẽ gửi phấn hoa lên một phần cơ thể của nó và sẽ chuyển nó đến đầu nhụy của một bông hoa khác cùng loài. So với phấn hoa, mật hoa - một dung dịch giàu đường được tạo ra bởi một số thực vật hạt kín - là một sự phát triển tiến hóa tương đối mới. Trong số các loài hoa, mật hoa có sức hấp dẫn lớn nhất và được nhiều loài động vật thụ phấn nhất tiêu thụ, bao gồm các loài chim (như chim ruồi) và động vật có vú (như dơi) cũng như côn trùng. Mặc dù mật hoa đặc biệt hiệu quả trong việc thu hút các loài thụ phấn tiềm năng nhưng nó cũng dễ bị "kẻ trộm mật hoa" loại bỏ: những động vật như kiến tiêu thụ mật hoa mà không vận chuyển phấn hoa. Kẻ trộm mật hoa làm giảm sức sống của cây bằng cách làm cạn kiệt mật hoa vốn có thể thu hút các loài thụ phấn thực sự. Thực vật cũng có thể tận dụng các loài thụ phấn của chúng.Một số loài phong lan đã phát triển những bông hoa giống với hoa cái của một số loài ong cụ thể (đôi khi thậm chí còn tạo ra chất hóa học tương tự mà ong bắp cày cái sử dụng để thu hút bạn tình). Cây được thụ phấn bởi ong đực cố gắng giao phối với hoa (Hình 56.1 1). Thực vật không chỉ cần thu hút các loài thụ phấn mà còn phải đảm bảo rằng những loài thụ phấn đó mang phấn hoa của chúng đến các thành viên khác. Một con ong đực của loài này tiêu tốn năng lượng trong nỗ lực vô ích để giao phối với hoa của hoa lan, khiến phấn hoa dính vào cơ thể nó trong quá trình đó. Sau đó, con ong bắp cày mang phấn hoa đến bông hoa tiếp theo mà nó ghé thăm để tìm kiếm một người bạn đời thực sự. của cùng một loài. Các chuyến viếng thăm lặp lại của một loài thụ phấn tới các cá thể khác nhau của một loài thực vật cụ thể sẽ làm tăng khả năng phấn hoa sẽ rơi vào đầu nhụy thích hợp; do đó một số loài thực vật có sự thích nghi để hạn chế sự đa dạng của động vật đến thăm chúng. Các nhà thực vật học từ lâu đã thắc mắc tại sao một số loài thực vật nhất định lại tạo ra một lượng nhỏ chất độc hại trong mật hoa của chúng. Ví dụ, mật hoa thuốc lá có chứa một lượng nhỏ nicotin, một chất độc thần kinh có tác dụng diệt côn trùng. Nhiều du khách ngắm hoa, bao gồm cả chim ruồi, chỉ có thể ăn một lượng nhỏ mật hoa có chứa nicotin trước khi chuyển sang các loài hoa khác. Tuy nhiên, đối với các loài thụ phấn khác, nicotin thực sự có thể gây nghiện. Ví dụ, ong mật cực kỳ thích mật hoa nhân tạo có chứa nicotine trong các thử nghiệm trong phòng thí nghiệm. Cho một lượng nhỏ chất có khả năng gây nghiện vào mật hoa có thể là một cách để cây thuốc lá cải thiện khả năng được các loài thụ phấn thích hợp ghé thăm lại. Hầu hết các loài hoa có thể được thụ phấn thành công bởi nhiều loài động vật khác nhau. Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.Thực vật không chỉ cần thu hút các loài thụ phấn mà còn phải đảm bảo rằng những loài thụ phấn đó mang phấn hoa của chúng đến các thành viên khác. Một con ong đực của loài này tiêu tốn năng lượng trong nỗ lực vô ích để giao phối với hoa của hoa lan, khiến phấn hoa dính vào cơ thể nó trong quá trình đó. Sau đó, con ong bắp cày mang phấn hoa đến bông hoa tiếp theo mà nó ghé thăm để tìm kiếm một người bạn đời thực sự. của cùng một loài. Các chuyến viếng thăm lặp lại của một loài thụ phấn tới các cá thể khác nhau của một loài thực vật cụ thể sẽ làm tăng khả năng phấn hoa sẽ rơi vào đầu nhụy thích hợp; do đó một số loài thực vật có sự thích nghi để hạn chế sự đa dạng của động vật đến thăm chúng. Các nhà thực vật học từ lâu đã thắc mắc tại sao một số loài thực vật nhất định lại tạo ra một lượng nhỏ chất độc hại trong mật hoa của chúng. Ví dụ, mật hoa thuốc lá có chứa một lượng nhỏ nicotin, một chất độc thần kinh có tác dụng diệt côn trùng. Nhiều du khách ngắm hoa, bao gồm cả chim ruồi, chỉ có thể ăn một lượng nhỏ mật hoa có chứa nicotin trước khi chuyển sang các loài hoa khác. Tuy nhiên, đối với các loài thụ phấn khác,

nicotin thực sự có thể gây nghiện. Ví dụ, ong mật cực kỳ thích mật hoa nhân tạo có chứa nicotine trong các thử nghiệm trong phòng thí nghiệm. Cho một lượng nhỏ chất có khả năng gây nghiện vào mật hoa có thể là một cách để cây thuốc lá cải thiện khả năng được các loài thụ phấn thích hợp ghé thăm lại. Hầu hết các loài hoa có thể được thụ phấn thành công bởi nhiều loài động vật khác nhau. Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.Thực vật không chỉ cần thu hút các loài thụ phấn mà còn phải đảm bảo rằng những loài thụ phấn đó mang phấn hoa của chúng đến các thành viên khác. Một con ong đực của loài này tiêu tốn năng lượng trong nỗ lực vô ích để giao phối với hoa của hoa lan, khiến phấn hoa dính vào cơ thể nó trong quá trình đó. Sau đó, con ong bắp cày mang phấn hoa đến bông hoa tiếp theo mà nó ghé thăm để tìm kiếm một người bạn đời thực sự. của cùng một loài. Các chuyến viếng thăm lặp lại của một loài thụ phấn tới các cá thể khác nhau của một loài thực vật cụ thể sẽ làm tăng khả năng phấn hoa sẽ rơi vào đầu nhụy thích hợp; do đó một số loài thực vật có sự thích nghi để hạn chế sự đa dạng của động vật đến thăm chúng. Các nhà thực vật học từ lâu đã thắc mắc tại sao một số loài thực vật nhất định lại tạo ra một lượng nhỏ chất độc hại trong mật hoa của chúng. Ví dụ, mật hoa thuốc lá có chứa một lượng nhỏ nicotin, một chất độc thần kinh có tác dụng diệt côn trùng. Nhiều du khách ngắm hoa, bao gồm cả chim ruồi, chỉ có thể ăn một lượng nhỏ mật hoa có chứa nicotin trước khi chuyển sang các loài hoa khác. Tuy nhiên, đối với các loài thụ phấn khác, nicotin thực sự có thể gây nghiện. Ví dụ, ong mật cực kỳ thích mật hoa nhân tạo có chứa nicotine trong các thử nghiệm trong phòng thí nghiệm. Cho một lượng nhỏ chất có khả năng gây nghiện vào mật hoa có thể là một cách để cây thuốc lá cải thiện khả năng được các loài thụ phấn thích hợp ghé thăm lại. Hầu hết các loài hoa có thể được thụ phấn thành công bởi nhiều loài động vật khác nhau. Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.Các chuyến viếng thăm lặp lại của một loài thụ phấn tới các cá thể khác nhau của một loài thực vật cụ thể sẽ làm tăng khả năng phấn hoa sẽ rơi vào đầu nhụy thích hợp; do đó một số loài thực vật có sự thích nghi để hạn chế sự đa dạng của động vật đến thăm chúng. Các nhà thực vật học từ lâu đã thắc mắc tại sao một số loài thực vật nhất định lại tạo ra một lượng nhỏ chất độc hại trong mật hoa của chúng. Ví dụ, mật hoa thuốc lá có chứa một lượng nhỏ nicotin, một chất độc thần kinh có tác dụng diệt côn trùng. Nhiều du khách ngắm hoa, bao gồm cả chim ruồi, chỉ có thể ăn một lượng nhỏ mật hoa có chứa nicotin trước khi chuyển sang các loài hoa khác. Tuy nhiên, đối với các loài thụ phấn khác, nicotin thực sự có thể gây nghiện. Ví dụ, ong mật cực kỳ thích mật hoa nhân tạo có chứa nicotine trong các thử nghiệm trong phòng thí nghiệm. Cho một lượng nhỏ chất có khả năng gây nghiện vào mật hoa có thể là một cách để cây thuốc lá cải thiện khả năng được các loài thụ phấn thích hợp ghé thăm lại. Hầu hết các loài hoa có thể được thụ phấn thành công bởi nhiều loài động vật khác nhau. Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn

dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.Các chuyến viếng thăm lặp lại của một loài thụ phấn tới các cá thể khác nhau của một loài thực vật cụ thể sẽ làm tăng khả năng phấn hoa sẽ rơi vào đầu nhụy thích hợp; do đó một số loài thực vật có sự thích nghi để hạn chế sự đa dạng của động vật đến thăm chúng. Các nhà thực vật học từ lâu đã thắc mắc tại sao một số loài thực vật nhất định lại tạo ra một lượng nhỏ chất độc hại trong mật hoa của chúng. Ví dụ, mật hoa thuốc lá có chứa một lượng nhỏ nicotin, một chất độc thần kinh có tác dụng diệt côn trùng. Nhiều du khách ngắm hoa, bao gồm cả chim ruồi, chỉ có thể ăn một lượng nhỏ mật hoa có chứa nicotin trước khi chuyển sang các loài hoa khác. Tuy nhiên, đối với các loài thụ phấn khác, nicotin thực sự có thể gây nghiện. Ví dụ, ong mật cực kỳ thích mật hoa nhân tạo có chứa nicotine trong các thử nghiệm trong phòng thí nghiệm. Cho một lượng nhỏ chất có khả năng gây nghiện vào mật hoa có thể là một cách để cây thuốc lá cải thiện khả năng được các loài thụ phấn thích hợp ghé thăm lại. Hầu hết các loài hoa có thể được thụ phấn thành công bởi nhiều loài động vật khác nhau. Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.Sự tiến hóa của các tập hợp đặc điểm hoa rộng rãi thu hút một số nhóm thụ phấn nhất định là một ví dụ về đồng tiến hóa khuếch tán: sự tiến hóa của các tập hợp tính trạng tương tự ở các loài trải qua áp lực chọn lọc tương tự (Bảng 56.1). Scarlet gilia (Ipomopsis aggregata), một loài hoa dại phổ biến ở dãy núi Rocky, đã kết hợp thành công hai chiến lược thu hút côn trùng thụ phấn khác nhau. Vào đầu mùa sinh trưởng, nó tạo ra những bông hoa màu đỏ thu hút chim ruồi; vào cuối mùa, gilia chuyển sang ra hoa màu trắng vì lúc đó loài thụ phấn dồi dào nhất là bướm đêm diều hâu, chúng không thể nhìn thấy màu đỏ nhưng bị thu hút bởi màu trắng. Một số mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn mang tính độc quyền hơn nhiều; những mối quan hệ này dẫn đến sự đồng tiến hóa mang tính đặc hiệu cao, thay vì lan tỏa. Ví dụ, cây Yucca chỉ được thụ phấn bởi một nhóm bướm đêm được gọi chung là bướm yucca.

56.3 Tương tác lẫn nhau phát triển như thế nào? 1181 BẢNG56.1 Hội chứng thụ phấn do kết quả của sự đồng tiến hóa khuếch tán Loài thụ phấn ưa thích Hình dạng hoa Màu sắc hoa Phần thưởng Mùi Ong Không đều Nhiều mật hoa, phấn hoa Ruồi thịt ngọt Không đều Màu tím Không có Bọ cánh cứng Bát Phấn hoa trắng hoặc nhạt Phấn hoa mờ Hình ống Nhiều mật hoa Bướm đêm mờ Thường có mặt dây chuyền Mật hoa màu trắng hoặc nhạt Mật hoa nặng Chim ruồi hình ống Mật hoa màu đỏ Dơi không thể nhận thấy Giống như chiếc cốc Màu trắng hoặc nhạt Mật hoa nhiều Ấu trùng mốc ăn hoàn toàn bằng hạt yucca. Đầu nhụy của hoa yucca nằm sâu bên trong nhụy hoa và quá trình thụ tinh sẽ không xảy ra trừ khi phấn hoa được đặt ở đó. Phần miệng chuyên biệt của sâu bướm yucca cái có các xúc tu dài đặc biệt, chúng dùng chúng để gói khối lượng phấn hoa từ một bông hoa yucca thành những quả bóng có thể vận chuyển được rồi mang đến một bông hoa khác.

Bướm đẩy quả cầu phấn vào sâu trong hốc nơi đầu nhụy của hoa cắm vào, sau đó quay lại và đẻ trứng vào trong noãn của hoa (Hình 56.1 2). Khi trứng nở, sâu bướm sẽ ăn một phần - nhưng không phải tất cả - hạt đang phát triển của hoa. Cả hai loài này đều không thể sinh sản nếu không có loài kia. Thực vật và động vật ăn quả trao đổi thức ăn để vận chuyển hạt giống Nhiều động vật ăn trái cây (gọi là động vật ăn quả) cung cấp một dịch vụ có giá trị cho cây tạo ra quả đó bằng cách phát tán hạt. Việc phát tán hạt bằng động vật không chỉ mang lại cho thực vật những lợi thế trong việc đưa hạt đến các địa điểm nảy mầm tiềm năng cách xa cây mẹ (được mô tả trong Phần 38.1), mà còn đi kèm với việc bổ sung phân hữu cơ cho hạt giống. Tuy nhiên, sự tương tác giữa thực vật và động vật ăn trái cây không phải lúc nào cũng có đi có lại; trong nhiều trường hợp, một bên được hưởng lợi nhiều hơn bên kia. Trong khi người ăn trái cây được trả "trước" đối với các dịch vụ vận chuyển của mình, hạt giống có thể không bao giờ đến được điểm đến thích hợp để nảy mầm (ví dụ: kính chắn gió của bạn sẽ không làm được điều đó). Từ quan điểm của thực vật, mối quan hệ hợp tác của nó với các loài ăn trái cây đòi hỏi sự cân bằng tinh tế giữa việc ngăn cản chúng ăn trái cây trước khi hạt có khả năng nảy mầm và thu hút chúng khi hạt đã sẵn sàng. Ngoài ra, thực vật phải bảo vệ hạt khỏi bị phá hủy trong đường tiêu hóa của động vật ăn trái cây và bảo vệ chúng khỏi những người tiêu dùng không phù hợp có thể làm hỏng hạt hoặc không phân tán được chúng. Quá trình chín hóa học của trái cây đảm bảo rằng trái cây hấp dẫn nhất đối với động vật ăn trái cây khi hạt trưởng thành và sẵn sàng để phân tán. Ở nhiều loại trái cây, quá trình chín đi kèm với sự giảm axit hữu cơ khiến nhiều loại trái cây chưa chín bị chua. Sự thay đổi màu sắc, do mất chất diệp lục và tích tụ các sắc tố khác (ví dụ như sự chuyển đổi của ớt từ xanh sang đỏ trong quá trình chín), có giá trị tín hiệu rất lớn đối với nhiều loài ăn trái cây. Màu xanh lá,quả chưa chín thường khó được các loài ăn trái cây có xương sống nhìn thấy trên nền lá xanh; quả màu đỏ và hai màu đỏ và đen tương phản với tán lá. Quả mềm khi chín, cho phép loài ăn quả Yucca filosa Tegeticula yuccasella xử lý nhẹ nhàng. Bướm cái thu thập và lưu trữ hạt phấn hoa và phần miệng chuyên dụng... Con bướm cái này đang đẻ trứng vào noãn của yucca. 56.12 Hoa Mama Yucca đóng gói nhụy hoa chỉ được thụ phấn bởi sâu bướm yucca và ấu trùng của sâu bướm yucca chỉ ăn hạt của cây yucca. Bướm đêm Tgeteticula yuccasella là loài thụ phấn độc quyền cho Yucca filosa.





The fema
and store
in special

1182 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự cùng tiến hóa Dicaeum hirundinaceum 56.13 Một loài ăn quả trồng cây và thụ tinh hạt giống cùng một lúc Sau khi chim tầm gửi ăn quả của cây tầm gửi ký sinh, các hạt bên trong quả sẽ đi qua đường tiêu hóa của chim một cách nguyên vẹn. Khi hạt bị bỏ đi, lớp vỏ ngoài dính của chúng khiến chúng dính vào lông chim. Khi con chim lau sạch trên cành, hạt giống sẽ dính vào cành và nảy

mầm. và di chuyển nhanh chóng qua ruột của nó. Một sự thay đổi dễ thấy khác ở trái cây đang chín là hàm lượng đường tăng lên – "phần thưởng" cho trái cây chín. được những người ăn trái cây tìm kiếm nhiều nhất. Vỏ hạt, cùi quả và lớp biểu bì đều có thể chứa các hóa chất thứ cấp được thiết kế để ngăn cản những loài ăn trái cây không phù hợp tiêu thụ trái cây. Do bản chất thường không đối xứng của sự tương hỗ giữa động vật ăn quả và thực vật nên tồn tại tương đối ít loài ăn quả có chuyên môn cao. Một sự tương tác rõ ràng là có đi có lại là giữa cây tầm gửi - loài thực vật ký sinh mọc trên cây - và loài chim tầm gửi đóng vai trò là cây tầm gửi. tác nhân phân tán chính ở Châu Á và Úc (Hình 56.13). Loài chim này ăn phần lớn các quả mọng của cây tầm gửi. Những hạt giống, được bao phủ bởi một lớp vỏ ngoài giống như keo, ít bị tổn hại về mặt enzyme hoặc cơ học khi chúng đi qua ruột có thành mỏng của những con chim nuốt chúng. Khi hạt bị loại bỏ cùng với phân chim, lớp vỏ ngoài dính sẽ khiến hạt dính vào lông của chim, khiến nó lau phần đáy của mình trên cành cây nơi nó đậu. Sau khi hạt được lau trên cành, lớp keo dính sẽ giữ nó ở đó - ở một vị trí lý tưởng để hạt tầm gửi nảy mầm. RECAP Tương tác lẫn nhau liên quan đến việc trao đổi lợi ích. Hầu hết thực vật dựa vào sự tương hỗ với động vật để thụ tinh và phát tán hạt giống. â € ¢ Cho ví dụ về lợi ích được trao đổi trong ít nhất hai mối quan hệ tương hỗ giữa thực vật và động vật. â € ¢ Sự tương hỗ giữa cây trồng và thụ phấn cần có ba đặc điểm nào? Xem trang. 1180 – Tương tác giữa thực vật và côn trùng thụ phấn khác với tương tác giữa động vật ăn quả thực vật như thế nào? Xem trang 1180-1181 â€¢ Mô tả một số sự thích nghi ở thực vật giúp duy trì sự cân bằng trong mối quan hệ của chúng với động vật ăn trái cây. Xem trang. 1181-1182 Từ thảo luận của chúng ta về sự tương tác giữa hai loài mang lại lợi ích cho cả hai, giờ đây chúng ta sẽ chuyển sang một loại tương tác không mang lại lợi ích gì: cạnh tranh. Kiểu tương tác này phổ biến vì nó có thể xảy ra ở bất kỳ nơi nào có hai hoặc nhiều loài yêu cầu cùng nguồn tài nguyên. Kết quả của cạnh tranh là gì? Các tương tác đối kháng có thể khá thu hút sự chú ý; Cảnh sư tử rình rập linh dương gần như là biểu tượng của thảo nguyên châu Phi. Nhưng đồng thời, kẻ săn mồi đang tương tác với con mồi, nó cũng có thể tương tác với những kẻ săn mồi khác săn cùng loài con mồi. Sư tử không phải là kẻ săn linh dương duy nhất; báo gêpa, linh cẩu và thậm chí cả cá sấu săn và giết linh dương,có khả năng làm giảm nguồn cung cấp thức ăn cho sư tử. Bất cứ khi nào một nguồn tài nguyên nào đó không đủ dồi dào để đáp ứng nhu cầu của tất cả các sinh vật quan tâm đến nguồn tài nguyên đó, các sinh vật phải cạnh tranh với nhau để có đủ nguồn tài nguyên đó để tồn tại. Cạnh tranh không chỉ ảnh hưởng đến sự tiến hóa của loài mà còn đóng vai trò quan trọng trong việc xác định cấu trúc và thành phần của quần xã, như chúng ta sẽ thấy ở chương tiếp theo. Cạnh tranh diễn ra rộng rãi vì tất cả các loài đều chia sẻ tài nguyên. Hầu như không có loài nào được hưởng quyền truy cập độc quyền vào bất kỳ nguồn tài nguyên nhất định nào. Phần lớn các loài phải cạnh tranh ít nhất một số nguồn tài nguyên với các loài khác. Như chúng ta đã thấy trong Phần 55.4, nguồn lực hạn chế là lý do chính khiến dân số không tăng trưởng vô thời hạn. Khi nguồn lực bị hạn chế, các cá thể trong quần thể sẽ cạnh tranh để giành lấy những nguồn lực đó. Sự cạnh tranh cùng loài như vậy - cạnh tranh giữa các cá thể cùng loài - có thể dẫn đến giảm tốc độ tăng trưởng và sinh sản đối với một số cá thể, có thể loại một số cá thể khỏi môi trường sống tốt hơn và có thể gây ra cái chết cho những cá thể khác. Cạnh tranh giữa các loài - cạnh tranh giữa các cá thể thuộc các loài khác nhau - ảnh hưởng đến các cá thể theo cách giống nhau. Tại một thời điểm nào đó, một nguồn tài nguyên thiết yếu có thể bị thiếu hụt đến mức dân số có nguy cơ không thể tự duy trì; khi nguồn tài nguyên trở nên hạn chế theo cách này, sự cạnh tranh trở nên gay gắt và có thể ảnh hưởng đến sự tồn tại và tiến hóa của các loài. Nguyên tắc loại trừ cạnh tranh cho rằng không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Nếu một loài có thể ngăn chặn tất cả các thành viên của loài khác sử dụng tài nguyên thì đối thủ cạnh tranh kém hơn có thể bị tuyệt chủng cục bộ, kết quả được gọi là loại trừ cạnh tranh. Trong các trường hợp khác, áp lực chọn lọc do cạnh tranh giữa các loài gây ra thay đổi trong cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế. Nếu những thay đổi đó cho phép các loài cùng tồn tại thì kết quả được gọi là sự phân chia tài nguyên. Cho dù đó là giữa các loài hay cùng loài, sự cạnh tranh xảy ra theo hai cơ chế chính. Cạnh tranh can thiệp xảy ra khi một đối thủ cạnh tranh can thiệp vào việc đối thủ khác tiếp cận nguồn tài nguyên hạn chế. Cạnh tranh bóc lột xảy ra khi tất cả các đối thủ cạnh tranh chỉ có một nguồn lực hạn chế vàPhần lớn các loài phải cạnh tranh ít nhất một số nguồn tài nguyên với các loài khác. Như chúng ta đã thấy trong Phần 55.4, nguồn lực hạn chế là lý do chính khiến dân số không tăng trưởng vô thời hạn. Khi nguồn lực bị hạn chế, các cá thể trong quần thể sẽ cạnh tranh để giành lấy những nguồn lực đó. Sự cạnh tranh cùng loài như vậy - cạnh tranh giữa các cá thể cùng loài - có thể dẫn đến giảm tốc độ tăng trưởng và sinh sản đối với một số cá thể, có thể loại một

số cá thể khỏi môi trường sống tốt hơn và có thể gây ra cái chết cho những cá thể khác. Cạnh tranh giữa các loài - cạnh tranh giữa các cá thể thuộc các loài khác nhau - ảnh hưởng đến các cá thể theo cách giống nhau. Tại một thời điểm nào đó, một nguồn tài nguyên thiết yếu có thể bị thiếu hụt đến mức dân số có nguy cơ không thể tự duy trì; khi nguồn tài nguyên trở nên hạn chế theo cách này, sự cạnh tranh trở nên gay gắt và có thể ảnh hưởng đến sự tồn tại và tiến hóa của các loài. Nguyên tắc loại trừ cạnh tranh cho rằng không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Nếu một loài có thể ngăn chặn tất cả các thành viên của loài khác sử dụng tài nguyên thì đối thủ cạnh tranh kém hơn có thể bị tuyệt chủng cục bộ, kết quả được gọi là loại trừ cạnh tranh. Trong các trường hợp khác, áp lực chọn lọc do cạnh tranh giữa các loài gây ra thay đổi trong cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế. Nếu những thay đổi đó cho phép các loài cùng tồn tại thì kết quả được gọi là sự phân chia tài nguyên. Cho dù đó là giữa các loài hay cùng loài, sự cạnh tranh xảy ra theo hai cơ chế chính. Cạnh tranh can thiệp xảy ra khi một đối thủ cạnh tranh can thiệp vào việc đối thủ khác tiếp cận nguồn tài nguyên hạn chế. Cạnh tranh bóc lột xảy ra khi tất cả các đối thủ cạnh tranh chỉ có một nguồn lực hạn chế vàPhần lớn các loài phải cạnh tranh ít nhất một số nguồn tài nguyên với các loài khác. Như chúng ta đã thấy trong Phần 55.4, nguồn lực hạn chế là lý do chính khiến dân số không tăng trưởng vô thời hạn. Khi nguồn lực bị hạn chế, các cá thể trong quần thể sẽ cạnh tranh để giành lấy những nguồn lực đó. Sự cạnh tranh cùng loài như vậy - cạnh tranh giữa các cá thể cùng loài - có thể dẫn đến giảm tốc độ tăng trưởng và sinh sản đối với một số cá thể, có thể loại một số cá thể khỏi môi trường sống tốt hơn và có thể gây ra cái chết cho những cá thể khác. Cạnh tranh giữa các loài - cạnh tranh giữa các cá thể thuộc các loài khác nhau - ảnh hưởng đến các cá thể theo cách giống nhau. Tại một thời điểm nào đó, một nguồn tài nguyên thiết yếu có thể bị thiếu hụt đến mức dân số có nguy cơ không thể tự duy trì; khi nguồn tài nguyên trở nên hạn chế theo cách này, sự cạnh tranh trở nên gay gắt và có thể ảnh hưởng đến sự tồn tại và tiến hóa của các loài. Nguyên tắc loại trừ cạnh tranh cho rằng không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Nếu một loài có thể ngăn chặn tất cả các thành viên của loài khác sử dụng tài nguyên thì đối thủ cạnh tranh kém hơn có thể bị tuyệt chủng cục bộ, kết quả được gọi là loại trừ cạnh tranh. Trong các trường hợp khác, áp lực chọn lọc do cạnh tranh giữa các loài gây ra thay đổi trong cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế. Nếu những thay đổi đó cho phép các loài cùng tồn tại thì kết quả được gọi là sự phân chia tài nguyên. Cho dù đó là giữa các loài hay cùng loài, sự cạnh tranh xảy ra theo hai cơ chế chính. Cạnh tranh can thiệp xảy ra khi một đối thủ cạnh tranh can thiệp vào việc đối thủ khác tiếp cận nguồn tài nguyên hạn chế. Cạnh tranh bóc lột xảy ra khi tất cả các đối thủ cạnh tranh chỉ có một nguồn lực hạn chế vàáp lực chọn lọc do cạnh tranh giữa các loài gây ra những thay đổi trong cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế. Nếu những thay đổi đó cho phép các loài cùng tồn tại thì kết quả được gọi là sự phân chia tài nguyên. Cho dù đó là giữa các loài hay cùng loài, sự cạnh tranh xảy ra theo hai cơ chế chính. Cạnh tranh can thiệp xảy ra khi một đối thủ cạnh tranh can thiệp vào việc đối thủ khác tiếp cận nguồn tài nguyên hạn chế. Cạnh tranh bóc lột xảy ra khi tất cả các đối thủ cạnh tranh chỉ có một nguồn lực hạn chế vàáp lực chọn lọc do cạnh tranh giữa các loài gây ra những thay đổi trong cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế. Nếu những thay đổi đó cho phép các loài cùng tồn tại thì kết quả được gọi là sự phân chia tài nguyên. Cho dù đó là giữa các loài hay cùng loài, sự cạnh tranh xảy ra theo hai cơ chế chính. Cạnh tranh can thiệp xảy ra khi một đối thủ cạnh tranh can thiệp vào việc đối thủ khác tiếp cận nguồn tài nguyên hạn chế. Cạnh tranh bóc lột xảy ra khi tất cả các đối thủ cạnh tranh chỉ có một nguồn lực hạn chế và

56.4 Kết quả của cạnh tranh là gì? 1183 Geospiza Fuliginosa Sử dụng mật hoa và sải cánh của đảo G. Fuliginosa Thời gian ăn mật hoa (%) Sải cánh trung bình (mm) Ong vắng mặt Pinta 10 59,8 Marchena 28 58,2 Số ong có mặt Fernandina 1 64,8 Santa Cruz 14 64,0 San Salvador 0 63,8 Espanola 0 64,7 Isabela 7 64,5 Xylocopa darwinii trên hoa Opuntia 56.14 Sự cạnh tranh với ong ảnh hưởng đến hình thái loài chim sẻ Trên các hòn đảo thuộc quần đảo Galapagos nơi Geospiza Fuliginosa là loài thụ phấn duy nhất cho hoa xương rồng, sải cánh ngắn làm tăng khả năng thụ phấn của những loài chim này. khả năng thương lượng hoa. Trên các hòn đảo nơi ong thợ mộc cạnh tranh với chim để lấy mật hoa xương rồng, các cá thể G. Fuliginosa có sải cánh dài hơn và ăn nhiều thức ăn khác hơn. Kết quả của cạnh tranh phụ thuộc vào hiệu quả tương đối mà các đối thủ cạnh tranh sử dụng nguồn lực. Cạnh tranh cản trở có thể hạn chế việc sử dụng môi trường sống Cạnh tranh cản trở có thể có nhiều hình thức. Một ví dụ minh họa liên quan đến kiến sa mạc Conomyrma bicolor và

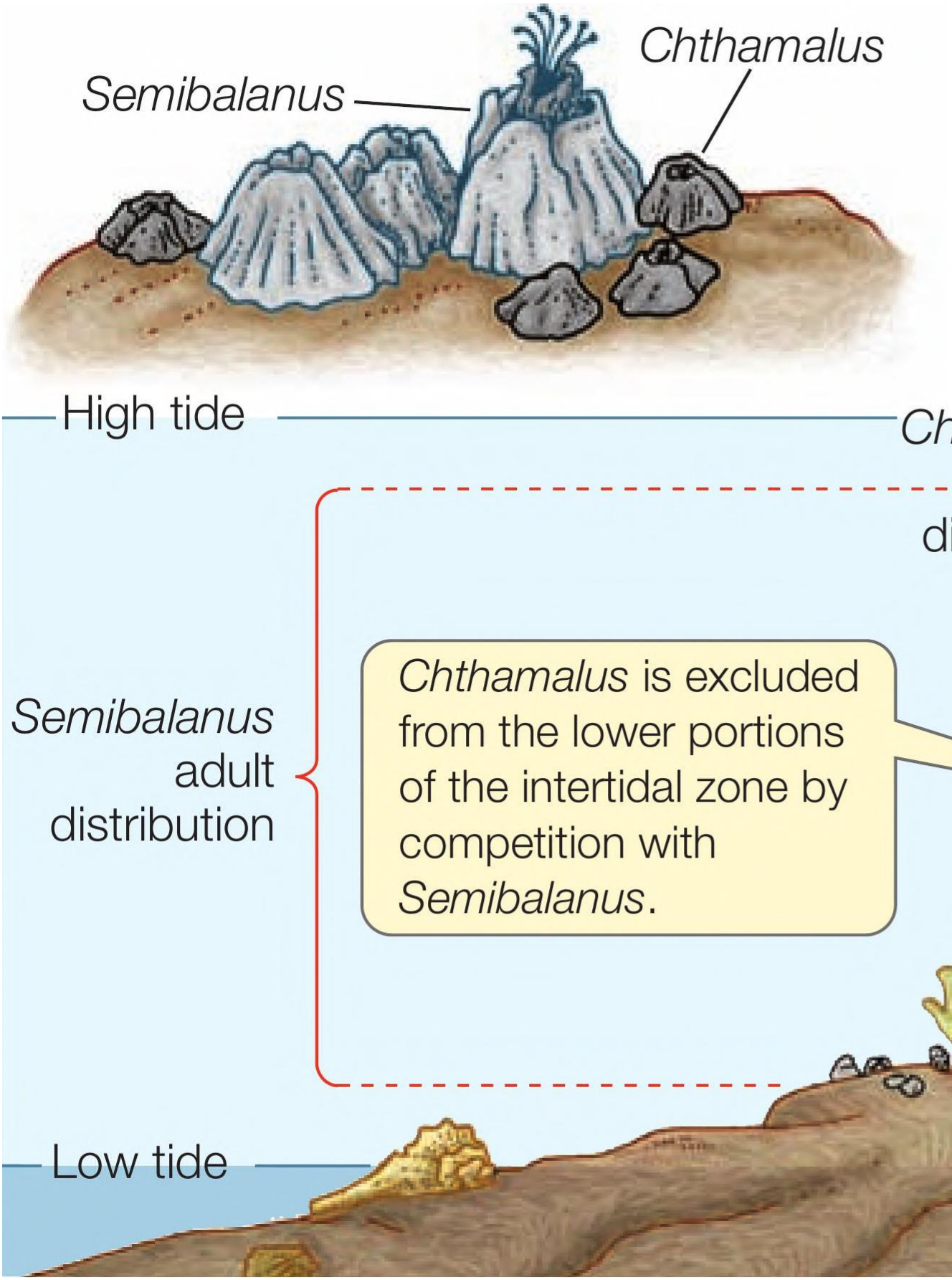
kiến mật Myrmecocystus mexicanus. Hai loài kiến này chiếm cùng một loại môi trường sống - những khu vực khô cằn có ít thảm thực vật - và chúng ăn những loại thức ăn giống nhau - chất bài tiết có đường của rệp và các côn trùng ăn nhựa cây khác cũng như các loài động vật chân đốt không thường xuyên, không loài nào trong số đó đang có nguồn cung lớn. Khi kiến thợ C. bicolor tìm thấy lối vào của tổ kiến mật, chúng nhặt những viên đá nhỏ ở hàm dưới, mang chúng đến rìa lỗ tổ và thả chúng xuống hố - tối đa 200 viên đá trong 5- khoảng cách phút. Hoạt động này đủ để ngăn chặn kiến mật đi ra ngoài kiếm ăn. Một số đàn kiến mật, bị tấn công liên tục bằng đá trong vài tuần, có thể gần như hoàn toàn bị thiếu thức ăn. Ngay cả các vi sinh vật cũng can thiệp vào việc sử dụng tài nguyên của nhau. Trong môi trường có cấu trúc cao của vùng rễ, hay "thế giới rễ cây" của đất, các tương tác cạnh tranh có thể có cường độ cục bộ. Nhiều vi khuẩn trong đất tạo ra các chất có khả năng khuất phục các vi sinh vật cạnh tranh của chúng. Ví dụ, Actinobacteria tạo ra các hóa chất can thiệp vào mọi quá trình sống của các loại vi khuẩn khác. Nhiều hóa chất mà các vi khuẩn có khả năng bảo vệ tốt này tạo ra để đánh bại các đối thủ cạnh tranh của chúng được sử dụng làm kháng sinh bởi các đối tác tương hỗ, chẳng hạn như bọ cánh cứng được mô tả trong Phần 56.3, cũng như trong dược lý của con người. Cạnh tranh khai thác có thể dẫn đến sự cùng tồn tại Cạnh tranh khai thác có thể dẫn đến sự cùng tồn tại, với điều kiện là các loài dựa vào cùng một nguồn tài nguyên sẽ tiến hóa để thích nghi để phân chia hoặc phân chia nguồn tài nguyên đó. Ví dụ, trong nhiều cộng đồng ở vùng núi Rocky, ít nhất ba loài ong tiêu thụ mật hoa của Agave schottii, loài cây thùa shindagger. Ba loài ong này khác nhau ở địa điểm và thời điểm chúng thu thập mật hoa shindagger. Ong mật có xu hướng tìm kiếm thức ăn ở những nơi có số lượng hoa shindagger nhiều nhất, ong vò vẽ ở những nơi có số lượng hoa trung bình,và ong thợ mộc nơi hoa rất ít và thưa thớt. Ong mật cũng có xu hướng hoạt động mạnh nhất khi sản lượng mật hoa nhiều nhất. Với tổ lớn hơn và số lượng con non lớn hơn để hỗ trợ, ong mật đòi hỏi hiệu quả tìm kiếm thức ăn cao hơn và lượng năng lượng tiêu thụ nhiều hơn. Những địa điểm tìm kiếm thức ăn không có giá trị sẽ được để lại cho những con ong khác. Trong một số trường hợp, các cá thể trong một loài thể hiện những hành vi hoặc hình thái khác nhau tùy thuộc vào việc chúng có cạnh tranh tài nguyên với loài khác hay không. Darwin đã nhận xét trong Nguồn gốc các loài rằng "Chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự khác biệt về tính cách; vì càng có nhiều sinh vật sống trên cùng một khu vực thì chúng càng khác nhau về cấu trúc, thói quen và thể chất." Sự "sự khác biệt về tính cách" ngày nay được gọi là sự dịch chuyển ký tự. Ví dụ, trên một số hòn đảo thuộc quần đảo Galapagos, một số loài xương rồng được thụ phấn độc quyền bởi loài chim sẻ đất nhỏ Geospiza Fuliginosa, loài mà mật hoa xương rồng là nguồn thức ăn quan trọng (xem Hình 23.8). Trên các hòn đảo khác, một con ong thợ mộc (Xylocopa darwinii) cạnh tranh với chim sẻ để lấy mật hoa xương rồng; do đó chim ăn hạt và côn trùng nhiều hơn. Trên những hòn đảo không có ong, chim ăn mật hoa thường xuyên hơn và có sải cánh nhỏ hơn so với những hòn đảo nơi chúng chia sẻ xương rồng với ong (Hình 56.1 4). Đôi khi các sinh vật phản ứng với sự cạnh tranh bằng cách thay đổi vị trí của chúng để tránh đối đầu. Chó hoang châu Phi (Lycaon pictus) là loài động vật ăn thịt sống và kiếm ăn theo bầy (nhóm các cá thể có liên quan). Những âm thanh thường xuyên phát ra, được gọi là tiếng kêu, có chức năng giữ bầy đàn lại với nhau, nhưng những tín hiệu âm thanh này cũng có thể cảnh báo đối thủ cạnh tranh chính của chúng về con mồi, sư tử châu Phi (Panther a leo). Sư tử nghe tiếng chó' những người dùng twitter có thể sử dụng chúng để xác định vị trí các đàn chó và đánh cắp số mạng của chúng. Những con chó tránh cạnh tranh với sư tử bằng cách chọn những khu vực làm ổ của chúng, nơi khả năng bị sư tử nghe thấy là thấp; do đó mật độ chó hoang có mối tương quan nghịch với mật độ sư tử. Chó hoang được coi là loài chạy trốn - một loài rời bỏ môi trường sống thích hợp để tránh sự cạnh tranh với loài khác." Sự "sự khác biệt về tính cách" ngày nay được gọi là sự dịch chuyển ký tự. Ví dụ, trên một số hòn đảo thuộc quần đảo Galapagos, một số loài xương rồng được thụ phấn độc quyền bởi loài chim sẻ đất nhỏ Geospiza Fuliginosa, loài mà mật hoa xương rồng là nguồn thức ăn quan trọng (xem Hình 23.8). Trên các hòn đảo khác, một con ong thợ mộc (Xylocopa darwinii) cạnh tranh với chim sẻ để lấy mật hoa xương rồng; do đó chim ăn hạt và côn trùng nhiều hơn. Trên những hòn đảo không có ong, chim ăn mật hoa thường xuyên hơn và có sải cánh nhỏ hơn so với những hòn đảo nơi chúng chia sẻ xương rồng với ong (Hình 56.1 4). Đôi khi các sinh vật phản ứng với sự cạnh tranh bằng cách thay đổi vị trí của chúng để tránh đối đầu. Chó hoang châu Phi (Lycaon pictus) là loài động vật ăn thịt sống và kiếm ăn theo bầy (nhóm các cá thể có liên quan). Những âm thanh thường xuyên phát ra, được gọi là tiếng kêu, có chức năng giữ bầy đàn lại với nhau, nhưng những tín hiệu âm thanh này cũng có thể cảnh báo đối thủ cạnh tranh chính của chúng về con mồi, sư tử châu Phi (Panther a leo). Sư tử nghe tiếng

chó' những người dùng twitter có thể sử dụng chúng để xác định vị trí các đàn chó và đánh cắp số mạng của chúng. Những con chó tránh cạnh tranh với sư tử bằng cách chọn những khu vực làm ổ của chúng, nơi khả năng bị sư tử nghe thấy là thấp; do đó mật độ chó hoang có mối tương quan nghịch với mật độ sư tử. Chó hoang được coi là loài chạy trốn - một loài rời bỏ môi trường sống thích hợp để tránh sự cạnh tranh với loài khác." Sự "sự khác biệt về tính cách" ngày nay được gọi là sự dịch chuyển ký tự. Ví dụ, trên một số hòn đảo thuộc quần đảo Galapagos, một số loài xương rồng được thụ phấn độc quyền bởi loài chim sẻ đất nhỏ Geospiza Fuliginosa, loài mà mật hoa xương rồng là nguồn thức ăn quan trọng (xem Hình 23.8). Trên các hòn đảo khác, một con ong thợ mộc (Xylocopa darwinii) cạnh tranh với chim sẻ để lấy mật hoa xương rồng; do đó chim ăn hạt và côn trùng nhiều hơn. Trên những hòn đảo không có ong, chim ăn mật hoa thường xuyên hơn và có sải cánh nhỏ hơn so với những hòn đảo nơi chúng chia sẻ xương rồng với ong (Hình 56.1 4). Đôi khi các sinh vật phản ứng với sự cạnh tranh bằng cách thay đổi vị trí của chúng để tránh đối đầu. Chó hoang châu Phi (Lycaon pictus) là loài động vật ăn thịt sống và kiếm ăn theo bầy (nhóm các cá thể có liên quan). Những âm thanh thường xuyên phát ra, được gọi là tiếng kêu, có chức năng giữ bầy đàn lại với nhau, nhưng những tín hiệu âm thanh này cũng có thể cảnh báo đối thủ cạnh tranh chính của chúng về con mồi, sư tử châu Phi (Panther a leo). Sư tử nghe tiếng chó' những người dùng twitter có thể sử dụng chúng để xác định vị trí các đàn chó và đánh cắp số mạng của chúng. Những con chó tránh cạnh tranh với sư tử bằng cách chọn những khu vực làm ổ của chúng, nơi khả năng bị sư tử nghe thấy là thấp; do đó mật độ chó hoang có mối tương quan nghịch với mật độ sư tử. Chó hoang được coi là loài chạy trốn - một loài rời bỏ môi trường sống thích hợp để tránh sự cạnh tranh với loài khác.

1184 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự đồng tiến hóa Semibalanus Các loài có thể cạnh tranh gián tiếp để giành nguồn tài nguyên Các loài có thể cạnh tranh gián tiếp để giành nguồn tài nguyên ngay cả khi chúng không hiện diện trong cùng một môi trường sống vào cùng một thời điểm. Đôi khi một loài làm thay đổi chất lượng của một nguồn tài nguyên đến mức các loài khác sau đó có thể gặp phải nó sẽ ít sử dụng được nó hơn. Ví dụ, việc rầy ăn nhựa hút nhựa trên cây khoai tây vào đầu mùa sinh trưởng có thể làm lá bị quăn và nhiễm clo (mất chất diệp lục). Bọ khoai tây ăn cây khoai tây vào cuối mùa sinh trưởng. Bọ cánh cứng ăn lá bị rầy làm giảm tốc độ tăng trưởng và tỷ lệ sống sót. Mặc dù hai loài động vật ăn cỏ này không kiếm ăn cùng một lúc, nhưng một loài ảnh hưởng đến việc sử dụng nguồn thức ăn chung của đối thủ cạnh tranh. Cạnh tranh gián tiếp cũng có thể xảy ra khi hai loài có chung một loài săn mồi. Ví dụ, ong ký sinh Venturia canescens là loài tiêu thụ hai loài sâu bướm khác nhau phá hoại các thực phẩm dự trữ như bột mì, sâu bướm Indianmeal (Plodia interpunctella) và sâu bướm bột mì Địa Trung Hải (Ephestia kuehniella). Hai loài sâu bướm có thể cùng tồn tại trong thùng đựng bột mì, nhưng khi có ong bắp cày, chúng sẽ ưu tiên tấn công và tiêu diệt sâu bướm bột mì. Do đó, với sự có mặt của ong bắp cày, sự cân bằng cạnh tranh giữa hai loài sâu bướm bị thay đổi theo hướng có lợi cho sâu bướm ăn thịt. Loại cạnh tranh này là gián tiếp vì kết quả của cạnh tranh không phụ thuộc vào cách hai đối thủ sử dụng tài nguyên chung mà phụ thuộc vào cách hai đối thủ tương tác với kẻ săn mồi chung. Cạnh tranh có thể quyết định một loài' niche Cạnh tranh rất quan trọng trong việc xác định nơi có thể tìm thấy một loài. Một loài' niche là tập hợp các điều kiện vật lý và sinh học cần thiết để tồn tại, phát triển và sinh sản. Vì vậy, một loài' niche được xác định một phần bởi các tài nguyên có sẵn trong môi trường. Mặc dù về mặt sinh lý, một loài có thể có khả năng sống trong nhiều điều kiện khác nhau nhưng các đối thủ cạnh tranh có thể hạn chế việc sử dụng tài nguyên ở một địa điểm cụ thể. Do đó, mỗi loài đều có một vị trí thích hợp cơ bản, được xác định bởi khả năng sinh lý của nó và một vị trí thích hợp được hiện thực hóa, được xác định bởi sự tương tác của nó với các loài khác. Hai loài hà, hà đá (Semibalanus balanoides) và hà sao Poll (Chthamalus stellatus), cạnh tranh không gian trên bờ biển đầy đá của Bắc Đại Tây Dương. Ấu trùng sinh vật phù du của cả hai loài đều định cư ở vùng thủy triều và biến thái thành những con trưởng thành không có cuống. Những loài hà hình sao nhỏ hơn thường sống ở tầng cao hơn trong vùng thủy triều, nơi chúng phải đối mặt với thời gian phơi nhiễm và hút ẩm (khô) lâu hơn so với những loài hà đá sống ở tầng thấp hơn. Có rất ít sự chồng chéo giữa các khu vực mà cá trưởng thành của hai loài chiếm giữ (Hình 56.1 5).Điều gì giải thích sự phân bố khác biệt của chúng trong vùng thủy triều? Trong một nghiên cứu nổi tiếng được thực hiện cách đây hơn 50 năm, Joseph Connell đã thực nghiệm loại bỏ loài này hoặc loài kia khỏi 56.15 Cạnh tranh giữa các loài có thể hạn chế một loài' Phạm vi Sự cạnh tranh giữa các loài với hà đá (Semibalanus) hạn

chế hà sao (Chthamalus) ở một phần nhỏ hơn của vùng thủy triều so với những gì chúng có thể chiếm giữ. Ấu trùng của cả hai loài đều định cư trong suốt vùng triều, nhưng ở mức độ thấp hơn, hà đá phát triển nhanh hơn nhiều và loại bỏ ấu trùng hà hình sao. Tuy nhiên, ở vùng thượng lưu của bãi triều, hà đá dễ bị khô hơn (khô) cho phép hà sao cạnh tranh với chúng. Hai loài này có thể cùng tồn tại trong một phần nhỏ của vùng bãi triều. vùng đặc trưng của nó và quan sát phản ứng của các loài còn lại. Ấu trùng hà hình sao thường định cư với số lượng lớn trên khắp vùng bãi triều, bao gồm cả các tầng thấp hơn nơi tìm thấy hà đá (ổ cơ bản của chúng), nhưng chúng chỉ phát triển mạnh ở các tầng thấp hơn khi không có hà đá (ổ đã có của chúng). Connell phát hiện ra rằng hà đá phát triển nhanh đến mức chúng làm chết, nghiền nát hoặc cắt xén ấu trùng hà hình sao. Tuy nhiên, việc loại bỏ hà sao khỏi các vị trí cao hơn trong vùng thủy triều không dẫn đến việc thay thế chúng bằng hà đá; hà đá kém chịu đựng khô hạn hơn và không thể phát triển ở đó ngay cả khi không có hà sao. Kết quả của sự tương tác cạnh tranh giữa hai loài là một mô hình phân vùng bãi triều đặc biệt, với các loài hà hình sao bị hạn chế phân bố do cạnh tranh và các loài hà đá bị hạn chế phân bố do những hạn chế sinh lý của chúng. RECAP Cạnh tranh xảy ra khi hai hoặc nhiều loài cần một nguồn tài nguyên có nguồn cung hạn chế. Không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Kết quả của cạnh tranh có thể là sự loại trừ cạnh tranh dưới hình thức tuyệt chủng cục bộ hoặc cùng tồn tại dưới hình thức phân chia tài nguyên. â€¢ Cạnh tranh khai thác khác với cạnh tranh can thiệp như thế nào? Xem trang 1182-1183 â€¢ Làm thế nào mà sự cạnh tranh có thể dẫn đến sự dịch chuyển tính cách? Xem trang. 1183 và Hình 56.14 â € ¢ Giải thích sự khác biệt giữa hốc cơ bản của sinh vật và hốc hiện có của nó. Xem trang. 1184 và Hình 56.15tuy nhiên, độ nhạy cảm cao hơn của hà đá với hiện tượng hút ẩm (khô) cho phép hà sao có thể cạnh tranh tốt hơn chúng. Hai loài này có thể cùng tồn tại trong một phần nhỏ của vùng bãi triều. vùng đặc trưng của nó và quan sát phản ứng của các loài còn lại. Ấu trùng hà hình sao thường định cư với số lượng lớn trên khắp vùng bãi triều, bao gồm cả các tầng thấp hơn nơi tìm thấy hà đá (ổ cơ bản của chúng), nhưng chúng chỉ phát triển mạnh ở các tầng thấp hơn khi không có hà đá (ổ đã có của chúng). Connell phát hiện ra rằng hà đá phát triển nhanh đến mức chúng làm chết, nghiền nát hoặc cắt xén ấu trùng hà hình sao. Tuy nhiên, việc loại bỏ hà sao khỏi các vị trí cao hơn trong vùng thủy triều không dẫn đến việc thay thế chúng bằng hà đá; hà đá kém chịu đựng khô hạn hơn và không thể phát triển ở đó ngay cả khi không có hà sao. Kết quả của sự tương tác cạnh tranh giữa hai loài là một mô hình phân vùng bãi triều đặc biệt, với các loài hà hình sao bị hạn chế phân bố do cạnh tranh và các loài hà đá bị hạn chế phân bố do những hạn chế sinh lý của chúng. RECAP Cạnh tranh xảy ra khi hai hoặc nhiều loài cần một nguồn tài nguyên có nguồn cung hạn chế. Không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Kết quả của cạnh tranh có thể là sự loại trừ cạnh tranh dưới hình thức tuyệt chủng cục bộ hoặc cùng tồn tại dưới hình thức phân chia tài nguyên. â€¢ Cạnh tranh khai thác khác với cạnh tranh can thiệp như thế nào? Xem trang 1182-1183 â€¢ Làm thế nào mà sự cạnh tranh có thể dẫn đến sự dịch chuyển tính cách? Xem trang. 1183 và Hình 56.14 â € ¢ Giải thích sự khác biệt giữa hốc cơ bản của sinh vật và hốc hiện có của nó. Xem trang. 1184 và Hình 56.15tuy nhiên, độ nhạy cảm cao hơn của hà đá với hiện tượng hút ẩm (khô) cho phép hà sao có thể cạnh tranh tốt hơn chúng. Hai loài này có thể cùng tồn tại trong một phần nhỏ của vùng bãi triều. vùng đặc trưng của nó và quan sát phản ứng của các loài còn lại. Ấu trùng hà hình sao thường định cư với số lượng lớn trên khắp vùng bãi triều, bao gồm cả các tầng thấp hơn nơi tìm thấy hà đá (ổ cơ bản của chúng), nhưng chúng chỉ phát triển mạnh ở các tầng thấp hơn khi không có hà đá (ổ đã có của chúng). Connell phát hiện ra rằng hà đá phát triển nhanh đến mức chúng làm chết, nghiền nát hoặc cắt xén ấu trùng hà hình sao. Tuy nhiên, việc loại bỏ hà sao khỏi các vị trí cao hơn trong vùng thủy triều không dẫn đến việc thay thế chúng bằng hà đá; hà đá kém chịu đựng khô hạn hơn và không thể phát triển ở đó ngay cả khi không có hà sao. Kết quả của sự tương tác cạnh tranh giữa hai loài là một mô hình phân vùng bãi triều đặc biệt, với các loài hà hình sao bị hạn chế phân bố do cạnh tranh và các loài hà đá bị hạn chế phân bố do những hạn chế sinh lý của chúng. RECAP Cạnh tranh xảy ra khi hai hoặc nhiều loài cần một nguồn tài nguyên có nguồn cung hạn chế. Không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Kết quả của cạnh tranh có thể là sự loại trừ cạnh tranh dưới hình thức tuyệt chủng cục bộ hoặc cùng tồn tại dưới hình thức phân chia tài nguyên. â€¢ Cạnh tranh khai thác khác với cạnh tranh can thiệp như thế nào? Xem trang 1182-1183 â€¢ Làm thế nào mà sự cạnh tranh có thể dẫn đến sự dịch chuyển tính cách? Xem trang. 1183 và Hình 56.14 â € ¢ Giải thích sự khác biệt giữa hốc cơ bản của sinh vật và hốc hiện có của nó. Xem trang. 1184 và Hình 56.15với những con hà hình sao bị hạn chế phân bố do cạnh tranh và những con hà

đá bị hạn chế phân bố do những hạn chế sinh lý của chúng. RECAP Cạnh tranh xảy ra khi hai hoặc nhiều loài cần một nguồn tài nguyên có nguồn cung hạn chế. Không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Kết quả của cạnh tranh có thể là sự loại trừ cạnh tranh dưới hình thức tuyệt chủng cục bộ hoặc cùng tồn tại dưới hình thức phân chia tài nguyên. â€¢ Cạnh tranh khai thác khác với cạnh tranh can thiệp như thế nào? Xem trang 1182-1183 â€¢ Làm thế nào mà sự cạnh tranh có thể dẫn đến sự dịch chuyển tính cách? Xem trang. 1183 và Hình 56.14 â € ¢ Giải thích sự khác biệt giữa hốc cơ bản của sinh vật và hốc hiện có của nó. Xem trang. 1184 và Hình 56.15với những con hà hình sao bị hạn chế phân bố do cạnh tranh và những con hà đá bị hạn chế phân bố do những hạn chế sinh lý của chúng. RECAP Cạnh tranh xảy ra khi hai hoặc nhiều loài cần một nguồn tài nguyên có nguồn cung hạn chế. Không có hai loài nào có thể chia sẻ cùng một nguồn tài nguyên giới hạn mãi mãi. Kết quả của cạnh tranh có thể là sự loại trừ cạnh tranh dưới hình thức tuyệt chủng cục bộ hoặc cùng tồn tại dưới hình thức phân chia tài nguyên. â€¢ Cạnh tranh khai thác khác với cạnh tranh can thiệp như thế nào? Xem trang 1182-1183 â€¢ Làm thế nào mà sự cạnh tranh có thể dẫn đến sự dịch chuyển tính cách? Xem trang. 1183 và Hình 56.14 â € ¢ Giải thích sự khác biệt giữa hốc cơ bản của sinh vật và hốc hiện có của nó. Xem trang. 1184 và Hình 56.15


Semibalanus
Chthamalus
High tide
Chthama
ac
distributi
Semibalanus
adult
distribution
Chthamalus is excluded from the lower portions of the intertidal zone by competition with Semibalanus.
Low tide

Tóm tắt chương 1185 56.16 Một góc nhìn cắt ngang của Vườn nấm về một tổ kiến cắt lá Nam Mỹ chứa đầy nấm. Một số loài kiến có cánh (Atta colombica) có thể được nhìn thấy trong các kẽ hở của khối nấm. Nghiên cứu về sự tương tác giữa các loài trong quần xã là một phần quan trọng của sinh thái cộng đồng - chủ đề của chương tiếp theo. Mọi loại tương tác mà chúng ta nghiên cứu trong chương này đều ảnh hưởng đến bản chất và cấu trúc của cộng đồng. Cạnh tranh giúp xác định loài nào còn tồn tại và loài nào bị tuyệt chủng, cũng như quyết định số lượng loài khác nhau có thể được hỗ trợ bởi một nguồn tài nguyên cụ thể. Tương tự, các tương tác đối kháng có tác động quan trọng đến sự phân bố và sự phong phú của các loài tiêu dùng và tài nguyên, đồng thời sự hiện diện của các đối tác tương hỗ có thể quyết định liệu một loài cụ thể có thể tồn tại trong một cộng đồng cụ thể hay không. w Nấm trong tổ của sâu cắt lá không thể tồn tại nếu không có kiến, nhưng liệu kiến cắt lá có thể tồn tại nếu không có nấm? TRẢ LỜI Mối quan hệ giữa kiến cắt lá và nấm của chúng là mối quan hệ tương hỗ cùng tiến hóa. Những con kiến có hành vi chuyên biệt đến mức chúng sẽ chết đói nếu không có vườn nấm của mình. Giải trình tự gần đây về bộ gen của loài kiến cắt lá, Atta cephalotes, tiết lộ rằng loài này đã mất một số gen mà các loài kiến khác sở hữu. Những gen này bao gồm các gen mã hóa toàn bộ quá trình sinh tổng hợp axit amin arginine mà sâu cắt lá thu được từ thức ăn của nấm, cũng như một số gen phân hủy độc tố thực vật (mà nấm thực hiện đối với sâu cắt lá khi nó chuyển hóa chất nền của lá). . Trong trường hợp kiến cắt lá và nấm, chúng ta có thể giả định rằng sự phụ thuộc ngày càng tăng của mỗi loài vào bạn tình của nó đã mang lại cho nó sự gia tăng lợi ích từ mối quan hệ hợp tác, dẫn đến sự thích nghi có đi có lại. Những loại tương tác nào các nhà sinh thái học nghiên cứu? ™ Tương tác giữa các loài có thể được nhóm lại thành các loại. Các tương tác đối kháng bao gồm ăn thịt, ăn cỏ và ký sinh, tất cả đều mang lại lợi ích cho người tiêu dùng trong khi gây hại cho loài được tiêu thụ. Chủ nghĩa tương hỗ mang lại lợi ích cho cả hai bên tham gia, trong khi cạnh tranh gây hại cho cả hai. Chủ nghĩa hội họp mang lại lợi ích cho một người tham gia mà không ảnh hưởng gì đến người kia; chủ nghĩa amensalism không ảnh hưởng đến một người tham gia nhưng lại gây hại cho người kia. Ôn lại Hình 56.1, HOẠT ĐỘNG 56.1 â€¢ Sự tiến hóa của một đặc điểm thích nghi ở một loài có thể dẫn đến sự tiến hóa của một đặc điểm thích nghi ở một loài mà nó tương tác, một quá trình được gọi là đồng tiến hóa. Một loạt các thích ứng có đi có lại giữa người tiêu dùng và các loài tài nguyên của họ có thể dẫn đến một cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa. Xem HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 56.1 Tương tác đối kháng phát triển như thế nào? ™ Những kẻ săn mồi giết chết những cá thể mà chúng tiêu thụ (con mồi của chúng). Trong suốt cuộc đời của mình, kẻ săn mồi giết chết và tiêu thụ nhiều con mồi. â€¢ Một số loài con mồi tránh bị phát hiện bằng các biện pháp như crypsis. Những người khác tự bảo vệ mình bằng các biện pháp vật lý hoặc hóa học. Động vật được bảo vệ bằng hóa chất thường quảng cáo độc tính của chúng bằng chủ nghĩa ngụy tạo,hoặc màu cảnh báo. Ôn lại Hình 56.4, 56.5 â€¢ Trong cách bắt chước Batesian, một loài không độc hại bắt chước một loài độc hại. Trong cách bắt chước của Mullerian, hai hoặc nhiều loài độc hại hội tụ để giống nhau. Ôn lại Hình 56.6 CHƯƠNG TÓM TẮT 56 â€¢ Động vật ăn cỏ thường chỉ tiêu thụ các phần của cây thức ăn và thường không giết chúng. â€¢ Nhiều loài động vật ăn cỏ đã tiến hóa khả năng kháng lại các chất chuyển hóa phòng thủ thứ cấp do thực vật tạo ra và một số đã kết hợp chúng vào cơ chế phòng vệ của chúng trước những kẻ săn mồi. “Ký sinh trùng tiêu thụ một số mô nhất định trong một hoặc một số cá thể vật chủ của loài khác mà không nhất thiết phải giết chết chúng. Vi ký sinh bao gồm vi rút, vi khuẩn và sinh vật nguyên sinh; một số lượng lớn các sinh vật này có thể sống và sinh sản trong cơ thể vật chủ và thường gây bệnh. Macroparaites ít liên kết chặt chẽ hơn với vật chủ của chúng nhưng dù sao cũng có thể ảnh hưởng đến sức khỏe của vật chủ. Tương tác lẫn nhau phát triển như thế nào? â€¢ Tương tác lẫn nhau liên quan đến việc trao đổi lợi ích. Nhiều chủ nghĩa tương hỗ phát sinh trong môi trường thiếu nguồn lực. â€¢ Sự thích ứng có đi có lại có nhiều khả năng xảy ra nhất khi sự gia tăng sự phụ thuộc vào đối tác mang lại sự gia tăng lợi ích nhận được từ sự tương tác. â€¢ Một số động vật "nông trại" loài nấm cung cấp thức ăn cho chúng. Các mối quan hệ tương hỗ khác liên quan đến việc trao đổi thực phẩm hoặc nhà ở để phòng thủ. Ôn lại Hình 56.9, 56.10, HƯỚNG DẪN Animated 56.2 tiếp

1186 CHƯƠNG 56 Tương tác giữa các loài và sự cùng tiến hóa â€¢ Nhiều sự tương tác giữa thực vật và động vật liên quan đến việc trao đổi thức ăn để vận chuyển. Trong tương tác giữa thực vật và côn trùng thụ phấn, động vật thu thập và vận chuyển phấn hoa được thưởng phấn hoa hoặc mật hoa. • Nhiều đặc điểm hoa hấp dẫn đối với một số loài thụ phấn nhất định là minh chứng cho sự đồng tiến hóa khuếch tán. Tuy nhiên, một số

quan hệ tương hỗ giữa loài thực vật và loài thụ phấn lại cụ thể và độc quyền hơn nhiều. Ôn lại Hình 56.1 1 # Bảng 56.1 â€¢ Cây trồng phụ thuộc vào sinh vật ăn trái để phát tán hạt phải cân bằng nhu cầu ngăn cản sinh vật ăn quả ăn quả trước khi hạt trưởng thành, thu hút sinh vật ăn quả khi hạt trưởng thành và bảo vệ hạt khỏi bị phá hủy trong quá trình phát tán hạt. đường tiêu hóa của động vật ăn quả. Kết quả của cạnh tranh là gì? “Cạnh tranh xảy ra bất cứ khi nào một nguồn tài nguyên không đủ để đáp ứng nhu cầu của tất cả các sinh vật quan tâm đến nguồn tài nguyên đó. â€¢ Cạnh tranh có thể dẫn đến sự tuyệt chủng cục bộ của đối thủ cạnh tranh kém hơn, một kết quả được gọi là loại trừ cạnh tranh. Ngoài ra, áp lực chọn lọc do cạnh tranh có thể thay đổi cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế, kết quả được gọi là phân chia tài nguyên. Cạnh tranh can thiệp xảy ra khi một cá nhân cản trở khả năng tiếp cận của đối thủ cạnh tranh với một nguồn tài nguyên hạn chế. Cạnh tranh khai thác xảy ra khi tất cả các đối thủ cạnh tranh đều có sẵn một nguồn lực hạn chế và kết quả của cạnh tranh phụ thuộc vào hiệu quả tương đối mà các đối thủ cạnh tranh sử dụng nguồn lực đó. “Cạnh tranh khai thác có thể dẫn đến sự thay đổi tính cách, trong đó các thuộc tính của một loài khác nhau tùy thuộc vào việc đối thủ cạnh tranh có mặt hay vắng mặt. Xem lại Hình 56.14 â€¢ Các loài có thể cạnh tranh gián tiếp ngay cả khi chúng không có mặt ở cùng một nơi vào cùng thời điểm, chẳng hạn như khi chúng có chung một loài săn mồi. â€¢ Một loài' niche là tập hợp các điều kiện vật lý và sinh học mà nó cần để tồn tại. Mặc dù một loài có thể tồn tại trong nhiều điều kiện tài nguyên khác nhau (thích hợp cơ bản của nó), nhưng các đối thủ cạnh tranh có thể hạn chế việc sử dụng tài nguyên ở một địa điểm cụ thể (thích hợp đã được nhận ra của nó). Xem lại Hình 56.15 Ep0 hI Đi tới Tóm tắt Tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is56 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Ăn thịt, ăn cỏ và ký sinh đều là những ví dụ về a. tương tác đối kháng. b. tương tác lẫn nhau. c. tương tác cộng sinh. d. tương tác amensal. đ. tương tác cạnh tranh. 2. Trong một cuộc chạy đua vũ trang đồng tiến hóa, sau khi thực vật tiến hóa một hệ thống phòng thủ hóa học mới chống lại động vật ăn cỏ, a. động vật ăn cỏ có thể bị tuyệt chủng. b. dự kiến nhà máy sẽ bị hạn chế về phạm vi hoạt động do chi phí sản xuất hóa chất mới. c. động vật ăn cỏ có thể tiến hóa khả năng đề kháng trước khả năng phòng vệ của thực vật. d. nhà máy có thể sẽ bị giảm khả năng thích ứng do chi phí sản xuất hóa chất mới. đ.dự kiến nhà máy sẽ ngừng sản xuất các loại biện pháp phòng vệ khác. 3. Thiệt hại đối với cây bụi do cành rơi từ trên cao xuống là một ví dụ về a. cạnh tranh can thiệp. b. sự săn mồi. c. chủ nghĩa vô thần. d. chủ nghĩa hội sinh. đ. đồng tiến hóa khuếch tán. 4. Chim ruồi hút mật hoa từ hoa của cây, thụ phấn cho những bông hoa đó trong quá trình này. Sự tương tác này được phân loại tốt nhất là a. ký sinh vì chim ruồi ăn mật hoa. b. sự săn mồi, bởi vì chim ruồi ăn hạt của cây. c. hội sinh, vì chim ruồi được hưởng lợi từ việc tiêu thụ mật hoa và cây không bị ảnh hưởng. d. tính tương hỗ, bởi vì cây cung cấp mật hoa cho chim ruồi và chim ruồi vận chuyển phấn hoa cho cây. đ. Không cung cấp đủ thông tin để phân loại tương tác này. 5. Một yếu tố có thể hạn chế vị trí mà sinh vật chiếm giữ là a. mật lạnh b. chủ nghĩa ngụy biện. c. bắt chước. d. chủ nghĩa hội sinh. đ. cuộc thi. HIỂU & ÁP DỤNG 6. Các loại tương tác khác nhau giữa các quốc gia là một phần của tính liên tục và kết quả của chúng thường phụ thuộc vào hoàn cảnh. Tham khảo bài tập Làm việc với dữ liệu trên trang. 1179. Ví dụ này minh họa như thế nào về các loại tương tác khác nhau giữa các loài (tương tác, cạnh tranh, ăn thịt, ký sinh, hội sinh)? Bạn có nghĩ rằng một sự liên tục được thể hiện ở đây? Những khía cạnh nào của tình huống được dữ liệu mô tả có thể thay đổi các tương tác?

Tóm tắt Chương 1187 7. Giống như loài bọ thông phương nam trong Hình 56.9, loài bọ thông núi (Dendroctonus aerosae) tấn công cây thông với sự trợ giúp của một loại nấm cộng sinh lây nhiễm vào cây chủ. Năm 2009, những con bọ này đã xâm chiếm gần 4 triệu mẫu rừng thông trên khắp Montana, Wyoming, Colorado, Idaho, Utah, Oregon và Washington. Làm thế nào bạn có thể xác định cây thông nào dễ bị bọ thông núi tấn công? Việc loài bọ này có một đối tác cộng sinh có thể ảnh hưởng như thế nào đến các phương pháp quản lý ổ dịch? 8. Salmonella serovar typhimurium là một loại vi khuẩn sống trong ruột của nhiều loại động vật - kể cả con người, và nó có thể gây viêm dạ dày ruột. Tại Hoa Kỳ, thịt gà sống và các loại gia cầm khác là nguồn cung cấp vi khuẩn này thường xuyên trong chế độ ăn uống và do đó gây nguy hiểm đáng kể cho sức khỏe. Mặc dù các nhãn cảnh báo hiện đã xuất hiện trên gia cầm sống đóng gói, ngành công nghiệp thực phẩm đang thử nghiệm những cách mới để giảm khả năng ô nhiễm bằng cách giảm quần thể Salmonella ở gà trước khi chúng bị giết mổ. Trong một thử nghiệm như vậy, gà con được nuôi cấy ba loài vi khuẩn: Lactobacillus plantarum, L. acidophilus và Lactococcus lactis. Những con chim này, cùng với những con đối chứng không

ăn chất nuôi cấy, đã tiếp xúc với vi khuẩn Salmonella trong ruột và sau đó được kiểm tra xem liệu chúng có duy trì quần thể Salmonella trong ruột hay không. Những gà con được nuôi cấy vi khuẩn luôn có số lượng Salmonella thấp hơn đáng kể so với nhóm đối chứng. Một. Nguyên tắc sinh thái nào đang được ngành chăn nuôi gia cầm áp dụng? b. Thí nghiệm này có thể tạo ra những kết quả sinh thái nào khác? c. Nguyên tắc sinh thái này có thể hữu ích trong việc giải quyết những vấn đề nào khác? PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 9. Nhiều loài ngoại ký sinh chỉ ăn một phạm vi hẹp các loài vật chủ. Cho đến gần đây, các nhà điều tra đã sử dụng mối quan hệ di truyền chặt chẽ giữa rận chim làm bằng chứng về mối quan hệ di truyền chặt chẽ giữa các loài chim chủ của chúng. Một số nhà điểu học cho rằng hồng hạc có quan hệ họ hàng gần gũi với vịt và ngỗng, trích dẫn bằng chứng quan sát cho thấy ba trong số bốn chi rận chim được tìm thấy trên chim hồng hạc cũng ký sinh ở vịt và ngỗng. Tuy nhiên, phân tích DNA cho thấy hồng hạc không phải họ hàng gần với vịt mà có quan hệ gần gũi hơn với chim hồng hạc, một nhóm chim nước khác. Nếu phân tích này là chính xác, bạn sẽ dự đoán điều gì về loài chấy ký sinh trên chuột? Làm thế nào bạn có thể sử dụng các phương pháp phân tích phân tử hiện đại để xác định mối quan hệ giữa rận chim và vật chủ của chúng? Cho rằng hải âu, vịt và hồng hạc đều là loài chim nước, những yếu tố nào khác có thể góp phần vào sự thay đổi vật chủ ở rận ngoài tử cung? 10. Mặc dù mật hoa không có chức năng gì trong đời sống của thực vật ngoài việc thu hút và thưởng cho các loài thụ phấn, một số thực vật tạo ra các hợp chất độc hại trong mật hoa của chúng. Như chúng ta đã thấy,trong một số trường hợp, những chất này gây nghiện và khuyến khích các loài thụ phấn quay trở lại cùng một loài thực vật; chẳng hạn, ong mật có thể ghé thăm hoa thuốc lá nhiều lần vì chúng trở nên "nghiện"; thành nicotin (xem Phần 56.3). Nhưng một nghiên cứu khác lại có kết quả khác. Một số nhà nghiên cứu đã tạo ra những cây thuốc lá biến đổi gen tạo ra các mức nicotin khác nhau trong mật hoa của chúng và phát hiện ra rằng nồng độ cao hơn dẫn đến thời gian thụ phấn của chim ruồi và bướm đêm ngắn hơn – và thụ phấn thành công hơn so với những cây có hoa được tổ chức trong thời gian dài hơn. Tại sao những chuyến thăm ngắn hơn có thể làm tăng sự thành công của việc thụ phấn? Những yếu tố nào khác có thể ảnh hưởng đến lượng nicotin mà cây thuốc lá nên sản xuất trong mật hoa của nó? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

57 Sinh thái cộng đồng CHƯƠNG 57.1 Cộng đồng sinh thái là gì? 57.2 Tương tác giữa các loài ảnh hưởng đến cộng đồng như thế nào? 57.3 Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy những mô hình đa dạng loài nào? 57.4 Những xáo trộn ảnh hưởng đến cộng đồng sinh thái như thế nào? 57.5 Độ phong phú của loài ảnh hưởng đến sự ổn định của quần xã như thế nào? Các nhà côn trùng học pháp y về sự tính toán cái chết sử dụng xác lợn như thế này làm mô hình để đo lường những thay đổi liên tiếp trong quần thể xác chết. Họ có thể áp dụng các phép đo này cho xác người vì lợn có cùng trọng lượng với con người và giống như con người, lợn hầu hết không có lông. NGÀY NÀY THÁNG 3 NĂM 1996, thi thể của một nạn nhân có vẻ là tự tử được phát hiện dưới bụi cây gần đường ray xe lửa ở Cologne, Đức. Xác chết đang bị phân hủy nặng nề chứa rất nhiều giòi - ấu trùng ruồi - và lớp da bên ngoài khô héo rải đầy trứng côn trùng màu vàng nhạt. Kiểm tra thi thể, Mark Benecke, một nhà côn trùng học pháp y, đã tìm thấy một con ruồi trưởng thành mà ông xác định là Piophila casei, con ruồi trưởng thành. Một cộng đồng đa dạng các loài côn trùng cư trú trên xác người và thành phần của nó thay đổi theo dự đoán khi quá trình phân hủy diễn ra. Có ba giai đoạn phân hủy chính: tự phân hủy (phân hủy protein và lipid), thối rữa và cuối cùng là phân hủy. Mỗi giai đoạn được đặc trưng bởi một cộng đồng động vật đặc biệt gồm các loài sử dụng xác chết đang phân hủy theo nhiều cách. Một số loài, chẳng hạn như cá bỏ qua phô mai, ăn thịt chết; những loài khác như bọ cánh cứng ẩn náu, ăn tóc và móng tay; vẫn còn những con khác săn côn trùng ăn thịt hoặc tiêu thụ phân của chúng. Trong số những loài này, loài bỏ qua phô mai là loài đến sau, chỉ đến xác khi quá trình tự phân giải diễn ra tốt và protein của cơ thể bắt đầu phân hủy - thường sau 1 đến 3 tháng. Sự phong phú của trứng cá bỏ qua phô mai gợi ý cho Benecke rằng những loài côn trùng này đã trải qua ít nhất hai thế hệ trong xác chết. Biết rằng vòng đời của côn trùng cần từ 11 đến 19 ngày trong điều kiện thời tiết địa phương, ông tính toán rằng những con trưởng thành đầu tiên có thể đẻ trứng khoảng 90 ngày sau khi chết và cần thêm 22 đến 38 ngày nữa để hoàn thành. hai thế hệ. Vì vậy, ông tính toán rằng cái chết phải xảy ra trước đó từ 112 đến 128 ngày. Khi sự việc xảy ra, một phụ nữ 38 tuổi được thông báo mất tích khoảng 4 tháng trước khi thi thể được tìm thấy; Khoảng thời gian ước tính sau khi khám nghiệm

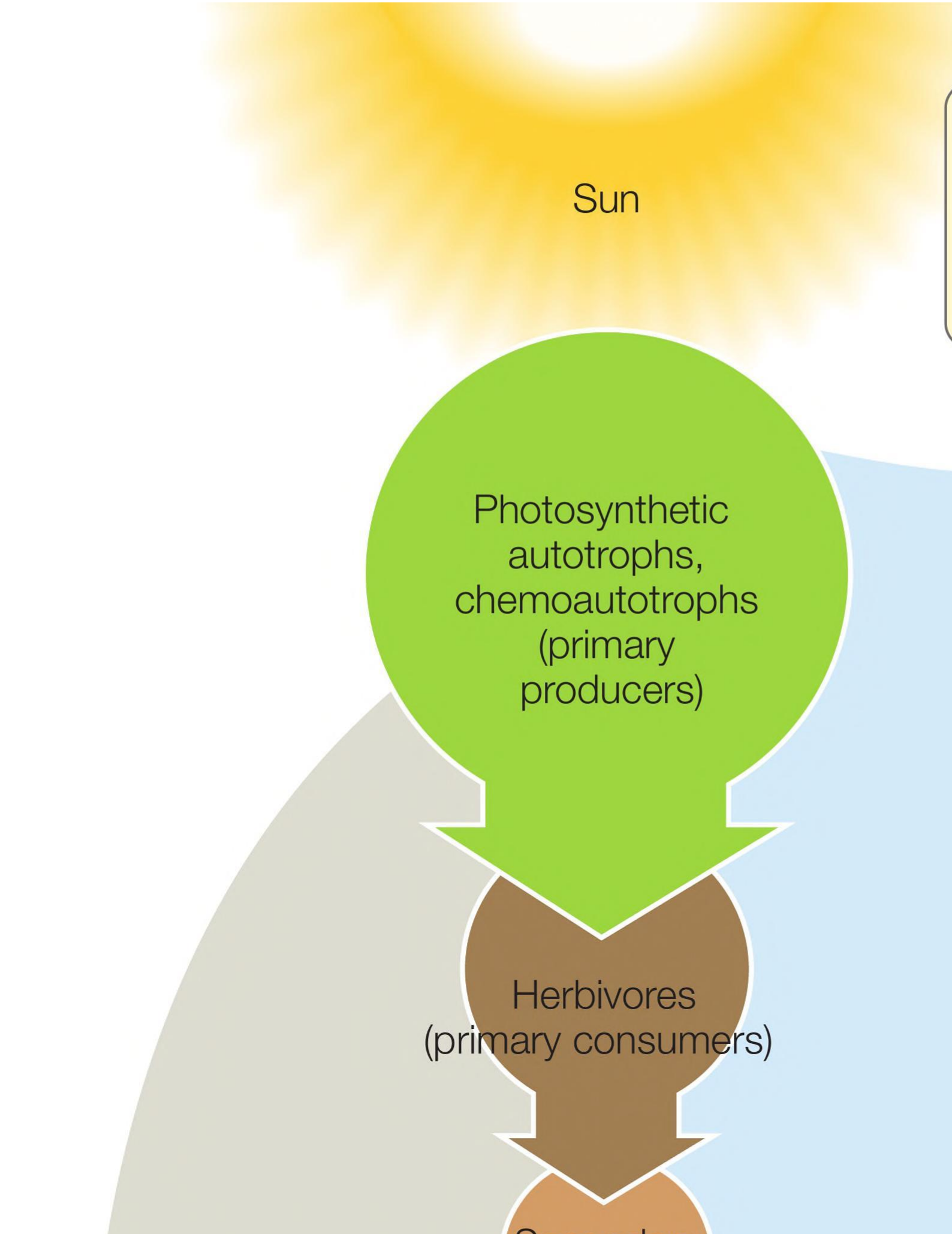
tử thi đã giúp các nhà điều tra xác định cô ấy là nạn nhân tự sát được tìm thấy trên đường ray. Loài nào xuất hiện ở đâu và khi nào là mối quan tâm của các nhà sinh thái học cộng đồng. Các loài có mặt trong một cộng đồng có thể thay đổi theo những cách có thể dự đoán được, ở quy mô không gian, từ xác chết trong một bụi cây đến rừng nhiệt đới Amazon và ở quy mô thời gian từ vài ngày đến hàng thiên niên kỷ. Nhưng các quá trình sinh thái ảnh hưởng đến cộng đồng đều giống nhau dù ở quy mô nào.Nghiên cứu về những thay đổi dường như bí truyền trong thành phần của các cộng đồng xác sống không chỉ cho phép các nhà sinh thái học giúp tìm ra bằng chứng có thể xác định một người mất tích hoặc kết tội kẻ giết người mà còn bổ sung vào sự hiểu biết của chúng ta về các cộng đồng sinh thái. Các loài côn trùng trong cộng đồng xác chết ảnh hưởng như thế nào đến khả năng sống sót của nhau? Xem câu trả lời ở trang 1203.



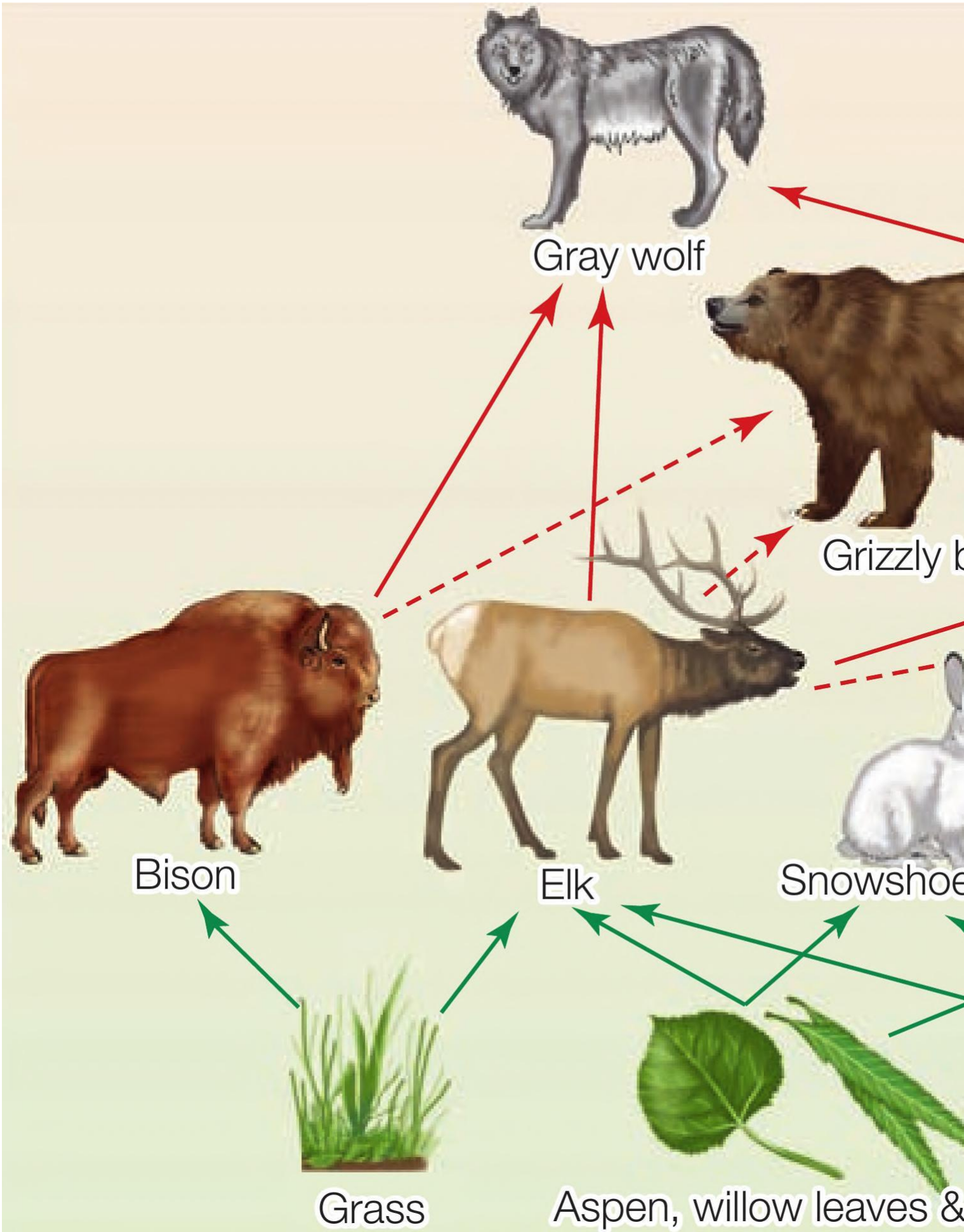
57.1 Cộng đồng sinh thái là gì? 1189 (A) Sarracenia purpurea 57.1 Quần xã sinh thái tồn tại ở quy mô khác nhau (A) Các vi sinh vật và động vật không xương sống nhỏ (chẳng hạn như ấu trùng côn trùng) tồn tại trong một cây nắp ấm duy nhất tạo thành một cộng đồng sinh thái. (B) Hồ Superior ở miền trung Bắc Mỹ là hồ nước ngọt lớn nhất Trái đất. Nó bao gồm một cộng đồng sinh học rộng lớn với ranh giới được xác định bởi đường bờ biển. Mặc dù có ranh giới được xác định như vậy nhưng quần xã hồ vẫn chịu tác động từ các loài và hoạt động vượt xa vùng nước chứa nó. 57.1 Cộng đồng sinh thái là gì? Về mặt sinh thái, cộng đồng là một nhóm các loài cùng tồn tại và tương tác trong một khu vực xác định. Mặc dù mỗi loài có những tương tác riêng với các loài khác trong cộng đồng của nó (như chúng ta đã thấy ở chương trước), các nhà sinh thái học thường thấy việc nghiên cứu các đặc tính của toàn bộ cộng đồng là rất hữu ích. Các cộng đồng rất khác nhau về quy mô và phạm vi. Các sinh vật xâm chiếm xác chết tạo thành một loại quần xã có thể xác định được. Một loại quần xã dễ nhận biết khác là quần xã sống trong cây nắp ấm màu tím (Sarracenia purpurea), một loại cây phổ biến ở vùng đất ngập nước Bắc Mỹ (Hình 57.1 A). Mỗi cây có một số lá tạo thành "bình đựng nước mưa" thu nước mưa. và cây lấy nitơ từ con mồi côn trùng bị mắc kẹt trong bình và chết đuối (xem Phần 36.5). Tuy nhiên, các bình đựng nước cũng bị chiếm giữ bởi các cộng đồng vi sinh vật sống và động vật không xương sống nhỏ bé đang phát triển mạnh, bao gồm vi khuẩn, sinh vật nguyên sinh, luân trùng và ấu trùng muỗi. Các ranh giới xác định một cộng đồng, đặc biệt là một cộng đồng lớn, không phải lúc nào cũng dễ dàng nhận ra. Ví dụ, cộng đồng sinh vật sống ở hồ Superior phần lớn được bao bọc bởi bờ hồ (Hình 57.1 B). Tuy nhiên, mặc dù hồ Superior có vẻ khép kín nhưng nhiều thành phần của nó có nguồn gốc rất xa. Ví dụ, vịt trời và các loài vịt khác có thể tiêu thụ hạt ở một địa điểm và trong vòng 5 đến 11 giờ để hạt di chuyển từ đầu này đến đầu kia của đường tiêu hóa vịt, chim có thể bay tới 1.400 km trước khi lắng xuống. hạt giống trong phân của chúng. Khi biên giới trở nên không rõ ràng, các nhà sinh thái học có thể chỉ định ranh giới một cách tùy tiện, dựa trên khả năng nghiên cứu cộng đồng của họ. Tương tự như vậy, vì một cộng đồng có thể chứa hàng nghìn loài khác nhau từ vi khuẩn cực nhỏ đến những cây cao chót vót nên việc nghiên cứu tất cả các loài trong một cộng đồng thường là không thực tế hoặc không thể. Các nhà sinh thái học thường định nghĩa một quần xã được quan tâm về mặt phân loại - ví dụ, quần xã cá ở Hồ Superior. Các quần xã được đặc trưng (1) bởi thành phần loài của chúng - số lượng và loại loài mà chúng chứa; và (2) bởi sự phong phú tương đối của các loài đó. Thành phần loài được xác định bởi các yếu tố tương tự quyết định sự phân bố của loài bởi vì, như chúng ta đã thấy ở Chương 54,một loài chỉ có thể xuất hiện ở một địa điểm cụ thể nếu nó có thể xâm chiếm nơi đó và nếu điều kiện môi trường cho phép nó tồn tại ở đó. Do đó, ngay cả cùng một kiểu quần xã cũng có thể chứa số lượng loài khác nhau ở những nơi khác nhau. Ví dụ, cộng đồng côn trùng trên xác người thay đổi tùy theo khí hậu địa phương và điều kiện chôn cất (ví dụ: thi thể được chôn cất, lắng đọng trên bề mặt đất hay chìm trong sông hoặc ao). Mặc dù các cộng đồng khác nhau về quy mô và độ phức tạp, các nhà sinh thái học đã nghĩ ra các phương pháp định lượng các đặc tính cơ bản của cấu trúc và tổ chức cộng đồng bất kể quy mô của chúng. Những phương pháp này đã tiết lộ các mô hình phản ánh các quy tắc tập hợp cộng đồng cơ bản và các nguyên tắc chung. Điều gì quyết định có bao nhiêu loài tạo thành một cộng đồng ở bất kỳ nơi cụ thể nào? Một yếu tố quan trọng là lượng năng lượng có sẵn để duy trì sinh vật. Năng lượng đi vào cộng đồng thông qua các nhà sản xuất sơ cấp Ánh sáng mặt trời là nguồn năng lượng cơ bản cho hầu hết các cộng đồng trên Trái đất. Ánh sáng mặt trời giúp cho quá trình quang hợp trở nên khả thi và quá trình quang hợp, ở đại đa số các cộng đồng, cung cấp năng lượng cho các sinh vật khác ở dạng ăn được. Tất cả các sinh vật không quang hợp (dị dưỡng) tiêu thụ trực tiếp hoặc gián tiếp các phân tử hữu cơ giàu năng lượng do thực vật tạo ra và các sinh vật quang hợp khác lấy năng lượng trực tiếp từ ánh sáng mặt trời (tự dưỡng). Sinh vật tự dưỡng quang hợp, cùng với một số sinh vật hóa tự dưỡng (sinh vật lấy năng lượng hóa học từ các phân tử vô cơ trong môi trường của chúng), được gọi là sinh vật sản xuất sơ cấp. Tổng năng suất sơ cấp (GPP) là tốc độ mà tất cả các nhà sản xuất sơ cấp trong một cộng đồng cụ thể biến năng lượng mặt trời thành năng lượng hóa học dự trữ thông qua quá trình quang hợp. Năng lượng được tích lũy bởi các nhà sản xuất sơ cấp được gọi là tổng năng lượngTất cả các sinh vật không quang hợp (dị dưỡng) tiêu thụ trực tiếp hoặc gián tiếp các phân tử hữu cơ giàu năng lượng do thực vật tạo ra và các sinh vật quang hợp khác lấy năng lượng trực tiếp từ ánh sáng mặt trời (tự dưỡng). Sinh vật tự dưỡng quang hợp, cùng với một số sinh vật hóa tự dưỡng (sinh vật lấy năng lượng hóa học từ các phân tử vô cơ trong môi trường của chúng), được gọi là sinh vật sản xuất sơ cấp. Tổng năng suất sơ cấp (GPP) là tốc độ mà tất cả các nhà sản xuất sơ cấp trong một cộng đồng cụ thể biến năng lượng mặt trời thành năng

lượng hóa học dự trữ thông qua quá trình quang hợp. Năng lượng được tích lũy bởi các nhà sản xuất sơ cấp được gọi là tổng năng lượngTất cả các sinh vật không quang hợp (dị dưỡng) tiêu thụ trực tiếp hoặc gián tiếp các phân tử hữu cơ giàu năng lượng do thực vật tạo ra và các sinh vật quang hợp khác lấy năng lượng trực tiếp từ ánh sáng mặt trời (tự dưỡng). Sinh vật tự dưỡng quang hợp, cùng với một số sinh vật hóa tự dưỡng (sinh vật lấy năng lượng hóa học từ các phân tử vô cơ trong môi trường của chúng), được gọi là sinh vật sản xuất sơ cấp. Tổng năng suất sơ cấp (GPP) là tốc độ mà tất cả các nhà sản xuất sơ cấp trong một cộng đồng cụ thể biến năng lượng mặt trời thành năng lượng hóa học dự trữ thông qua quá trình quang hợp. Năng lượng được tích lũy bởi các nhà sản xuất sơ cấp được gọi là tổng năng lượng

1190 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng Phần năng lượng lớn nhất được sử dụng trong quá trình trao đổi chất và hô hấp và không được cung cấp cho các sinh vật ở bậc dinh dưỡng tiếp theo. Quang hợp Tiêu hóa, > đồng hóa và tăng trưởng Bài tiết và chết Quá trình trao đổi chất 57.2 Dòng năng lượng qua các bậc dinh dưỡng Phần lớn năng lượng tích lũy ở mỗi bậc dinh dưỡng bị mất (thường dưới dạng nhiệt) vào quá trình trao đổi chất và hô hấp của sinh vật ở bậc dinh dưỡng đó. Trong sơ đồ này, chiều rộng của mỗi mũi tên gần như tỷ lệ thuận với lượng năng lượng chảy qua kênh đó. Mũi tên chỉ hướng của dòng năng lượng. Đi tới Hoạt động 57.1 Dòng năng lượng thông qua Cộng đồng Sinh thái Lifel 0e.com/ac57. 1 sản phẩm chính. (Thuật ngữ "năng suất" và "sản xuất" thường được sử dụng thay thế cho nhau: "năng suất" là tốc độ tích lũy năng lượng; "sản xuất" là thước đo năng lượng tích lũy dưới dạng sản phẩm.) Không phải tất cả GPP được tích lũy bởi các nhà sản xuất chính trở nên sẵn có đối với các sinh vật dị dưỡng vì sinh vật sản xuất sơ cấp sử dụng một phần năng lượng đó cho hoạt động hô hấp của chính chúng và các quá trình trao đổi chất khác. Năng suất sơ cấp ròng (NPP) là tốc độ năng lượng được đưa vào các nhà sản xuất sơ cấp; cơ thể thông qua quá trình sinh trưởng và sinh sản. Do đó, sản lượng sơ cấp ròng có thể được đo bằng lượng sinh khối của sinh vật sản xuất sơ cấp (trọng lượng của chất hữu cơ) có sẵn để các sinh vật dị dưỡng tiêu thụ. Mối quan hệ này được mô tả về mặt toán học là NPP = GPP - R trong đó R là năng lượng bị mất qua quá trình hô hấp. Những mối quan hệ này được biểu diễn dưới dạng rất đơn giản trong Hình 57.2. Người tiêu dùng sử dụng nhiều nguồn năng lượng khác nhau Chuỗi thức ăn là một sơ đồ mô tả trình tự tuyến tính ai ăn ai trong một cộng đồng nhất định. Chuỗi thức ăn có thể được đan xen thành một mô tả thực tế hơn về mối quan hệ nuôi dưỡng cộng đồng, được gọi là lưới thức ăn (Hình 57.3). Hầu hết các quần xã đều có rất nhiều loài tương tác theo nhiều cách khác nhau đến mức không thể liệt kê (hoặc thậm chí xác định) tất cả các mối liên kết. Tuy nhiên, lưới thức ăn được đơn giản hóa rất hữu ích trong việc hình dung trình tự dòng năng lượng trong một cộng đồng. Bậc dinh dưỡng của một sinh vật cho biết nơi nào trong trình tự đó nó thu được năng lượng (Bảng 57.1). Sinh vật sản xuất sơ cấp bắt đầu chuỗi bậc dinh dưỡng. Ở cấp độ tiếp theo là người tiêu dùng sơ cấp - động vật ăn cỏ ăn thịt người sản xuất sơ cấp. Các sinh vật ăn động vật ăn cỏ, được gọi là sinh vật tiêu thụ thứ cấp, là bậc dinh dưỡng tiếp theo. Những người ăn thịt người tiêu dùng thứ cấp là người tiêu dùng cấp ba, v.v. Các chất thải và xác chết của sinh vật (được gọi là mảnh vụn) cung cấp một nguồn năng lượng khác, như chúng ta đã thấy ở phần mở đầu của chương này. Các sinh vật tiêu thụ những vật liệu như vậy được gọi là sinh vật ăn mảnh vụn hoặc sinh vật phân hủy (xem Hình 57.2). Đi tới Media Clip 57.1 Chuỗi thức ăn ở Châu Phi HftfS Lifel 0e.com/mc57. 1 Hầu hết các loài trong một quần xã đều ăn và bị nhiều loài khác ăn,vì vậy lưới thức ăn và bậc dinh dưỡng nhất thiết phải được đơn giản hóa quá mức. Một số sinh vật, được gọi là động vật ăn tạp, ăn ở nhiều bậc dinh dưỡng. Ví dụ, Opossums nổi tiếng là loài ăn tạp. Các nhà điều tra ở Portland, Oregon, đã mổ xẻ dạ dày của những con thú có túi bị chết trên đường và tìm thấy hài cốt của động vật có vú, chim, côn trùng, giun đất, ốc sên, trái cây, củ, hạt, lá, cỏ, thức ăn cho vật nuôi và rác thải, cùng với một số vật dụng mà họ không thể tìm thấy. #39;t xác định — một chế độ ăn kiêng khó mô tả trong mạng lưới thực phẩm. Ít cá thể hơn và ít sinh khối hơn có thể được hỗ trợ ở các bậc dinh dưỡng cao hơn. Một cách quan trọng để mô tả đặc điểm của một quần xã là sự phân bố năng lượng và sinh khối trong đó. Dòng năng lượng qua một cộng đồng bị chi phối bởi các định luật vật lý điều chỉnh sự biến đổi năng lượng, trong đó trước hết là định luật thứ nhất và thứ hai của nhiệt động lực học. Hãy nhớ lại Phần 8.1 rằng lượng năng lượng trong vũ trụ là không đổi và khi năng lượng được chuyển đổi từ dạng này sang dạng khác, một phần của nó sẽ không còn khả dụng để thực hiện công. Như Hình 57.2 cho thấy, năng lượng bị mất đi trong quá trình trao đổi chất và hô hấp ở mỗi bậc dinh dưỡng.


Sun
Photosynthetic autotrophs, chemoautotrophs (primary producers)
Herbivores (primary consumers)

57.1 Cộng đồng sinh thái là gì? 1191 Người tiêu dùng bậc hai và bậc ba Động vật ăn tạp Người tiêu dùng bậc một Người sản xuất sơ cấp Chồn đuôi ngắn Coyote Raven Bison Snowshoe'hare Chuột hươu Chuột túi má Aspen, lá liễu & cành cây Vỏ cây Aspen Rễ 57.3 Lưới thức ăn thể hiện sự tương tác dinh dưỡng trong cộng đồng Lưới thức ăn đơn giản hóa này dành cho đồng cỏ của Công viên Quốc gia Yellowstone chỉ bao gồm các loài động vật có xương sống lớn và các loài thực vật mà chúng phụ thuộc. Các mũi tên chỉ ra ai ăn ai. Những loài có nguồn thức ăn duy nhất là thực vật (mũi tên xanh) là loài tiêu thụ chính. Động vật ăn thịt giết và ăn thịt động vật (mũi tên đỏ) là loài tiêu thụ bậc hai và bậc ba. Các loài ăn tạp như gấu xám Bắc Mỹ, chó sói đồng cỏ và quạ ăn cả mô thực vật và động vật; quạ và hoa râm cũng ăn xác thối (mũi tên màu đỏ nét đứt), vì vậy những loài này cũng là loài ăn mảnh vụn. Đi tới Hoạt động 57.2 Các cấp độ danh hiệu chính trong đời 0e.com/ac57. 2 Trung bình, chỉ có khoảng 10 phần trăm năng lượng của bậc dinh dưỡng này được chuyển sang bậc dinh dưỡng tiếp theo vì một số lý do: â€¢ Sự mất nhiệt. Các sinh vật kết hợp phần lớn năng lượng mà chúng tích lũy thành sinh khối, nhưng chúng sử dụng nhiều năng lượng hơn cho quá trình hô hấp và các quá trình trao đổi chất khác. Năng lượng đó bị tiêu tan dưới dạng nhiệt và bị mất vào cộng đồng. ™ Sự sẵn có của sinh khối. Không phải tất cả sinh khối trong một cộng đồng đều có thể được tiêu thụ. Những người chăn thả thường xuyên bỏ sót những ngọn cỏ; phòng vệ thực vật hiệu quả ngăn chặn động vật ăn cỏ; con mồi có thể thoát khỏi kẻ săn mồi hoặc rời khỏi cộng đồng. ™ Khó tiêu. Không phải tất cả sinh khối ăn vào đều có thể được người tiêu dùng đồng hóa. Ví dụ, vỏ cây có chứa lignin và cellulose, những chất mà hầu hết động vật ăn cỏ không thể tiêu hóa được. Sự chuyển giao năng lượng tổng thể từ bậc dinh dưỡng này sang bậc dinh dưỡng tiếp theo (có thể biểu thị bằng tỷ lệ giữa sản lượng tiêu dùng và sản lượng sản xuất của nhà sản xuất) được gọi là hiệu quả sinh thái. Các biểu đồ kim tự tháp như trong Hình 57. 4A có thể được sử dụng để minh họa tỷ lệ năng lượng được truyền từ mỗi bậc dinh dưỡng này sang bậc dinh dưỡng tiếp theo và để so sánh các tỷ lệ đó giữa các quần xã khác nhau. Biểu đồ kim tự tháp cũng có thể được sử dụng để minh họa lượng sinh khối hoặc số lượng cá thể được tìm thấy ở mỗi bậc dinh dưỡng (Hình 57. 4B). Như những sơ đồ này cho thấy, một môi trường nhất định thường hỗ trợ ít cá thể hơn, ít sinh khối hơn và ít loài ở cấp độ dinh dưỡng cao hơn so với ở cấp độ dinh dưỡng thấp hơn. Sự mất mát năng lượng ngày càng tăng do truyền năng lượng kém hiệu quả cũng hạn chế số lượng bậc dinh dưỡng trong chuỗi thức ăn hoặc lưới thức ăn; phần lớn vì lý do này, hầu hết các cộng đồng chỉ ủng hộ ba đến năm bậc dinh dưỡng. Một ngoại lệ dễ thấy đối với mô hình chung này xảy ra ở các đại dương mở. Thực vật phù du là sinh vật sản xuất sơ cấp BẢNG 57.1 Các cấp độ dinh dưỡng chính Cấp độ dinh dưỡng Nguồn năng lượng Ví dụ Chất quang hợp (sinh vật sản xuất sơ cấp) Năng lượng mặt trời Thực vật xanh, vi khuẩn quang hợp, tảo cát Động vật ăn cỏ (người tiêu dùng sơ cấp) Mô của sinh vật sản xuất chính Copepod, châu chấu, bọ vỏ cây, hươu, ngỗng,chuột chân trắng Động vật ăn thịt sơ cấp (tiêu thụ bậc hai) Mô của động vật ăn cỏ Nhện, chim chích, chó sói, cá cơm Động vật ăn thịt thứ cấp (tiêu thụ bậc ba) Mô của động vật ăn thịt bậc một Cá ngừ, chim ưng, cá voi sát thủ Động vật ăn tạp Một số cấp độ dinh dưỡng Con người, thú có túi, cua, chim cổ đỏ Các loài phân hủy (động vật ăn mảnh vụn) Chết mô và chất thải của sinh vật khác Nhiều loại nấm, nhiều vi khuẩn, kền kền, giun đất, mối


Gray wolf
Grizzly b
Bison
Elk
Snowshoe
Grass
Aspen, willow leaves &

1192 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng (A) Dòng năng lượng (B) Sinh khối (calo/m2/ngày) (gram/m2) f \ Các nhà sản xuất chính trong đại dương mở là thực vật phù du, chúng sinh sản nhanh đến mức một sinh khối nhỏ đứng có thể hỗ trợ một sinh khối lớn hơn nhiều của động vật ăn cỏ. Cấp độ danh hiệu | Người tiêu dùng thứ cấp] Người tiêu dùng sơ cấp Nhà sản xuất sơ cấp 57.4 Phân phối năng lượng và sinh khối Biểu đồ kim tự tháp cho phép các nhà sinh thái học so sánh mô hình dòng năng lượng qua các bậc dinh dưỡng (A) và lượng sinh khối hiện diện ở các bậc dinh dưỡng khác nhau trong các quần xã khác nhau (B). Sự phân bổ sinh khối ở vùng biển khơi khác với hầu hết các cộng đồng khác vì phần lớn sinh khối không ở cấp độ sản xuất ban đầu. những vùng đó gọi là sự thoát hơi nước: lượng nước thoát ra khỏi bề mặt đất do bốc hơi từ suối, hồ, đất và thoát hơi nước từ thực vật. Sự thoát hơi nước hàng năm của một khu vực là thước đo lượng nước có sẵn cho các sinh vật sống ở đó. Tuy nhiên, số lượng loài trong một quần xã chỉ tăng theo năng suất đến một điểm nhất định. Nếu năng suất tăng vượt quá điểm đó thì số lượng loài thực sự có thể giảm (xem Hình 57.5). Tại sao lại như vậy? Khi năng suất địa phương tăng lên, số lượng cá thể mà môi trường sống địa phương có thể hỗ trợ (khả năng chuyên chở của nó) cũng tăng theo. Do đó, quần thể có thể phát triển lớn hơn và quy mô quần thể lớn hơn sẽ làm giảm nguy cơ tuyệt chủng loài. Vậy tại sao số lượng loài lại giảm khi năng suất rất cao? Một giả thuyết cho rằng cạnh tranh giữa các loài trở nên khốc liệt hơn khi năng suất rất cao, dẫn đến loại trừ cạnh tranh của một số loài (xem Phần 56.4). Giả thuyết này được ủng hộ bởi kết quả của một thí nghiệm kéo dài tại Trạm Thí nghiệm Rothamsted ở Anh, bắt đầu vào năm 1857 và vẫn đang tiếp tục. Phân bón được bổ sung thường xuyên cho các thửa đất được lựa chọn để tăng năng suất, các thửa ruộng đã bón phân và không bón phân được theo dõi liên tục. Trong hơn 150 năm, số lượng loài thực vật trong các ô không được bón phân vẫn gần như không đổi, trong khi số lượng loài trong các ô được bón phân đã giảm, điều này củng cố giả thuyết rằng sự đa dạng loài có thể giảm khi năng suất tăng. trong cộng đồng này phát triển và sinh sản nhanh hơn rất nhiều so với động vật phù du và các loài cá nhỏ tiêu thụ chúng nên sinh khối nhỏ hơn của chúng, với tốc độ sản xuất sơ cấp nhanh chóng, thực sự có thể hỗ trợ sinh khối lớn hơn cho sinh vật tiêu thụ sơ cấp. Năng suất và sự đa dạng loài có mối liên hệ với nhau Cũng như sự đa dạng của bậc dinh dưỡng có xu hướng tương quan thuận với lượng năng lượng sẵn có cho nó, sự đa dạng loài của một quần xã có xu hướng tương quan thuận với năng suất của nó, cho đến một mức độ nào đó (Hình 57.5)). Một số yếu tố ảnh hưởng đến năng suất khác nhau giữa các cộng đồng. Rõ ràng nhất trong số các yếu tố này là năng lượng đầu vào.Lượng năng lượng mặt trời tới bề mặt Trái đất thay đổi theo vĩ độ, như chúng ta đã thấy trong Hình 54.1. Tuy nhiên, khả năng quang hợp của thực vật không chỉ phụ thuộc vào nguồn cung cấp năng lượng từ mặt trời mà còn phụ thuộc vào nguồn cung cấp nước và chất dinh dưỡng. Ví dụ, số lượng loài cây trên các khu vực khác nhau của Bắc Mỹ có thể được dự đoán tốt nhất không phải bằng cách đo bức xạ mặt trời tới mà bằng cách đo thuộc tính sinh thái của 57,5 Đỉnh đa dạng loài ở năng suất trung bình Số lượng loài gặm nhấm sống trong hệ sinh thái có năng suất khác nhau ở sa mạc Gobi minh họa cho một mô hình trong đó sự phong phú về loài chỉ tăng lên đến một điểm nhất định. Ngoài thời điểm đó, nó thực sự có thể giảm theo năng suất.

Aspens được tuyển dụng (%) -S Số lượng nai sừng tấm (nghìn) 57.2 Tương tác giữa các loài ảnh hưởng đến cộng đồng như thế nào? 1193 RECAP (57.1 Một cộng đồng sinh thái là một nhóm các loài cùng tồn tại và tương tác trong một khu vực xác định. Năng lượng đi vào một cộng đồng sinh thái thông qua các nhà sản xuất chính và di chuyển qua lưới thức ăn bằng các tương tác dinh dưỡng. â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa tổng năng suất sơ cấp và năng suất sơ cấp ròng. Xem trang 1189-1190 và Hình 57.2 â€¢ Mô tả ba bậc dinh dưỡng có thể xuất hiện trong lưới thức ăn. Xem trang 1 1 90-11 91 , Bảng 57.1 và Hình 57.3 â€¢ Sự phân bố năng lượng điển hình giữa các bậc dinh dưỡng của quần xã là gì? Xem trang 1190-1191 và Hình 57.2 và 57.4 Sự phân bố năng lượng và sinh khối chủ yếu phản ánh các yếu tố phi sinh học ảnh hưởng đến quần xã. Trong phần tiếp theo chúng ta sẽ xem sự tương tác như thế nào giữa các loài được mô tả trong Chương 56 định hình cấu trúc cộng đồng. Â © Tương tác giữa các loài ảnh hưởng đến cộng đồng như thế nào? Các tương tác đối kháng được mô tả trong Phần 56.2, giúp truyền năng lượng giữa các bậc dinh dưỡng, có ảnh hưởng mạnh mẽ (A) 20 r Khi không có sói và tiêu hủy, quần thể nai sừng tấm tăng nhanh. 1 [*â€¢ * 'V L \ * # , â€¢! M 1 â€¢ â€¢ 1 1 1 1 â€¢ â€¢ LU 1 1 1900 1920 j Sói bị loại (1926) 1940 1960 Năm Nai sừng tấm bị đình chỉ (1968) | 1980 | 2000 2020 Sói được khôi phục (1995) Sói vắng mặt Vì không có sói, việc nai sừng tấm đi săn đã ngăn cản việc tuyển dụng những cây dương non. Sau khi đàn sói được phục hồi, rừng dương bắt đầu tái sinh. 1900-

1910- 1920- 1930- 1940- 1950- I960- 1970- 1980- 19901909 1919 1929 1939 1949 1959 1969 1979 1989 1999 k Aspen thập kỷ hình thành k trên các cộng đồng sinh thái. Nhưng các loài không phải là những túi sinh khối giống hệt nhau mà năng lượng chảy qua. Các loài trong một phần của lưới thức ăn có thể ảnh hưởng đến nhiều loài khác mà không nhất thiết phải ăn chúng. Sự tương tác giữa các loài có thể gây ra các bậc dinh dưỡng. Sự tương tác của một loài tiêu thụ đơn lẻ với các loài khác trong cộng đồng của nó có thể gây ra sự tiến triển của các tác động liên tiếp trong toàn bộ lưới thức ăn, một mô hình được gọi là bậc dinh dưỡng. Việc đưa sói trở lại Thung lũng Lamar ở Công viên Quốc gia Yellowstone đã khởi xướng một mô hình như vậy. Lưới thức ăn ở vùng đồng cỏ của Công viên Quốc gia Yellowstone phức tạp hơn nhiều so với mạng lưới thức ăn "sắp xếp hợp lý" biểu diễn trong Hình 57.3 chỉ ra. Sói xám trong công viên ăn nai sừng tấm, bò rừng và chó sói. Mặc dù chúng chia sẻ một số loài săn mồi này với chó sói đồng cỏ và gấu xám Bắc Mỹ, nhưng sói có tác động đặc biệt mạnh mẽ đến cấu trúc và động lực của cộng đồng công viên, như đã được chứng minh bằng tác động của sự vắng mặt của chúng trong hầu hết thế kỷ XX. Đến năm 1926, việc săn bắn không hạn chế đã loại bỏ loài sói khỏi cộng đồng Yellowstone. Để ngăn chặn nai sừng tấm vượt quá sức chứa của công viên, ban quản lý công viên đã tiêu hủy các đàn nai sừng tấm (nghĩa là họ giết một số thành viên trong mỗi đàn một cách có chọn lọc) cho đến năm 1968, khi đó,để đối phó với áp lực của công chúng, việc tiêu hủy đã bị dừng lại và số lượng nai sừng tấm tăng lên nhanh chóng (Hình 57.6A). Nai sừng tấm gặm cây dương mạnh đến nỗi số lượng cây non được tuyển dụng (thêm vào quần thể) giảm nhanh chóng, và đến năm 1960 không có cây mới nào được tuyển dụng (Hình 57.6B). Nai sừng tấm cũng tàn phá những cây liễu ven suối, kết quả là hải ly, loài phụ thuộc vào cây liễu để làm thức ăn, gần như bị tiêu diệt khỏi Thung lũng Lamar. Tuy nhiên, ở những khu vực trong công viên không có nai sừng tấm, cây dương và cây liễu lại phát triển mạnh mẽ. Quan sát này gợi ý rằng sự suy tàn của cây cối ở Thung lũng Lamar là do Sói loại bỏ (1926) Sói được phục hồi (1 995) 57.6 Sói khởi xướng một thác nước ở Công viên Quốc gia Yellowstone (A) Số lượng nai sừng tấm ở Công viên Quốc gia Yellowstone của Wyoming. (B) Tuyển dụng cây dương (nghĩa là số lượng cây mới được hình thành) khi có và không có sói.

1194 CHƯƠNG 57 Hệ sinh thái cộng đồng thực sự là do hoạt động săn nai sừng tấm hơn là do điều kiện khí hậu hoặc một số yếu tố khác. Năm 1995, sau khi loài sói vắng bóng trong 70 năm, các nhà quản lý công viên đã đưa chúng trở lại Yellowstone và số lượng của chúng tăng lên nhanh chóng. Những con sói săn mồi chủ yếu là nai sừng tấm. Số lượng nai sừng tấm ở Thung lũng Lamar giảm xuống và nai sừng tấm tránh xa những lùm cây dương, nơi chúng đặc biệt dễ bị sói săn mồi. Cây dương non bắt đầu phát triển, cây liễu mọc lại dọc các con suối và số lượng hải ly tăng từ một đàn năm 1996 lên bảy đàn năm 2003. Do đó, sự hiện diện hay vắng mặt của một loài săn mồi không chỉ ảnh hưởng đến quần thể con mồi mà còn cả quần thể con mồi của nó. nguồn thức ăn và các loài khác phụ thuộc vào nguồn tài nguyên đó. Động vật ăn cỏ cũng có thể có tác động gián tiếp lên các bậc dinh dưỡng khác. Các thảo nguyên ở miền trung Kenya bị chi phối bởi các loài động vật có vú lớn ăn cỏ như ngựa vằn, nai sừng tấm, voi. Linh dương Grant, hươu cao cổ, trâu và linh dương đầu bò. Một nhóm các nhà điều tra đã sử dụng các khu vực che phủ (các khu vực được bảo vệ bởi hàng rào, chẳng hạn như hàng rào, được thiết kế để ngăn chặn các sinh vật) để điều tra ảnh hưởng của những loài ăn cỏ này đối với cộng đồng thảo nguyên. Họ đã tạo ra sáu khu vực bao quanh và so sánh cấu trúc cộng đồng bên trong khu vực bao quanh với cấu trúc ở các khu vực kiểm soát, nơi các loài động vật có vú lớn có thể chăn thả tự do. Hơn 19 tháng theo dõi, họ phát hiện ra rằng cây cối, bọ cánh cứng và một loài thằn lằn ăn côn trùng đều có nhiều hơn trong các khu vực bao quanh. Việc loại bỏ chăn thả làm tăng số lượng cây cối, từ đó làm tăng số lượng bọ cánh cứng bằng cách cung cấp nhiều thức ăn và môi trường sống hơn, từ đó làm tăng số lượng thằn lằn, loài thường ăn bọ cánh cứng. Dòng thác dinh dưỡng có thể được bắt đầu bởi hành vi của các loài cũng như chế độ ăn của chúng. Hải ly ưu tiên chặt một số loài cây để xây đập; bằng cách làm như vậy, chúng làm thay đổi thành phần của thảm thực vật. Ngoài ra, hải ly' các hoạt động tạo ra vùng đất ngập nước, đồng cỏ và ao hồ cung cấp môi trường sống cho các loài không thể sống trong khu vực. Các sinh vật xây dựng các cấu trúc làm thay đổi môi trường sống hiện có hoặc tạo ra môi trường sống mới được gọi là kỹ sư hệ sinh thái. Hải ly tạo ra môi trường sống mới bằng cách chặt hạ (và giết chết) cây cối và sử dụng chúng để ngăn dòng suối và tạo ao hồ. Cây cối trong các khu rừng trên cạn, san hô và tảo bẹ trong các cộng đồng thủy sinh, là những nhà thiết kế hệ sinh thái theo một cách khác: chúng biến đổi môi trường bằng cách thay đổi kích thước và hình

dạng theo thời gian. Ví dụ, bằng cách trở nên lớn hơn và có cấu trúc phức tạp hơn khi lớn lên, cây cà kheo (Socratea exorrhiza) của Panama có thể hỗ trợ hơn 60 loài thực vật biểu sinh. Các loài đá đỉnh vòm có tác động không cân xứng đến cộng đồng của chúng. Các kiến trúc sư gọi viên đá hình nêm duy nhất ở trung tâm cổng vòm là "đá đỉnh vòm"; bởi vì nó giữ tất cả những viên đá khác tại chỗ.Do đó, các nhà sinh thái học coi bất kỳ loài nào có ảnh hưởng đến các thành viên khác trong cộng đồng của nó một cách không tương xứng với sự phong phú của nó là loài chủ chốt. Các loài chủ chốt có thể ảnh hưởng đến cả số lượng loài và số bậc dinh dưỡng trong quần xã. j i m i 1962 1964 1966 1968 1970 1972 1974 Năm 57,7 Sao biển đất son là loài chủ chốt (A) Dọc theo bờ biển Thái Bình Dương của miền bắc Bắc Mỹ, sao biển đất son (Pisaster ochraceus) tiêu thụ một lượng lớn trai Mytilus californianus, tạo ra chất nền trần trụi. sau đó là nơi sinh sống của nhiều loài thủy triều. (B) Các thí nghiệm của Robert Paine và các đồng nghiệp của ông đã chứng minh rằng khi sao biển bị loại khỏi cộng đồng thủy triều này, M. californianus đã vượt trội hơn tất cả các loài khác để giành không gian trên bề mặt và loại bỏ sự đa dạng của cộng đồng. Sao biển đất son (Pisaster ochraceus), sống ở vùng bãi triều nhiều đá trên bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ, là một ví dụ điển hình về loài đá chủ chốt. Con mồi ưa thích của nó là loài trai Mytilus californianus (Hình 57. 7A) Bằng cách ăn trai, P. ochraceus tạo ra những khoảng trống trên nền đá. Những không gian này sau đó được chiếm giữ bởi nhiều loài thủy triều khác nhau. Trong một thí nghiệm cổ điển, Robert Paine của Đại học Washington đã chứng minh ảnh hưởng không cân xứng của P. ochraceus đến sự đa dạng loài bằng cách liên tục loại bỏ các sao biển khỏi các địa điểm được chọn trong khoảng thời gian 5 năm. Hai thay đổi lớn xảy ra ở những khu vực không có sao biển. Đầu tiên, mép dưới của lớp trai kéo dài sâu hơn vào vùng thủy triều, cho thấy sao biển có thể loại bỏ hoàn toàn trai ở những khu vực thường xuyên bị ngập nước. Thứ hai, đáng kinh ngạc hơn, 18 loài động vật và tảo đã biến mất khỏi các địa điểm loại bỏ sao biển. Cuối cùng chỉ có M. californianus - đối thủ cạnh tranh chiếm ưu thế về không gian trong quần xã - chiếm toàn bộ chất nền (Hình 57. 7B). Thông qua ảnh hưởng của nó đến mối quan hệ cạnh tranh giữa các con mồi, việc sao biển săn mồi quyết định số lượng loài có thể phát triển mạnh trong cộng đồng bãi triều đầy đá của nó. Khi không có sao biển, M. californianus lấn át các sinh vật khác trong một vành đai rộng của vùng bãi triều. Các loài không phải là loài tiêu thụ có thể là loài chủ chốt. Ví dụ, cây sung ở rừng nhiệt đới ra quả nhiều lần trong năm, vì vậy chúng ra nhiều quả vào những thời điểm thuận lợi.(B) Các thí nghiệm của Robert Paine và các đồng nghiệp của ông đã chứng minh rằng khi sao biển bị loại khỏi cộng đồng thủy triều này, M. californianus đã vượt trội hơn tất cả các loài khác để giành không gian trên bề mặt và loại bỏ sự đa dạng của cộng đồng. Sao biển đất son (Pisaster ochraceus), sống ở vùng bãi triều nhiều đá trên bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ, là một ví dụ điển hình về loài đá chủ chốt. Con mồi ưa thích của nó là loài trai Mytilus californianus (Hình 57. 7A) Bằng cách ăn trai, P. ochraceus tạo ra những khoảng trống trên nền đá. Những không gian này sau đó được chiếm giữ bởi nhiều loài thủy triều khác nhau. Trong một thí nghiệm cổ điển, Robert Paine của Đại học Washington đã chứng minh ảnh hưởng không cân xứng của P. ochraceus đến sự đa dạng loài bằng cách liên tục loại bỏ các sao biển khỏi các địa điểm được chọn trong khoảng thời gian 5 năm. Hai thay đổi lớn xảy ra ở những khu vực không có sao biển. Đầu tiên, mép dưới của lớp trai kéo dài sâu hơn vào vùng thủy triều, cho thấy sao biển có thể loại bỏ hoàn toàn trai ở những khu vực thường xuyên bị ngập nước. Thứ hai, đáng kinh ngạc hơn, 18 loài động vật và tảo đã biến mất khỏi các địa điểm loại bỏ sao biển. Cuối cùng chỉ có M. californianus - đối thủ cạnh tranh chiếm ưu thế về không gian trong quần xã - chiếm toàn bộ chất nền (Hình 57. 7B). Thông qua ảnh hưởng của nó đến mối quan hệ cạnh tranh giữa các con mồi, việc sao biển săn mồi quyết định số lượng loài có thể phát triển mạnh trong cộng đồng bãi triều đầy đá của nó. Khi không có sao biển, M. californianus lấn át các sinh vật khác trong một vành đai rộng của vùng bãi triều. Các loài không phải là loài tiêu thụ có thể là loài chủ chốt. Ví dụ, cây sung ở rừng nhiệt đới ra quả nhiều lần trong năm, vì vậy chúng ra nhiều quả vào những thời điểm thuận lợi.(B) Các thí nghiệm của Robert Paine và các đồng nghiệp của ông đã chứng minh rằng khi sao biển bị loại khỏi cộng đồng thủy triều này, M. californianus đã vượt trội hơn tất cả các loài khác để giành không gian trên bề mặt và loại bỏ sự đa dạng của cộng đồng. Sao biển đất son (Pisaster ochraceus), sống ở vùng bãi triều nhiều đá trên bờ biển Thái Bình Dương của Bắc Mỹ, là một ví dụ điển hình về loài đá chủ chốt. Con mồi ưa thích của nó là loài trai Mytilus californianus (Hình 57. 7A) Bằng cách ăn trai, P. ochraceus tạo ra những khoảng trống trên nền đá. Những không gian này sau đó được chiếm giữ bởi nhiều loài thủy triều khác nhau. Trong một thí nghiệm cổ điển, Robert Paine của Đại học Washington đã chứng minh ảnh hưởng không cân xứng của P.

ochraceus đến sự đa dạng loài bằng cách liên tục loại bỏ các sao biển khỏi các địa điểm được chọn trong khoảng thời gian 5 năm. Hai thay đổi lớn xảy ra ở những khu vực không có sao biển. Đầu tiên, mép dưới của lớp trai kéo dài sâu hơn vào vùng thủy triều, cho thấy sao biển có thể loại bỏ hoàn toàn trai ở những khu vực thường xuyên bị ngập nước. Thứ hai, đáng kinh ngạc hơn, 18 loài động vật và tảo đã biến mất khỏi các địa điểm loại bỏ sao biển. Cuối cùng chỉ có M. californianus - đối thủ cạnh tranh chiếm ưu thế về không gian trong quần xã - chiếm toàn bộ chất nền (Hình 57. 7B). Thông qua ảnh hưởng của nó đến mối quan hệ cạnh tranh giữa các con mồi, việc sao biển săn mồi quyết định số lượng loài có thể phát triển mạnh trong cộng đồng bãi triều đầy đá của nó. Khi không có sao biển, M. californianus lấn át các sinh vật khác trong một vành đai rộng của vùng bãi triều. Các loài không phải là loài tiêu thụ có thể là loài chủ chốt. Ví dụ, cây sung ở rừng nhiệt đới ra quả nhiều lần trong năm, vì vậy chúng ra nhiều quả vào những thời điểm thuận lợi.Cuối cùng chỉ có M. californianus - đối thủ cạnh tranh chiếm ưu thế về không gian trong quần xã - chiếm toàn bộ chất nền (Hình 57. 7B). Thông qua ảnh hưởng của nó đến mối quan hệ cạnh tranh giữa các con mồi, việc sao biển săn mồi quyết định số lượng loài có thể phát triển mạnh trong cộng đồng bãi triều đầy đá của nó. Khi không có sao biển, M. californianus lấn át các sinh vật khác trong một vành đai rộng của vùng bãi triều. Các loài không phải là loài tiêu thụ có thể là loài chủ chốt. Ví dụ, cây sung ở rừng nhiệt đới ra quả nhiều lần trong năm, vì vậy chúng ra nhiều quả vào những thời điểm thuận lợi.Cuối cùng chỉ có M. californianus - đối thủ cạnh tranh chiếm ưu thế về không gian trong quần xã - chiếm toàn bộ chất nền (Hình 57. 7B). Thông qua ảnh hưởng của nó đến mối quan hệ cạnh tranh giữa các con mồi, việc sao biển săn mồi quyết định số lượng loài có thể phát triển mạnh trong cộng đồng bãi triều đầy đá của nó. Khi không có sao biển, M. californianus lấn át các sinh vật khác trong một vành đai rộng của vùng bãi triều. Các loài không phải là loài tiêu thụ có thể là loài chủ chốt. Ví dụ, cây sung ở rừng nhiệt đới ra quả nhiều lần trong năm, vì vậy chúng ra nhiều quả vào những thời điểm thuận lợi.

Pisaster ochraceus



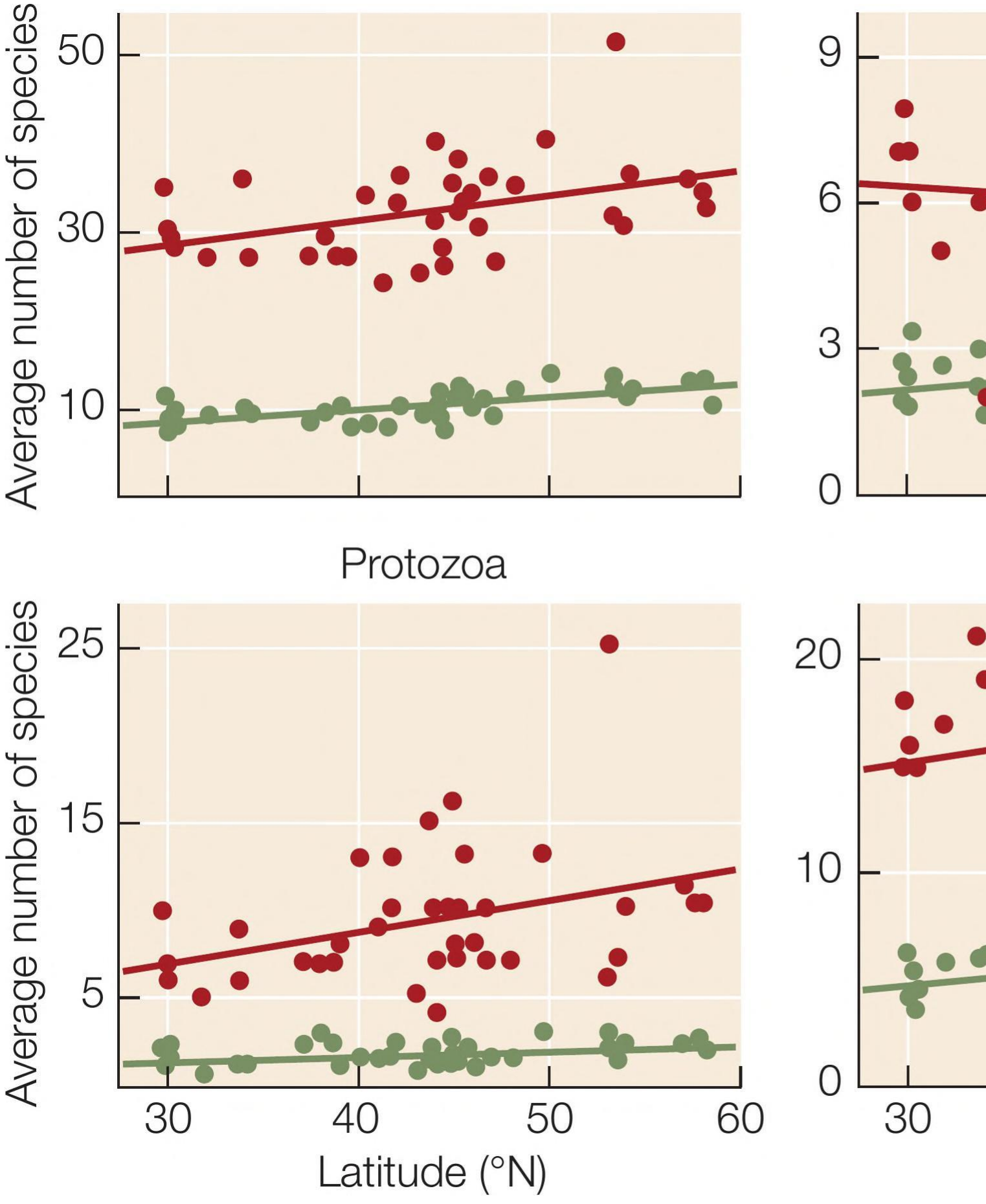
57.3 Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy những mô hình đa dạng loài nào? 1195 Rất ít cây khác đang đậu quả. Hàng chục loài ăn trái cây phụ thuộc vào quả sung khi không có loại trái cây nào khác. Các động vật ăn quả sung bao gồm dơi ăn quả, vẹt, chim tucan, chim bồ câu, chim bắt ruồi, chim trogon, chim vàng anh, loài gặm nhấm, khỉ hú và thậm chí cả cá ăn quả sung rơi xuống những con suối gần đó. Tất cả những loài động vật này đều cung cấp con mồi cho một cộng đồng động vật ăn thịt đa dạng. Ngoài ra, thân cây vả còn cung cấp môi trường sống cho hàng nghìn loài côn trùng, loài bò sát, loài gặm nhấm và chim. Nếu không có cây vả, các cộng đồng rừng nhiệt đới trên khắp thế giới sẽ bị suy giảm nghiêm trọng về số lượng loài mà chúng có. RECAP ^57.2 Một số tương tác giữa người tiêu dùng và các loài tài nguyên của chúng dẫn đến một chuỗi dinh dưỡng có tác động gián tiếp lên các loài ở các cấp độ dinh dưỡng khác. Một loài chủ chốt có tác động lên cộng đồng của nó không tương xứng với mức độ phong phú của nó. â€¢ Mô tả một ví dụ về sinh vật tiêu thụ có sự tương tác với các loài khác gây ra tác động gián tiếp ở các bậc dinh dưỡng. Xem trang. 1194 â€¢ Một số cách mà các loài chủ chốt có thể ảnh hưởng đến các loài khác trong cộng đồng của chúng là gì? Xem trang. 1194 Chúng ta đã thấy một số loài chủ chốt ảnh hưởng như thế nào đến thành phần loài trong quần xã của chúng. Nhưng số lượng loài đơn giản chỉ là một thước đo cho sự đa dạng của quần xã. Phần tiếp theo sẽ xem xét kỹ hơn các cách khác nhau mà các nhà sinh thái học sử dụng để đo lường sự đa dạng loài. Những mô hình đa dạng loài nào đã được các nhà sinh thái học quan sát? Các cộng đồng rõ ràng khác nhau về tính đa dạng, cả về mặt địa lý, quy mô từ địa phương đến toàn cầu và theo thời gian, trên quy mô từ một ngày đến nhiều thế kỷ. Việc so sánh tính đa dạng của hai hoặc nhiều cộng đồng có thể là một thách thức vì tính đa dạng có nhiều thành phần khác nhau tùy thuộc vào quy mô mà nó được đo lường. Trong một số trường hợp, điều quan trọng là đo lường sự đa dạng loài trong một cộng đồng hoặc môi trường sống đơn lẻ, nhưng cũng có thể hữu ích khi đo lường sự đa dạng trên toàn bộ khu vực, bao gồm nhiều quần xã hoặc môi trường sống. Tính đa dạng bao gồm cả số lượng và độ phong phú tương đối của các loài Cách đơn giản nhất để định lượng tính đa dạng của một quần xã là đếm số lượng loài có trong một mẫu. Con số này thể hiện sự phong phú về loài của quần xã. Diện tích lấy mẫu càng lớn thì khả năng tìm thấy các loài quý hiếm trong quần xã càng cao và kết quả đánh giá về độ phong phú loài của quần xã đó sẽ càng chính xác. Tuy nhiên, việc nói rằng hai quần xã có cùng quy mô có cùng mức độ phong phú về loài chỉ nói lên một phần của câu chuyện. Mức độ phong phú của mỗi loài trong quần xã cũng ảnh hưởng đến sự đa dạng. Khía cạnh đa dạng này - sự phân bố số lượng cá thể phong phú giữa các loài - được gọi là sự đồng đều của loài. Hãy tưởng tượng rằng chúng ta lấy mẫu của 12 cá nhân trong mỗi 57 người.8 Độ phong phú về loài và độ đồng đều của loài Cả hai đều góp phần tạo nên sự đa dạng Hai quần xã nấm giả thuyết này có cùng quy mô (12 cá thể) và có cùng độ phong phú về loài (bốn loài), nhưng quần xã A có sự phân bố loài đồng đều hơn và do đó đa dạng hơn quần xã A. cộng đồng B. của hai cộng đồng khác nhau. Mẫu của chúng tôi từ cộng đồng A chứa 3 cá thể của mỗi loài trong số bốn loài (sự phân bố đồng đều các cá thể). Tuy nhiên, mẫu của chúng tôi từ cộng đồng B chứa 9 cá thể của một loài và chỉ có 1 cá thể của mỗi loài trong số ba loài còn lại (phân bố không đồng đều). Mặc dù mức độ phong phú về loài của hai quần xã là như nhau (bốn), cộng đồng B kém đa dạng hơn vì các loài ít phong phú hơn hiếm khi được gặp so với các loài đơn lẻ phong phú nhất (Hình 57.8). Do đó, ước tính về tính đa dạng phải tính đến cả sự phong phú của loài và tính đồng đều của loài. Một nghiên cứu về các mô hình đa dạng ở một vùng nông nghiệp ở miền nam nước Anh cho thấy các thước đo về tính đa dạng có thể được áp dụng ở các quy mô không gian khác nhau như thế nào. Các nhà điều tra đã lấy mẫu thực vật và động vật không xương sống cỡ lớn ở ba loại quần xã nước ngọt – sông, ao và mương – ở khu vực nông thôn nước Anh này. Các con sông có độ phong phú về loài cao, nhưng hầu hết các con sông trong khu vực đều có cùng chủng loại loài. Ngược lại, các ao lại thể hiện sự đa dạng về độ phong phú loài. Do đó, các ao hồ đóng góp nhiều hơn vào sự đa dạng tổng thể của khu vực so với các con sông vì chúng chứa đựng

1196 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng 57.9 Độ dốc vĩ độ trong sự đa dạng Trong số các loài bướm đuôi én (Papilionidae), sự đa dạng loài giảm theo vĩ độ cả về phía bắc và phía nam của đường xích đạo. Độ dốc đa dạng theo vĩ độ tương tự đã được quan sát thấy ở nhiều loài phân loại khác. Số lượng loài càng độc đáo hoặc loài quý hiếm. Điều đáng ngạc nhiên là các mương, nhiều trong số đó chỉ chứa nước trong thời gian ngắn, có độ phong phú loài thấp nhất trong ba loại quần xã, nhưng nhiều loài trong mương không được tìm thấy ở nơi nào khác trong khu vực, bao gồm cả các loài côn trùng chỉ sống tạm bợ. các vùng nước (bao gồm cả một loài

bọ nước rất hiếm). Các ao và mương, mặc dù tương đối ít loài, nhưng lại góp phần không cân xứng vào sự đa dạng của khu vực vì một số ít loài mà chúng hỗ trợ lại không được tìm thấy ở bất kỳ nơi nào khác trong khu vực. Việc phân chia sự đa dạng trong một cộng đồng, giữa các cộng đồng và trên toàn bộ khu vực theo cách này có thể cung cấp cái nhìn sâu sắc về đặc điểm sinh thái của các loài tạo nên các cộng đồng đó cũng như các quá trình hình thành các cộng đồng đó. Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy độ dốc vĩ độ trong đa dạng. Sự đa dạng có thể được đo lường ở nhiều thang đo khác nhau, nhưng thang đo càng rộng thì càng khó hiểu được quá trình sinh thái ẩn sau những khác biệt quan sát được. Hiểu được sự đa dạng ở quy mô toàn cầu đã được chứng minh là một thách thức. Khoảng 200 năm trước, nhà thám hiểm và nhà tự nhiên học người Đức Alexander von Humboldt đã dành 5 năm du hành vòng quanh châu Mỹ Latinh. Ông nhận xét trong chuyến đi của mình rằng "chúng ta càng đến gần vùng nhiệt đới thì sự đa dạng về cấu trúc, sự duyên dáng của hình thức và sự pha trộn của màu sắc càng gia tăng, cũng như sự trẻ trung vĩnh viễn và sức sống của cuộc sống hữu cơ". Humboldt hẳn sẽ không ngạc nhiên khi biết rằng, nếu ông đi thuyền về phía cực, sự đa dạng mà ông quan sát được sẽ giảm đi. Những độ dốc vĩ độ này trong sự đa dạng đã được quan sát thấy lặp đi lặp lại ở cả hai bán cầu và ở nhiều loài phân loại, bao gồm chim, động vật có vú, thực vật có hoa và côn trùng (Hình 57.9). Mặc dù hầu hết các nhà sinh thái học đều đồng ý rằng có tồn tại các gradient vĩ độ trong sự đa dạng, nhưng có ít sự đồng thuận hơn về lý do tại sao chúng tồn tại. Ít nhất bốn giả thuyết đã được đưa ra để giải thích cho sự thay đổi độ đa dạng theo vĩ độ: Giả thuyết thời gian lập luận rằng theo thời gian tiến hóa, các sinh vật ở vùng nhiệt đới đã có nhiều thời gian để đa dạng hóa trong điều kiện khí hậu tương đối ổn định hơn so với các sinh vật ở vùng ôn đới hơn. â € ¢ Giả thuyết về tính không đồng nhất về không gian cho thấy rằng các vùng nhiệt đới có tính không đồng nhất về không gian cao hơn - nhiều loại vi khí hậu, thảm thực vật, đất, v.v. khác nhau hơn - và do đó có nhiều môi trường sống khác biệt hơn và nhiều loài hơn. â€¢ Giả thuyết về chuyên môn hóa cho rằng độ dốc vĩ độ là do sự cạnh tranh giữa các loài lớn hơn ở vùng nhiệt đới, dẫn đến các hốc được nhận ra hẹp hơn (xem Hình 56.15).â € ¢ Giả thuyết săn mồi đề xuất rằng cường độ săn mồi lớn hơn ở vùng nhiệt đới. Nó lập luận rằng ở những nơi có tỷ lệ săn mồi cao, quần thể con mồi được giữ ở mức thấp đến mức sự cạnh tranh giữa các loài không bao giờ diễn ra và các loài quý hiếm có thể tồn tại. Có thể tìm thấy bằng chứng chứng thực cho từng giả thuyết này, thay đổi theo đơn vị phân loại, địa phương và quy mô, và không phải tất cả các giả thuyết đều loại trừ lẫn nhau. Có thể có nhiều yếu tố gây ra mô hình sinh thái phổ biến này. Lý thuyết về địa sinh học đảo cho thấy tỷ lệ nhập cư và tuyệt chủng quyết định sự đa dạng trên đảo. Trong khi độ dốc đa dạng theo vĩ độ chiếm ưu thế trên quy mô toàn cầu, các yếu tố khác ảnh hưởng đến sự đa dạng loài ở quy mô không gian nhỏ hơn. Ví dụ, các đảo nhỏ có xu hướng có ít loài hơn


Tropic of
Cancer
Equator
Tropic of
Capricorn

57.3 Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy những mô hình đa dạng loài nào? 1197 LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Độ dốc vĩ độ trong Cộng đồng Cây nắp ấm Giấy gốc Buckley, H. L., T. E. Miller, A. Ellison và N. J. Gotelli. 2003. Xu hướng vĩ độ đảo ngược về độ phong phú loài của toàn bộ quần xã ở hai quy mô không gian. Thư sinh thái 6: 825-829. Phân tích dữ liệu Năm 2003, Hannah Buckley và một số đồng nghiệp đã kiểm tra sự đa dạng của các loài hiện diện trong quần xã lá ngập nước - bình đựng nước - của loài Sarracenia purpurea (xem Hình 57. 1A). Các nhà nghiên cứu đã xác định sự phong phú tương đối của tất cả các loài động vật không xương sống (bao gồm cả ấu trùng côn trùng), sinh vật nguyên sinh dị dưỡng (động vật nguyên sinh) và vi khuẩn hiện diện trong mỗi 20 cây nắp ấm được thu thập tại mỗi địa điểm trong số 39 địa điểm trải dài toàn bộ hướng Bắc-Nam của nhà máy. phạm vi. Họ tóm tắt dữ liệu theo hai thang đo: số lượng loài trung bình trên mỗi địa điểm (thang đo toàn địa điểm) và số lượng loài trung bình trên mỗi bình ở mỗi địa điểm (thang bình). Dữ liệu của họ được vẽ trong biểu đồ bên phải. CÂU HỎI 1 Nhìn chung, cộng đồng này có hiển thị độ dốc đa dạng điển hình theo vĩ độ không? Trong số các đơn vị phân loại riêng lẻ, đơn vị nào khác với độ dốc đa dạng điển hình? CÂU HỎI 2 Loài săn mồi hàng đầu trong hệ thống này là ấu trùng của muỗi Wyeomyia smithii, loài chuyên lọc vi khuẩn và động vật nguyên sinh. Loài này phong phú hơn đáng kể ở vĩ độ thấp (tức là xa hơn về phía nam ở Bắc bán cầu) so với ở vĩ độ cao. Làm thế nào sự phong phú của loài săn mồi hàng đầu có thể giải thích mô hình mà các nhà nghiên cứu này quan sát được? CÂU HỎI 3 Bạn có nghĩ Wyeomyia smithii là loài chủ chốt không? Tại sao hoặc tại sao không? Quy mô bình cá nhân Quy mô toàn khu vực Tất cả các loài động vật không xương sống Truy cập BioPortal để xem tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU so với các đảo lớn, không phân biệt vĩ độ (Hình 57.10). Nhà sinh vật học Edward O. Wilson đã bị ấn tượng bởi mối quan hệ giữa loài và khu vực này mà ông gặp phải qua bộ sưu tập đầy đủ các loài kiến từ khắp nơi trên thế giới. Cùng với Robert MacArthur, Wilson đã phát triển lý thuyết về địa sinh học đảo. Lý thuyết của họ chỉ dựa trên hai quá trình: sự di cư của các loài mới đến một hòn đảo và sự tuyệt chủng của các loài đã có mặt trên hòn đảo đó (Hình 57.1 1 A). Tiền đề của địa sinh học đảo là số lượng loài trên một hòn đảo thể hiện sự cân bằng hoặc cân bằng giữa tốc độ các loài di cư đến và xâm chiếm đảo và tốc độ các loài cư trú bị tuyệt chủng cục bộ. Tỷ lệ nhập cư được xác định một phần bởi số lượng loài trong khu vực nguồn cung cấp loài nhập cư, được gọi là nhóm loài. Trong trường hợp các đảo đại dương, nhóm loài bao gồm tất cả các loài trên vùng đất liền gần nhất (thường là một lục địa). Tuy nhiên, không phải tất cả các loài đến đảo đều tồn tại ở đó. Càng có nhiều loài trên một hòn đảo thì khả năng xảy ra cạnh tranh vì nguồn tài nguyên hạn chế càng lớn.và khả năng bất kỳ loài nào trên đảo sẽ bị tuyệt chủng càng cao. Do đó, tại một thời điểm nào đó, số lượng loài đến từ Khu vực (km2) 57.10 Mối quan hệ giữa loài và khu vực E. O. Wilson và Robert MacArthur đã lập biểu đồ số lượng loài bò sát và lưỡng cư theo kích thước của một số hòn đảo ở Antilles thuộc vùng Caribe. Các hòn đảo lớn hơn luôn chứa nhiều loài hơn, bất kể vĩ độ, một thực tế mà các nhà khoa học này đã đưa vào lý thuyết về địa sinh học đảo của họ.


Average number of species
50
30
10
9
6
3
0
Protozoa
Average number of species
25
15
5
20
10
0
30
40
50
60
30
Latitude (°N)

1198 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng (A) (B) (C) o c o o o o CD 05 QC Ss Si Số loài trên đảo 57.11 Lý thuyết địa sinh học đảo của MacArthur và Wilson (A) Tỷ lệ xuất hiện của các loài mới và tỷ lệ sự tuyệt chủng của các loài hiện có quyết định số lượng loài cân bằng trên một hòn đảo. Những tỷ lệ này và các con số cân bằng cuối cùng bị ảnh hưởng bởi kích thước của hòn đảo (B) và khoảng cách của hòn đảo với đất liền (C). Để đơn giản, những tỷ lệ này được mô tả là tuyến tính, nhưng trên thực tế, tỷ lệ nhập cư và tuyệt chủng có xu hướng là đường cong. về địa sinh học đảo (mặc dù có lo ngại về tác động môi trường, thí nghiệm này có thể chưa được phê duyệt ngày nay). Simberloff và Wilson đã xác định được bốn cụm rừng ngập mặn đỏ nhỏ, biệt lập (Rhizophora mangle), tất cả đều có kích thước xấp xỉ nhau (đường kính 11-12 mét), ở Florida Keys. Những hòn đảo ngập mặn này đủ nhỏ để cho phép đếm chính xác các loài động vật chân đốt trên mỗi đảo. Chúng cũng đủ nhỏ để nhóm nghiên cứu nhốt mỗi hòn đảo trong một chiếc lều và bơm methyl bromide vào đó để tiêu diệt tất cả các loài động vật chân đốt. Sau sự phỉ báng này, Simberloff và Wilson đã theo dõi và theo dõi quá trình tái chiếm quần đảo của các loài động vật chân đốt (Hình 57.12). Sau 2 năm, sự phong phú về loài trên tất cả trừ hòn đảo xa nhất gần bằng với trước khi bị biến dạng. Quan sát này phù hợp với ý tưởng rằng số lượng loài trên các đảo trước khi bị tiêu diệt đại diện cho số lượng loài cân bằng. Lý thuyết về địa sinh học đảo có thể được áp dụng tốt cho các hòn đảo có môi trường sống - những mảng môi trường sống thích hợp bị cô lập bao quanh bởi các khu vực rộng lớn có môi trường sống không phù hợp. Do đó, một cái ao ở vùng nông thôn nước Anh hoặc một khu rừng được bao quanh bởi các khu nhà ở có thể đạt được số lượng loài cân bằng giống như cách một hòn đảo đại dương làm. Lý thuyết địa sinh học đảo cũng có những ứng dụng quan trọng trong việc bảo tồn các loài có nguy cơ tuyệt chủng. Khi các đảo sinh cảnh giảm kích thước do sự xâm lấn của con người, ngày càng có nhiều loài trở nên dễ bị tổn thương trước sự suy giảm quần thể, đặc biệt là những loài cần diện tích lớn để sinh sống và sinh sản thành công. Thậm chí rộng hơn, các quá trình nhập cư và tuyệt chủng góp phần xác định thành phần cộng đồng ở quy mô lục địa. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 57.1 Mô phỏng địa lý sinh học IIJiSÂ£S Lifel 0e.com/at57. 1 vùng nguồn và số lượng loài cư trú bị tuyệt chủng phải cân bằng và số lượng loài phải duy trì ổn định tại điểm cân bằng này, được gọi là số lượng loài cân bằng. Tỷ lệ nhập cư và tuyệt chủng, và do đó, số lượng loài cân bằng trên một hòn đảo, bị ảnh hưởng bởi hai yếu tố khác: â€¢ Kích thước (diện tích) của hòn đảo. Đảo càng nhỏ thì càng cung cấp ít tài nguyên, khả năng cạnh tranh càng lớn và tỷ lệ tuyệt chủng càng cao (Hình 57.1 1 B).Các hòn đảo lớn hơn mang lại sự đa dạng môi trường sống lớn hơn và có thể duy trì quần thể lớn hơn (có xu hướng có tỷ lệ tuyệt chủng thấp hơn so với quần thể nhỏ). â€¢ Khoảng cách từ hòn đảo đến nhóm loài. Đảo càng xa nguồn người nhập cư thì tỷ lệ nhập cư - tốc độ các loài mới đến - sẽ càng thấp (Hình 57.1 1C). Giữa năm 1966 và 1969, Wilson và sinh viên Daniel Simberloff đã tiến hành một thí nghiệm khéo léo để kiểm tra lý thuyết RECAP Các thước đo về đa dạng loài bao gồm cả độ phong phú của loài và độ đồng đều của loài. Sự đa dạng về loài cao nhất ở vùng nhiệt đới, giảm dần ở vĩ độ cao hơn. Lý thuyết địa sinh học đảo cho rằng sự đa dạng loài trên một hòn đảo hoặc môi trường sống biệt lập khác thể hiện sự cân bằng giữa tỷ lệ nhập cư và tỷ lệ tuyệt chủng. â€¢ Sự khác biệt giữa độ phong phú của loài và độ đồng đều của loài là gì? Xem trang. 1195 và Hình 57.8 â€¢ Giải thích quy mô có thể ảnh hưởng như thế nào đến ước tính về tính đa dạng. Xem trang 1195-1196 – Theo lý thuyết về địa sinh học đảo, những yếu tố nào ảnh hưởng đến số lượng loài cân bằng trên một hòn đảo? Xem trang 1 1 97-1 1 98 và Hình 57.1 1 Thành phần của một cộng đồng rất năng động: như chúng ta đã thấy, nó có thể thay đổi theo thời gian và không gian. Các quá trình thay đổi như nhập cư và tuyệt chủng trên các đảo nhìn chung có thể dự đoán được và nhất quán. Nhưng thành phần cộng đồng cũng có thể thay đổi đáng kể để ứng phó với các lực lượng khó dự đoán hơn.

57.4 Những xáo trộn ảnh hưởng đến cộng đồng sinh thái như thế nào? 1199 NVESTIGATINGLIFE^^^^^^^H 57.12 Lý thuyết về địa sinh học đảo có thể được kiểm tra bằng thực nghiệm loại bỏ tất cả các loài động vật chân đốt trên bốn hòn đảo ngập mặn nhỏ có kích thước bằng nhau nhưng cách xa đất liền khác nhau, Simberloff và Wilson đã có thể xác định được quan sát quá trình tái thuộc địa và so sánh kết quả với dự đoán của lý thuyết địa sinh học đảo. GIẢ THUYẾT Nếu các đảo ngập mặn có số lượng loài ở mức cân bằng thì tốc độ chúng tích lũy loài sau khi mất đi sẽ giảm dần theo khoảng cách từ nguồn thực dân đến đất liền, cũng như sự phong phú về loài của chúng. Phương pháp 1 . Điều tra các loài động vật chân đốt trên cạn trên 4 đảo nhỏ ngập mặn có diện tích bằng nhau (đường kính 11-12 m) nhưng khác xa nguồn thực dân từ đất liền. 2. Dựng

giàn giáo và dựng lều đảo. Khử trùng bằng methyl bromide (một loại hóa chất diệt động vật chân đốt nhưng không gây hại cho cây trồng). 3. Bỏ lều. Theo dõi quá trình tái tổ hợp trong 2 năm tiếp theo, kiểm duyệt định kỳ các loài động vật chân đốt trên cạn. Kết quả Quá trình tái thuộc địa diễn ra nhanh nhất ở những hòn đảo gần hơn, chậm nhất ở những hòn đảo xa đất liền nhất. Hai năm sau khi bị phá hủy, mỗi hòn đảo có số lượng loài tương đương trước cuộc thí nghiệm. Số lượng loài hiện diện trước khi mất đi (số chấm) giảm dần theo khoảng cách từ đất liền (mét). Số lượng loài ban đầu tăng nhanh sau đó giảm dần. "A 200 240 280 320 360 Ngày sau khi mất đi tỷ lệ xâm chiếm ban đầu giảm theo khoảng cách. Sau 2 năm, sự phong phú về loài trên tất cả trừ hòn đảo xa nhất gần bằng với trước khi bị biến dạng. KẾT LUẬN Dữ liệu ủng hộ lý thuyết rằng sự phong phú về loài trên các đảo thể hiện sự cân bằng động giữa tốc độ xâm chiếm và tuyệt chủng. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. Simberloff, D. S. và E. O. Wilson 1970. Sinh thái 51: 934-937 Những xáo trộn ảnh hưởng đến cộng đồng sinh thái như thế nào? Sự xáo trộn sinh thái là sự gián đoạn trong một cộng đồng do một lực bên ngoài rời rạc gây ra, thường có bản chất phi sinh học. Những xáo trộn có thể loại bỏ một số loài khỏi cộng đồng nhưng có thể mở ra không gian và nguồn tài nguyên cho các loài khác. Mức độ ảnh hưởng của sự xáo trộn rất khác nhau. Một số xáo trộn chỉ giới hạn ở những khu vực nhỏ - ví dụ, một khúc gỗ do sóng mang đến có thể đè bẹp tảo và động vật bám vào đá trong cộng đồng thủy triều. Ngược lại, bão, cháy rừng và phun trào núi lửa ảnh hưởng đến cộng đồng trên hàng trăm hoặc hàng nghìn ha. Mặc dù những xáo trộn ở quy mô nhỏ xảy ra thường xuyên hơn nhưng một vài sự kiện ở quy mô lớn có thể là nguyên nhân gây ra hầu hết những thay đổi trong cộng đồng. Ví dụ, một cơn bão có thể làm đổ nhiều cây hơn vài năm "bình thường"; các cơn bão và sự chuyển động của sông băng làm thay đổi thành phần cộng đồng qua nhiều thiên niên kỷ.Lịch sử xáo trộn của một cộng đồng có thể giải thích các mô hình đa dạng loài mà lẽ ra sẽ gây bối rối. Quần đảo Tỉnh, nằm ngay phía trên Vòng Nam Cực ở Nam Ấn Độ Dương, là một ví dụ. Khí hậu của những hòn đảo này mát mẻ, nhiệt độ trung bình trên mức đóng băng chỉ 6 tháng trong năm; lượng mưa cao và gió giật mạnh thường xuyên xảy ra. Thảm thực vật chủ yếu là vùng lãnh nguyên. Nhà côn trùng học Nam Phi S. L. Chown, một chuyên gia về đời sống ở Nam Cực, đã so sánh quần thể côn trùng trên bốn hòn đảo lớn nhất trong số này và phát hiện ra rằng hai hòn đảo lớn nhất, Marion và Kerguelen, có ít loài động vật chân đốt hơn (lần lượt là 16 và 22 loài) so với quần đảo Nam Phi. Cochons và Sở hữu nhỏ hơn đáng kể (26 và 38 loài). Tại sao mô hình đa dạng loài trên các đảo này không phù hợp với lý thuyết địa sinh học đảo? Một lời giải thích khả dĩ nằm ở lịch sử xáo trộn khác nhau của họ. Hai hòn đảo lớn nhất từng được bao phủ bởi sông băng và do đó trải qua nhiều xáo trộn hơn đáng kể so với hai hòn đảo nhỏ hơn. Sự kế thừa là mô hình thay đổi có thể dự đoán được trong một cộng đồng sau một sự xáo trộn. Làm thế nào để một cộng đồng phục hồi sau một sự xáo trộn, đặc biệt là một cộng đồng lớn như sông băng? Mô hình thay đổi thành phần quần xã sau một sự xáo trộn được gọi là sự kế thừa. Loại kế thừa phổ biến nhất là kế thừa định hướng, được đặc trưng bởi sự tiến triển có trật tự (hoặc ít nhất là có thể dự đoán được).

1200 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng Alders Giai đoạn chuyển tiếp 57.13 Thành công sơ cấp Khi cộng đồng chiếm giữ một băng tích băng giá tại Vịnh Glacier, Alaska, thay đổi từ một tập hợp các loài thực vật tiên phong như Dryas sang rừng vân sam, độ sâu của đất tăng lên và nitơ tích tụ trong đất. 0^0 il Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 57.2 Diễn thế sơ cấp trên băng tích băng giá 0e.com/at57.2 Các cây tiên phong Cao trào (rừng vân sam) Độ sâu của đất tăng lên khi quá trình diễn thế diễn ra, v _ ' _ / Mặt trận băng giá Youn9.est băng tích Cũ hơn một chút Băng tích cổ hơn Băng tích lâu đời nhất trong các tập hợp cộng đồng. Các loài đến và đi cho đến khi một cộng đồng cụ thể - một cộng đồng có khả năng tự tồn tại dưới điều kiện khí hậu và đất đai địa phương - tồn tại trong một thời gian tương đối dài. Giai đoạn dai dẳng này được gọi là cộng đồng cao trào. Diễn thế định hướng được quan sát dễ dàng nhất sau khi một sự xáo trộn loại bỏ tất cả các sinh vật sống có sẵn và để lộ một chất nền trần. Kiểu thay đổi hướng xảy ra trong những trường hợp này được gọi là diễn thế sơ cấp. Sông băng (xem Hình 1.16), hoạt động của núi lửa và trong một số trường hợp, lũ lụt có thể bắt đầu diễn thế sơ cấp. Diễn thế sơ cấp có thể được nhìn thấy qua những thay đổi liên tiếp trong hình thức phát triển của thực vật và thành phần quần xã sau sự rút lui của sông băng ở Vịnh Glacier, Alaska trong hơn 200 năm qua (Hình 57.13). Sông băng đã bào mòn cảnh quan thành đá trơ trụi và để lại một loạt băng tích - trầm tích sỏi rơi xuống nơi mặt trước băng hà đã đứng yên trong nhiều năm. Không có người quan sát nào có mặt để đo lường những

thay đổi trong toàn bộ khoảng thời gian 200 năm, nhưng các nhà sinh thái học đã suy ra mô hình diễn thế theo thời gian bằng cách nghiên cứu thảm thực vật trên các băng tích ở các độ tuổi khác nhau. Những băng tích trẻ nhất, gần mặt trận băng hà hiện nay nhất, chứa đầy vi khuẩn, nấm và các vi sinh vật quang hợp có thể tự hỗ trợ trên đá trọc. Các băng tích già hơn một chút ở xa mặt trận băng hà là nơi cư trú của địa y, chúng phá vỡ đá và khi chúng chết, phân hủy và góp phần tích tụ đất. Rêu và một số loài thảo mộc có rễ nông như cây aven núi (Dryas octopetala) hình thành và góp phần tạo nên đất khi chúng chết đi và phân hủy. Vẫn ở xa mặt trận băng hà, các băng tích già hơn liên tiếp có các lớp đất sâu hơn hỗ trợ các cây liễu, cây tổng quán sủi và cây vân sam. Nitơ hầu như không có trong băng tích băng hà, vì vậy những cây phát triển tốt nhất trên băng tích mới hình thành ở Vịnh Glacier là Dryas và alnus {Alnus), cả hai đều có vi khuẩn cố định đạm trong nốt sần trên rễ của chúng (xem Hình 36. 7B). Quá trình cố định đạm của những loại cây này giúp cải thiện đất để cây vân sam có thể phát triển. Sau đó, vân sam sẽ cạnh tranh và thay thế những người thực dân đầu tiên. Nếu khí hậu địa phương không thay đổi đáng kể, một cộng đồng đỉnh cao bị chi phối bởi cây vân sam có khả năng tồn tại trong nhiều thế kỷ trên các băng tích cũ ở Vịnh Glacier.Diễn thế định hướng sau một sự xáo trộn mà một số sinh vật, đặc biệt là những sinh vật trong đất, tồn tại được gọi là diễn thế thứ cấp. Diễn thế thứ cấp thường được bắt đầu bởi các hoạt động của con người (như phá rừng) cũng như do thiên tai (như bão và hỏa hoạn). Nói chung dễ theo dõi hơn diễn thế sơ cấp, diễn thế thứ cấp cũng có xu hướng xảy ra thường xuyên hơn và tiến triển nhanh hơn. Một chuỗi diễn thế thứ cấp điển hình ở miền đông Bắc Mỹ bắt đầu khi đất rừng bị chặt phá để làm nông nghiệp bị bỏ hoang (Hình 57.14). Bởi vì đất được giữ nguyên nên đất nông nghiệp bị bỏ hoang cung cấp một môi trường tuyệt vời cho thực vật xâm chiếm. Những loại cây đầu tiên xuất hiện trên các cánh đồng nông nghiệp cũ là những cây hàng năm phát triển nhanh như cỏ đuôi lợn, cỏ phấn hương và cỏ cừu. Những cây này mọc lên từ những hạt giống đã tồn tại ở trạng thái ngủ yên trong đất từ trước khi làm ruộng, chờ cơ hội nảy mầm. Một cá thể cừu non (album Chenopodium) có thể tạo ra hơn 150.000 hạt giống nhỏ. Những loài tiên phong này nhanh chóng bị thay thế bởi các loài cây hai năm một lần và cây lâu năm vốn là những đối thủ cạnh tranh mạnh mẽ hơn về tài nguyên, chẳng hạn như bông tai, cây hoàng kim và cây kế. Hạt của nhiều loài thực vật này có cơ chế phát tán ở khoảng cách xa cho phép chúng xâm chiếm những địa điểm mới được phát quang. Ví dụ, hạt bông tai được trang bị một "dù" mượt mà. bắt gió và cho phép chúng di chuyển quãng đường dài. Cuối cùng, các loài cây bụi như cây dương đào, cây tuyết tùng đỏ miền đông và cây thù du được hình thành, tiếp theo là các loài cây như cây bông gòn, cây anh đào và cây phong đỏ. Cuối cùng, những loài cây chịu bóng râm có cây con có thể sống sót trong điều kiện râm mát dưới những cây đã trưởng thành, bao gồm cả cây sồi và cây phong đường, chiếm ưu thế trong cảnh quan. Rừng phong sồi là cộng đồng đỉnh cao của phần lớn khu vực.Những loài tiên phong này nhanh chóng bị thay thế bởi các loài cây hai năm một lần và cây lâu năm vốn là những đối thủ cạnh tranh mạnh mẽ hơn về tài nguyên, chẳng hạn như bông tai, cây hoàng kim và cây kế. Hạt của nhiều loài thực vật này có cơ chế phát tán ở khoảng cách xa cho phép chúng xâm chiếm những địa điểm mới được phát quang. Ví dụ, hạt bông tai được trang bị một "dù" mượt mà. bắt gió và cho phép chúng di chuyển quãng đường dài. Cuối cùng, các loài cây bụi như cây dương đào, cây tuyết tùng đỏ miền đông và cây thù du được hình thành, tiếp theo là các loài cây như cây bông gòn, cây anh đào và cây phong đỏ. Cuối cùng, những loài cây chịu bóng râm có cây con có thể sống sót trong điều kiện râm mát dưới những cây đã trưởng thành, bao gồm cả cây sồi và cây phong đường, chiếm ưu thế trong cảnh quan. Rừng phong sồi là cộng đồng đỉnh cao của phần lớn khu vực.Những loài tiên phong này nhanh chóng bị thay thế bởi các loài cây hai năm một lần và cây lâu năm vốn là những đối thủ cạnh tranh mạnh mẽ hơn về tài nguyên, chẳng hạn như bông tai, cây hoàng kim và cây kế. Hạt của nhiều loài thực vật này có cơ chế phát tán ở khoảng cách xa cho phép chúng xâm chiếm những địa điểm mới được phát quang. Ví dụ, hạt bông tai được trang bị một "dù" mượt mà. bắt gió và cho phép chúng di chuyển quãng đường dài. Cuối cùng, các loài cây bụi như cây dương đào, cây tuyết tùng đỏ miền đông và cây thù du được hình thành, tiếp theo là các loài cây như cây bông gòn, cây anh đào và cây phong đỏ. Cuối cùng, những loài cây chịu bóng râm có cây con có thể sống sót trong điều kiện râm mát dưới những cây đã trưởng thành, bao gồm cả cây sồi và cây phong đường, chiếm ưu thế trong cảnh quan. Rừng phong sồi là cộng đồng đỉnh cao của phần lớn khu vực.

57.4 Những xáo trộn ảnh hưởng đến cộng đồng sinh thái như thế nào? 1201 Giai đoạn kế thừa Cây trần/cỏ/ Cây bụi/cây/ Cây bụi non Cánh đồng Flardwood cói cỏ cây cao điểm 0 1-5 6-10 11-50 51-100 >100 Thời gian

gần đúng (năm) 57,14 Kế thừa thứ cấp Đất đã từng là đất nông nghiệp lĩnh vực này cuối cùng hỗ trợ một cộng đồng cao trào lâu dài được đặc trưng bởi những cây chịu bóng râm. Sự kế thừa có định hướng, bất kể nó diễn ra ở đâu, đều được đặc trưng bởi những xu hướng nhất định. Nhìn chung, loài tiên phong ở giai đoạn kế tiếp sớm có xu hướng phân tán tốt với tốc độ tăng trưởng cao (r-chiến lược gia; xem Phần 55.4). Giai đoạn đầu của quá trình diễn thế được đặc trưng bởi năng suất cao và lưới thức ăn đơn giản; hầu hết các chất dinh dưỡng có trong mảnh vụn hoặc trong đất. Khi quá trình diễn thế diễn ra, chất dinh dưỡng tích lũy trong sinh khối sống, lưới thức ăn trở nên phức tạp hơn và nguồn dinh dưỡng phi sinh học trở nên ít quan trọng hơn. Các loài điển hình ở giai đoạn kế tiếp muộn có xu hướng trở thành đối thủ cạnh tranh tốt với tốc độ tăng trưởng nội tại tương đối thấp (nhà chiến lược K). Cả sự thuận lợi và sự ức chế đều ảnh hưởng đến sự kế thừa Ở một mức độ nào đó, tiến trình diễn thế phụ thuộc vào hoạt động của những kẻ xâm chiếm kế tiếp, mỗi kẻ trong số chúng đều điều chỉnh môi trường theo cách tạo điều kiện thuận lợi cho sự xâm chiếm của các loài khác. Động vật ăn thịt không có khả năng xâm chiếm một môi trường sống không có loài con mồi, cũng như không thể tồn tại sinh vật tiêu thụ chính trước khi thực vật hình thành. Việc cố định nitơ bằng Dry as và alder, cho phép cây vân sam phát triển ở Vịnh Glacier (xem Hình 57.13), là một ví dụ về sự hỗ trợ như vậy. Mặc dù diễn thế thứ cấp thường được mô tả dưới dạng những thay đổi trong thành phần loài thực vật, nhưng sự xâm chiếm của thực vật thực sự được tạo điều kiện thuận lợi bởi các loài dị dưỡng. Nhiều sinh vật đầu tiên đến vùng đất trống sau khi bị xáo trộn là động vật ăn mùn bã, chúng xử lý chất hữu cơ chết và giải phóng chất dinh dưỡng (đặc biệt là nitơ), do đó tạo điều kiện thuận lợi cho sự phát triển của thực vật. Trong một nghiên cứu về các đồn điền thông 20 năm tuổi bị đốt cháy dữ dội ở miền bắc nước Đức, những sinh vật đầu tiên xâm chiếm những khu rừng bị đốt cháy này là tảo, nấm mốc, rêu và nấm. Tiếp theo là ruồi ăn tảo, bọ ăn nấm và bọ đuôi bật ăn rêu. Các loài thực vật có hoa như cỏ lửa di chuyển đến, vào thời điểm đó côn trùng ăn lá xuất hiện, ngay sau đó là bọ đất ăn thịt và nhện sói. Ngay cả trong các cộng đồng xác chết được mô tả ở phần mở đầu của chương này, những người thực dân đầu tiên có thể cung cấp tài nguyên cho những người thực dân tiếp theo: ví dụ, một số loài bọ nhện không thể trực tiếp ăn thịt thối rữa mà ăn phân của những người thực dân ăn thịt đầu tiên. . Trong các trường hợp khác, tác động của những loài định cư sớm không tạo điều kiện thuận lợi mà ngược lại còn ức chế sự xâm chiếm của các loài khác. Rễ của một số loài cây lâu năm như Goldenrod và Thistle tiết ra các chất hóa học có tác dụng ức chế sự nảy mầm và phát triển của các đối thủ cạnh tranh tiềm năng. Sau cùng,khi những cây này già đi và chết đi thì những loài thực vật khác mới có thể hình thành. Tương tự, trong các cộng đồng đá bãi triều, khi sóng tác động lên các tảng đá và làm sạch bề mặt đá, tảo xanh Ulva xâm chiếm các không gian đã được dọn sạch một cách nhanh chóng và hiệu quả, ngăn chặn sự xâm chiếm của tảo đỏ lâu năm phát triển chậm hơn. Một số loài cua sau đó sẽ ăn cỏ có chọn lọc trên Ulva, giúp làm suy yếu sự ức chế này và do đó thúc đẩy sự hình thành loài tảo đỏ thống trị quần xã trong các giai đoạn sau. Sự kế thừa theo chu kỳ đòi hỏi sự thích ứng với những xáo trộn định kỳ. Một số dạng xáo trộn tái diễn đều đặn, ngay cả khi sự tái diễn của chúng không phải lúc nào cũng có thể dự đoán được. Những xáo trộn tái diễn như vậy có liên quan đến một mô hình gọi là sự kế thừa theo chu kỳ vì cộng đồng đỉnh cao phụ thuộc vào những xáo trộn định kỳ để tồn tại. Ví dụ, rừng thông lodgepole (Pinus contorta) ở miền nam Oregon được duy trì nhờ các vụ cháy rừng định kỳ (Hình 57.15). Trong cộng đồng thích nghi với lửa này, lửa sẽ trả lại chất dinh dưỡng cho đất dưới dạng chất hữu cơ bị đốt cháy và do đó tạo điều kiện thuận lợi cho hạt nảy mầm. Các nón của cây thông lodgepole được bịt kín bằng nhựa; chỉ khi chúng chịu nhiệt độ cao làm tan chảy nhựa thì chúng mới mở ra và giải phóng hạt. 57.15 Một số Cộng đồng đã Thích nghi với Sự xáo trộn Các cộng đồng rừng bị thống trị bởi cây thông lodgepole (Pinus contorta) đã thích nghi với các vụ cháy định kỳ. Lửa loại bỏ những cây trưởng thành bị suy yếu do sâu bệnh phá hoại, phục hồi đất và tạo điều kiện thuận lợi cho hạt nảy mầm và phát triển mới.15 Một số cộng đồng đã thích nghi với sự xáo trộn Các cộng đồng rừng bị thống trị bởi cây thông lodgepole (Pinus contorta) đã thích nghi với các vụ cháy định kỳ. Lửa loại bỏ những cây trưởng thành bị suy yếu do sâu bệnh phá hoại, phục hồi đất và tạo điều kiện thuận lợi cho hạt nảy mầm và phát triển mới.15 Một số cộng đồng đã thích nghi với sự xáo trộn Các cộng đồng rừng bị thống trị bởi cây thông lodgepole (Pinus contorta) đã thích nghi với các vụ cháy định kỳ. Lửa loại bỏ những cây trưởng thành bị suy yếu do sâu bệnh phá hoại, phục hồi đất và tạo điều kiện thuận lợi cho hạt nảy mầm và phát triển mới.

1202 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng Cây thông Lodgepole bị bọ thông núi (Dendroctonus aoerosae) tấn công và cũng dễ bị nhiễm nấm Phaeolus schweinitzii khiến rễ và tâm gỗ bị thối rữa. Những cây đã sống đủ lâu để bị cháy và bị cháy có nhiều khả năng bị nhiễm nấm hơn những cây không bị sẹo. Cây bị nhiễm nấm, suy yếu thường bị bọ cánh cứng tấn công. Sau khi bùng phát bọ cánh cứng, trong đó nhiều cây trưởng thành bị cháy, những cây chết sẽ trở thành nhiên liệu tiềm năng cho ngọn lửa giúp giải phóng chất dinh dưỡng để sử dụng cho những cây còn lại cũng như cây con mới. Diễn thế dị dưỡng tạo ra các quần xã đặc biệt Thực vật đóng vai trò quan trọng trong hầu hết các kiểu diễn thế bởi vì, với tư cách là sinh vật tự dưỡng, chúng là nguồn năng lượng cho các sinh vật khác trong quần xã. Tuy nhiên, những thay đổi liên tiếp có thể diễn ra mà không có sự tham gia của thực vật. Các cộng đồng dựa trên mảnh vụn - được tìm thấy trong phân, thực vật chết và xác thối - trải qua một loạt thay đổi được gọi là diễn thế dị dưỡng. Trong những cộng đồng này, nguồn năng lượng lớn nhất khi môi trường sống lần đầu tiên được mở ra cho những người định cư và cạn kiệt khi quá trình kế vị diễn ra. Không có cơ chế nào, chẳng hạn như quang hợp, để tạo ra nhiều năng lượng hơn. Do đó, trái ngược với hầu hết các hình thức diễn thế khác, sinh khối và sự đa dạng loài giảm theo thời gian do nguồn tài nguyên suy giảm. Ngoài ra, những môi trường sống tạm thời này không thực sự khép kín, vì vậy những kẻ săn mồi, vốn không phải nhốt mình trong một xác chết để sống sót, có thể đông hơn những sinh vật tiêu thụ chính (động vật ăn mảnh vụn, trong các cộng đồng này), rõ ràng là vi phạm quy định về môi trường sống tạm thời. định luật nhiệt động lực học. RECAP Các rối loạn sinh thái có thể loại bỏ một số loài khỏi quần xã nhưng có thể mở ra không gian và nguồn tài nguyên cho các loài khác. Diễn thế sinh thái - một mô hình thay đổi có thể dự đoán được trong thành phần cộng đồng - thường xảy ra sau một sự xáo trộn. - Diễn thế sơ cấp và diễn thế thứ cấp khác nhau như thế nào? Xem trang. 1200 và Hình 57.13 và 57.14 â€¢ Mô tả một số cách thức mà những loài thực dân ban đầu tạo điều kiện thuận lợi hoặc ức chế sự xâm chiếm của các loài theo sau chúng trong mô hình diễn thế. Xem trang. 1201 ảnh hưởng đến năng suất? Và cả hai đặc tính đó ảnh hưởng đến sự ổn định của cộng đồng như thế nào? Chúng ta có thể mong đợi sự phong phú về loài sẽ nâng cao năng suất vì không có hai loài nào trong quần xã sử dụng tài nguyên theo cách giống hệt nhau (như được minh họa trong Phần 56.4 theo nguyên tắc loại trừ cạnh tranh), do đó, việc kết hợp nhiều loài hơn có thể dẫn đến việc sử dụng hoàn toàn hơn các nguồn lực sẵn có. Hơn nữa, nếu điều kiện môi trường thay đổi, một cộng đồng giàu loài có nhiều khả năng chứa đựng một số loài có thể tồn tại trong những điều kiện mới. Do đó, một cộng đồng giàu loài sẽ ổn định hơn - nghĩa là,nó sẽ ít thay đổi hơn theo thời gian về năng suất hoặc thành phần loài - so với một cộng đồng nghèo loài. Sự phong phú của loài có liên quan đến năng suất và sự ổn định Để kiểm tra giả thuyết rằng các cộng đồng giàu loài ổn định hơn các cộng đồng nghèo loài, David Tilman và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Minnesota đã dọn sạch 120 mảnh đất ngoài trời, trong đó họ trồng cỏ theo các hỗn hợp từ 2 đến 22 loài cỏ. Vào cuối mỗi mùa sinh trưởng, họ đo tổng độ che phủ thực vật (thước đo sinh khối cỏ và do đó đo sản lượng sơ cấp ròng) và mật độ quần thể của tất cả các loại cỏ trong mỗi ô. Trong khoảng thời gian 11 năm, bao gồm cả một đợt hạn hán nghiêm trọng, các mảnh đất có nhiều loài hơn có năng suất cao hơn (Hình 57.1 6A) và năng suất của chúng ít thay đổi theo từng năm. Những phát hiện này phù hợp với giả thuyết rằng sự phong phú của loài thúc đẩy năng suất và giữ năng suất ổn định. Hơn nữa, ở các ô có độ phong phú loài cao hơn, nitơ trong đất được sử dụng hiệu quả hơn (Hình 57.1 6B). Tuy nhiên, mật độ quần thể của các loài riêng lẻ trong ô không ổn định qua các năm (bất kể mức độ phong phú về loài của ô) vì các loài khác nhau hoạt động tốt hơn trong những năm hạn hán và những năm ẩm ướt. Nói cách khác, độ phong phú loài cao hơn làm tăng tính ổn định về năng suất ở các ô, nhưng không làm tăng tính ổn định về thành phần loài của chúng. Các nhà nghiên cứu tiếp tục tranh luận liệu sự đa dạng loài có chịu trách nhiệm duy trì sự ổn định hay chỉ đơn giản là tương quan với sự ổn định. Câu hỏi này rất quan trọng vì nhiều thay đổi mà con người đã thực hiện trong cấu trúc của các quần xã tự nhiên đã làm giảm sự phong phú về loài của chúng, và nhiều cộng đồng do con người thay đổi này - đặc biệt là các cộng đồng nông nghiệp - nổi tiếng là không ổn định. Bây giờ chúng ta đã thấy các cộng đồng thay đổi thành phần như thế nào theo thời gian, hãy xem điều gì cho phép các cộng đồng nhất định (chẳng hạn như các cộng đồng đỉnh cao) tồn tại theo thời gian và chịu được sự xáo trộn với ít thay đổi. Trong bối cảnh này, chúng tôi sẽ quay trở lại vấn đề đa dạng với tư cách là trọng tài quan trọng cho sự ổn định của cộng đồng. Độ phong phú của loài ảnh hưởng đến sự ổn định của cộng đồng như thế nào? Ở một mức độ nào đó, năng suất cao hơn sẽ tạo điều kiện cho sự phong phú về loài cao hơn, như chúng ta đã thấy ở Phần 57.1. Ngược lại, sự phong phú về loài. Sự đa dạng, năng suất và sự

ổn định khác nhau giữa các cộng đồng tự nhiên và được quản lý. Mặc dù các nhà sinh thái học đã tranh luận về mối quan hệ giữa sự phong phú, năng suất và sự ổn định của loài chỉ trong vài thập kỷ, nhưng con người đã thử nghiệm những mối quan hệ đó, mặc dù vô tình, trong nhiều thiên niên kỷ - kể từ đó cây trồng được thuần hóa và nông nghiệp được phát minh. Kể từ buổi bình minh của ngành nông nghiệp, cây trồng dễ bị nhiễm bệnh và bùng phát côn trùng: sự gia tăng ồ ạt (thường là đột ngột) số lượng các loài phá hoại hoặc gây thiệt hại cho cây trồng.Việc thực hành trồng cây độc canh - trồng một loài cây trồng duy nhất - là một lý do tại sao được quản lý

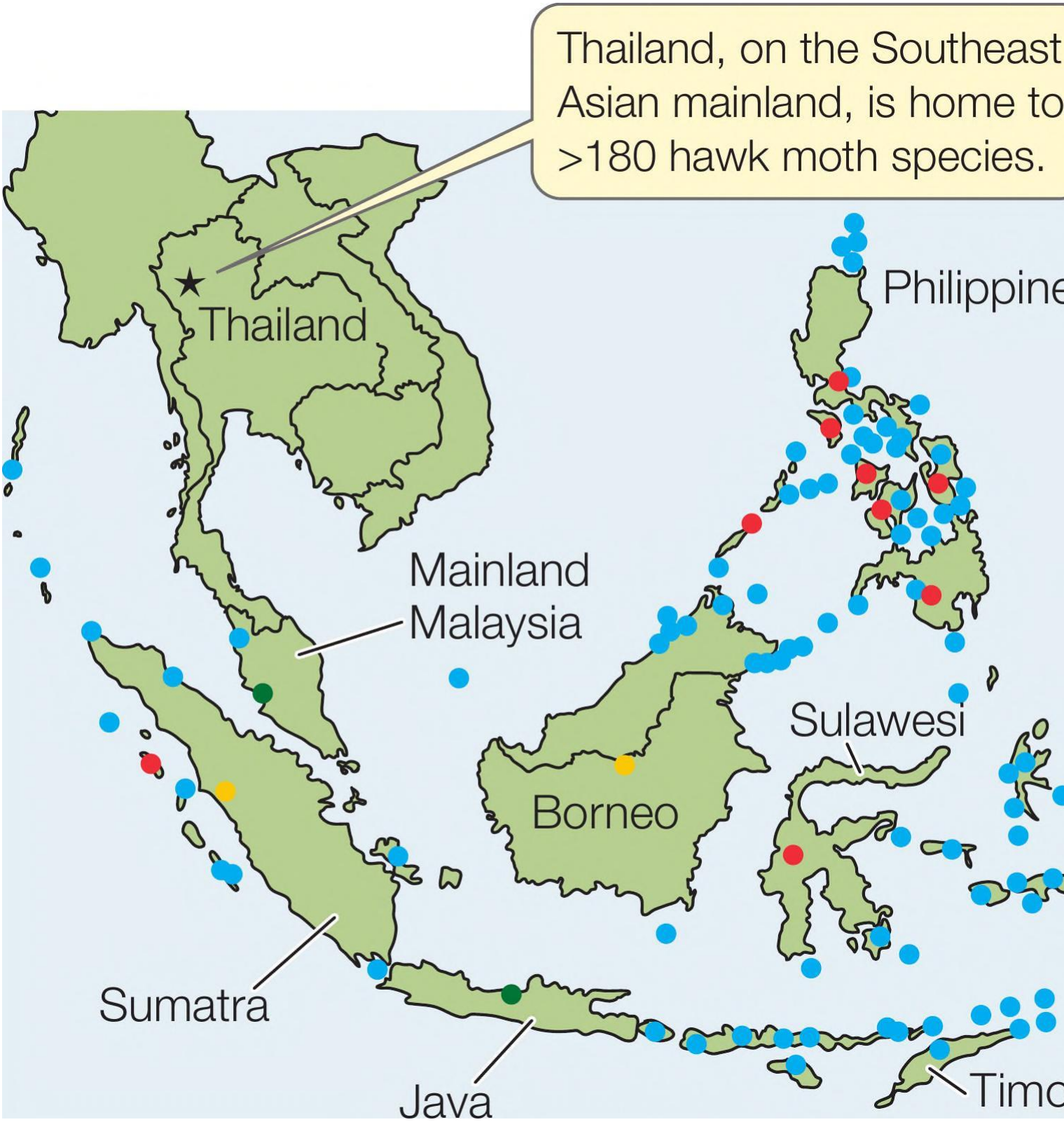
57.5 Độ phong phú của loài ảnh hưởng đến sự ổn định của quần xã như thế nào? 1203 (A) Độ che phủ thực vật Số lượng loài (B) Hiệu quả sử dụng nitơ 57,16 Sự phong phú của loài nâng cao năng suất cộng đồng Tilman và các đồng nghiệp đã canh tác tổng cộng 120 ô đồng cỏ, chứa từ 2 đến 22 loài cỏ, trong 11 năm. (A) Tổng độ che phủ thực vật (thước đo sinh khối cỏ và do đó là sản lượng sơ cấp ròng). (B) Lượng nitơ còn lại trong đất là thước đo hiệu quả sử dụng tài nguyên. cộng đồng nông nghiệp đặc biệt không ổn định. Hầu hết nông dân ít chấp nhận sự hiện diện của bất kỳ đối thủ cạnh tranh tiềm năng nào đối với cây trồng của họ và tích cực loại bỏ cỏ dại (và các loài động vật ăn cỏ sống cùng chúng) khỏi ruộng của họ. Vì vậy, một cộng đồng nông nghiệp điển hình có mức độ đa dạng loài rất thấp. Vì vậy, câu trả lời cho câu hỏi liệu sự đa dạng có gây ra hay chỉ đơn thuần tương quan với sự ổn định có thể được tìm kiếm trong các phương pháp canh tác hiện đại. Khuynh hướng của các cộng đồng nông nghiệp là nơi bùng phát dịch bệnh có thể xuất phát từ ảnh hưởng của con người đối với cấu trúc cộng đồng. Trong 20 năm qua, các nhà sinh thái học đã sử dụng các mảnh đất nông nghiệp tự cung tự cấp truyền thống làm mô hình thử nghiệm để kiểm tra mối quan hệ giữa đa dạng và ổn định. Trên khắp thế giới, nhiều nông dân có diện tích đất nhỏ trồng nhiều loại cây trồng trên cùng một mảnh đất. Ví dụ ở Costa Rica, nông dân thường trồng ngô cùng với khoai lang. Những phương pháp trồng ngô-khoai lang như vậy có ít sâu bệnh khoai lang hơn và nhiều ong bắp cày ký sinh hơn (ăn các loài gây hại đó) so với phương pháp độc canh khoai lang. Ong bắp cày ăn phấn hoa ngô và những cây ngô cao đóng vai trò như một rào cản cấu trúc, cây che bóng và là nguồn phát ra các tín hiệu hóa học gây rối loạn, cản trở khả năng tìm thấy cây chủ của sâu bệnh khoai lang. Trong những năm gần đây, những ứng dụng như vậy về sinh thái cộng đồng đã mang lại kết quả. Mặc dù độc canh là phương pháp nông nghiệp chiếm ưu thế, nhưng các nền văn hóa đa bội đang được phát triển cho các hệ thống sản xuất nông nghiệp đa dạng như nuôi cá chép và tôm, ủ phân trùn quế (nuôi giun để làm phân trộn) và sản xuất nguyên liệu nhiên liệu sinh học. RECAP Các cộng đồng có độ đa dạng loài cao hơn có xu hướng năng suất cao hơn và ổn định hơn các cộng đồng kém đa dạng hơn vì họ sử dụng tài nguyên hiệu quả hơn. Sự bất ổn của nền nông nghiệp độc canh hiện đại cho thấy rằng sự đa dạng dẫn đến sự ổn định. â€¢ Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy mối quan hệ nào giữa sự đa dạng loài, năng suất quần thể và sự ổn định của quần thể? Xem trang. 1202 và Hình 57.16 â€¢ Mô tả một số hoạt động nông nghiệp có thể mang lại các cộng đồng sinh thái ổn định hơn. Xem trang 1202-1203 Các loài côn trùng trong quần thể xác chết ảnh hưởng như thế nào đến khả năng sống sót của nhau? TRẢ LỜI Quần xã động vật trong xác chết đang phân hủy chủ yếu bao gồm côn trùng, nhưng thành phần chính xác của chúng thay đổi tùy theo các yếu tố ảnh hưởng đến tốc độ và tính chất phân hủy: khí hậu,mùa và tình trạng của thi thể, bao gồm cả việc thi thể được ngâm hay chôn, bọc hay lộ ra ngoài. Thông thường, ngay sau khi ruồi chết, ruồi xanh và ruồi nhà sẽ đến đẻ trứng. Khi mùi hôi phát triển, các loài ruồi khác, bao gồm cả ruồi xanh và ruồi thịt, sẽ đến. Sự phân hủy chất béo, cùng với việc giải phóng các axit béo dễ bay hơi, thu hút nhiều loại bọ ăn xác thối. Khi protein bị phân hủy, những người bỏ qua phô mai có thể xâm chiếm. Các loài khác ít quan tâm đến xác chết hơn là loài ăn xác chết: bọ cánh cứng săn những con giòi phát triển từ ruồi? trứng. Trong quá trình phân hủy, bọ da, bọ cánh cứng và sâu bướm quần áo (có thể ăn chất sừng trong lông động vật có vú) chiếm ưu thế. Trong giai đoạn phân hủy cuối cùng, bọ nhện và những loài ăn xác thối khác đến để ăn phân và thải ra bộ xương ngoài của côn trùng đã ăn xác chết. Sự kế vị này thay đổi rất nhiều tùy theo khí hậu và địa lý, nhưng trong bất kỳ khu vực cụ thể nào, có thể dự đoán đủ rằng nó có thể được tòa án chấp nhận làm bằng chứng về thời gian chết.

1204 CHƯƠNG 57 Sinh thái cộng đồng Cộng đồng sinh thái là gì? â€¢ Cộng đồng là một nhóm các loài cùng tồn tại và tương tác trong một khu vực xác định. • Tổng năng suất sơ cấp (GPP) là tốc độ mà các nhà sản xuất

sơ cấp trong cộng đồng biến năng lượng mặt trời thành năng lượng hóa học thông qua quá trình quang hợp. Sản lượng sơ cấp ròng thể hiện năng lượng được tích hợp vào sinh khối của nhà sản xuất sơ cấp. Ôn lại Hình 57.2# HOẠT ĐỘNG 57.1 â€¢ Lưới thức ăn là sơ đồ thể hiện mối quan hệ dinh dưỡng trong một cộng đồng. Ôn lại Hình 57.3 â€¢ Các sinh vật trong quần xã có thể được chia thành các bậc dinh dưỡng dựa trên nguồn năng lượng mà chúng sử dụng. Các nhà sản xuất sơ cấp lấy năng lượng từ ánh sáng mặt trời; người tiêu dùng sơ cấp có được năng lượng bằng cách ăn các nhà sản xuất sơ cấp; người tiêu dùng thứ cấp nhận được năng lượng bằng cách ăn uống người tiêu dùng sơ cấp; và như thế. Ôn lại Bảng 57.1 # HOẠT ĐỘNG 57.2 â€¢ Các sinh vật tiêu thụ xác chết của sinh vật khác hoặc chất thải của chúng được gọi là sinh vật ăn mảnh vụn hoặc sinh vật phân hủy. Động vật ăn tạp là những sinh vật kiếm ăn ở nhiều bậc dinh dưỡng. ™ Hiệu quả sinh thái là sự chuyển giao năng lượng tổng thể từ bậc dinh dưỡng này sang bậc dinh dưỡng tiếp theo. Biểu đồ kim tự tháp minh họa tỷ lệ năng lượng hoặc sinh khối chảy vào từng bậc dinh dưỡng kế tiếp. Ôn lại Hình 57.4 â€¢ Sự đa dạng về loài có xu hướng tăng theo năng suất đến một điểm; Tuy nhiên; nếu năng suất tăng vượt quá điểm đó thì sự đa dạng loài có thể suy giảm. Xem lại Hình 57.5 Sự tương tác giữa các loài ảnh hưởng đến cộng đồng như thế nào? â€¢ Sự tương tác của người tiêu dùng với các loài khác có thể dẫn đến một chuỗi dinh dưỡng: một loạt các tác động gián tiếp qua các cấp độ dinh dưỡng kế tiếp nhau. Ôn lại Hình 57.6 â€¢ Các sinh vật xây dựng các công trình tạo ra môi trường sống cho các loài khác được gọi là kỹ sư hệ sinh thái. â€¢ Các loài chủ chốt có ảnh hưởng đến cộng đồng của chúng không tương xứng với mức độ phong phú của chúng. Xem lại Hình 57.7 Các nhà sinh thái học đã quan sát thấy những mô hình đa dạng loài nào? â€¢ Sự đa dạng về loài bao gồm sự đồng đều về loài cũng như sự phong phú về loài. Đánh giá Hình 57.8 â€¢ Sự đa dạng về loài có thể được đo lường ở nhiều quy mô không gian: trong một quần xã hoặc môi trường sống đơn lẻ, hoặc trên nhiều quần xã trong một khu vực địa lý. • Độ dốc vĩ độ trong độ đa dạng, với độ đa dạng lớn nhất ở vĩ độ thấp, đã được quan sát thấy ở nhiều taxon. Ôn lại Hình 57.9 â€¢ Theo lý thuyết về địa sinh học đảo, số lượng loài cân bằng trên một hòn đảo thể hiện sự cân bằng giữa tốc độ các loài di cư đến đảo từ quần thể loài trong đất liền và tốc độ các loài cư trú bị tuyệt chủng. Xem lại Hình 57.1 1, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 57.1 Những xáo trộn ảnh hưởng đến cộng đồng sinh thái như thế nào? â € ¢ Sự xáo trộn là sự gián đoạn trong một cộng đồng gây ra bởi một lực lượng riêng biệt bên ngoài, thường có bản chất phi sinh học. â€¢ Sự kế vị là một mô hình thay đổi có thể dự đoán được trong thành phần cộng đồng sau một sự xáo trộn. Trong sự kế thừa định hướng,các loài đến và đi theo một trình tự có thể dự đoán được cho đến khi một cộng đồng đỉnh cao hình thành và tồn tại trong một thời gian dài. â€¢ Diễn thế sơ cấp bắt đầu ở những nơi thiếu sinh vật sống. Diễn thế thứ cấp bắt đầu ở những địa điểm nơi một số sinh vật sống sót sau một sự xáo trộn. Xem lại Hình 57.1 3# 57.1 4, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 57.2 â€¢ Trong bất kỳ mô hình diễn thế nào, các loài được thiết lập có thể tạo điều kiện thuận lợi hoặc ức chế sự xâm chiếm của các loài khác. • Trong sự kế thừa theo chu kỳ, cộng đồng đỉnh cao được duy trì nhờ những xáo trộn định kỳ. â€¢ Diễn thế dị dưỡng trong các quần xã dựa vào mảnh vụn không phụ thuộc vào quá trình quang hợp và do đó khác biệt ở một số điểm so với các kiểu diễn thế khác. chương tóm tắt (57) Độ phong phú của loài ảnh hưởng đến sự ổn định của cộng đồng như thế nào? â€¢ Các cộng đồng giàu loài sử dụng tài nguyên hiệu quả hơn và do đó có xu hướng ít thay đổi về năng suất hơn so với các cộng đồng ít đa dạng hơn. Xem lại Hình 57.16 â€¢ Các nền độc canh có thể bùng phát dịch hại, trong khi các cộng đồng nông nghiệp có sự đa dạng loài lớn hơn có xu hướng ổn định hơn. Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is57

Tóm tắt chương 1205 ÔN LẠI CHƯƠNG NHỚ 1. Cộng đồng sinh thái là a. một nhóm các loài cùng tồn tại và tương tác trong một khu vực xác định. b. một nhóm các loài cùng tồn tại và tương tác trong một khu vực cùng với môi trường phi sinh học. c. tất cả các loài trong một khu vực thuộc về một bậc dinh dưỡng cụ thể. d. tất cả các loài là thành viên của lưới thức ăn địa phương. đ. Tất cả những điều trên 2. Bậc dinh dưỡng bao gồm những sinh vật đó a. người có năng lượng đã trải qua cùng số bước để đến được với họ. b. sử dụng các phương pháp tìm kiếm thức ăn tương tự để có được thức ăn. c. bị ăn thịt bởi một nhóm động vật ăn thịt tương tự. d. ăn cả thực vật và động vật khác. đ. cạnh tranh nhau về thức ăn. 3. Sản lượng sơ cấp ròng là a. tổng lượng quang hợp trong quần xã. b. tổng lượng sinh khối sản xuất sơ cấp có sẵn để tiêu thụ bởi các sinh vật dị dưỡng. c. tổng lượng sinh khối được tạo ra bởi tất cả các sinh vật tự dưỡng và dị dưỡng trong một quần xã. d. tổng lượng sinh khối được tiêu thụ bởi sinh vật dị dưỡng. đ. tổng năng suất sơ cấp trừ đi năng suất thứ cấp. 4.

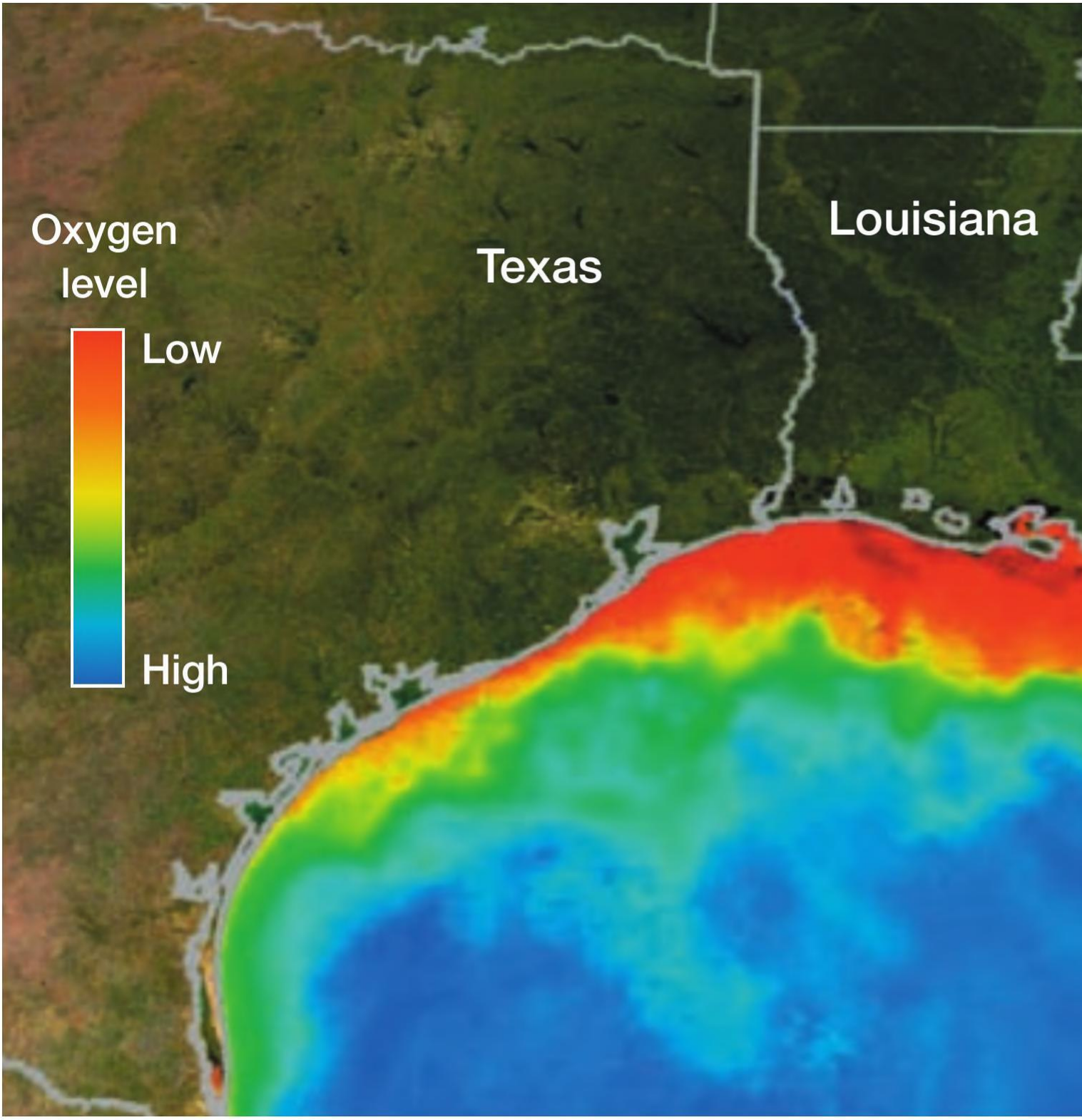
Biểu đồ kim tự tháp phân bổ năng lượng và sinh khối cho rừng và đồng cỏ khác nhau vì a. rừng có năng suất cao hơn đồng cỏ. b. rừng có năng suất thấp hơn đồng cỏ. c. động vật có vú lớn tránh sống trong rừng. d. gỗ đặt ra nhiều thách thức về dinh dưỡng cho động vật ăn cỏ hơn là cỏ. đ. cỏ mọc nhanh hơn cây. 5. Lý thuyết địa sinh học đảo a. dự đoán rằng số lượng loài cân bằng trên một hòn đảo là sự cân bằng giữa tốc độ nhập cư của loài mới và tốc độ tuyệt chủng của loài cư trú. b. dự đoán rằng tốc độ nhập cư của các loài mới sẽ giảm theo khoảng cách giữa đảo với nhóm loài đất liền. c. dự đoán rằng tốc độ tuyệt chủng của các loài cư trú sẽ giảm khi kích thước đảo tăng lên. d. áp dụng cho các vùng sinh cảnh bị cô lập cũng như các đảo đại dương. đ. Tất cả những điều trên 6. Sự kiện nào sau đây không xảy ra diễn thế sơ cấp? Một. Một dòng sông băng rút đi. b. Một ngọn núi lửa phun trào. c. Một đám cháy phá hủy một khu rừng. d. Một cơn bão tạo ra một bãi biển cát trắng. đ. Tất cả những xáo trộn này được theo sau bởi sự kế thừa chính. 7. Giai đoạn đầu của sự kế thừa được đặc trưng bởi a. những loài có khả năng phân tán tốt. b. loài có tỷ lệ sinh sản cao. c. lưới thức ăn đơn giản. d. chất dinh dưỡng có sẵn chủ yếu từ các nguồn mảnh vụn và phi sinh học. đ. Tất cả những điều trên HIỂU & ÁP DỤNG 8. Các phân tích gần đây về hệ thực vật đường ruột của con người bằng phương pháp gen đã cho thấy sự đa dạng to lớn của vi sinh vật, bao gồm nhiều loài chưa được biết đến trước đây (xem Hình 26.21). Sự đa dạng vi sinh vật này có ảnh hưởng đến sức khỏe con người. Mô tả các phương pháp sinh thái mà bạn có thể sử dụng để nghiên cứu (a) sự đa dạng của vi sinh vật khác nhau như thế nào giữa các cá thể hoặc giữa các quần thể; và (b) vi khuẩn cụ thể nào có thể là loài chủ chốt hoặc người thiết kế hệ sinh thái. 9.Jan Beck và Ian Kitching đã nghiên cứu các mô hình đa dạng của bướm diều hâu ở 113 hòn đảo của Thái Lan và lục địa Malaysia. Những phát hiện trong nghiên cứu của họ được tóm tắt trong hình dưới đây có liên quan như thế nào đến lý thuyết về địa sinh học đảo?



1206 CHƯƠNG 57 PHÂN TÍCH & amp; Sinh thái cộng đồng ĐÁNH GIÁ 10. Marek Sammul, Lauri Oksanen và Merike Magi đã nghiên cứu ảnh hưởng của năng suất đến sự phong phú của loài ở 16 quần xã thực vật khác nhau ở phía tây Estonia và phía bắc Na Uy. Khi họ loại bỏ một loài lâu năm (goldenrod Solidago virgaurea) khỏi các quần xã này, họ phát hiện ra rằng đối thủ cạnh tranh của nó, đặc biệt là cỏ Anthoxanthumodoratum, đã tăng sinh khối, đáng chú ý nhất là ở các cộng đồng có năng suất cao (nơi sinh khối thực vật sống lớn hơn 200 g/m2). Ở những cộng đồng kém năng suất hơn, sự gia tăng như vậy không thể

được phát hiện. Làm thế nào mà sự cạnh tranh giữa các loài có thể dẫn đến sự suy giảm độ phong phú của loài ở mức năng suất cao? Những giả thuyết nào khác có thể giải thích mối quan hệ khó hiểu này và bạn sẽ kiểm tra chúng như thế nào? 11. Cá mút đá biển (Petromyzon marinus) là loài cá ký sinh bám chặt vào cơ thể cá chủ bằng miệng hình đĩa và bám chặt trong thời gian dài, ăn máu và các chất dịch cơ thể khác của vật chủ (xem Hình 33.11B). Loài xâm lấn này là nguyên nhân làm giảm quần thể cá thể thao ở Ngũ Hồ, và do đó trở thành mục tiêu của nhiều chiến dịch tiêu diệt. Tuy nhiên, các nghiên cứu gần đây đã tiết lộ rằng P. marinus sinh sản ở các dòng nước ngọt chảy nhanh, nơi những con cá này xây tổ phức tạp bằng cách đào hang và di chuyển đá xung quanh để tạo ra các ụ làm tổ. Trong khi làm tổ, cá mút đá biển không ký sinh vào các loài cá khác. Ngoài ra, khi cá mút đá trưởng thành chết, quá trình phân hủy của chúng giúp khôi phục chất dinh dưỡng cho môi trường sống nước ngọt. Vào cuối mùa, cá hồi và cá hồi suối di chuyển từ đại dương đến các dòng nước ngọt; chúng sinh sản trong cùng môi trường sống với cá mút đá và được biết là đã sử dụng rất thành công các tổ của cá mút đá bị bỏ hoang. Với tất cả những điều này, liệu cá mút đá có nên bị loại bỏ vì chúng là loài ký sinh gây hại cho cá trong trò chơi hay chúng nên được khuyến khích làm kỹ sư hệ sinh thái? Bạn có thể cần những loại thông tin nào khác để quyết định chiến lược quản lý cá mút đá hợp lý về mặt sinh thái? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

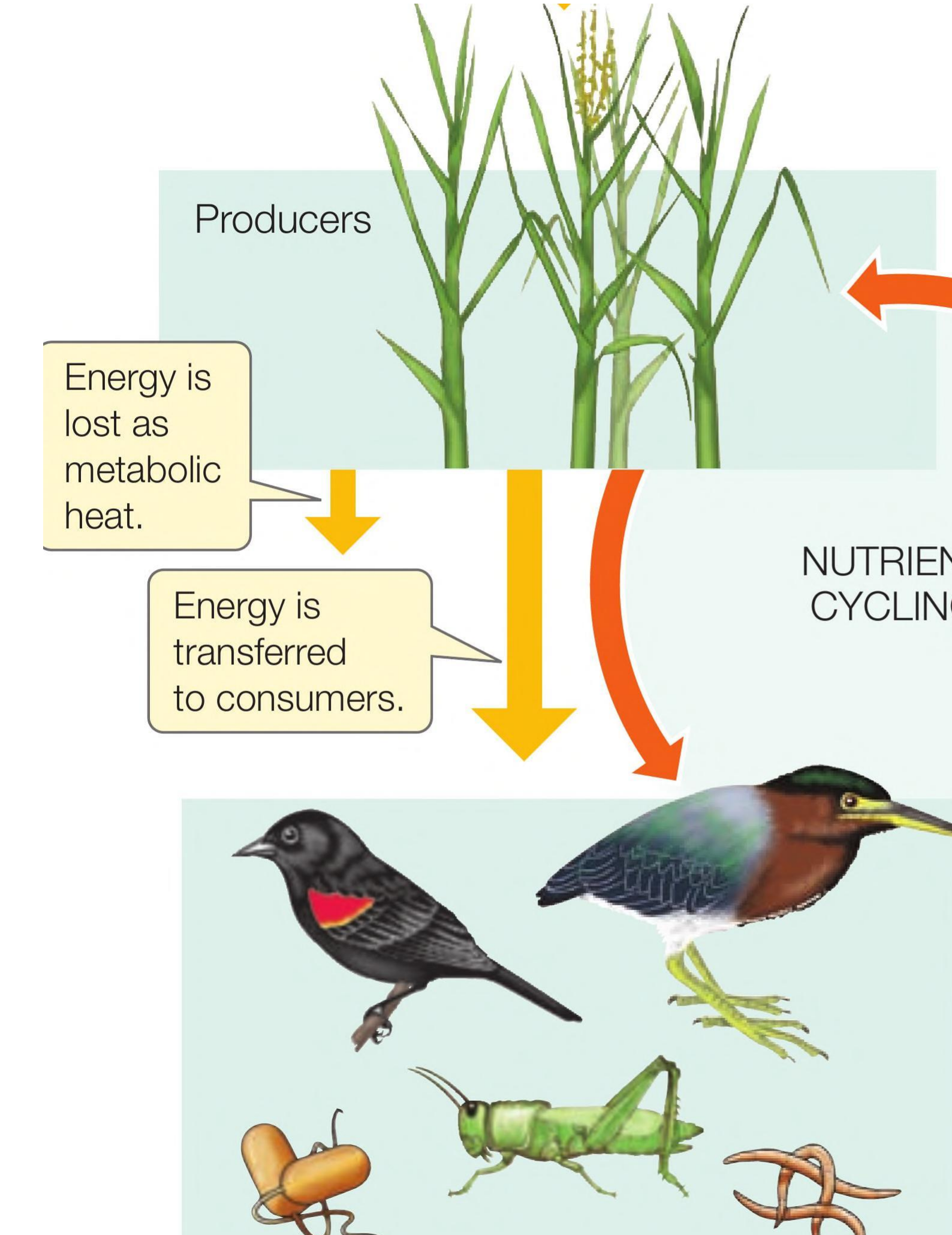
Các hệ sinh thái và sinh thái toàn cầu CHƯƠNG 58.1 Năng lượng chảy qua hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 58.2 Vật liệu di chuyển trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 58.3 Các chất dinh dưỡng cụ thể chu trình như thế nào trong hệ sinh thái toàn cầu? 58.4 Hệ sinh thái cung cấp hàng hóa và dịch vụ gì? 58.5 Làm thế nào để quản lý bền vững các hệ sinh thái? Làm thế nào một cánh đồng ngô ở Illinois, cách biển gần nhất 1.500 km, có thể ảnh hưởng đến giá sushi như thế nào? Khi nông dân ở vùng Trung Tây bón phân hóa học cho đồng ruộng của họ, nitơ và phốt pho từ những loại phân bón đó hòa tan trong nước mưa và trôi vào các dòng suối, chảy vào sông Mississippi. Nước sông cuối cùng chảy đến Vịnh Mexico, nơi lượng nitơ hòa tan và phốt pho hòa tan khổng lồ nuôi dưỡng sự nở hoa bùng nổ của các sinh vật quang hợp nổi (thực vật phù du), bao gồm cả tảo. Vào ban ngày, thực vật phù du quang hợp và tạo ra oxy. Tuy nhiên, vào ban đêm, chúng lấy oxy từ nước để thực hiện quá trình hô hấp tế bào. Khi những sinh vật có thời gian sống ngắn này chết đi, cơ thể của chúng chìm xuống đáy, nơi quá trình phân hủy của vi khuẩn càng làm cạn kiệt oxy. Quá trình này dẫn đến tình trạng thiếu oxy (giảm lượng oxy hòa tan xuống mức dưới 2 miligam trên một lít nước), làm các sinh vật khác bị ngạt thở và tạo ra một "vùng chết". Có hơn 140 vùng chết ven biển trên khắp thế giới. Khu vực phía bắc Vịnh Mexico, được lập bản đồ từ năm 1985, là một trong những khu vực lớn nhất, trải rộng trên diện tích bằng diện tích của New Jersey. Cá đù Đại Tây Dương (Micropogonias undulatus) sống dọc theo bờ biển phía đông Bắc Mỹ và Vịnh Mexico. Những loài cá ăn đáy này ăn động vật không xương sống và có thể dài tới 30 cm khi trưởng thành. Thịt cua chắc, trắng được dùng làm thịt cua giả, hay surimi, một nguyên liệu phổ biến trong món sushi. Nhưng gần đây những người chăn nuôi ở vùng chết có Vùng chết ở vùng Vịnh. Nồng độ nitơ và phốt pho cao trong dòng chảy từ đất nông nghiệp ở nội địa Hoa Kỳ được sông Mississippi mang đến Vịnh Mexico. Việc làm giàu chất dinh dưỡng của vùng nước vùng Vịnh này tạo ra một "vùng chết"; trong đó nhiều sinh vật dưới nước không thể tồn tại. đã trải qua những triệu chứng kỳ lạ có thể dự báo số lượng quần thể của chúng sẽ giảm. Tỷ lệ giới tính của cá đù, là 50:50 trong số cá đánh bắt ở phía đông Đồng bằng, nghiêng về con đực ở vùng chết và khoảng 1/5 số con cái trong các mẫu ở vùng chết được phát hiện có tế bào mầm đực trong buồng trứng của chúng. Các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm xác nhận rằng chỉ 10 tuần tiếp xúc với tình trạng thiếu oxy có thể gây ra những khiếm khuyết về giới tính này. Việc thiếu oxy trong não cá rõ ràng sẽ ức chế việc sản xuất các hormone thần kinh thúc đẩy sự phát triển bình thường của buồng trứng. Cá đù có tên như vậy là nhờ khả năng tạo ra âm thanh trống, nhưng nếu vùng chết tiếp tục mở rộng và dẫn đến các khiếm khuyết về giới tính làm giảm tốc độ tăng trưởng quần thể của chúng, thì những con cá này có thể sẽ "ngộp" theo cả nghĩa đen và nghĩa bóng.Các hoạt động của con người như trồng trọt làm thay đổi mô hình di chuyển của các chất dinh dưỡng khoáng và những thay đổi này không chỉ ảnh hưởng đến cá đù mà còn ảnh hưởng đến nhiều sinh vật sống xa nơi diễn ra hoạt động của con người. m Làm thế nào chúng ta có thể xác định mức độ vùng chết do hành động của con người gây ra và chúng là kết quả của các quá trình tự nhiên ở mức độ nào? Xem câu trả lời ở trang 1225.



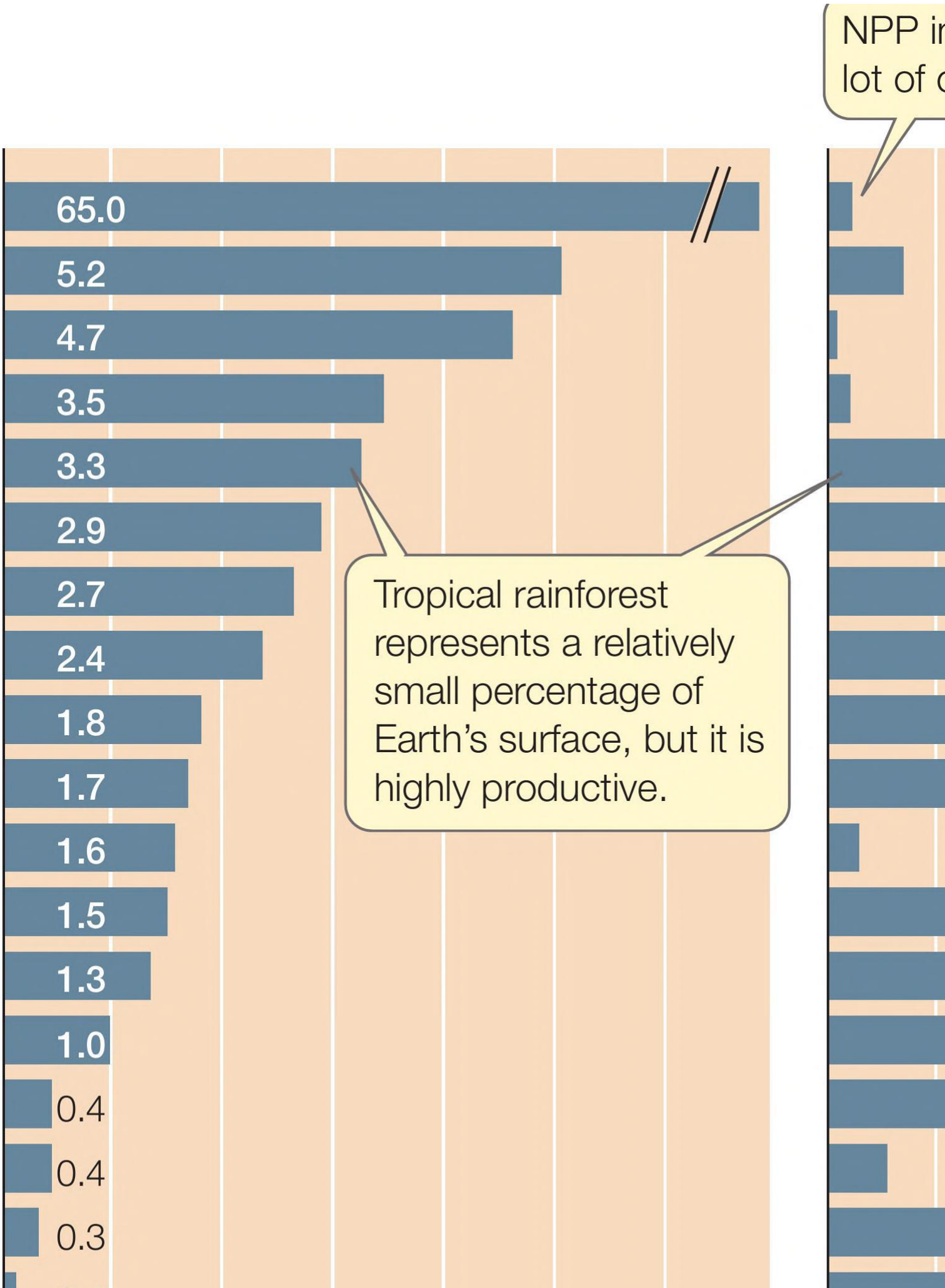
1208 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và sinh thái toàn cầu Năng lượng bị mất đi dưới dạng nhiệt trao đổi chất. Â©Năng lượng chảy qua hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? Một hệ sinh thái bao gồm tất cả các sinh vật trong một cộng đồng sinh thái cũng như các yếu tố vật lý và hóa học ảnh hưởng đến các sinh vật đó. Nói cách khác, hệ sinh thái có cả thành phần sinh học và phi sinh học. Các hệ sinh thái có thể chiếm nhiều quy mô không gian khác nhau, từ toàn bộ hành tinh đến lưu vực sông, một khu rừng cụ thể, một hồ hoặc ao hay thậm chí là một mảng địa y trên đá. Ở một mức độ nào đó, các nhà sinh thái học phải xác định ranh giới của các hệ sinh

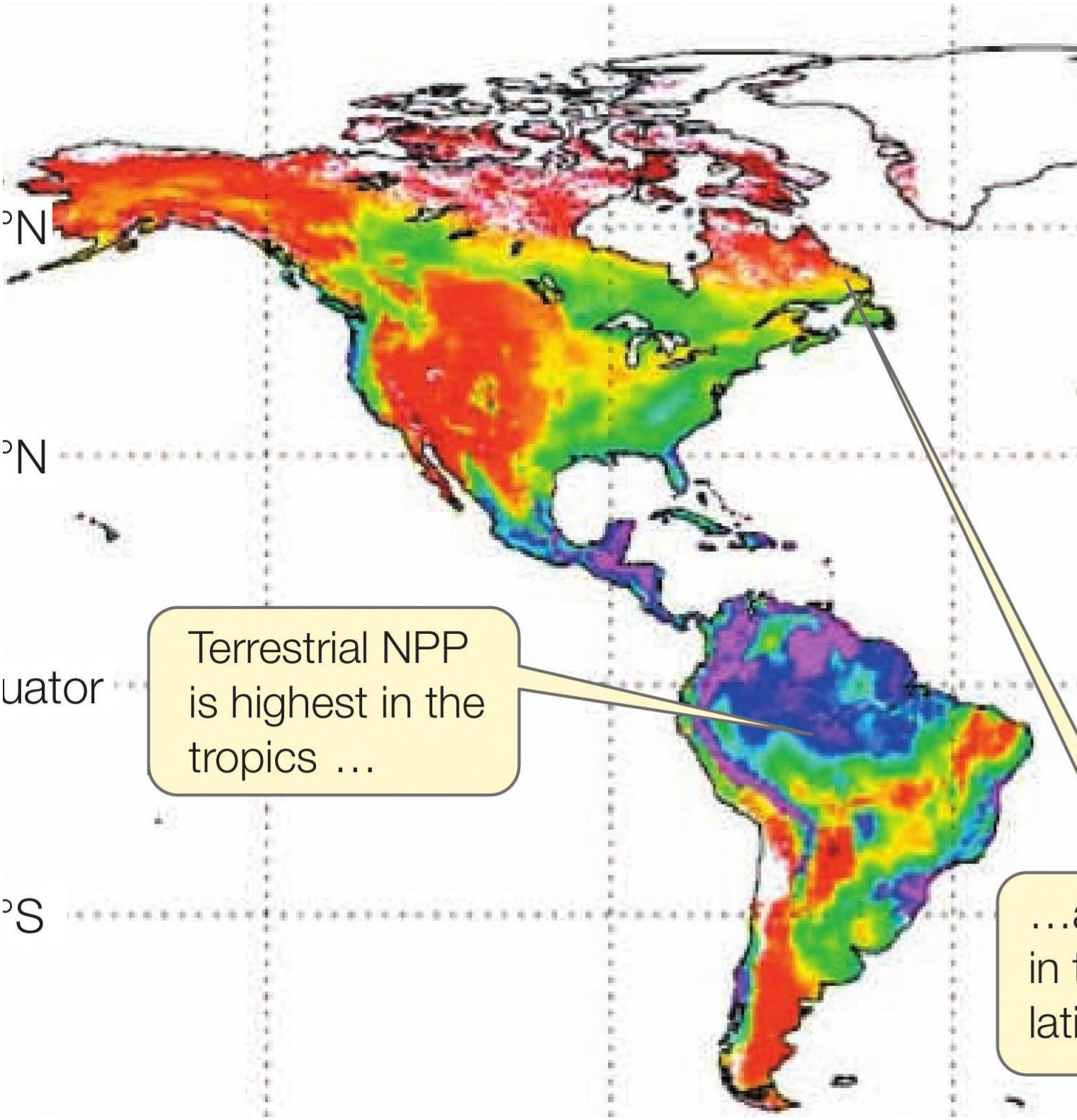
thái một cách tùy ý. Trong chương này, chúng ta sẽ tập trung vào hệ sinh thái toàn cầu, lưu ý rằng tất cả các hệ sinh thái quy mô nhỏ hơn đều được liên kết bởi các dòng năng lượng và nguyên tố hóa học toàn cầu được xem xét trong chương này. Dòng năng lượng và chu trình hóa học trong các hệ sinh thái Trái đất về cơ bản là một hệ thống khép kín về các nguyên tố hóa học, nhưng nó là một hệ thống mở về năng lượng. Mặt trời cung cấp một lượng năng lượng gần như không đổi cho Trái đất mỗi ngày và đã làm như vậy trong hàng tỷ năm. Khi được thu giữ bởi các sinh vật sản xuất sơ cấp như thực vật và vi khuẩn quang hợp, năng lượng đó sẽ chảy qua các bậc dinh dưỡng của lưới thức ăn theo một hướng (xem Hình 57.3). Phần lớn năng lượng đi vào từng bậc dinh dưỡng được sử dụng để cung cấp năng lượng cho quá trình trao đổi chất của người sản xuất và người tiêu dùng; năng lượng đó cuối cùng bị tiêu tán dưới dạng nhiệt và bị mất khỏi hệ sinh thái (xem Hình 57.2). Ngược lại, các nguyên tố hóa học không bị thay đổi khi chúng được chuyển giao giữa các sinh vật. Hơn nữa, chúng không bị mất khỏi hệ sinh thái toàn cầu, mặc dù chúng có thể không còn khả dụng đối với các sinh vật trong thời gian dài; thay vào đó các nguyên tố hóa học luân chuyển liên tục giữa các sinh vật sống và các thành phần phi sinh học của hệ sinh thái (Hình 58.1). Trong phần đầu tiên này, chúng ta xem xét sự phân bố địa lý của bức xạ mặt trời tới ảnh hưởng như thế nào đến lượng năng lượng được các nhà sản xuất sơ cấp đồng hóa và các hoạt động của con người đang làm thay đổi dòng năng lượng qua hệ sinh thái toàn cầu như thế nào. Sự phân bố địa lý của dòng năng lượng không đồng đều. Gần như toàn bộ năng lượng mà các sinh vật sử dụng đều đến (hoặc đã từng đến) từ mặt trời. Ngoại lệ duy nhất được tìm thấy ở một số ít hệ sinh thái trong đó năng lượng mặt trời không phải là nguồn năng lượng chính (chẳng hạn như một số hang động và hệ sinh thái miệng phun thủy nhiệt dưới biển sâu). Ngay cả nhiên liệu hóa thạch - than đá, dầu và khí tự nhiên - nền tảng của nền kinh tế của nền văn minh nhân loại hiện đại cũng là nguồn dự trữ năng lượng mặt trời được thu giữ trong tàn tích của các sinh vật đã sống (và đã chết) hàng triệu năm trước (xem Phần 25.2). Như được mô tả trong Phần 57.1, năng lượng mặt trời xâm nhập vào hệ sinh thái thông qua thực vật và các sinh vật quang hợp khác. Bức xạ mặt trời tới DÒNG NĂNG LƯỢNG Nhà sản xuất Nhà sản xuất hấp thụ chất dinh dưỡng từ môi trường vật lý. Người tiêu dùng (động vật ăn cỏ, động vật ăn thịt, sinh vật phân hủy) Chất phân hủy phân hủy cơ thể của các sinh vật chết, từ đó trả lại chất dinh dưỡng cho môi trường vật lý. Năng lượng bị mất dưới dạng nhiệt trao đổi chất. j~ tôi 58.1 Dòng năng lượng và chu trình dinh dưỡng hóa học trong các hệ sinh thái Mỗi khi một sinh vật ăn một sinh vật khác, một phần năng lượng mặt trời ban đầu được sinh vật sản xuất sơ cấp thu được sẽ bị mất đi dưới dạng nhiệt (mũi tên vàng). Kết quả là năng lượng chảy qua hệ sinh thái theo một hướng duy nhất. Tuy nhiên, các nguyên tố hóa học mà sinh vật sử dụng làm chất dinh dưỡng lại có chu kỳ lặp đi lặp lại giữa sinh vật và môi trường vật lý (mũi tên màu cam). Những nhà sản xuất sơ cấp này sử dụng một phần năng lượng mà họ đồng hóa cho quá trình trao đổi chất của chính họ; phần còn lại - sản lượng sơ cấp ròng (NPP) - được lưu trữ trong cơ thể chúng hoặc được sử dụng cho sự tăng trưởng và sinh sản của chúng (xem Hình 57.2). Bởi vì chỉ có năng lượng của NPP mới có sẵn cho các sinh vật khác, những sinh vật này có được nó bằng cách tiêu thụ năng lượng sản xuất sơ cấp, nên NPP có thể được sử dụng như một thước đo sơ bộ về dòng năng lượng vào hệ sinh thái. NPP khác nhau giữa các loại hệ sinh thái, nhưng do các loại hệ sinh thái cũng khác nhau rất nhiều về phạm vi địa lý nên các loại hệ sinh thái có năng suất cao nhất không nhất thiết đóng góp nhiều nhất vào sản lượng sơ cấp ròng của Trái đất (Hình 58.2). Sự phân bố địa lý của NPP phản ánh sự thay đổi địa lý của bức xạ mặt trời tới được mô tả trong Phần 54.2 và các kiểu khí hậu do nó gây ra. Nói cách khác, sự phân bố nhiệt độ và độ ẩm làm cho một số hệ sinh thái có năng suất cao hơn các hệ sinh thái khác (Hình 58.3). Gần xích đạo ở mực nước biển, nhiệt độ cao quanh năm và nguồn cung cấp nước đủ cho cây trồng phát triển trong hầu hết thời gian. Ở những vùng khí hậu này, rừng sản xuất phát triển mạnh. Ở sa mạc, sự phát triển của thực vật bị hạn chế do thiếu độ ẩm và NPP thấp. Ở các vĩ độ cao hơn, mặc dù nhìn chung có sẵn độ ẩm nhưng NPP vẫn thấp vìsự phân bố nhiệt độ và độ ẩm làm cho một số hệ sinh thái có năng suất cao hơn các hệ sinh thái khác (Hình 58.3). Gần xích đạo ở mực nước biển, nhiệt độ cao quanh năm và nguồn cung cấp nước đủ cho cây trồng phát triển trong hầu hết thời gian. Ở những vùng khí hậu này, rừng sản xuất phát triển mạnh. Ở sa mạc, sự phát triển của thực vật bị hạn chế do thiếu độ ẩm và NPP thấp. Ở các vĩ độ cao hơn, mặc dù nhìn chung có sẵn độ ẩm nhưng NPP vẫn thấp vìsự phân bố nhiệt độ và độ ẩm làm cho một số hệ sinh thái có năng suất cao hơn các hệ sinh thái khác (Hình 58.3). Gần xích đạo ở mực nước biển, nhiệt độ cao quanh năm và nguồn cung cấp nước đủ cho cây trồng phát triển trong hầu hết thời gian. Ở những vùng

khí hậu này, rừng sản xuất phát triển mạnh. Ở sa mạc, sự phát triển của thực vật bị hạn chế do thiếu độ ẩm và NPP thấp. Ở các vĩ độ cao hơn, mặc dù nhìn chung có sẵn độ ẩm nhưng NPP vẫn thấp vì


Producers
Energy is lost as metabolic heat.
Energy is transferred to consumers.
NUTRIEN
CYCLIN

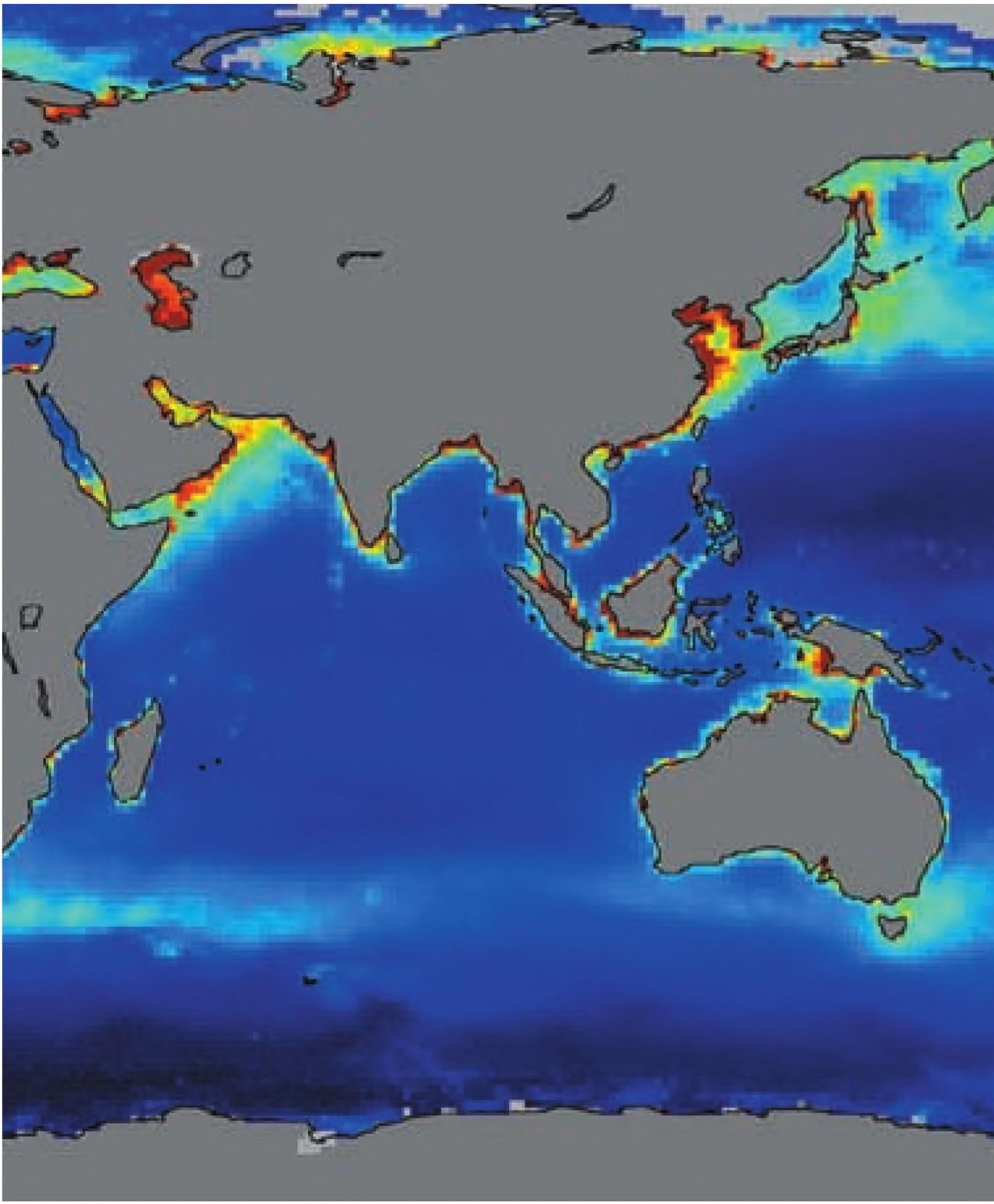
58.1 Năng lượng chảy qua hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 1209 Loại hệ sinh thái Đại dương mở Thềm lục địa Sa mạc cực đoan, đá, cát, băng Sa mạc và bán sa mạc Rừng mưa nhiệt đới Savanna Đất canh tác Rừng phương bắc Đồng cỏ ôn đới Rừng cây và vùng cây bụi Đài nguyên Rừng rụng lá nhiệt đới Rừng rụng lá ôn đới Rừng thường xanh ôn đới Đầm lầy và suối Hồ và suối Cửa sông Tảo và cửa sông các rạn san hô Vùng nước dâng NPP ở vùng biển mở thấp nhưng có rất nhiều đại dương. 1.000 1.500 2.000 2.500 (A) Phần trăm diện tích bề mặt Trái đất (B) Sơ cấp ròng trung bình (C) Phần trăm năng suất ròng của Trái đất (g/m2/năm) sản xuất sơ cấp 58.2 Đóng góp dòng năng lượng theo loại hệ sinh thái Các đóng góp của các loại hệ sinh thái khác nhau đối với dòng năng lượng toàn cầu có thể được đo lường bằng (A) phạm vi địa lý và (B) năng suất sơ cấp ròng trung bình của chúng. (C) Việc kết hợp hai thước đo này mang lại cho chúng ta sự đóng góp tỷ lệ của từng loại hệ sinh thái vào tổng sản lượng sơ cấp ròng của Trái đất. Xích đạo 30°N NPP trên mặt đất cao nhất ở vùng nhiệt đới... ...và giảm dần ở các vĩ độ cao hơn. 200 400 600 800 NPP (g/m2/năm) 1.000 1.200 58,3 Sự thay đổi địa lý trong NPP trên mặt đất Bản đồ dữ liệu ước tính này được tích lũy từ năm 2000 đến năm 2005. Các khoảng trắng biểu thị sản lượng sơ cấp của mạng lưới giao phối trên mặt đất dựa trên các khu vực không có thực vật được cảm biến vệ tinh, bao gồm cả sa mạc và chỏm băng.


NPP ir
lot of
65.0
5.2
4.7
3.5
3.3
2.9
2.7
2.4
1.8
1.7
1.6
1.5
1.3
1.0
0.4
0.4
0.3
Tropical rainforest represents a relatively small percentage of Earth's surface, but it is highly productive.



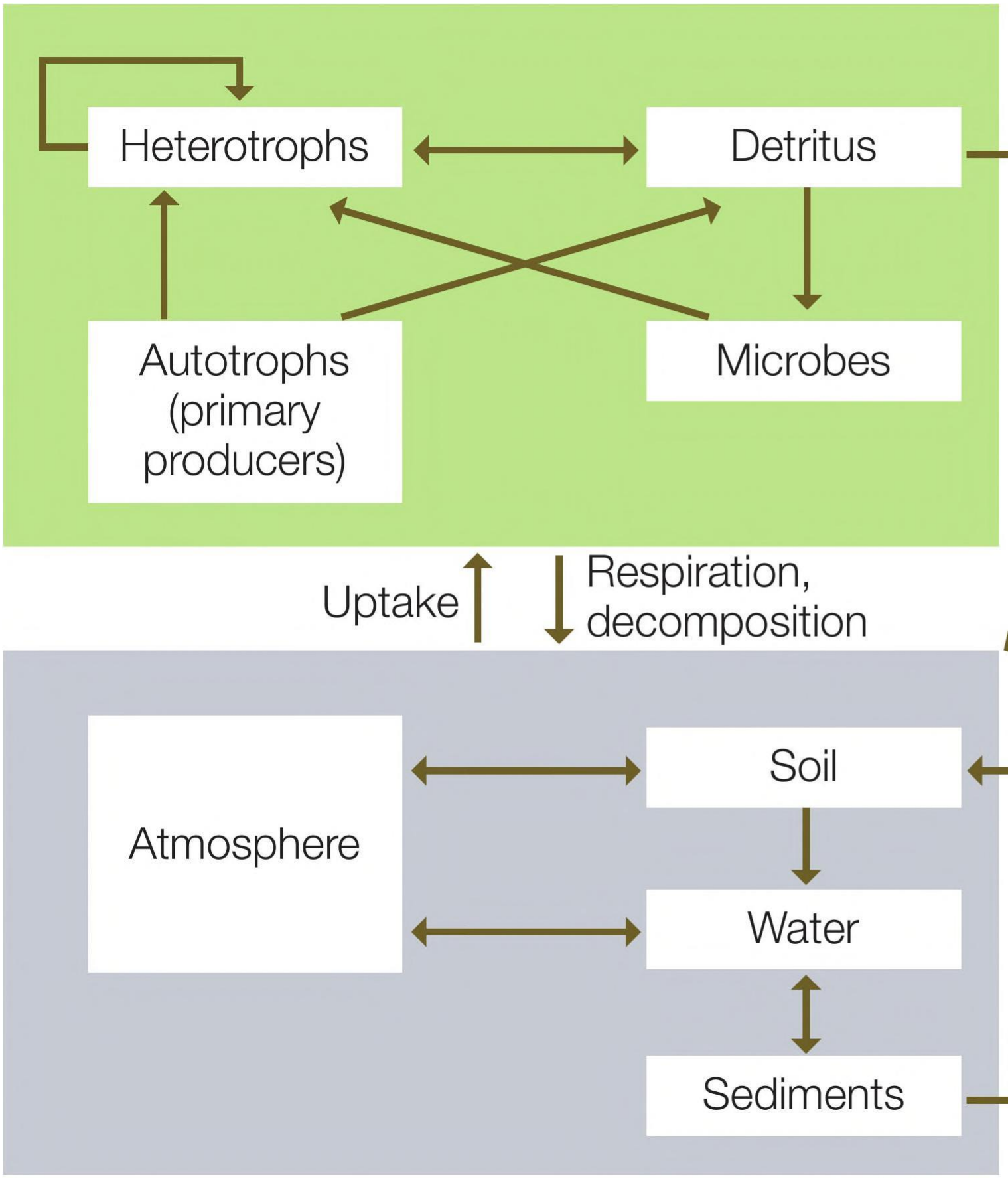
1210 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái toàn cầu 58.4 Sự biến đổi địa lý trong NPP biển Sự sẵn có của các chất dinh dưỡng quyết định mức độ sản xuất sơ cấp xảy ra ở bất kỳ phần nào của vùng quang học. NPP cao nhất khi dòng chảy từ đất liền mang chất dinh dưỡng vào vùng nước nông ven biển và nơi nước dâng mang chất dinh dưỡng từ đáy biển lên bề mặt. thời tiết tương đối lạnh phần lớn thời gian trong năm và mùa sinh trưởng ngắn (xem Làm việc với Dữ liệu, trang 1138). Sản lượng trong hệ sinh thái dưới nước bị hạn chế bởi ánh sáng, giảm nhanh theo độ sâu (xem Hình 54.9) và nhiệt độ, cũng giảm theo độ sâu, ngoại trừ các khu

vực dưới đáy biển gần các miệng phun thủy nhiệt. Sản xuất trong hệ sinh thái dưới nước cũng bị hạn chế rất nhiều bởi nguồn dinh dưỡng sẵn có, như chúng ta sẽ thấy trong phần sau. Sản lượng sơ cấp ròng ở các đại dương có xu hướng cao nhất ở các vùng ven biển, nơi dòng chảy từ đất liền và nước dâng lên từ vùng nước sâu hơn mang chất dinh dưỡng vào vùng nước nông (Hình 58.4). Hoạt động của con người làm thay đổi dòng năng lượng Tác động của hoạt động con người đến dòng năng lượng trong hệ sinh thái toàn cầu đã tăng nhanh rõ rệt trong 150 năm qua. Một số hoạt động của con người làm giảm sản lượng sơ cấp ròng, như khi rừng bị chặt phá và thay thế bằng các thành phố; một số làm tăng nó, như khi đồng cỏ được chuyển đổi thành cánh đồng nông nghiệp rộng lớn. Con người tiêu thụ khoảng 1/4 sản lượng sơ cấp ròng trung bình hàng năm của Trái đất. Hơn 50% lượng tiêu thụ này đến từ đất trồng trọt và đất chăn nuôi chiếm hơn 1/3 bề mặt không có băng của Trái đất; 40% khác là kết quả của những thay đổi về năng suất do thay đổi cách sử dụng đất; và 7 phần trăm đại diện cho sinh khối tiêu thụ trong các vụ cháy do con người gây ra. Tuy nhiên, tỷ lệ này có sự khác biệt đáng kể giữa các khu vực; các khu vực thành thị tiêu thụ gấp 300 lần NPP mà họ tạo ra, nhưng người dân ở các khu vực dân cư thưa thớt trong lưu vực sông Amazon lại tiêu thụ một lượng nhỏ NPP được tạo ra ở đó. 0 200 400 600 800 NPP (g/m2/năm) TÓM TẮT 58.1 Gần như toàn bộ năng lượng mà các sinh vật sống sử dụng đều đến từ mặt trời. Dòng năng lượng qua các hệ sinh thái, được đo bằng sản lượng sơ cấp ròng, thay đổi tùy theo vị trí địa lý. • Sự phân bố nhiệt độ và độ ẩm ảnh hưởng như thế nào đến sự phân bố địa lý của sản lượng sơ cấp ròng trong các hệ thống trên cạn? Xem trang. 1208 và Hình 58.3 â€¢ Bao nhiêu phần trăm sản lượng sơ cấp ròng trung bình hàng năm của Trái đất được con người chiếm đoạt và tỷ lệ đó thay đổi như thế nào theo vùng? Xem trang. 1210 Năng suất của hệ sinh thái không chỉ bị ảnh hưởng bởi dòng năng lượng mà còn bởi sự sẵn có của các chất dinh dưỡng và các vật liệu khác mà sinh vật cần để xây dựng cơ thể và cung cấp năng lượng cho quá trình trao đổi chất của chúng. Phần tiếp theo sẽ mô tả cách các chất sinh hóa và chất dinh dưỡng di chuyển xung quanh môi trường phi sinh học và trở nên sẵn có cho các sinh vật sống. Vật liệu di chuyển trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? Ngược lại với năng lượng cung cấp năng lượng cho các quá trình sinh học,đến từ mặt trời, các nguyên tố hóa học tạo nên cơ thể của các sinh vật đều đến từ chính hệ thống Trái đất. Như chúng ta đã thấy, những yếu tố này luân chuyển liên tục trong hệ sinh thái toàn cầu. Nhưng chúng không phải lúc nào cũng có sẵn ở đúng nơi hoặc ở đúng dạng để có ích cho sinh vật. Bởi vì sự sẵn có của chất dinh dưỡng, ngoài năng lượng đầu vào, còn ảnh hưởng đến năng suất, nên các nhà sinh thái học quan tâm đến việc biết chất dinh dưỡng nằm ở đâu trên Trái đất và cách chúng di chuyển từ vị trí này sang vị trí khác.



Các dạng phi sinh học (vô cơ) Các dạng sinh học (hữu cơ) 58.2 Vật chất di chuyển trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 1211 Các dạng có thể tiếp cận được Các dạng không thể tiếp cận được 58.5 Các nguyên tố hóa học quay vòng trong sinh quyển Các dạng và vị trí khác nhau của các nguyên tố hóa học xác định liệu chúng có thể tiếp cận được đối với các sinh vật sống hay không. Các quá trình sinh học, địa chất và hóa học luân chuyển vật chất giữa các thành phần sinh học và phi sinh học này của hệ sinh thái toàn cầu. Năng lượng từ mặt trời, kết hợp với năng lượng từ sự phân rã phóng xạ bên trong Trái đất, thúc đẩy các quá trình sinh học, địa chất và hóa học làm biến đổi các nguyên tố hóa học và di chuyển chúng xung quanh hành tinh (Hình 58.5). Trong phần này, chúng ta sẽ xem xét các đặc tính của một số thành phần phi sinh học và sinh học của hệ sinh thái toàn cầu - được gọi là các ngăn - qua đó các yếu tố di chuyển, cũng như các quá trình di chuyển chúng. Tốc độ di chuyển của một phần tử qua một ngăn được gọi là thông lượng của nó; thuật ngữ "thông lượng" cũng được áp dụng cho các chuyển động của năng lượng. Các phần tử có thể tích lũy hoặc "gộp chung" ở một số ngăn. Các yếu tố di chuyển giữa các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái Tất cả các vật chất trong cơ thể sinh vật cuối cùng đều có nguồn gốc từ các nguồn phi sinh học, nhưng sinh vật thu thập những vật liệu này theo nhiều cách khác nhau. Các sinh vật tự dưỡng như thực vật hấp thụ một số nguyên tố trực tiếp từ đất, nước và khí quyển rồi kết hợp chúng thành các phân tử hữu cơ để tạo ra sinh khối. Sinh vật dị dưỡng thường thu nhận các nguyên tố bằng cách tiêu thụ sinh khối do các sinh vật khác tạo ra, sau đó tập hợp lại các nguyên tố đó thông qua các phản ứng hóa học theo những cách khác nhau. Tuy nhiên, một số vi sinh vật dị dưỡng thu được một số nguyên tố bằng cách chứa các vi khuẩn tương hỗ để chuyển đổi những nguyên tố đó thành dạng mà vật chủ của chúng có thể sử dụng được. Hô hấp của các sinh vật sống trả lại một số nguyên tố nhất định cho khí quyển dưới dạng khí. Sau khi sinh vật chết đi, các chất trong cơ thể chúng trở thành mảnh vụn và bị phân hủy bởi các chất phân hủy thành các thành phần sinh hóa đơn giản hơn. Bằng cách này, các yếu tố được giải phóng để được các sinh vật tự dưỡng hấp thụ trở lại. Các nguyên tố không được sinh vật tự dưỡng hấp thụ có thể tích tụ trong đất, nước hoặc trầm tích. Vào thời xa xưa, một lượng lớn vật chất hữu cơ đã bị loại bỏ khỏi chu kỳ hoạt động khi các sinh vật chết với số lượng lớn và bị chôn vùi trong các lớp trầm tích thiếu oxy. Trong môi trường kỵ khí như vậy, các chất phân hủy không thể phân hủy các phân tử hữu cơ thành dạng vô cơ một cách hiệu quả. Thay vào đó, các phân tử hữu cơ được tích lũy và cuối cùng được chuyển hóa thành các mỏ dầu, khí tự nhiên, than đá hoặc than bùn - những nhiên liệu hóa thạch mà con người hiện đại sử dụng làm nguồn năng lượng dễ cháy. Sự chuyển động của các yếu tố thông qua lưới thức ăn từ hấp thu đến phân hủy - nghĩa là thông qua các ngăn sinh học của hệ sinh thái - xảy ra chủ yếu ở quy mô cục bộ. Ngược lại, các quá trình phi sinh học có thể di chuyển các yếu tố vượt xa ranh giới của hệ sinh thái địa phương.Các ngăn phi sinh học khác nhau của hệ sinh thái toàn cầu khác nhau về cơ bản và số lượng các yếu tố khác nhau trong mỗi ngăn (ví dụ: khí quyển, đại dương, đất), thời gian các yếu tố đó tồn tại ở đó (thời gian cư trú của chúng), hình thức chúng tồn tại và tỷ lệ họ vào và ra cũng khác nhau. Hơn nữa, chu trình dinh dưỡng giữa các ngăn bị ảnh hưởng bởi cách năng lượng chảy qua chúng. Bầu khí quyển chứa các bể chứa lớn các loại khí cần thiết cho các sinh vật sống. Khoang ngoài cùng của hệ sinh thái toàn cầu là bầu khí quyển, một lớp khí mỏng bao quanh Trái đất. Bầu khí quyển bao gồm 78,08% khí nitơ (N2), 20,95% khí oxy (02), 1% hơi nước, 0,93% argon và 0,03% carbon dioxide (C02). Nó cũng chứa dấu vết của khí hydro, neon, helium, krypton, xenon, ozone và metan. Nó chứa lượng nitơ lớn nhất Trái đất cũng như một lượng lớn oxy. Khoảng 80% khối lượng của khí quyển nằm ở tầng thấp nhất, tầng đối lưu. Lớp này kéo dài lên trên từ bề mặt Trái đất khoảng 17 km ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, nhưng chỉ khoảng 10 km ở vĩ độ cao. Hầu hết sự lưu thông không khí toàn cầu diễn ra trong tầng đối lưu và hầu như toàn bộ hơi nước trong khí quyển đều được tìm thấy ở đó (Hình 58.6). Tầng bình lưu, kéo dài từ đỉnh tầng đối lưu lên tới độ cao khoảng 50 km so với bề mặt Trái đất, chứa rất ít hơi nước. Hầu hết vật chất đi vào tầng bình lưu từ vùng tầng đối lưu bao quanh xích đạo, nơi không khí được làm nóng bởi năng lượng mặt trời tăng lên độ cao (xem Phần 54.2). Tầng bình lưu chứa một lớp ozone (03) có tác dụng hấp thụ hầu hết các bức xạ cực tím có hại về mặt sinh học đi vào khí quyển. Trong nhiều thập kỷ qua, tầng ozone này đã bị phá hủy nghiêm trọng do các hoạt động của con người, đặc biệt là sự giải phóng rộng rãi chất fluorocarbon clo hóa (CFC), chẳng hạn như chất làm lạnh freon. CFC vẫn ổn định khi chúng bay lên tầng bình lưu, nơi chúng tương tác và phá vỡNó chứa lượng nitơ lớn nhất Trái đất cũng như một phần lớn lượng oxy. Khoảng 80% khối lượng của khí quyển nằm ở tầng thấp nhất, tầng đối lưu. Lớp này kéo dài lên trên từ bề mặt Trái đất khoảng 17 km ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, nhưng chỉ

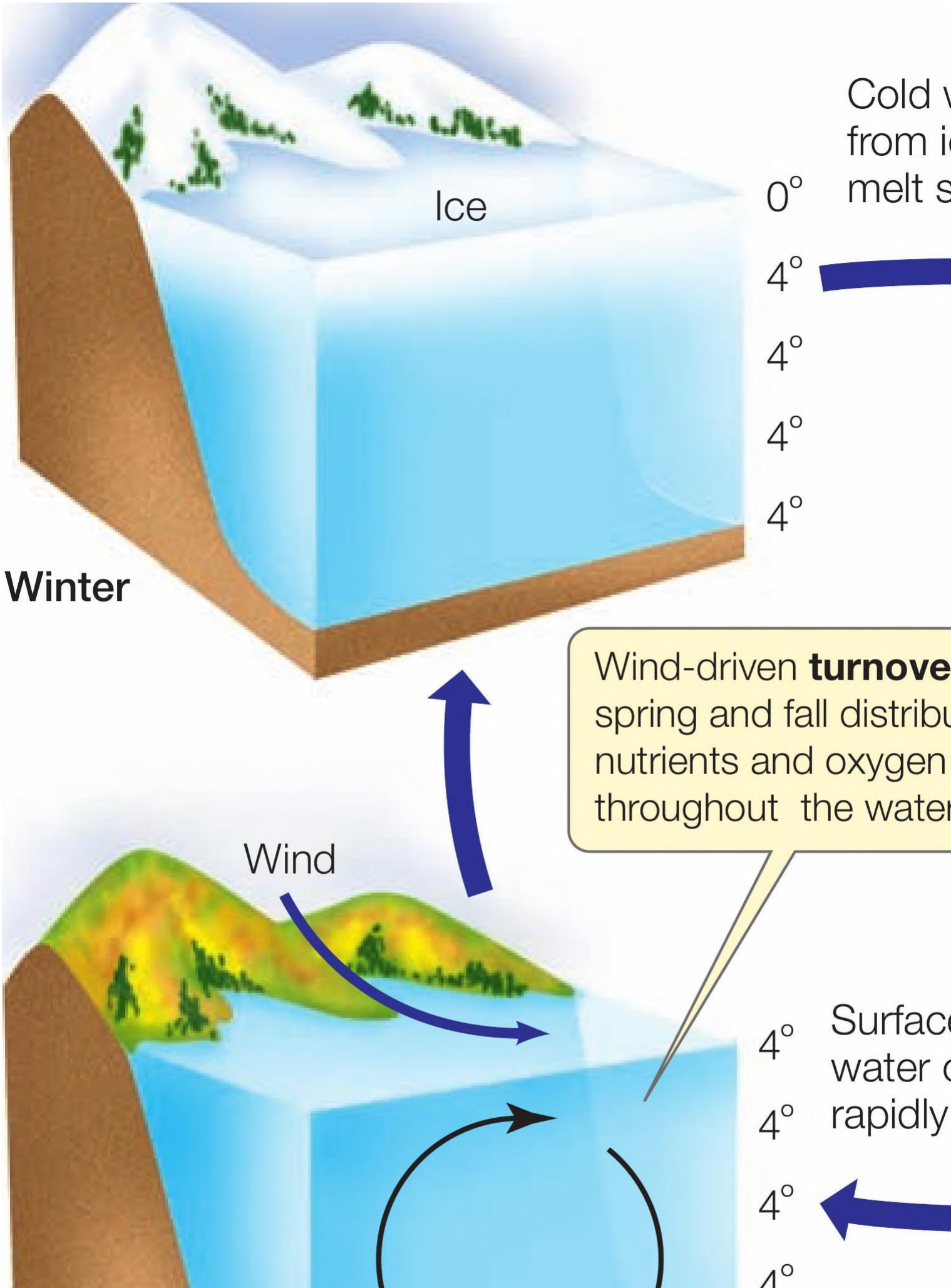
khoảng 10 km ở vĩ độ cao. Hầu hết sự lưu thông không khí toàn cầu diễn ra trong tầng đối lưu và hầu như toàn bộ hơi nước trong khí quyển đều được tìm thấy ở đó (Hình 58.6). Tầng bình lưu, kéo dài từ đỉnh tầng đối lưu lên tới độ cao khoảng 50 km so với bề mặt Trái đất, chứa rất ít hơi nước. Hầu hết vật chất đi vào tầng bình lưu từ vùng tầng đối lưu bao quanh xích đạo, nơi không khí được làm nóng bởi năng lượng mặt trời tăng lên độ cao (xem Phần 54.2). Tầng bình lưu chứa một lớp ozone (03) có tác dụng hấp thụ hầu hết các bức xạ cực tím có hại về mặt sinh học đi vào khí quyển. Trong nhiều thập kỷ qua, tầng ozone này đã bị phá hủy nghiêm trọng do các hoạt động của con người, đặc biệt là sự giải phóng rộng rãi chất fluorocarbon clo hóa (CFC), chẳng hạn như chất làm lạnh freon. CFC vẫn ổn định khi chúng bay lên tầng bình lưu, nơi chúng tương tác và phá vỡNó chứa lượng nitơ lớn nhất Trái đất cũng như một lượng lớn oxy. Khoảng 80% khối lượng của khí quyển nằm ở tầng thấp nhất, tầng đối lưu. Lớp này kéo dài lên trên từ bề mặt Trái đất khoảng 17 km ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, nhưng chỉ khoảng 10 km ở vĩ độ cao. Hầu hết sự lưu thông không khí toàn cầu diễn ra trong tầng đối lưu và hầu như toàn bộ hơi nước trong khí quyển đều được tìm thấy ở đó (Hình 58.6). Tầng bình lưu, kéo dài từ đỉnh tầng đối lưu lên tới độ cao khoảng 50 km so với bề mặt Trái đất, chứa rất ít hơi nước. Hầu hết vật chất đi vào tầng bình lưu từ vùng tầng đối lưu bao quanh xích đạo, nơi không khí được làm nóng bởi năng lượng mặt trời tăng lên độ cao (xem Phần 54.2). Tầng bình lưu chứa một lớp ozone (03) có tác dụng hấp thụ hầu hết các bức xạ cực tím có hại về mặt sinh học đi vào khí quyển. Trong nhiều thập kỷ qua, tầng ozone này đã bị phá hủy nghiêm trọng do các hoạt động của con người, đặc biệt là sự giải phóng rộng rãi chất fluorocarbon clo hóa (CFC), chẳng hạn như chất làm lạnh freon. CFC vẫn ổn định khi chúng bay lên tầng bình lưu, nơi chúng tương tác và phá vỡ


Heterotrophs
Detritus
Autotrophs (primary producers)
Microbes
Uptake
Respiration, decomposition
Atmosphere
Soil
Water
Sediments

1212 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái toàn cầu 58.6 Khí quyển Trái đất có hai lớp Tầng đối lưu và tầng bình lưu khác nhau về mô hình tuần hoàn, lượng hơi nước mà chúng chứa và lượng bức xạ cực tím mà chúng nhận được. CD bức xạ tia cực tím "O < 17 Một lớp ozone trong tầng bình lưu hấp thụ bức xạ cực tím và giữ cho phần lớn bức xạ đó không chiếu tới bề mặt Trái đất. Có một vùng khuếch tán hoặc trao đổi hẹp giữa hai lớp. sf Gần như toàn bộ hơi nước trong khí quyển được tìm thấy ở tầng đối lưu. phân tử ozon dưới sự có mặt của tia cực tím. Càng mất đi nhiều ozone thì càng có nhiều tia cực tím có thể chiếu tới bề mặt Trái đất. Sự gia tăng bức xạ cực tím có liên quan đến việc tăng tỷ lệ ung thư da, hình thành đục thủy tinh thể và thiệt hại mùa màng. Kể từ năm 1989, khi một hiệp ước toàn cầu được ban hành nhằm loại bỏ dần việc sản xuất CFC, nồng độ CFC trong khí quyển phần lớn đã ổn định hoặc giảm đi, và có bằng chứng đáng khích lệ từ cả các phép đo vệ tinh và trạm mặt đất cho thấy nồng độ ozone tầng bình lưu đang dần trở lại mức ban đầu. trạng thái bình thường. Bầu khí quyển điều hòa nhiệt độ tại và gần bề mặt Trái đất bằng cách giữ lại năng lượng nhiệt. Nếu Trái đất không có bầu khí quyển, nhiệt độ bề mặt trung bình của nó sẽ vào khoảng -18°C, thay vì +17°C thực tế. Carbon dioxide, metan (CH4), oxit nitơ (N20), hơi nước và một số loại khí khác trong khí quyển được gọi là khí nhà kính vì chúng trong suốt với ánh sáng mặt trời nhưng giữ lại nhiệt bức xạ từ bề mặt Trái đất trở lại không gian (Hình 58.7). Ozone, khi nó hiện diện ở tầng đối lưu chứ không phải ở tầng bình lưu, cũng hoạt động như một loại khí nhà kính. Như chúng ta sẽ thấy ở phần sau của chương này, các hoạt động của con người đang làm tăng nồng độ khí nhà kính trong khí quyển và những sự gia tăng đó đang làm thay đổi khí hậu. Bức xạ mặt trời phản xạ _ A _ Bức xạ phát ra Bức xạ mặt trời tới Phản xạ bởi các đám mây, sol khí và các khí khí quyển phản xạ bởi bề mặt Bị hấp thụ bởi khí quyển Hấp thụ bởi bề mặt Phát xạ bởi khí quyển Phát ra bởi các đám mây Khí nhà kính Nhiệt lượng nhạy cảm (đối lưu bốc hơi và dẫn truyền) thoát hơi nước â–² Trở lại , bức xạ Bức xạ bề mặt Bị hấp thụ bởi bề mặt 58.7 Năng lượng bức xạ Làm ấm hành tinh Năng lượng mặt trời đầu vào (mũi tên màu vàng) được bầu khí quyển và bề mặt Trái đất hấp thụ. Phần lớn năng lượng này được tỏa ra từ bề mặt Trái đất dưới dạng nhiệt (mũi tên màu cam). Phần lớn bức xạ này bị ngăn cản thoát trở lại không gian bởi các khí nhà kính trong khí quyển. Độ rộng của các mũi tên ở đây tỷ lệ thuận với kích thước của dòng năng lượng. Hi-iflS Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 58.1 Cân bằng bức xạ của Trái đất Lifel 0e.com/at58.1

Stratosphere
Horizontal
circulation
ere

58.2 Vật liệu di chuyển trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? 1213 Bề mặt trái đất bị ảnh hưởng bởi các quá trình địa chất chậm Khoảng một phần tư bề mặt Trái đất bao gồm đất liền trên mực nước biển. Bởi vì các quá trình địa chất di chuyển các nguyên tố qua khoáng chất và đất diễn ra rất chậm nên sự thay đổi theo khu vực và địa phương trong việc cung cấp các nguyên tố cụ thể ảnh hưởng lớn đến quá trình hệ sinh thái trên cạn. Gần như tất cả các loại đá nằm dưới các lục địa đều đã bị biến đổi ít nhất một lần thông qua một chu kỳ phức tạp của các quá trình kiến tạo mảng (xem Hình 25.3). Các quá trình vật lý và hóa học của phong hóa phá vỡ đá bề mặt thành đất. Loại đất trong một khu vực và các chất dinh dưỡng hóa học có trong đất được xác định phần lớn bởi lớp đá bên dưới hình thành nên đất, mặc dù khí hậu, địa hình, hệ sinh vật địa phương và khoảng thời gian mà quá trình hình thành đất diễn ra. tác động cũng ảnh hưởng đến bản chất của đất (xem Phần 36.3). Các nguyên tố hóa học trong đá được giải phóng do thời tiết và các quá trình sinh học nhất định; những nguyên tố này sau đó được đưa vào dung dịch thành các dòng suối và nước ngầm, cuối cùng vận chuyển chúng vào đại dương. Các đặc điểm cấu trúc của bề mặt đất ảnh hưởng đến tốc độ và hướng mà dòng gió và dòng nước có thể vận chuyển các yếu tố. Nước vận chuyển các nguyên tố giữa các ngăn. Nhiệt dung cao của nước và khả năng thay đổi trạng thái từ khí sang lỏng sang rắn ở nhiệt độ như trên Trái đất (xem Phần 2.4) có nghĩa là nó có thể di chuyển tự do giữa tất cả các ngăn, bao gồm cả sinh quyển. Nước là một dung môi mạnh có thể vận chuyển các vật chất trong dung dịch bên trong và giữa tất cả các thành phần của hệ sinh thái toàn cầu. NƯỚC TƯƠI Nước ngọt dạng lỏng của hệ sinh thái toàn cầu bao gồm suối, hồ và nước ngầm (nước chiếm không gian lỗ rỗng trong đá, cát và đất). Chỉ một phần nhỏ nước trên Trái đất tồn tại ở các hồ và suối tại bất kỳ thời điểm nào, nhưng vì nước di chuyển rất nhanh qua ngăn nước ngọt nên phần lớn nước trên Trái đất dành một thời gian ở đó. Một số chất dinh dưỡng khoáng chất xâm nhập vào nước ngọt từ khí quyển dưới dạng mưa, nhưng hầu hết được giải phóng khỏi đá do thời tiết. Chúng bị hòa tan và mang vào dòng suối bởi dòng chảy bề mặt hoặc bởi sự chuyển động của nước ngầm trong một quá trình gọi là xói mòn. Sau khi đi vào dòng suối, các chất dinh dưỡng khoáng thường được vận chuyển nhanh chóng vào hồ hoặc ra đại dương. DOANH THU TRONG HỒ Các chất dinh dưỡng trong hồ được hấp thụ và đưa vào cơ thể của các sinh vật sống ở đó. Những sinh vật này cuối cùng chết và chìm xuống đáy hồ, nơi các mô của chúng bị phân hủy bởi vi khuẩn, giải phóng chất dinh dưỡng nhưng tiêu thụ phần lớn oxy ở đáy nước. Do đó, vùng nước bề mặt của các hồ sâu nhanh chóng cạn kiệt chất dinh dưỡng trong khi vùng nước sâu hơn lại cạn kiệt oxy. Nước của hầu hết các hồ sâu ở vùng khí hậu ôn đới có chu kỳ luân chuyển hàng năm,chuyển động thẳng đứng của cột nước mang chất dinh dưỡng lên bề mặt và oxy đến vùng nước sâu hơn (Hình 58.8). Gió 58.8 Sự luân chuyển trong hồ ở vùng ôn đới Sự luân chuyển do gió vào mùa xuân và mùa thu, khi nước hồ có nhiệt độ tương đối đồng đều, cho phép chất dinh dưỡng và oxy phân bố đều trong cột nước của hồ. Cấu hình nhiệt độ thẳng đứng được trình bày ở đây là điển hình của các hồ ở vùng ôn đới có nước bề mặt đóng băng rắn vào mùa đông. Vào mùa hè, chất dinh dưỡng tích tụ trong làn nước đậm đặc mát mẻ dưới đáy hồ.

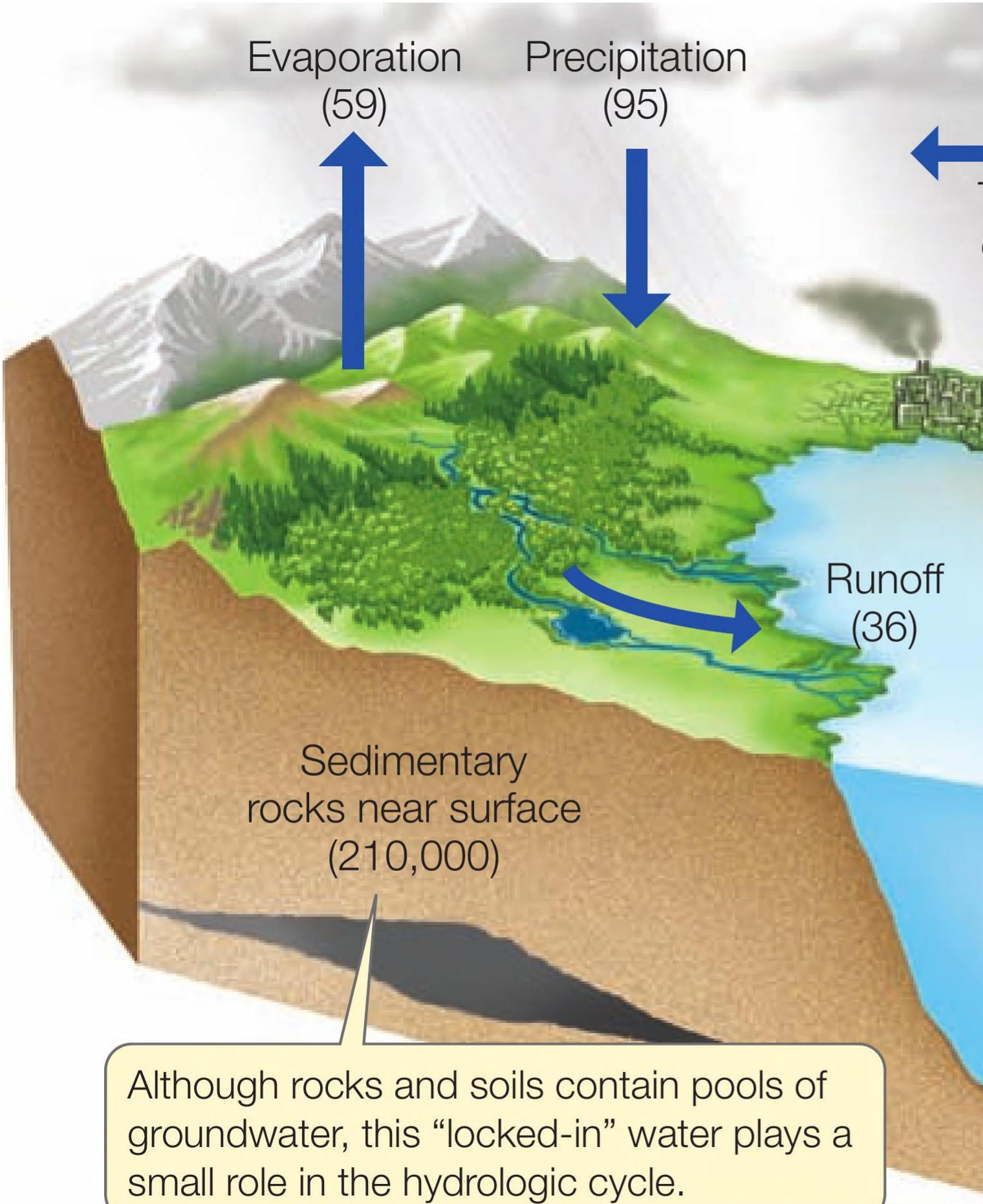

Ice
Winter
Cold w
from ic
melt s
0°
4°
4°
4°
4°
Wind-driven **turnove**
spring and fall distribu
nutrients and oxygen
throughout the water
Wind
Surfac
water c
rapidly
4°
4°
4°
4°

1214 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái toàn cầu Doanh thu phụ thuộc vào các tính chất vật lý độc đáo của nước. Nước lỏng đậm đặc nhất ở 4°C, cao hơn vài độ so với điểm đóng băng 0°C (tại thời điểm đó nó trở nên rắn và nổi). Trên 4°C, nước nở ra. Vì vậy, vào mùa đông, nước lỏng lạnh nhất trong hồ nằm ở bề mặt, thường ngay bên dưới một lớp băng, và vùng nước đậm đặc ở độ sâu vẫn ở mức 4°C. Vào mùa xuân, khi mặt trời làm tan băng và làm ấm nước mặt lên 4°C, đó là thời điểm mà mật độ nước đồng đều khắp hồ, và ngay cả những cơn gió nhẹ cũng sẽ dễ dàng trộn lẫn toàn bộ cột nước. Khi mùa xuân và mùa hè trôi qua, nước bề mặt vẫn ấm hơn và độ sâu của lớp nước ấm tăng dần. Tuy nhiên, có một độ sâu được xác định rõ ràng, được gọi là thermocline, tại đó nhiệt độ thay đổi đột ngột. Chỉ khi hồ đủ nông để nước ấm lên đến tận đáy thì nhiệt độ của vùng nước sâu nhất mới tăng lên trên 4°C. Một doanh thu khác xảy ra vào mùa thu khi quá trình này tự đảo ngược. Mặt hồ nguội đi cho đến khi nước ở đó đặc hơn nước ấm hơn bên dưới, lúc này nó chìm xuống và được thay thế bằng nước ấm hơn từ bên dưới. Một lần nữa, mật độ nước trở nên đồng đều và gió có thể trộn lẫn toàn bộ cột nước. Một quá trình tương tự góp phần hình thành vùng chết ở Vịnh Mexico được mô tả ở phần mở đầu của chương này, nhưng trong trường hợp đó, sự khác biệt về mật độ là do sự khác biệt về độ mặn chứ không phải do nhiệt độ. Nước ngọt ít đậm đặc hơn nước mặn nên khi nước ngọt giàu dinh dưỡng của sông Mississippi chảy vào Vịnh, nó không hòa lẫn với nước mặn mà nổi lên trên. Tảo chết chìm xuống đáy và sự phân hủy của vi khuẩn làm cạn kiệt lượng oxy sẵn có ở đó. Sự khác biệt về mật độ nước ngăn không cho oxy từ nước mặt hòa trộn với nước muối thiếu oxy bên dưới. 0SE0 Đi tới Media Clip 58.1 Theo dõi các vùng chết từ không gian Lifel 0e.com/mc58. 1 ĐẠI DƯƠNG Theo thời gian từ hàng trăm đến hàng nghìn năm, hầu hết vật chất luân chuyển trong hệ sinh thái toàn cầu đều kết thúc ở các đại dương, nơi chứa gần 97% lượng nước của Trái đất. Các đại dương rất lớn nhưng chúng chỉ trao đổi vật chất với khí quyển trên bề mặt của chúng, vì vậy chúng phản ứng rất chậm với những tác động từ khoang đó. Họ nhận vật liệu từ đất chủ yếu là dòng chảy từ sông. Ngoại trừ trên thềm lục địa - vùng nước biển nông bao quanh các vùng đất rộng lớn - nước biển hòa trộn chậm. Hầu hết các vật chất xâm nhập vào đại dương từ đất liền hoặc khí quyển dần dần chìm xuống đáy biển, nơi chúng có thể tồn tại hàng triệu năm, cho đến khi các quá trình kiến tạo mảng không liên tục nâng trầm tích đáy biển lên trên mực nước biển. Do đó, nồng độ chất dinh dưỡng khoáng trong hầu hết các vùng nước biển đều rất thấp (trừ khi hoạt động của con người đã thải vật liệu vào nước). Tuy nhiên, gần bờ biển của các lục địa,Gió ngoài khơi có thể đẩy vùng nước ấm hơn ra xa bờ, khiến nước lạnh từ đáy dâng lên và mang chất dinh dưỡng trở lại vùng nước mặt. Khu vực mà nước từ độ sâu dưới 50 mét dâng lên theo cách này được gọi là vùng nước dâng lên. Các vùng nước dâng cao hỗ trợ tỷ lệ sản xuất sơ cấp cao của thực vật phù du, từ đó hỗ trợ lượng dân số tiêu dùng dày đặc. Hầu hết các nghề cá lớn trên thế giới đều tập trung ở các vùng nước dâng. Ví dụ, vùng nước dâng ngoài khơi bờ biển Peru là nguồn cung cấp phần lớn cá cơm cho thế giới. Quần thể cá phong phú này hỗ trợ các cộng đồng chim biển rộng lớn, từ đó tạo ra số lượng khổng lồ guano hoặc phân, cung cấp cho Peru một nguyên liệu thô quan trọng để hỗ trợ ngành công nghiệp phân bón lớn. Hỏa hoạn là động lực chính của các yếu tố Mỗi năm 200 đến 400 triệu ha thảo nguyên, 5 đến 15 triệu ha rừng phương bắc và những diện tích nhỏ hơn của các quần xã sinh vật khác bắt lửa và cháy. Sét gây ra một số đám cháy này, nhưng con người bắt đầu hầu hết chúng để quản lý thảm thực vật (như khi họ chặt và đốt rừng để lấy đất trồng trọt). Ngọn lửa nhanh chóng tiêu thụ năng lượng được lưu trữ và giải phóng các nguyên tố hóa học từ thảm thực vật mà chúng đốt cháy. Một số chất dinh dưỡng, chẳng hạn như nitơ, dễ bị bốc hơi khi cháy. Nitơ đi vào khí quyển dưới dạng khói hoặc được đưa vào nước ngầm do mưa rơi trên mặt đất bị đốt cháy. Hỏa hoạn cũng thải ra một lượng lớn carbon vào khí quyển. Dòng carbon hàng năm trên toàn cầu vào khí quyển từ các vùng hoang mạc và cháy rừng ước tính khoảng 1,7 đến 4,1 petagram (1 pg = 1015 g hoặc 1012 kg). Đốt sinh khối (bao gồm đốt gỗ và rượu, cháy rừng và giải phóng mặt bằng, nhưng không đốt nhiên liệu hóa thạch) là nguyên nhân tạo ra khoảng 40% lượng C02 thải ra khí quyển hàng năm của Trái đất và góp phần tạo ra các khí nhà kính khác nữa. Các vụ cháy rừng quy mô lớn ở miền Tây và Đông Nam Hoa Kỳ có thể thải ra lượng C02 vào khí quyển nhiều bằng lượng khí CO2 mà các phương tiện cơ giới ở những khu vực đó thải ra trong cả năm. RECAP Các quá trình sinh học, địa chất và hóa học di chuyển vật chất bên trong và giữa các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu. “Làm thế nào để bầu khí quyển giữ nhiệt độ ở và gần bề mặt Trái đất ấm hơn so với khi không có nó? Xem trang 1211-1212 và Hình 58.7 â€¢ Mô tả quá trình luân chuyển ở một hồ vùng ôn đới vào mùa thu. Xem trang 1213-1214 và Hình 58.8 Như chúng ta đã học ở Chương 3 và 10, hầu hết năng lượng hóa học mà các nhà sản xuất sơ cấp chuyển đổi từ ánh sáng mặt

trời được lưu trữ trong các hợp chất chứa carbon. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét cách thức cacbon và các nguyên tố hóa học khác mà sinh vật sống yêu cầu luân chuyển qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu.Chu kỳ của các chất dinh dưỡng cụ thể trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? Mỗi nguyên tố hóa học mà sinh vật sử dụng với số lượng lớn đều có chu kỳ theo một cách riêng biệt thông qua quá trình trao đổi chất sinh học và

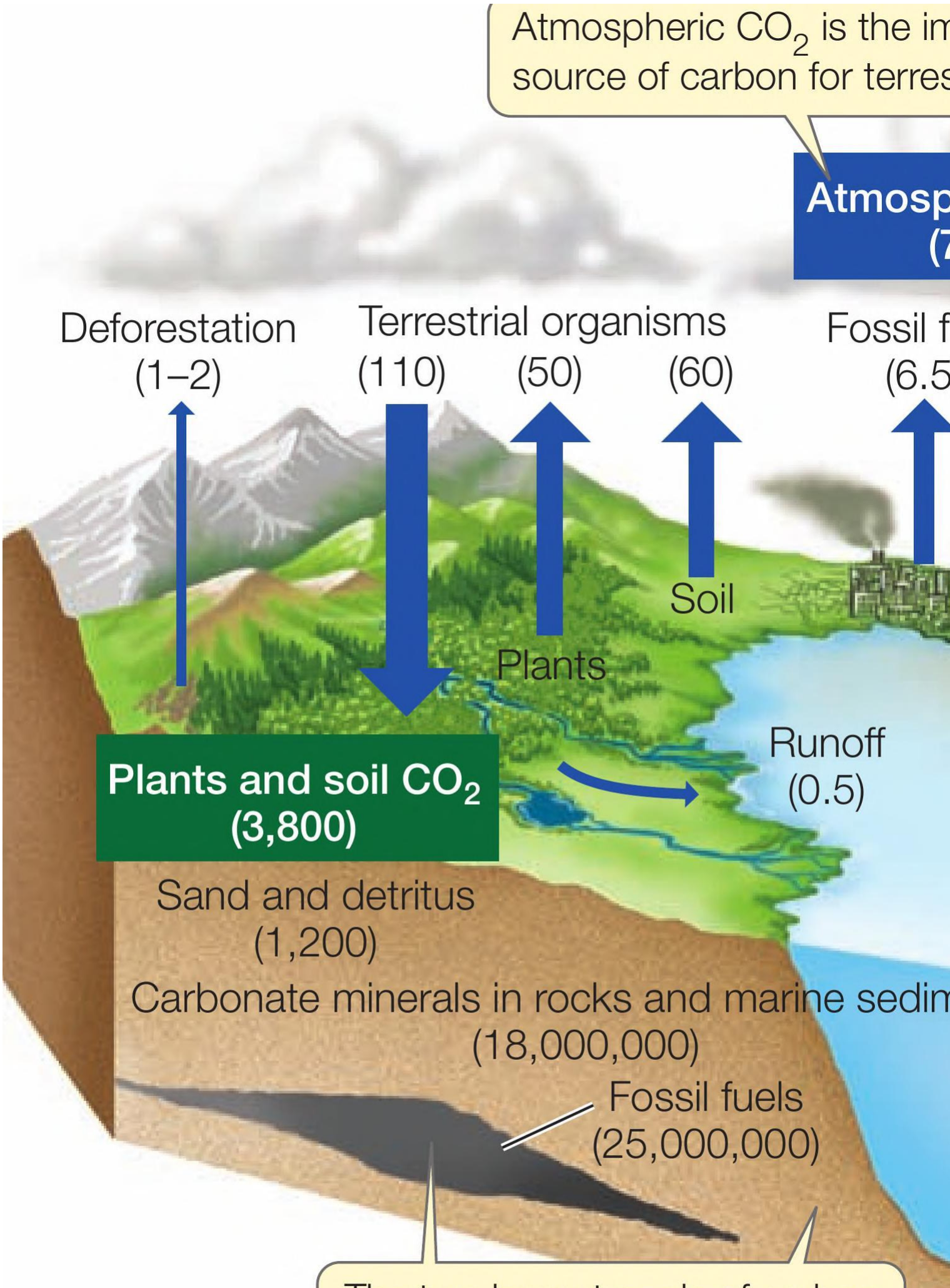
58.3 Các chất dinh dưỡng cụ thể chu trình như thế nào trong hệ sinh thái toàn cầu? 1215 Sự bay hơi (59) Lượng mưa (95) Sự bay hơi (319) Mặc dù đá và đất có chứa các vũng nước ngầm, nhưng nước "bị khóa trong" này đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn. 58.9 Chu trình thủy văn toàn cầu Như được mô tả trong Phần 2.4, các đặc tính độc đáo của nước rất cần thiết cho sự sống như chúng ta biết trên Trái đất. Các con số trong ngoặc đơn thể hiện lượng nước ước tính (được biểu thị dưới dạng exagram, một exagram bằng 1018 g hoặc 1015 kg) được giữ lại hoặc trao đổi hàng năm bởi các dòng (mũi tên) giữa các khu vực của hệ sinh thái toàn cầu. Độ rộng của mũi tên tỷ lệ thuận với kích thước của từ thông. nếu Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 58.2 Vòng đời thủy văn toàn cầu 0e.com/at58.2 các ngăn phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu. Bởi vì các quá trình địa chất, hóa học và sinh học đều quan trọng trong việc di chuyển vật chất xung quanh hành tinh, nên mô hình chuyển động của một nguyên tố được gọi là chu trình sinh địa hóa của nó. Bản chất của mỗi chu trình sinh địa hóa phụ thuộc vào tính chất vật lý và hóa học của nguyên tố đó cũng như cách thức nó được sinh vật sử dụng. Nước tuần hoàn nhanh chóng trong hệ sinh thái. Ngoài vai trò là một phần của hệ sinh thái toàn cầu, nơi tìm thấy các chất dinh dưỡng và là phương tiện vận chuyển các chất dinh dưỡng đó giữa các phần khác, bản thân nước còn là một vật chất. Vòng tuần hoàn nước trong hệ sinh thái trong chu trình thủy văn toàn cầu (Hình 58.9). Năng lượng từ mặt trời thúc đẩy chu trình thủy văn, hấp thụ nước bằng cách bốc hơi từ các bề mặt rộng lớn của đại dương. Chu trình này hoạt động vì lượng nước bốc hơi từ bề mặt đại dương nhiều hơn lượng nước quay trở lại đại dương dưới dạng mưa. Trên đất liền, nước bốc hơi từ đất, hồ, sông và được hấp thụ từ lá cây bằng quá trình thoát hơi nước. Tuy nhiên, tổng lượng bốc hơi và thoát ra từ bề mặt trái đất ít hơn lượng rơi xuống chúng dưới dạng mưa. Lượng mưa dư thừa trên mặt đất cuối cùng sẽ quay trở lại đại dương thông qua các dòng suối, dòng chảy ven biển và dòng nước ngầm. Hơn một nửa lượng nước này được đưa trở lại đại dương bởi bốn con sông lớn nhất Trái đất: Amazon ở Nam Mỹ, sông Nile ở Châu Phi, sông Mississippi ở Bắc Mỹ và sông Dương Tử ở Châu Á. Mặc dù có thể tích tương đối nhỏ nhưng sông đóng vai trò không cân xứng trong chu trình thủy văn vì thời gian lưu trú trung bình của phân tử nước trong sông chỉ là vài năm. Để so sánh, thời gian cư trú trung bình của một phân tử nước trong hồ dao động từ vài năm đến hàng thế kỷ. Hồ càng lớn. thời gian cư trú càng dài; Ví dụ, thời gian lưu trú của nước ở phần trên cùng của hồ Superior là 1.500 đến 2.000 năm và nước ở đáy hồ khổng lồ này không bao giờ quay vòng. Trong đại dương, thời gian cư trú trung bình của một phân tử nước là khoảng 3.000 năm. Các vũng nước khác bao gồm sông băng (có thời gian cư trú từ 20-100 năm),tuyết phủ theo mùa (vài tháng) và độ ẩm của đất (1-2 tháng). Thời gian lưu trú trung bình của nước trong cơ thể sinh vật đặc biệt ngắn, trung bình chỉ dưới một tuần. Mặc dù một lượng lớn nước ngầm có trong các bể ngầm gọi là tầng ngậm nước, lượng nước này có thời gian cư trú lâu dài dưới lòng đất và chỉ đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn. Tuy nhiên, ở một số nơi, tầng ngậm nước đang bị cạn kiệt do con người đang sử dụng nước ngầm nhanh hơn mức có thể thay thế, chủ yếu bằng cách bơm nước để tưới tiêu. Phần lớn nước ngầm đang được sử dụng ngày nay ở Bắc bán cầu được lắng đọng trong kỷ băng hà gần đây nhất, khi lượng mưa trong khu vực lớn hơn nhiều so với hiện nay. Việc sử dụng nguồn nước ngầm này để tưới tiêu và các mục đích khác đã làm tăng dòng nước chảy ra đại dương và góp phần làm mực nước biển dâng cao trong thế kỷ qua. Những ảnh hưởng của việc cạn kiệt nguồn nước ngầm đã được cảm nhận rõ ràng. Ở đồng bằng Hoa Bắc, sự cạn kiệt của tầng ngậm nước nông đang buộc người dân phải đào giếng sâu hơn 1.000 mét để lấy nước ngầm. Trên toàn thế giới, hơn 1 tỷ người không được tiếp cận với nước uống an toàn. Nếu mô hình tiêu thụ nước hiện tại tiếp tục diễn ra thì đến năm 2025, ít nhất 48% dân số thế giới hiện nay sẽ sống ở những khu vực không có đủ nguồn cung cấp nước. Tuy nhiên, mức tiêu thụ nước bình quân đầu người ở Hoa Kỳ và Châu Âu đang giảm do việc sử dụng các thiết bị gia dụng tiết kiệm nước ngày càng tăng cũng như việc thực hiện các quy định mới hạn chế sử dụng nước. Nếu xu hướng này tiếp tục, lượng nước sử dụng toàn cầu vào năm 2025 có thể thấp hơn hiện nay, mặc dù dân số vẫn tiếp tục tăng.mức tiêu thụ nước bình quân đầu người ở Hoa Kỳ và Châu Âu đang giảm do việc sử dụng các

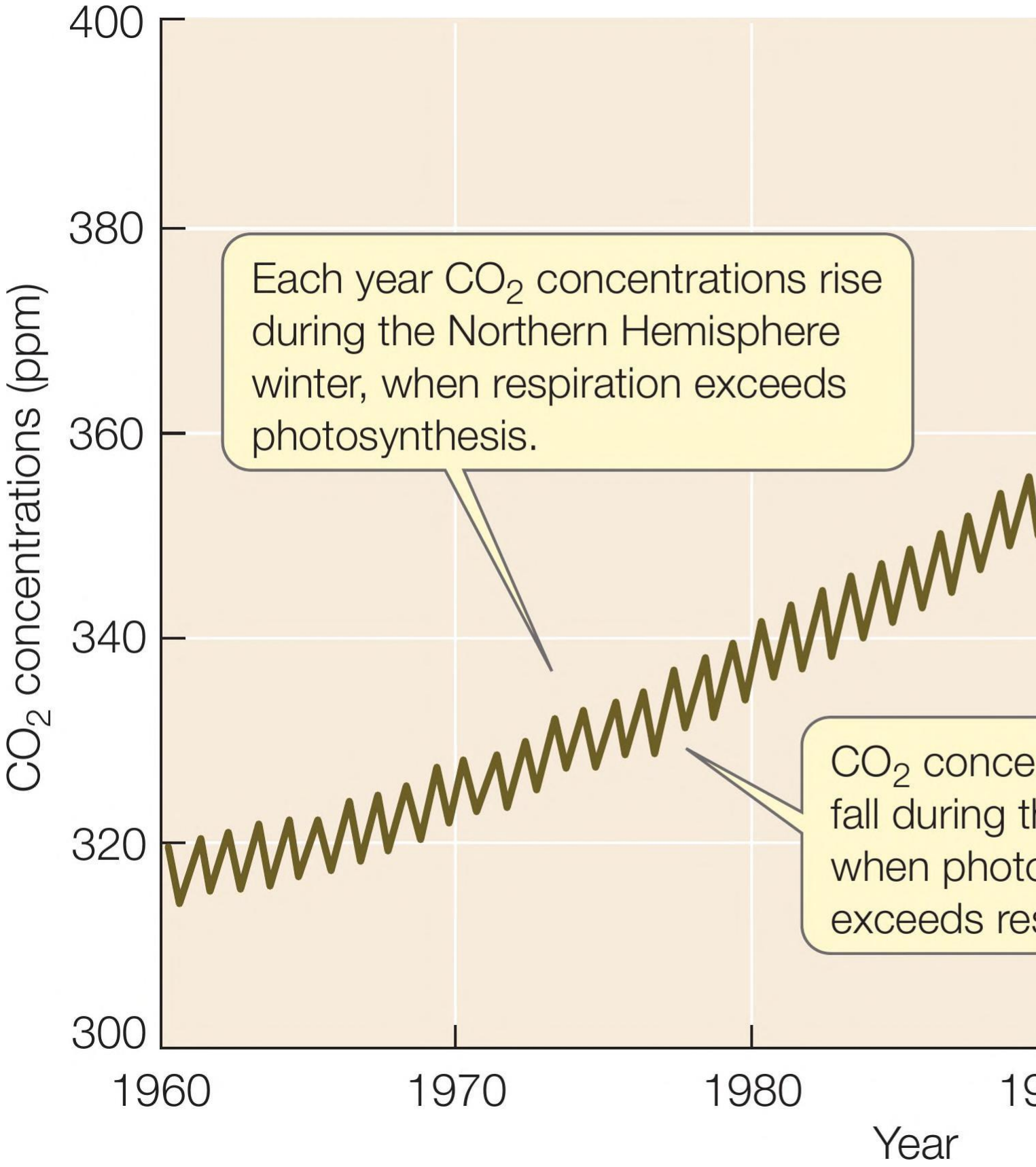
thiết bị gia dụng tiết kiệm nước ngày càng tăng cũng như việc thực hiện các quy định mới hạn chế sử dụng nước. Nếu xu hướng này tiếp tục, lượng nước sử dụng toàn cầu vào năm 2025 có thể thấp hơn hiện nay, mặc dù dân số vẫn tiếp tục tăng.mức tiêu thụ nước bình quân đầu người ở Hoa Kỳ và Châu Âu đang giảm do việc sử dụng các thiết bị gia dụng tiết kiệm nước ngày càng tăng cũng như việc thực hiện các quy định mới hạn chế sử dụng nước. Nếu xu hướng này tiếp tục, lượng nước sử dụng toàn cầu vào năm 2025 có thể thấp hơn hiện nay, mặc dù dân số vẫn tiếp tục tăng.



Although rocks and soils contain pools of groundwater, this “locked-in” water plays a small role in the hydrologic cycle.

1216 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái Toàn cầu 58.10 Chu trình Carbon Toàn cầu Carbon là cơ sở của các phân tử hữu cơ cần thiết cho sự sống. Các con số trong ngoặc đơn thể hiện lượng carbon tính bằng petagram (1 pg = 1015 g hoặc 1012 kg) được giữ lại hoặc trao đổi hàng năm bởi các dòng (mũi tên) giữa các khu vực của hệ sinh thái toàn cầu. Độ rộng của mũi tên tỷ lệ thuận với kích thước của từ thông. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 58.3 Chu trình cacbon toàn cầu 5 Lifel 0e.com/at58.3 Chu trình cacbon đã bị thay đổi bởi các hoạt động của con người Như được mô tả trong Phần một của cuốn sách này, tất cả các đại phân tử quan trọng tạo nên sinh vật sống đều chứa cacbon và phần lớn năng lượng mà sinh vật sử dụng để cung cấp năng lượng cho các hoạt động trao đổi chất của chúng được lưu trữ trong các hợp chất (hữu cơ) chứa carbon. Carbon trong khí quyển, ở dạng C02, được các sinh vật tự dưỡng hấp thụ và kết hợp thành các phân tử hữu cơ bằng quá trình quang hợp. Tất cả các sinh vật dị dưỡng đều thu được carbon bằng cách tiêu thụ các sinh vật tự dưỡng hoặc các sinh vật dị dưỡng khác, phần còn lại hoặc chất thải của chúng. Trên đất liền, các quá trình sinh học di chuyển carbon trực tiếp giữa các sinh vật và khí quyển khi các sinh vật trên cạn hấp thụ carbon trong quá trình quang hợp và trả lại carbon vào khí quyển thông qua quá trình hô hấp và trao đổi chất. Ngược lại, carbon dioxide di chuyển vào nước biển từ khí quyển chủ yếu bằng cách khuếch tán đơn giản trên bề mặt đại dương; C02 hòa tan này là nguồn carbon được sử dụng bởi các nhà sản xuất sơ cấp ở biển (Hình 58.10). Tuy nhiên, ngay cả khi gộp lại với nhau, lượng carbon trong khí quyển, trong đất, trong các sinh vật sống và chết vẫn bị giảm đi so với lượng carbon khổng lồ được lưu trữ trong đá trên cạn, trong nhiên liệu hóa thạch, trong trầm tích biển và trong nước biển ở dạng của ion cacbonat (C03-2) hoặc ion bicarbonate (HC03~). Vào thời xa xưa, một lượng carbon đã bị loại bỏ khỏi chu trình hoạt động khi các sinh vật chết với số lượng lớn và bị chôn vùi trong các lớp trầm tích thiếu oxy. Trong những môi trường kỵ khí như vậy, không có sinh vật ăn mảnh vụn để khử cacbon hữu cơ thành C02, các phân tử hữu cơ tích tụ và cuối cùng được chuyển thành các mỏ dầu, khí tự nhiên, than đá hoặc than bùn. Con người đã phát hiện và sử dụng những nhiên liệu hóa thạch này với tốc độ ngày càng tăng trong suốt 150 năm qua. Kết quả là, C02, một trong những sản phẩm cuối cùng của quá trình đốt nhiên liệu hóa thạch, đang được thải vào bầu khí quyển ngày nay nhanh hơn tốc độ hòa tan trong đại dương hoặc được đưa vào sinh khối trên mặt đất (Hình 58.1 1). Dựa trên nhiều tính toán khác nhau, các nhà khoa học khí quyển ước tính rằng C02 trong khí quyển là nguồn cung cấp carbon trực tiếp cho các sinh vật trên cạn. Hai bể chứa carbon lớn nhất là các khoáng chất chứa carbon trong đá (bao gồm cả nhiên liệu hóa thạch)... trước Cách mạng Công nghiệp, nồng độ C02 trong bầu khí quyển Trái đất có lẽ là khoảng 265 phần triệu. Ngày nay nó là 392 phần triệu, thể hiện tốc độ tăng nhanh hơn 10 lần so với bất kỳ thời điểm nào khác trong hàng triệu năm.TẤT CẢ CÁC CARBON ĐÃ ĐI ĐÂU? Chưa đến một nửa lượng C02 được thải vào khí quyển do các hoạt động của con người vẫn còn ở mức 58.11 Nồng độ C02 trong khí quyển đang gia tăng Nồng độ carbon dioxide, được biểu thị bằng phần triệu theo thể tích không khí khô, đã được ghi nhận từ năm 1960 trên đỉnh Mauna Loa, Hawaii, cho đến nay từ hầu hết các nguồn phát thải C02 do con người tạo ra. Mặc dù nồng độ thay đổi theo mùa nhưng xu hướng vẫn tăng lên.

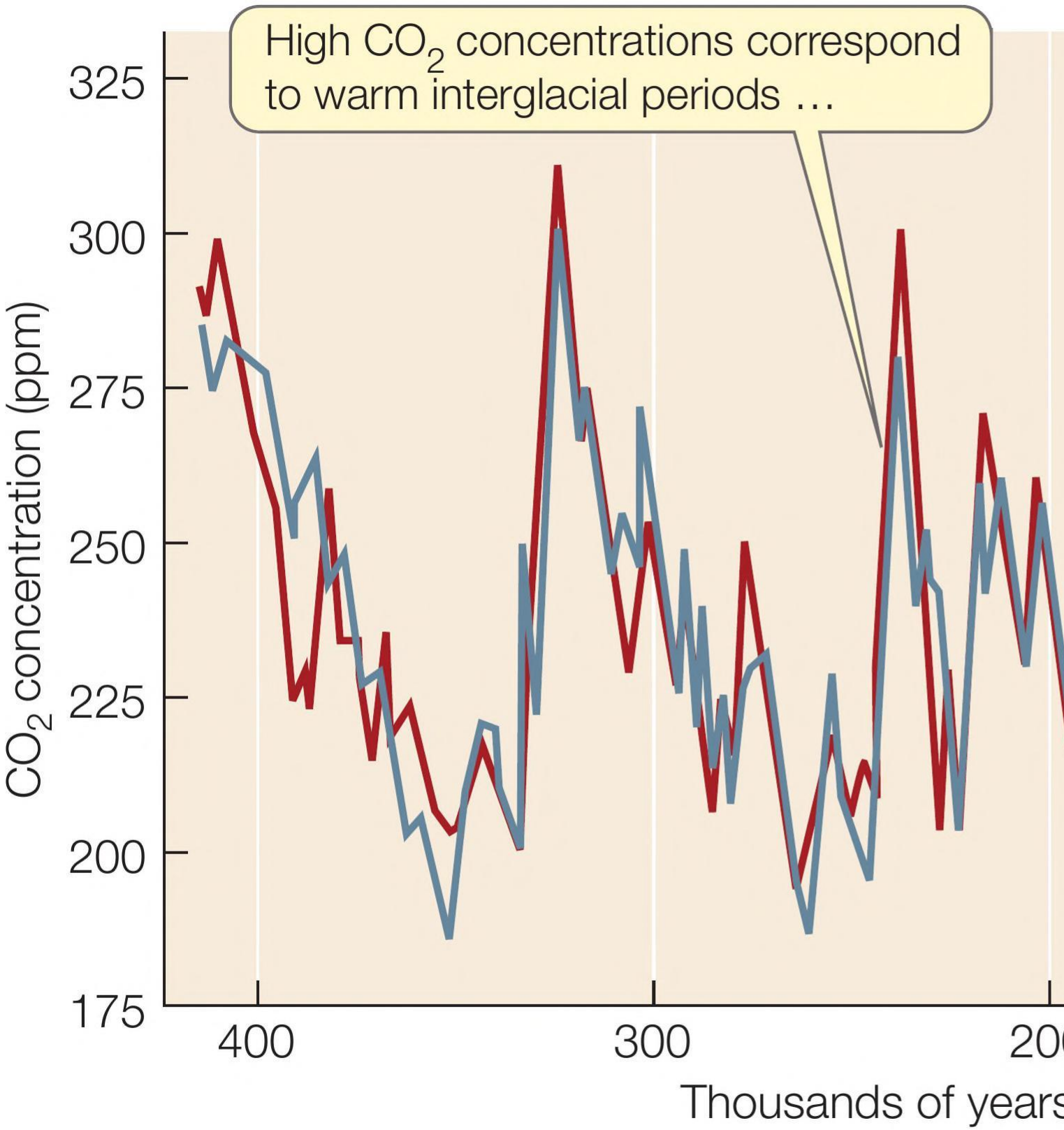

Atmospheric CO_2 is the im
source of carbon for terres
Atmosp
(7
Deforestation
(1–2)
Terrestrial organisms
(110)
(50)
(60)
Fossil f
(6.5
Soil
Plants
Runoff
(0.5)
Plants and soil CO_2
(3,800)
Sand and detritus
(1,200)
Carbonate minerals in rocks and marine sedim
(18,000,000)
Fossil fuels
(25,000,000)



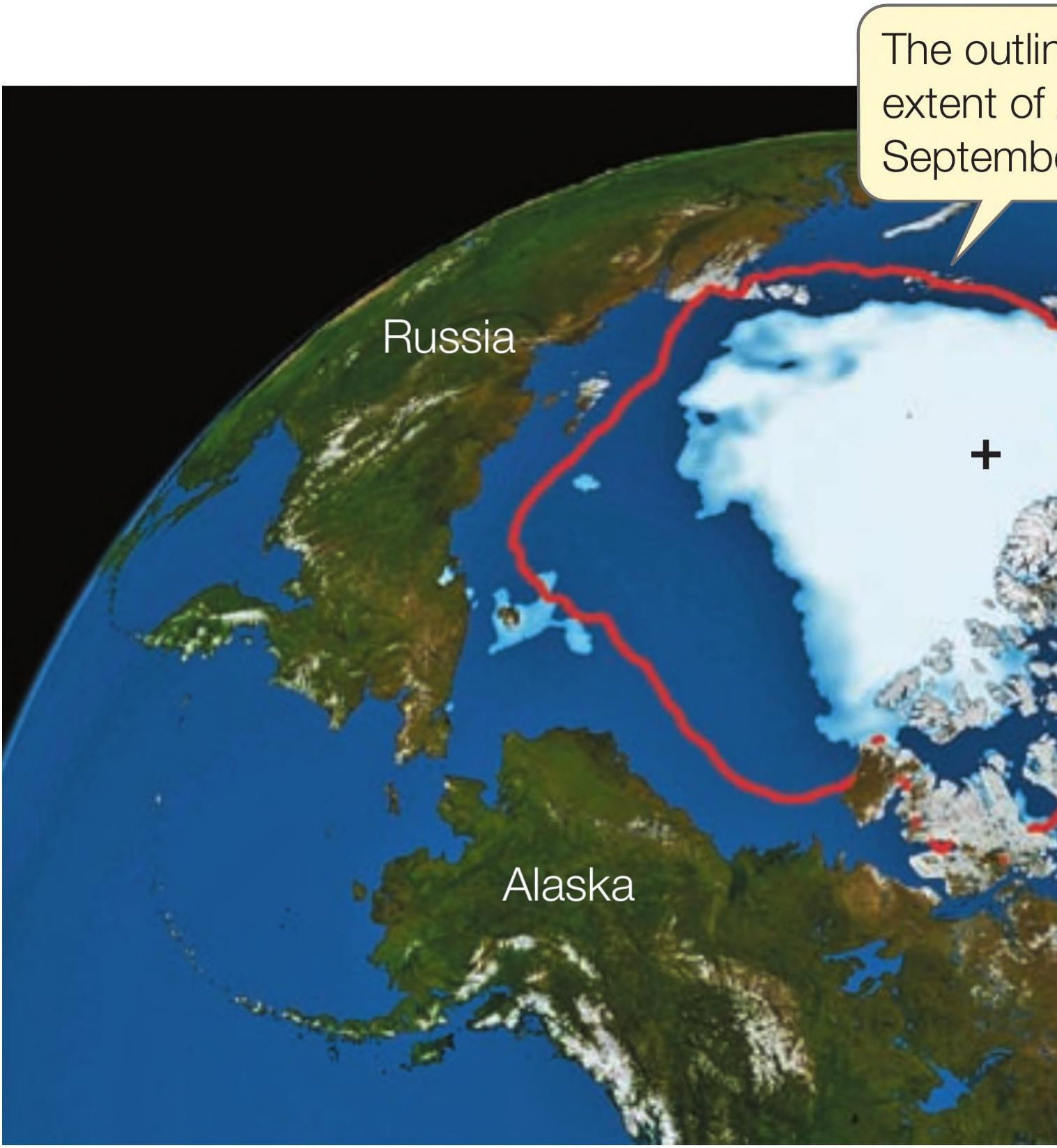
58.3 Các chất dinh dưỡng cụ thể chu trình như thế nào trong hệ sinh thái toàn cầu? 1217 58,12 Nồng độ C02 trong khí quyển cao hơn Tương quan với Nhiệt độ ấm hơn Nồng độ C02 trong khí quyển (được đo bằng bọt khí bị mắc kẹt trong băng ở Nam Cực) thay đổi theo nhiệt độ trên Nam Cực (ước tính bằng kỹ thuật được gọi

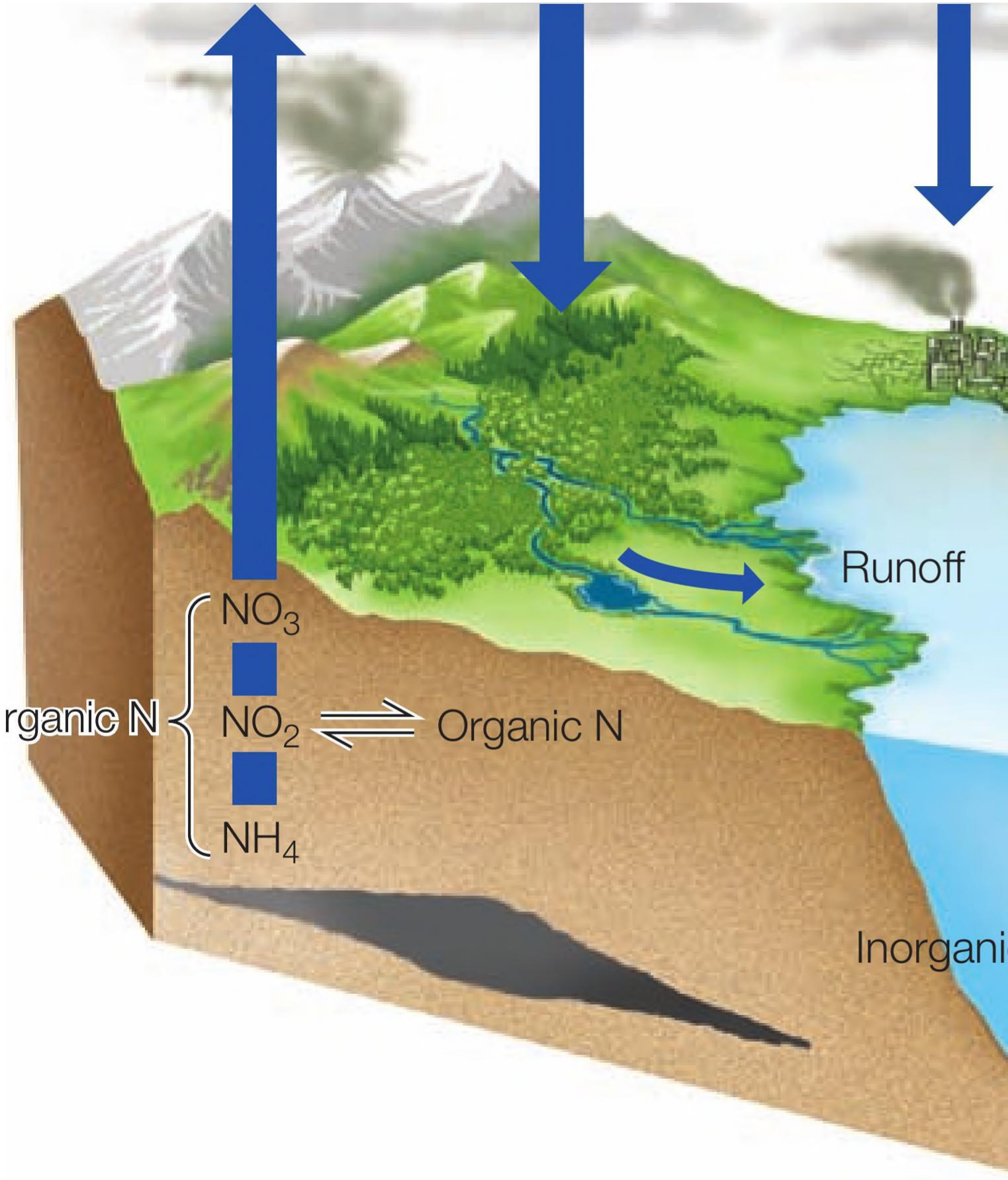
là phân tích đồng vị oxy). khí quyển. Phần còn lại của C02 sẽ đi đâu? Phần lớn nó được hòa tan trong đại dương ở dạng vô cơ. Qua nhiều thập kỷ đến nhiều thế kỷ, các đại dương, nơi chứa lượng carbon nhiều gấp 50 lần so với khí quyển, sẽ quyết định nồng độ C02 trong khí quyển. Tốc độ C02 khuếch tán từ khí quyển vào đại dương phụ thuộc một phần vào quá trình quang hợp của thực vật phù du ở vùng nước bề mặt. Những sinh vật này loại bỏ C02 hòa tan khỏi nước, do đó làm tăng tốc độ hấp thụ C02 trong khí quyển bởi nước mặt. Ngoài ra, nhiều sinh vật biển (bao gồm trai, sò, san hô và sinh vật phù du) kết hợp carbon trong vỏ và các cấu trúc khác dưới dạng canxi cacbonat (CaC03), được tổng hợp bằng cách kết hợp các ion bicarbonate (HC03~) và ion canxi. (Ca2+) hòa tan trong nước biển. Khi những sinh vật này chết đi, những lớp vỏ đó và lượng carbon bám vào chúng sẽ chìm xuống đáy đại dương. Các đại dương ngày nay hấp thụ 20 đến 25 triệu tấn C02 từ khí quyển mỗi ngày - nhiều hơn bất kỳ thời điểm nào trong 20 triệu năm qua. Kết quả là nước gần bề mặt đại dương ngày càng có tính axit hơn. Khi nồng độ C02 trong khí quyển tăng lên, nhiều khí khuếch tán vào nước ở bề mặt đại dương, nơi nó phản ứng với nước tạo thành axit cacbonic (H2C03). Khi nồng độ axit cacbonic tăng lên, độ pH của nước biển giảm xuống. Sự gia tăng độ axit này có thể có tác động tiêu cực đến nhiều sinh vật biển, đặc biệt là san hô. Sự kết hợp giữa việc giảm độ pH và tăng nhiệt độ nước mà san hô tiếp xúc sẽ giết chết loài tảo cộng sinh, "tẩy trắng" của chúng. san hô và giết chết chúng (xem Hình 27.21). Bởi vì rất nhiều loài rạn san hô khác phụ thuộc vào san hô và cấu trúc mà chúng cung cấp nên toàn bộ quần thể rạn san hô có thể sụp đổ nếu san hô không phát triển mạnh. Quá trình quang hợp của thảm thực vật trên cạn, chủ yếu ở rừng và thảo nguyên, thường hấp thụ cùng một lượng carbon được giải phóng bởi quá trình trao đổi chất trên cạn - khoảng một nửa trong số đó được giải phóng bởi thực vật và một nửa bởi vi khuẩn trong đất phân hủy mảnh vụn thực vật. Mức tiêu thụ C02 do quang hợp hiện vượt quá mức sản xuất C02 trong quá trình trao đổi chất, điều đó có nghĩa là thảm thực vật trên cạn của Trái đất đang lưu trữ carbon mà lẽ ra sẽ làm tăng nồng độ C02 trong khí quyển - nhưng chúng ta không thể tin tưởng vào thảm thực vật trên cạn sẽ lưu trữ lượng lớn lượng dư thừa này. C02 mà hoạt động của con người tạo ra. Hơn nữa, khí hậu nóng lên (một kết quả khác của việc tăng nồng độ C02 trong khí quyển, như chúng ta sẽ thấy tiếp theo) làm tăng quá trình trao đổi chất ở thực vật và do đó có khả năng làm tăng dòng C02 từ thực vật vào khí quyển.Khí quyển C02 VÀ BIẾN ĐỔI KHÍ HẬU TOÀN CẦU Carbon dioxide là một loại khí nhà kính, vì vậy chúng ta mong đợi sự gia tăng nồng độ C02 trong khí quyển sẽ làm tăng nhiệt độ trên bề mặt Trái đất. Chúng ta có bằng chứng gì cho thấy điều này đang xảy ra? Các phép đo lượng khí trong không khí bị mắc kẹt ở các chỏm băng ở Nam Cực và Greenland cho thấy nồng độ C02 trong khí quyển cao hơn khi Trái đất ấm hơn và thấp hơn khi nhiệt độ mát hơn (Hình 58.1 2). Ví dụ, nồng độ C02 trong khí quyển rất thấp trong thời kỳ băng hà gần đây nhất, khoảng 30.000 đến 15.000 năm trước, khi nhiệt độ được cho là lạnh hơn nhiều so với hiện nay. Ngược lại, trong khoảng thời gian ấm áp cách đây 5.000 năm, nồng độ C02 trong khí quyển có thể cao hơn một chút so với ngày nay. Khí hậu và hệ sinh thái toàn cầu sẽ thay đổi như thế nào để ứng phó với sự nóng lên nhanh chóng này là một chủ đề đang được nghiên cứu kỹ lưỡng. Các mô hình máy tính phức tạp của hệ sinh thái toàn cầu chỉ ra rằng việc tăng gấp đôi nồng độ C02 trong khí quyển ngày nay sẽ làm tăng nhiệt độ trung bình hàng năm trên toàn thế giới và có thể dẫn đến hạn hán ở các khu vực trung tâm của các lục địa nhưng sẽ làm tăng lượng mưa ở các khu vực ven biển. Sự nóng lên toàn cầu đã dẫn đến sự thu hẹp băng ở biển Bắc Cực (Hình 58.1 3). Năm vùng băng biển Bắc Cực nhỏ nhất từng đo được đã được ghi nhận trong sáu năm qua; tổng diện tích băng biển Bắc Cực đang giảm từ 3,5 đến 12% mỗi thập kỷ. Dựa trên các mô hình khí hậu khoa học, nếu băng hà tiếp tục tan và nhiệt độ tiếp tục tăng, mực nước biển sẽ dâng cao (do cả sự giãn nở nhiệt của nước biển và sự bổ sung nước tan băng), làm tăng khả năng xảy ra lũ lụt cho các thành phố ven biển và đất nông nghiệp. . Sự nóng lên của khí hậu toàn cầu đang có tác động sâu sắc đến sự phân bố và độ phong phú của các loài và do đó đến sự tương tác giữa các loài. Một ví dụ rõ ràng là sự gia tăng mức độ nghiêm trọng của sự xâm nhập của côn trùng ở một số cộng đồng rừng ôn đới. Cây thông ở một số khu rừng ôn đới bị bọ cánh cứng tấn công, chúng mang theo một loại nấm cộng sinh lây nhiễm vào cây và giúp bọ hung vượt qua cây. phòng thủ (xem Hình 56.9). Ở Colorado, mùa đông lạnh giánồng độ C02 trong khí quyển có thể cao hơn một chút so với hiện nay. Khí hậu và hệ sinh thái toàn cầu sẽ thay đổi như thế nào để ứng phó với sự nóng lên nhanh chóng này là một chủ đề đang được nghiên cứu kỹ lưỡng. Các mô hình máy tính phức tạp của hệ sinh thái toàn cầu chỉ ra rằng việc tăng gấp đôi nồng độ C02 trong khí quyển ngày nay sẽ làm tăng nhiệt độ trung bình hàng năm trên toàn thế giới và có thể dẫn đến hạn hán ở các khu vực trung tâm của các lục địa nhưng sẽ làm tăng lượng mưa ở các khu vực ven

biển. Sự nóng lên toàn cầu đã dẫn đến sự thu hẹp băng ở biển Bắc Cực (Hình 58.1 3). Năm vùng băng biển Bắc Cực nhỏ nhất từng đo được đã được ghi nhận trong sáu năm qua; tổng diện tích băng biển Bắc Cực đang giảm từ 3,5 đến 12% mỗi thập kỷ. Dựa trên các mô hình khí hậu khoa học, nếu băng hà tiếp tục tan và nhiệt độ tiếp tục tăng, mực nước biển sẽ dâng cao (do cả sự giãn nở nhiệt của nước biển và sự bổ sung nước tan băng), làm tăng khả năng xảy ra lũ lụt cho các thành phố ven biển và đất nông nghiệp. . Sự nóng lên của khí hậu toàn cầu đang có tác động sâu sắc đến sự phân bố và độ phong phú của các loài và do đó đến sự tương tác giữa các loài. Một ví dụ rõ ràng là sự gia tăng mức độ nghiêm trọng của sự xâm nhập của côn trùng ở một số cộng đồng rừng ôn đới. Cây thông ở một số khu rừng ôn đới bị bọ cánh cứng tấn công, chúng mang theo một loại nấm cộng sinh lây nhiễm vào cây và giúp bọ hung vượt qua cây. phòng thủ (xem Hình 56.9). Ở Colorado, mùa đông lạnh giánồng độ C02 trong khí quyển có thể cao hơn một chút so với hiện nay. Khí hậu và hệ sinh thái toàn cầu sẽ thay đổi như thế nào để ứng phó với sự nóng lên nhanh chóng này là một chủ đề đang được nghiên cứu kỹ lưỡng. Các mô hình máy tính phức tạp của hệ sinh thái toàn cầu chỉ ra rằng việc tăng gấp đôi nồng độ C02 trong khí quyển ngày nay sẽ làm tăng nhiệt độ trung bình hàng năm trên toàn thế giới và có thể dẫn đến hạn hán ở các khu vực trung tâm của các lục địa nhưng sẽ làm tăng lượng mưa ở các khu vực ven biển. Sự nóng lên toàn cầu đã dẫn đến sự thu hẹp băng ở biển Bắc Cực (Hình 58.1 3). Năm vùng băng biển Bắc Cực nhỏ nhất từng đo được đã được ghi nhận trong sáu năm qua; tổng diện tích băng biển Bắc Cực đang giảm từ 3,5 đến 12% mỗi thập kỷ. Dựa trên các mô hình khí hậu khoa học, nếu băng hà tiếp tục tan và nhiệt độ tiếp tục tăng, mực nước biển sẽ dâng cao (do cả sự giãn nở nhiệt của nước biển và sự bổ sung nước tan băng), làm tăng khả năng xảy ra lũ lụt cho các thành phố ven biển và đất nông nghiệp. . Sự nóng lên của khí hậu toàn cầu đang có tác động sâu sắc đến sự phân bố và độ phong phú của các loài và do đó đến sự tương tác giữa các loài. Một ví dụ rõ ràng là sự gia tăng mức độ nghiêm trọng của sự xâm nhập của côn trùng ở một số cộng đồng rừng ôn đới. Cây thông ở một số khu rừng ôn đới bị bọ cánh cứng tấn công, chúng mang theo một loại nấm cộng sinh lây nhiễm vào cây và giúp bọ hung vượt qua cây. phòng thủ (xem Hình 56.9). Ở Colorado, mùa đông lạnh giáỞ Colorado, mùa đông lạnh giáỞ Colorado, mùa đông lạnh giá


High CO_2 concentrations correspond to warm interglacial periods …
325
300
275
250
225
200
175
CO_2 concentration (ppm)
400
300
Thousands of years

1218 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái Toàn cầu 58.13 Các chỏm băng đang co lại Một hình ảnh vệ tinh của NASA cho thấy phạm vi của băng biển Bắc Cực (màu trắng sáng) vào ngày 16 tháng 9 năm 2012. Biểu tượng dấu cộng đánh dấu Bắc Cực địa lý. Phạm vi của chỏm băng năm 2012 chỉ bằng khoảng một nửa so với mức trung bình ngày 16 tháng 9 trong những năm 1979-2000. về mặt lịch sử đã hạn chế khả năng giết chết nhiều cây của loài bọ này. Tuy nhiên, vào năm 2008, Colorado đã trải qua một đợt bùng phát bọ thông núi phá hủy hơn 400.000 ha (1 triệu mẫu Anh) cây cối. Việc không có thời gian kéo dài nhiệt độ dưới 0 trong mùa đông trước đã cho phép một số lượng lớn bọ cánh cứng sống sót qua mùa đông. Chu trình nitơ phụ thuộc vào cả quá trình sinh học và phi sinh học. Khí nitơ là loại khí có nhiều nhất trong khí quyển Trái đất, nhưng hầu hết các sinh vật không thể sử dụng nitơ ở dạng khí. Chỉ một số loài vi sinh vật có thể chuyển đổi N2 trong khí quyển thành các dạng như amoniac và nitrat mà thực vật có thể sử dụng được, một quá trình được gọi là cố định đạm (xem Hình 36.10). Các vi sinh vật khác thực hiện quá trình khử nitrat, quá trình chính loại bỏ nitơ khỏi sinh quyển và đưa nó trở lại khí quyển dưới dạng N2. Nói chung quá trình xử lý nitơ bằng vi sinh vật này chiếm khoảng 95% tổng lượng nitơ tự nhiên trên Trái đất (Hình 58.14). Phong hóa phi sinh học là nguồn cung cấp nitơ quan trọng trong một số hệ sinh thái trên cạn. Ví dụ, ở các khu rừng ôn đới mọc trên đất được bao phủ bởi đá trầm tích giàu nitơ, đất và tán lá có hàm lượng nitơ cao hơn 50% so với các khu rừng ôn đới mọc trên đất được lót bởi đá lửa nghèo nitơ. Tất cả các sinh vật sống đều cần nitơ, và việc đại đa số sinh vật không có khả năng sử dụng N2 có nghĩa là lượng nitơ có thể sử dụng được thường bị thiếu hụt. Quần thể sinh vật cố định đạm hiếm khi tăng nhiều đến mức nitơ không còn giới hạn nữa vì sản phẩm cuối cùng của quá trình cố định đạm của chúng bị mất nhanh chóng khỏi hệ sinh thái (amoniac do bay hơi và khử nitrat; và nitrat, hòa tan cao trong nước, do rửa trôi). Các hoạt động cố định nitơ của con người, chẳng hạn như sản xuất phân bón nhân tạo, đã có một số tác động không lường trước được đối với chu trình nitơ. Việc sử dụng rộng rãi phân bón nhân tạo trên cây trồng nông nghiệp, cùng với việc đốt nhiên liệu hóa thạch (tạo ra oxit nitric và nitơ dioxide), đã dẫn đến tổng lượng cố định đạm của con người gần bằng 58.14 Chu trình nitơ toàn cầu Nguồn nitơ lớn nhất được nắm giữ trong khí quyển ở dạng khí nitơ N2. Nitơ luân chuyển trong sinh quyển chủ yếu thông qua các quá trình cố định đạm, chuyển đổi nitơ vô cơ thành dạng hữu cơ mà thực vật có thể sử dụng và khử nitrat, trả lại N2 cho khí quyển.Các con số trong ngoặc đơn thể hiện lượng nitơ tính bằng teragram (1 tg = 1012 g hoặc 109 kg) được trao đổi hàng năm theo các khu vực của hệ sinh thái toàn cầu. Độ rộng của mũi tên tỷ lệ thuận với kích thước của từ thông. Đi tới Hướng dẫn hoạt hình 58.4 Vòng đời chu trình nitơ toàn cầu 0e.com/at58.4 Khí quyển N2 Cố định khử nitrat sinh học Cố định khí quyển công nghiệp Cố định khử nitrat (40) (44) (30) (40) (6) Dòng chảy


The outlin
extent of
Septembe
Russia
Alaska


Runoff
NO_3
rganic N
NO_2
Organic N
NH_4
Inorgani

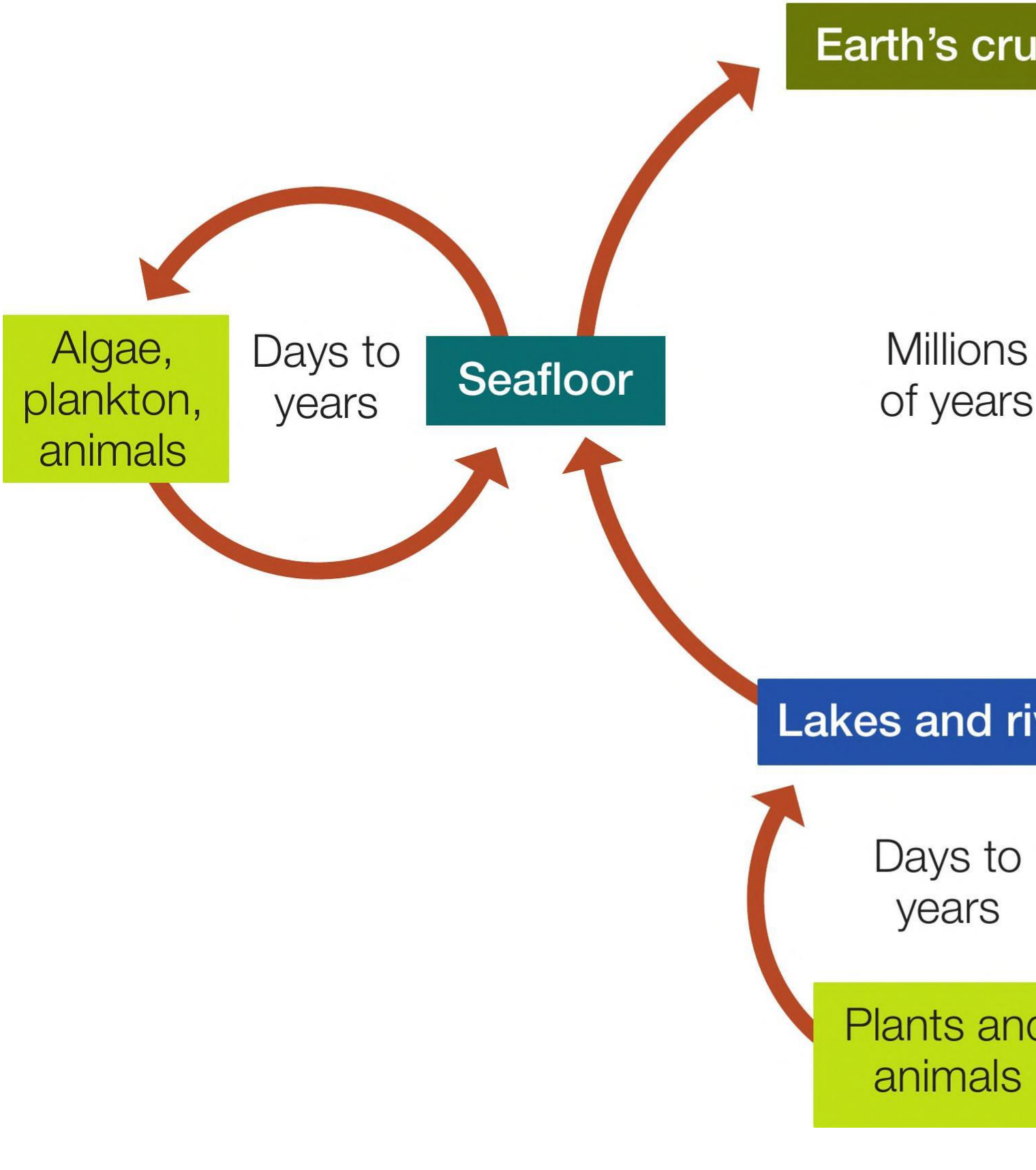
58.3 Các chất dinh dưỡng cụ thể chu trình như thế nào trong hệ sinh thái toàn cầu? 1219 58.15 Hoạt động của con người đã làm tăng khả năng cố định đạm Hầu hết nitơ được cố định bằng quy trình công nghiệp được sử dụng trong phân bón nông nghiệp. Một số cố định là sản phẩm phụ của quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch. Sự cố định bằng các quá trình tự nhiên trong các hệ sinh thái nông nghiệp được quản lý (ví dụ, bằng các cây họ đậu được trồng làm cây trồng) cũng góp phần gây ra tác động do con người (do con người gây ra) đối với dòng nitơ. đến quá trình cố định đạm tự nhiên toàn cầu (Hình 58.1 5). Dòng nitơ do con người tạo ra này đã tăng lên trong nửa thế kỷ qua và dự kiến sẽ tiếp tục tăng. Hiện tượng phú dưỡng là sự gia tăng sản xuất sinh khối trong một vùng nước do cung cấp chất dinh dưỡng đầu vào. Hiện tượng phú dưỡng xảy ra một cách tự nhiên như một phần của quá trình lão hóa ở hồ. Khi các hồ trở nên nông hơn do sự tích tụ trầm tích do các dòng suối đưa vào, nước của chúng ấm lên nhanh hơn khi mùa hè bắt đầu và sự bùng nổ các quần thể vi khuẩn lam quang hợp và tảo đơn bào, gọi là tảo nở hoa, có thể làm cạn kiệt lượng oxy (xem Hình 26. 9C). Đầu vào dinh dưỡng của con người làm tăng đáng kể khả năng và tần suất của những đợt nở hoa này. Khi lượng phân đạm được bón cho đất trồng trọt nhiều hơn mức cây trồng có thể hấp thụ, lượng nitơ dư thừa sẽ di chuyển ra khỏi hệ thống theo dòng chảy bề mặt hoặc đi xuống mạch nước ngầm và cuối cùng chảy ra sông, hồ và đại dương. Vùng chết hình thành gần cửa sông Mississippi ở Vịnh Mexico, được mô tả ở phần mở đầu của chương này, là kết quả của dòng nước chảy từ các cánh đồng nông nghiệp ở nội địa Hoa Kỳ mang theo nồng độ nitơ cao từ phân bón. Sự gia tăng khả năng cố định đạm của con người cũng làm tăng nồng độ khí nhà kính oxit nitơ (N20) trong khí quyển, dẫn đến việc sản sinh ra ôzôn tầng đối lưu - cũng là một loại khí nhà kính - và sương mù. Một phần nitơ đi vào khí quyển rơi trở lại đất liền dưới dạng mưa hoặc dưới dạng hạt khô. Sự lắng đọng nitơ từ khí quyển này đã tăng lên đáng kể trong những thập kỷ gần đây. Sự lắng đọng nitơ ảnh hưởng đến thành phần của thảm thực vật trên cạn bằng cách ưu tiên những loài thực vật thích nghi tốt nhất để tận dụng mức dinh dưỡng cao, sau đó sẽ vượt trội so với các loài khác. Sự thay đổi không gian về tốc độ lắng đọng nitơ đã cho phép các nhà sinh thái học xác định rằng sự phong phú của các loài thực vật ở đồng cỏ giảm khi tốc độ lắng đọng nitơ tăng lên. Tỷ lệ lắng đọng nitơ đủ cao ở phần lớn châu Âu và miền đông Bắc Mỹ để làm giảm đáng kể sự phong phú của các loài ở đồng cỏ ở cả hai lục địa. Việc đốt nhiên liệu hóa thạch ảnh hưởng đến chu trình lưu huỳnh. Là một thành phần của protein, lưu huỳnh cần thiết cho mọi sinh vật. Hầu hết nguồn lưu huỳnh của Trái đất bị giữ lại trong đá trên đất liền và ở dạng muối sunfat trong trầm tích biển sâu, nhưng một số lưu huỳnh di chuyển giữa khí quyển và đất liền.Sự phát thải các khí sulfur dioxide (S02) và hydrogen sulfide (H2S) từ núi lửa chiếm từ 1 đến 20% tổng lượng lưu huỳnh phi sinh học tự nhiên vào khí quyển, nhưng chúng chỉ xảy ra không liên tục (mặc dù các vụ phun trào núi lửa phun ra một lượng lớn lưu huỳnh trên khắp thế giới). khu vực rộng lớn, chúng là những sự kiện hiếm gặp). Trong khí quyển, H2S có thể kết hợp với oxy tạo thành S02, chất này hòa tan trong nước trong khí quyển và rơi xuống đất dưới dạng axit sunfuric trong mưa và sương mù. Khi lưu huỳnh trong đất tiếp xúc với oxy trong khí quyển, nó sẽ chuyển hóa thành muối sunfat, thực vật có thể hấp thụ và tổng hợp thành protein. Lưu huỳnh này cuối cùng được trả lại khí quyển thông qua quá trình phân hủy vi sinh vật. Trong các hệ thống biển cũng vậy, sự phân hủy của vi sinh vật rất quan trọng trong việc trả lại lưu huỳnh cho khí quyển. Nhiều thực vật phù du và rong biển sản xuất số lượng lớn hợp chất chứa lưu huỳnh (dimethylsulfoniopropionate hoặc DMSP) để duy trì cân bằng muối và nước. Khi bị phân hủy, DMSP giải phóng dimethyl sulfide (CH3SCH3), chất tạo mùi chính của mùi rong biển thối rữa. Bởi vì số lượng thực vật phù du trong các đại dương là rất lớn nên việc sản xuất dimethyl sulfide chiếm khoảng một nửa thành phần sinh học của chu trình lưu huỳnh toàn cầu. Lưu huỳnh trong khí quyển đóng một vai trò quan trọng trong khí hậu toàn cầu. Ngay cả khi không khí ẩm, mây cũng không thể hình thành dễ dàng trừ khi có những hạt nhỏ trong khí quyển mà nước có thể ngưng tụ xung quanh. Dimethyl sulfide là thành phần chính của các hạt như vậy, do đó, việc tăng nồng độ lưu huỳnh trong khí quyển sẽ làm tăng độ che phủ của mây và giảm lượng bức xạ mặt trời tới bề mặt Trái đất. Việc con người sử dụng nhiên liệu hóa thạch làm thay đổi chu trình lưu huỳnh cũng như chu trình cacbon và nitơ. Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch giải phóng lưu huỳnh ở dạng S02, cũng như nitơ ở dạng nitơ dioxide (N02), vào khí quyển. Cả hai hợp chất này đều phản ứng với các phân tử nước trong khí quyển để tạo thành axit sulfuric (H2S04) và axit nitric (HN03). Những axit này có thể di chuyển hàng trăm km trong khí quyển trước khi chúng lắng xuống Trái đất dưới dạng các hạt khô hoặc ở dạng kết tủa. Mưa hoặc tuyết chứa đủ axit nitric và sulfuric để giảm độ pH được gọi là kết tủa axit. Hiện nay lượng mưa axit xảy ra ở tất cả các nước công nghiệp phát triển

lớn và đặc biệt phổ biến ở miền đông Bắc Mỹ và Châu Âu. Độ pH bình thường của lượng mưa không bị ô nhiễm là khoảng 5,6, nhưng lượng mưa ở New England hiện trung bình khoảng 4,5 và thỉnh thoảng có mưahòa tan trong nước trong khí quyển và rơi xuống đất dưới dạng axit sunfuric dưới dạng mưa và sương mù. Khi lưu huỳnh trong đất tiếp xúc với oxy trong khí quyển, nó sẽ chuyển hóa thành muối sunfat, thực vật có thể hấp thụ và tổng hợp thành protein. Lưu huỳnh này cuối cùng được trả lại khí quyển thông qua quá trình phân hủy vi sinh vật. Trong các hệ thống biển cũng vậy, sự phân hủy của vi sinh vật rất quan trọng trong việc trả lại lưu huỳnh cho khí quyển. Nhiều thực vật phù du và rong biển sản xuất số lượng lớn hợp chất chứa lưu huỳnh (dimethylsulfoniopropionate hoặc DMSP) để duy trì cân bằng muối và nước. Khi bị phân hủy, DMSP giải phóng dimethyl sulfide (CH3SCH3), chất tạo mùi chính của mùi rong biển thối rữa. Bởi vì số lượng thực vật phù du trong các đại dương là rất lớn nên việc sản xuất dimethyl sulfide chiếm khoảng một nửa thành phần sinh học của chu trình lưu huỳnh toàn cầu. Lưu huỳnh trong khí quyển đóng một vai trò quan trọng trong khí hậu toàn cầu. Ngay cả khi không khí ẩm, mây cũng không thể hình thành dễ dàng trừ khi có những hạt nhỏ trong khí quyển mà nước có thể ngưng tụ xung quanh. Dimethyl sulfide là thành phần chính của các hạt như vậy, do đó, việc tăng nồng độ lưu huỳnh trong khí quyển sẽ làm tăng độ che phủ của mây và giảm lượng bức xạ mặt trời tới bề mặt Trái đất. Việc con người sử dụng nhiên liệu hóa thạch làm thay đổi chu trình lưu huỳnh cũng như chu trình cacbon và nitơ. Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch giải phóng lưu huỳnh ở dạng S02, cũng như nitơ ở dạng nitơ dioxide (N02), vào khí quyển. Cả hai hợp chất này đều phản ứng với các phân tử nước trong khí quyển để tạo thành axit sulfuric (H2S04) và axit nitric (HN03). Những axit này có thể di chuyển hàng trăm km trong khí quyển trước khi chúng lắng xuống Trái đất dưới dạng các hạt khô hoặc ở dạng kết tủa. Mưa hoặc tuyết chứa đủ axit nitric và sulfuric để giảm độ pH được gọi là kết tủa axit. Hiện nay lượng mưa axit xảy ra ở tất cả các nước công nghiệp phát triển lớn và đặc biệt phổ biến ở miền đông Bắc Mỹ và Châu Âu. Độ pH bình thường của lượng mưa không bị ô nhiễm là khoảng 5,6, nhưng lượng mưa ở New England hiện trung bình khoảng 4,5 và thỉnh thoảng có mưahòa tan trong nước trong khí quyển và rơi xuống đất dưới dạng axit sunfuric dưới dạng mưa và sương mù. Khi lưu huỳnh trong đất tiếp xúc với oxy trong khí quyển, nó sẽ chuyển hóa thành muối sunfat, thực vật có thể hấp thụ và tổng hợp thành protein. Lưu huỳnh này cuối cùng được trả lại khí quyển thông qua quá trình phân hủy vi sinh vật. Trong các hệ thống biển cũng vậy, sự phân hủy của vi sinh vật rất quan trọng trong việc trả lại lưu huỳnh cho khí quyển. Nhiều thực vật phù du biển và rong biển sản xuất một lượng lớn hợp chất chứa lưu huỳnh (dimethylsulfoniopropionate hoặc DMSP) để duy trì cân bằng muối và nước. Khi bị phân hủy, DMSP giải phóng dimethyl sulfide (CH3SCH3), chất tạo mùi chính của mùi rong biển thối rữa. Bởi vì số lượng thực vật phù du trong các đại dương là rất lớn nên việc sản xuất dimethyl sulfide chiếm khoảng một nửa thành phần sinh học của chu trình lưu huỳnh toàn cầu. Lưu huỳnh trong khí quyển đóng một vai trò quan trọng trong khí hậu toàn cầu. Ngay cả khi không khí ẩm, mây cũng không thể hình thành dễ dàng trừ khi có những hạt nhỏ trong khí quyển mà nước có thể ngưng tụ xung quanh. Dimethyl sulfide là thành phần chính của các hạt như vậy, do đó, việc tăng nồng độ lưu huỳnh trong khí quyển sẽ làm tăng độ che phủ của mây và giảm lượng bức xạ mặt trời tới bề mặt Trái đất. Việc con người sử dụng nhiên liệu hóa thạch làm thay đổi chu trình lưu huỳnh cũng như chu trình cacbon và nitơ. Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch giải phóng lưu huỳnh ở dạng S02, cũng như nitơ ở dạng nitơ dioxide (N02), vào khí quyển. Cả hai hợp chất này đều phản ứng với các phân tử nước trong khí quyển để tạo thành axit sulfuric (H2S04) và axit nitric (HN03). Những axit này có thể di chuyển hàng trăm km trong khí quyển trước khi chúng lắng xuống Trái đất dưới dạng các hạt khô hoặc ở dạng kết tủa. Mưa hoặc tuyết chứa đủ axit nitric và sulfuric để giảm độ pH được gọi là kết tủa axit. Hiện nay lượng mưa axit xảy ra ở tất cả các nước công nghiệp phát triển lớn và đặc biệt phổ biến ở miền đông Bắc Mỹ và Châu Âu. Độ pH bình thường của lượng mưa không bị ô nhiễm là khoảng 5,6, nhưng lượng mưa ở New England hiện trung bình khoảng 4,5 và thỉnh thoảng có mưaSản xuất dimethyl sulfide chiếm khoảng một nửa thành phần sinh học của chu trình lưu huỳnh toàn cầu. Lưu huỳnh trong khí quyển đóng một vai trò quan trọng trong khí hậu toàn cầu. Ngay cả khi không khí ẩm, mây cũng không thể hình thành dễ dàng trừ khi có những hạt nhỏ trong khí quyển mà nước có thể ngưng tụ xung quanh. Dimethyl sulfide là thành phần chính của các hạt như vậy, do đó, việc tăng nồng độ lưu huỳnh trong khí quyển sẽ làm tăng độ che phủ của mây và giảm lượng bức xạ mặt trời tới bề mặt Trái đất. Việc con người sử dụng nhiên liệu hóa thạch làm thay đổi chu trình lưu huỳnh cũng như chu trình cacbon và nitơ. Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch giải phóng lưu huỳnh ở dạng S02, cũng như nitơ ở dạng nitơ

dioxide (N02), vào khí quyển. Cả hai hợp chất này đều phản ứng với các phân tử nước trong khí quyển để tạo thành axit sulfuric (H2S04) và axit nitric (HN03). Những axit này có thể di chuyển hàng trăm km trong khí quyển trước khi chúng lắng xuống Trái đất dưới dạng các hạt khô hoặc ở dạng kết tủa. Mưa hoặc tuyết chứa đủ axit nitric và sulfuric để giảm độ pH được gọi là kết tủa axit. Hiện nay lượng mưa axit xảy ra ở tất cả các nước công nghiệp phát triển lớn và đặc biệt phổ biến ở miền đông Bắc Mỹ và Châu Âu. Độ pH bình thường của lượng mưa không bị ô nhiễm là khoảng 5,6, nhưng lượng mưa ở New England hiện trung bình khoảng 4,5 và thỉnh thoảng có mưaSản xuất dimethyl sulfide chiếm khoảng một nửa thành phần sinh học của chu trình lưu huỳnh toàn cầu. Lưu huỳnh trong khí quyển đóng một vai trò quan trọng trong khí hậu toàn cầu. Ngay cả khi không khí ẩm, mây cũng không thể hình thành dễ dàng trừ khi có những hạt nhỏ trong khí quyển mà nước có thể ngưng tụ xung quanh. Dimethyl sulfide là thành phần chính của các hạt như vậy, do đó, việc tăng nồng độ lưu huỳnh trong khí quyển sẽ làm tăng độ che phủ của mây và giảm lượng bức xạ mặt trời tới bề mặt Trái đất. Việc con người sử dụng nhiên liệu hóa thạch làm thay đổi chu trình lưu huỳnh cũng như chu trình cacbon và nitơ. Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch giải phóng lưu huỳnh ở dạng S02, cũng như nitơ ở dạng nitơ dioxide (N02), vào khí quyển. Cả hai hợp chất này đều phản ứng với các phân tử nước trong khí quyển để tạo thành axit sulfuric (H2S04) và axit nitric (HN03). Những axit này có thể di chuyển hàng trăm km trong khí quyển trước khi chúng lắng xuống Trái đất dưới dạng các hạt khô hoặc ở dạng kết tủa. Mưa hoặc tuyết chứa đủ axit nitric và sulfuric để giảm độ pH được gọi là kết tủa axit. Hiện nay lượng mưa axit xảy ra ở tất cả các nước công nghiệp phát triển lớn và đặc biệt phổ biến ở miền đông Bắc Mỹ và Châu Âu. Độ pH bình thường của lượng mưa không bị ô nhiễm là khoảng 5,6, nhưng lượng mưa ở New England hiện trung bình khoảng 4,5 và thỉnh thoảng có mưa

1220 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái Toàn cầu Phạm vi pH 58,16 Axit hóa làm giảm sự phong phú của các loài cá Số lượng loài cá trung bình được tìm thấy trong các hồ được lấy mẫu ở vùng Adirondack của New York có mối tương quan trực tiếp với độ pH. Các số trong thanh biểu thị số lượng hồ trong mỗi phạm vi pH. và tuyết rơi với độ pH thấp tới 3,0. Lượng mưa có độ pH khoảng 3,5 hoặc thấp hơn sẽ làm hỏng lá cây và làm giảm tốc độ quang hợp. Axit hóa các hồ ở vùng Adirondack của bang New York đã làm giảm sự phong phú của các loài cá bằng cách gây ra sự tuyệt chủng của các loài nhạy cảm với axit (Hình 58.16). Nhiều động vật không xương sống là sinh vật tiêu thụ chính trong quần thể thủy sinh rất nhạy cảm với độ pH; đặc biệt, nhiều loài phù du và caddisfly (nguồn thức ăn quan trọng cho cá) đã bị suy giảm dân số cục bộ ở các dòng suối bị axit hóa trên khắp thế giới. Ngay cả khi tác động của nó không gây chết người, quá trình axit hóa có thể có tác động tinh tế đến hành vi làm giảm khả năng sống sót của các sinh vật dưới nước. Ví dụ, bọ lặn mất khả năng điều chỉnh nguồn cung cấp oxy dưới nước khi độ pH giảm đáng kể. Các quy định do Đạo luật Không khí Sạch Hoa Kỳ ban hành năm 1990 đã làm tăng độ pH của lượng mưa ở phần lớn miền đông Hoa Kỳ, chủ yếu bằng cách giảm lượng khí thải lưu huỳnh. Có dấu hiệu cho thấy một khi lượng khí thải đã giảm, các hệ thống thủy sinh bị axit hóa có thể phục hồi nhanh chóng. David Schindler tại Đại học Alberta đã nghiên cứu tác động của lượng mưa axit bằng cách thêm đủ H2S04 vào hai hồ nhỏ ở Canada để giảm độ pH của chúng từ khoảng 6,6 xuống mức axit vừa phải là 5,2. Ở cả hai hồ, vi khuẩn nitrat hóa không thể tồn tại và chu trình nitơ trong hồ bị chặn. Khi Schindler ngừng thêm axit vào một trong các hồ, độ pH của nó trở về giá trị ban đầu sau khoảng một năm và quá trình nitrat hóa lại tiếp tục. Điều đó nói lên rằng, các sinh vật lớn hơn trong hệ thống thủy sinh bị axit hóa có thể phục hồi chậm hơn. Ở xứ Wales, các nhà điều tra đã tiến hành nghiên cứu kéo dài 25 năm trên 14 con sông để xác định tác động của việc giảm mưa axit. Họ thất vọng khi phát hiện ra rằng, ngay cả sau khoảng thời gian đó, chỉ có 4 loài côn trùng - 2 loài phù du và 2 loài ruồi caddisfly - tái định cư trên các con sông trong số 29 loài lẽ ra có thể sống dưới điều kiện cải thiện môi trường. điều kiện. Chu trình phốt pho toàn cầu thiếu một thành phần đáng kể trong khí quyển Phốt pho chỉ chiếm khoảng 0,1% vỏ Trái đất, nhưng nó là chất dinh dưỡng thiết yếu cho mọi dạng sống. Nó là thành phần chính của DNA, RNA và ATP. Không giống như các chu trình sinh địa hóa khác được thảo luận cho đến nay, chu trình phốt pho thiếu thành phần khí đáng kể (Hình 58.17). Một phần phốt pho được vận chuyển trên các hạt bụi, nhưng rất ít chu trình phốt pho diễn ra trong khí quyển. Hầu hết phốt pho trên Trái đất hiện diện ở dạng muối photphat trong đá và trầm tích biển sâu.Chu trình phốt pho phi sinh học mất hàng triệu năm vì các quá trình hình thành, nâng cao và phong hóa đá trầm tích đều diễn ra trong một thời gian dài. Ngược lại, phốt pho

thường luân chuyển nhanh chóng giữa các sinh vật và nó thường là yếu tố hạn chế sự phát triển của chúng, đặc biệt là đối với thực vật. Phân bón nhân tạo thường bao gồm phốt pho cũng như nitơ. Hoạt động của con người đã tăng tốc triệt để một số phần của chu trình phốt pho. Một hậu quả của việc sử dụng nhiều phân bón nhân tạo được mô tả ở trên là khoảng 10,5 đến 15,5 teragram (1 tg = 1012 g hoặc 109 kg) phốt pho tích lũy trong 58.17 Chu trình phốt pho. Độ rộng của mũi tên tỷ lệ thuận với kích thước của chất trợ. Hai sự gia tăng lớn về dòng phốt pho là kết quả của các hoạt động của con người.


Earth's cru
Algae, plankton, animals
Days to years
Seafloor
Millions of years
Lakes and ri
Days to years
Plants and animals

58.3 Các chất dinh dưỡng cụ thể chu trình như thế nào trong hệ sinh thái toàn cầu? 1221 loại đất mỗi năm, chủ yếu trên các cánh đồng nông nghiệp. Khi nồng độ phốt pho trong đất vượt quá khả năng hấp thụ của thực vật, lượng dư thừa sẽ di chuyển vào sông suối và hồ. Xói mòn đất do việc khai hoang đất cho các mục đích như nông nghiệp và khai thác gỗ cũng làm tăng lượng phốt pho và các chất dinh dưỡng khác trong dòng chảy mặt. Phốt pho là chất dinh dưỡng hạn chế ở nhiều hồ, vì vậy khi nó xâm nhập vào các hồ đó qua dòng chảy mặt, sẽ dẫn đến hiện tượng phú dưỡng, giống như cách làm giàu nitrat có thể gây ra hiện tượng phú dưỡng. Khả năng dòng chảy chứa photpho gây ra hiện tượng phú dưỡng trên diện rộng đã được minh họa bằng đồ họa gần 50 năm trước. Một cải tiến công nghệ trong công thức bột giặt vào đầu những năm 1960 là việc sử dụng natri tripolyphosphate (STPP) (Na5P3O10) làm chất làm mềm nước và chất tẩy rửa để nâng cao hiệu quả làm sạch. Việc áp dụng rộng rãi các chất tẩy rửa mới này đã dẫn đến sự giàu phốt pho ở các hồ và suối, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và nở hoa của thực vật phù du. Chất lượng nước suy giảm nghiêm trọng trên khắp nước Mỹ đến mức chất tẩy rửa gốc phốt phát bị cấm ở nhiều bang. Trong các chất tẩy rửa ngày nay, phosphonate - dạng phốt pho dường như không thúc đẩy sự phát triển của tảo - và nhôm silicat thực hiện các chức năng mà STPP được sử dụng để phục vụ. Tuy nhiên, chất tẩy rửa chỉ là một tác nhân góp phần gây ra hiện tượng phú dưỡng. Chất thải của con người rất giàu phốt pho, cũng như phân từ động vật được thuần hóa và các loại chất thải công nghiệp. Hai trăm năm trước. Hồ Erie, một trong những Hồ Lớn ở biên giới giữa Hoa Kỳ và Canada, chỉ có số lượng thực vật phù du vừa phải và nước trong, có oxy. Với quá trình công nghiệp hóa ngày càng tăng vào đầu thế kỷ XX, nồng độ chất dinh dưỡng trong hồ tăng lên rất nhiều và tảo sinh sôi nảy nở. Tại nhà máy lọc nước ở Cleveland, Ohio, số lượng tảo tăng từ 81 cá thể trên mililit năm 1929 lên 2.423 cá thể trên mililit vào năm 1962. Quần thể vi khuẩn cũng tăng lên; Mức độ Escherichia coli tăng cao đến mức nhiều bãi biển trong hồ được tuyên bố là mối nguy hiểm cho sức khỏe. Kể từ năm 1972, Hoa Kỳ và Canada đã đầu tư hơn 9 tỷ USD để cải thiện các cơ sở xử lý chất thải đô thị và giảm lượng khí thải gây ô nhiễm. Kết quả là lượng phốt pho được bổ sung vào hồ Erie đã giảm hơn 80% so với mức cao nhất và nồng độ phốt pho trong hồ đã giảm đáng kể. Vùng nước sâu hơn của Hồ Erie vẫn nghèo oxy trong những tháng mùa hè, nhưng tốc độ cạn kiệt oxy đang giảm dần. Chúng ta có thể giảm đáng kể ô nhiễm phốt pho bằng cách thu hồi và tái chế phốt pho. Phốt pho thải ra trong nước thải và chất thải động vật có thể đáp ứng phần lớn nhu cầu của ngành công nghiệp tẩy rửa và phân bón.Việc sử dụng phân bón cẩn thận hơn trên đất nông nghiệp có thể làm giảm tốc độ tích lũy phốt pho trong đất mà không làm giảm năng suất cây trồng. Tuy nhiên, việc giảm nồng độ phốt pho trong đất sẽ phải mất nhiều thập kỷ sau khi các biện pháp khắc phục được bắt đầu và hiện tượng phú dưỡng ở các hồ và suối có thể vẫn tồn tại ngay cả sau khi các biện pháp này được thực hiện. Các chu trình sinh địa hóa khác cũng rất quan trọng. Các yếu tố khác rất quan trọng đối với hệ sinh thái toàn cầu vì chúng là những chất dinh dưỡng cần thiết cho sinh vật, mặc dù chúng chỉ cần với số lượng rất nhỏ. Một trong những nguyên tố đó là sắt (Fe), một vi chất dinh dưỡng cần thiết cho hầu hết mọi sinh vật. Sắt là thành phần chính của các enzyme tham gia vào quá trình tổng hợp chất diệp lục cũng như là thành phần thiết yếu của nhiều enzyme động vật. Sắt mang lại khả năng liên kết oxy với huyết sắc tố trong máu của động vật có xương sống. Các thành viên của họ enzyme cytochrome P450, trong hầu hết các sinh vật hiếu khí đóng vai trò trung tâm trong việc giải độc các chất độc trong môi trường, dựa vào sắt để thực hiện hoạt động xúc tác. Sắt có sẵn trên đất dưới dạng đá và khoáng chất. Nó di chuyển vào vùng nước ven biển theo dòng suối và vào đại dương trong bụi khí quyển. Vì sắt không hòa tan trong nước có oxy nên nó nhanh chóng chìm xuống đáy đại dương. Vì vậy ở hầu hết các cộng đồng sinh vật biển, tốc độ quang hợp bị hạn chế bởi sắt. Năm 1996, các nhà nghiên cứu đã tiến hành một thí nghiệm ở quy mô hệ sinh thái trong đó nước bề mặt của vùng xích đạo Thái Bình Dương được gieo hạt sắt hòa tan. Phản ứng là sự nở hoa mạnh mẽ của thực vật phù du, kèm theo sự hấp thu lớn nitrat và carbon dioxide, những chất này rõ ràng đã không được sử dụng đúng mức do hạn chế về sắt. Iốt là một ví dụ về một nguyên tố hiếm trên toàn cầu nhưng là vi chất dinh dưỡng cần thiết cho sinh vật sống. Động vật có xương sống thu nhiệt đặc biệt cần iốt với nồng độ vượt quá khả năng cung cấp trong nhiều môi trường. Nó là thành phần thiết yếu của hormone thyroxine, hormone này chi phối nhiều quá trình trao đổi chất (xem Phần 41.4). Iốt được tìm thấy trên đất liền trong các mỏ khoáng sản và trong nước biển dưới dạng muối vô cơ. Các chu trình sinh địa hóa tương tác Các chu trình sinh địa hóa của các nguyên tố khác nhau tương tác với nhau theo những cách phức tạp và sự nhiễu loạn của một chu trình có thể có tác động sâu sắc đến các chu trình khác. Trong những năm gần đây, những nhiễu loạn do con người gây ra đã làm cho những tương tác này trở nên rõ

ràng hơn. Ví dụ, nitrat do hoạt động của con người thải ra có thể có tác động sâu sắc đến chu trình sinh địa hóa của asen. Trầm tích đáy của một số hồ đô thị chứa hàm lượng asen vượt quá 2.000 phần triệu. Nitrat là chất oxy hóa mạnh nên ô nhiễm nitrat có thể làm tăng quá trình oxy hóa asen trong trầm tích hồ, giải phóng nó vào nước dưới dạng gây ung thư và ảnh hưởng tiêu cực đến sự phát triển của phôi thai. Hàng năm, các nhà khoa học khám phá ra những tương tác mà trước đây họ không hề biết đến, và số lượng nghiên cứu khám phá những tương tác sinh địa hóa ngày càng tăng.Những thay đổi về nồng độ C02 trong khí quyển là trọng tâm nghiên cứu đặc biệt trong những năm gần đây vì khả năng tương tác của chúng với các chu trình sinh địa hóa khác thông qua quá trình quang hợp. Một trường hợp điển hình là nghiên cứu về ảnh hưởng của nồng độ CO2 trong khí quyển tăng lên đến tốc độ cố định đạm của các vi sinh vật liên quan đến rễ cây. Bruce Hungate và các đồng nghiệp của ông đã trồng một loại cây nho cố định đạm (tức là một loại cây họ đậu) có tên là đậu sữa Elliott (Galactia elliottii) dưới

1222 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và sinh thái toàn cầu NVESTIGATINGLIFE 58.18 Ảnh hưởng của nồng độ C02 trong khí quyển đến quá trình cố định đạm Một số nhà khoa học đã đưa ra giả thuyết rằng việc tăng nồng độ C02 trong khí quyển có thể dẫn đến tăng tốc độ quang hợp, tăng tốc độ cố định đạm và cuối cùng là cố định lượng lớn lượng carbon trong đất - có khả năng làm giảm sự nóng lên toàn cầu. Trong một thí nghiệm kéo dài 7 năm, Bruce Hungate và các đồng nghiệp của ông tại Đại học Bắc Arizona dự kiến sẽ phát hiện ra rằng khả năng cố định đạm ở cây họ đậu sẽ được tăng cường nhờ lượng C02 trong khí quyển tăng lên. vi khuẩn cộng sinh của chúng. Kết quả của phương pháp Trồng các ô trồng cây họ đậu Galactia elliottii dưới mức cơ bản (điển hình) và tăng nồng độ C02 một cách giả tạo. Đo khả năng cố định đạm trong 7 năm. Trong nỗ lực giải thích những kết quả này (không ủng hộ giả thuyết), các nhà nghiên cứu đã đo nồng độ sắt và molypden - hai vi chất dinh dưỡng cần thiết cho quá trình cố định đạm - trong lá của đứa trẻ 7 tuổi. thực vật. Cây đối chứng Cây thí nghiệm Hàm lượng sắt và/l đặc biệt là molypden thấp hơn ở những cây trồng trong điều kiện C02 cao trong 7 năm. Sắt (mg/g) Molypden (ng/g) KẾT LUẬN Mặc dù nồng độ C02 tăng lên ban đầu làm tăng khả năng cố định đạm, nhưng mức độ vi chất dinh dưỡng thiết yếu thấp ở cây trồng trong những điều kiện này sẽ sớm dẫn đến giảm tốc độ cố định đạm. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. aHungate, B. A. và cộng sự. 2004. Khoa học 304: 1291. LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU: Nồng độ Molypden ảnh hưởng đến quá trình cố định Nitơ như thế nào? Giấy gốc Hungate, B. A. et al. 2004. C02 gây ra sự suy giảm khả năng cố định đạm trong thời gian dài. Khoa học 304: 1291. Phân tích dữ liệu Các thí nghiệm trong Hình 58.18 được tiến hành trong một khu rừng sồi nơi G. elliottii mọc tự nhiên. Các nhà nghiên cứu đã sử dụng các buồng có nắp mở để tạo ra sự gia tăng nồng độ C02 trong không khí xung quanh cây trồng thêm 350 ppm. Địa điểm nghiên cứu có đất cát, axit được biết là có nồng độ molypden thấp. Bởi vì cây cố định đạm rất nhạy cảm với lượng ánh sáng sẵn có, một lời giải thích khác cho kết quả trong Hình 15.18 là bóng râm tăng lên do diện tích lá lớn hơn của cây được kích thích bằng C02 có thể gây ra sự suy giảm khả năng cố định sau đó. Để kiểm tra khả năng này, các nhà điều tra đã tính toán chỉ số diện tích lá (LAI), thước đo diện tích bề mặt lá trên một đơn vị diện tích mặt đất. Họ không tìm thấy mối tương quan giữa LAI và quá trình cố định đạm, nhưng họ đã tìm thấy mối tương quan tích cực giữa nồng độ molypden trong lá G. elliottii và tốc độ cố định đạm.CÂU HỎI 1 Các tác giả cho rằng phân tích hồi quy này cung cấp bằng chứng mạnh mẽ ủng hộ việc thiếu molypden thay vì lượng ánh sáng thấp là lý do dẫn đến sự suy giảm tốc độ cố định đạm. Bạn có đồng ý không? Tại sao hoặc tại sao không? CÂU HỎI 2 Thí nghiệm này gợi ý điều gì về các loại nghiên cứu trong tương lai cũng như phạm vi của các loại hệ sinh thái và các thành phần dinh dưỡng cần được nghiên cứu để xác định phản ứng tổng thể có thể xảy ra của các hệ sinh thái Trái đất đối với việc tăng nồng độ C02 trong khí quyển? â€¢ Thực vật đối chứng â€¢ Thực vật thí nghiệm (được làm giàu C02) Truy cập BioPortal để biết tất cả các bài tập LÀM VIỆC VỚI DỮ LIỆU làm tăng nồng độ C02 một cách giả tạo. Nồng độ C02 cao hơn đã dẫn đến sự tăng cường khả năng cố định đạm trong năm đầu tiên của thí nghiệm, nhưng đáng ngạc nhiên là tác động tích cực đó biến mất vào năm thứ ba và nồng độ C02 tăng cao thực sự làm giảm khả năng cố định đạm dưới mức cơ bản trong năm thứ tư, thứ năm, thứ sáu và năm thứ bảy của thí nghiệm (Hình 58.18). Các nhà điều tra nghi ngờ rằng việc thiếu các vi chất dinh dưỡng như sắt và molypden đã gây ra sự giảm khả năng cố định đạm, vì vậy họ đã đo nồng độ của các nguyên tố đó

trong lá của cây G. elliottii phát triển dưới nồng độ C02 cao. Họ phát hiện ra rằng nồng độ molypden trong những cây này đặc biệt thấp. Hungate và anh ấy

58.4 Hệ sinh thái cung cấp hàng hóa và dịch vụ gì? 1223 đồng nghiệp đã đề xuất một cơ chế có thể xảy ra: nồng độ CO2 tăng cao có thể làm tăng độ axit của nước trong đất bằng cách tăng tốc độ hình thành axit cacbonic. Bằng cách tăng cường quang hợp, nồng độ C02 tăng cao có thể làm tăng sự tích tụ chất hữu cơ trong đất. Cả hai loại thay đổi này sẽ làm tăng xu hướng liên kết của sắt và molypden với các hạt đất, điều này sẽ làm giảm khả năng sử dụng của chúng đối với vi khuẩn cố định đạm và làm giảm tốc độ cố định đạm. TÓM TẮT Mô hình chuyển động của một nguyên tố hóa học thông qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu là chu trình sinh địa hóa của nó. Các hoạt động của con người đã ảnh hưởng đến nhiều chu trình sinh địa hóa, đặc biệt là các chu trình của nước, cacbon, nitơ, lưu huỳnh và phốt pho. Việc tăng nồng độ carbon dioxide và các loại khí nhà kính khác trong khí quyển có liên quan đến biến đổi khí hậu toàn cầu. â€¢Mô tả chu trình thủy văn toàn cầu và giải thích nguyên nhân thúc đẩy nó. Xem trang. 1215 và Hình 58.9 â€¢ Làm thế nào các quá trình sinh học di chuyển carbon từ khí quyển vào đất liền và sau đó đưa nó trở lại khí quyển? Xem trang. 1216 và Hình 58.10 â€¢ Một số kết quả của sự thay đổi chu trình lưu huỳnh và nitơ do con người gây ra là gì? Xem trang 1219-1221 – Kể tên hai nguyên tố có thể gây ra hiện tượng phú dưỡng trong hệ sinh thái dưới nước và mô tả tác động của chúng đối với các hệ sinh thái đó. Xem trang 1219 và 1221 Chu trình sinh địa hóa của các nguyên tố hóa học có liên quan mật thiết đến chức năng hệ sinh thái. Giống như những thay đổi của con người trong những chu kỳ đó đang có nhiều tác động đến các hệ sinh thái trên toàn thế giới, những thay đổi kéo theo trong các hệ sinh thái đó cũng có những tác động sâu sắc đến cuộc sống con người. Hệ sinh thái cung cấp hàng hóa và dịch vụ gì? Mặc dù ngày nay có vẻ hiển nhiên rằng con người phụ thuộc vào các hệ sinh thái tự nhiên để sinh tồn nhưng việc thừa nhận rõ ràng giá trị của các hệ sinh thái đó chỉ mới xuất hiện gần đây. Các nhà văn về môi trường đã đưa ra ý tưởng về "vốn tự nhiên" vào những năm 1940; vào năm 1970, người ta lần đầu tiên cho rằng các hệ sinh thái cung cấp cho con người nhiều loại "hàng hóa và dịch vụ". Hàng hóa bao gồm thực phẩm, nước sạch, không khí sạch, chất xơ, vật liệu xây dựng và nhiên liệu; các dịch vụ bao gồm kiểm soát lũ lụt và chất lượng nước, ổn định đất, thụ phấn và điều hòa khí hậu. Hầu hết những lợi ích này đều không thể thay thế được hoặc công nghệ cần thiết để thay thế chúng cực kỳ tốn kém. Ví dụ, nước uống sạch có thể được cung cấp bằng cách khử muối trong nước biển, nhưng phải trả chi phí rất lớn. Những lợi ích về mặt thẩm mỹ, tâm lý, tinh thần và giải trí của hệ sinh thái ít hữu hình hơn nhưng không kém phần quan trọng và không dễ bị thay thế. Con người ngày càng làm thay đổi hệ sinh thái Trái đất theo những cách làm tăng cường hệ thống sinh thái. khả năng cung cấp cho chúng ta những nhu yếu phẩm như thực phẩm, nước ngọt, gỗ, chất xơ và nhiên liệu. Lợi ích của những thay đổi hệ sinh thái này không được phân bổ đồng đều,và một số quần thể người đã bị tổn hại do sự thao túng của hệ sinh thái tự nhiên. Hơn nữa, sự gia tăng ngắn hạn của một số hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái thường phải trả giá bằng sự suy thoái lâu dài của những hàng hóa và dịch vụ khác. Mặc dù con người đã làm thay đổi hệ sinh thái tự nhiên trong nhiều thiên niên kỷ, nhưng tốc độ và phạm vi chuyển đổi sang sử dụng nhiều của con người đã tăng lên đáng kể trong thế kỷ qua. Nhiều đất được chuyển đổi thành đất trồng trọt trong khoảng thời gian từ 1950 đến 1980 so với 150 năm từ 1700 đến 1850. Việc chuyển đổi hệ sinh thái diễn ra đặc biệt nhanh chóng ở các quần xã sinh vật nhiệt đới và cận nhiệt đới. Các hệ sinh thái dưới nước cũng bị tổn thất với tốc độ ngày càng tăng. Trong các hệ sinh thái nước ngọt, hiện nay có rất nhiều nước được tích trữ sau các con đập đến nỗi các hồ chứa nhân tạo ngày nay chứa lượng nước nhiều gấp sáu lần so với các con sông tự nhiên. Những hệ thống nước ngọt này đang bị cạn kiệt nhanh chóng: lượng nước lấy từ sông - phần lớn là cho nông nghiệp - đã tăng gấp đôi kể từ năm 1960. Xét về chu trình dinh dưỡng, hơn một nửa tổng lượng phân đạm nhân tạo từng được sử dụng trên Trái đất đã được sử dụng từ năm 1985. Sự thay đổi hệ sinh thái của con người đã có nhiều tác động tích cực đến sức khỏe và sự thịnh vượng của con người, nhưng nó nhất thiết phải có sự đánh đổi. Ví dụ, nông nghiệp nuôi sống và sử dụng rất nhiều lao động. Nhưng việc mở rộng hoạt động nông nghiệp sang các vùng đất ven biển có thể làm suy thoái đất và làm tổn hại đến khả năng cung cấp nước sạch của các hệ sinh thái, vì khi lạm dụng phân bón nhân tạo dẫn đến hiện tượng phú dưỡng. Việc sử dụng rộng rãi thuốc trừ sâu sẽ kiểm soát côn trùng gây hại nhưng cũng làm giảm quần thể côn trùng thụ phấn và các dịch vụ mà chúng cung cấp cho cả cây trồng và thực vật bản địa. Tương tự, việc mất đi các vùng đất ngập nước và vùng đệm tự nhiên khác đã làm giảm

khả năng điều tiết lũ lụt và các mối nguy hiểm tự nhiên khác của hệ sinh thái. Thiệt hại từ trận sóng thần tấn công Indonesia và các quốc gia Đông Nam Á khác vào tháng 12 năm 2004 ở nhiều nơi còn lớn hơn nhiều so với mức thiệt hại nếu rừng ngập mặn bảo vệ bờ biển không bị chặt phá và chuyển đổi sang đất trồng trọt. Bão Katrina tấn công Bờ Vịnh Hoa Kỳ chưa đầy một năm sau đó, lẽ ra đã không gây ra lũ lụt nhiều như vậy ở New Orleans nếu các vùng đất ngập nước xung quanh thành phố được bảo tồn nguyên vẹn. Những tác động tàn khốc của Katrina một phần là do tình hình đã phát triển trong nhiều thập kỷ. New Orleans nằm trên đồng bằng sông Mississippi. Phần lớn thành phố nằm dưới mực nước biển, được bao bọc bởi các con đập và đê do Công binh Quân đội xây dựng. Các con đập ở thượng nguồn bảo vệ New Orleans khỏi lũ lụt cũng ngăn dòng sông lắng đọng các trầm tích đã duy trì vùng đất ngập nước đồng bằng xung quanh trong nhiều thế kỷ. Các nhà sản xuất dầu và khí đốt tự nhiên đã đào hàng nghìn con kênh nhỏ xuyên qua những vùng đất ngập nước này để đặt đường ống và lắp đặt giàn khoan, đồng thời việc khai thác dầu khí từ dưới lòng đất đã khiến vùng đất này bị chìm xuống.Việc nạo vét các tuyến đường vận chuyển ngày càng tăng và mực nước biển dâng cao do hiện tượng nóng lên toàn cầu đã góp phần làm tăng độ mặn, giết chết nhiều đầm lầy cây bách lớn. Những thay đổi sâu rộng này đã dẫn đến việc mất hơn 80% (hơn 50.000 ha hay 1,2 triệu mẫu Anh) vùng đất ngập nước ở đồng bằng từ năm 1930 đến năm 2005. Vào thời điểm Katrina đổ bộ, những vùng đất ngập nước đó có thể

1224 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và Sinh thái toàn cầu không còn bảo vệ New Orleans khỏi lũ lụt nữa. Nước dâng do bão chạy dọc theo các con đường được đào bởi các kênh đào và các tuyến đường vận chuyển để làm vỡ đê, làm ngập phần lớn thành phố. Khi làm ngập lụt New Orleans, Bão Katrina đã nâng cao nhận thức và đánh giá cao về một hệ sinh thái mà cho đến nay hầu hết mọi người đều coi là đương nhiên. Không chỉ quan trọng đối với dịch vụ kiểm soát lũ lụt, các vùng đất ngập nước ở đồng bằng còn cung cấp môi trường sống mùa đông cho khoảng 70% số loài chim di cư ở Thung lũng Mississippi rộng lớn. Chúng cũng là nơi sinh sản của các sinh vật biển, một số trong đó có giá trị thương mại. Ngành đánh bắt tôm nổi tiếng của vùng đồng bằng này đóng góp khoảng 30% tổng sản lượng cá thương mại thu hoạch được ở lục địa Hoa Kỳ. Tầm quan trọng của các vùng đất ngập nước ven biển - và thực tế là của nhiều hệ sinh thái khác - đối với sức khỏe con người đòi hỏi phải quản lý hệ sinh thái cẩn thận để đảm bảo dòng hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái được duy trì bền vững. Hệ sinh thái RECAP cung cấp cho xã hội loài người những hàng hóa và dịch vụ không thể thiếu. Việc thay đổi hệ sinh thái có thể ảnh hưởng đến khả năng cung cấp những hàng hóa và dịch vụ này. • Một số hàng hóa và dịch vụ thiết yếu mà hệ sinh thái cung cấp cho con người là gì? Xem trang. 1223 â€¢ Hãy cho một ví dụ về nỗ lực của con người nhằm tăng cường cung cấp một số hàng hóa hoặc dịch vụ hệ sinh thái gây ra sự suy thoái của những hàng hóa hoặc dịch vụ khác. Xem trang. 1 223 Làm thế nào chúng ta có thể giải quyết thách thức trong việc thu được hàng hóa và dịch vụ từ các hệ sinh thái mà không ảnh hưởng đến khả năng cung cấp hàng hóa và dịch vụ đó về lâu dài? Có những lựa chọn nào để quản lý bền vững các hệ sinh thái? Làm thế nào các hệ sinh thái có thể được quản lý bền vững? Các hoạt động cho phép chúng ta bảo tồn hoặc nâng cao hệ sinh thái để hưởng lợi từ các hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái cụ thể trong thời gian dài mà không ảnh hưởng đến các hệ sinh thái khác được coi là bền vững. Trong nhiều trường hợp, tổng giá trị kinh tế của một hệ sinh thái được quản lý bền vững cao hơn giá trị kinh tế của một hệ sinh thái được chuyển đổi hoặc khai thác chuyên sâu (Hình 58.19). Hơn nữa, lợi ích kinh tế lâu dài của việc ngăn chặn việc khai thác quá mức các hệ sinh thái là rất lớn. Ví dụ, sự sụp đổ của ngành đánh bắt cá tuyết ở Georges Bank do đánh bắt quá mức (xem Hình 55.14) đã khiến hàng chục nghìn việc làm bị mất. Cản trở việc thiết lập các chính sách khuyến khích các hoạt động bền vững là tạo ấn tượng rằng các dịch vụ hệ sinh thái là "hàng hóa công" không có giá trị thị trường. Những người không được hưởng lợi từ các dịch vụ do hệ sinh thái tự nhiên cung cấp sẽ không có động cơ trả tiền cho chúng, trong khi những cá nhân sở hữu hệ sinh thái được chuyển đổi có thể thu được lợi ích kinh tế to lớn. Có thể cần có hành động của chính phủ để tạo ra các động lực khuyến khích quản lý hệ sinh thái bền vững. Ví dụ về hành động như vậy có thể bao gồm: â€¢ Loại bỏ các khoản trợ cấp thúc đẩy việc khai thác có hại cho hệ sinh thái. Ví dụ,hàng tỷ USD 6 vùng đất ngập nước nguyên vẹn CD 05 | Hệ sinh thái được quản lý bền vững | Các hệ sinh thái được chuyển đổi o ~o o CO ID 0) Q. Lâm nghiệp bền vững Đất ngập nước Rừng nhiệt đới Rừng ngập mặn Rừng nhiệt đới Canada Cameroon Thái Lan Campuchia 58,19 Giá trị kinh tế của các hệ sinh thái được quản lý bền vững Nhiều loại hệ sinh thái có thể cung cấp nhiều hàng hóa và

dịch vụ hơn khi chúng được quản lý bền vững hoàn toàn được chuyển đổi sang mục đích sử dụng của con người và bị khai thác mạnh mẽ. được chính phủ ở các quốc gia phát triển trả tiền để trợ cấp cho nông nghiệp trong nước (với mục đích bảo vệ nông dân khỏi rủi ro kinh tế) đã dẫn đến sản lượng lương thực lớn hơn mức đảm bảo của thị trường toàn cầu, thúc đẩy việc sử dụng quá nhiều phân bón và làm giảm lợi nhuận của nông nghiệp ở các nước đang phát triển. “Có thể đạt được việc sử dụng nước ngọt bền vững hơn từ sông và tầng ngậm nước bằng cách tính toàn bộ chi phí cung cấp nước cho người dùng, bằng cách phát triển các phương pháp sử dụng nước hiệu quả hơn và bằng cách thay đổi việc phân bổ quyền sử dụng nước để khuyến khích bảo tồn hơn là hơn là tiêu dùng lãng phí. â€¢ Có thể đạt được việc sử dụng nghề cá biển bền vững hơn bằng cách thiết lập nhiều khu bảo tồn biển được bảo vệ hơn và các hoạt động "notake"; những vùng mà cá có thể phát triển đến tuổi sinh sản. Các cuộc thảo luận gần đây của trung tâm quản lý nghề cá biển về cái thường được gọi là giả thuyết BOFFF ('Cá to, già, béo, cái'), trong đó đề xuất rằng điều quan trọng nhất là bảo vệ những con cái lớn nhất và già nhất trong quần thể vì chúng sinh sản nhiều hơn. cá trẻ hơn rất nhiều (xem Phần 55.6). Nâng cao nhận thức cộng đồng là điều cần thiết để thực hiện các chương trình quản lý bền vững. Hầu hết mọi người không nhận ra giá trị lâu dài của hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái hoặc hiểu hoạt động của con người ảnh hưởng như thế nào đến hoạt động của hệ sinh thái. Việc duy trì và tăng cường hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái chưa có giá trị thị trường được thiết lập là đặc biệt khó khăn. Có lẽ khía cạnh khó duy trì nhất của chức năng hệ sinh thái khi đối mặt với việc con người sử dụng ngày càng nhiều hệ sinh thái toàn cầu sẽ là sự đa dạng sinh học. Chương cuối cùng của cuốn sách này được dành cho chủ đề quan trọng này.bằng cách phát triển các phương pháp sử dụng nước hiệu quả hơn và bằng cách thay đổi việc phân bổ quyền sử dụng nước để khuyến khích bảo tồn hơn là tiêu dùng lãng phí. â€¢ Có thể đạt được việc sử dụng nghề cá biển bền vững hơn bằng cách thiết lập nhiều khu bảo tồn biển được bảo vệ hơn và các hoạt động "notake"; những vùng mà cá có thể phát triển đến tuổi sinh sản. Các cuộc thảo luận gần đây của trung tâm quản lý nghề cá biển về cái thường được gọi là giả thuyết BOFFF ('Cá to, già, béo, cái'), trong đó đề xuất rằng điều quan trọng nhất là bảo vệ những con cái lớn nhất và già nhất trong quần thể vì chúng sinh sản nhiều hơn. cá trẻ hơn rất nhiều (xem Phần 55.6). Nâng cao nhận thức cộng đồng là điều cần thiết để thực hiện các chương trình quản lý bền vững. Hầu hết mọi người không nhận ra giá trị lâu dài của hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái hoặc hiểu hoạt động của con người ảnh hưởng như thế nào đến hoạt động của hệ sinh thái. Việc duy trì và tăng cường hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái chưa có giá trị thị trường được thiết lập là đặc biệt khó khăn. Có lẽ khía cạnh khó duy trì nhất của chức năng hệ sinh thái khi đối mặt với việc con người sử dụng ngày càng nhiều hệ sinh thái toàn cầu sẽ là sự đa dạng sinh học. Chương cuối cùng của cuốn sách này được dành cho chủ đề quan trọng này.bằng cách phát triển các phương pháp sử dụng nước hiệu quả hơn và bằng cách thay đổi việc phân bổ quyền sử dụng nước để khuyến khích bảo tồn hơn là tiêu dùng lãng phí. â€¢ Có thể đạt được việc sử dụng nghề cá biển bền vững hơn bằng cách thiết lập nhiều khu bảo tồn biển được bảo vệ hơn và các hoạt động "notake"; những vùng mà cá có thể phát triển đến tuổi sinh sản. Các cuộc thảo luận gần đây của trung tâm quản lý nghề cá biển về cái thường được gọi là giả thuyết BOFFF ('Cá to, già, béo, cái'), trong đó đề xuất rằng điều quan trọng nhất là bảo vệ những con cái lớn nhất và già nhất trong quần thể vì chúng sinh sản nhiều hơn. cá trẻ hơn rất nhiều (xem Phần 55.6). Nâng cao nhận thức cộng đồng là điều cần thiết để thực hiện các chương trình quản lý bền vững. Hầu hết mọi người không nhận ra giá trị lâu dài của hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái hoặc hiểu hoạt động của con người ảnh hưởng như thế nào đến hoạt động của hệ sinh thái. Việc duy trì và tăng cường hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái chưa có giá trị thị trường được thiết lập là đặc biệt khó khăn. Có lẽ khía cạnh khó duy trì nhất của chức năng hệ sinh thái khi đối mặt với việc con người sử dụng ngày càng nhiều hệ sinh thái toàn cầu sẽ là sự đa dạng sinh học. Chương cuối cùng của cuốn sách này được dành cho chủ đề quan trọng này.

Tóm tắt Chương 1225 - # Làm thế nào chúng ta có thể xác định mức độ vùng chết do hành động của con người gây ra và chúng là kết quả của các quá trình sinh địa hóa tự nhiên ở mức độ nào? TRẢ LỜI Tình trạng thiếu oxy xảy ra một cách tự nhiên trong các hệ thủy sinh, nhưng trong suốt lịch sử, nó chủ yếu bị hạn chế ở các hệ sinh thái nước sâu như lưu vực đại dương sâu, vịnh hẹp và đáy của các hồ lớn nhất. Sự xuất hiện của vùng chết ở vùng nước nông ven bờ và cửa sông là một hiện tượng của thế kỷ XX (vùng chết ở Vịnh Mexico lần đầu tiên được xác định vào năm 1972). Thời điểm này, cũng như quan sát thấy các vùng chết đang gia tăng về số lượng và quy mô, cho thấy có sự tham gia của con người. Ủy ban về Môi trường và Tài nguyên

thiên nhiên của Văn phòng Khoa học và Công nghệ Nhà Trắng đã khởi xướng một đánh giá khoa học về nguyên nhân và hậu quả của tình trạng thiếu oxy ở vùng Vịnh vào năm 1997. Là một phần của nỗ lực này, các lõi trầm tích đã được thực hiện để xác định mức độ lịch sử của sự lắng đọng của tảo trong trầm tích. Những lõi này cho thấy một mô hình gia tăng rõ ràng trong nửa sau của thế kỷ 20. Các mô hình máy tính tinh vi đã chứng minh mối liên hệ đáng kể giữa lượng nitơ vô cơ hòa tan trong sông và tốc độ cạn kiệt oxy, và sự gia tăng đáng kể nhất trùng hợp với các ghi chép lịch sử về những thay đổi trong hoạt động của con người làm tăng tải lượng nitrat trong hệ thống sông. Do Vịnh Mexico cung cấp gần 3/4 số tôm và 2/3 số hàu được thu hoạch ở Mỹ, cũng như các nguồn tài nguyên đánh bắt cá giải trí và các loài cá làm thức ăn gia súc quan trọng về mặt sinh thái, việc mở rộng hơn nữa vùng chết có thể gây ra những hậu quả kinh tế tàn khốc. Năng lượng chảy qua hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? ™ Một hệ sinh thái bao gồm tất cả các sinh vật trong một quần xã sinh thái cũng như các yếu tố vật lý và hóa học ảnh hưởng đến các sinh vật đó. ™ Dòng năng lượng và các nguyên tố hóa học luân chuyển qua các hệ sinh thái. Xem lại Hình 58.1 â€¢ Sản lượng sơ cấp ròng trên mặt đất khác nhau trên toàn cầu, phản ánh sự khác biệt về đầu vào năng lượng mặt trời và các kiểu khí hậu do chúng tạo ra. Ôn lại Hình 58.2, 58.3 â€¢ Năng suất trong hệ sinh thái dưới nước bị giới hạn bởi ánh sáng, nhiệt độ và lượng dinh dưỡng sẵn có. Xem lại Hình 58.4 â € ¢ Con người chiếm khoảng 1/4 sản lượng sơ cấp ròng trung bình hàng năm của Trái đất, mặc dù số tiền này thay đổi theo vùng. Vật liệu di chuyển trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? ™ Các nguyên tố hóa học luân chuyển qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu. Ôn lại Hình 58.5 â€¢ Sự chuyển động của các nguyên tố qua ngăn sinh học của hệ sinh thái, từ sự hấp thụ của sinh vật tự dưỡng đến sự phân hủy, thường xảy ra ở quy mô cục bộ. â€¢ Hầu hết sự lưu thông không khí toàn cầu diễn ra ở tầng thấp nhất của khí quyển, tầng đối lưu. Tầng ozone trong tầng bình lưu hấp thụ bức xạ cực tím. Ôn lại Hình 58.6 â€¢ Carbon dioxide, hơi nước,và các khí nhà kính khác trong khí quyển trong suốt với ánh sáng mặt trời nhưng giữ nhiệt, do đó làm nóng bề mặt Trái đất. Xem lại Hình 58.7, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 58.1 â€¢ Bởi vì các quá trình địa chất di chuyển các phần tử trên đất liền diễn ra rất chậm (trên quy mô hàng triệu năm), nên có sự khác biệt lớn giữa các khu vực và địa phương trong việc cung cấp các phần tử cụ thể trong các khu vực trên mặt đất. â € ¢ Một số chất dinh dưỡng xâm nhập vào nước ngọt từ khí quyển khi có mưa, nhưng hầu hết được giải phóng khỏi đá do thời tiết. Chúng thường được di chuyển nhanh chóng đến các hồ hoặc đại dương. • Quá trình trao đổi chất diễn ra thường xuyên ở các hồ vùng ôn đới vào cả mùa xuân và mùa thu, mang lại chất dinh dưỡng cho bề mặt và oxy cho vùng nước sâu hơn. Ôn lại Hình 58.8 CHƯƠNG TÓM TẮT 58 â€¢ Hầu hết các vật chất quay vòng qua các ngăn sinh học và phi sinh học đều kết thúc ở đại dương, nơi cuối cùng chúng chìm xuống đáy. • Ngọn lửa giải phóng các nguyên tố hóa học từ thảm thực vật mà chúng đốt cháy. Những nguyên tố bay hơi đó đi vào khí quyển, nơi chúng có thể được nước mưa mang vào nước ngầm. Chu kỳ của các chất dinh dưỡng cụ thể trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? â € ¢ Mô hình chuyển động của một nguyên tố hóa học thông qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu là chu trình sinh địa hóa của nó. â € ¢ Chu trình thủy văn được điều khiển bởi mặt trời, làm bốc hơi nhiều nước từ bề mặt đại dương hơn là lượng nước được tạo ra bởi lượng mưa. Lượng mưa dư thừa rơi xuống đất liền cuối cùng sẽ quay trở lại đại dương, chủ yếu ở sông. Ôn lại Hình 58.9, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 58.2 â€¢ Nước ngầm đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn, nhưng tầng chứa nước ngầm đang bị cạn kiệt nghiêm trọng do các hoạt động của con người. - Carbon được loại bỏ khỏi khí quyển bằng quá trình quang hợp và quay trở lại khí quyển thông qua quá trình trao đổi chất và đốt cháy. Ôn lại Hình 58.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 58.3 â€¢ Nồng độ C02 trong khí quyển đã tăng lên rất nhiều trong 150 năm qua, phần lớn là do việc đốt nhiên liệu hóa thạch. Sự tích tụ C02 này đang làm khí hậu toàn cầu nóng lên. Xem lại Hình 58.11-58.13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng lượng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theocó sự khác biệt lớn theo khu vực và địa phương trong việc cung cấp các nguyên tố cụ thể trong các khu vực trên mặt đất. â € ¢ Một số chất dinh dưỡng xâm nhập vào nước ngọt từ khí quyển khi có mưa, nhưng hầu hết được giải phóng khỏi đá do thời tiết. Chúng thường được

di chuyển nhanh chóng đến các hồ hoặc đại dương. • Quá trình trao đổi chất diễn ra thường xuyên ở các hồ vùng ôn đới vào cả mùa xuân và mùa thu, mang lại chất dinh dưỡng cho bề mặt và oxy cho vùng nước sâu hơn. Ôn lại Hình 58.8 CHƯƠNG TÓM TẮT 58 â€¢ Hầu hết các vật chất quay vòng qua các ngăn sinh học và phi sinh học đều kết thúc ở đại dương, nơi cuối cùng chúng chìm xuống đáy. • Ngọn lửa giải phóng các nguyên tố hóa học từ thảm thực vật mà chúng đốt cháy. Những nguyên tố bay hơi đó đi vào khí quyển, nơi chúng có thể được nước mưa mang vào nước ngầm. Chu kỳ của các chất dinh dưỡng cụ thể trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? â € ¢ Mô hình chuyển động của một nguyên tố hóa học thông qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu là chu trình sinh địa hóa của nó. â € ¢ Chu trình thủy văn được điều khiển bởi mặt trời, làm bốc hơi nhiều nước từ bề mặt đại dương hơn là lượng nước được tạo ra bởi lượng mưa. Lượng mưa dư thừa rơi xuống đất liền cuối cùng sẽ quay trở lại đại dương, chủ yếu ở sông. Ôn lại Hình 58.9, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 58.2 â€¢ Nước ngầm đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn, nhưng tầng chứa nước ngầm đang bị cạn kiệt nghiêm trọng do các hoạt động của con người. - Carbon được loại bỏ khỏi khí quyển bằng quá trình quang hợp và quay trở lại khí quyển thông qua quá trình trao đổi chất và đốt cháy. Ôn lại Hình 58.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 58.3 â€¢ Nồng độ C02 trong khí quyển đã tăng lên rất nhiều trong 150 năm qua, phần lớn là do việc đốt nhiên liệu hóa thạch. Sự tích tụ C02 này đang làm khí hậu toàn cầu nóng lên. Xem lại Hình 58.11-58.13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng lượng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theocó sự khác biệt lớn theo khu vực và địa phương trong việc cung cấp các nguyên tố cụ thể trong các khu vực trên mặt đất. â € ¢ Một số chất dinh dưỡng xâm nhập vào nước ngọt từ khí quyển khi có mưa, nhưng hầu hết được giải phóng khỏi đá do thời tiết. Chúng thường được di chuyển nhanh chóng đến các hồ hoặc đại dương. • Quá trình trao đổi chất diễn ra thường xuyên ở các hồ vùng ôn đới vào cả mùa xuân và mùa thu, mang lại chất dinh dưỡng cho bề mặt và oxy cho vùng nước sâu hơn. Ôn lại Hình 58.8 CHƯƠNG TÓM TẮT 58 â€¢ Hầu hết các vật chất quay vòng qua các ngăn sinh học và phi sinh học đều kết thúc ở đại dương, nơi cuối cùng chúng chìm xuống đáy. • Ngọn lửa giải phóng các nguyên tố hóa học từ thảm thực vật mà chúng đốt cháy. Những nguyên tố bay hơi đó đi vào khí quyển, nơi chúng có thể được nước mưa mang vào nước ngầm. Chu kỳ của các chất dinh dưỡng cụ thể trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? â € ¢ Mô hình chuyển động của một nguyên tố hóa học thông qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu là chu trình sinh địa hóa của nó. â € ¢ Chu trình thủy văn được điều khiển bởi mặt trời, làm bốc hơi nhiều nước từ bề mặt đại dương hơn là lượng nước được tạo ra bởi lượng mưa. Lượng mưa dư thừa rơi xuống đất liền cuối cùng sẽ quay trở lại đại dương, chủ yếu ở sông. Ôn lại Hình 58.9, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 58.2 â€¢ Nước ngầm đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn, nhưng tầng chứa nước ngầm đang bị cạn kiệt nghiêm trọng do các hoạt động của con người. - Carbon được loại bỏ khỏi khí quyển bằng quá trình quang hợp và quay trở lại khí quyển thông qua quá trình trao đổi chất và đốt cháy. Ôn lại Hình 58.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 58.3 â€¢ Nồng độ C02 trong khí quyển đã tăng lên rất nhiều trong 150 năm qua, phần lớn là do việc đốt nhiên liệu hóa thạch. Sự tích tụ C02 này đang làm khí hậu toàn cầu nóng lên. Xem lại Hình 58.11-58.13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng lượng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theo• Ngọn lửa giải phóng các nguyên tố hóa học từ thảm thực vật mà chúng đốt cháy. Những nguyên tố bay hơi đó đi vào khí quyển, nơi chúng có thể được nước mưa mang vào nước ngầm. Chu kỳ của các chất dinh dưỡng cụ thể trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? â € ¢ Mô hình chuyển động của một nguyên tố hóa học thông qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu là chu trình sinh địa hóa của nó. â € ¢ Chu trình thủy văn được điều khiển bởi mặt trời, làm bốc hơi nhiều nước từ bề mặt đại

dương hơn là lượng nước được tạo ra bởi lượng mưa. Lượng mưa dư thừa rơi xuống đất liền cuối cùng sẽ quay trở lại đại dương, chủ yếu ở sông. Ôn lại Hình 58.9, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 58.2 â€¢ Nước ngầm đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn, nhưng tầng chứa nước ngầm đang bị cạn kiệt nghiêm trọng do các hoạt động của con người. - Carbon được loại bỏ khỏi khí quyển bằng quá trình quang hợp và quay trở lại khí quyển thông qua quá trình trao đổi chất và đốt cháy. Ôn lại Hình 58.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 58.3 â€¢ Nồng độ C02 trong khí quyển đã tăng lên rất nhiều trong 150 năm qua, phần lớn là do việc đốt nhiên liệu hóa thạch. Sự tích tụ C02 này đang làm khí hậu toàn cầu nóng lên. Xem lại Hình 58.11-58.13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng lượng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theo• Ngọn lửa giải phóng các nguyên tố hóa học từ thảm thực vật mà chúng đốt cháy. Những nguyên tố bay hơi đó đi vào khí quyển, nơi chúng có thể được nước mưa mang vào nước ngầm. Chu kỳ của các chất dinh dưỡng cụ thể trong hệ sinh thái toàn cầu như thế nào? â € ¢ Mô hình chuyển động của một nguyên tố hóa học thông qua các ngăn sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái toàn cầu là chu trình sinh địa hóa của nó. â € ¢ Chu trình thủy văn được điều khiển bởi mặt trời, làm bốc hơi nhiều nước từ bề mặt đại dương hơn là lượng nước được tạo ra bởi lượng mưa. Lượng mưa dư thừa rơi xuống đất liền cuối cùng sẽ quay trở lại đại dương, chủ yếu ở sông. Ôn lại Hình 58.9, HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 58.2 â€¢ Nước ngầm đóng một vai trò nhỏ trong chu trình thủy văn, nhưng tầng chứa nước ngầm đang bị cạn kiệt nghiêm trọng do các hoạt động của con người. - Carbon được loại bỏ khỏi khí quyển bằng quá trình quang hợp và quay trở lại khí quyển thông qua quá trình trao đổi chất và đốt cháy. Ôn lại Hình 58.10, HƯỚNG DẪN HOẠT HÌNH 58.3 â€¢ Nồng độ C02 trong khí quyển đã tăng lên rất nhiều trong 150 năm qua, phần lớn là do việc đốt nhiên liệu hóa thạch. Sự tích tụ C02 này đang làm khí hậu toàn cầu nóng lên. Xem lại Hình 58.11-58.13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng lượng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theo13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng khả năng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theo13 â€¢ Do việc sử dụng phân bón trong nông nghiệp và đốt nhiên liệu hóa thạch, tổng khả năng cố định đạm của con người gần bằng với khả năng cố định đạm tự nhiên. Xem lại hình 58.14. 58.15, HƯỚNG DẪN HOẠT ĐỘNG 58.4 – Sự thay đổi chu trình nitơ của con người đã dẫn đến sự dư thừa các hợp chất nitơ trong các vùng nước, dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và vùng chết. “Việc đốt nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng lưu huỳnh và nitơ vào khí quyển, dẫn đến kết tủa axit. Đánh giá Hình 58.16 â€¢ Việc sử dụng phân bón và khai hoang trong nông nghiệp đã làm tăng đáng kể lượng phốt pho đưa vào đất và nước ngọt. Xem lại Hình 58.17 tiếp theo

1226 CHƯƠNG 58 Hệ sinh thái và sinh thái toàn cầu Hệ sinh thái cung cấp hàng hóa và dịch vụ gì? Làm thế nào các hệ sinh thái có thể được quản lý bền vững? ™ Hàng hóa và dịch vụ do hệ sinh thái cung cấp bao gồm thực phẩm, nước sạch, kiểm soát lũ lụt, thụ phấn, kiểm soát sâu bệnh, điều hòa khí hậu, thỏa mãn tinh thần và hưởng thụ thẩm mỹ. Hầu hết các dịch vụ hệ sinh thái đều không thể thay thế được hoặc công nghệ cần thiết để thay thế chúng rất tốn kém. Những nỗ lực nhằm nâng cao năng lực của hệ sinh thái nhằm cung cấp một số hàng hóa và dịch vụ thường phải trả giá bằng khả năng hệ thống cung cấp những hàng hóa và dịch vụ khác.

â€¢ Tổng giá trị kinh tế của một hệ sinh thái được quản lý theo cách bền vững thường cao hơn giá trị kinh tế của một hệ sinh thái được chuyển đổi hoặc khai thác mạnh. Đánh giá Hình 58.19 â€¢ Công nhận giá trị của hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái hiện được coi là "hàng hóa công" có thể thúc đẩy chính phủ hành động để bảo vệ họ. Giáo dục cộng đồng là cần thiết để giúp mọi người nhận thức được họ được hưởng lợi bao nhiêu từ hàng hóa và dịch vụ hệ sinh thái. Xem HOẠT ĐỘNG 58.1 để xem lại khái niệm của chương này Bftjli] Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình Life10e.com/is58 CHƯƠNG ĐÁNH GIÁ NHỚ NHỚ 1. Những đặc điểm nào của Trái đất ảnh hưởng đến động lực hệ sinh thái của nó? Một. Các phiến thạch quyển chuyển động liên tục b. Khí quyển điều hòa nhiệt độ bề mặt c. Một lượng lớn nước ở thể lỏng D. Sự đa dạng của sinh vật sống e. Tất cả những điều trên 2. Các vùng nước dâng của biển rất quan trọng vì a. chúng giúp các nhà khoa học đo lường tính chất hóa học của nước biển sâu. b. chúng mang lên bề mặt những sinh vật khó quan sát được ở nơi khác. c. tàu có thể đi nhanh hơn trong các khu vực này. d. chúng làm tăng năng suất biển bằng cách đưa chất dinh dưỡng trở lại bề mặt nước biển. đ. chúng mang nước có oxy lên bề mặt. 3. Chu trình thủy văn vận hành như vậy vì a. nước chảy vào đại dương qua sông. b. nước bốc hơi từ lá cây. c. lượng nước bốc hơi từ bề mặt đại dương nhiều hơn lượng nước được quay trở lại đại dương dưới dạng mưa. d. lượng mưa rơi trên đất liền. đ. lượng nước rơi xuống đại dương dưới dạng mưa nhiều hơn là lượng nước bốc hơi khỏi bề mặt của nó. 4. Carbon dioxide được gọi là khí nhà kính vì a. nó được sử dụng trong nhà kính để tăng cường sự phát triển của thực vật. b. nó trong suốt với nhiệt nhưng bẫy ánh sáng mặt trời. c. nó trong suốt với ánh sáng mặt trời nhưng giữ nhiệt. d. nó trong suốt với cả ánh sáng mặt trời và nhiệt. đ. nó bẫy cả ánh sáng mặt trời và nhiệt. 5. Chu trình sinh địa hóa của phốt pho khác với chu trình của cacbon và nitơ ở điểm a. phốt pho thiếu thành phần khí quyển. b. phốt pho thiếu pha lỏng. c. chỉ có phốt pho được luân chuyển qua các sinh vật biển. d. sinh vật sống không cần phốt pho. đ. Chu trình phốt pho không khác biệt đáng kể so với chu trình cacbon và nitơ. 6. Duy trì khả năng cung cấp hàng hóa và dịch vụ của hệ sinh thái là quan trọng vì a.hầu hết các dịch vụ hệ sinh thái không thể được nhân rộng bằng bất kỳ phương tiện nào khác. b. thay thế chúng bằng các sản phẩm thay thế công nghệ là cực kỳ tốn kém. c. công nghệ thay thế chiếm đất có giá trị. d. các chính phủ không thể hoạt động mà không đánh thuế các dịch vụ hệ sinh thái. đ. Điều đó không quan trọng. Con người có thể tồn tại khá tốt ngay cả khi dịch vụ hệ sinh thái suy giảm nghiêm trọng. HIỂU & ÁP DỤNG 7. Nước của Hồ Washington, hồ lớn thứ hai ở bang Washington và nằm liền kề với thành phố Seattle, đã trở lại tình trạng tiền công nghiệp trong vòng 10 năm sau khi nước thải được chuyển từ hồ đến Puget Sound, một nhánh của Thái Bình Dương. Liệu tất cả các hồ bị ô nhiễm nước thải có tự làm sạch nhanh như Hồ Washington nếu nước thải đầu vào bị dừng lại? Đặc điểm nào của hồ là quan trọng nhất đối với tốc độ phục hồi của nó sau khi giảm lượng chất dinh dưỡng đầu vào? 8. Một quan chức chính phủ cho phép xây dựng một nhà máy điện đốt than lớn ở khu vực hoang dã trước đây. Ống khói của nó thải ra một lượng lớn chất thải đốt cháy. Liệt kê và mô tả tất cả các tác động có thể xảy ra của hành động này đối với các hệ sinh thái ở cấp địa phương, khu vực và toàn cầu. Nếu chất thải được lọc sạch hoàn toàn khỏi khí thải ống khói thì những tác động nào bạn vừa nêu vẫn sẽ xảy ra?

Tóm tắt chương 1227 PHÂN TÍCH & ĐÁNH GIÁ 9. Bạn sẽ tiến hành những loại thí nghiệm nào để đánh giá những hậu quả có thể xảy ra của việc bón sắt cho đại dương để tăng tốc độ quang hợp? Những thí nghiệm này nên được tiến hành ở quy mô không gian và thời gian nào? 10. Một cơ chế được đề xuất để giảm dòng cacbon do con người tạo ra (do con người gây ra) vào khí quyển được gọi là "giới hạn và buôn bán" theo đó chính phủ đặt ra "giới hạn" hoặc giới hạn lượng khí thải carbon của những người gây ô nhiễm, nhưng cho phép các cơ sở phát thải ít hơn mức cho phép phát thải của họ bán khoản tín dụng vượt quá cho những người gây ô nhiễm, những người có thể vượt quá mức cho phép phát thải của họ. Bạn có thể thấy những lợi ích và hạn chế nào của cách tiếp cận này nhằm giảm lượng khí thải carbon? 11. Một chuỗi cơn bão mạnh đã tấn công bờ biển phía đông Hoa Kỳ trong suốt mùa bão kéo dài một năm. Một số người cho rằng thảm họa này là do sự nóng lên của các đại dương do khí nhà kính trong khí quyển gây ra. Những người khác khẳng định rằng sự nóng lên toàn cầu không phải là nguyên nhân vì bão đã xảy ra trong nhiều thế kỷ. Bạn đánh giá những tuyên bố mâu thuẫn này như thế nào? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

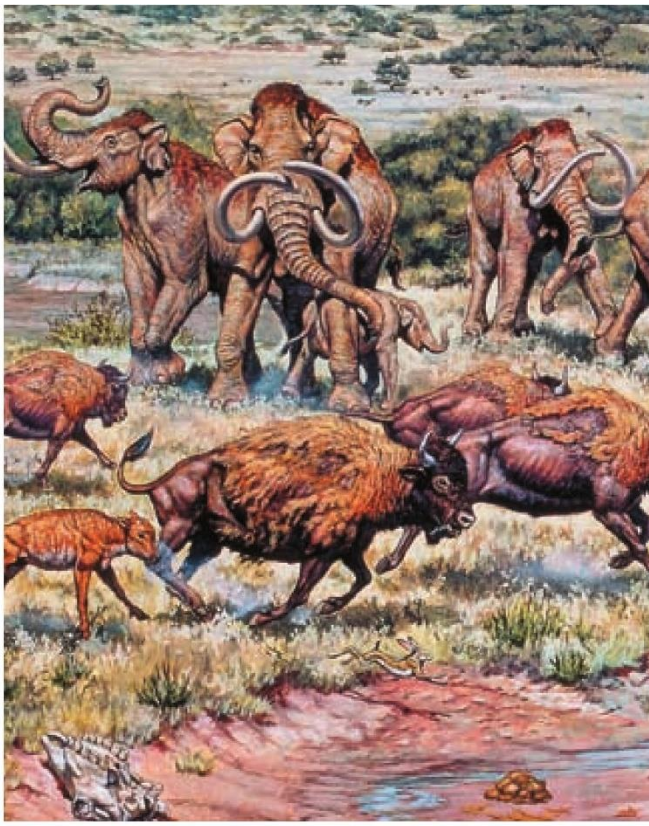
Đa dạng sinh học và Sinh học bảo tồn CHƯƠNG 59.1 Sinh học bảo tồn là gì? 59.2 Các nhà sinh học bảo tồn dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học như thế nào? 59.3 Những hoạt động nào của con người đe dọa sự tồn tại của loài? 59.4 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? Một cây thông Giáng sinh tự nhiên Trong những năm 1980, một số lượng lớn đại bàng hói di cư (Haliaeetus leucocephalus) đã biến Công viên quốc gia sông băng của Montana thành một điểm thu hút khách du lịch vào mỗi mùa thu khi những con chim dừng lại để ăn cá hồi kokanee đang sinh sản Khi quần thể cá hồi trở thành nạn nhân của nạn đói du nhập cá hồi hồ, đại bàng cũng biến mất và du lịch suy giảm. BẤT KỲ HOẠT ĐỘNG CỦA CON NGƯỜI nào cũng góp phần dẫn đến sự tuyệt chủng của các loài động vật; ngay cả ý định tốt cũng có thể gây ra mối đe dọa. Hồ Flathead ở phía tây bắc Montana ban đầu có ít hơn chục loài cá bản địa, bao gồm cá hồi bò (Salvelinus confluentus) và cá hồi cắt cổ tây (Oncorhynchus clarkii lewisi). Để khuyến khích câu cá thể thao, các loài cá thể thao không phải bản địa đã được đưa vào. Hầu hết những lần du nhập này đều không thành công, nhưng cá hồi kokanee (Oncorhynchus nerka), được du nhập từ miền Tây Canada, cuối cùng đã phát triển thịnh vượng và đến giữa những năm 1980 đã trở thành loài cá thể thao chiếm ưu thế. Bởi vì kokanee rất phổ biến với những người câu cá nên người ta đã nỗ lực để thiết lập chúng ở các hồ gần đó. Các nhà quản lý nghề cá đã đưa tôm opossum (Mysis diluviana) vào các hồ lân cận để cung cấp nguồn thức ăn cho kokanee con, chúng ăn động vật phù du. Nhưng kokanee là loài kiếm ăn ban ngày, sử dụng tầm nhìn để tìm con mồi; Tôm opossum vẫn ở đáy hồ vào ban ngày, do đó thoát khỏi sự săn mồi của kokanee non. Bằng cách nào đó, tôm đã tìm đường đến Hồ Flathead, nơi chúng được chứng minh là nguồn cung cấp dồi dào cho cá hồi hồ (Salvelinus namaycush), một loài du nhập khác nhưng chưa bao giờ trở nên dồi dào do nguồn cung cấp thức ăn hạn chế ở đáy hồ, nơi cá hồi kiếm ăn như trẻ vị thành niên. Với nguồn thức ăn mới, quần thể cá hồi hồ bùng nổ. Cá hồi hồ trưởng thành là loài ăn phàm ăn các loài cá khác và số lượng cá hồi kokanee giảm mạnh khi chúng trở thành con mồi của cá hồi hồ. Đến năm 1992 kokanee đã rời khỏi Hồ Flathead. Cá hồi bò bản địa có thể là loại tiếp theo; loài này đã chính thức được chỉ định là "dễ bị tuyệt chủng" vào năm 1999 và tương lai của nó là không chắc chắn. Những thay đổi này đã có tác động kinh tế vượt xa câu cá thể thao. Vào những năm 1980, những đàn đại bàng hói di cư đã ăn thịt những con kokanee dồi dào sinh sản ở thượng nguồn Hồ Flathead ở Công viên Quốc gia Glacier. Cảnh tượng này là một điểm thu hút khách du lịch to lớn vào mỗi mùa thu. Không có cá hồi, sẽ có ít đại bàng đến thăm khu vực hơn và nếu không có đại bàng thì sẽ có ít khách du lịch hơn. Ví dụ về tác động không lường trước được của các hoạt động của con người này không phải là duy nhất. Với những gì chúng ta biết về sự tương tác giữa các loài, không có gì đáng ngạc nhiên khi một loài được đưa vào không đúng chỗ có thể gây nguy hiểm cho các loài khác. Làm thế nào có thể dự đoán được những tác động bất lợi của việc du nhập loài trước khi xảy ra thiệt hại lâu dài? Xem câu trả lời ở trang 1245.





59.1 Sinh học bảo tồn là gì? 1229 Hầu như tất cả các hệ sinh thái tự nhiên trên Trái đất đều bị thay đổi bởi các hoạt động của con người. Nhiều môi trường sống đã biến mất hoàn toàn và nhiều môi trường sống khác đã bị biến đổi rất nhiều. Ngay cả khí hậu Trái đất và các chu trình sinh địa hóa toàn cầu cũng bị thay đổi, như chúng ta đã thấy ở Chương 58. Một hậu quả của những thay đổi này là tốc độ tuyệt chủng của các loài tăng lên nhanh chóng. Sinh học bảo tồn là một môn khoa học dành riêng cho việc bảo vệ và quản lý đa dạng sinh học của Trái đất. Bộ môn này dựa chủ yếu vào các nguyên tắc sinh thái, đạo đức học, sinh học tiến hóa và quản lý động vật hoang dã, đặc biệt khi làm sáng tỏ các yếu tố quyết định liệu một quần thể nhất định có tồn tại hay không. Những nỗ lực bảo tồn ban đầu được đặc trưng bởi sự căng thẳng giữa những người có mục tiêu chính là bảo tồn tài nguyên thiên nhiên vì lợi ích kinh tế của họ và những người tin rằng thiên nhiên có giá trị nội tại độc lập với lợi ích kinh tế của con người. Ngày nay, các nhà sinh học bảo tồn nghiên cứu đầy đủ các loại hàng hóa và dịch vụ mà con người có được từ các loài và hệ sinh thái, bao gồm cả lợi ích về mặt thẩm mỹ và tâm lý. Bây giờ chúng ta biết rằng hiểu được hệ sinh thái toàn cầu và tác động của các hoạt động của con người lên hệ thống đó là điều cần thiết cho sự thịnh vượng lâu dài của Homo sapiens. Sinh học bảo tồn là một môn học ứng dụng, nghĩa là nó liên quan đến việc áp dụng kiến thức khoa học vào thực tế để giải quyết vấn đề. Những người làm việc trong lĩnh vực sinh học bảo tồn được hướng dẫn bởi ba nguyên tắc cơ bản: “Các quá trình tiến hóa hợp nhất mọi dạng sống. Để bảo vệ và quản lý hiệu quả đa dạng sinh học, chúng ta phải hiểu các quá trình tiến hóa tạo ra và duy trì đa dạng sinh học. ™ Thế giới sinh thái rất năng động. Bởi vì quần thể và cộng đồng thay đổi liên tục theo thời gian nên không có sự "cân bằng tự nhiên" tĩnh tại. có thể phục vụ như một mục tiêu của các hoạt động bảo tồn. ™ Con người là một phần của hệ sinh thái. Lợi ích và hoạt động của con người phải được kết hợp với các mục tiêu và thực tiễn bảo tồn. Sinh học bảo tồn nhằm mục đích bảo vệ và quản lý đa dạng sinh học. Thuật ngữ đa dạng sinh học, viết tắt của "đa dạng sinh học"; có nhiều định nghĩa. Chúng ta có thể nói đa dạng sinh học là mức độ biến đổi di truyền trong một loài. Biến thể di truyền có thể được đo bằng số lượng alen tại một locus, số lượng locus đa hình trong bộ gen hoặc số lượng cá thể trong quần thể đa hình ở các locus nhất định. Như chúng ta đã thấy trong suốt cuốn sách này, biến thể di truyền cho phép sinh vật thích nghi với sự thay đổi của môi trường. Đa dạng sinh học cũng có thể được định nghĩa theo mức độ phong phú về loài trong một cộng đồng cụ thể. Ở quy mô lớn hơn, đa dạng sinh học cũng bao gồm sự đa dạng của hệ sinh thái - đặc biệt là các tương tác phức tạp bên trong và giữa các hệ sinh thái. Mặc dù chúng ta có thể nghiên cứu các thành phần này của đa dạng sinh học một cách riêng biệt nhưng trong cuộc sống, chúng có mối liên hệ mật thiết với nhau.Một biểu hiện dễ thấy của sự mất đa dạng sinh học là sự tuyệt chủng loài. Sự tuyệt chủng là một chủ đề thường xuyên xảy ra trong lịch sử sự sống; hầu hết các loài sống trên Trái đất qua nhiều thời đại ngày nay đã tuyệt chủng. Ví dụ, hãy xem xét các sinh vật kỵ khí bị mất khi các sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn quang hợp sớm đã bổ sung oxy vào bầu khí quyển Trái đất, như được mô tả trong Phần 25.2. Sự tuyệt chủng đã xảy ra trong suốt lịch sử Trái đất ở thời điểm được gọi là "nền" tăng do những thay đổi trong điều kiện môi trường đã tạo điều kiện thuận lợi cho một số loài và ảnh hưởng tiêu cực đến những loài khác. Nhưng tốc độ tuyệt chủng đang diễn ra ngày nay ngang bằng với tốc độ của năm cuộc tuyệt chủng hàng loạt lớn (xem Bảng 25.1 và Hình 25.2). Các đợt tuyệt chủng hàng loạt trước đây là kết quả của những xáo trộn thảm khốc từ thiên nhiên, trong khi phần lớn các đợt tuyệt chủng hiện đại có thể là do tác động của các hoạt động của con người. Con người có khả năng to lớn để thay đổi hệ sinh thái và do đó gây ra sự tuyệt chủng. Khi con người lần đầu tiên đến Bắc Mỹ từ Siberia khoảng 14.000 năm trước, họ đã gặp phải một hệ động vật có vú lớn đa dạng và ngoạn mục, bao gồm mèo răng kiếm, chó sói hung dữ, voi ma mút, voi răng mấu, con lười đất khổng lồ và hải ly khổng lồ (Hình 59.1). Hầu hết các loài động vật cỡ lớn này đã tuyệt chủng trong vòng vài nghìn năm sau khi con người đến. Mặc dù một số giả thuyết đã được đưa ra để giải thích cho sự biến mất nhanh chóng và đồng thời về mặt địa chất của rất nhiều loài động vật lớn, nhưng việc con người săn bắt quá mức là lời giải thích hợp lý nhất. Sự mất mát của động vật cỡ lớn trùng với sự xuất hiện của con người cũng đã được ghi nhận ở Úc và Hawaii. Trong 400 năm qua, quá trình công nghiệp hóa và đô thị hóa ngày càng tăng đã đẩy nhanh tốc độ tuyệt chủng của các loài về mặt thiên văn. Nhà sinh vật học tiến hóa nổi tiếng Edward O. Wilson ước tính rằng Trái đất đang mất đi khoảng 30.000 loài. 59.1 Động vật cỡ lớn đã tuyệt chủng Sự tuyệt chủng của một số loài động vật có vú lớn ở Bắc Mỹ trong Thế Pleistocene có thể là do sự xuất hiện của Homo sapiens. Phần tái tạo này của bảo tàng trưng bày các loài voi ma mút Columbia (M ammuthus columbi), bò rừng cổ đại (Bison antiquus, một tổ tiên đã tuyệt chủng của loài bò rừng Mỹ) và

ngựa phương Tây (Equus occidental is).Các đợt tuyệt chủng hàng loạt trước đây là kết quả của những xáo trộn thảm khốc từ thiên nhiên, trong khi phần lớn các đợt tuyệt chủng hiện đại có thể là do tác động của các hoạt động của con người. Con người có khả năng to lớn để thay đổi hệ sinh thái và do đó gây ra sự tuyệt chủng. Khi con người lần đầu tiên đến Bắc Mỹ từ Siberia khoảng 14.000 năm trước, họ đã gặp phải một hệ động vật có vú lớn đa dạng và ngoạn mục, bao gồm mèo răng kiếm, chó sói dữ tợn, voi ma mút, voi răng mấu, con lười đất khổng lồ và hải ly khổng lồ (Hình 59.1). Hầu hết các loài động vật cỡ lớn này đã tuyệt chủng trong vòng vài nghìn năm sau khi con người đến. Mặc dù một số giả thuyết đã được đưa ra để giải thích cho sự biến mất nhanh chóng và đồng thời về mặt địa chất của rất nhiều loài động vật lớn, nhưng việc con người săn bắt quá mức là lời giải thích hợp lý nhất. Sự mất mát của động vật cỡ lớn trùng với sự xuất hiện của con người cũng đã được ghi nhận ở Úc và Hawaii. Trong 400 năm qua, quá trình công nghiệp hóa và đô thị hóa ngày càng tăng đã đẩy nhanh tốc độ tuyệt chủng của các loài về mặt thiên văn. Nhà sinh vật học tiến hóa nổi tiếng Edward O. Wilson ước tính rằng Trái đất đang mất đi khoảng 30.000 loài. 59.1 Động vật cỡ lớn đã tuyệt chủng Sự tuyệt chủng của một số loài động vật có vú lớn ở Bắc Mỹ trong Thế Pleistocene có thể là do sự xuất hiện của Homo sapiens. Phần tái tạo này của bảo tàng trưng bày các loài voi ma mút Columbia (M ammuthus columbi), bò rừng cổ đại (Bison antiquus, một tổ tiên đã tuyệt chủng của loài bò rừng Mỹ) và ngựa phương Tây (Equus occidental is).Các đợt tuyệt chủng hàng loạt trước đây là kết quả của những xáo trộn thảm khốc từ thiên nhiên, trong khi phần lớn các đợt tuyệt chủng hiện đại có thể là do tác động của các hoạt động của con người. Con người có khả năng to lớn để thay đổi hệ sinh thái và do đó gây ra sự tuyệt chủng. Khi con người lần đầu tiên đến Bắc Mỹ từ Siberia khoảng 14.000 năm trước, họ đã gặp phải một hệ động vật có vú lớn đa dạng và ngoạn mục, bao gồm mèo răng kiếm, chó sói hung dữ, voi ma mút, voi răng mấu, con lười đất khổng lồ và hải ly khổng lồ (Hình 59.1). Hầu hết các loài động vật cỡ lớn này đã tuyệt chủng trong vòng vài nghìn năm sau khi con người đến. Mặc dù một số giả thuyết đã được đưa ra để giải thích cho sự biến mất nhanh chóng và đồng thời về mặt địa chất của rất nhiều loài động vật lớn, nhưng việc con người săn bắt quá mức là lời giải thích hợp lý nhất. Sự mất mát của động vật cỡ lớn trùng với sự xuất hiện của con người cũng đã được ghi nhận ở Úc và Hawaii. Trong 400 năm qua, quá trình công nghiệp hóa và đô thị hóa ngày càng tăng đã đẩy nhanh tốc độ tuyệt chủng của các loài về mặt thiên văn. Nhà sinh vật học tiến hóa nổi tiếng Edward O. Wilson ước tính rằng Trái đất đang mất đi khoảng 30.000 loài. 59.1 Động vật cỡ lớn đã tuyệt chủng Sự tuyệt chủng của một số loài động vật có vú lớn ở Bắc Mỹ trong Thế Pleistocene có thể là do sự xuất hiện của Homo sapiens. Phần tái tạo này của bảo tàng trưng bày các loài voi ma mút Columbia (M ammuthus columbi), bò rừng cổ đại (Bison antiquus, một tổ tiên đã tuyệt chủng của loài bò rừng Mỹ) và ngựa phương Tây (Equus occidental is).



59.1 What Is Conservation Biology?

Virtually all natural ecosystems on Earth have been altered by human activities. Many habitats have disappeared completely, and many others have been greatly modified. Even Earth's climate and its global biogeochemical cycles have been altered, as we saw in Chapter 58. One consequence of these changes has been a rapid increase in the rate at which species go extinct.

Conservation biology is a scientific discipline devoted to protecting and managing Earth's biodiversity. The discipline draws heavily on the

1230 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và bảo tồn sinh học mỗi năm, đẩy chúng ta vào giữa cuộc tuyệt chủng hàng loạt lần thứ sáu. Các sự kiện tuyệt chủng hàng loạt trong quá khứ của Trái đất xảy ra tương đối xa nhau về thời gian và mỗi sự kiện đều mang lại cơ hội sinh thái cho các nhóm khác, sau đó trải qua bức xạ thích ứng. Bảo vệ đa dạng sinh học của Trái đất ngày nay đòi hỏi phải duy trì các quá trình tạo ra các loài mới cũng như đưa tỷ lệ tuyệt chủng đến gần hơn mức cơ bản. Đa dạng sinh học có giá trị to lớn đối với xã hội loài người Các nhà sinh học bảo tồn lo ngại về tình trạng mất đa dạng sinh học ngày càng gia tăng của Trái đất vì nhiều lý do: “Con người phụ thuộc vào hàng nghìn loài khác để có thực phẩm, chất xơ và thuốc men. Con người đã thuần hóa vô số loài thực vật để làm nguồn thực phẩm và hơn 2.000 loài thực vật được sử dụng làm chất xơ trên toàn thế giới. Chỉ riêng ở Ấn Độ, hơn 7.000 loài thực vật được sử dụng trong y học cổ truyền, và ở Hoa Kỳ, hơn 1/4 tổng số đơn thuốc có chứa hoặc được làm từ các sản phẩm thực vật. Hàng trăm loài động vật cũng cung cấp thực phẩm, quần áo và thuốc men cho chúng ta. • Việc mất đi các loài có thể đe dọa hoạt động của hệ sinh thái. Xuyên suốt Phần 10, chúng tôi đã mô tả nhiều tương tác phức tạp giữa các loài. Khi các loài bị mất đi, toàn bộ quần xã và hệ sinh thái có thể thay đổi hoặc bị mất hoàn toàn và con người có thể mất đi hàng hóa và dịch vụ mà hệ sinh thái đó cung cấp. “Con người thu được những lợi ích to lớn về mặt tâm lý, bao gồm cả niềm vui về mặt thẩm mỹ, từ việc tương tác với các sinh vật khác. Những lợi ích thẩm mỹ này mang lại giá trị kinh tế đa dạng sinh học. Ví dụ, cây mọc trên một khu dân cư có thể làm tăng giá trị tài sản của lô đất lên một lượng lớn hơn giá trị của gỗ có thể được làm từ cây. “Sự tuyệt chủng tước đi cơ hội của cộng đồng khoa học để nghiên cứu và tìm hiểu mối quan hệ sinh thái giữa các sinh vật. Càng nhiều loài bị mất đi thì càng khó hiểu được cấu trúc và chức năng của các quần xã sinh thái và hệ sinh thái. â€¢ Sống theo cách gây ra sự tuyệt chủng của các loài khác đặt ra các vấn đề về đạo đức. Sự mất mát đa dạng sinh học ngày càng khiến các triết gia, nhà đạo đức học và các nhà lãnh đạo tôn giáo lo ngại, những người tin rằng các loài có giá trị nội tại. Tất cả những mối quan tâm này, ở những mức độ khác nhau, có thể được các nhà sinh học bảo tồn tích hợp vào các chiến lược bảo vệ đa dạng sinh học. RECAP Sinh học bảo tồn là một môn khoa học ứng dụng nhằm bảo vệ và quản lý đa dạng sinh học đang giảm nhanh chóng do sự tuyệt chủng do hoạt động của con người. â€¢ Giải thích nhiều ý nghĩa của thuật ngữ "đa dạng sinh học." Xem trang. 1229 â€¢Đa dạng sinh học có giá trị như thế nào đối với con người? Xem trang. 1230 Các nhà sinh học bảo tồn phải hiểu đa dạng

sinh học đang tồn tại ngày nay cũng như cách thức và lý do nó thay đổi.Mục tiêu quan trọng của các nhà sinh học bảo tồn là dự đoán loài nào có nguy cơ tuyệt chủng cao nhất và thời gian tuyệt chủng có thể xảy ra. Các nhà sinh học bảo tồn dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học như thế nào? Có bao nhiêu loài và loài nào sẽ bị tuyệt chủng sẽ phụ thuộc cả vào hoạt động của con người và các sự kiện tự nhiên. Các nhà sinh học bảo tồn cố gắng theo dõi những sự tuyệt chủng đang xảy ra và dự đoán những sự tuyệt chủng có thể xảy ra trong thế kỷ tới. Kiến thức của chúng ta về đa dạng sinh học còn chưa đầy đủ Việc theo dõi và dự đoán sự tuyệt chủng rất khó khăn vì nhiều lý do. Đầu tiên, chúng ta không biết ngày nay có bao nhiêu loài sống trên Trái đất. Nhiều loài có nguy cơ tuyệt chủng trong thời gian tới thậm chí còn chưa được các nhà khoa học đặt tên và mô tả. Côn trùng là một ví dụ điển hình: mặc dù hơn 1 triệu loài đã được mô tả (xem Phần 32.4), ước tính số lượng loài chưa được phát hiện dao động từ 2 triệu đến hơn 50 triệu. Ngay cả trong trường hợp các sinh vật lớn hơn, sự hiểu biết của chúng ta về đa dạng sinh học vẫn chưa hoàn thiện. Ví dụ, trong khoảng thời gian 18 tháng năm 2005-2006, hơn 50 loài động vật và thực vật mà trước đây khoa học chưa biết đến đã được phát hiện trong các khu rừng nhiệt đới ở Borneo. Trên toàn thế giới, bản kiểm kê hàng năm về các loài mới được mô tả đã đếm được 19.232 loài được phát hiện chỉ riêng trong năm 2009; danh sách này bao gồm 9.738 loài côn trùng, 2.184 loài thực vật, 1.360 loài nấm, 71 loài động vật có vú và 7 loài chim. Thứ hai, chúng ta không biết loài sống ở đâu. Phạm vi của hầu hết các loài được mô tả, đặc biệt là những loài nhỏ, sống ẩn dật và hiếm gặp, vẫn chưa được biết đến nhiều. Một loài bọ thực sự nhỏ bé ở Bắc Mỹ, Corixidea Major (hiếm đến mức không có tên chung), chỉ được tìm thấy ở một địa điểm gần Clarksville, Tennessee, cho đến khi các nhà côn trùng học thu thập côn trùng bị thu hút bởi ánh sáng vào ban đêm đã phát hiện ra nó ở Virginia và Florida, mở rộng phạm vi hoạt động của nó. phạm vi được biết đến hơn 1.000 km. Thứ ba, rất khó để xác định liệu một loài có thực sự tuyệt chủng hay không. Hiếm khi cái chết của thành viên cuối cùng còn sống sót của một loài được ghi nhận một cách chắc chắn, như trường hợp của con chim bồ câu viễn khách cuối cùng (Ectopistes migratorius), một con cái tên Martha, chết ở Vườn thú Cincinnati vào ngày 1 tháng 9 năm 1914. tình trạng của các loài quý hiếm, sống ẩn dật với lịch sử sống ít được biết đến khó xác định hơn nhiều, như trường hợp của loài chim gõ kiến mỏ ngà (Campephilus mainis) ở miền đông nam Hoa Kỳ, được cho là đã tuyệt chủng mặc dù đã được báo cáo nhìn thấy (Hình 59,2A). Khỉ lùn lùn (Tar sius pumilus), loài linh trưởng nhỏ bé nặng chưa đến 60 gram, được cho là đã tuyệt chủng khỏi khu rừng mây bản địa của chúng trên đảo Sulawesi ở Indonesia. Năm 2008 – 85 năm sau lần cuối cùng người ta nhìn thấy loài T. pumilus còn sống – một nhóm nghiên cứu từ Đại học Texas A&M đã phát hiện ra các cá thể của loài này sống ở một trong những công viên quốc gia trên đảo (Hình 59). . 2B). Thứ tư,chúng ta hiếm khi biết tất cả các mối liên hệ giữa các loài. Ở phần mở đầu của chương này, chúng ta đã thấy phần giới thiệu

59.2 Nó có thực sự tuyệt chủng? (A) Chim gõ kiến mỏ ngà (được minh họa ở đây trong bản in Audubon thế kỷ 19) được cho là đã tuyệt chủng cho đến khi có báo cáo về việc nhìn thấy vào năm 2004. Bằng chứng rõ ràng về loài chim còn sống cho đến nay vẫn khiến các nhà nghiên cứu điểu học lảng tránh. (B) Năm 2008, loài khỉ lùn lùn được phát hiện tại một công viên quốc gia Indonesia sau khi được cho là đã tuyệt chủng trong 85 năm. Các nhà sinh học dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học? 1231 Bản thân sự hiếm có không phải lúc nào cũng là nguyên nhân gây lo ngại. Một số loài chuyên sống ở những môi trường sống quý hiếm và khác thường có lẽ chưa bao giờ đặc biệt phong phú và thích nghi tốt với môi trường sống quý hiếm. Ví dụ, ruồi cua Cayman (Drosophila endoloranchia) có lẽ chưa bao giờ nhiều. Nó chỉ được tìm thấy ở Quần đảo Cayman, nơi nó chỉ ký sinh hai loài cua trên cạn. Tuy nhiên, quy mô quần thể nhỏ là điều đáng lo ngại, đặc biệt đối với những loài có quần thể giảm đột ngột. Những thứ này "mới hiếm" các loài thường có nguy cơ tuyệt chủng cao, vì việc giảm quy mô quần thể một cách nhanh chóng và lớn có thể dẫn đến sự trôi dạt di truyền và mất đi sự biến đổi di truyền (xem Chương 21). Một số khía cạnh của loài' lịch sử cuộc sống đặc biệt quan trọng trong việc dự đoán khả năng phục hồi của quần thể sau khi giảm quy mô (xem Chương 55). Ví dụ, ở cá và động vật có vú, một trong những yếu tố dự báo tốt nhất về nguy cơ tuyệt chủng là độ tuổi trưởng thành, một đặc điểm trong lịch sử cuộc sống có ảnh hưởng sâu sắc đến tốc độ tăng trưởng dân số. Các yêu cầu thích hợp về sinh thái cũng có thể ảnh hưởng đến khả năng phục hồi của quần thể sau sự suy giảm nhanh chóng. Các loài có môi trường sống hoặc yêu cầu về chế độ ăn uống đặc biệt, trong đó có một loài không phải là loài bản địa đã làm thay đổi toàn bộ mạng lưới thức ăn của Hồ Flathead và khiến các loài khác gặp nguy

hiểm. Tuy nhiên, vẫn chưa biết có bao nhiêu loài có nguy cơ bị đe dọa vì sự tương tác sinh thái giữa tất cả cư dân trong hồ chưa bao giờ được mô tả kỹ lưỡng. Đi tới Media Clip 59.1 jgKJjE Những loài mới được tìm thấy trong cuộc sống thế kỷ XXI 0e.com/mc59. 1 Chúng ta có thể dự đoán tác động của các hoạt động của con người đối với đa dạng sinh học Bất chấp những lỗ hổng trong hiểu biết của chúng ta về đa dạng sinh học, vẫn có các phương pháp để ước tính tỷ lệ tuyệt chủng có thể xảy ra do các hoạt động của con người. Để ước tính nguy cơ một quần thể cụ thể sẽ bị tuyệt chủng, các nhà sinh học bảo tồn phát triển các mô hình thống kê kết hợp thông tin về quy mô, biến thể di truyền, đặc điểm lịch sử cuộc sống cũng như sinh lý và hành vi của các thành viên trong quần thể đó. Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN) đã công bố các danh mục xác định loài? nguy cơ tuyệt chủng. Các loài có nguy cơ tuyệt chủng sắp xảy ra ở tất cả hoặc hầu hết phạm vi phân bố của chúng được phân loại là "có nguy cơ tuyệt chủng" hoặc "cực kỳ nguy cấp"; những loài được cho là dễ bị tuyệt chủng trong tương lai gần được phân loại là "dễ bị tổn thương." Các nhà sinh học coi các loài thuộc một trong ba loại này đều bị "đe dọa"; (Hình 59.3). 59.3 Các loài có nguy cơ tuyệt chủng (A) Phân loại theo loại nguy cơ tuyệt chủng của tất cả 47.677 loài được IUCN đánh giá. (B) Các thanh hiển thị số lượng và tỷ lệ các loài thuộc các loại có nguy cơ tuyệt chủng khác nhau (gọi chung là "bị đe dọa") trong một số nhóm phân loại đã được đánh giá toàn diện. (A) 375 3.325 2% 7% 8% Thiếu dữ liệu Ít quan tâm Gần bị đe dọa 1 Dễ bị tổn thương ^ Có nguy cơ tuyệt chủng > Bị đe dọa â– Cực kỳ nguy cấp J 1 1 Tuyệt chủng hoặc tuyệt chủng trong tự nhiên (B) Chuồn chuồn I Cá nước ngọt Cycads Cây lá kim | Cua nước ngọt San hô Bò sát Động vật có vú Chim Động vật lưỡng cư Dễ bị tổn thương Có nguy cơ tuyệt chủng Cực kỳ nguy cấp Tuyệt chủng hoặc tuyệt chủng trong tự nhiên j i i i i i i i i i i i i i i i i i i i 0 500 1000 1500 2000 Số lượng loài

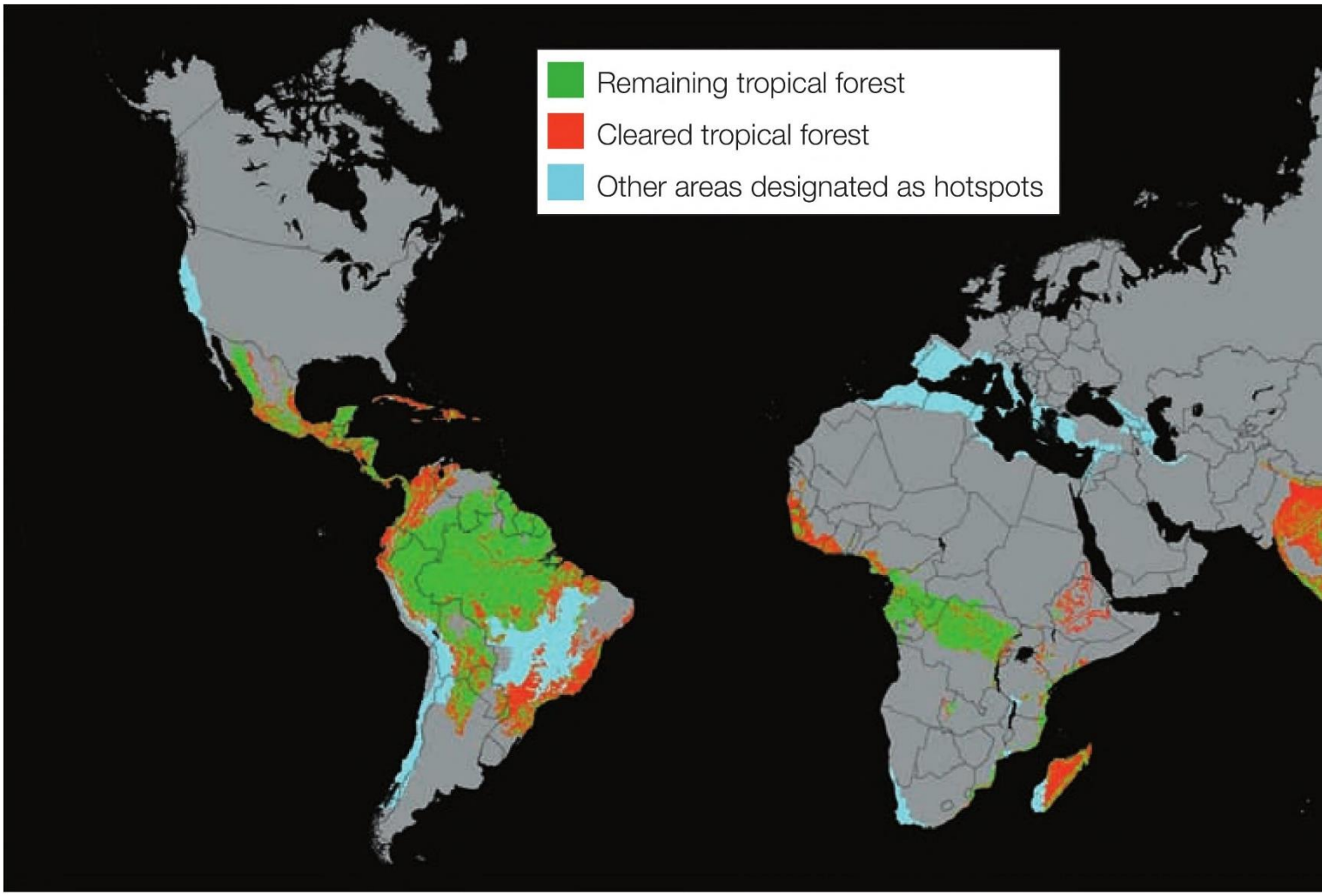
(A) *Campephilus principalis*

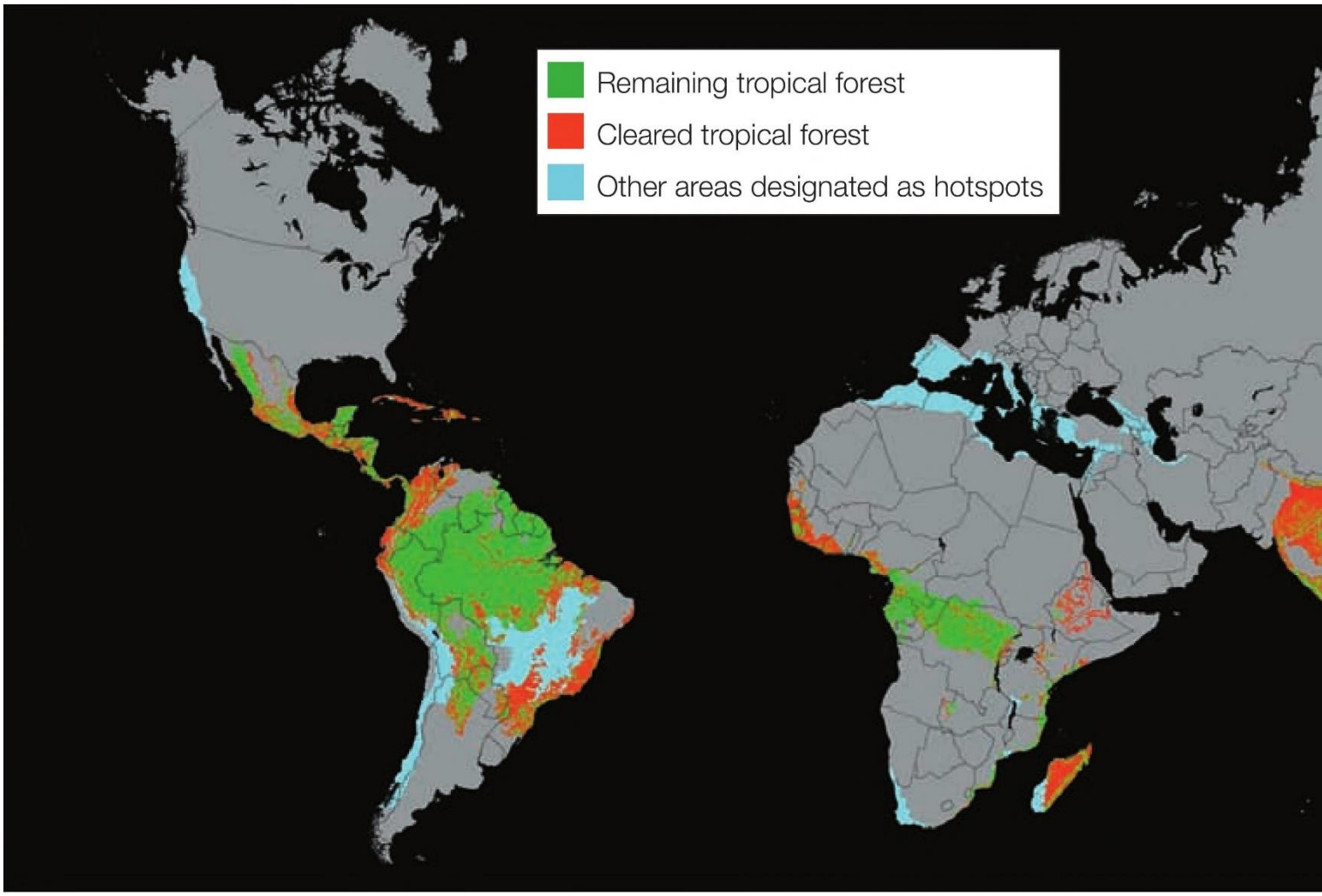


(B)



Rừng nhiệt đới còn lại Rừng nhiệt đới bị chặt phá Các khu vực khác được chỉ định là điểm nóng 59.4 Rừng nhiệt đới biến mất Kể từ khoảng năm 1950, rừng nhiệt đới đã bị phá hủy với tốc độ chóng mặt do đất bị chặt phá để phục vụ nông nghiệp, đường cao tốc, tài nguyên gỗ và các nhu cầu khác của dân số đang bùng nổ. Rừng nhiệt đới từ lâu đã được công nhận là trung tâm đa dạng sinh học hay "điểm nóng"; nơi chứa đựng số lượng lớn các loài (xem Phần 59.4 và Hình 59.10). ví dụ, có nhiều khả năng bị tuyệt chủng hơn các loài có yêu cầu tổng quát hơn. Ngoài ra, các quần thể giảm xuống quy mô nhỏ hoặc giới hạn trong phạm vi nhỏ có thể dễ dàng bị loại bỏ bởi những xáo trộn cục bộ. Ví dụ, quần thể loài chim tuốt Cozumel (' Toxostoma guttatum), một thành viên của họ chim nhại chỉ được biết đến trên đảo Cozumel ngoài khơi Mexico, đã giảm kể từ năm 1970 do sự kết hợp của nhiều yếu tố, bao gồm cả sự vô tình đưa trăn thắt lưng vào đảo. Sau đó, bắt đầu từ năm 1988, một loạt cơn bão mạnh đã gây ra hậu quả thảm khốc đối với quần thể chim tu hú còn lại. Các cuộc khảo sát được thực hiện vào năm 2006 không ghi lại được bất kỳ cá thể nào còn sống sót và ngày nay Toxostoma guttatum rất có thể đã tuyệt chủng. Các nhà sinh học bảo tồn áp dụng các nguyên tắc về mối quan hệ khu vực loài và lý thuyết về địa sinh học đảo (xem Phần 57.3) để dự đoán tác động đến việc các loài bị mất môi trường sống - nguyên nhân chính gây ra sự tuyệt chủng ngày nay. Bằng cách đo tốc độ giảm độ phong phú của loài khi giảm kích thước mảng môi trường sống, họ đã phát hiện ra rằng, trung bình mất 90% diện tích môi trường sống sẽ dẫn đến mất một nửa số loài sống trong và phụ thuộc vào môi trường sống đó. Chúng ta sẽ xem xét một ví dụ quan trọng của nghiên cứu này ở Phần 59.3. Các tính toán tương tự có thể được thực hiện cho tổng diện tích toàn cầu của một loại môi trường sống. Tỷ lệ mất rừng mưa nhiệt đới - quần xã sinh vật phong phú nhất trên trái đất - là khoảng 2% diện tích rừng còn lại mỗi năm do nhu cầu ngày càng tăng của dân số loài người đang tăng nhanh không chỉ đối với tài nguyên rừng. mà còn đối với đất nông nghiệp đã được giải phóng mặt bằng. Hầu hết các khu rừng nhiệt đới ở châu Á đã bị thu hẹp thành những mảnh nhỏ, những khu rừng rộng lớn duy nhất còn lại được tìm thấy trên các đảo New Guinea và ở mức độ thấp hơn nhiều là Borneo (Hình 59.4). Từ năm 2000 đến năm 2010, tỷ lệ phá rừng nhiệt đới cao nhất diễn ra ở Trung Mỹ. Nếu tỷ lệ mất mát hiện tại tiếp tục, gần 1 triệu loài rừng nhiệt đới (ước tính thận trọng) có thể bị tuyệt chủng trước cuối thế kỷ này. Dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học là điều khó khăn vì kiến thức của chúng ta về đa dạng sinh học còn chưa đầy đủ. Mối quan hệ loài-khu vực có thể được sử dụng để dự đoán tỷ lệ tuyệt chủng ở những khu vực có nguy cơ bị mất môi trường sống. â€¢ Một số lỗ hổng trong kiến thức hiện tại của chúng ta về đa dạng sinh học là gì? Xem trang.1230-1231 â€¢ Một số yếu tố nào khiến một loài đặc biệt dễ bị tuyệt chủng? Xem trang 1 231-1 232 Nhiều yếu tố có thể khiến các loài có nguy cơ bị tuyệt chủng, nhưng các hoạt động của con người đã có tác động không cân xứng đến sự tuyệt chủng hàng loạt mà Trái đất hiện đang trải qua. Hiểu được các hoạt động cụ thể của con người đặt ra những thách thức như thế nào đối với sự tồn tại của loài là điều cần thiết để phát triển các cách giảm thiểu tổn thất đa dạng sinh học. Những hoạt động nào của con người đe dọa sự tồn tại của loài? Các hoạt động của con người đe dọa sự tồn tại của các loài bao gồm thay đổi và phá hủy môi trường sống, du nhập các loài không bản địa, khai thác quá mức và biến đổi khí hậu. Các nhà sinh học bảo tồn xác định những hoạt động này ảnh hưởng đến các loài như thế nào và sử dụng thông tin đó để đưa ra các chiến lược nhằm bảo vệ các loài có nguy cơ tuyệt chủng hoặc bị đe dọa.


Remaining tropical forest
Cleared tropical forest
Other areas designated as hotspots



59.3 Những hoạt động nào của con người đe dọa sự tồn tại của loài? 1233 Mất môi trường sống gây nguy hiểm cho các loài Triển vọng đa dạng sinh học toàn cầu 3, một báo cáo do Liên hợp quốc công bố năm 2010, đã xác định năm áp lực chính đối với đa dạng sinh học. Đứng đầu danh sách là tình trạng mất và suy thoái môi trường sống, bao gồm sự phân mảnh hoặc phá hủy hoàn toàn môi trường sống do các hoạt động của con người. Nhiều môi trường sống - đặc biệt là môi trường sống nước ngọt - đang bị suy thoái do ô nhiễm. Nhiều chất độc hại do hoạt động của con người thải vào môi trường sống tự nhiên có tác động tiêu cực đến quá trình sinh sản, phát triển và tập tính của các loài, làm giảm khả năng sống sót cũng như khả năng cạnh tranh của chúng. Trong số các chất gây ô nhiễm độc hại rắc rối nhất hiện nay là các chất thải kim loại nặng trong quá trình khai thác và sản xuất, hydrocacbon thơm đa vòng phát sinh từ quá trình đốt nhiên liệu hóa thạch và các hóa chất hữu cơ tổng hợp thải ra môi trường để kiểm soát sâu bệnh. Các chất ô nhiễm không nhất thiết phải độc hại mới gây ra vấn đề. Thùng rác nhựa không thể phân hủy được vứt xuống đại dương gây nguy hiểm nghẹt thở cho các loài chim biển và động vật có vú, chúng có thể nhầm lẫn các mảnh nhựa trôi nổi với con mồi mà chúng cố gắng ăn. Cá, san hô và các sinh vật biển khác có thể bị vướng vào nhựa thải và thường dẫn đến tử vong. Mất môi trường sống cũng có thể xảy ra thông qua việc loại bỏ hoàn toàn môi trường sống. Như chúng ta đã thấy ở Phần 58.4, các hệ sinh thái tự nhiên đang được chuyển đổi sang mục đích sử dụng của con người với tốc độ ngày càng tăng. Sự phá hủy vật lý một môi trường sống cụ thể, chẳng hạn như khi rừng mưa nhiệt đới bị chặt phá và đất được chuyển sang mục đích sử dụng cho nông nghiệp, sẽ loại bỏ các loài không thể tồn tại ở bất kỳ nơi nào khác. Mất môi trường sống cũng ảnh hưởng đến môi trường sống lân cận không bị phá hủy. Khi một phần của môi trường sống bị mất do hoạt động của con người, môi trường sống còn lại sẽ bị chia cắt thành các mảng môi trường sống ngày càng nhỏ hơn và biệt lập hơn. Các mảng sinh cảnh nhỏ khác biệt về mặt chất lượng với các mảng lớn hơn của cùng một môi trường sống ở những cách ảnh hưởng đến sự

tồn tại của loài. Các mảng nhỏ không thể duy trì quần thể của các loài cần diện tích lớn và chúng chỉ có thể hỗ trợ các quần thể nhỏ của những loài có thể tồn tại trong các mảng nhỏ. Ngoài ra, tỷ lệ miếng vá bị ảnh hưởng bởi các yếu tố bên ngoài tăng lên một cách không cân xứng khi kích thước miếng vá giảm (Hình 59.5). Ở gần bìa rừng, gió mạnh hơn, nhiệt độ cao hơn, độ ẩm thấp hơn và mức độ ánh sáng cao hơn so với khi ở xa hơn trong rừng. Các loài từ môi trường sống xung quanh thường xâm chiếm các rìa của một mảnh đất, nơi chúng cạnh tranh hoặc săn mồi các loài sống trong mảnh đất đó. Những ảnh hưởng này được gọi là hiệu ứng cạnh. Sự gia tăng các rìa có thể mang lại lợi ích cho một số loài, chẳng hạn như những loài phụ thuộc vào tài nguyên ở nhiều môi trường sống và phải di chuyển giữa chúng. Tuy nhiên, đối với nhiều loài khác, các hiệu ứng biên khiến môi trường sống trở nên không phù hợp hoặc thúc đẩy sự hình thành của các đối thủ cạnh tranh, động vật ăn thịt hoặc ký sinh trùng.Một tác động của việc chia cắt rừng ở vùng Trung Tây Bắc Mỹ là sự gia tăng số lượng loài chim chìa vôi đầu nâu (Molothrus ater). Loài chim này là loài ký sinh trong đàn con - nghĩa là nó đẻ trứng vào tổ của các loài chim khác và con non của nó được bố mẹ vật chủ nuôi dưỡng, gây tổn hại cho con non của chúng (xem phần mở đầu của Chương 53). Về mặt lịch sử, khu vực này chịu ảnh hưởng của hiệu ứng rìa. Khu vực này không bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng cạnh. Bởi vì chiều rộng của cạnh tương đối không đổi, khi tổng diện tích trở nên nhỏ hơn, cạnh sẽ lớn hơn theo tỷ lệ. #4 30,55% 43,75% 64% 88,8% - â–º Thấp Tỷ lệ phần trăm mảnh đất bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng rìa Cao 59,5 Hiệu ứng cạnh Một mảnh môi trường sống càng nhỏ thì tỷ lệ miếng vá đó bị ảnh hưởng bởi các điều kiện trong môi trường xung quanh càng lớn. EjiJH Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 59.1 Edge Effects SlHSb Lifel 0e.com/at59.1 chim bò rừng theo sau bò rừng và các động vật có vú ăn cỏ khác, ăn côn trùng do đàn đánh lên; do đó trứng của chúng chủ yếu được đẻ trong tổ của các loài vật chủ trên đồng cỏ. Tuy nhiên, sự phân mảnh rừng đã mở ra những cơ hội mới cho loài chim chìa vôi, hiện nay chúng có thể đẻ trứng vào tổ của các loài chim rừng ở bìa rừng. Các khu rừng bị chia cắt, có nhiều rìa tương đối hơn so với các khu rừng nguyên vẹn, do đó tạo điều kiện thuận lợi cho sự sinh sôi nảy nở của các loài chim chìa vôi và gây bất lợi cho các loài rừng. Bởi vì rất nhiều môi trường sống đã trải qua sự phân mảnh vào thời điểm chúng được các nhà sinh thái học nghiên cứu lần đầu tiên nên việc xác định tác động của sự phân mảnh đối với các cộng đồng nguyên thủy có thể khó khăn. Các cuộc khảo sát kịp thời có thể cung cấp một số thông tin này. Ví dụ, một dự án nghiên cứu lớn đã được triển khai vào năm 1979 tại một khu rừng mưa nhiệt đới gần Manaus, Brazil, dự kiến sẽ chuyển đổi thành đồng cỏ. Các chủ đất đồng ý bảo tồn các lô rừng có kích thước và hình dạng nhất định do các nhà sinh vật học đặt ra (Hình 59. 6A). Các nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toàngây tổn hại cho con non của mình (xem phần mở đầu của Chương 53). Về mặt lịch sử, khu vực này chịu ảnh hưởng của hiệu ứng rìa. Khu vực này không bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng cạnh. Bởi vì chiều rộng của cạnh tương đối không đổi, khi tổng diện tích trở nên nhỏ hơn, cạnh sẽ lớn hơn theo tỷ lệ. #4 30,55% 43,75% 64% 88,8% - â–º Thấp Tỷ lệ phần trăm mảnh đất bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng rìa Cao 59,5 Hiệu ứng cạnh Một mảnh môi trường sống càng nhỏ thì tỷ lệ miếng vá đó bị ảnh hưởng bởi các điều kiện trong môi trường xung quanh càng lớn. EjiJH Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 59.1 Edge Effects SlHSb Lifel 0e.com/at59.1 chim bò rừng theo sau bò rừng và các động vật có vú ăn cỏ khác, ăn côn trùng do đàn đánh lên; do đó trứng của chúng chủ yếu được đẻ trong tổ của các loài vật chủ trên đồng cỏ. Tuy nhiên, sự phân mảnh rừng đã mở ra những cơ hội mới cho loài chim chìa vôi, hiện nay chúng có thể đẻ trứng vào tổ của các loài chim rừng ở bìa rừng. Các khu rừng bị chia cắt, có nhiều rìa tương đối hơn so với các khu rừng nguyên vẹn, do đó tạo điều kiện thuận lợi cho sự sinh sôi nảy nở của các loài chim chìa vôi và gây bất lợi cho các loài rừng. Bởi vì rất nhiều môi trường sống đã trải qua sự phân mảnh vào thời điểm chúng được các nhà sinh thái học nghiên cứu lần đầu tiên nên việc xác định tác động của sự phân mảnh đối với các cộng đồng nguyên thủy có thể khó khăn. Các cuộc khảo sát kịp thời có thể cung cấp một số thông tin này. Ví dụ, một dự án nghiên cứu lớn đã được triển khai vào năm 1979 tại một khu rừng mưa nhiệt đới gần Manaus,

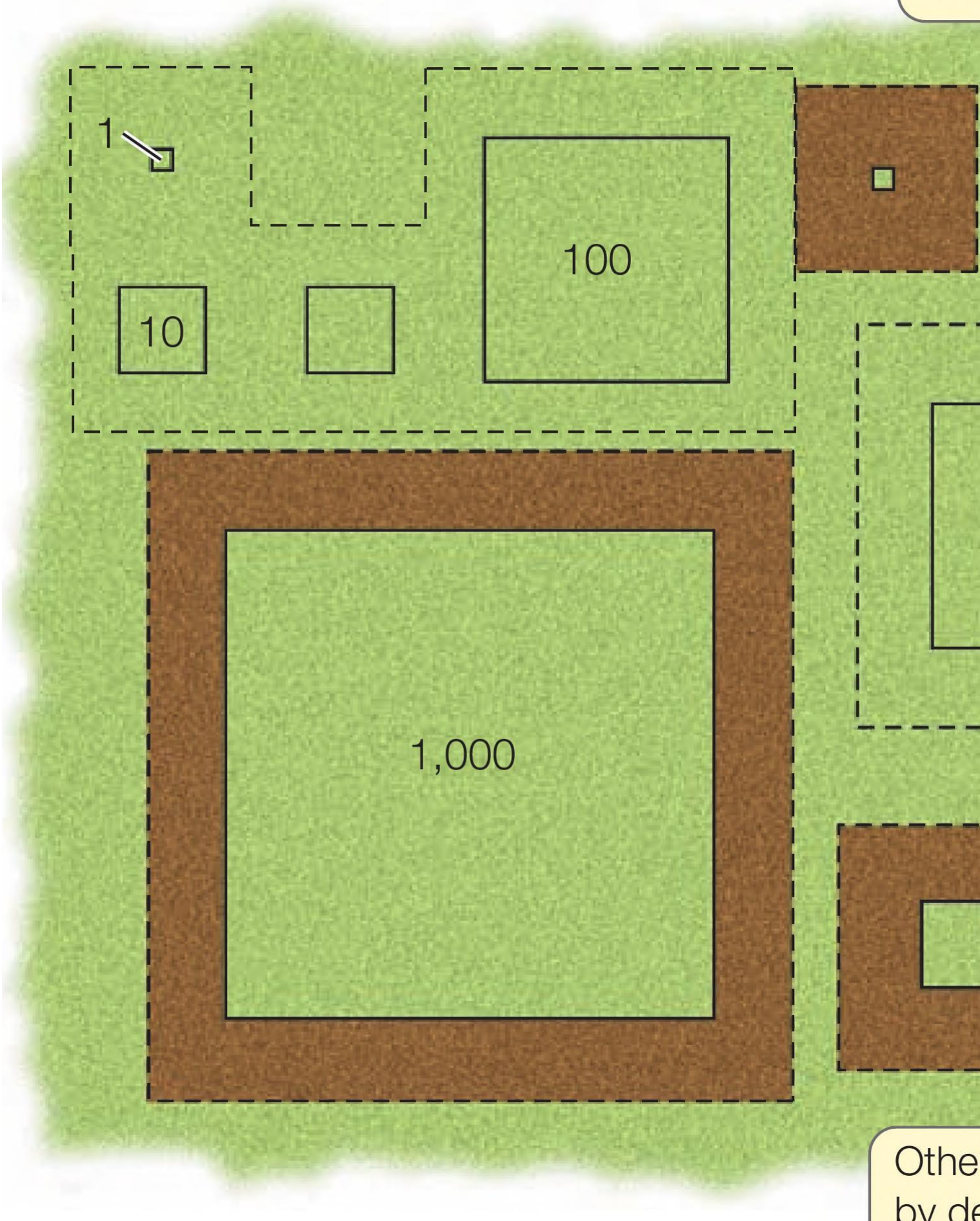
Brazil, dự kiến sẽ chuyển đổi thành đồng cỏ. Các chủ đất đồng ý bảo tồn các lô rừng có kích thước và hình dạng nhất định do các nhà sinh vật học đặt ra (Hình 59. 6A). Các nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toàngây tổn hại cho con non của mình (xem phần mở đầu của Chương 53). Về mặt lịch sử, khu vực này chịu ảnh hưởng của hiệu ứng rìa. Khu vực này không bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng cạnh. Bởi vì chiều rộng của cạnh tương đối không đổi, khi tổng diện tích trở nên nhỏ hơn, cạnh sẽ lớn hơn theo tỷ lệ. #4 30,55% 43,75% 64% 88,8% - â–º Thấp Tỷ lệ phần trăm mảnh đất bị ảnh hưởng bởi hiệu ứng rìa Cao 59,5 Hiệu ứng cạnh Một mảnh môi trường sống càng nhỏ thì tỷ lệ miếng vá đó bị ảnh hưởng bởi các điều kiện trong môi trường xung quanh càng lớn. EjiJH Chuyển đến Hướng dẫn hoạt hình 59.1 Edge Effects SlHSb Lifel 0e.com/at59.1 chim bò rừng theo sau bò rừng và các động vật có vú ăn cỏ khác, ăn côn trùng do đàn đánh lên; do đó trứng của chúng chủ yếu được đẻ trong tổ của các loài vật chủ trên đồng cỏ. Tuy nhiên, sự phân mảnh rừng đã mở ra những cơ hội mới cho loài chim chìa vôi, hiện nay chúng có thể đẻ trứng vào tổ của các loài chim rừng ở bìa rừng. Các khu rừng bị chia cắt, có nhiều rìa tương đối hơn so với các khu rừng nguyên vẹn, do đó tạo điều kiện thuận lợi cho sự sinh sôi nảy nở của các loài chim chìa vôi và gây bất lợi cho các loài rừng. Bởi vì rất nhiều môi trường sống đã trải qua sự phân mảnh vào thời điểm chúng được các nhà sinh thái học nghiên cứu lần đầu tiên nên việc xác định tác động của sự phân mảnh đối với các cộng đồng nguyên thủy có thể khó khăn. Các cuộc khảo sát kịp thời có thể cung cấp một số thông tin này. Ví dụ, một dự án nghiên cứu lớn đã được triển khai vào năm 1979 tại một khu rừng mưa nhiệt đới gần Manaus, Brazil, dự kiến sẽ chuyển đổi thành đồng cỏ. Các chủ đất đồng ý bảo tồn các lô rừng có kích thước và hình dạng nhất định do các nhà sinh vật học đặt ra (Hình 59. 6A). Các nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toàn1 Edge Effects SlHSb Lifel 0e.com/at59.1 chim bò rừng theo sau bò rừng và các động vật có vú ăn cỏ khác, ăn côn trùng do đàn đuổi lên; do đó trứng của chúng chủ yếu được đẻ trong tổ của các loài vật chủ trên đồng cỏ. Tuy nhiên, sự phân mảnh rừng đã mở ra những cơ hội mới cho loài chim chìa vôi, hiện nay chúng có thể đẻ trứng vào tổ của các loài chim rừng ở bìa rừng. Các khu rừng bị chia cắt, có nhiều rìa tương đối hơn so với các khu rừng nguyên vẹn, do đó tạo điều kiện thuận lợi cho sự sinh sôi nảy nở của các loài chim chìa vôi và gây bất lợi cho các loài rừng. Bởi vì rất nhiều môi trường sống đã trải qua sự phân mảnh vào thời điểm chúng được các nhà sinh thái học nghiên cứu lần đầu tiên nên việc xác định tác động của sự phân mảnh đối với các cộng đồng nguyên thủy có thể khó khăn. Các cuộc khảo sát kịp thời có thể cung cấp một số thông tin này. Ví dụ, một dự án nghiên cứu lớn đã được triển khai vào năm 1979 tại một khu rừng mưa nhiệt đới gần Manaus, Brazil, dự kiến sẽ chuyển đổi thành đồng cỏ. Các chủ đất đồng ý bảo tồn các lô rừng có kích thước và hình dạng nhất định do các nhà sinh vật học đặt ra (Hình 59. 6A). Các nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang

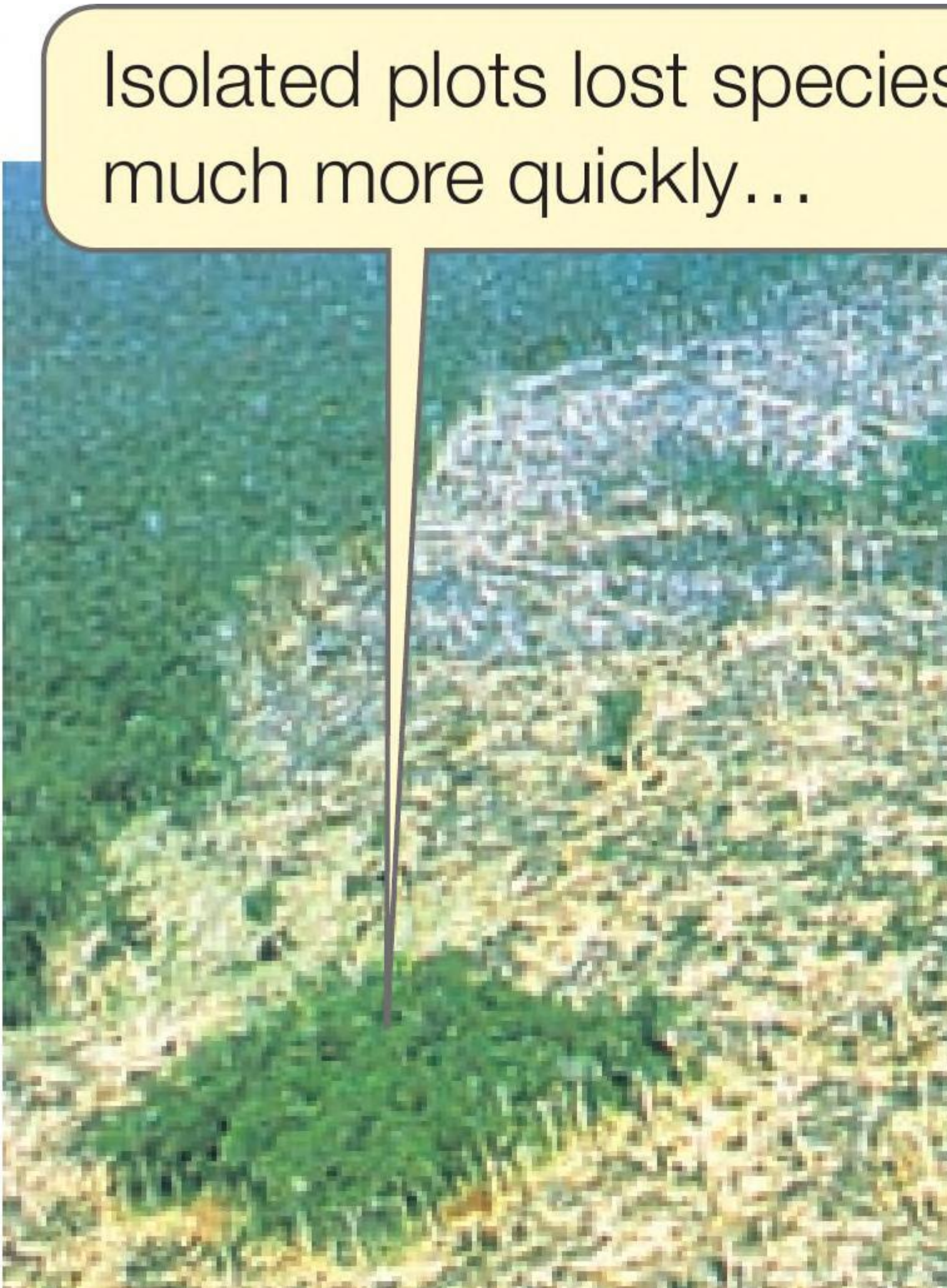
sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toàn1 Edge Effects SlHSb Lifel 0e.com/at59.1 chim bò rừng theo sau bò rừng và các động vật có vú ăn cỏ khác, ăn côn trùng do đàn đuổi lên; do đó trứng của chúng chủ yếu được đẻ trong tổ của các loài vật chủ trên đồng cỏ. Tuy nhiên, sự phân mảnh rừng đã mở ra những cơ hội mới cho loài chim chìa vôi, hiện nay chúng có thể đẻ trứng vào tổ của các loài chim rừng ở bìa rừng. Các khu rừng bị chia cắt, có nhiều rìa tương đối hơn so với các khu rừng nguyên vẹn, do đó tạo điều kiện thuận lợi cho sự sinh sôi nảy nở của các loài chim chìa vôi và gây bất lợi cho các loài rừng. Bởi vì rất nhiều môi trường sống đã trải qua sự phân mảnh vào thời điểm chúng được các nhà sinh thái học nghiên cứu lần đầu tiên nên việc xác định tác động của sự phân mảnh đối với các cộng đồng nguyên thủy có thể khó khăn. Các cuộc khảo sát kịp thời có thể cung cấp một số thông tin này. Ví dụ, một dự án nghiên cứu lớn đã được triển khai vào năm 1979 tại một khu rừng mưa nhiệt đới gần Manaus, Brazil, dự kiến sẽ chuyển đổi thành đồng cỏ. Các chủ đất đồng ý bảo tồn các lô rừng có kích thước và hình dạng nhất định do các nhà sinh vật học đặt ra (Hình 59. 6A). Các nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toànCác nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toànCác nhà sinh vật học đếm các loài trong tương lai là "mảnh vỡ" trong khi chúng vẫn là một phần của rừng liên tục, sau đó giám sát các ô này sau khi rừng xung quanh bị chặt (Hình 59. 6B). Các loài sớm bắt đầu biến mất khỏi các khu vực biệt lập. Loài đầu tiên bị loại bỏ là những con khỉ di chuyển trên diện rộng. Kiến quân đội và các loài chim đi theo đàn kiến quân đội cũng biến mất nhanh chóng. Các loài bị mất khỏi các mảnh môi trường sống nhỏ khó có thể được tái lập ở đó vì các cá thể phân tán khó có thể tìm thấy các mảnh môi trường sống bị cô lập. Tuy nhiên, như Mục 55.5 đã chỉ ra, một loài có thể tồn tại trong một mảng nhỏ nếu nó được kết nối với các mảng khác bằng các hành lang sinh cảnh mà qua đó các cá thể có thể phân tán. Trong số các lô rừng thử nghiệm ở Brazil, những lô rừng bị cô lập hoàn toàn

1234 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và Bảo tồn Sinh học 59.6 Tổn thất về tốc độ trong các khu rừng bị chia cắt ở Brazil Các nhà sinh học Brazil đã nghiên cứu các khu rừng mưa nhiệt đới gần Manaus, Brazil, trước và sau khi chúng bị cô lập do nạn phá rừng. (A) Các chủ đất đồng ý bảo tồn các lô rừng có quy mô và hình dạng nhất định bị mất loài nhanh hơn so với các lô rừng được nối với rừng chưa bị phân mảnh bằng hành lang. Kể từ khi thí nghiệm bắt đầu, một số đồng cỏ xung quanh các khu vực thí nghiệm đã bị bỏ hoang và những khu rừng non hiện mọc lên trên đó. Trong vòng 9 năm kể từ khi bị bỏ hoang, kiến quân đội và một số loài chim đi theo chúng đã tái định cư những mảnh rừng nối với những mảnh rừng lớn hơn bằng những khu rừng non đóng vai trò là hành lang phân tán. Các loài chim khác kiếm ăn trong tán rừng cũng tự tái lập. Rừng non không phải là môi trường sống thường xuyên thích hợp cho hầu hết các loài này nhưng chúng có thể phân tán qua đó để tìm môi trường sống thích hợp hơn. Hiểu biết sâu sắc về tầm quan trọng của các hành lang đã dẫn đến các sáng kiến bảo tồn khu vực mới, trong đó đáng chú ý nhất là Sáng kiến Bảo tồn Yellowstone đến Yukon. Tổ chức phi lợi nhuận chung Canada-Hoa Kỳ này có mục tiêu là bảo tồn bền vững hệ sinh thái núi kéo dài từ Công viên Quốc gia Yellowstone ở Hoa Kỳ đến Yukon, Canada. Dải đất này, hệ sinh thái nguyên vẹn lớn nhất của loại hình này trên hành tinh, chứa môi trường sống chất lượng cao cho nhiều loài động vật có nguy

cơ tuyệt chủng cao nhất ở Bắc Mỹ, bao gồm gấu xám, sói xám, linh miêu và các loài cá bản địa. Sáng kiến này làm việc với các chủ đất để tìm ra những cách bền vững nhằm bảo tồn môi trường sống hoang dã có chất lượng cao, được kết nối tốt trong khu vực. Quản lý toàn bộ khu vực theo cách này sẽ không chỉ cung cấp môi trường sống cho các loài này mà còn tạo điều kiện cho quần thể của chúng thay đổi để ứng phó với biến đổi khí hậu toàn cầu. Khai thác quá mức đã khiến nhiều loài bị tuyệt chủng Khai thác quá mức từng là nguyên nhân quan trọng nhất dẫn đến sự tuyệt chủng của các loài. Mặc dù mất môi trường sống hiện là mối đe dọa lớn hơn đối với nhiều loài hơn, nhiều loài vẫn bị đe dọa bởi (B) theo kế hoạch do các nhà sinh vật học đặt ra. (B) Một số lô đất sau khi dọn sạch. Kết quả nghiên cứu đã chứng minh rằng các ô môi trường sống nhỏ, biệt lập bị mất loài nhanh hơn so với các ô lớn hơn có cùng môi trường sống. khai thác quá mức. Đặc biệt có nguy cơ là những loài có đặc điểm lịch sử cuộc sống có liên quan đến tốc độ tăng dân số chậm (xem Phần 55.3), khiến việc phục hồi sau tổn thất ít có khả năng xảy ra. Ví dụ, voi và tê giác chậm trưởng thành về mặt sinh sản và sinh ra tương đối ít con trong suốt cuộc đời của chúng; chúng gặp nguy hiểm ở phần lớn châu Phi và châu Á vì những kẻ săn trộm giết voi để lấy ngà và tê giác để lấy sừng (chủ yếu dựa trên niềm tin phổ biến lâu đời nhưng sai lầm rằng uống đồ uống làm từ bột sừng tê giác sẽ tăng cường sức khỏe của con người). khả năng tình dục).Mối đe dọa chính đối với sự tồn tại liên tục của hổ, với số lượng đã giảm hơn 90% kể từ năm 1900 (Hình 59.7A), là việc sử dụng các bộ phận cơ thể của chúng trong y học cổ truyền – xương để điều trị bệnh thấp khớp, mắt để chữa bệnh động kinh và dương vật để tăng cường khả năng sinh lý. Năm 2009, một bát súp dương vật hổ có thể được bán với giá 300 USD ở Đài Loan. Có một số hy vọng rằng sự sẵn có của các loại thuốc rẻ tiền để điều trị chứng rối loạn cương dương sẽ làm giảm tỷ lệ săn trộm các loài này và các loài có nguy cơ tuyệt chủng khác, nhưng hy vọng loại bỏ hoàn toàn nạn săn trộm ở châu Á và châu Phi là rất mờ mịt. Nhu cầu về các loại thuốc truyền thống làm từ động vật vẫn cao và thuốc kích thích tình dục từ động vật mang lại lợi ích kinh tế cho những người thợ săn nghèo khó và là biểu tượng địa vị cho người giàu. Hoạt động buôn bán quốc tế ồ ạt về vật nuôi ngoại lai và cá cảnh, cây cảnh và gỗ cứng của rừng nhiệt đới đã tiêu diệt nhiều loài. Cá hồng y Banggai (Pterapogon kauderni; Hình 59. 7B) đang trên bờ vực tuyệt chủng hoàn toàn do buôn bán thú cưng; gần một triệu loài cá cực kỳ nguy cấp này được đánh bắt khỏi vùng biển gần Sulawesi, Indonesia hàng năm để đáp ứng nhu cầu của những người đam mê nuôi cá nước mặn.

(A)

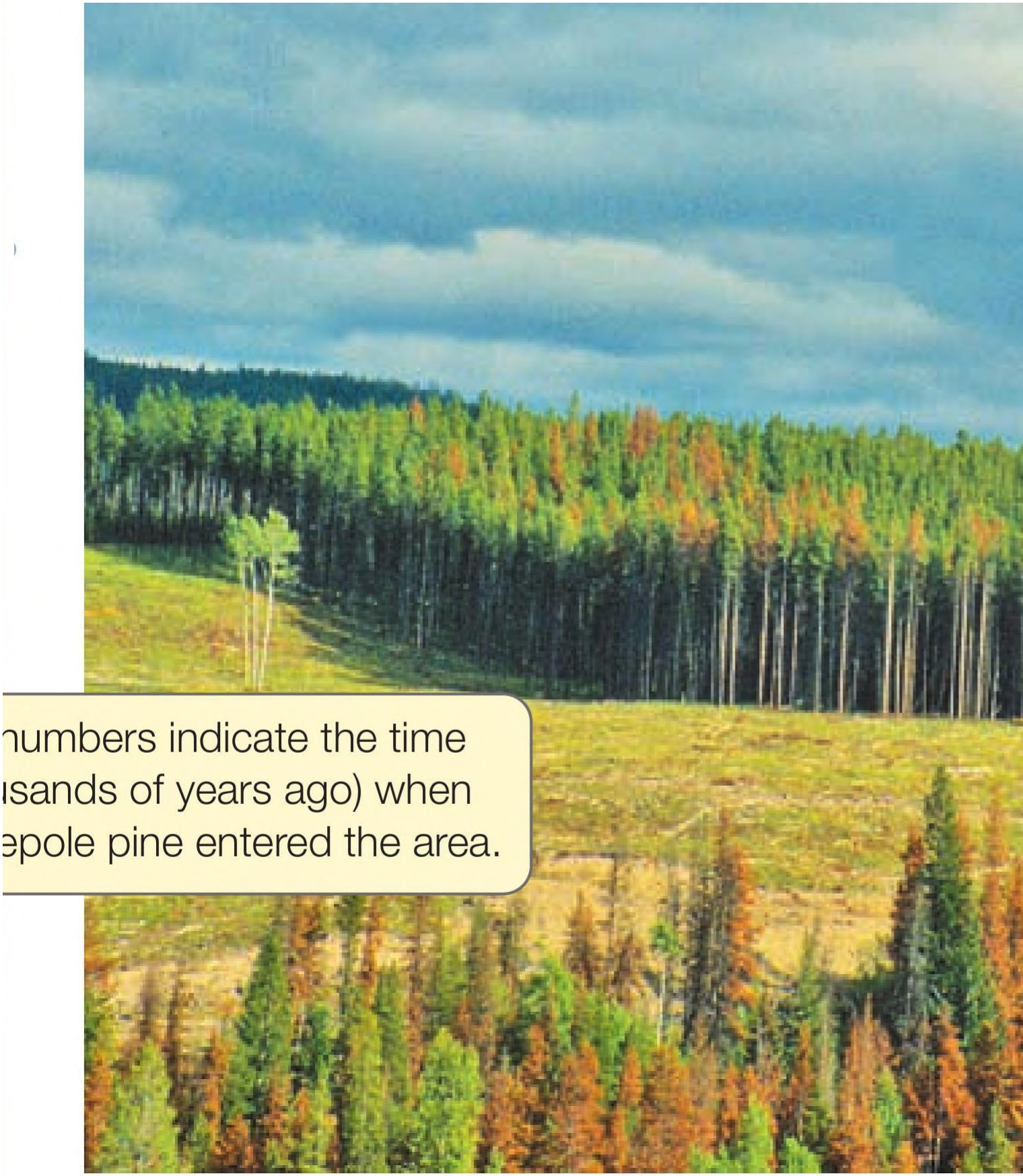



Isolated plots lost species
much more quickly…

59.3 Những hoạt động nào của con người đe dọa sự tồn tại của loài? 1235 (A) (B) Ptepogon kauderni 59.7 Có nguy cơ bị khai thác (A) Da bị tịch thu ở biên giới Trung Quốc-Myanmar minh họa mức độ săn trộm loài hổ có nguy cơ tuyệt chủng (Panthera tigris). Ngoài giá trị của tấm da, xương hổ và các bộ phận cơ thể khác được đánh giá cao trong y học cổ truyền châu Á. (B) Việc buôn bán vật nuôi quốc tế đã đưa cá hồng y Banggai đến bờ vực tuyệt chủng. Mỗi năm, gần một triệu loài cá cực kỳ nguy cấp này được đánh bắt khỏi vùng nước rạn san hô của Indonesia để đáp ứng nhu cầu của những người đam mê nuôi cá nước mặn. Sự gia tăng dân số loài người cần lương thực cũng đang gây áp lực chưa từng có đối với các loài được thu hoạch từ tự nhiên. Con người đã đánh bắt cá hoang dã để làm thực phẩm trong ít nhất 40.000 năm, nhưng trong những thế kỷ gần đây, những đổi mới về công nghệ và nhu cầu ngày càng tăng đã dẫn đến việc loại bỏ cá khỏi quần thể hoang dã với tốc độ vượt xa khả năng sinh sản của các cá thể còn lại. Ước tính khoảng 25% nghề cá hoang dã trên thế giới hiện có nguy cơ bị khai thác quá mức và sụp đổ. Các loài cá biển sâu trưởng thành chậm và sinh ra tương đối ít cá con, chẳng hạn như loài cá cam nhám (Hoploste do đó atlanticus), đặc biệt nhạy cảm với việc khai thác quá mức. Những kẻ săn mồi xâm lấn, đối thủ cạnh tranh và mầm bệnh đe dọa nhiều loài Khi con người đi du lịch, họ cố tình hoặc vô tình di chuyển các loài đến các khu vực bên ngoài phạm vi ban đầu của chúng. Một số loài không phải bản địa này trở thành loài xâm lấn - nghĩa là chúng sinh sản nhanh chóng, lây lan rộng rãi và có tác động tiêu cực đến loài Boiga bất quy tắc bản địa. Rắn cây nâu (Boiga Regularis) đã ăn thịt 15 loài chim trên cạn đến tuyệt chủng. loài của vùng. Như chúng ta đã thấy trong Phần 55.4, các loài được đưa vào khu vực không có kẻ thù tự nhiên của chúng có thể đạt mật độ quần thể rất cao. Hơn nữa, các loài bản địa trong phạm vi mới của kẻ xâm lược có thể không tiến hóa được khả năng phòng vệ trước những đối thủ và đối thủ cạnh tranh mới này. Các loài xâm lấn lây lan theo nhiều cách. Các sinh vật biển đã được lan truyền khắp các đại dương qua nước dằn, được tàu đưa vào tại cảng khởi hành và thải ra tại cảng đích cùng với các loài động vật và thực vật còn sống sót trong đó. Loài trai ngựa vằn khét tiếng (Dreissena polymorpha; xem Hình 55.10) được cho là đã đến Bắc Mỹ theo cách này. Rắn cây nâu (Boiga Regularis ; Hình 59.8) đến Guam bằng đường hàng không ngay sau Thế chiến thứ hai. Cho đến lúc đó, loài rắn duy nhất ở Guam là loài rắn nhỏ ăn côn trùng. Số lượng B.bất thường ở Guam vẫn ở mức thấp trong khoảng 20 năm, nhưng vào những năm 1960, loài này bắt đầu nhân lên và ngày nay có thể tìm thấy mật độ lên tới 5.000 cá thể trên một km vuông. Loài rắn này đã tiêu diệt 15 loài chim trên cạn, trong đó có 3 loài chỉ tìm thấy ở đảo Guam.Trong hơn 400 năm qua, người châu Âu xâm chiếm các lục địa mới đã cố tình đưa thực vật và động vật vào nơi ở mới của họ trong nỗ lực tái tạo lại môi trường xung quanh quen thuộc của họ. Nhiều trong số những sự du nhập này đã gây ra những hậu quả tai hại đối với hệ thực vật và động vật bản địa. Ở Úc, việc đưa thỏ và cáo châu Âu vào mục đích săn bắn thể thao cũng như sử dụng chó và mèo làm thú cưng đã dẫn đến sự tiêu diệt gần một nửa số loài thú có túi bản địa cỡ nhỏ và vừa trong hơn 100 năm qua. Một số loài đã được đưa vào một cách có chủ ý để kiểm soát các loài xâm lấn khác, và sau đó chính chúng đã gây ra những vấn đề thậm chí còn lớn hơn. Một ví dụ như vậy là loài cóc mía (Bufo marinus), được du nhập vào Australia để kiểm soát sâu hại mía (xem Hình 55.15). Mọi người có thể khó tưởng tượng rằng những loài thực vật đáng mơ ước và hấp dẫn ở nơi xuất xứ của chúng lại có thể "lừa đảo"; khi họ trốn khỏi canh tác ở một vùng mới. Một số loại cỏ dại độc hại nhất hiện nay đã được cố tình vận chuyển và

1236 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và Bảo tồn Sinh học D Các con số cho biết thời điểm (hàng nghìn năm trước) khi cây thông lodgepole xâm nhập vào khu vực â– Mức độ tối đa của sông băng | Phạm vi hiện tại của thông Lodgepole nội địa – Địa điểm thu thập mẫu hóa thạch 59,9 Một số người Spede đã mở rộng phạm vi của mình Thông Lodgepole (Pinus contorta) đã mở rộng phạm vi của chúng về phía bắc khi các sông băng lục địa bao phủ Bắc Mỹ trong Thế Pleistocen rút lui. được trồng ở những nơi mới vì vẻ đẹp, hương thơm hoặc giá trị ẩm thực của chúng. Tuy nhiên, sau khi được thiết lập trong môi trường mới, những loài thực vật xâm lấn này đã có những tác động tiêu cực sâu sắc. Trong khi thực vật bản địa phải dành năng lượng và nguồn lực đáng kể để tự vệ trước động vật ăn cỏ bản địa, thì thực vật xâm lấn ít bị tấn công hơn, một phần vì kẻ thù tự nhiên của chúng đã bị bỏ lại trong phạm vi ban đầu của chúng. Do đó, thực vật xâm lấn có thể dành nhiều nguồn lực hơn cho sự tăng trưởng và sinh sản và ít nguồn lực hơn để tạo ra các hợp chất thứ cấp phòng thủ. Phần lớn các loài thực vật được nông dân Hoa Kỳ coi là cỏ dại đều không có nguồn gốc bản địa và việc kiểm soát chúng, chủ yếu bằng thuốc diệt cỏ hóa học, tiêu tốn hàng tỷ đô la mỗi năm. Các mầm bệnh du nhập cũng

đã tàn phá các loài bản địa, điển hình là ảnh hưởng của bệnh sốt rét gia cầm ở Quần đảo Hawaii. Trước khi người châu Âu đến, không có loài muỗi nào tồn tại trên quần đảo. Loài muỗi đầu tiên được tìm thấy ở đó vào năm 1827, và trong thế kỷ tiếp theo, nhiều loài khác cũng theo sau. Vào đầu thế kỷ 20, mầm bệnh vi khuẩn gây bệnh sốt rét ở gia cầm đã xuất hiện, rất có thể là do các loài chim nhập khẩu trong lồng mang theo. Không tiếp xúc với bệnh sốt rét trong suốt lịch sử tiến hóa của chúng, nhiều loài chim đặc hữu của Hawaii đặc biệt dễ bị nhiễm bệnh. Ngày nay gần như tất cả các loài sống ở độ cao dưới 1.500 mét (giới hạn trên hiện tại của phạm vi truyền bệnh muỗi) đã bị loại bỏ, chủ yếu là do bệnh sốt rét ở gia cầm. Các loài sống ở độ cao cao hơn có tình trạng tốt hơn, nhưng phạm vi của muỗi dường như đang mở rộng lên cao khi khí hậu ấm lên, khiến các loài đặc hữu còn sống sót gặp nguy hiểm. Biến đổi khí hậu nhanh chóng có thể gây ra sự tuyệt chủng của các loài Như chúng ta đã thấy ở Phần 58.3, lượng phát thải khí nhà kính do con người tạo ra đang đẩy nhanh quá trình nóng lên của khí hậu toàn cầu và sự nóng lên đó có khả năng trở thành nguyên nhân ngày càng quan trọng dẫn đến sự tuyệt chủng. Ví dụ, trên khắp Bắc Mỹ, nhiệt độ trung bình hàng năm được dự đoán sẽ tăng từ 2°C đến 5°C vào cuối thế kỷ XXI. Nếu khí hậu ấm lên đến mức đó, nhiệt độ trung bình tại bất kỳ địa điểm nào ở Bắc Mỹ ngày nay sẽ dịch chuyển 500 đến 800 km về phía bắc. Những loài không thể thích nghi với khí hậu ấm hơn sẽ phải thay đổi phạm vi địa lý của chúng theo khoảng cách đó trong vòng chưa đầy một thế kỷ nếu chúng muốn tồn tại. Một số quần xã sinh vật, chẳng hạn như vùng lãnh nguyên núi cao, có thể biến mất hoàn toàn khi các khu rừng ôn đới mở rộng lên sườn núi.Những nỗ lực nhằm kiểm soát hoặc đảo ngược tình trạng nóng lên toàn cầu là một thách thức đối với mọi người trên toàn thế giới. Các nhà sinh học bảo tồn có thể đóng góp vào các cuộc thảo luận về cách ứng phó với biến đổi khí hậu bằng cách dự đoán nó có thể ảnh hưởng đến các sinh vật như thế nào và tìm cách giảm thiểu những tác động đó. Hoạt động nghiên cứu của họ bao gồm phân tích các biến đổi khí hậu trong quá khứ và nghiên cứu các địa điểm hiện đang trải qua biến đổi khí hậu nhanh chóng. Chẳng hạn, sẽ rất hữu ích nếu biết các loài phản ứng nhanh như thế nào khi kết thúc kỷ băng hà gần đây nhất, khoảng 10.000 năm trước. Những loài nào đã và không theo kịp khí hậu ấm lên? Các cộng đồng sinh thái trong quá khứ khác biệt đến mức nào và theo cách nào với các cộng đồng sinh thái ngày nay do sự khác biệt về tốc độ phát triển của các loài. phạm vi thay đổi? Những loài có thể phân tán dễ dàng, chẳng hạn như chim và côn trùng có thể bay khoảng cách đáng kể, có thể thay đổi phạm vi của chúng nhanh chóng khi khí hậu thay đổi, miễn là chúng có thể tìm được môi trường sống thích hợp. Tuy nhiên, phạm vi của các loài khác có thể sẽ thay đổi chậm hơn. Ví dụ, sau khi các sông băng rút lui ở Bắc Mỹ khoảng 8.000 năm trước, phạm vi của một số cây thông, có hạt nhẹ có thể được gió mang đi khoảng cách rất xa, đã mở rộng về phía bắc, do đó ngày nay chúng phát triển xa về phía bắc như khí hậu hiện tại. giấy phép (Hình 59.9). Mặt khác, giun đất bản địa lại gặp nguy hiểm



59.4 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? 1237 kém hơn - các sông băng có thể đã loại bỏ tất cả các loài giun đất ở Canada và chúng chưa được thay thế bởi các loài Bắc Mỹ khác, chúng chỉ

di chuyển phạm vi của chúng về phía bắc một cách chậm chạp. (Nhiều loài giun đất được tìm thấy ở Hoa Kỳ ngày nay là những loài phi bản địa vô tình được du nhập từ nơi khác.) Nếu bề mặt Trái đất ấm lên như dự đoán, những vùng khí hậu hoàn toàn mới sẽ phát triển, đặc biệt là ở những độ cao thấp ở vùng nhiệt đới, nơi có sự nóng lên thậm chí 2°C sẽ dẫn đến điều kiện ấm hơn so với bất kỳ nơi nào ở vùng nhiệt đới ẩm hiện nay. Việc thích nghi với những vùng khí hậu đó có thể tỏ ra khó khăn ngay cả đối với nhiều sinh vật nhiệt đới. Kể từ giữa những năm 1980, nhiệt độ trung bình tối thiểu hàng đêm tại Trạm sinh học La Selva, ở vùng đất thấp Caribe của Costa Rica, đã tăng từ khoảng 20°C lên 22°C. Vào những đêm ấm áp hơn, cây sử dụng nhiều năng lượng dự trữ hơn để duy trì hoạt động của mình. Kết quả là, ngay cả sự gia tăng nhiệt độ nhỏ này cũng đã làm giảm tốc độ tăng trưởng trung bình của sáu loài cây khác nhau khoảng 20%. TÓM TẮT Một số hoạt động của con người đe dọa sự tồn tại của các loài, bao gồm suy thoái, phân mảnh và phá hủy môi trường sống; khai thác quá mức; du nhập các loài xâm lấn; và các hoạt động gây biến đổi khí hậu nhanh chóng. â€¢ Hãy mô tả ba cách mà hiện tượng mất môi trường sống đang diễn ra hiện nay. Xem trang. 1233 â€¢ Tại sao tỷ lệ mất loài cao ở các khu vực sinh cảnh nhỏ? Xem trang 1233-1234 và Hình 59.5 và 59.6 â€¢ Khả năng phân tán và biến đổi khí hậu có thể tương tác với nhau như thế nào để ảnh hưởng đến khả năng tuyệt chủng? Xem trang 1 236-1 237 Chứng minh rằng các loài đang bị đe dọa là một việc làm vô nghĩa nếu chúng ta không thể thực hiện kế hoạch hành động để cứu chúng. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét một số bước tích cực đang được thực hiện để bảo vệ đa dạng sinh học. Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? Các nhà sinh học bảo tồn sử dụng lý thuyết khoa học, dữ liệu thực nghiệm và các công cụ từ nhiều ngành khác nhau để giúp bảo vệ các loài và hệ sinh thái có nguy cơ tuyệt chủng và bị đe dọa. Họ xác định các yếu tố gây rủi ro cho các loài và sử dụng thông tin đó để đưa ra kế hoạch hành động. Tuy nhiên, việc thực hiện những kế hoạch đó thường đòi hỏi sự hợp tác của nhiều nhóm người khác nhau, vì vậy các nhà sinh học bảo tồn cũng làm việc với các chủ đất, chính trị gia, luật sư, nhà hoạt động môi trường và công chúng. Do đó, rất hữu ích khi kiểm tra các hành động mà các nhà sinh học bảo tồn và các nhà hoạch định chính sách thực hiện để bảo vệ đa dạng sinh học nhằm xác định phương pháp tiếp cận nào thành công nhất và để hiểu những khía cạnh nào đã góp phần vào thành công của họ. Các khu bảo tồn bảo tồn môi trường sống và ngăn chặn việc khai thác quá mức Việc thành lập các khu bảo tồn, trong đó việc thay đổi và khai thác môi trường sống bị hạn chế hoặc bị cấm, là một phần quan trọng trong nỗ lực bảo tồn đa dạng sinh học.Các khu vực được bảo vệ cho phép các quần thể tự duy trì trong môi trường sống được bảo tồn và cũng có thể đóng vai trò là vườn ươm mà từ đó các cá thể có thể phân tán vào các khu vực khai thác, bổ sung các quần thể có thể bị tuyệt chủng. Quyết định khu vực nào cần bảo vệ là một doanh nghiệp đầy thách thức. Hai tiêu chí quan trọng là sự phong phú về loài (tổng số loài sống trong một khu vực; xem Phần 57.3) và tính đặc hữu (số lượng loài trong một khu vực không thể tìm thấy ở nơi nào khác - thước đo tính độc đáo của nó). Bằng cách sử dụng hai tiêu chí này, các nhà sinh học đã xác định được các khu vực có mức độ phong phú và đặc hữu khác thường mà họ đặt tên là các điểm nóng về đa dạng sinh học (Hình 59.10). Những điểm nóng này chiếm ít hơn 16% diện tích bề mặt Trái đất nhưng chúng là nơi sinh sống của khoảng 77% các loài động vật có xương sống trên cạn. Hầu hết các điểm nóng này cũng là khu vực có mật độ dân số cao, đồng nghĩa với việc mất môi trường sống đang diễn ra và thường nhanh chóng. Việc xây dựng chiến lược bảo tồn cho bất kỳ khu vực nào trong số này không chỉ đòi hỏi phân tích chi tiết về sự phân bố của các loài và vị trí của các nguồn tài nguyên môi trường sống đặc biệt (như hang động, suối nước ngọt hoặc khu vực dừng chân di cư của các loài chim) mà còn phải phân tích các yếu tố ảnh hưởng đến mối đe dọa và các yếu tố hỗ trợ đa dạng sinh học trong khu vực. Năm 2010, trong nỗ lực xác định các địa điểm có các loài bị đe dọa không tìm thấy ở nơi nào khác, các nhà sinh học bảo tồn đã xác định được 587 "trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra." Những địa điểm này tập trung ở các khu rừng nhiệt đới, trên các đảo và vùng núi (Hình 59.1 1). Chỉ có khoảng một nửa các địa điểm được pháp luật bảo vệ một phần và hầu hết chúng được bao quanh bởi đất đai đang được phát triển nhanh chóng. Trừ khi các hành động bảo vệ được thực hiện sớm, sự tuyệt chủng của các loài tại các địa điểm này là không thể tránh khỏi. Việc xác định các điểm nóng đa dạng sinh học và các trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra rất hữu ích trong việc ưu tiên các nỗ lực bảo tồn trên toàn thế giới, khuyến khích hợp tác quốc tế và nâng cao nhận thức cộng đồng về các mối đe dọa nghiêm trọng đối với sự tồn tại của loài. Các hệ sinh thái bị suy thoái có thể được phục hồi Khi một loài bị đe dọa do hậu quả của sự suy thoái môi trường sống chứ không phải do mất môi trường sống hoàn toàn, việc bảo vệ loài đó có thể yêu cầu khôi phục môi trường sống về trạng thái tự nhiên hơn. Nhiều hệ sinh thái bị suy

thoái chỉ phục hồi chậm nếu không có sự trợ giúp của con người. Các nhà thực hành phục hồi hệ sinh thái đang phát triển các phương pháp nhằm mục đích phục hồi môi trường sống như vậy. Bởi vì đất nuôi dưỡng chúng rất trù phú nên các đồng cỏ trên khắp thế giới đã được chuyển đổi thành đất nông nghiệp. Ví dụ, vào giữa thế kỷ 20, hầu hết các đồng cỏ ở Bắc Mỹ đã được chuyển đổi thành đất trồng trọt hoặc bị chăn nuôi gia súc chăn thả nhiều. Những đàn động vật có vú lớn lang thang trên thảo nguyên khi những người định cư châu Âu đến đã bị giảm xuống thành những quần thể còn sót lại nhỏ bé bị giới hạn trong những khu vực nhỏ.Hầu hết các quần thể này đều quá nhỏ để duy trì sự đa dạng di truyền hoặc thực hiện các chức năng sinh thái ban đầu của chúng. Tuy nhiên, loài này vẫn sống sót nên có cơ hội để đưa chúng trở lại môi trường sống nếu môi trường sống của chúng có thể được phục hồi. Một dự án phục hồi thảo nguyên lớn đang được tiến hành ở phía đông bắc Montana. Khi Lewis và Clark lập bản đồ khu vực này 200

(A) Các điểm nóng rừng mưa nhiệt đới Q Polynesia/ Micronesia Mesoamerica Tây Colombia' và Ecuador (Choco) Andes nhiệt đới Indo-Burma ^/Philippines â– Wallacea Rừng ven biển Đông Phi U/ Đông 'â€¢E*wâ€˜*3t>^Melanesia New Caledonia (B) Các điểm nóng ở quần xã sinh vật khác 59.10 Các điểm nóng về đa dạng sinh học (A) Gần một nửa số điểm nóng về đa dạng sinh học trên cạn của thế giới là các vùng sinh cảnh rừng mưa nhiệt đới. Chỉ còn lại ba khu vực rừng nhiệt đới rộng lớn còn nguyên vẹn (Amazonia, lưu vực Congo ở châu Phi và đảo New Guinea; xem Hình 59.4). (B) Mười tám điểm nóng bổ sung đại diện cho các hệ sinh thái phi rừng nhiệt đới. Rừng cây Mexico Rừng ôn đới Chile Nhật Bản Dãy núi phía tây nam Trung Quốc 'V a Rừng Đông Úc Tây Nam y /> Úc New Zealand nhiều năm trước, họ đã nhìn thấy những đàn bò rừng lớn, nai sừng tấm, hươu và pronghorn cũng như số lượng lớn các loài săn mồi của chúng. Mục tiêu của dự án khôi phục do Quỹ Động vật hoang dã Thế giới và Quỹ Thảo nguyên Hoa Kỳ điều hành với sự hợp tác của các nhà quản lý đất công và một số tổ chức bảo tồn tư nhân khác là khôi phục thảo nguyên bản địa và hệ động vật của nó trong khu vực rộng 15.000 km2 gần Sông Missouri (Hình 59.1 2). Dự án đầy tham vọng này khả thi vì ba lý do. Thứ nhất, đất tư nhân trong khu vực thuộc sở hữu của một số ít chủ trang trại, mỗi người trong số họ đều sở hữu hợp đồng thuê chăn thả rộng rãi trên đất công do các cơ quan liên bang Hoa Kỳ hoặc Bang Montana quản lý. Thứ hai, hầu hết đất đai chưa bao giờ được cày xới, 59.11 Trung tâm Khu vực Tuyệt chủng Sắp xảy ra được hiển thị bằng màu vàng bao gồm nhiều trong số 587 "trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra" của thế giới. (được chỉ định vào năm 2010 bởi Liên minh vì sự tuyệt chủng bằng không, một liên minh gồm hơn 80 nhóm bảo tồn). Mặc dù có các trung tâm rải rác ở các khu vực khác, nhưng các khu vực được đánh dấu ở đây có khoảng 1.000 loài đặc hữu (loài không tìm thấy ở nơi nào khác) được biết là có nguy cơ tuyệt chủng cao. “Các trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra” tập trung ở các khu rừng nhiệt đới, đảo và núi. So sánh với Hình 59.10 và bản đồ vệ tinh ở Hình 59.4.


Caribbean
erica
Colombia
ador (Choco)
Tropical Andes
Guinean
forests
Atlantic forests
of Brazil
East Afr



59.4 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? 1239 (A) Canada 59.12 Khôi phục thảo nguyên Bắc Mỹ (A) Một dự án khôi phục thảo nguyên lớn (khu vực màu vàng) đang được tiến hành ở phía bắc sông Missouri ở bang Montana. (B) Chó đồng cỏ bản địa duy trì thảm thực vật bằng cách đào hang rộng và cắt tỉa cây. (C) Loài bò rừng đầu tiên được đưa trở lại khu vực này vào năm 2005. (B) Cynomys ludovicianus (C) Bò rừng bizon nên thảm thực vật bản địa có thể phục hồi nhanh chóng khi áp lực chăn thả giảm. Thứ ba, dân số trong khu vực đang giảm. Những chủ trang trại đang già đi, và con cái của họ đang từ bỏ

công việc khó khăn và lợi nhuận không chắc chắn của việc chăn nuôi để theo đuổi sự nghiệp ở môi trường thành thị. Sau khi đàn bò rừng thả rông gồm vài nghìn con bò rừng và số lượng lớn nai sừng tấm - cùng với những kẻ săn mồi của chúng (sói) - đã được thành lập, những khách du lịch yêu thiên nhiên sẽ đổ xô đến khu vực này để ngắm cảnh tượng hoang dã. Về lâu dài, hệ sinh thái được phục hồi sẽ mang lại lợi ích kinh tế lớn cho khu vực. Ở Hoa Kỳ, ý thức rằng con người có khả năng tạo ra các hệ sinh thái hoạt động để thay thế những hệ sinh thái bị mất do phát triển là nền tảng cho các chính sách cho phép các nhà phát triển phá hủy môi trường sống. Đặc biệt, việc phá hủy các vùng đất ngập nước thường được cho phép vì các nhà phát triển khẳng định rằng những hệ sinh thái đó có thể được thay thế. Tuy nhiên, việc tạo ra các vùng đất ngập nước mới đòi hỏi kiến thức sinh thái chi tiết thường vượt xa những gì hiện có. Ở miền nam California, nơi 90% vùng đất ngập nước ven biển đã bị phá hủy, việc khôi phục vùng đất ngập nước là ưu tiên hàng đầu. Các loài đã bị mất đi từ các vùng đất ngập nước ven biển bị suy thoái, vì vậy việc phục hồi đòi hỏi phải đưa các loài vào. Những nỗ lực khôi phục ban đầu, trong đó một hoặc hai loài đất ngập nước phổ biến được du nhập, đã không thành công; các loài liên quan đến vùng đất ngập nước khác đã không thể tái chiếm các khu vực "được phục hồi" vùng đất ngập nước. Để hiểu lý do tại sao, các nhà sinh học bảo tồn đã tiến hành một thí nghiệm thực địa lớn tại Cửa sông Tijuana gần San Diego (Hình 59.1 3). Tại đây, họ phát hiện ra rằng các ô thử nghiệm trồng hỗn hợp nhiều loài được bao phủ bởi thảm thực vật nhanh hơn, phát triển cấu trúc thảm thực vật phức tạp (rất quan trọng đối với côn trùng và chim) nhanh hơn và tích lũy nitơ (cần thiết cho sự phát triển của thực vật) nhanh hơn so với các ô nghèo loài. lô (Hình 59.1 4). Kết quả này thể hiện một minh chứng thực tế về mối quan hệ giữa sự ổn định của quần xã và sự phong phú của loài (xem Phần 57.5). Đôi khi cần phải khôi phục các kiểu xáo trộn Nhiều loài phụ thuộc vào các kiểu xáo trộn cụ thể - chẳng hạn như hỏa hoạn hoặc bão gió - để duy trì quần thể của chúng (xem Phần 57.4). Nhận thức được nhu cầu xáo trộn định kỳ để duy trì hệ sinh thái lành mạnh là một khía cạnh tương đối mới 59.13 Phòng thí nghiệm đất ngập nước Cửa sông Tijuana gần San Diego là môi trường sống đất ngập nước nước nông. Các thí nghiệm tại khu bảo tồn nghiên cứu tự nhiên này đã có những nỗ lực nâng cao nhằm khôi phục hệ sinh thái có giá trị này.



1240 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và Bảo tồn Sinh học NVESTIGATINGLIFE 59.14 Sự giàu có của Spedes có thể tăng cường khả năng phục hồi đất ngập nước Trong một thí nghiệm quy mô lớn ở Cửa sông Tijuana, John Callaway và các nhà sinh thái học khác từ Dự án Phục hồi Đất ngập nước Nam California đã so sánh các phương pháp khác nhau để khôi phục vùng đất ngập nước nước nông. Họ phát hiện ra rằng một số thước đo về chức năng hệ sinh thái được cải thiện nhanh hơn ở những cây trồng giàu loài so với trồng ít loài.3 GIẢ THUYẾT Tiến trình nhanh hơn trong việc khôi phục một cộng đồng đất ngập nước nước nông về tình trạng ban đầu sẽ được thực hiện bằng cách trồng hỗn hợp các loài thay vì trồng một loài đơn lẻ. Phương pháp 1 . Trong khu vực đất ngập nước không có thảm thực vật, đánh dấu các ô thí nghiệm lặp lại, tất cả đều có cùng kích thước. 2. Chọn 8 loài bản địa đặc trưng của vùng. Trồng một số ô với riêng 1 trong 8 loài, các ô khác với các tập hợp con khác nhau của 3 loài và các ô khác với các tập hợp con khác nhau gồm 6 loài. Trồng tổng số cây con như nhau trên mỗi ô. Không trồng các ô đối chứng. 3. Đo lường phần trăm độ che phủ mặt đất, số lớp tán và mức nitơ trong đất theo chu kỳ 6 tháng trong 18 tháng tiếp theo. Kết quả Ở các ô có độ phong phú loài cao hơn, mặt đất được bao phủ bởi thực vật nhiều hơn, cấu trúc thảm thực vật phức tạp hơn và lượng nitơ tích lũy trong đất nhiều hơn. CO % CL o c 03 0) _Q E Tháng Lô KẾT LUẬN Trồng hỗn hợp các loài phong phú sẽ giúp phục hồi nhanh hơn các vùng đất ngập nước nước nông. Hãy truy cập BioPortal để thảo luận và tìm các liên kết có liên quan cho tất cả các số liệu INVESTIGATINGLIFE. a Callaway, J. C., G. Sullivan và J. B. Zedler. 2003. Ứng dụng sinh thái 13: 1626-1639. của sinh học bảo tồn. Ví dụ, mặc dù nhiều loài thực vật cần được đốt cháy định kỳ để hình thành và tồn tại thành công, nhưng trong nhiều năm, chính sách chính thức của Cục Lâm nghiệp Hoa Kỳ, được tượng trưng bằng linh vật Gấu Smokey mang tính biểu tượng, là ngăn chặn tất cả các vụ cháy rừng. Tuy nhiên, ngày nay việc đốt có kiểm soát đã trở nên phổ biến, đặc biệt là ở miền Tây Bắc Mỹ. Để sử dụng lửa như một công cụ quản lý hệ sinh thái, điều quan trọng là phải biết mô hình lịch sử của các vụ cháy trong một khu vực, điều này có thể được xác định một phần bằng các nghiên cứu về vòng sinh trưởng hàng năm và vết sẹo cháy của cây (Hình 59.15). Một lịch trình đốt có kiểm soát nhằm tái tạo mô hình lịch sử có thể làm giảm lượng rác thải trên sàn rừng, tránh sự tích tụ nhiên liệu có thể dẫn đến cháy rừng dữ dội, làm chết cây. Chấm dứt buôn bán là rất quan trọng để cứu một số loài. Hầu hết các loài có nguy cơ tuyệt chủng không thể sống sót sau khi quần thể sinh sản của chúng bị giảm thêm, vì vậy điều quan trọng là phải ngăn chặn việc khai thác chúng. Cơ chế pháp lý để cấm buôn bán các loài này hoặc sản phẩm của chúng là một thỏa thuận quốc tế có tên là Công ước về buôn bán quốc tế các loài có nguy cơ tuyệt chủng (CITES). Hầu hết các quốc gia trên thế giới đều là thành viên của CITES. Các quy định của CITES hiện cấm buôn bán quốc tế các mặt hàng như thịt cá voi, sừng tê giác và nhiều loài vẹt,hoa lan và những thứ khác. Lịch sử săn trộm và buôn bán ngà voi gần đây cho thấy việc ngăn chặn việc khai thác các loài có nguy cơ tuyệt chủng phức tạp đến mức nào. CITES đã ban hành lệnh cấm buôn bán quốc tế ngà voi châu Phi vào năm 1989, nhưng nhu cầu về ngà voi vẫn rất mạnh, đặc biệt là ở châu Á. Kết quả là nạn săn trộm voi vẫn tiếp tục diễn ra ở các khu rừng ở Trung và Đông Phi, nơi loài động vật này đang bị đe dọa. Tuy nhiên, một số quốc gia, bao gồm Malawi và Zambia, có nhiều voi đến mức các quan chức chính phủ phải giết chúng để kiểm soát quần thể và ngăn chặn loài vật này phá hoại mùa màng. Các quốc gia này muốn bán ngà voi bị tiêu hủy để tài trợ cho các nỗ lực bảo tồn, nhưng các quốc gia khác lo ngại rằng nếu các hạn chế được nới lỏng, nạn săn trộm sẽ leo thang khắp nơi. Việc kiểm soát việc buôn bán ngà voi có thể khả thi nếu các nhà khoa học có thể xác định được ngà voi đến từ đâu. Nhà sinh vật học bảo tồn Samuel Wasser và các đồng nghiệp đã xác định được 16 dấu hiệu DNA từ phân voi được các nhân viên kiểm lâm công viên ở Malawi và Zambia thu thập. Nguồn gốc của ngà voi sau đó có thể được xác định bằng cách so sánh DNA chiết xuất từ ngà voi với tần số dựa trên địa lý của 16 dấu hiệu DNA trong mẫu phân. Những biện pháp bảo vệ như vậy chịu trách nhiệm một phần cho quyết định gây tranh cãi về việc xử phạt việc bán ngà voi từ Namibia, Botswana, Zimbabwe và Nam Phi vào năm 2008, lần bán hàng đầu tiên như vậy trong gần một thập kỷ. Hơn 100 tấn

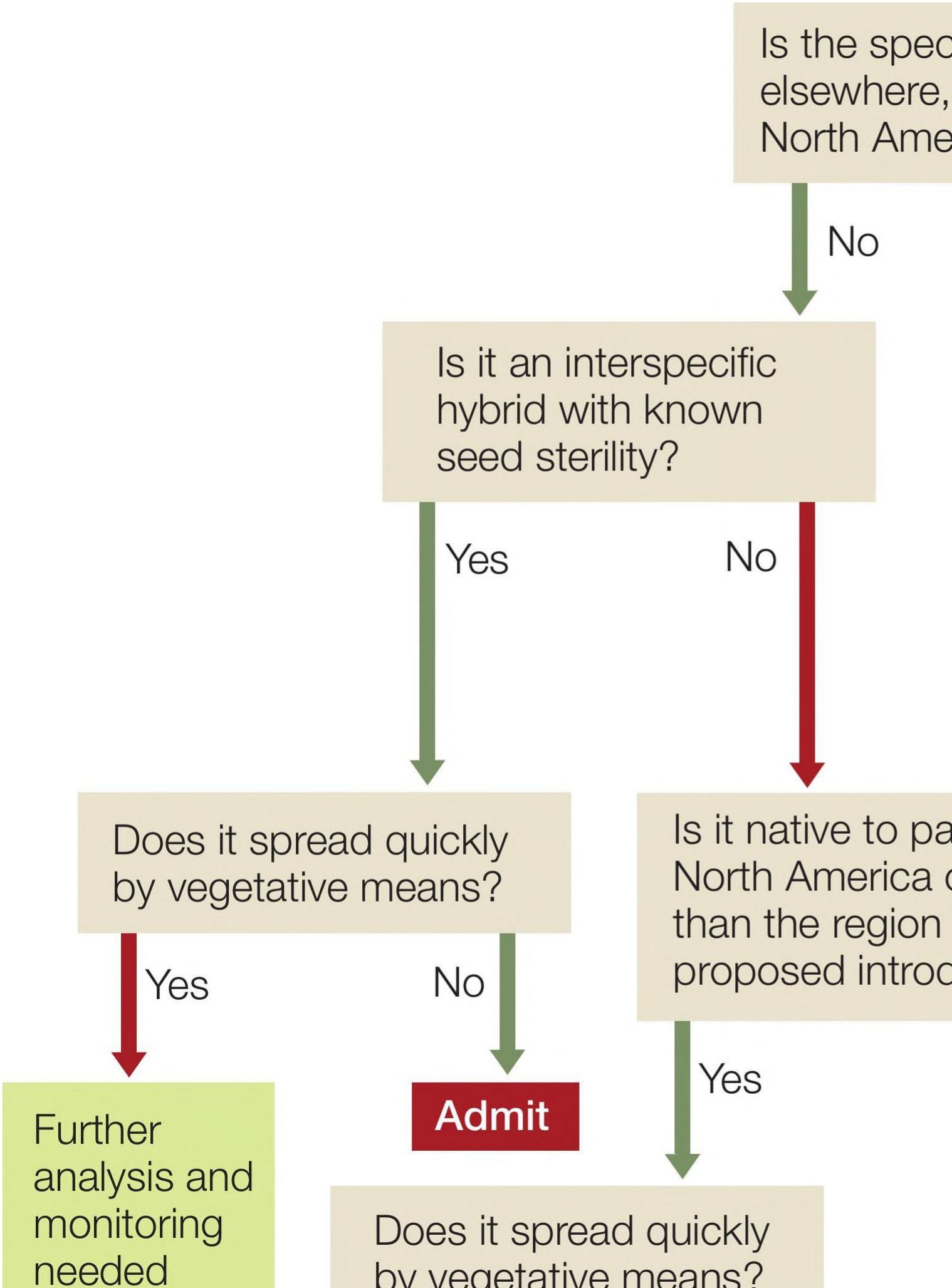
59.4 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? 1241 t 1994 1Â»00-1896C^ 188SC^ 1869 1864C^ 1851C=^ 184 4C^ 1834C^ 1828C^ t823^ 1820 59.15 Một mô hình xáo trộn tự nhiên Được thể hiện qua các vết sẹo (mũi tên) trong vòng sinh trưởng của loài thông aoerosa này (Pinus aowerosa), các đám cháy trên mặt đất không gây chết người, cường độ thấp thường xuyên xảy ra ở các khu rừng thông ở phía Tây

Nam Hoa Kỳ trước khi đám cháy được dập tắt. Ngà voi - tương đương với 20.000 con voi đã chết - đã được bán đấu giá cho những người mua được ủy quyền từ Trung Quốc và Nhật Bản, để sử dụng chủ yếu trong y học dân gian. Việc mua bán hợp pháp này đã tạo ra khoảng 15 triệu USD cho các nỗ lực bảo tồn voi. Mặc dù hoạt động mua bán năm 2008 được CITES giám sát nhưng vẫn còn lo ngại rằng làn sóng ngà voi hợp pháp sẽ xen kẽ với ngà voi bị săn trộm. Một bước phát triển đầy hứa hẹn trong việc hạn chế việc buôn bán bất hợp pháp là quyết định của eBay, thị trường trực tuyến quốc tế, cấm bán ngà voi trên nền tảng của mình kể từ tháng 1 năm 2009. Một cuộc điều tra độc lập của Quỹ Phúc lợi Động vật Quốc tế cho biết rằng 2/3 doanh số bán ngà voi trực tuyến các sản phẩm động vật hoang dã được bảo vệ diễn ra trên eBay, vì vậy các nhà bảo tồn hy vọng hành động của eBay sẽ có hiệu quả trong việc làm cạn kiệt thị trường. Bất chấp những nỗ lực đó, nạn săn trộm, buôn lậu và buôn lậu ngà voi bất hợp pháp vẫn gia tăng và đại diện từ 175 quốc gia tham dự cuộc họp năm 2010 của CITES tại Qatar đã bỏ phiếu cấm bán ngà voi dự trữ trong ít nhất 3 năm. Sự xâm lấn của các loài phải được kiểm soát hoặc ngăn chặn. Cách tốt nhất để giảm thiểu thiệt hại do các loài xâm lấn gây ra là ngăn chặn sự xâm nhập của chúng ngay từ đầu. Với khối lượng thương mại toàn cầu khổng lồ, dường như không thể hạn chế sự lây lan của chúng, nhưng vẫn tồn tại một số chiến lược đầy hứa hẹn. Ví dụ, việc vận chuyển xuyên đại dương các loài xâm lấn trong nước dằn (gây ra sự tàn phá do vẹm ngựa vằn xâm lấn gây ra; xem Hình 55.10) có thể được loại bỏ phần lớn bằng quy trình đơn giản là khử oxy trong nước dằn trước khi bơm ra ngoài. Cách làm này không chỉ giết chết hầu hết các sinh vật trong nước mà còn kéo dài tuổi thọ của két dằn - mang lại lợi ích kinh tế cho người gửi hàng. Năm 1996, Quốc hội Hoa Kỳ đã giải quyết những lo ngại về nước dằn bằng hành động lập pháp. Sau nhiều năm tranh cãi, vào năm 2012, Cảnh sát biển Hoa Kỳ đã sửa đổi các quy định về quản lý nước dằn để đặt ra các tiêu chuẩn về "mức độ tập trung cho phép của sinh vật sống trong nước dằn thải ra từ các tàu ở vùng biển của Hoa Kỳ." Cảnh sát biển dựa vào các báo cáo khoa học do Viện Hàn lâm Khoa học Quốc gia và Ban Cố vấn Khoa học của Cơ quan Bảo vệ Môi trường Hoa Kỳ ban hành để xác định các tiêu chuẩn xả thải nghiêm ngặt nhất có thể đạt được bằng công nghệ hiện tại. Bất chấp việc áp dụng các tiêu chuẩn nghiêm ngặt này để bảo vệ đường thủy của Hoa Kỳ, thách thức đạt được sự thống nhất toàn cầu vẫn còn.Việc vận chuyển các sinh vật thủy sinh xâm lấn trong nước dằn là một vấn đề quốc tế mà các giải pháp tiềm năng vẫn tiếp tục gặp phải các rào cản chính trị và kinh tế. Việc quản lý việc nhập khẩu và bán các loài thực vật không bản địa đã thành công hơn trong việc giảm thiểu việc du nhập có chủ ý. Năm 2002, các thành viên của ngành làm vườn Hoa Kỳ đã xây dựng một bộ quy tắc ứng xử tự nguyện cho nghề nghiệp của họ, nêu rõ rằng cần phải đánh giá khả năng xâm lấn của một loại cây trước khi đưa nó ra thị trường và tiếp thị. Những người làm vườn được khuyến khích làm việc với các nhà sinh vật học để xác định loài nào hiện đang xâm lấn hoặc có khả năng trở thành xâm lấn và xác định các loài thay thế phù hợp. Các nhà sinh học bảo tồn đã phát triển một "cây quyết định" dựa trên những đặc điểm đặc trưng của các loài thực vật đã trở nên xâm lấn (Hình 59.1 6). Cây này được sử dụng để giúp những người làm vườn và quản lý xác định xem có nên cho phép một loài thực vật không bản địa vào Bắc Mỹ hay không. Mặc dù các giao thức được quy định bởi cây quyết định này không thể loại bỏ tất cả các bước giới thiệu có hại, nhưng nếu được tuân thủ một cách tận tâm, chúng có thể giảm thiểu đáng kể nguy cơ xảy ra các sự kiện như vậy. Đa dạng sinh học có giá trị kinh tế Nhiều nghiên cứu đã chứng minh giá trị thị trường của việc bảo vệ đa dạng sinh học. Đã có thị trường cho nhiều sản phẩm đa dạng sinh học; chỉ cần trích dẫn một ví dụ, doanh số bán dược phẩm có nguồn gốc từ thực vật trên toàn thế giới lên tới hơn 30 tỷ USD mỗi năm. Do đó, lập luận ủng hộ việc bảo tồn có sức thuyết phục không chỉ từ góc độ sinh thái hay đạo đức mà còn từ góc độ kinh tế. Lĩnh vực liên ngành của kinh tế sinh thái cung cấp các công cụ để đánh giá giá trị kinh tế của đa dạng sinh học. Điều quan trọng đối với kinh tế sinh thái là nhận biết và xác định giá trị của các dịch vụ mà hệ sinh thái thịnh vượng cung cấp cho xã hội loài người (xem Phần 58.4). Những dịch vụ này phụ thuộc vào đa dạng sinh học nhưng rất khó để đánh giá giá trị của chúng bằng tiền. Các dịch vụ hệ sinh thái phụ thuộc vào việc duy trì đa dạng sinh học bao gồm: • Cung cấp dịch vụ, bao gồm cả sự sẵn có của thực phẩm và nước cho con người.Cây này được sử dụng để giúp những người làm vườn và quản lý xác định xem có nên cho phép một loài thực vật không bản địa vào Bắc Mỹ hay không. Mặc dù các giao thức được quy định bởi cây quyết định này không thể loại bỏ tất cả các bước giới thiệu có hại, nhưng nếu được tuân thủ một cách tận tâm, chúng có thể giảm thiểu đáng kể nguy cơ xảy ra các sự kiện như vậy. Đa dạng sinh học có giá trị kinh tế Nhiều nghiên cứu đã chứng minh giá trị thị trường của việc bảo vệ đa dạng sinh học. Đã có thị trường cho nhiều sản phẩm đa dạng sinh học; chỉ trích dẫn một ví dụ,

doanh số bán dược phẩm có nguồn gốc từ thực vật trên toàn thế giới lên tới hơn 30 tỷ USD mỗi năm. Do đó, lập luận ủng hộ việc bảo tồn có sức thuyết phục không chỉ từ góc độ sinh thái hay đạo đức mà còn từ góc độ kinh tế. Lĩnh vực liên ngành của kinh tế sinh thái cung cấp các công cụ để đánh giá giá trị kinh tế của đa dạng sinh học. Điều quan trọng đối với kinh tế sinh thái là nhận biết và xác định giá trị của các dịch vụ mà hệ sinh thái thịnh vượng cung cấp cho xã hội loài người (xem Phần 58.4). Những dịch vụ này phụ thuộc vào đa dạng sinh học nhưng rất khó để đánh giá giá trị của chúng bằng tiền. Các dịch vụ hệ sinh thái phụ thuộc vào việc duy trì đa dạng sinh học bao gồm: • Cung cấp dịch vụ, bao gồm cả sự sẵn có của thực phẩm và nước cho con người.Cây này được sử dụng để giúp những người làm vườn và quản lý xác định xem có nên cho phép một loài thực vật không bản địa vào Bắc Mỹ hay không. Mặc dù các giao thức được quy định bởi cây quyết định này không thể loại bỏ tất cả các bước giới thiệu có hại, nhưng nếu được tuân thủ một cách tận tâm, chúng có thể giảm thiểu đáng kể nguy cơ xảy ra các sự kiện như vậy. Đa dạng sinh học có giá trị kinh tế Nhiều nghiên cứu đã chứng minh giá trị thị trường của việc bảo vệ đa dạng sinh học. Đã có thị trường cho nhiều sản phẩm đa dạng sinh học; chỉ cần trích dẫn một ví dụ, doanh số bán dược phẩm có nguồn gốc từ thực vật trên toàn thế giới lên tới hơn 30 tỷ USD mỗi năm. Do đó, lập luận ủng hộ việc bảo tồn có sức thuyết phục không chỉ từ góc độ sinh thái hay đạo đức mà còn từ góc độ kinh tế. Lĩnh vực liên ngành của kinh tế sinh thái cung cấp các công cụ để đánh giá giá trị kinh tế của đa dạng sinh học. Điều quan trọng đối với kinh tế sinh thái là nhận biết và xác định giá trị của các dịch vụ mà hệ sinh thái thịnh vượng cung cấp cho xã hội loài người (xem Phần 58.4). Những dịch vụ này phụ thuộc vào đa dạng sinh học nhưng rất khó để đánh giá giá trị của chúng bằng tiền. Các dịch vụ hệ sinh thái phụ thuộc vào việc duy trì đa dạng sinh học bao gồm: • Cung cấp dịch vụ, bao gồm cả sự sẵn có của thực phẩm và nước cho con người.

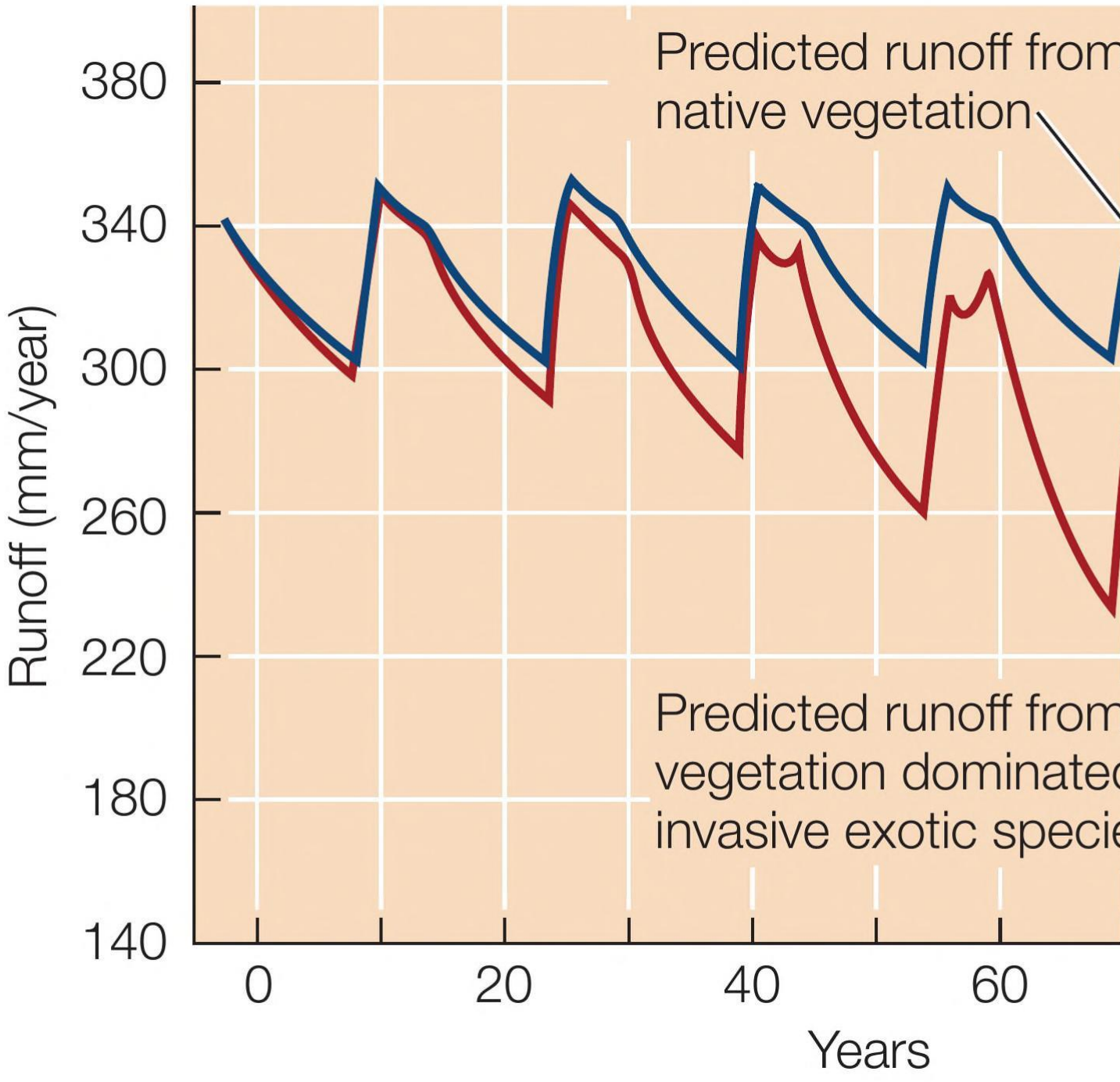
1242 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và bảo tồn sinh học 59.16 A "Cây quyết định" Sơ đồ này đặt ra các tiêu chí để đánh giá việc đưa vào các loài thực vật không bản địa được đề xuất và giúp các cơ quan quản lý xác định những loài có khả năng trở thành loài xâm lấn. Dịch vụ điều tiết, bao gồm sự đóng góp của hệ sinh thái vào việc lọc nước, kiểm soát lũ lụt, thụ phấn và điều hòa dịch bệnh hoặc dịch hại bùng phát. Các dịch vụ hỗ trợ, bao gồm hình thành đất và duy trì chu trình dinh dưỡng. Các dịch vụ văn hóa, bao gồm việc cung cấp các lợi ích phi vật chất như hoạt động giải trí, sức khỏe tâm lý và nâng cao tinh thần (một ví dụ là cơ hội câu cá hồi và ngắm đại bàng ở Hồ Flathead, được mô tả ở phần mở đầu của chương này). Ba ví dụ sau đây minh họa cách đa dạng sinh học có thể mang lại nhiều lợi ích cho quần thể con người hơn là biện minh cho việc đầu tư vào bảo tồn. CHÓ HOANG VÀ DU LỊCH SINH THÁI Du lịch sinh thái—du lịch có trách nhiệm với môi trường đến các khu vực tự nhiên, số tiền thu được sẽ hỗ trợ các nỗ lực bảo tồn và phúc lợi kinh tế của cộng đồng địa phương — là nguồn thu nhập chính cho nhiều quốc gia đang phát triển. Ví dụ, khách du lịch đến thăm Châu Phi thường bày tỏ sự thích thú khi nhìn thấy chó hoang (Lycaon pictus; Hình 59.17). Tuy nhiên, các bệnh như bệnh dại và bệnh sốt chó, cùng với tình trạng mất môi trường sống, tai nạn giao thông, cố ý tiêu diệt do nhận thấy mối đe dọa đối với vật nuôi và nhiều yếu tố khác đã làm suy giảm quần thể chó hoang, khiến loài này trở thành loài ăn thịt có nguy cơ tuyệt chủng cao thứ hai ở Châu Phi. (Một loài canid khác, loài sói Canis simensis của Ethiopia là loài đầu tiên.) Nam Phi là quê hương của khoảng 400 trong số 5.000 con chó còn lại của châu Phi, hầu hết sống ở Vườn Quốc gia Kruger. Tình trạng nguy cấp của chúng đã thu hút sự quan tâm của khách du lịch đối với những loài động vật có sức lôi cuốn này; một cuộc khảo sát với du khách đến Nam Phi cho thấy gần 3/4 trong số họ sẵn sàng trả thêm 12 đô la Mỹ để có cơ hội nhìn thấy chó hoang. Các nhà sinh vật học bảo tồn đang làm việc với các chủ nhà nghỉ và chủ trang trại ở những nơi khác ở Nam Phi và Kenya để khuyến khích họ tái sinh chó hoang ở những khu vực mà chúng đã biến mất. FYNBOS Các nghiên cứu của một nhóm các nhà kinh tế, nhà sinh thái học và nhà quản lý đất đai đã cố gắng tính toán giá trị lợi ích kinh tế do cộng đồng fynbos giàu loài đặc biệt mang lại (được mô tả ở phần mở đầu của Chương 54) cho tỉnh Western Cape của Nam Phi. Hơn hai phần ba trong số 8.500 loài thực vật trong cộng đồng fynbos là loài đặc hữu, phát triển mạnh bất chấp hạn hán vào mùa hè, đất nghèo dinh dưỡng và cháy rừng định kỳ. Một số loài thực vật đặc hữu, bao gồm cả protea, được thu hoạch để cắt hoa và phơi khô. Một thị trường quốc tế đã phát triển cho rooibos, một loại cây bụi fynbos dùng làm trà thảo mộc. Thu nhập cũng đến từ hàng trăm nghìn khách du lịch sinh thái đến thăm khu vực.Fynbos cũng mang lại cơ hội giải trí cho người dân địa phương ở các khu đô thị gần đó. Tuy nhiên, có lẽ quan trọng nhất là lưu vực sông cao nguyên nơi fynbos phát triển

mạnh cung cấp khoảng 2/3 lượng nước cung cấp cho Western Cape. Trong những năm gần đây, một số cây và cây bụi từ các lục địa khác đã xâm chiếm fynbos. Cao hơn và phát triển nhanh hơn các loài đặc hữu, chúng thay thế thảm thực vật bản địa, làm tăng cường độ và mức độ nghiêm trọng của các đám cháy. Hơn nữa, bởi vì


Is the spec
elsewhere,
North Ame
No
Is it an interspecific
hybrid with known
seed sterility?
Yes
No
Does it spread quickly
by vegetative means?
Is it native to pa
North America
than the region
proposed introd
Yes
No
Yes
Admit
Further
analysis and
monitoring
needed
Does it spread quickly
by vegetative means?

59.4 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? 1243 59.17 Một cảnh tượng dành cho du khách sinh thái Khách du lịch đến Châu Phi để trải nghiệm cuộc sống hoang dã ở đây thường bày tỏ mong muốn được nhìn thấy loài chó hoang Châu Phi đang có nguy cơ tuyệt chủng (Lycaon pictus). Việc bảo vệ những loài như vậy (như được thấy ở đây tại Khu bảo tồn thú săn Mala Mala của Nam Phi) có thể mang lại lợi ích kinh tế cho một khu vực. những kẻ xâm lược thoát ra nhiều nước hơn các loài đặc hữu, chúng có thể làm giảm dòng chảy của dòng suối xuống ít hơn một nửa lượng nước từ các khu vực được bao phủ bởi thực vật bản địa, làm giảm đáng kể nguồn cung cấp nước cho người dân trong vùng (Hình 59.1 8A). Chúng ta có thể biết được giá trị kinh tế của đa dạng sinh học fynbos đối với tỉnh Western Cape bằng cách ước tính chi phí duy trì hoặc thay thế các dịch vụ cấp nước mà fynbos cung cấp. Chính phủ Nam Phi đã phát động nỗ lực duy trì đa dạng sinh học fynbos bằng cách chặt hạ và đào bỏ những cây và bụi cây xâm lấn cũng như đốt cháy có kiểm soát (Hình 59.1 8B). Nỗ lực này có giá từ 140 đến 830 USD mỗi ha, tùy thuộc vào mật độ của kẻ xâm lược. Ngoài ra, các dịch vụ do thảm thực vật fynbos cung cấp có thể được thay thế nhưng với chi phí cao hơn nhiều. Một nhà máy lọc nước thải sẽ cung cấp lượng nước tương đương cho tỉnh Western Cape tương đương với lưu vực sông được quản lý tốt rộng 10.000 ha sẽ tốn 135 triệu USD để xây dựng và 2,6 triệu USD mỗi năm để vận hành. Việc khử muối trong nước biển sẽ tốn kém gấp bốn lần. Do đó, các giải pháp thay thế sẵn có sẽ cung cấp nước với chi phí cao hơn từ 1,8 đến 6,7 lần so với chi phí duy trì thảm thực vật tự nhiên ở lưu vực sông. Việc duy trì fynbos ít tốn kém hơn và tốn nhiều công sức hơn - do đó tạo ra nhiều việc làm hơn - so với các phương pháp công nghệ phức tạp có thể thay thế cho các dịch vụ mà nó cung cấp. Cà phê và thụ phấn Taylor Ricketts và các đồng nghiệp tại Đại học Stanford đã đánh giá giá trị kinh tế của dịch vụ thụ phấn do những con ong sống trong và phụ thuộc vào các khu rừng nhiệt đới liền kề với một đồn điền cà phê ở Costa Rica cung cấp. Họ phát hiện ra rằng sản lượng cà phê cao nhất ở những địa điểm gần rừng nhất. Họ cũng thụ phấn thủ công cho một số cây cà phê để chứng minh rằng sự khác biệt trong sản xuất là kết quả của dịch vụ thụ phấn chứ không phải là 59.18 Đa dạng sinh học duy trì chức năng hệ sinh thái (A) Một mô phỏng máy tính về sự thay đổi dòng chảy theo thời gian từ các lưu vực sông fynbos đã và chưa bị xâm chiếm bởi cây và cây bụi không bản địa. (B) Chương trình Làm việc vì Nước đã phát động nỗ lực bảo tồn nguồn cung cấp nước của Tỉnh Western Cape bằng cách loại bỏ vật lý các loài xâm lấn. điều kiện môi trường khác. Các nhà điều tra tính toán rằng giá trị của dịch vụ thụ phấn đối với đồn điền nơi thực hiện các thí nghiệm là khoảng 60.000 USD mỗi năm, nhiều hơn các khoản thanh toán khuyến khích bảo tồn hiện tại được cung cấp cho các chủ đất để bảo tồn các mảng rừng.Những thay đổi về cảnh quan do con người thống trị có thể giúp bảo vệ đa dạng sinh học Thiết lập các khu bảo tồn là một phần thiết yếu trong nỗ lực duy trì đa dạng sinh học, nhưng chỉ hành động này thôi thì không đủ để ngăn chặn tình trạng mất đa dạng sinh học toàn cầu. Những cảnh quan rộng lớn nơi con người sinh sống và khai thác tài nguyên cũng phải đóng vai trò quan trọng trong việc bảo tồn đa dạng sinh học. Tin tốt là khi được sử dụng cẩn thận, những vùng đất này có thể đóng góp nhiều hơn cho việc bảo tồn so với hiện tại. Việc sử dụng hệ sinh thái làm nơi ở, tài nguyên hoặc giải trí theo cách duy trì đa dạng sinh học được gọi là hệ sinh thái hòa giải.

(A)


Predicted runoff from
native vegetation
Predicted runoff from
vegetation dominated
invasive exotic specie
Runoff (mm/year)
380
340
300
260
220
180
140
0
20
40
60
Years

(B)



1244 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và Bảo tồn Sinh học 59.19 Thần ưng California tạo nên (A) sự trở lại (A) Thần ưng California được nuôi nhốt trong điều kiện nuôi nhốt được cho ăn bởi con người đeo rối tay để chim không in dấu lên những kẻ bắt giữ chúng và có thể sống sót trong hoang dã. (B) Thẻ cánh được đánh số cho phép các nhà sinh học bảo tồn xác định và theo dõi các dây dẫn trưởng thành được thả ra. Sự sống sót của loài chim lớn nhất Bắc Mỹ phụ thuộc vào dự án nhân giống nuôi nhốt này. (B) Hệ sinh thái hòa giải Gymnogyps californianus dựa trên nguyên tắc là hầu hết các dịch vụ hệ sinh thái được cung cấp tại địa phương và mọi người có động lực hơn để làm việc để bảo vệ lợi ích địa phương của họ hơn là họ làm việc về các vấn đề quốc gia hoặc toàn cầu. Liên đoàn Động vật hoang dã Quốc gia đã thiết lập một chương trình thành công trong đó mọi người kiến nghị để sân sau của họ được chứng nhận là thân thiện với động vật hoang dã. Tiêu chí để chứng nhận bao gồm trồng cây bụi cung cấp thức ăn cho chim và không sử dụng thuốc trừ sâu. Thậm chí một số khu công nghiệp có thể hỗ trợ đa dạng sinh học. Nhà máy điện Turkey Point ở miền nam Florida sử dụng một lượng lớn nước để làm mát các tổ máy phát điện. Để làm mát nước nóng trước khi xả, Florida Power & Công ty Ánh sáng đã đào một hệ thống gồm 38 kênh đào trên diện tích 6.000 mẫu Anh. Những kênh làm mát này được ngăn cách bởi các gờ đất thấp hỗ trợ nhiều loại thực vật bản địa và không phải bản địa. Rừng ngập mặn đỏ mọc dọc theo bờ kênh. Ngày nay, họ hỗ trợ quần thể cá sấu Mỹ đang phát triển mạnh, một loài có nguy cơ tuyệt chủng cao. Cá sấu sống trong các kênh đào mang lại khoảng 10% tổng số cá sấu con được sinh ra ở Hoa Kỳ. Sau khi phát hiện ra giá trị đa dạng sinh học của hệ thống làm mát, công ty đã thuê các nhà sinh vật học để theo dõi cá sấu và làm việc tích cực để đảm bảo chúng tiếp tục sinh sản thành công. Các chương trình nhân giống nuôi nhốt có thể duy trì một số loài Một số loài có nguy cơ tuyệt chủng trên thế giới có thể được duy trì trong điều kiện nuôi nhốt trong khi các mối đe dọa từ bên ngoài đối với sự tồn tại của chúng bị giảm bớt hoặc loại bỏ. Tuy nhiên, nhân giống trong môi trường nuôi nhốt chỉ là biện pháp tạm thời nhằm câu thêm thời gian để đối phó với những mối đe dọa đó. Các vườn thú, thủy cung và vườn thực vật không có đủ không gian để duy trì đủ quần thể của hơn một phần nhỏ các loài có nguy cơ tuyệt chủng và bị đe dọa trên Trái đất. Tuy nhiên, việc nhân giống trong môi trường nuôi nhốt có thể đóng một vai trò quan trọng bằng cách duy trì các loài trong các giai đoạn quan trọng, cung cấp nguồn cá thể để thả lại vào tự nhiên và nâng cao nhận thức cộng đồng về các loài bị đe dọa và có nguy cơ tuyệt chủng. Thần ưng California. Loài chim lớn nhất Bắc Mỹ còn tồn tại đến ngày nay chỉ nhờ nhân giống trong môi trường nuôi nhốt (Hình 59.1 9). Hai thế kỷ trước, thần kền kền phân bố từ British Columbia đến miền bắc Mexico, nhưng đến năm 1978, quần thể hoang dã này đang có nguy cơ tuyệt chủng. Nhiều loài chim, vốn là loài ăn xác thối, đã chết vì ăn phải xác động vật có chứa đạn chì hoặc đạn. Để cứu loài kền kền khỏi sự tuyệt chủng nhất định,các nhà sinh vật học đã bắt giữ tất cả những con thần dẫn còn lại - chỉ có 22 cá thể - và bắt đầu một chương trình nhân giống nuôi nhốt vào năm 1983. Những con chim nuôi nhốt đầu tiên được thả ở vùng núi phía bắc Los Angeles vào năm 1992. Kể từ thời điểm đó, cũng đã có phát hành ở phía bắc Arizona và Baja California. Ngày nay, những con chim được nuôi nhốt sử dụng những địa điểm làm tổ, bể tắm và rặng núi giống như những tổ tiên hoang dã của chúng đã làm. Năm 2003, một chú gà con được sinh ra trong tự nhiên lần đầu tiên sau hơn hai thập kỷ. Đến năm 2012, số lượng thần ưng sống trong tự nhiên đã lên tới 226 con và 179 con khác sống trong điều kiện nuôi nhốt. Hầu hết các mối đe dọa lớn đối với sự sống còn của loài kền kền, bao gồm đường dây điện, thuốc trừ sâu và nhà sưu tập bảo tàng, đã được giảm thiểu. Ngộ độc chì vẫn còn là một vấn đề, nhưng kể từ ngày 1 tháng 7 năm 2008, theo Đạo luật Bảo tồn Thần ưng Ridley-Tree, các thợ săn ở California bắt buộc phải sử dụng đạn không chì khi đi săn trong phạm vi của thần ưng. Việc thông qua luật này đánh dấu sự thay đổi trong thái độ của công chúng kể từ thời mà những người chăn nuôi gia súc, với niềm tin sai lầm rằng thần dẫn đường đã giết chết gia súc, đã kịch liệt phản đối việc đưa chúng trở lại tự nhiên. Trái đất không phải là một con tàu, một con tàu vũ trụ hay một chiếc máy bay Các nhà sinh vật học thường sử dụng phép ẩn dụ để truyền đạt những khái niệm phức tạp và các nhà sinh thái học nói riêng rất thích chúng. Để truyền đạt quan niệm rằng các hoạt động của con người có thể lấn át khả năng thích ứng của hệ sinh thái Trái đất, Herman Daly vào năm 1966 đã đưa ra phép ẩn dụ về đường Plimsoll.Herman Daly vào năm 1966 đã giới thiệu phép ẩn dụ của đường Plimsoll.Herman Daly vào năm 1966 đã giới thiệu phép ẩn dụ của đường Plimsoll.

(B) *Gymnogyps californianus*



59.4 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? 1245 Từ thế kỷ 19, đường Plimsoll, hay đường tải trọng, đã được sơn bên hông tàu thuyền di chuyển trong vùng biển quốc tế. Nếu dây Plimsoll của một con tàu chở đầy hàng neo tại cảng chìm xuống dưới mặt nước, sẽ có nguy cơ đáng kể là khi ở trên biển, tàu sẽ bị lật, thủy thủ đoàn và hàng hóa sẽ bị mất tích. Một phép ẩn dụ sinh thái khác (cũng được Kenneth Boulding giới thiệu vào năm 1966) là khái niệm về Tàu vũ trụ Trái đất, coi con người là hành khách trên một con tàu vũ trụ của hành tinh với nguồn cung hạn chế, họ phải học cách tái sử dụng và tái chế trong một "hệ sinh thái theo chu kỳ." Và cuối cùng, trong cuốn sách Extinction xuất bản năm 1985, Paul và Anne Ehrlich đã sử dụng phép ẩn dụ về chiếc máy bay để đóng khung “giả thuyết đinh tán” của họ. Theo phép ẩn dụ này, các hệ sinh thái, giống như những chiếc máy bay được chế tạo tốt, có những đặc điểm thiết kế dư thừa cho phép một số bộ phận nhất định hỏng hóc mà không gây ra sự cố nghiêm trọng: "Một tá đinh tán, hoặc một tá loài, có thể không bao giờ bị bỏ sót. Mặt khác, chiếc đinh tán thứ mười ba bật ra từ vạt cánh, hoặc sự tuyệt chủng của một loài chủ chốt. . . có thể dẫn tới tai nạn nghiêm trọng.” Mặc dù chúng là những phát minh đáng chú ý của con người, tàu thủy, tàu vũ trụ và máy bay đều không đủ khả năng để truyền tải sự phức tạp to lớn của cuộc sống. Hơn nữa, việc dựa vào những ẩn dụ này tạo ra cảm giác rằng chúng ta có thể tin cậy vào một vài cá nhân - thuyền trưởng hoặc hoa tiêu và "con tàu". phi hành đoàn - để đảm bảo rằng hành tinh này không bị lật, hết nguồn cung cấp hoặc gặp sự cố. Trên thực tế, mỗi cá nhân có trách nhiệm hiểu cách Trái đất cung cấp các tài nguyên và dịch vụ thiết yếu cũng như nhận ra tác động của việc sử dụng các tài nguyên đó đối với các sinh vật khác. Con người chia sẻ Trái đất với sự đa dạng đáng kinh ngạc của các sinh vật và sự tồn tại liên tục của chúng ta phụ thuộc vào sự tương tác của chúng ta với chúng. Tuy nhiên, chúng ta có thể là một loài duy nhất ở chỗ chúng ta có năng lực trí tuệ để nhận biết, định lượng và nếu cần, giảm thiểu tác động của những tương tác đó. Tìm hiểu tất cả những gì chúng ta có thể về sự sống trên Trái đất có lẽ là công cụ tốt nhất để cải thiện chất lượng tồn tại của chính chúng ta trên hành tinh này về lâu dài. RECAP Để bảo tồn đa dạng sinh học, cần phải dành riêng các khu vực được bảo vệ, khôi phục hệ sinh thái và các mô hình xáo trộn tự nhiên, hạn chế buôn bán các loài có nguy cơ tuyệt chủng và vận chuyển các loài xâm lấn, tăng quần thể các loài có nguy cơ tuyệt chủng và mặt khác nhận ra lợi ích của việc duy trì các hệ sinh thái đang hoạt động. â€¢ Một số ưu tiên mà các nhà sinh học bảo tồn cân nhắc khi thiết lập các khu bảo tồn là gì? Xem trang. 1237 và Hình 59.10 và 59.11 â€¢ Một số dịch vụ hệ sinh thái vật chất và phi vật chất phụ thuộc vào việc duy trì đa dạng sinh học là gì? Xem trang 1241 và 1241-1243 â€¢ Giải thích sự khác biệt giữa hệ sinh thái phục hồi và hệ sinh thái hòa giải. Xem trang 1237 và 1243-1244 Vận chuyển và giới thiệu r i SPREAD 59.20 Ba bước để xâm lược Cuộc xâm lược của một loài không phải bản địa có thể được mô hình hóa như một quá trình bao gồm ba bước, mỗi bước có xác suất thành công hay thất bại độc lập. Để được coi là xâm lấn, loài này phải được thiết lập trong một môi trường mới, nó phải lây lan nhanh chóng và phải có tác động đến môi trường mới của nó. - Â © - Làm thế nào có thể dự đoán trước được tác động bất lợi của việc du nhập loài trước khi thiệt hại lâu dài xảy ra? TRẢ LỜI Các nhà sinh vật học bảo tồn sử dụng nhiều công cụ khác nhau để đánh giá rủi ro của việc cố tình đưa loài vào. Trong một số trường hợp, có đủ thông tin từ những lần giới thiệu trước đây để cho phép các nhà sinh học xác định các đặc điểm lịch sử cuộc sống cụ thể khiến một loài có khả năng trở thành loài xâm lấn. Những đặc điểm này có thể được sử dụng với cây quyết định (xem Hình 59.16), để hướng dẫn việc ra quyết định. Các mô hình toán học cũng có thể được xây dựng và sử dụng để đánh giá rủi ro của việc đưa vào một cách vô tình và cố ý. Trong một mô hình như vậy được thiết kế để xác định những loài cá có khả năng xâm lược Ngũ Hồ, các nhà điều tra đã nhận ra ba giai đoạn xâm lấn riêng biệt: hình thành, lan rộng và tác động (Hình 59.20). Họ so sánh một cách có hệ thống các đặc điểm của các loài cá đã thành công ở mỗi giai đoạn với đặc điểm của các loài đã thất bại ở giai đoạn đó. Các đặc điểm họ sử dụng là ngưỡng nhiệt độ tối thiểu, khẩu phần ăn đa dạng và tốc độ tăng trưởng tương đối. Bằng cách xác định đặc điểm của những kẻ xâm lược thành công và thất bại, các nhà điều tra sau đó có thể tái tạo lại quá trình xâm lược và dự đoán với độ chính xác 94% các loài cá đã thành công hay thất bại ở mỗi giai đoạn.Bằng cách xác định đặc điểm của những kẻ xâm lược thành công và thất bại, các nhà điều tra sau đó có thể tái tạo lại quá trình xâm lược và dự đoán với độ chính xác 94% các loài cá đã thành công hay thất bại ở mỗi giai đoạn.Bằng cách xác định đặc điểm của những kẻ xâm lược thành công và thất bại, các nhà điều tra sau đó có thể tái tạo lại quá trình xâm lược và dự đoán với độ chính xác 94% các loài cá đã thành công hay thất bại ở mỗi giai đoạn.

1246 CHƯƠNG 59 Đa dạng sinh học và Sinh học bảo tồn 59.1 Sinh học bảo tồn là gì? - Sinh học bảo tồn là một môn khoa học ứng dụng nhằm bảo vệ và quản lý đa dạng sinh học. Các nhà sinh học bảo tồn nhận ra rằng sự hiểu biết về các quá trình tiến hóa tạo ra đa dạng sinh học là điều cần thiết để bảo vệ nó. Họ cũng hiểu rằng hệ sinh thái rất năng động và con người là một phần của hệ sinh thái đó. “Sự tuyệt chủng của các loài luôn xảy ra, nhưng chúng hiện đang diễn ra với tốc độ sánh ngang với 5 cuộc tuyệt chủng hàng loạt lớn trong lịch sử Trái đất. â€¢ Có nhiều lý do thuyết phục để bảo vệ đa dạng sinh học, bao gồm việc duy trì các loài và hệ sinh thái cung cấp hàng hóa và dịch vụ cho con người. Các nhà sinh học bảo tồn dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học như thế nào? â€¢ Mặc dù sự hiểu biết của chúng ta về đa dạng sinh học còn chưa đầy đủ, nhưng các nhà sinh học đã xác định được nhiều loài đang bị đe dọa tuyệt chủng và đã phát triển một hệ thống phân loại được thiết kế để hỗ trợ thiết lập các chính sách bảo vệ chúng. Xem Hình 59.3 â€¢ Các nhà sinh học sử dụng mối quan hệ loài-khu vực và lý thuyết về địa sinh học đảo để ước tính tỷ lệ tuyệt chủng có thể xảy ra do mất môi trường sống. â€¢ Để ước tính một loài' nguy cơ tuyệt chủng, các mô hình thống kê có tính đến dữ liệu về quy mô dân số, đặc điểm nhân khẩu học, biến thể di truyền, sinh lý và hành vi. “Sự hiếm có không phải lúc nào cũng là nguyên nhân gây lo ngại, nhưng những loài có quần thể đang suy giảm nhanh chóng thường có nguy cơ tuyệt chủng. Những hoạt động nào của con người đe dọa sự tồn tại của loài? “Mất môi trường sống là nguyên nhân quan trọng nhất gây nguy hiểm cho các loài trên toàn thế giới. Khi môi trường sống ngày càng bị chia cắt, nhiều loài bị mất khỏi môi trường sống đó. Các mảng môi trường sống nhỏ chỉ có thể hỗ trợ các quần thể nhỏ và bị ảnh hưởng bất lợi bởi các hiệu ứng rìa. Ôn lại Hình 59. 4, 59. 5# 59. 6# HƯỚNG DẪN HÌNH ẢNH 59.1 tóm tắt chương (59) â€¢ Khai thác quá mức trong lịch sử là nguyên nhân quan trọng nhất dẫn đến sự tuyệt chủng của các loài và nó vẫn là mối đe dọa lớn đối với đa dạng sinh học ngày nay. • Một số loài được du nhập vào các khu vực ngoài phạm vi ban đầu của chúng trở thành loài xâm lấn, gây ra sự tuyệt chủng của các loài bản địa chưa phát triển khả năng phòng vệ trước những đối thủ và đối thủ cạnh tranh mới này. “Biến đổi khí hậu có thể trở thành nguyên nhân ngày càng quan trọng dẫn đến sự tuyệt chủng đối với những loài không thể thay đổi phạm vi sinh sống của chúng nhanh chóng như khí hậu ấm lên. Xem lại Hình 59.9 Những chiến lược nào được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học? â€¢ Thiết lập các khu vực được bảo vệ là rất quan trọng để bảo tồn đa dạng sinh học. Các khu vực được bảo vệ được lựa chọn bằng cách tính đến sự phong phú của loài, tính đặc hữu và mức độ đe dọa sắp xảy ra. Xem lại Hình 59.1 0f 59.11 â€¢ Phục hồi sinh thái là một chiến lược bảo tồn quan trọng vì nhiều hệ sinh thái bị suy thoái sẽ phục hồi rất chậm nếu không có sự trợ giúp của con người. Xem lại Hình 59.14 â€¢ Hoạt động buôn bán quốc tế các loài có nguy cơ tuyệt chủng được kiểm soát bởi các quy định được hầu hết các quốc gia tán thành. Các nhà sinh học bảo tồn làm việc để xác định loài nào có khả năng trở thành loài xâm lấn và ngăn chặn chúng xâm nhập vào các khu vực mới. Đánh giá Hình 59.16 â€¢ Công nhận giá trị kinh tế của đa dạng sinh học có thể giúp biện minh cho những nỗ lực bảo tồn. Xem lại Hình 59.18 â€¢ Ngay cả trong các cảnh quan nơi con người sinh sống và khai thác tài nguyên, các bước có thể được thực hiện để bảo vệ đa dạng sinh học. Cách tiếp cận này được gọi là hệ sinh thái hòa giải. Các chương trình nhân giống nuôi nhốt có thể duy trì một số loài có nguy cơ tuyệt chủng trong thời gian ngắn đồng thời giảm bớt hoặc loại bỏ các mối đe dọa đối với sự tồn tại của chúng ở các môi trường sống tự nhiên khác. Xem HOẠT ĐỘNG 59.1 để ôn lại khái niệm của chương này. 05S0 Đi tới phần Tóm tắt tương tác để xem lại các số liệu chính. Hướng dẫn và hoạt động bằng hoạt hình [â– liiwSsS Life10e.com/is59 CHƯƠNG NHỚ NHỚ 1. Điều nào sau đây hiện không phải là nguyên nhân chính dẫn đến sự tuyệt chủng của các loài? Một. Sự tàn phá môi trường sống b. Tác động của thiên thạch c. Khai thác quá mức D. Sự xuất hiện của các loài săn mồi không phải bản địa e. Sự du nhập của các mầm bệnh không bản địa 2. Sự tuyệt chủng của các loài có ý nghĩa quan trọng đối với xã hội loài người vì a. nhiều loại thuốc quan trọng có chứa hoặc được làm từ một sản phẩm thực vật. b. con người có được niềm vui thẩm mỹ từ việc tương tác với các sinh vật khác. c. gây ra sự tuyệt chủng của các loài đặt ra các vấn đề đạo đức nghiêm trọng. d. đa dạng sinh học giúp duy trì các dịch vụ hệ sinh thái có giá trị. đ. Tất cả những điều trên 3. Khi một mảnh môi trường sống ngày càng nhỏ hơn, nó a. không thể hỗ trợ quần thể các loài đòi hỏi diện tích lớn. b. chỉ hỗ trợ các quần thể nhỏ của nhiều loài. c. bị ảnh hưởng ở mức độ ngày càng tăng bởi các hiệu ứng biên. d. bị xâm chiếm bởi các loài từ môi trường sống xung quanh. đ. Tất cả những điều trêncon người có được niềm vui thẩm mỹ từ việc tương tác với các sinh vật khác. c. gây ra sự tuyệt chủng của các loài đặt ra các vấn đề đạo đức nghiêm trọng. d. đa dạng sinh học giúp duy trì các dịch vụ hệ sinh thái có giá trị. đ.

Tất cả những điều trên 3. Khi một mảnh môi trường sống ngày càng nhỏ hơn, nó a. không thể hỗ trợ quần thể các loài đòi hỏi diện tích lớn. b. chỉ hỗ trợ các quần thể nhỏ của nhiều loài. c. bị ảnh hưởng ở mức độ ngày càng tăng bởi các hiệu ứng cạnh. d. bị xâm chiếm bởi các loài từ môi trường sống xung quanh. đ. Tất cả những điều trêncon người có được niềm vui thẩm mỹ từ việc tương tác với các sinh vật khác. c. gây ra sự tuyệt chủng của các loài đặt ra các vấn đề đạo đức nghiêm trọng. d. đa dạng sinh học giúp duy trì các dịch vụ hệ sinh thái có giá trị. đ. Tất cả những điều trên 3. Khi một mảnh môi trường sống ngày càng nhỏ hơn, nó a. không thể hỗ trợ quần thể các loài đòi hỏi diện tích lớn. b. chỉ hỗ trợ các quần thể nhỏ của nhiều loài. c. bị ảnh hưởng ở mức độ ngày càng tăng bởi các hiệu ứng biên. d. bị xâm chiếm bởi các loài từ môi trường sống xung quanh. đ. Tất cả những điều trên

Tóm tắt Chương 1247 4. Sự nóng lên toàn cầu là một mối lo ngại vì a. tốc độ thay đổi khí hậu được dự đoán là nhanh hơn tốc độ mà nhiều loài có thể thay đổi phạm vi sinh sống của chúng. b. trời đã quá nóng ở vùng nhiệt đới. c. Khí hậu đã quá ổn định trong hàng ngàn năm đến nỗi nhiều loài không có khả năng chịu đựng được nhiệt độ thay đổi. d. biến đổi khí hậu sẽ đặc biệt có hại cho các loài quý hiếm. đ. Không có ý nào ở trên 5. Các nhà khoa học có thể xác định tần suất lịch sử của các vụ cháy ở một khu vực bằng cách a. kiểm tra than tại các địa điểm của làng cổ. b. đo lượng cacbon trong đất. c. xác định niên đại bằng phóng xạ của thân cây đổ. d. kiểm tra vết sẹo lửa trong vòng sinh trưởng của cây. đ. xác định cơ cấu tuổi của rừng. 6. Nhân giống trong điều kiện nuôi nhốt là một công cụ bảo tồn hữu ích với điều kiện là a. có không gian trong vườn thú, thủy cung và vườn thực vật để bảo tồn loài này vô thời hạn. b. tính đồng nhất di truyền của quần thể nuôi nhốt có thể được duy trì. c. các mối đe dọa gây nguy hiểm cho loài này đang được giảm bớt để các cá thể nuôi nhốt sau đó có thể được thả trở lại tự nhiên. d. có đủ người chăm sóc. đ. Không có điều nào ở trên; không bao giờ nên sử dụng phương pháp nhân giống nuôi nhốt vì nó hướng sự chú ý ra khỏi nhu cầu bảo vệ các loài trong môi trường sống tự nhiên của chúng. 7. Một loài thực vật có nhiều khả năng trở thành loài xâm lấn khi được đưa vào một khu vực mới nếu nó a. mọc cao. b. đã trở nên xâm lấn ở những nơi khác mà nó đã được du nhập. c. có quan hệ gần gũi với các loài sống ở khu vực nó được du nhập. d. có máy phát tán hạt giống chuyên dụng. đ. có tuổi thọ dài. HIỂU & ÁP DỤNG 8. Các nhà sinh học bảo tồn đã tranh luận rộng rãi xem khu vực nào tốt hơn: nhiều khu bảo tồn nhỏ (có thể chứa nhiều loài hơn) hoặc một vài khu bảo tồn lớn (có thể là những khu vực duy nhất có thể hỗ trợ quần thể các loài cần diện tích lớn). Những quá trình sinh thái nào cần được đánh giá khi đưa ra đánh giá về quy mô và vị trí của các khu bảo tồn? Làm thế nào các nguyên tắc về địa sinh học đảo có thể được áp dụng trong bối cảnh này? 9. Cừu sừng lớn sa mạc ở Tây Nam Hoa Kỳ đang có nguy cơ tuyệt chủng. Động vật ăn thịt chính của nó, báo sư tử, cũng là mối quan tâm bảo tồn trong khu vực. Trong những điều kiện nào, nếu có, việc ngăn chặn quần thể của một loài quý hiếm để hỗ trợ một loài quý hiếm khác có phù hợp không? PHÂN TÍCH & amp; ĐÁNH GIÁ 10. Trong Thế chiến thứ nhất, các bác sĩ đã áp dụng phương pháp `39;Triage" hệ thống xử lý thương binh. Những người bị thương được chia thành ba loại: những người gần như chắc chắn sẽ chết bất kể có làm gì để giúp đỡ họ, những người có khả năng hồi phục ngay cả khi không được hỗ trợ ngay lập tức, và những người có khả năng sống sót sẽ tăng lên rất nhiều nếu họ được chăm sóc y tế ngay lập tức. . Nguồn lực y tế hạn chế chủ yếu hướng vào loại thứ ba. Một số ý nghĩa của việc áp dụng một cách tiếp cận tương tự đối với việc bảo tồn loài là gì? 11.Những lập luận vị lợi chiếm ưu thế trong các cuộc thảo luận về tầm quan trọng của việc bảo tồn sự phong phú sinh học. Theo bạn, lập luận đạo đức và đạo đức nên đóng vai trò gì? Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem Hướng dẫn hoạt hình, Hoạt động, Câu đố về LearningCurve, Flashcards và nhiều tài nguyên nghiên cứu và ôn tập khác.

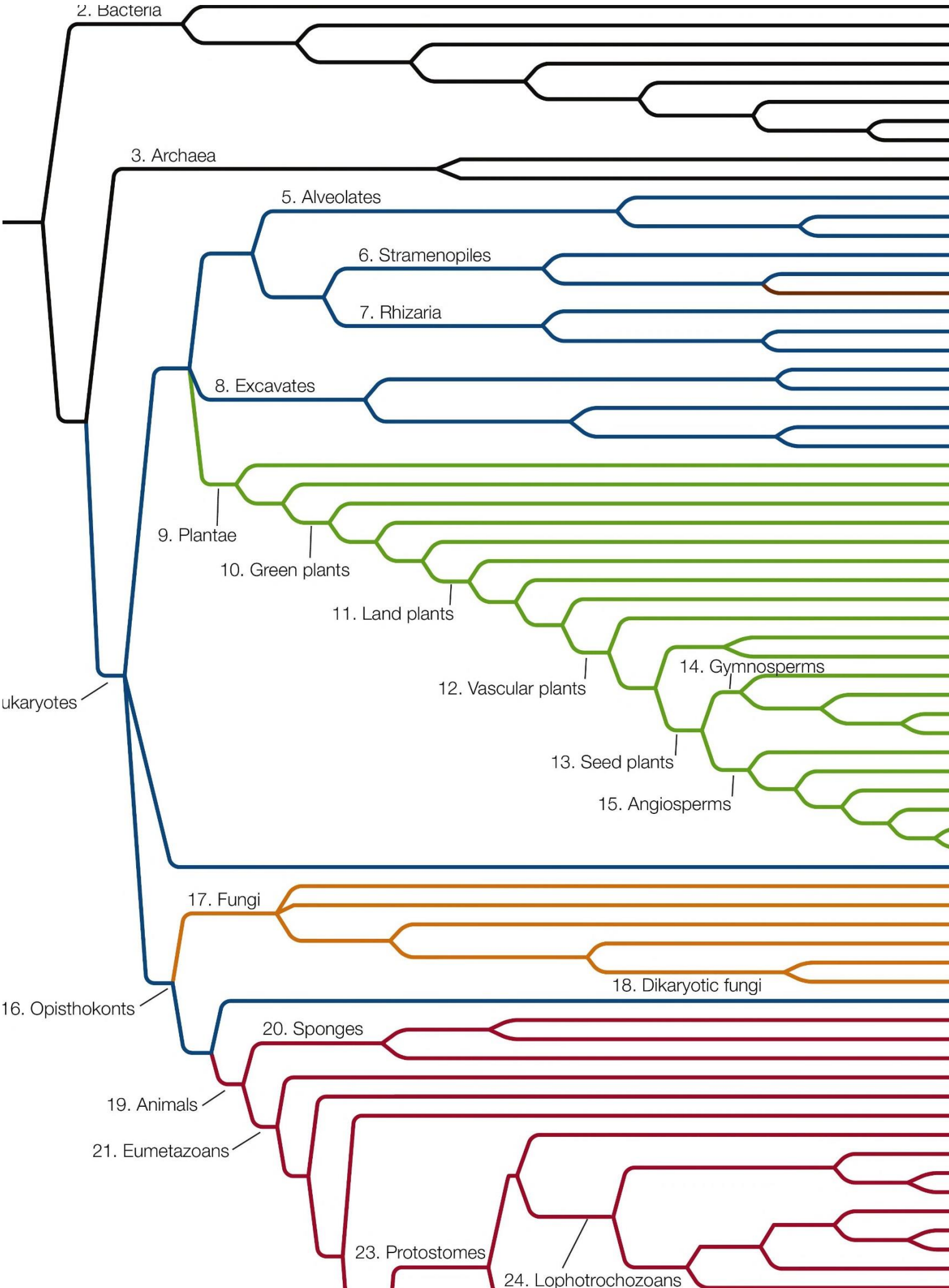
Phụ lục A Cây sự sống Phylogeny là nguyên tắc tổ chức của phân loại sinh học hiện đại. Nguyên tắc hướng dẫn của phát sinh chủng loại hiện đại là đơn ngành. Một nhóm đơn ngành được coi là một nhóm có chứa dòng dõi tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó. Bất kỳ nhóm nào như vậy đều có thể được trích xuất từ cây phát sinh gen chỉ bằng một lần cắt. Cây trình bày ở đây cung cấp hướng dẫn về mối quan hệ giữa các nhóm sinh vật (sống) chính còn tồn tại trong cây sự sống như chúng tôi đã trình bày trong suốt cuốn sách này. Vị trí của nhánh " chia tách" chỉ ra thứ tự phân nhánh tương đối của các dòng sự sống, nhưng thang thời gian không có nghĩa là đồng nhất. Ngoài ra, các nhóm xuất hiện ở đầu cành không nhất thiết phải mang các đặc điểm phát sinh loài giống nhau " trọng lượng." Ví dụ, bạch quả [75] quả thực là ở đỉnh cao của dòng dõi nó; nhóm thực

vật hạt trần này bao gồm một loài sống duy nhất. Ngược lại, phát sinh loài của các thực vật hai lá mầm [83] có thể tiếp tục phát triển từ thời điểm này để lấp đầy thêm nhiều cây có kích thước như cây này. Các mục chú giải thuật ngữ tiếp theo là những mô tả không chính thức về một số đặc điểm chính của các sinh vật được mô tả trong Phần Bảy của cuốn sách này. Mỗi mục đưa ra tên chung của nhóm, theo sau là tên khoa học chính thức của nhóm (trong ngoặc đơn). Các số trong ngoặc vuông tham chiếu vị trí của các nhóm tương ứng trên cây. Đôi khi sẽ thuận tiện hơn khi sử dụng một cái tên không chính thức để chỉ một tập hợp các sinh vật không đơn ngành nhưng tất cả đều có chung (hoặc tất cả đều thiếu) một số thuộc tính chung. Chúng tôi gọi đây là "điều khoản thuận tiện"; những nhóm như vậy được biểu thị trong các mục này bằng dấu ngoặc kép và chúng tôi không đặt cho chúng tên khoa học chính thức. Các ví dụ bao gồm "sinh vật nhân sơ" "người bảo vệ" và "tảo." Lưu ý rằng không thể loại bỏ các nhóm này chỉ bằng một lần cắt; chúng đại diện cho một tập hợp các nhóm có liên quan xa nhau xuất hiện ở các phần khác nhau của cây. Chúng tôi cũng sử dụng dấu ngoặc kép ở đây để chỉ định hai nhóm nấm không được cho là đơn ngành. Truy cập BioPortal tại yourBioPortal.com để xem phiên bản tương tác của cây này, với các liên kết đến ảnh, bản đồ phân bố, danh sách loài và khóa nhận dạng. - Giun đầu trứng (Enteropneusta) Động vật có dây sống ở đáy biển [119] có vòi hình quả trứng, cổ ngắn và thân dài. "tảo" Thuật ngữ tiện lợi bao gồm nhiều nhóm sinh vật nhân chuẩn có quan hệ xa với thủy sinh, quang hợp [4] . alveolates (, Alveolata) [5] Sinh vật nhân chuẩn đơn bào có một lớp túi dẹt (phế nang) hỗ trợ màng sinh chất. Các nhóm chính bao gồm dinoflagellate [51], apicomplexans [50] và ciliates [49]. amborella (Amborella) [78] Một loại cây bụi hoặc cây nhỏ chỉ được tìm thấy ở đảo New Caledonia ở Nam Thái Bình Dương. Được cho là nhóm chị em của các thực vật hạt kín còn sống [15]. xe cứu thương (. Ambulacraria) [29] Động vật da gai [118] và động vật có dây sống [119].amniotes (Amniota) [36] Động vật có vú, bò sát và họ hàng gần đã tuyệt chủng của chúng. Đặc trưng bởi nhiều khả năng thích nghi với cuộc sống trên cạn, bao gồm trứng có màng ối (với một bộ màng duy nhất - màng ối, màng đệm và túi niệu), lớp biểu bì không thấm nước (có vảy biểu bì, tóc hoặc lông), và, ở con đực, một dương vật cho phép thụ tinh bên trong. amoebozoans (. Amoebozoa) [84] Một nhóm sinh vật nhân chuẩn [4] sử dụng chân giả hình thùy để vận động và nuốt chửng thức ăn. Các nhóm amip chính bao gồm nấm thùy, nấm mốc plasmodial và nấm mốc tế bào. động vật lưỡng cư (Amphibia) [128] Động vật bốn chân [35] có da tuyến thiếu vảy biểu bì, lông hoặc tóc. Nhiều loài lưỡng cư trải qua quá trình biến thái hoàn toàn từ dạng ấu trùng dưới nước sang dạng trưởng thành trên cạn, mặc dù sự phát triển trực tiếp cũng rất phổ biến. Các nhóm lưỡng cư chính bao gồm ếch và cóc (anurans), kỳ nhông và giun đũa. amphipod (Amphipoda) Loài giáp xác nhỏ [116] có nhiều ở nhiều môi trường sống ở biển và nước ngọt. Chúng là động vật ăn cỏ, ăn xác thối và động vật ăn thịt nhỏ quan trọng và là nguồn thức ăn quan trọng cho nhiều sinh vật dưới nước. thực vật hạt kín (. Anthophyta hoặc Magnoliophyta) [15] Thực vật có hoa. Các nhóm thực vật hạt kín chính bao gồm thực vật một lá mầm [82], thực vật hai lá mầm [83] và thực vật hai lá mầm [81]. động vật (Animalia hoặc Metazoa) [19] Sinh vật nhân thực dị dưỡng đa bào. Phần lớn động vật là loài lưỡng cư [22]. Các nhóm động vật khác bao gồm bọt biển [20], ctenophores [95], placozoans [96] và cnidarians [97]. Họ hàng gần nhất còn sống của động vật là choanoflagellate [91] . annelids (Annelida) [105] Giun phân đoạn, bao gồm giun đất, đỉa và giun nhiều tơ. Một trong những nhóm lophotrochozoan chính [24], anthozoa (Anthozoa) Một trong những nhóm cnidarians chính [97]. Bao gồm hải quỳ, bút biển và san hô. anurans (Anura) Bao gồm ếch và cóc, đây là nhóm lưỡng cư sống lớn nhất [128]. Chúng không có đuôi, cột sống ngắn lại và hai chân sau thon dài được điều chỉnh để nhảy. Nhiều loài có dạng ấu trùng thủy sinh được gọi là nòng nọc. apicomplexans (Apicomplexa) [50] Các phế nang ký sinh [5] được đặc trưng bởi sự sở hữu một phức hợp đỉnh ở một giai đoạn nào đó trong vòng đời. loài nhện (Arachnida) Chelicerates [114] với cơ thể được chia thành hai phần: phần đầu ngực mang sáu cặp phần phụ (bốn cặp trong số đó thường được dùng làm chân) và phần bụng chứa cơ quan sinh dục. Các loài nhện quen thuộc bao gồm nhện, bọ cạp, bọ ve và bọ ve, và người thu hoạch.Amoebozoa) [84] Một nhóm sinh vật nhân chuẩn [4] sử dụng chân giả hình thùy để vận động và nuốt chửng thức ăn. Các nhóm amip chính bao gồm nấm thùy, nấm mốc plasmodial và nấm mốc tế bào. động vật lưỡng cư (Amphibia) [128] Động vật bốn chân [35] có da tuyến thiếu vảy biểu bì, lông hoặc tóc. Nhiều loài lưỡng cư trải qua quá trình biến thái hoàn toàn từ dạng ấu trùng dưới nước sang dạng trưởng thành trên cạn, mặc dù sự phát triển trực tiếp cũng rất phổ biến. Các nhóm lưỡng cư chính bao gồm ếch và cóc (anurans), kỳ nhông và giun đũa. amphipod (Amphipoda) Loài giáp xác nhỏ [116] có nhiều ở nhiều môi trường sống ở biển và nước ngọt. Chúng là động vật ăn cỏ, ăn

xác thối và động vật ăn thịt nhỏ quan trọng và là nguồn thức ăn quan trọng cho nhiều sinh vật dưới nước. thực vật hạt kín (. Anthophyta hoặc Magnoliophyta) [15] Thực vật có hoa. Các nhóm thực vật hạt kín chính bao gồm thực vật một lá mầm [82], thực vật hai lá mầm [83] và thực vật hai lá mầm [81]. động vật (Animalia hoặc Metazoa) [19] Sinh vật nhân thực dị dưỡng đa bào. Phần lớn động vật là loài lưỡng cư [22]. Các nhóm động vật khác bao gồm bọt biển [20], ctenophores [95], placozoans [96] và cnidarians [97]. Họ hàng gần nhất còn sống của động vật là choanoflagellate [91] . annelids (Annelida) [105] Giun phân đoạn, bao gồm giun đất, đỉa và giun nhiều tơ. Một trong những nhóm lophotrochozoan chính [24], anthozoa (Anthozoa) Một trong những nhóm cnidarians chính [97]. Bao gồm hải quỳ, bút biển và san hô. anurans (Anura) Bao gồm ếch và cóc, đây là nhóm lưỡng cư sống lớn nhất [128]. Chúng không có đuôi, cột sống ngắn lại và hai chân sau thon dài được điều chỉnh để nhảy. Nhiều loài có dạng ấu trùng thủy sinh được gọi là nòng nọc. apicomplexans (Apicomplexa) [50] Các phế nang ký sinh [5] được đặc trưng bởi sự sở hữu một phức hợp đỉnh ở một giai đoạn nào đó trong vòng đời. loài nhện (Arachnida) Chelicerates [114] với cơ thể được chia thành hai phần: phần đầu ngực mang sáu cặp phần phụ (bốn cặp trong số đó thường được dùng làm chân) và phần bụng chứa cơ quan sinh dục. Các loài nhện quen thuộc bao gồm nhện, bọ cạp, bọ ve và bọ ve, và người thu hoạch.Amoebozoa) [84] Một nhóm sinh vật nhân chuẩn [4] sử dụng chân giả hình thùy để vận động và nuốt chửng thức ăn. Các nhóm amip chính bao gồm nấm thùy, nấm mốc plasmodial và nấm mốc tế bào. động vật lưỡng cư (Amphibia) [128] Động vật bốn chân [35] có da tuyến thiếu vảy biểu bì, lông hoặc tóc. Nhiều loài lưỡng cư trải qua quá trình biến thái hoàn toàn từ dạng ấu trùng dưới nước sang dạng trưởng thành trên cạn, mặc dù sự phát triển trực tiếp cũng rất phổ biến. Các nhóm lưỡng cư chính bao gồm ếch và cóc (anurans), kỳ nhông và giun đũa. amphipod (Amphipoda) Loài giáp xác nhỏ [116] có nhiều ở nhiều môi trường sống ở biển và nước ngọt. Chúng là động vật ăn cỏ, ăn xác thối và động vật ăn thịt nhỏ quan trọng và là nguồn thức ăn quan trọng cho nhiều sinh vật dưới nước. thực vật hạt kín (. Anthophyta hoặc Magnoliophyta) [15] Thực vật có hoa. Các nhóm thực vật hạt kín chính bao gồm thực vật một lá mầm [82], thực vật hai lá mầm [83] và thực vật hai lá mầm [81]. động vật (Animalia hoặc Metazoa) [19] Sinh vật nhân thực dị dưỡng đa bào. Phần lớn động vật là loài lưỡng cư [22]. Các nhóm động vật khác bao gồm bọt biển [20], ctenophores [95], placozoans [96] và cnidarians [97]. Họ hàng gần nhất còn sống của động vật là choanoflagellate [91] . annelids (Annelida) [105] Giun phân đoạn, bao gồm giun đất, đỉa và giun nhiều tơ. Một trong những nhóm lophotrochozoan chính [24], anthozoa (Anthozoa) Một trong những nhóm cnidarians chính [97]. Bao gồm hải quỳ, bút biển và san hô. anurans (Anura) Bao gồm ếch và cóc, đây là nhóm lưỡng cư sống lớn nhất [128]. Chúng không có đuôi, cột sống ngắn lại và hai chân sau thon dài được điều chỉnh để nhảy. Nhiều loài có dạng ấu trùng thủy sinh được gọi là nòng nọc. apicomplexans (Apicomplexa) [50] Các phế nang ký sinh [5] được đặc trưng bởi sự sở hữu một phức hợp đỉnh ở một giai đoạn nào đó trong vòng đời. loài nhện (Arachnida) Chelicerates [114] với cơ thể được chia thành hai phần: phần đầu ngực mang sáu cặp phần phụ (bốn cặp trong số đó thường được dùng làm chân) và phần bụng chứa cơ quan sinh dục. Các loài nhện quen thuộc bao gồm nhện, bọ cạp, bọ ve và bọ ve, và người thu hoạch.Anthophyta hoặc Magnoliophyta) [15] Thực vật có hoa. Các nhóm thực vật hạt kín chính bao gồm thực vật một lá mầm [82], thực vật hai lá mầm [83] và thực vật hai lá mầm [81]. động vật (Animalia hoặc Metazoa) [19] Sinh vật nhân thực dị dưỡng đa bào. Phần lớn động vật là loài lưỡng cư [22]. Các nhóm động vật khác bao gồm bọt biển [20], ctenophores [95], placozoans [96] và cnidarians [97]. Họ hàng gần nhất còn sống của động vật là choanoflagellate [91] . annelids (Annelida) [105] Giun phân đoạn, bao gồm giun đất, đỉa và giun nhiều tơ. Một trong những nhóm lophotrochozoan chính [24], anthozoa (Anthozoa) Một trong những nhóm cnidarians chính [97]. Bao gồm hải quỳ, bút biển và san hô. anurans (Anura) Bao gồm ếch và cóc, đây là nhóm lưỡng cư sống lớn nhất [128]. Chúng không có đuôi, cột sống ngắn lại và hai chân sau thon dài được điều chỉnh để nhảy. Nhiều loài có dạng ấu trùng thủy sinh được gọi là nòng nọc. apicomplexans (Apicomplexa) [50] Các phế nang ký sinh [5] được đặc trưng bởi sự sở hữu một phức hợp đỉnh ở một giai đoạn nào đó trong vòng đời. loài nhện (Arachnida) Chelicerates [114] với cơ thể được chia thành hai phần: phần đầu ngực mang sáu cặp phần phụ (bốn cặp trong số đó thường được dùng làm chân) và phần bụng chứa cơ quan sinh dục. Các loài nhện quen thuộc bao gồm nhện, bọ cạp, bọ ve và bọ ve, và người thu hoạch.Anthophyta hoặc Magnoliophyta) [15] Thực vật có hoa. Các nhóm thực vật hạt kín chính bao gồm thực vật một lá mầm [82], thực vật hai lá mầm [83] và thực vật hai lá mầm [81]. động vật (Animalia hoặc Metazoa) [19] Sinh vật nhân thực dị dưỡng đa bào. Phần lớn động vật là loài lưỡng cư [22].

Các nhóm động vật khác bao gồm bọt biển [20], ctenophores [95], placozoans [96] và cnidarians [97]. Họ hàng gần nhất còn sống của động vật là choanoflagellate [91] . annelids (Annelida) [105] Giun phân đoạn, bao gồm giun đất, đỉa và giun nhiều tơ. Một trong những nhóm lophotrochozoan chính [24], anthozoa (Anthozoa) Một trong những nhóm cnidarians chính [97]. Bao gồm hải quỳ, bút biển và san hô. anurans (Anura) Bao gồm ếch và cóc, đây là nhóm lưỡng cư sống lớn nhất [128]. Chúng không có đuôi, cột sống ngắn lại và hai chân sau thon dài được điều chỉnh để nhảy. Nhiều loài có dạng ấu trùng thủy sinh được gọi là nòng nọc. apicomplexans (Apicomplexa) [50] Các phế nang ký sinh [5] được đặc trưng bởi sự sở hữu một phức hợp đỉnh ở một giai đoạn nào đó trong vòng đời. loài nhện (Arachnida) Chelicerates [114] với cơ thể được chia thành hai phần: phần đầu ngực mang sáu cặp phần phụ (bốn cặp trong số đó thường được dùng làm chân) và phần bụng chứa cơ quan sinh dục. Các loài nhện quen thuộc bao gồm nhện, bọ cạp, bọ ve và bọ ve, và người thu hoạch.

2. Vi khuẩn 1 . Sự sống 4. Sinh vật nhân chuẩn 1 6. Opisthokont 19. Động vật 21 . Eumetazoans Cây sự sống Trong phiên bản này, các dòng sinh vật nhân sơ được hiển thị bằng màu đen và các dòng sinh vật nhân chuẩn có màu sắc. Trong số các sinh vật nhân chuẩn, dòng vi sinh vật được thể hiện bằng màu xanh lam. Các nhóm sinh vật nhân chuẩn chứa các bức xạ chính của các sinh vật đa bào lớn có màu nâu (tảo nâu), xanh lục (Plantae), cam (nấm) và đỏ (động vật). 22. Song phương28. Động vật miệng thứ 30. Hợp âm' 31 . Động vật có xương sống 32. Động vật có xương sống có hàm'" 33. Động vật có xương sống bằng xương'" 34. Thùy chân' động vật có xương sống Thời gian 35. Động vật bốn chân 36. Động vật có màng ối'" 37. Loài bò sát^ 38. Archosaurs' 39. Gram dương có GC thấp 40. Gram dương có GC cao 41 . Vi khuẩn ưa nhiệt 42. Hadobacteria 43. Cyanobacteria 44. Proteobacteria 45. Spirochetes 46. Chlamydias 47. Crenarchaeota 48. Euryarchaeota 49. Ciliates 50. Apicomplexans 51 . Dinoflagellate 52. Oomycetes 53. Tảo cát 54. Tảo nâu 55. Radiolarians 56. Cercozoans 57. Foraminiferans 58. Diplomonads 59. Parabasalids 60. Heteroloboseans 61 . Euglenids 62. Kinetoplastids 63. Glaucophytes 64. Tảo đỏ 65. Chlorophytes 66. Coleochaetophytes 67. Stoneworts 68. Liverworts 69. Rêu 70. Horn wort 71 . Lycophytes 72. Horsetails 73. Dương xỉ 74. Cycads 75. Bạch quả 76. Gnetophytes 77. Cây lá kim 78. Amborella 79. Hoa súng 80. Sao hồi 81 . Magnoliids 82. Monocots 83. Eudicots 84. Amoebozoans 85. Microsporidia 86. “Chytridsâ€ 87. “Nấm Zygospore” 88. Nấm mycorrhizal 89. Nấm sắc 90. Nấm câu lạc bộ 91 . Choanoflagellate 92. Bọt biển thủy tinh 93. Demosponges 94. Bọt biển chứa canxi 95. Ctenophores 96. Placozoans 97. Cnidarian 98. Giun mũi tên 99. Bryozoans và Entoprocts 100. Giun dẹp 1 01 . Luân trùng và dạ dày 102. Giun ruy băng 103. Động vật chân tay 104. Phoronids 105. Giun đốt 106. Động vật thân mềm 107. Priapulids 108. Kinorhynchs 109. Loriciferans 1 1 0. Giun lông ngựa 111. Tuyến trùng 112. Tardigrades 113. Onychophorans 114. Che licerates 115. Myriapod 1 1 6. Giáp xác 117. Hexapod 118. Da gai 119. Hemichordates 1 20. Lancelets 121 . Động vật có vỏ 122. Cá hagfishes 123. Cá mút đá 124. Cá mút đá 125. Cá vây tia 1 26. Cá vây tay 127. Cá phổi 128. Động vật lưỡng cư 129. Động vật có vú 1 30. Lepidosaurs 131 . Rùa 132. Chim 133. Cá sấu


2. Bacteria
3. Archaea
5. Alveolates
6. Stramenopiles
7. Rhizaria
8. Excavates
9. Plantae
10. Green plants
11. Land plants
12. Vascular plants
14. Gymnosperms
13. Seed plants
15. Angiosperms
ukaryotes
17. Fungi
18. Dikaryotic fungi
16. Opisthokonts
20. Sponges
19. Animals
21. Eumetazoans
23. Protostomes
24. Lophotrochozoans

1250 PHỤ LỤC A Nấm rễ cộng sinh dạng cây sống (Glomero mycota) [88] Một nhóm nấm [17] liên kết với rễ cây trong mối quan hệ cộng sinh chặt chẽ. vi khuẩn cổ (Archaea) [3] Sinh vật đơn bào thiếu nhân và thiếu peptidoglycan trong thành tế bào. Sau khi được xếp cùng nhóm với vi khuẩn, vi khuẩn cổ sở hữu các lipid màng đặc biệt. Archizards (Archosauria) [38] Một nhóm bò sát [37] bao gồm khủng long và cá sấu [133]. Hầu hết các nhóm khủng long đều tuyệt chủng vào cuối kỷ Phấn trắng; loài chim [132] là loài khủng long duy nhất còn sống sót. giun mũi tên (Chaetognatha) [98] Giun biển săn mồi sinh vật phù du hoặc sinh vật đáy nhỏ có vây và một cặp gai có móc, dùng để bắt mồi ở mỗi bên đầu. động vật chân đốt (Arthropoda) Nhóm động vật sinh dục lớn nhất [25] . Động vật chân đốt được đặc trưng bởi bộ xương ngoài cứng, cơ thể phân đoạn và các phần phụ có khớp. Bao gồm chelicerates [114], myriapod [115], động vật giáp xác [116] và hexapod (côn trùng và họ hàng của chúng) [117]. ascidians (. Ascidiacea) "Mực biển"; nhóm động vật có vỏ lớn nhất [121]. Chúng là loài không cuống (khi trưởng thành), sống ở biển, ăn lọc dạng túi. -Bbacteria (. Eubacteria) [2] Các sinh vật đơn bào không có nhân, sở hữu ribosome đặc biệt và tRNA khởi đầu, và thường chứa peptidoglycan trong thành tế bào. Các nhóm vi khuẩn khác nhau được phân biệt chủ yếu dựa trên dữ liệu trình tự nucleotide. hà (Cirripedia) Động vật giáp xác [116] trải qua hai lần biến thái - đầu tiên từ ấu trùng sinh vật phù du ăn uống đến ấu trùng bơi lội không ăn, và sau đó đến một con trưởng thành không có cuống tạo thành một "vỏ"; bao gồm bốn đến tám tấm được gắn vào một chất nền cứng. song phương (Bilateria) [22] Những nhóm động vật này được đặc trưng bởi sự đối xứng hai bên và ba loại mô riêng biệt (nội bì, ngoại bì và trung bì). Bao gồm các động vật nguyên sinh [23] và động vật miệng thứ sinh [28]. chim (. Aves) [132] Động vật bốn chân có lông, biết bay (hoặc không biết bay thứ hai) [35] . hai mảnh vỏ (Bivalvia) Nhóm nhuyễn thể lớn [106]; nghêu và trai. Động vật hai mảnh vỏ thường có hai vỏ có bản lề giống nhau, mỗi vỏ không đối xứng ở đường giữa. động vật có xương sống bằng xương (Osteichthyes) [33] Động vật có xương sống [31] trong đó bộ xương thường được cốt hóa để tạo thành xương. Bao gồm các loài cá vây tia [125], cá vây tay [126], cá phổi [127] và động vật bốn chân [35]. động vật tay cuộn (Brachiopoda) [103] Lophotrochozoans [24] có hai vỏ có bản lề giống nhau, mỗi lớp đối xứng qua đường giữa. Nhìn bề ngoài giống nhuyễn thể hai mảnh vỏ, ngoại trừ sự đối xứng của vỏ. các ngôi sao giòn (Ophiuroidea) Echinoderms [118] với năm cánh tay dài như roi tỏa ra từ một đĩa trung tâm riêng biệt chứa các cơ quan sinh sản và tiêu hóa. tảo nâu (Phaeophyta) [54] Các loại tảo biển đa bào, hầu như chỉ có ở biển [6] thường chứa sắc tố fucoxanthin cũng như diệp lục a và c trong lục lạp của chúng.bryozoans (Ectoprocta hoặc Bryozoa) [99] Một nhóm lophotrochozoans ở biển và nước ngọt [24] sống thành từng đàn gắn liền với chất nền; còn được gọi là động vật ngoài tử cung hoặc động vật rêu. Họ là nhóm chị em của entoprocts. -ccaecilians (Gymnophiona) Một nhóm động vật lưỡng cư sống dưới nước hoặc đào hang [128] . Chúng dài, không có chân, có đuôi ngắn (hoặc không có gì cả), mắt nhỏ được bao phủ bằng da hoặc xương và một cặp xúc tu cảm giác trên đầu. bọt biển chứa canxi (Calcarea) [94] Bọt biển biển được lọc bằng các gai được cấu tạo từ canxi cacbonat. nấm mốc tế bào (j Dictyostelida) Amoebozoans [84] trong đó các amip riêng lẻ tổng hợp dưới áp lực để tạo thành một pseudoplasmodium đa bào. cephalochordates (Cephalochordata) [120] Xem lưỡi mác. động vật thân mềm (Cephalopoda) Động vật thân mềm săn mồi năng động [106] trong đó chân của động vật thân mềm đã được biến đổi thành các cánh tay hoặc xúc tu thủy tĩnh cơ bắp. Bao gồm bạch tuộc, mực và ốc anh vũ. cercozoans (Cercozoa) [56] Sinh vật nhân chuẩn đơn bào [4] ăn bằng chân giả dạng sợi. Nhóm cùng với foraminiferans [57] và radiolarians [55] để tạo thành rhizaria [7]. charophytes (Charales) [67] Xem cỏ đá. chelicerata) [114] Một nhóm động vật chân đốt chính [26] với các phần phụ nhọn (chelicerae) dùng để nắm bắt thức ăn (ngược lại với hàm nhai của hầu hết các động vật chân đốt khác). Bao gồm các loài nhện, cua móng ngựa, pycnogonids và bọ cạp biển đã tuyệt chủng. chimaeras (. Holocephali) Một nhóm cá chondrichthyan không vảy, sống ở biển, sống ở đáy [124] với các phiến răng mài lớn, vĩnh viễn (chứ không phải là các răng có thể thay thế được tìm thấy ở các loài chondrichthyans khác). chitons (. Polyplacophom) Động vật thân mềm dẹt, di chuyển chậm [106] có lớp vôi bảo vệ lưng được tạo thành từ tám tấm khớp nối. chlamydias (Chlamydiae) [46] Một nhóm vi khuẩn Gram âm rất nhỏ; chúng sống ký sinh nội bào của các sinh vật khác. diệp lục (i Chlorophyta) [65] Nhóm tảo xanh phong phú và đa dạng nhất, bao gồm các dạng nước ngọt, biển và trên cạn; một số là đơn bào, số khác là tập đoàn, và số khác nữa là đa bào. Chất diệp lục sử dụng diệp lục a và c trong quá trình quang hợp của chúng. choanoflagellate (Choanozoa) [91] Sinh vật nhân chuẩn đơn bào [4] với một roi đơn được bao quanh bởi một vòng cổ. Hầu hết là không cuống, một số là thuộc địa. Họ hàng gần nhất còn sống của động vật [19].

chondrichthyans (Chondrichthyes) [124] Một trong hai nhóm động vật có xương sống có hàm chính [32]; bao gồm cá mập, cá đuối và chimaera. Chúng có bộ xương sụn và vây ghép đôi. hợp âm (Chordata) [30] Một trong hai nhóm chính của động vật miệng thứ hai [28], được đặc trưng bởi sự hiện diện (tại một số thời điểm trong quá trình phát triển) của dây sống, dây thần kinh lưng rỗng và đuôi sau hậu môn. Bao gồm các lưỡi mác [120], động vật có vỏ [121] và động vật có xương sống [31]. "chytrid" [90] Thuật ngữ thuận tiện được sử dụng cho một nhóm cận ngành chủ yếu sống dưới nước,nấm cực nhỏ [17] với giao tử được gắn roi. Một số thể hiện sự xen kẽ của các thế hệ. ciliates (Ciliophora) [49] Alveolates [5] với nhiều lông mao và hai loại nhân (nhân vi mô và nhân lớn). ưu tú Nates (Clitellata) Annelids [105] có tuyến sinh dục nằm trong một khối phồng lên (gọi là âm vật) hướng về phía đầu của con vật. Bao gồm giun đất (oligochaetes) và đỉa. nấm câu lạc bộ (Basidiomycota) [90] Nấm [17], nếu là đa bào, mang các sản phẩm của quá trình giảm phân trên basidia hình câu lạc bộ và có giai đoạn dikaryotic kéo dài. Một số là đơn bào. rêu câu lạc bộ (Lycopodiophyta) [71] Thực vật có mạch [12] có đặc điểm là vi lá. Xem thực vật lycophyte. cnidarians (Cnidaria) [97] Động vật thủy sinh, chủ yếu là động vật biển eumetazoans [21] với các bào quan đốt chuyên biệt (tuyến trùng) được sử dụng để bắt và phòng thủ con mồi, và một khoang dạ dày mù. Nhóm chị em của những người song phương [22] . cá vây tay (. Actinista) [126] Một nhóm động vật có xương sống có chân thùy biển [34] đa dạng từ kỷ Devon Trung đến kỷ Phấn trắng, nhưng hiện nay chỉ được biết đến từ hai loài còn sống. Vây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3], được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngciliates (Ciliophora) [49] Alveolates [5] với nhiều lông mao và hai loại nhân (nhân vi mô và nhân lớn). ưu tú Nates (Clitellata) Annelids [105] có tuyến sinh dục nằm trong một khối phồng lên (gọi là âm vật) hướng về phía đầu của con vật. Bao gồm giun đất (oligochaetes) và đỉa. nấm câu lạc bộ (Basidiomycota) [90] Nấm [17], nếu là đa bào, mang các sản phẩm của quá trình giảm phân trên basidia hình câu lạc bộ và có giai đoạn dikaryotic kéo dài. Một số là đơn bào. rêu câu lạc bộ (Lycopodiophyta) [71] Thực vật có mạch [12] có đặc điểm là vi lá. Xem thực vật lycophyte. cnidarians (Cnidaria) [97] Động vật thủy sinh, chủ yếu là động vật biển eumetazoans [21] với các bào quan đốt chuyên biệt (tuyến trùng) được sử dụng để bắt và phòng thủ con mồi, và một khoang dạ dày mù. Nhóm chị em của những người song phương [22] . cá vây tay (. Actinista) [126] Một nhóm động vật có xương sống có chân thùy biển [34] đa dạng từ kỷ Devon Trung đến kỷ Phấn trắng, nhưng hiện nay chỉ được biết đến từ hai loài còn sống. Vây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3], được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng

nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngciliates (Ciliophora) [49] Alveolates [5] với nhiều lông mao và hai loại nhân (nhân vi mô và nhân lớn). ưu tú Nates (Clitellata) Annelids [105] có tuyến sinh dục nằm trong một khối phồng lên (gọi là âm vật) hướng về phía đầu của con vật. Bao gồm giun đất (oligochaetes) và đỉa. nấm câu lạc bộ (Basidiomycota) [90] Nấm [17], nếu là đa bào, mang các sản phẩm của quá trình giảm phân trên basidia hình câu lạc bộ và có giai đoạn dikaryotic kéo dài. Một số là đơn bào. rêu câu lạc bộ (Lycopodiophyta) [71] Thực vật có mạch [12] có đặc điểm là vi lá. Xem thực vật lycophyte. cnidarians (Cnidaria) [97] Động vật thủy sinh, chủ yếu là động vật biển eumetazoans [21] với các bào quan đốt chuyên biệt (tuyến trùng) được sử dụng để bắt và phòng thủ con mồi, và một khoang dạ dày mù. Nhóm chị em của những người song phương [22] . cá vây tay (. Actinista) [126] Một nhóm động vật có xương sống có chân thùy biển [34] đa dạng từ kỷ Devon Trung đến kỷ Phấn trắng, nhưng hiện nay chỉ được biết đến từ hai loài còn sống. Vây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3], được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngmang các sản phẩm của quá trình giảm phân trên basidia hình chùy và có giai đoạn dikaryotic kéo dài. Một số là đơn bào. rêu câu lạc bộ (Lycopodiophyta) [71] Thực vật có mạch [12] có đặc điểm là vi lá. Xem thực vật lycophyte. cnidarians (Cnidaria) [97] Động vật thủy sinh, chủ yếu là động vật biển eumetazoans [21] với các bào quan đốt chuyên biệt (tuyến trùng) được sử dụng để bắt và phòng thủ con mồi, và một khoang dạ dày mù. Nhóm chị em của những người song phương [22] . cá vây tay (. Actinista) [126] Một nhóm động vật có xương sống có chân thùy biển [34] đa dạng từ kỷ Devon Trung đến kỷ Phấn trắng, nhưng hiện nay chỉ được biết đến từ hai loài còn sống. Vây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3], được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống

hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngmang các sản phẩm của quá trình giảm phân trên basidia hình chùy và có giai đoạn dikaryotic kéo dài. Một số là đơn bào. rêu câu lạc bộ (Lycopodiophyta) [71] Thực vật có mạch [12] có đặc điểm là vi lá. Xem thực vật lycophyte. cnidarians (Cnidaria) [97] Động vật thủy sinh, chủ yếu là động vật biển eumetazoans [21] với các bào quan đốt chuyên biệt (tuyến trùng) được sử dụng để bắt và phòng thủ con mồi, và một khoang dạ dày mù. Nhóm chị em của những người song phương [22] . cá vây tay (. Actinista) [126] Một nhóm động vật có xương sống có chân thùy biển [34] đa dạng từ kỷ Devon Trung đến kỷ Phấn trắng, nhưng hiện nay chỉ được biết đến từ hai loài còn sống. Vây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3], được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngVây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3], được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngVây ngực và vây hậu môn nằm trên các cuống thịt được hỗ trợ bởi các bộ phận xương nên còn được gọi là cá vây thùy. coleochaetophytes (Coleochaetales) [66] Tảo xanh đa bào đặc trưng bởi dạng tăng trưởng dẹt bao gồm các tế bào có thành mỏng. Được cho là nhóm chị em với giun đá [67] cộng với thực vật trên cạn [11]. loài cây lá kim (. Pinophyta hoặc Coniferophyta) [77] Cây có hạt hình nón, thân gỗ [13]. giáp xác nhỏ, phong phú [116] được tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Chúng có một mắt, râu dài và thân hình giống như giọt nước mắt. craniates (Craniata) Một số nhà sinh vật học loại trừ hagfishes [122] khỏi động vật có xương sống [31], và sử dụng thuật ngữ craniates để chỉ hai nhóm kết hợp. crenarchaeotes (Crenarchaeota) [47] Một nhóm vi khuẩn cổ chính và đa dạng [3],

được xác định trên cơ sở trình tự cơ sở rRNA. Nhiều người là những sinh vật cực đoan (sống trong môi trường khắc nghiệt), nhưng nhóm này cũng có thể là loài vi khuẩn cổ phong phú nhất trong môi trường biển. crinoids (Crinoidea) Echinoderms [118] có miệng được bao quanh bởi các cánh tay kiếm ăn và ruột hình chữ U với miệng cạnh hậu môn. Chúng bám vào chất nền bằng cuống hoặc bơi tự do. Crinoids có nhiều vào thời kỳ giữa và cuối Paleozoi, nhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngnhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến ngày nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụngnhưng chỉ có vài trăm loài còn tồn tại cho đến ngày nay. Bao gồm hoa loa kèn biển và các ngôi sao lông vũ. cá sấu (Crocodylia) [133] Một nhóm khủng long thủy sinh lớn, săn mồi, sống dưới nước [38] . Họ hàng gần nhất còn sống của loài chim [132] . Bao gồm cá sấu Mỹ, caimans, cá sấu Mỹ và cá sấu Ấn Độ. động vật giáp xác (Giáp xác) [116] Nhóm chính của động vật chân đốt biển, nước ngọt và trên cạn [26] có đầu, ngực và bụng

(mặc dù đầu và ngực có thể được hợp nhất), được bao phủ bởi một bộ xương ngoài dày và có các phần phụ gồm hai phần. Động vật giáp xác trải qua quá trình biến thái từ ấu trùng nauplius. Bao gồm decapod, isopod, nhuyễn thể, hà, amphipod, Copepoda và Ostracod. ctenophores (Ctenophora) [95] Động vật biển lưỡng bội, đối xứng hoàn toàn [19], có ruột hoàn chỉnh và tám hàng lông mao hợp nhất (gọi là ctenes). vi khuẩn lam (Cyanobacteria) [43] Một nhóm vi khuẩn đơn bào, thuộc địa hoặc dạng sợi tiến hành quang hợp bằng cách sử dụng diệp lục a. cây mè (Cycadophyta) [74] Thực vật hạt trần có lá kép lớn. cyclostomes (i Cyclostomata) Thuật ngữ này đề cập đến nhóm cá mút đá có thể đơn ngành [123] và hagfishes [122]. Dữ liệu phân tử ủng hộ nhóm này, nhưng dữ liệu hình thái cho thấy cá mút đá có quan hệ gần gũi hơn với động vật có xương sống có hàm [32] hơn là cá hagfish. -Ddecapod (Decapoda) Một nhóm động vật giáp xác biển, nước ngọt và bán địa cầu [116] trong đó năm trong số tám cặp phần phụ ở ngực có chức năng như chân (ba cặp còn lại, được gọi là động vật chân hàm trên, có chức năng như phần miệng). Bao gồm cua, tôm hùm, tôm càng và tôm. demosponges (. Demospongiae) [93] Là nhóm lớn nhất trong ba nhóm bọt biển [20], chiếm 90% tổng số loài bọt biển. Demosponges có các gai làm từ silica, sợi xốp (một loại protein) hoặc cả hai. deuterostomes (. Deuterostomia) [28] Một trong hai nhóm chính của song bào [22], trong đó miệng hình thành ở đầu đối diện của phôi từ phôi bào trong giai đoạn phát triển ban đầu (tương phản với protostomes) . Bao gồm xe cứu thương [29] và dây sống [30] . tảo cát (Bacillariophyta) [53] Các tầng đơn bào, quang hợp [6] với thành tế bào thủy tinh chia thành hai phần. nấm dikaryotic (Dikarya) [18] Một nhóm nấm [17] trong đó hai nhân đơn bội khác nhau về mặt di truyền cùng tồn tại và phân chia trong cùng một sợi nấm; bao gồm nấm câu lạc bộ [90] và nấm túi [89]. dinoflagellate (Dinoflagellata) [51] Một nhóm các phế nang [5] thường có hai roi, một ở rãnh xích đạo và một ở rãnh dọc; nhiều loài có khả năng quang hợp. diplomonads (Diplomonadida) [58] Một nhóm sinh vật nhân chuẩn [4] thiếu ty thể; hầu hết có hai nhân, mỗi nhân có bốn tiên mao liên kết. -Eecdysozoans (Ecdysozoa) [25] Một trong hai nhóm động vật nguyên sinh chính [23], được đặc trưng bởi sự lột xác định kỳ của bộ xương ngoài của chúng. Tuyến trùng [111] và động vật chân đốt [26] là những nhóm sinh vật ngoài cơ thể lớn nhất. động vật da gai (Echinodermata) [118] Một nhóm chính của động vật miệng thứ sinh biển [28] với sự đối xứng xuyên tâm gấp năm lần (ở một số giai đoạn của cuộc sống) và một bộ xương nội tạng được làm từ các tấm và gai bị vôi hóa. Bao gồm sao biển, crinoids, nhím biển, hải sâm và sao giòn. PHỤ LỤC A The Tree of Life 1251 elasmobranches (Elasmobranchii) Nhóm cá chondrichthyan lớn nhất [124] . Bao gồm cá mập, giày trượt và cá đuối.Ngược lại với nhóm chondrichthyan còn sống khác (chimaera), chúng có răng có thể thay thế được. phôi Xem thực vật trên cạn [11]. entoprocts (Entoprocta) [99] Một nhóm lophotrochozoans nước ngọt và nước biển [24] sống đơn lẻ hoặc thành từng đàn gắn liền với chất nền. Chúng là nhóm chị em của loài bryozoans, chúng khác nhau ở chỗ chúng có cả miệng và hậu môn bên trong lophophore (hậu môn nằm bên ngoài lophophore ở bryozoans). thực vật hai lá mầm

(Eudicotyledones) [83] Một nhóm thực vật hạt kín [15] với hạt phấn có ba lỗ. Điển hình có hai lá mầm, lá có gân lưới, rễ cái và các cơ quan hoa thường ở dạng bội số của bốn hoặc năm. euglenids (Euglenida) [61] Trùng roi có đặc điểm là một hạt bao gồm các dải protein xoắn ốc dưới màng sinh chất; ty thể có các cristae hình đĩa. Một số có khả năng quang hợp. sinh vật nhân chuẩn (Eukarya) [4] Các sinh vật được tạo thành từ một hoặc nhiều tế bào phức tạp trong đó vật liệu di truyền được chứa trong nhân. Ngược lại với vi khuẩn cổ [3] và vi khuẩn [2] . eumetazoans (Eumetazoa) [21] Những động vật này [19] có đặc điểm là cơ thể đối xứng, ruột, hệ thần kinh, các loại mối nối tế bào chuyên biệt và các mô được tổ chức tốt trong các lớp tế bào riêng biệt (mặc dù đã có sự mất thứ cấp của một số hoặc hầu hết các tế bào những đặc điểm này ở một số dòng dõi eumetazoan). euphyllophytes (Euphyllophyta) Nhóm thực vật có mạch [12] có quan hệ chị em với lycophytes [71] và bao gồm tất cả các thực vật có megaphylls. euryarchaeotes (Euryachaeota) [48] Một nhóm chính của vi khuẩn cổ [3], được chẩn đoán dựa trên trình tự rRNA. Bao gồm nhiều chất methanogen, chất ưa mặn cực độ và chất ưa nhiệt. Eutherian (Eutheria) Một nhóm động vật có vú sinh sản [129], Eutherian được phát triển tốt khi mới sinh (trái ngược với prototherians và thú có túi, hai nhóm động vật có vú còn lại). Hầu hết các loài động vật có vú quen thuộc bên ngoài khu vực Úc và Nam Mỹ đều là động vật có vú (xem Bảng 33.1). đào (Excavata) [8] Nhóm sinh vật nhân chuẩn đơn bào, có roi đa dạng, nhiều trong số đó có rãnh kiếm ăn; một số thiếu ty thể. -Fferns Thực vật có mạch [12] thường sở hữu những chiếc lá lớn, giống như chiếc lá mọc ra từ một nhóm "fiddlehead/'Không phải là một nhóm đơn ngành, mặc dù hầu hết các loài dương xỉ đều được bao gồm trong một nhánh đơn ngành, dương xỉ leptosporangiate [73] . giun dẹp (. Platy mồiinthes) [100] Một nhóm lophotrochozoan thân mềm có thân mềm và dài về phía lưng bụng [24] . Có thể sống tự do hoặc ký sinh, tìm thấy ở môi trường biển, nước ngọt hoặc trên cạn ẩm ướt. Các nhóm giun dẹp chính bao gồm sán dây, sán lá, monogeneans và turbellarian. thực vật có hoa Xem thực vật hạt kín [15]. sán lá (Trematoda) Một nhóm giun dẹp ký sinh giống giun [100] với vòng đời phức tạp liên quan đến nhiều loài vật chủ khác nhau. Có thể cận ngành đối với sán dây. foraminiferans (Foraminifera) [57] Sinh vật amip có dạng mịn,chân giả phân nhánh tạo thành lưới bẫy thức ăn. Hầu hết sản xuất vỏ bên ngoài bằng canxi cacbonat. nấm (Nấm) [17] Sinh vật nhân chuẩn dị dưỡng với dinh dưỡng hấp thụ dựa trên quá trình tiêu hóa ngoại bào; vách tế bào chứa chitin. Các nhóm nấm chính bao gồm microsporidia [85],//chytrids// [86], "nấm bào tử hợp tử" [87], nấm rễ cộng sinh arbuscular [88], nấm túi [89] và nấm câu lạc bộ [90]. - G chân bụng (Gastropoda) Nhóm động vật thân mềm lớn nhất [106]. Động vật chân bụng có một cái đầu rõ ràng với hai hoặc bốn xúc tu cảm giác (thường kết thúc ở mắt) và một bàn chân bụng. Hầu hết các loài đều có vỏ cuộn hoặc xoắn ốc. Phổ biến ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn. gastrotrichs (Gastrotricha) [101] Lophotrochozoans acoelomate nhỏ (0,063,0 mm), thon dài [24] được bao phủ bởi lông mao. Chúng sống ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn ẩm ướt. Chúng là loài lưỡng tính đồng thời. bạch quả (Ginkgophyta) [75] Nhóm Agymnosperm [14] chỉ có một loài sống. Hạt bạch quả được bao quanh bởi một mô thịt không có nguồn gốc từ thành bầu nhụy và do đó không phải là quả. bọt biển thủy tinh (Hexactinellida) [92] Bọt biển [20] có bộ xương bao gồm các gai bốn và/hoặc sáu cánh làm bằng silica. glaucophytes (Glaucophyta) [63] Tảo nước ngọt đơn bào với lục lạp có chứa dấu vết của peptidoglycan, vật liệu thành tế bào đặc trưng của vi khuẩn. gnathostomes (Gnathostomata) Xem động vật có xương sống có hàm [32]. gnetophytes (Gnetophyta) [76] Một nhóm thực vật hạt trần [14] với ba dòng dõi rất khác nhau; tất cả đều có gỗ với các mạch, không giống như các loài thực vật hạt trần khác. thực vật xanh (Viridiplantae) [10] Các sinh vật có diệp lục a và b, thành tế bào chứa cellulose, tinh bột là sản phẩm dự trữ carbohydrate và lục lạp được bao quanh bởi hai màng. thực vật hạt trần (Gymnospermae) [14] Cây có hạt [13] có hạt "trần trụi" (tức là không được bọc trong lá noãn). Có lẽ là đơn ngành, nhưng địa vị vẫn còn bị nghi ngờ. Bao gồm các loài cây lá kim [77], gnetophytes [76], bạch quả [75] và tuế [74], - H hadobacteria (Hadobacteria) [42] Một nhóm vi khuẩn cực trị [2] bao gồm các chi Deinococus và Thermus. hagfishes (Myxini) [122] Động vật có xương sống thon dài, có da nhầy [31] với ba trái tim phụ nhỏ, một phần hộp sọ và không có bụng hoặc vây đôi. Xem thêm craniata; cyclostomes. hemichordates (Hemiahordata) [119] Một trong hai nhóm xe cứu thương chính [29];Động vật chân bụng có một cái đầu rõ ràng với hai hoặc bốn xúc tu cảm giác (thường kết thúc ở mắt) và một bàn chân bụng. Hầu hết các loài đều có vỏ cuộn hoặc xoắn ốc. Phổ biến ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn. gastrotrichs (Gastrotricha) [101] Lophotrochozoans acoelomate nhỏ (0,063,0 mm), thon dài [24] được bao phủ bởi lông mao. Chúng sống ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn ẩm ướt. Chúng là loài lưỡng tính đồng thời. bạch quả (Ginkgophyta)

[75] Nhóm Agymnosperm [14] chỉ có một loài sống. Hạt bạch quả được bao quanh bởi một mô thịt không có nguồn gốc từ thành bầu nhụy và do đó không phải là quả. bọt biển thủy tinh (Hexactinellida) [92] Bọt biển [20] có bộ xương bao gồm các gai bốn và/hoặc sáu cánh làm bằng silica. glaucophytes (Glaucophyta) [63] Tảo nước ngọt đơn bào với lục lạp có chứa dấu vết của peptidoglycan, vật liệu thành tế bào đặc trưng của vi khuẩn. gnathostomes (Gnathostomata) Xem động vật có xương sống có hàm [32]. gnetophytes (Gnetophyta) [76] Một nhóm thực vật hạt trần [14] với ba dòng dõi rất khác nhau; tất cả đều có gỗ với các mạch, không giống như các loài thực vật hạt trần khác. thực vật xanh (Viridiplantae) [10] Các sinh vật có diệp lục a và b, thành tế bào chứa cellulose, tinh bột là sản phẩm dự trữ carbohydrate và lục lạp được bao quanh bởi hai màng. thực vật hạt trần (Gymnospermae) [14] Cây có hạt [13] có hạt "trần trụi" (tức là không được bọc trong lá noãn). Có lẽ là đơn ngành, nhưng địa vị vẫn còn bị nghi ngờ. Bao gồm các loài cây lá kim [77], gnetophytes [76], bạch quả [75] và tuế [74], - H hadobacteria (Hadobacteria) [42] Một nhóm vi khuẩn cực trị [2] bao gồm các chi Deinococus và Thermus. hagfishes (Myxini) [122] Động vật có xương sống thon dài, có da nhầy [31] với ba trái tim phụ nhỏ, một phần hộp sọ và không có dạ dày hoặc vây đôi. Xem thêm craniata; cyclostomes. hemichordates (Hemiahordata) [119] Một trong hai nhóm xe cứu thương chính [29];Động vật chân bụng có một cái đầu rõ ràng với hai hoặc bốn xúc tu cảm giác (thường kết thúc ở mắt) và một bàn chân bụng. Hầu hết các loài đều có vỏ cuộn hoặc xoắn ốc. Phổ biến ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn. gastrotrichs (Gastrotricha) [101] Lophotrochozoans acoelomate nhỏ (0,063,0 mm), thon dài [24] được bao phủ bởi lông mao. Chúng sống ở môi trường biển, nước ngọt và trên cạn ẩm ướt. Chúng là loài lưỡng tính đồng thời. bạch quả (Ginkgophyta) [75] Nhóm Agymnosperm [14] chỉ có một loài sống. Hạt bạch quả được bao quanh bởi một mô thịt không có nguồn gốc từ thành bầu nhụy và do đó không phải là quả. bọt biển thủy tinh (Hexactinellida) [92] Bọt biển [20] có bộ xương bao gồm các gai bốn và/hoặc sáu cánh làm bằng silica. glaucophytes (Glaucophyta) [63] Tảo nước ngọt đơn bào với lục lạp có chứa dấu vết của peptidoglycan, vật liệu thành tế bào đặc trưng của vi khuẩn. gnathostomes (Gnathostomata) Xem động vật có xương sống có hàm [32]. gnetophytes (Gnetophyta) [76] Một nhóm thực vật hạt trần [14] với ba dòng dõi rất khác nhau; tất cả đều có gỗ với các mạch, không giống như các loài thực vật hạt trần khác. thực vật xanh (Viridiplantae) [10] Các sinh vật có diệp lục a và b, thành tế bào chứa cellulose, tinh bột là sản phẩm dự trữ carbohydrate và lục lạp được bao quanh bởi hai màng. thực vật hạt trần (Gymnospermae) [14] Cây có hạt [13] có hạt "trần trụi" (tức là không được bọc trong lá noãn). Có lẽ là đơn ngành, nhưng địa vị vẫn còn bị nghi ngờ. Bao gồm các loài cây lá kim [77], gnetophytes [76], bạch quả [75] và tuế [74], - H hadobacteria (Hadobacteria) [42] Một nhóm vi khuẩn cực trị [2] bao gồm các chi Deinococus và Thermus. hagfishes (Myxini) [122] Động vật có xương sống thon dài, có da nhầy [31] với ba trái tim phụ nhỏ, một phần hộp sọ và không có dạ dày hoặc vây đôi. Xem thêm craniata; cyclostomes. hemichordates (Hemiahordata) [119] Một trong hai nhóm xe cứu thương chính [29];thực vật xanh (Viridiplantae) [10] Các sinh vật có diệp lục a và b, thành tế bào chứa cellulose, tinh bột là sản phẩm dự trữ carbohydrate và lục lạp được bao quanh bởi hai màng. thực vật hạt trần (Gymnospermae) [14] Cây có hạt [13] có hạt "trần trụi" (tức là không được bọc trong lá noãn). Có lẽ là đơn ngành, nhưng địa vị vẫn còn bị nghi ngờ. Bao gồm các loài cây lá kim [77], gnetophytes [76], bạch quả [75] và tuế [74], - H hadobacteria (Hadobacteria) [42] Một nhóm vi khuẩn cực trị [2] bao gồm các chi Deinococus và Thermus. hagfishes (Myxini) [122] Động vật có xương sống thon dài, có da nhầy [31] với ba trái tim phụ nhỏ, một phần hộp sọ và không có bụng hoặc vây đôi. Xem thêm craniata; cyclostomes. hemichordates (Hemiahordata) [119] Một trong hai nhóm xe cứu thương chính [29];thực vật xanh (Viridiplantae) [10] Các sinh vật có diệp lục a và b, thành tế bào chứa cellulose, tinh bột là sản phẩm dự trữ carbohydrate và lục lạp được bao quanh bởi hai màng. thực vật hạt trần (Gymnospermae) [14] Cây có hạt [13] có hạt "trần trụi" (tức là không được bọc trong lá noãn). Có lẽ là đơn ngành, nhưng địa vị vẫn còn bị nghi ngờ. Bao gồm các loài cây lá kim [77], gnetophytes [76], bạch quả [75] và tuế [74], - H hadobacteria (Hadobacteria) [42] Một nhóm vi khuẩn cực trị [2] bao gồm các chi Deinococus và Thermus. hagfishes (Myxini) [122] Động vật có xương sống thon dài, có da nhầy [31] với ba trái tim phụ nhỏ, một phần hộp sọ và không có bụng hoặc vây đôi. Xem thêm craniata; cyclostomes. hemichordates (Hemiahordata) [119] Một trong hai nhóm xe cứu thương chính [29];

1252 PHỤ LỤC A Các sinh vật giống giun biển Tree of Life với sơ đồ cơ thể gồm ba phần. Heteroloboseans (. Heterolobosea) [60] Các vết khai quật không màu [8] có thể biến đổi giữa các giai đoạn amip, roi và đóng

nang. sáu chân (. Hexapoda) [117] Nhóm động vật chân đốt chính [26] được đặc trưng bởi sự giảm bớt (từ trạng thái động vật chân đốt tổ tiên) xuống còn sáu phần phụ biết đi và sự hợp nhất của ba đoạn cơ thể để tạo thành ngực. Bao gồm côn trùng và họ hàng của chúng (xem Bảng 23.2). Gram dương có GC cao (. Actinobacteria) [40] Vi khuẩn gram dương có tỷ lệ DNA (G+C)/(A+T) tương đối cao, có thói quen phát triển dạng sợi. Hornworts (. Anthocerophyta) [70] Thực vật không có mạch có bào tử mọc từ gốc. Các tế bào chứa một lục lạp lớn, giống như một tấm. giun lông ngựa (. Nematomorpha) [110] Một nhóm sinh vật nước ngọt rất mỏng, thon dài, giống giun [25] . Phần lớn không ăn khi trưởng thành, chúng là ký sinh trùng của côn trùng và tôm càng khi còn là ấu trùng. Cua móng ngựa (. Xiphosura) Cua biển [114] có lớp vỏ lớn bên ngoài gồm ba phần: mai, bụng và telson giống đuôi. Chỉ có năm loài còn sống, nhưng nhiều loài bổ sung được biết đến từ hóa thạch. đuôi ngựa (Sphenophyta hoặc Equisetophyta) [72] Thực vật có mạch [12] với các lá megaphyll giảm dần thành vòng xoắn. hydrozoans (. Hydrozoa) Một nhóm cnidarians [97]. Hầu hết các loài đều trải qua cả hai giai đoạn polyp và mesuda, mặc dù giai đoạn này hay giai đoạn kia bị loại bỏ ở một số loài. vi khuẩn ưa nhiệt [41] Một nhóm vi khuẩn ưa nhiệt [2] sống trong các miệng núi lửa, suối nước nóng và trong các bể chứa dầu dưới lòng đất; bao gồm các chi Aquifex và Thermotoga. - Tôi côn trùng (Côn trùng) Nhóm lớn nhất trong bộ sáu chân [117], Côn trùng có đặc điểm là phần miệng lộ ra ngoài và một cặp râu chứa cơ quan cảm giác được gọi là cơ quan Johnston. Hầu hết có hai đôi cánh khi trưởng thành. Có nhiều loài côn trùng được mô tả hơn tất cả các nhóm sinh vật khác [1] cộng lại, và nhiều loài vẫn chưa được khám phá. Các nhóm côn trùng chính được mô tả trong Bảng 23.2. "động vật không xương sống" Thuật ngữ tiện dụng bao gồm bất kỳ động vật nào [19] không phải là động vật có xương sống [31]. isopod (Isopoda) Động vật giáp xác [116] có đặc điểm là đầu nhỏ gọn, mắt kép không có cuống và phần miệng bao gồm bốn cặp phần phụ. Isopod rất phong phú và phổ biến ở vùng nước mặn, nước ngọt và nước lợ, mặc dù một số loài (bọ nái) sống trên cạn. - Động vật có xương sống hàm (Gnathostomata) [32] Một nhóm lớn động vật có xương sống [31] có miệng hàm. Bao gồm cá chondrichthyans [124], cá vây tia [125] và động vật có xương sống có chi thùy [34]. - Kkinetoplastids (. Kinetoplastida) [62] Các sinh vật đơn bào, roi được đặc trưng bởi sự hiện diện trong ty thể đơn của chúng là kinetoplast (một cấu trúc chứa nhiều phân tử DNA hình tròn). kinorhynch (.Kinorhyncha) [108] Sinh vật biển nhỏ (<1 mm) [25] với cơ thể chia thành 13 đốt và một vòi có thể thu vào. korarchaeotes (. Korarchaeota) Một nhóm vi khuẩn cổ [3] chỉ được biết đến nhờ bằng chứng từ axit nucleic có nguồn gốc từ suối nước nóng. Mối quan hệ phát sinh loài của nó trong Archaea vẫn chưa được biết. nhuyễn thể (Euphausiacea) Một nhóm giáp xác biển giống tôm [116] là thành phần quan trọng của động vật phù du. - Con mồi của loài Llam (Petromyzon tiformes) [123] Động vật có xương sống thon dài giống lươn [31] thường có đĩa cào và mút ở miệng. lưỡi mác (Cephalochordata) [120] Một nhóm động vật có dây sống đáy biển giống lươn, bơi lội yếu ớt [30]. thực vật trên cạn (Embryophyta) [11] Thực vật có phôi phát triển bên trong các cấu trúc bảo vệ; còn được gọi là thực vật phôi. Thể bào tử và giao tử là đa bào. Thực vật trên cạn có lớp biểu bì. Các nhóm chính là rêu tản [68], rêu [69], rêu [70] và thực vật có mạch [12]. larvaceans (Larvacea) Động vật có vỏ đơn độc, sinh vật phù du [121] giữ lại cả dây sống và dây thần kinh trong suốt cuộc đời của chúng. lepidosaurs (Lepidosauria) [130] Loài bò sát [37] có vảy chồng lên nhau. Bao gồm tuatara và thằn lằn có vảy (thằn lằn, rắn và lưỡng cư). leptosporangiate dương xỉ (Pteridopsida hoặc Polypodiopsida) [73] Thực vật có mạch [12] thường có những chiếc lá lớn, giống như chiếc lá mở ra từ một "Tiddlehead/'và có bào tử có thành mỏng. sự sống (Sự sống) [1] Nhóm đơn ngành bao gồm tất cả các sinh vật sống đã biết. Được đặc trưng bởi hệ thống di truyền dựa trên axit nucleic (DNA hoặc RNA), quá trình trao đổi chất và cấu trúc tế bào. Một số dạng ký sinh, chẳng hạn như virus, sau đó đã mất đi một số đặc điểm này và phải sống dựa vào môi trường tế bào của vật chủ. rêu tản (. Hepatophyta) [68] Thực vật không có mạch thiếu khí khổng; cuống bào tử kéo dài dọc theo chiều dài của nó. động vật có xương sống có chi thùy (Sarcopterygii) [34] Một trong hai nhóm động vật có xương sống có xương sống chính [33], được đặc trưng bởi các phần phụ có khớp (vây hoặc chi theo cặp). thùy (Lobosea) Là nhóm amip đơn bào [84]; bao gồm các loài amip quen thuộc nhất (ví dụ: Amoeba proteus). "lophop ho giá" Thuật ngữ thuận tiện được sử dụng để mô tả một số nhóm lophotrochozoan [24] có cấu trúc kiếm ăn được gọi là lophophore (một đường gờ hình tròn hoặc hình chữ U quanh miệng có một hoặc hai hàng xúc tu rỗng, có lông chuyển). Không phải là một nhóm đơn ngành. lophotrochozoans (Lophotrochozoa) [24] Một trong hai nhóm động vật nguyên sinh chính [23] . Nhóm này rất đa dạng về hình thái và được hỗ trợ chủ yếu dựa trên thông tin từ trình tự gen. Bao gồm bryozoans và entoprocts [99], giun

dẹp [100], luân trùng và dạ dày [101], giun ruy băng [102], động vật tay cuộn [103], phoronids [104], giun đốt [105] và động vật thân mềm [106]. loriciferans (. Loricifera) [109] Các loài sinh vật ngoài cơ thể nhỏ (< 1 mm) [25] có cơ thể gồm bốn phần, được bao phủ bởi sáu tấm. Gram dương có GC thấp (.Eirmicutes) [39] Một nhóm vi khuẩn đa dạng [2] có tỷ lệ DNA (G+C)/(A+T) tương đối thấp, thường nhưng không phải lúc nào cũng là Gram dương, một số tạo ra nội bào tử. cá phổi (Dipnoi) [127] Một nhóm động vật có xương sống có chi dưới nước [34] là họ hàng gần nhất của động vật bốn chân [35] . Chúng có một bong bóng bơi đã được sửa đổi dùng để hấp thụ oxy từ không khí, vì vậy một số loài có thể sống sót khi môi trường sống của chúng bị khô tạm thời. lycophytes (Lycopodiophyta) [71] Thực vật có mạch [12] có đặc điểm là vi lá; bao gồm rêu câu lạc bộ, rêu gai và rêu quillwort. - M magnoliids (Magnoliidae) [81] Một nhóm thực vật hạt kín chính [15] có hai lá mầm và hạt phấn với một lỗ duy nhất. Nhóm được xác định chủ yếu bằng dữ liệu trình tự nucleotide; nó có quan hệ gần gũi hơn với thực vật hai lá mầm và thực vật một lá mầm so với ba nhóm thực vật hạt kín nhỏ khác. động vật có vú (Mammalia) [129] Một nhóm động vật bốn chân [35] có lông bao phủ toàn bộ hoặc một phần da của chúng; - Con cái sản xuất sữa để nuôi con non đang phát triển. Bao gồm các loài prototherians, thú có túi và -eutherian. hàm dưới (Mandibulata) [27] Động vật chân đốt [26] bao gồm các hàm dưới như bộ phận miệng. Bao gồm nhiều loài [115], động vật giáp xác [116] và sáu loài [117]. thú có túi (Marsupialia) Động vật có vú [129] trong đó con cái thường có túi có túi (túi để nuôi con non, được sinh ra ở giai đoạn phát triển cực kỳ sớm). Bao gồm các loài động vật có vú quen thuộc như thú có túi, gấu túi và chuột túi. động vật đa bào (Metazoa) Xem động vật [19]. sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật Xem phần "sinh vật nguyên sinh." microsporidia (Microsporidia) [85] Một nhóm nấm đơn bào ký sinh [17] thiếu ty thể và có thành chứa chitin. động vật thân mềm (Mollusca) [106] Một trong những nhóm chính của lophotrochozoans [24], động vật thân mềm có cơ thể bao gồm một bàn chân, một lớp áo (thường tiết ra một lớp vỏ cứng, đá vôi) và một khối nội tạng. Bao gồm động vật đơn bào, chiton, động vật hai mảnh vỏ, động vật chân bụng và động vật chân đầu. monilophytes (Monilophyta) Một nhóm thực vật có mạch [12], chị em với thực vật có hạt [13], có đặc điểm là mọc tràn và có các lá lớn; bao gồm đuôi ngựa [72] và dương xỉ [73]. thực vật một lá mầm (Monocotyledones) [82] Thực vật hạt kín [15] có đặc điểm là có một lá mầm, thường có gân lá song song, hệ thống rễ dạng sợi, hạt phấn có một lá mầm duy nhất.- M magnoliids (Magnoliidae) [81] Một nhóm thực vật hạt kín chính [15] có hai lá mầm và hạt phấn với một lỗ duy nhất. Nhóm được xác định chủ yếu bằng dữ liệu trình tự nucleotide; nó có quan hệ gần gũi hơn với thực vật hai lá mầm và thực vật một lá mầm so với ba nhóm thực vật hạt kín nhỏ khác. động vật có vú (Mammalia) [129] Một nhóm động vật bốn chân [35] có lông bao phủ toàn bộ hoặc một phần da của chúng; - Con cái sản xuất sữa để nuôi con non đang phát triển. Bao gồm các loài prototherians, thú có túi và -eutherian. hàm dưới (Mandibulata) [27] Động vật chân đốt [26] bao gồm các hàm dưới như bộ phận miệng. Bao gồm nhiều loài [115], động vật giáp xác [116] và sáu loài [117]. thú có túi (Marsupialia) Động vật có vú [129] trong đó con cái thường có túi có túi (túi để nuôi con non, được sinh ra ở giai đoạn phát triển cực kỳ sớm). Bao gồm các loài động vật có vú quen thuộc như thú có túi, gấu túi và chuột túi. động vật đa bào (Metazoa) Xem động vật [19]. sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật Xem phần "sinh vật nguyên sinh." microsporidia (Microsporidia) [85] Một nhóm nấm đơn bào ký sinh [17] thiếu ty thể và có thành chứa chitin. động vật thân mềm (Mollusca) [106] Một trong những nhóm chính của lophotrochozoans [24], động vật thân mềm có cơ thể bao gồm một bàn chân, một lớp áo (thường tiết ra một lớp vỏ cứng, đá vôi) và một khối nội tạng. Bao gồm động vật đơn bào, chiton, động vật hai mảnh vỏ, động vật chân bụng và động vật chân đầu. monilophytes (Monilophyta) Một nhóm thực vật có mạch [12], chị em với thực vật có hạt [13], có đặc điểm là mọc tràn và có các lá lớn; bao gồm đuôi ngựa [72] và dương xỉ [73]. thực vật một lá mầm (Monocotyledones) [82] Thực vật hạt kín [15] có đặc điểm là có một lá mầm, thường có gân lá song song, hệ thống rễ dạng sợi, hạt phấn có một lá mầm duy nhất.- M magnoliids (Magnoliidae) [81] Một nhóm thực vật hạt kín chính [15] có hai lá mầm và hạt phấn với một lỗ duy nhất. Nhóm được xác định chủ yếu bằng dữ liệu trình tự nucleotide; nó có quan hệ gần gũi hơn với thực vật hai lá mầm và thực vật một lá mầm so với ba nhóm thực vật hạt kín nhỏ khác. động vật có vú (Mammalia) [129] Một nhóm động vật bốn chân [35] có lông bao phủ toàn bộ hoặc một phần da của chúng; - Con cái sản xuất sữa để nuôi con non đang phát triển. Bao gồm các loài prototherians, thú có túi và -eutherian. hàm dưới (Mandibulata) [27] Động vật chân đốt [26] bao gồm các hàm dưới như bộ phận miệng. Bao gồm nhiều loài [115], động vật giáp xác [116] và sáu loài [117]. thú có túi (Marsupialia) Động vật có vú [129] trong đó con cái thường có túi có túi (túi để

nuôi con non, được sinh ra ở giai đoạn phát triển cực kỳ sớm). Bao gồm các loài động vật có vú quen thuộc như thú có túi, gấu túi và chuột túi. động vật đa bào (Metazoa) Xem động vật [19]. sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật Xem phần "sinh vật nguyên sinh." microsporidia (Microsporidia) [85] Một nhóm nấm đơn bào ký sinh [17] thiếu ty thể và có thành chứa chitin. động vật thân mềm (Mollusca) [106] Một trong những nhóm chính của lophotrochozoans [24], động vật thân mềm có cơ thể bao gồm một bàn chân, một lớp áo (thường tiết ra một lớp vỏ cứng, đá vôi) và một khối nội tạng. Bao gồm động vật đơn bào, chiton, động vật hai mảnh vỏ, động vật chân bụng và động vật chân đầu. monilophytes (Monilophyta) Một nhóm thực vật có mạch [12], chị em với thực vật có hạt [13], có đặc điểm là mọc tràn và có các lá lớn; bao gồm đuôi ngựa [72] và dương xỉ [73]. thực vật một lá mầm (Monocotyledones) [82] Thực vật hạt kín [15] có đặc điểm là có một lá mầm, thường có gân lá song song, hệ thống rễ dạng sợi, hạt phấn có một lá mầm duy nhất.chiton, động vật hai mảnh vỏ, động vật chân bụng và động vật chân đầu. monilophytes (Monilophyta) Một nhóm thực vật có mạch [12], chị em với thực vật có hạt [13], có đặc điểm là mọc tràn và có các lá lớn; bao gồm đuôi ngựa [72] và dương xỉ [73]. thực vật một lá mầm (Monocotyledones) [82] Thực vật hạt kín [15] có đặc điểm là có một lá mầm, thường có gân lá song song, hệ thống rễ dạng sợi, hạt phấn có một lá mầm duy nhất.chiton, động vật hai mảnh vỏ, động vật chân bụng và động vật chân đầu. monilophytes (Monilophyta) Một nhóm thực vật có mạch [12], chị em với thực vật có hạt [13], có đặc điểm là mọc tràn và có các lá lớn; bao gồm đuôi ngựa [72] và dương xỉ [73]. thực vật một lá mầm (Monocotyledones) [82] Thực vật hạt kín [15] có đặc điểm là có một lá mầm, thường có gân lá song song, hệ thống rễ dạng sợi, hạt phấn có một lá mầm duy nhất.

PHỤ LỤC A Phần mở đầu của The Tree of Life 1253 và các cơ quan hoa thường ở dạng bội số của ba. monogeneans (Monogenea) Một nhóm giun dẹp ngoại ký sinh [100]. monoplacophorans (. Monoplacophora) Động vật thân mềm [106] có các bộ phận cơ thể phân đốt và có một lớp vỏ đơn, mỏng, phẳng, tròn, hai bên. rêu (Bryophyta) [69] Thực vật không có mạch có khí khổng thực sự và mọc thẳng, "lá" thể giao tử; thể bào tử kéo dài nhờ sự phân chia tế bào ở đỉnh. động vật rêu Xem bryozoans [99]. myriapoda (. Myriapoda) [115] Động vật chân đốt [26] có đặc điểm là thân dài, phân đốt và có nhiều chân. Bao gồm rết và cuốn chiếu. - N nanoarchaeotes (. Nanoarchaeota) Một nhóm vi khuẩn cổ cực kỳ nhỏ, ưa nhiệt [3] với bộ gen đã giảm đi nhiều. Ví dụ duy nhất được mô tả chỉ có thể tồn tại khi được gắn vào sinh vật chủ. tuyến trùng (Nematoda) [111] Một nhóm rất lớn các loài sinh vật ngoài da dài, không phân đốt [25] với lớp biểu bì dày, nhiều lớp. Chúng là một trong những loài động vật phong phú và đa dạng nhất, mặc dù hầu hết các loài vẫn chưa được mô tả. Bao gồm các loài săn mồi và động vật ăn xác thối sống tự do, cũng như ký sinh trùng của hầu hết các loài thực vật và động vật trên cạn [11] và động vật [19]. neognat hs (Neognathae) Nhóm chính của các loài chim [132], bao gồm tất cả các loài còn sống ngoại trừ các loài chạy (đà điểu, emu, rheas, kiwi, đà điểu đầu mèo) và tinamous. Xem paleognaths. -ooligochaetes (Oligochaeta) Nhóm Annelid [105] có các thành viên thiếu parapodia, mắt và các xúc tu trước và có ít lông cứng. Giun đất là loài oligochaetes quen thuộc nhất. onychophorans (Onychophora) [113] Ecdysozoan dài, phân đốt [25] với nhiều đôi chân mềm, không khớp, có móng vuốt. Còn được gọi là sâu nhung. oomycetes (Oomycota) [52] Nấm mốc nước và họ hàng; dị dưỡng hấp thụ với các sợi nấm dạng sợi hấp thụ chất dinh dưỡng. opisthokonts (Opisthokonta) [16] Một nhóm sinh vật nhân chuẩn [4] trong đó roi trên các tế bào vận động, nếu có, nằm ở phía sau. Các opisthokont bao gồm nấm [17], động vật [19] và choanoflagellate [91]. ostracods (Ostracoda) Động vật giáp xác biển và nước ngọt [116] được nén ngang và bảo vệ bởi hai lớp vỏ bằng đá vôi hoặc chitin giống như vỏ sò. - Ppalaeognaths (Palaeognathae) Một nhóm chim không biết bay thứ hai hoặc bay yếu [132] . Bao gồm các loài đà điểu không biết bay (đà điểu, đà điểu, đà điểu, kiwi, đà điểu đầu mèo) và tinamous bay yếu ớt. id cơ bản (Parabasalia) [59] Một nhóm sinh vật nhân chuẩn đơn bào [4] thiếu ty thể; chúng có tiên mao thành cụm gần phía trước tế bào. phoronids (. Phoronida) [104] Một nhóm nhỏ lophotrochozoans biển không cuống, giống giun [24] tiết ra các ống kitin và kiếm ăn bằng lophophore. pladerms (Placodemi) Một nhóm động vật có xương sống có hàm đã tuyệt chủng [32] thiếu răng. Cá da phiến là loài săn mồi thống trị ở đại dương kỷ Devon. placozoans (Placozoa) [96] Một nhóm ít được biết đến gồm có cấu trúc đơn giản, không đối xứng, dẹt,động vật trong suốt được tìm thấy ở vùng biển nhiệt đới và cận nhiệt đới ven biển. Hầu hết các bằng chứng cho thấy rằng placozoan là các eumetazo đơn giản hóa bậc hai [21]. Plantae [9] Nhóm thực vật được xác định rộng rãi nhất. Trong hầu hết các phần của cuốn sách này, chúng tôi sử dụng từ "thực vật" đồng nghĩa với "thực vật trên đất"

[11], một định nghĩa hạn chế hơn. nấm mốc chất nhờn plasmodial (. Myxogastrida) Amoebozoans [84] trong giai đoạn kiếm ăn của chúng bao gồm một tế bào đồng gọi là plasmodium. pogonophorans (. Pogonophora) Các loài giun đốt biển sâu [105] không có miệng hoặc đường tiêu hóa; chúng kiếm ăn bằng cách hấp thụ các chất hữu cơ hòa tan, được tạo điều kiện thuận lợi bởi vi khuẩn nội cộng sinh trong một cơ quan chuyên biệt (thể dục). polychaetes (. Polychaeta) Một nhóm chủ yếu là giun đốt biển [105] có một hoặc nhiều cặp mắt và một hoặc nhiều cặp xúc tu kiếm ăn; parapodia và setae kéo dài từ hầu hết các đoạn cơ thể. Có thể là cận ngành đối với các âm vật. priapulids (. Priapulida) [107] Một nhóm nhỏ các sinh vật biển hình trụ, không phân đốt, giống giun [25] được đặt tên theo hình dạng dương vật của nó. "sinh vật nhân sơ" Không phải là một nhóm đơn ngành; như được sử dụng phổ biến, bao gồm vi khuẩn [2] và vi khuẩn cổ [3] . Một thuật ngữ thuận tiện bao gồm tất cả các sinh vật tế bào không phải là sinh vật nhân chuẩn. vi khuẩn p rot eo (Prot eobacterid) [44] Một nhóm vi khuẩn gram âm lớn và cực kỳ đa dạng bao gồm nhiều mầm bệnh, chất cố định đạm và chất quang hợp. Bao gồm các vi khuẩn protein alpha, beta, gamma, delta và epsilon. "người bảo vệ" Thuật ngữ thuận tiện này được sử dụng để bao gồm một số lượng lớn các nhóm sinh vật nhân chuẩn riêng biệt và có quan hệ họ hàng xa, nhiều nhóm nhưng không phải tất cả đều là vi sinh vật và đơn bào. Về cơ bản là một "bắt tất cả" thuật ngữ chỉ bất kỳ nhóm sinh vật nhân chuẩn nào không có trong thực vật trên cạn [11], nấm [17] hoặc động vật [19]. protostomes (Protostomia) [23] Một trong hai nhóm song phương chính [22]. Ở động vật nguyên sinh, miệng thường hình thành từ lỗ phôi (nếu có) trong giai đoạn phát triển ban đầu (ngược lại với động vật miệng thứ sinh). Các nhóm động vật nguyên sinh chính là lophotrochozoans [24] và ecdysozoans [25]. prototherians (. Prototheria) Một nhóm động vật có vú gần như đã tuyệt chủng [129], phổ biến vào kỷ Phấn trắng và Tân sinh đầu. Năm loài còn sống — bốn loài thú lông nhím và thú mỏ vịt — là những động vật có vú đẻ trứng duy nhất còn tồn tại. pterobranchia (. Pterobranchia) Một nhóm nhỏ các loài hemichordates biển ít vận động [119] sống trong các ống do vòi tiết ra. Chúng có từ một đến chín cặp cánh tay, mỗi cặp mang những xúc tu dài để bắt con mồi và thực hiện chức năng trao đổi khí. pycnogonids (. Pycnogonida) Được coi trong cuốn sách này là một nhóm chelicerates [114], nhưng đôi khi được coi là một nhóm động vật chân đốt độc lập [26]. Pycnogonids có thân hình thu nhỏ và đôi chân rất dài và thon. Còn được gọi là nhện biển. - Rradiolarians (. Radiolaria) [55] Sinh vật amip có chân giả hình kim được hỗ trợ bởi các vi ống.Hầu hết đều có bộ xương bên trong bằng thủy tinh. cá vây tia (Actinopterygii) [125] Một nhóm động vật có xương sống xương nước ngọt và biển rất đa dạng [33] . Chúng có các bong bóng nhỏ, thường hoạt động như các cơ quan thủy tĩnh và các vây được hỗ trợ bởi các tia mềm (lepidotrichia). Bao gồm hầu hết các loài cá quen thuộc. tảo đỏ (. Rhodophyta) [64] Chủ yếu là tảo đa bào, tảo biển và tảo nước ngọt được đặc trưng bởi sự hiện diện của phycoerythrin trong lục lạp của chúng. loài bò sát (. Reptilia) [37] Một trong hai nhóm động vật có màng ối chính còn tồn tại [36], được hỗ trợ trên cơ sở cấu trúc hộp sọ và trình tự gen tương tự nhau. Thuật ngữ "bò sát" theo truyền thống đã loại trừ các loài chim [132], nhưng nhóm kết quả sau đó rõ ràng là cận ngành. Như được sử dụng trong cuốn sách này, các loài bò sát bao gồm rùa [131], lepidosaurs [130], chim [132] và cá sấu [133]. rhizaria (. Rhizaria) [7] Chủ yếu là sinh vật nhân chuẩn đơn bào dạng amip có chân giả, nhiều loài có vỏ bên ngoài hoặc bên trong. Bao gồm foraminiferans [57], cercozoans [56] và radiolarians [55]. rhyniophytes (. Rhyniophyta) Một nhóm thực vật có mạch sơ khai [12] xuất hiện vào kỷ Silur và tuyệt chủng vào kỷ Devon. Có thân phân nhánh với các bào tử tận cùng nhưng không có lá hoặc rễ thật. giun ruy băng (. Nemertea) [102] Một nhóm lophotrochozoans không phân đoạn [24] với một vòi có thể xoay được dùng để bắt con mồi. Chủ yếu sống ở biển, nhưng một số loài sống ở nước ngọt hoặc trên cạn. luân trùng (Rotifera) [101] lophotrochozoans nhỏ (< 0,5 mm) [24] với khoang cơ thể giả hành có chức năng như một cơ quan thủy tĩnh và một cơ quan kiếm ăn có lông gọi là vành bao quanh đầu. Luân trùng sống ở môi trường nước ngọt và ẩm ướt trên cạn. giun tròn (Nematoda) [111] Xem tuyến trùng. -ssac nấm (Ascomycota) [89] Nấm mang các sản phẩm giảm phân trong túi (asci) nếu sinh vật là đa bào. Một số là đơn bào. kỳ nhông (Caudata) Một nhóm động vật lưỡng cư [128] có đuôi khác biệt ở cả ấu trùng và trưởng thành và các chi đặt vuông góc với cơ thể. salps Xem thaliaceans. sarco pterygia ns (Sarcopterygii) [34] Xem động vật có xương sống có chi thùy. scyphozoans (Scyphozoa) Cnidarians biển [97] trong đó giai đoạn medusa chiếm ưu thế trong vòng đời. Thường được gọi là sứa.nhưng nhóm kết quả sau đó rõ ràng là cận ngành. Như được sử dụng trong cuốn sách này, các loài bò sát bao gồm rùa [131], lepidosaurs [130], chim [132] và cá sấu [133]. rhizaria (. Rhizaria) [7] Chủ yếu là sinh vật nhân chuẩn đơn bào dạng amip có chân giả, nhiều loài có vỏ bên ngoài

hoặc bên trong. Bao gồm foraminiferans [57], cercozoans [56] và radiolarians [55]. rhyniophytes (. Rhyniophyta) Một nhóm thực vật có mạch sơ khai [12] xuất hiện vào kỷ Silur và tuyệt chủng vào kỷ Devon. Có thân phân nhánh với các bào tử tận cùng nhưng không có lá hoặc rễ thật. giun ruy băng (. Nemertea) [102] Một nhóm lophotrochozoans không phân đoạn [24] với một vòi có thể xoay được dùng để bắt con mồi. Chủ yếu sống ở biển, nhưng một số loài sống ở nước ngọt hoặc trên cạn. luân trùng (Rotifera) [101] lophotrochozoans nhỏ (< 0,5 mm) [24] với khoang cơ thể giả hành có chức năng như một cơ quan thủy tĩnh và một cơ quan kiếm ăn có lông gọi là vành bao quanh đầu. Luân trùng sống ở môi trường nước ngọt và ẩm ướt trên cạn. giun tròn (Nematoda) [111] Xem tuyến trùng. -ssac nấm (Ascomycota) [89] Nấm mang các sản phẩm giảm phân trong túi (asci) nếu sinh vật là đa bào. Một số là đơn bào. kỳ nhông (Caudata) Một nhóm động vật lưỡng cư [128] có đuôi khác biệt ở cả ấu trùng và trưởng thành và các chi đặt vuông góc với cơ thể. salps Xem thaliaceans. sarco pterygia ns (Sarcopterygii) [34] Xem động vật có xương sống có chi thùy. scyphozoans (Scyphozoa) Cnidarians biển [97] trong đó giai đoạn medusa chiếm ưu thế trong vòng đời. Thường được gọi là sứa.nhưng nhóm kết quả sau đó rõ ràng là cận ngành. Như được sử dụng trong cuốn sách này, các loài bò sát bao gồm rùa [131], lepidosaurs [130], chim [132] và cá sấu [133]. rhizaria (. Rhizaria) [7] Chủ yếu là sinh vật nhân chuẩn đơn bào dạng amip có chân giả, nhiều loài có vỏ bên ngoài hoặc bên trong. Bao gồm foraminiferans [57], cercozoans [56] và radiolarians [55]. rhyniophytes (. Rhyniophyta) Một nhóm thực vật có mạch sơ khai [12] xuất hiện vào kỷ Silur và tuyệt chủng vào kỷ Devon. Có thân phân nhánh với các bào tử tận cùng nhưng không có lá hoặc rễ thật. giun ruy băng (. Nemertea) [102] Một nhóm lophotrochozoans không phân đoạn [24] với một vòi có thể xoay được dùng để bắt con mồi. Chủ yếu sống ở biển, nhưng một số loài sống ở nước ngọt hoặc trên cạn. luân trùng (Rotifera) [101] lophotrochozoans nhỏ (< 0,5 mm) [24] với khoang cơ thể giả hành có chức năng như một cơ quan thủy tĩnh và một cơ quan kiếm ăn có lông gọi là vành bao quanh đầu. Luân trùng sống ở môi trường nước ngọt và ẩm ướt trên cạn. giun tròn (Nematoda) [111] Xem tuyến trùng. -ssac nấm (Ascomycota) [89] Nấm mang các sản phẩm giảm phân trong túi (asci) nếu sinh vật là đa bào. Một số là đơn bào. kỳ nhông (Caudata) Một nhóm động vật lưỡng cư [128] có đuôi khác biệt ở cả ấu trùng và trưởng thành và các chi đặt vuông góc với cơ thể. salps Xem thaliaceans. sarco pterygia ns (Sarcopterygii) [34] Xem động vật có xương sống có chi thùy. scyphozoans (Scyphozoa) Cnidarians biển [97] trong đó giai đoạn medusa chiếm ưu thế trong vòng đời. Thường được gọi là sứa.sarco pterygia ns (Sarcopterygii) [34] Xem động vật có xương sống có chi thùy. scyphozoans (Scyphozoa) Cnidarians biển [97] trong đó giai đoạn medusa chiếm ưu thế trong vòng đời. Thường được gọi là sứa.sarco pterygia ns (Sarcopterygii) [34] Xem động vật có xương sống có chi thùy. scyphozoans (Scyphozoa) Cnidarians biển [97] trong đó giai đoạn medusa chiếm ưu thế trong vòng đời. Thường được gọi là sứa.

1254 PHỤ LỤC A Hải sâm Tree of Life (. Holothuroidea) Echinoderms [118] có thân hình thon dài, hình quả dưa chuột và da có nhiều lông. Họ là những người nhặt rác dưới đáy đại dương. nhện biển Xem pycnogonids. mực biển Xem ascidians. sao biển (Asteroidea) Echinoderms [118] có năm (hoặc nhiều) thịt "cánh tay" tỏa ra từ một đĩa trung tâm không rõ ràng. Còn được gọi là sao biển. nhím biển (Echinoidea) Echinoderms [118] với một thử nghiệm (vỏ) được bao phủ bởi gai. Hầu hết đều có hình cầu, mặc dù một số nhóm (như đô la cát) có dạng dẹt. "hạt giống dương xỉ" Một nhóm cận ngành gồm các thực vật có hạt đã tuyệt chủng, có liên quan lỏng lẻo và phát triển mạnh ở kỷ Devon và kỷ Than đá. Đặc trưng bởi những chiếc lá lớn, giống như lá cây mang hạt. thực vật có hạt (Spermatophyta) [13] Thực vật có mạch dị bào tử [12] tạo ra hạt; hầu hết sản xuất gỗ; phân nhánh ở nách (không phân đôi). Các nhóm thực vật có hạt chính là thực vật hạt trần [14] và thực vật hạt kín [15]. gieo bọ Xem isopod. xoắn khuẩn (Spirochaetes) [45] Vi khuẩn Gram âm, di động với cấu trúc xoắn ốc và đặc trưng bởi các sợi hướng trục. bọt biển (. Porifera) [20] Một nhóm động vật ăn lọc tương đối không đối xứng, thiếu ruột hoặc hệ thần kinh và thường thiếu các mô biệt hóa. Bao gồm bọt biển thủy tinh [92], bọt biển demo [93] và bọt biển chứa canxi [94]. đuôi bật (Collembola) sáu chân không cánh [117] với cấu trúc lò xo ở đốt thứ ba và thứ tư của cơ thể. Bọ đuôi bật cực kỳ phong phú trong một số môi trường (đặc biệt là trong đất, lá rụng và thảm thực vật). squamate (, Squamata) Nhóm chính của loài yêu tinh [130], được đặc trưng bởi việc sở hữu xương vuông có thể di chuyển được (cho phép hàm trên di chuyển độc lập với phần còn lại của hộp sọ) và hemipenes (một cặp dương vật có thể di chuyển được, hoặc dương vật) ở nam giới. Bao gồm thằn lằn (một nhóm cận ngành), rắn và động vật lưỡng cư. sao hồi (. Austrobaileyales) [80] Một

nhóm thực vật hạt kín thân gỗ [15] được cho là nhóm chị em của nhánh thực vật có hoa bao gồm thực vật hai lá mầm [83], thực vật một lá mầm [82] và thực vật hai lá mầm [81]. sao biển (. Asteroidea) Ngắm sao biển. rong đá (Char ales) [67] Tảo xanh đa bào có sự phân nhánh, phát triển ở đỉnh và plasmodesmata giữa các tế bào lân cận. Họ hàng gần nhất còn sống của thực vật trên cạn [11], chúng giữ lại trứng trong cơ thể bố mẹ. stramenopiles (. Heterokonta hoặc Stramenopila) [6] Các sinh vật có, ở một giai đoạn nào đó trong vòng đời của chúng, hai roi không đồng đều, các hàng lông hình ống dài hơn. Lục lạp, khi có mặt, được bao quanh bởi bốn màng. Các nhóm stramenopile chính bao gồm tảo nâu [54], tảo cát [53] và oomycetes [52]. -Ttapeworm (Cestoda) Giun dẹp ký sinh [100] sống trong đường tiêu hóa của động vật có xương sống khi trưởng thành và thường ở nhiều loài động vật khác khi còn nhỏ. tardigrades (Tardigrada) [112] sinh vật ngoài thân nhỏ (< 0,5 mm) [25] có nhiều thịt,chân không có khớp và không có cơ quan tuần hoàn hoặc trao đổi khí. Chúng sống trong cát biển, trong các hồ nước ngọt tạm thời và trên màng nước của thực vật. Còn được gọi là gấu nước. động vật bốn chân f Tetrapoda) [35] Nhóm chính của động vật có xương sống có chi thùy [34]; bao gồm động vật lưỡng cư [128] và động vật có màng ối [36]. Được đặt tên vì sự hiện diện của bốn chi có khớp (mặc dù các chi đã bị giảm thứ cấp hoặc mất hoàn toàn ở một số nhóm động vật bốn chân). thaliaceans (Thaliacea) Một nhóm các loài sinh vật phù du sống đơn độc hoặc tập trung ở biển [121]. Còn được gọi là salps. therians (' Theria) Động vật có vú [129] có đặc điểm là khả năng sinh sản (sinh sống). Bao gồm các loài thú có túi và thú có túi. ro pod (Theropoda) Archosaur [38] có tư thế đi bằng hai chân, xương rỗng, có lông ("xương đòn"), cổ chân thon dài với bàn chân có ba ngón và xương chậu hướng về phía sau. Bao gồm nhiều loài khủng long đã tuyệt chủng nổi tiếng (chẳng hạn như Tyrannosaurus rex), cũng như các loài chim còn sống [132]. tracheophytes Xem thực vật có mạch [12]. bọ ba thùy (Trilobita) Một nhóm động vật chân đốt đã tuyệt chủng [26] có liên quan đến chelicerates [114]. Bọ ba thùy phát triển mạnh mẽ từ kỷ Cambri đến kỷ Permi. tuataras (Rhyncocephalia) Một nhóm lepidosaurs [130] được biết đến chủ yếu từ các hóa thạch; chỉ có hai loài tuatara còn sống. Xương tứ giác của hàm trên được cố định chắc chắn vào hộp sọ. Nhóm chị em của những người có vảy. động vật có vỏ (Tunicata) [121] Một nhóm động vật có dây sống [30] chủ yếu ăn lọc dạng túi khi trưởng thành, với các giai đoạn ấu trùng di động giống như nòng nọc. turbellarians (Turbellaria) Một nhóm giun dẹp sống tự do, nói chung là ăn thịt [100]. Sự đơn phương của họ là vấn đề. rùa (' Testudines) [131] Một nhóm bò sát [37] có mai bằng xương (mai trên) và yếm (mai dưới) bao bọc cơ thể theo kiểu độc đáo ở các loài động vật có xương sống. -uurochordates (Tunicata) [121] Xem áo dài. - Thực vật có mạch (Tracheophyta) [12] Thực vật có xylem và phloem. Các nhóm chính bao gồm lycophytes [71] và euphyllophytes. động vật có xương sống (Động vật có xương sống) [31] Nhóm động vật có dây sống lớn nhất [30], được đặc trưng bởi bộ xương nội tạng cứng được hỗ trợ bởi cột sống và hộp sọ phía trước bao bọc não. Bao gồm cá hagfishes [122], cá mút đá [123] và động vật có xương sống hàm [32], mặc dù một số nhà sinh vật học loại trừ cá hagfishes khỏi nhóm này. Xem thêm hộp sọ. - gấu nước Xem gấu nước. hoa súng (Nymphaeaceae) [79] Một nhóm thực vật hạt kín nước ngọt, thủy sinh [15] có rễ trong đất ở vùng nước nông, với lá và hoa tròn nổi nhô lên trên mặt nước. Chúng là nhóm chị em với hầu hết các loài thực vật có hoa còn lại, ngoại trừ chi Amborella [78]. - Y"men" Thuật ngữ tiện lợi cho một số nhóm nấm đơn bào có quan hệ họ hàng xa [17]. -z"nấm bào tử hợp tử" (Zygomycota,nếu đơn ngành) [87] Một thuật ngữ tiện lợi để chỉ một nhóm nấm có lẽ là cận ngành [17] trong đó các sợi nấm của các kiểu giao phối khác nhau liên hợp để tạo thành hợp tử.

Phụ lục B Bản tóm tắt thống kê Phụ lục này được thiết kế để giúp bạn tiến hành các phân tích thống kê đơn giản và hiểu ứng dụng cũng như tầm quan trọng của chúng. Phần giới thiệu này sẽ giúp bạn hoàn thành các vấn đề về Áp dụng Khái niệm và Phân tích Dữ liệu trong suốt cuốn sách này. Công thức cho một số bài kiểm tra thống kê được trình bày ở đây, nhưng phần trình bày được thiết kế chủ yếu để giúp bạn hiểu mục đích và lý do của các bài kiểm tra khác nhau. Khi bạn hiểu được cơ sở của phân tích, bạn có thể muốn sử dụng một trong nhiều trang web trực tuyến miễn phí để tiến hành các bài kiểm tra và tính toán số liệu thống kê kiểm tra có liên quan (chẳng hạn như http:///faculty .vassar.edu / lowry / V assarStats.html) . Tại sao chúng tôi làm thống kê? Hầu hết mọi thứ đều khác nhau Chúng ta sống trong một thế giới luôn thay đổi, nhưng bên trong sự biến đổi mà chúng ta thấy giữa các sinh vật sinh học đều có những mô hình có thể dự đoán được. Chúng tôi sử dụng số liệu thống kê để tìm và phân tích các mẫu này. Hãy xem xét bất kỳ nhóm sự vật thông thường nào trong tự nhiên - tất cả phụ nữ ở độ tuổi 22, tất cả các tế bào trong gan của bạn, hoặc tất cả các ngọn cỏ trong

sân nhà bạn. Mặc dù chúng có nhiều đặc điểm giống nhau nhưng chúng cũng sẽ có những khác biệt quan trọng. Đàn ông 22 tuổi có xu hướng cao hơn phụ nữ ở độ tuổi 22, nhưng tất nhiên, không phải đàn ông nào cũng cao hơn mọi phụ nữ ở độ tuổi này. Sự biến đổi tự nhiên có thể gây khó khăn cho việc tìm ra các mẫu chung. Ví dụ, các nhà khoa học đã xác định rằng hút thuốc làm tăng nguy cơ mắc bệnh ung thư phổi. Nhưng chúng ta biết rằng không phải tất cả những người hút thuốc đều bị ung thư phổi và không phải tất cả những người không hút thuốc sẽ không bị ung thư. Nếu chúng ta so sánh chỉ một người hút thuốc với một người không hút thuốc, chúng ta có thể đưa ra kết luận sai lầm. Vậy làm thế nào các nhà khoa học khám phá ra mô hình chung này? Họ đã kiểm tra bao nhiêu người hút thuốc và không hút thuốc trước khi họ cảm thấy tự tin về nguy cơ của việc hút thuốc? Thống kê giúp chúng ta tìm ra những khuôn mẫu chung, ngay cả khi thiên nhiên không phải lúc nào cũng tuân theo những khuôn mẫu đó. TRÁNH KẾT QUẢ TÍCH CỰC SAI VÀ ÂM TÍNH SAI Khi một phụ nữ thử thai, có một số khả năng kết quả là dương tính ngay cả khi cô ấy không mang thai và có một số khả năng là kết quả âm tính ngay cả khi cô ấy đang mang thai. Chúng tôi gọi những loại sai lầm này là dương tính giả và âm tính giả. Làm khoa học cũng giống như làm bài kiểm tra y tế. Chúng tôi quan sát các khuôn mẫu trên thế giới và cố gắng rút ra kết luận về cách thế giới vận hành từ những quan sát đó. Đôi khi những quan sát của chúng ta khiến chúng ta rút ra những kết luận sai lầm. Chúng ta có thể kết luận rằng một hiện tượng xảy ra trong khi thực tế nó không xảy ra; hoặc chúng ta có thể kết luận rằng một hiện tượng không xảy ra trong khi nó thực sự xảy ra. Ví dụ, hành tinh Trái đất đã ấm lên trong thế kỷ qua (xem Khái niệm 46.4). Các nhà sinh thái học quan tâm đến việc liệu quần thể thực vật và động vật có bị ảnh hưởng bởi sự nóng lên toàn cầu hay không. Nếu chúng ta có thông tin dài hạn về vị trí của các loài và nhiệt độ ở một số khu vực nhất định, chúng ta có thể xác định liệu sự di chuyển của các loài có trùng hợp với sự thay đổi nhiệt độ hay không. Tuy nhiên, những thông tin như vậy có thểtrở nên rất phức tạp. Nếu không có các phương pháp thống kê thích hợp, người ta có thể không phát hiện được tác động thực sự của nhiệt độ hoặc thay vào đó, có thể nghĩ rằng một mô hình tồn tại trong khi thực tế không phải vậy. Thống kê giúp chúng ta tránh đưa ra những kết luận sai lầm. Thống kê giúp chúng ta hiểu thế giới tự nhiên như thế nào? Thống kê là điều cần thiết cho khám phá khoa học. Hầu hết các nghiên cứu sinh học bao gồm năm bước cơ bản, mỗi bước đều yêu cầu số liệu thống kê: Bước 1: Thiết kế thử nghiệm Xác định rõ ràng câu hỏi khoa học và các phương pháp cần thiết để giải quyết câu hỏi. ™ Bước 2: Thu thập dữ liệu Thu thập thông tin về thế giới tự nhiên thông qua các thí nghiệm và nghiên cứu thực địa. ™ Bước 3: Sắp xếp và trực quan hóa các bảng, biểu đồ Sử dụng dữ liệu và các cách trình bày hữu ích khác để có được trực quan về dữ liệu. ™ Bước 4: Tóm tắt dữ liệu Tóm tắt dữ liệu bằng một vài phép tính thống kê quan trọng. • Bước 5: Thống kê suy luận Sử dụng các phương pháp thống kê để rút ra kết luận chung từ dữ liệu về cách thế giới vận hành. Bước 1: Thiết kế thí nghiệm Chúng tôi tiến hành thí nghiệm để thu thập kiến thức về thế giới. Các nhà khoa học đưa ra những ý tưởng khoa học dựa trên nghiên cứu trước đó và quan sát của chính họ. Những ý tưởng này có thể ở dạng câu hỏi như "Hút thuốc lá có gây ung thư không?" một giả thuyết như "Hút thuốc làm tăng nguy cơ ung thư" hoặc một dự đoán như "Nếu một người hút thuốc, người đó sẽ tăng nguy cơ mắc bệnh ung thư." Các thí nghiệm cho phép chúng ta kiểm tra những ý tưởng khoa học như vậy, nhưng việc thiết kế một thí nghiệm tốt có thể khá khó khăn.anh ấy/ cô ấy sẽ tăng nguy cơ mắc bệnh ung thư.” Các thí nghiệm cho phép chúng ta kiểm tra những ý tưởng khoa học như vậy, nhưng việc thiết kế một thí nghiệm tốt có thể khá khó khăn.anh ấy/ cô ấy sẽ tăng nguy cơ mắc bệnh ung thư.” Các thí nghiệm cho phép chúng ta kiểm tra những ý tưởng khoa học như vậy, nhưng việc thiết kế một thí nghiệm tốt có thể khá khó khăn.

1256 PHỤ LỤC B Primer Thống kê Chúng tôi sử dụng số liệu thống kê để hướng dẫn chúng tôi thiết kế các thí nghiệm để có được loại dữ liệu phù hợp. Trước khi bắt tay vào thử nghiệm, chúng tôi sử dụng số liệu thống kê để xác định lượng dữ liệu cần thiết để kiểm tra ý tưởng của mình và để ngăn các yếu tố bên ngoài gây hiểu lầm cho chúng tôi. Ví dụ, giả sử chúng ta muốn tiến hành một thí nghiệm về phân bón để kiểm tra giả thuyết rằng nitơ làm tăng sự phát triển của thực vật. Nếu chúng ta đưa vào quá ít thực vật, chúng ta sẽ không thể xác định được liệu nitơ có ảnh hưởng đến sự tăng trưởng hay không và thí nghiệm sẽ vô ích. Nếu sử dụng quá nhiều thực vật, chúng ta sẽ lãng phí thời gian và nguồn lực quý giá. Hơn nữa, chúng ta nên thiết kế thí nghiệm để có thể phát hiện những khác biệt thực sự gây ra bởi sự thụ tinh nitơ chứ không phải do sự biến đổi, chẳng hạn như dưới ánh sáng mặt trời hoặc lượng mưa mà thực vật trải qua. Bước 2: Thu thập dữ

liệu LẤY MẪU Khi các nhà sinh học thu thập thông tin về thế giới tự nhiên, họ thường thu thập một vài thông tin đại diện. Ví dụ, khi đánh giá hiệu quả của một loại thuốc ứng cử viên cho bệnh ung thư não u nguyên bào tủy, các nhà khoa học có thể thử nghiệm thuốc trên hàng chục hoặc hàng trăm bệnh nhân và sau đó đưa ra kết luận về hiệu quả của nó đối với tất cả bệnh nhân mắc các khối u này. Tương tự, các nhà khoa học nghiên cứu mối quan hệ giữa trọng lượng cơ thể và kích thước ổ (số lượng trứng) đối với nhện cái của một loài cụ thể có thể kiểm tra hàng chục đến hàng trăm con nhện để đưa ra kết luận. Chúng tôi sử dụng cụm từ "lấy mẫu từ tổng thể" để mô tả phương pháp chung này để lấy các mẩu thông tin đại diện từ hệ thống đang được điều tra (Hình B1). Các mẩu thông tin trong một mẫu được gọi là quan sát. Trong ví dụ về liệu pháp điều trị ung thư, mỗi quan sát là sự thay đổi về kích thước khối u của bệnh nhân sáu tháng sau khi bắt đầu điều trị và đối tượng quan tâm là tất cả các cá nhân có khối u u trung thất. Trong ví dụ về nhện, mỗi quan sát là một cặp số đo - kích thước cơ thể và kích thước ổ - cho một con nhện cái và quần thể quan tâm là tất cả các con nhện cái của loài này. Lấy mẫu là vấn đề cần thiết chứ không phải là sự lười biếng. Chúng tôi không thể hy vọng (và không muốn) thu thập được tất cả các loài nhện cái được quan tâm trên Trái đất! Thay vào đó, chúng tôi sử dụng số liệu thống kê để xác định số lượng nhện mà chúng tôi phải thu thập nhằm tự tin suy luận điều gì đó về tổng thể và sau đó sử dụng lại số liệu thống kê để đưa ra những suy luận như vậy. Lấy mẫu HÌNH B1 Lấy mẫu từ một quần thể Các nhà sinh học lấy các mẫu đại diện từ một quần thể, sử dụng số liệu thống kê mô tả để mô tả đặc điểm của mẫu của họ, sau đó sử dụng số liệu thống kê suy luận để đưa ra kết luận về quần thể ban đầu. BẢNGB1 Trạng nguyên Màu sắc Màu sắc Tỷ lệ tần số Đỏ 108 0,59 Hồng 34 0,19 Trắng 40 0,22 Tổng 182 1,00 DỮ LIỆU CÓ MỌI HÌNH THỨC VÀ KÍCH THƯỚC Trong thống kê,chúng tôi sử dụng từ biến để chỉ một đặc điểm có thể đo lường được của một cá nhân hoặc một hệ thống. Một số biến số nằm trên thang số, như nhiệt độ cao hàng ngày (giá trị số bị ràng buộc bởi độ chính xác của nhiệt kế của chúng tôi) hoặc kích thước ly hợp của một con nhện (một số nguyên: 0, 1, 2, 3,...) . Chúng tôi gọi đây là các biến định lượng. Các biến định lượng chỉ nhận giá trị số nguyên được gọi là biến rời rạc, trong khi các biến cũng có thể nhận bất kỳ giá trị phân số nào được gọi là biến liên tục. Các biến khác lấy các danh mục làm giá trị, chẳng hạn như nhóm máu người (A, B, AB hoặc O) hoặc đẳng cấp kiến (nữ hoàng, kiến thợ hoặc kiến). Chúng tôi gọi những biến phân loại này. Các biến phân loại có thứ tự tự nhiên, chẳng hạn như điểm cuối cùng trong môn Sinh học nhập môn (A, B, C, D hoặc F), được gọi là các biến thứ tự. Mỗi loại biến đi kèm với bộ phương pháp thống kê riêng. Chúng tôi sẽ giới thiệu một số phương pháp phổ biến trong Phụ lục này để giúp bạn giải quyết các vấn đề được trình bày trong cuốn sách này, nhưng bạn nên tham khảo sách giáo khoa thống kê sinh học để có các bài kiểm tra và phân tích nâng cao hơn cho các bộ dữ liệu và bài toán khác. Bước 3: Sắp xếp và trực quan hóa dữ liệu Bảng và biểu đồ có thể giúp bạn hiểu rõ hơn về dữ liệu của mình, thiết kế các thử nghiệm thống kê phù hợp và dự đoán kết quả phân tích của bạn. Phân bố tần số liệt kê tất cả các giá trị có thể có và số lần xuất hiện của từng giá trị trong mẫu. BẢNG2 Trọng lượng cá của Abramis brama từ hồ Laengelmavesi Trọng lượng (gram) Tần suất Tần suất tương đối 201-300 2 0,06 301-400 3 0,09 401-500 8 0,24 501-600 3 0,09 601-700 8 0,24 701-800 3 0,09 801-9 00 1 0,03 901-1000 6 0,18 Tổng 34 1,00Phân bố tần số liệt kê tất cả các giá trị có thể có và số lần xuất hiện của từng giá trị trong mẫu. BẢNG2 Trọng lượng cá của Abramis brama từ hồ Laengelmavesi Trọng lượng (gram) Tần suất Tần suất tương đối 201-300 2 0,06 301-400 3 0,09 401-500 8 0,24 501-600 3 0,09 601-700 8 0,24 701-800 3 0,09 801-9 00 1 0,03 901-1000 6 0,18 Tổng 34 1,00Phân bố tần số liệt kê tất cả các giá trị có thể có và số lần xuất hiện của từng giá trị trong mẫu. BẢNG2 Trọng lượng cá của Abramis brama từ hồ Laengelmavesi Trọng lượng (gram) Tần suất Tần suất tương đối 201-300 2 0,06 301-400 3 0,09 401-500 8 0,24 501-600 3 0,09 601-700 8 0,24 701-800 3 0,09 801-9 00 1 0,03 901-1000 6 0,18 Tổng 34 1,00

PHỤ LỤC B Thống kê Primer 1257 120 Biểu đồ thanh màu B2 So sánh dữ liệu phân loại Biểu đồ thanh này hiển thị tần số của ba màu trạng nguyên là kết quả của phép lai thử nghiệm. Bảng B1 cho thấy sự phân bố tần số màu sắc của 182 cây trạng nguyên (đỏ, hồng hoặc trắng) do lai thực nghiệm giữa hai cây bố mẹ. Đối với dữ liệu phân loại như thế này, chúng ta có thể hình dung sự phân bố tần suất bằng cách xây dựng biểu đồ thanh. Chiều cao của các thanh biểu thị số lượng quan sát trong mỗi loại (Hình B2). Một cách khác để hiển thị cùng một dữ liệu là biểu đồ hình tròn, biểu thị tỷ lệ của từng danh mục được biểu thị dưới dạng các miếng bánh (Hình B3). Đối với dữ liệu định lượng, việc cô đọng dữ liệu của bạn bằng cách nhóm (hoặc gộp) dữ liệu đó

thành các lớp thường rất hữu ích. Trong Bảng B2, chúng tôi thấy sự phân bố tần suất theo nhóm về trọng lượng cá của mẫu 34 con cá (. Abramis brama) được đánh bắt ở Hồ Laengelmavesi ở Phần Lan. Cột thứ hai (Tần suất) cung cấp số lượng quan sát trong mỗi loại và cột thứ ba (Tần suất tương đối) cung cấp tỷ lệ tổng thể các quan sát rơi vào mỗi loại. Biểu đồ mô tả phân bố tần số cho dữ liệu định lượng. Biểu đồ trong Hình B4 cho thấy tần số tương đối của từng hạng cân trong nghiên cứu này. Khi nhóm dữ liệu định lượng, cần phải quyết định nên đưa vào bao nhiêu lớp. Việc xem xét nhiều biểu đồ thường rất hữu ích trước khi quyết định nhóm nào mang lại sự thể hiện dữ liệu tốt nhất. Biểu đồ hình tròn B3 Hiển thị tỷ lệ danh mục Biểu đồ hình tròn này hiển thị tỷ lệ của ba màu trạng nguyên được trình bày trong Bảng B1. 299 399 499 599 699 799 899 999 Trọng lượng (g) B4 Biểu đồ mô tả sự phân bố tần suất của dữ liệu định lượng Biểu đồ này cho thấy tần suất tương đối của các loại cá có trọng lượng khác nhau (Abramis brama). Đôi khi chúng ta muốn so sánh hai biến định lượng. Ví dụ, các nhà nghiên cứu ở hồ Laengelmavesi đã điều tra mối quan hệ giữa trọng lượng và chiều dài của cá và do đó cũng đo được chiều dài của từng con cá. Chúng ta có thể hình dung mối quan hệ này bằng cách sử dụng biểu đồ phân tán trong đó trọng lượng và chiều dài của mỗi con cá được biểu thị dưới dạng một điểm duy nhất (Hình B5). Chúng ta nói rằng hai biến này có mối quan hệ tuyến tính vì các điểm trong biểu đồ phân tán của chúng gần như nằm trên một đường thẳng. Các bảng và biểu đồ rất quan trọng trong việc diễn giải và truyền đạt dữ liệu, do đó phải khép kín và dễ hiểu nhất có thể. Nội dung của chúng phải dễ hiểu chỉ bằng cách nhìn vào chúng. Các trục, chú thích và đơn vị phải được dán nhãn rõ ràng, phải xác định các thuật ngữ thống kê và sử dụng các nhóm thích hợp khi lập bảng hoặc vẽ đồ thị dữ liệu định lượng. 200 400 600 800 1000 Trọng lượng (g) B5 Biểu đồ phân tán Tương phản hai biến Biểu đồ phân tán của Abramis brama trọng lượng và chiều dài (đo từ mũi đến cuối đuôi). Hai biến này có mối quan hệ tuyến tính vì các điểm dữ liệu nằm gần một đường thẳng.

1258 PHỤ LỤC B Sơ lược về thống kê Bước 4: Tóm tắt dữ liệu Thống kê là một đại lượng bằng số được tính toán từ dữ liệu, trong khi thống kê mô tả là đại lượng mô tả các mẫu chung trong dữ liệu. Thống kê mô tả cho phép chúng tôi thực hiện so sánh đơn giản giữa các tập dữ liệu khác nhau và truyền đạt chính xác các tính năng cơ bản của dữ liệu của chúng tôi. MÔ TẢ DỮ LIỆU PHÂN LOẠI Đối với các biến phân loại, chúng ta thường sử dụng tỷ lệ để mô tả dữ liệu của mình. Nghĩa là, chúng tôi xây dựng các bảng chứa tỷ lệ quan sát trong mỗi danh mục. Ví dụ: cột thứ ba trong Bảng B1 cung cấp tỷ lệ cây trạng nguyên trong mỗi loại màu và biểu đồ hình tròn trong Hình B3 cung cấp sự thể hiện trực quan về các tỷ lệ đó. MÔ TẢ DỮ LIỆU ĐỊNH LƯỢNG Đối với dữ liệu định lượng, chúng ta thường bắt đầu bằng cách tính giá trị trung bình hoặc giá trị trung bình của mẫu. Đại lượng quen thuộc này chỉ đơn giản là tổng của tất cả các giá trị trong mẫu chia cho số lượng quan sát trong mẫu của chúng tôi (Hình B6). Giá trị trung bình chỉ là một trong nhiều đại lượng đại khái cho chúng ta biết trung tâm dữ liệu của chúng ta nằm ở đâu. Chúng ta gọi những đại lượng này là số đo tâm. Các thước đo trung tâm thường được sử dụng khác là trung vị - giá trị thực sự nằm trong RESEARCHOOLS B6 Thống kê mô tả cho dữ liệu định lượng Dưới đây là các phương trình được sử dụng để tính toán thống kê mô tả mà chúng ta thảo luận trong phụ lục này. Bạn có thể tự mình tính toán những số liệu thống kê này hoặc sử dụng các tài nguyên internet miễn phí để giúp bạn thực hiện các phép tính của mình. Ký hiệu: X X0, X3, ...X là n quan sát của biến X trong mẫu. 1 2' 3' n r n ^ Xj = X2+X2+X3, ...+Xn là tổng của tất cả các quan sát. (Chữ cái sigma trong tiếng Hy Lạp, X, được dùng để biểu thị "tổng của".) Trong hồi quy, biến độc lập là X và biến phụ thuộc là Y. bQ là giao điểm thẳng đứng của đường hồi quy. b1 là độ dốc của đường hồi quy. Phương trình 1 . Trung bình: ^ x = ^ 2. Độ lệch chuẩn: s : H(X: ~ X)2 3. Hệ số tương quan: r = n-1 KXj-xXi/j-y) y/KXi-xfti/i-y)2 4. Ít nhất- đường hồi quy bình phương: Y= bQ+b1X trong đó _ X(*; - x)(y{ - y) và bn=y-b^x b1 'L(X:~X)2 Mẫu 1 Mẫu 2 JD SD trung bình B7 Đo độ phân tán Hai mẫu có cùng giá trị trung bình (đường ngang màu đen) và phạm vi (đường dọc màu xanh lam). Các đường màu đỏ biểu thị độ lệch của mỗi quan sát so với giá trị trung bình. Các mẫu có độ lệch lớn có độ lệch chuẩn lớn. Mẫu bên trái có độ lệch chuẩn nhỏ hơn mẫu bên phải. ở giữa mẫu - và chế độ - giá trị thường xuyên nhất trong mẫu. Việc định lượng sự thay đổi trong dữ liệu cũng quan trọng không kém việc tính toán tâm của nó. Có một số số liệu thống kê cho chúng ta biết các giá trị này khác nhau bao nhiêu. Chúng tôi gọi đây là những biện pháp phân tán. Cách dễ hiểu và tính toán dễ nhất là phạm vi, đơn giản là giá trị lớn nhất trong mẫu trừ đi giá trị nhỏ nhất. Thước đo độ phân tán được sử dụng phổ biến nhất là độ lệch chuẩn,tính toán mức độ mà dữ liệu được trải ra từ giá trị

trung bình. Độ lệch là sự khác biệt giữa quan sát và giá trị trung bình của mẫu và độ lệch chuẩn là một con số tóm tắt tất cả các độ lệch. Hai mẫu có thể có cùng phạm vi, nhưng độ lệch chuẩn rất khác nhau nếu một mẫu được nhóm gần với giá trị trung bình hơn mẫu kia. Ví dụ, trong Hình B7, mẫu bên trái có độ lệch chuẩn thấp hơn (s = 2,6) so với mẫu bên phải (s = 3,6), mặc dù hai mẫu có cùng giá trị trung bình và phạm vi. Để chứng minh những thống kê mô tả này, chúng tôi quay lại nghiên cứu Hồ Laengelmavesi. Các nhà nghiên cứu cũng đã bắt và ghi nhận trọng lượng của 6 loài cá thuộc loài Leusiscus idus là: 270, 270, 306, 540, 800 và 1.000 gam. Trọng số trung bình trong mẫu này (phương trình 1 trong Hình B6) là: -AN (270 + 270 + 306 + 540 + 800 + 1000) X AT ~ 6 Vì có số lượng quan sát chẵn trong mẫu nên trọng số trung bình là giá trị nằm giữa hai giá trị ở giữa: 306 + 540 2 Chế độ của mẫu là 270, giá trị duy nhất xuất hiện nhiều lần. Độ lệch chuẩn (phương trình 2 trong Hình B6) là:

PHỤ LỤC B Thống kê Primer 1259 â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ ... < â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢â€¢ * â€¢ â€¢â€¢ * r = 0,98 r = 0,66 r = 0,01 K â€¢ â€¢ **i. *v â€¢ m *â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ â€¢ * V r = -0,98 r = -0,66 r = -0,01 B8 Hệ số tương quan Hệ số tương quan (r) biểu thị cả hai sức mạnh và hướng đi của mối quan hệ. (270-53l)2+ (270-53l)2+ (306-53l)2+ (540-53l)2+ (800-53l)2+ (l000-53l)2 _ 5 â€œ và phạm vi là 1000 - 270 = 730. MÔ TẢ MỐI QUAN HỆ GIỮA HAI BIẾN ĐỊNH LƯỢNG Các nhà sinh học thường quan tâm tìm hiểu mối quan hệ giữa hai biến định lượng khác nhau: Chiều cao của một sinh vật liên quan như thế nào đến trọng lượng của nó? Ô nhiễm không khí liên quan đến tỷ lệ mắc bệnh hen suyễn như thế nào? Sự phong phú của địa y liên quan đến mức độ ô nhiễm không khí như thế nào? Hãy nhớ lại rằng các biểu đồ phân tán thể hiện một cách trực quan các mối quan hệ như vậy. Chúng ta có thể định lượng độ lớn của mối quan hệ giữa hai biến định lượng bằng cách sử dụng một giá trị duy nhất gọi là hệ số tương quan thời điểm sản phẩm Pearson (phương trình 3 trong Hình B6). Thống kê này nằm trong khoảng từ -1 đến 1 và cho chúng ta biết các điểm trong biểu đồ phân tán tuân theo đường thẳng đến mức nào. Hệ số tương quan âm cho thấy một biến giảm khi biến kia tăng; hệ số tương quan dương cho biết hai biến tăng cùng nhau và hệ số tương quan bằng 0 cho thấy không có mối quan hệ tuyến tính giữa hai biến (Hình B8). Người ta phải luôn nhớ rằng mối tương quan không có nghĩa là quan hệ nhân quả. Hai biến có thể liên quan chặt chẽ với nhau mà không gây ra biến kia. Ví dụ, số lượng lỗ sâu răng trong miệng của trẻ có mối tương quan thuận với kích thước bàn chân của chúng. Rõ ràng sâu răng không thúc đẩy sự phát triển của bàn chân; sự phát triển của bàn chân cũng không gây sâu răng. Thay vào đó, mối tương quan tồn tại vì cả hai đại lượng đều có xu hướng tăng theo độ tuổi. Theo trực giác, đường thẳng theo dõi cụm điểm trên biểu đồ phân tán cho chúng ta biết điều gì đó về mối quan hệ điển hình giữa hai biến. Tuy nhiên, các nhà thống kê không chỉ đơn giản quan sát dữ liệu và vẽ một đường bằng tay. Họ thường sử dụng một phương pháp gọi là hồi quy tuyến tính bình phương nhỏ nhất để khớp một đường thẳng với dữ liệu (phương trình 4 trong Hình B6). Phương pháp này tính toán đường giúp giảm thiểu khoảng cách dọc tổng thể giữa các điểm trong biểu đồ phân tán và chính đường đó. Những khoảng cách này được gọi là phần dư (Hình B9). Hai tham số Trọng lượng (g) B9 Hồi quy tuyến tính Ước tính mối quan hệ điển hình giữa hai biến Đường hồi quy bình phương nhỏ nhất tuyến tính đối với trọng lượng và chiều dài của Abramis brama (được đo từ mũi đến cuối đuôi). Đường hồi quy (đường màu xanh) được cho bởi phương trình Y = 26,1 + 0,02X. Đó là đường cực tiểu hóa tổng bình phương của phần dư (đường màu đỏ). mô tả đường hồi quy: b0 (điểm giao nhau của đường thẳng hoặc giá trị kỳ vọng của biến Y khi X = 0) và b1 (độ dốc của đường thẳng,hoặc giá trị của Y dự kiến sẽ thay đổi bao nhiêu khi giá trị của X thay đổi). Bước 5: Thống kê suy luận Phân tích dữ liệu thường đạt đến đỉnh điểm với suy luận thống kê - một nỗ lực để đưa ra kết luận chung về hệ thống đang được điều tra. Như được mô tả trong Hình Bl, lý do chính khiến chúng tôi thu thập dữ liệu là để hiểu rõ hơn về hệ thống lớn hơn nơi dữ liệu được thu thập. Khi chúng tôi thử nghiệm một loại thuốc điều trị ung thư não u nguyên bào tủy mới trên mười bệnh nhân, chúng tôi không chỉ muốn biết số phận của mười người đó; đúng hơn, chúng tôi hy vọng có thể dự đoán được hiệu quả của nó trên nhóm bệnh nhân u trung thất lớn hơn nhiều. GIẢ THUYẾT THỐNG KÊ Khi phải suy luận điều gì đó về thế giới thực từ dữ liệu của mình, chúng ta thường có câu hỏi "Có hay không" câu hỏi trong đầu. Ví dụ, chúng tôi muốn biết liệu hiện tượng nóng lên toàn cầu có ảnh hưởng đến đa dạng sinh học hay không; kích thước ổ của nhện có tăng theo kích thước cơ thể hay không; hoặc liệu nitơ trong đất có làm tăng sự phát triển của một loài thực vật cụ thể hay không. Trước khi đưa ra những suy luận thống kê từ dữ liệu, chúng ta phải chính thức hóa câu hỏi "Có hay không" câu hỏi thành một

cặp giả thuyết đối lập - một giả thuyết không (ký hiệu là H0) và một giả thuyết thay thế (ký hiệu là HA). Giả thuyết thay thế là "Liệu" — nó được xây dựng để mô tả tác động mà chúng tôi mong đợi dữ liệu của mình hỗ trợ; giả thuyết không là "hoặc không" - nó được xây dựng để thể hiện sự vắng mặt của hiệu ứng. Nói cách khác, chúng ta thường tiến hành thử nghiệm nhằm chứng minh điều gì đó mới (giả thuyết thay thế) và từ đó bác bỏ ý kiến cho rằng điều đó không xảy ra (giả thuyết không). Ví dụ, giả sử chúng ta muốn biết liệu một loại vắc xin mới có hiệu quả hơn vắc xin hiện có ở một thời điểm nào đó hay không.chúng ta phải chính thức hóa câu hỏi "Có hay không" câu hỏi thành một cặp giả thuyết đối lập - một giả thuyết không (ký hiệu là H0) và một giả thuyết thay thế (ký hiệu là HA). Giả thuyết thay thế là "Liệu" — nó được xây dựng để mô tả tác động mà chúng tôi mong đợi dữ liệu của mình hỗ trợ; giả thuyết không là "hoặc không" - nó được xây dựng để thể hiện sự vắng mặt của hiệu ứng. Nói cách khác, chúng ta thường tiến hành thử nghiệm nhằm chứng minh điều gì đó mới (giả thuyết thay thế) và từ đó bác bỏ ý kiến cho rằng điều đó không xảy ra (giả thuyết không). Ví dụ, giả sử chúng ta muốn biết liệu một loại vắc xin mới có hiệu quả hơn vắc xin hiện có ở một thời điểm nào đó hay không.chúng ta phải chính thức hóa câu hỏi "Có hay không" câu hỏi thành một cặp giả thuyết đối lập - một giả thuyết không (ký hiệu là H0) và một giả thuyết thay thế (ký hiệu là HA). Giả thuyết thay thế là "Liệu" — nó được xây dựng để mô tả tác động mà chúng tôi mong đợi dữ liệu của mình hỗ trợ; giả thuyết không là "hoặc không" - nó được xây dựng để thể hiện sự vắng mặt của hiệu ứng. Nói cách khác, chúng ta thường tiến hành thử nghiệm nhằm chứng minh điều gì đó mới (giả thuyết thay thế) và từ đó bác bỏ ý kiến cho rằng điều đó không xảy ra (giả thuyết không). Ví dụ, giả sử chúng ta muốn biết liệu một loại vắc xin mới có hiệu quả hơn vắc xin hiện có ở một thời điểm nào đó hay không.

1260 PHỤ LỤC B Thống kê Tiêm vắc xin phòng cúm cho trẻ em. Giả thuyết của chúng tôi sẽ như sau: H0: Vắc xin mới không hiệu quả hơn vắc xin cũ. Hà: Vắc xin mới hiệu quả hơn vắc xin cũ. Nếu muốn biết liệu bức xạ có làm tăng tỷ lệ đột biến ở vi khuẩn Escherichia coli hay không, chúng ta sẽ đặt ra các giả thuyết sau: H0: Bức xạ không làm tăng tỷ lệ đột biến của E. coli. Ha : Bức xạ làm tăng tỷ lệ đột biến của E. coli. Gánh nặng thống kê của bằng chứng Trong hệ thống tư pháp Hoa Kỳ, mọi người đều vô tội cho đến khi được chứng minh là có tội. Trong thống kê, thế giới là vô giá trị cho đến khi có sự thay thế được chứng minh. Thống kê đòi hỏi bằng chứng thuyết phục ủng hộ giả thuyết thay thế trước khi bác bỏ giả thuyết không. Nói cách khác, các nhà khoa học ủng hộ những ý tưởng hiện có và chống lại việc áp dụng những ý tưởng mới cho đến khi có bằng chứng thuyết phục cho thấy điều ngược lại. Điều này dựa trên một triết lý rằng việc chấp nhận những tuyên bố mới khi chúng sai còn tệ hơn là bỏ lỡ việc khám phá một số sự thật có thật về thế giới. Khi thử nghiệm một loại vắc xin cúm mới, trách nhiệm chứng minh vắc xin mới đó là gì. Giả sử chúng ta tiêm vắc xin mới cho ba trẻ (Nhóm A), ba trẻ bằng vắc xin cũ (Nhóm B) và để lại ba trẻ không được tiêm chủng (Nhóm C). Nếu không có trẻ nhóm A, một trẻ nhóm B và một trẻ nhóm C bị nhiễm bệnh, liệu chúng ta có đủ bằng chứng để kết luận rằng vắc xin mới ưu việt hơn vắc xin cũ? Không, chúng tôi sẽ không làm vậy. Nếu nghiên cứu được mở rộng và có 2 trong số 100 trẻ thuộc nhóm A, 7 trong số 100 trẻ thuộc nhóm B và 22 trong số 100 trẻ thuộc nhóm C bị nhiễm bệnh, liệu chúng ta có đủ bằng chứng để chọn loại vắc xin mới? Có lẽ vậy, nhưng chúng ta cần sử dụng số liệu thống kê để chắc chắn. Đây là gánh nặng chứng minh truyền thống trong sinh học và khoa học nói chung. Kết quả là, các nhà khoa học có nhiều khả năng bỏ lỡ việc khám phá điều gì đó mới (và đúng) về thế giới hơn là thực hiện một khám phá sai lầm. Trong những năm gần đây, các nhà khoa học đã bắt đầu đặt câu hỏi về cách tiếp cận này và phát triển một phương pháp thống kê thay thế, được gọi là suy luận Bayes, giúp dễ dàng ủng hộ các giả thuyết mới. Trong phần mở đầu này, chúng ta chỉ thảo luận về các phương pháp thống kê truyền thống, thường được gọi là thống kê thường xuyên. Thế giới thực Giả thuyết không đúng (không nhiều nữ hơn) Giả thuyết không sai (nhiều nữ hơn) Giả thuyết không đúng (không nhiều nữ hơn) V Lỗi loại 2 (âm tính giả) Giả thuyết không sai (nhiều nữ hơn) Lỗi loại 1 (dương tính giả) v B10 Hai loại lỗi Kết quả có thể xảy ra của một bài kiểm tra thống kê. Suy luận thống kê có thể dẫn đến kết luận đúng và sai về tổng thể quan tâm. ĐẾN KẾT LUẬN SAI Có hai cách mà một bài kiểm tra thống kê có thể sai (Hình B10). Chúng ta có thể bác bỏ giả thuyết không khi nó thực sự đúng (lỗi loại I) hoặc chúng ta có thể chấp nhận giả thuyết không khi nó thực sự sai (lỗi loại II).Những loại lỗi này tương tự như dương tính giả và âm tính giả trong xét nghiệm y tế. Nếu chúng ta bác bỏ giả thuyết không một cách nhầm lẫn khi nó thực sự đúng thì chúng ta xác nhận sai giả thuyết sai. Nếu chúng ta không thể bác bỏ giả thuyết không khi nó thực sự sai thì

chúng ta không nhận ra được một sự thật chưa được khám phá. Giả sử chúng ta muốn biết liệu có nhiều nữ hơn nam trong dân số 10.000 cá thể hay không. Để xác định thành phần của quần thể, chúng tôi chọn ngẫu nhiên 20 cá thể và ghi lại giới tính của họ. Giả thuyết khống của chúng tôi là không có nhiều nữ hơn nam; và giả thuyết thay thế của chúng tôi là có. Các tình huống sau đây minh họa những sai lầm có thể xảy ra mà chúng ta có thể mắc phải: • Tình huống 1: Dân số thực tế có 40% nữ và 60% nam. Mặc dù mẫu ngẫu nhiên gồm 20 người của chúng tôi có thể chủ yếu là nam giới, nhưng chắc chắn có khả năng là, do tình cờ, chúng tôi sẽ chọn nhiều nữ hơn nam. Nếu điều này xảy ra và chúng ta bác bỏ giả thuyết không một cách nhầm lẫn (rằng không có nhiều nữ hơn nam), thì chúng ta mắc phải lỗi Loại I. ™ Kịch bản 2: Dân số thực tế có 60% nữ và 40% nam. Nếu tình cờ, chúng ta thu được đa số nam giới trong mẫu của mình và do đó không bác bỏ được giả thuyết khống, thì chúng ta đã phạm sai lầm Loại II. May mắn thay, số liệu thống kê đã được phát triển một cách chính xác để tránh những loại sai sót này và cho chúng ta biết về độ tin cậy của các kết luận của chúng ta. Các phương pháp này dựa trên việc tính toán xác suất của các kết quả có thể xảy ra khác nhau. Mặc dù bạn có thể đã nghe hoặc thậm chí đã sử dụng từ "khả năng thăm dò" trong nhiều trường hợp, điều quan trọng là bạn phải hiểu ý nghĩa toán học của nó. Xác suất là một đại lượng bằng số biểu thị khả năng xảy ra một sự kiện nào đó. Nó nằm trong khoảng từ 0 đến 1; số 0 có nghĩa là không có khả năng xảy ra sự kiện và một có nghĩa là sự kiện đó chắc chắn sẽ xảy ra. Điều này chỉ có ý nghĩa nếu có yếu tố may rủi, nghĩa là nếu có khả năng thì sự kiện sẽ xảy ra và cũng có khả năng là nó sẽ không xảy ra. Ví dụ: khi chúng ta tung một đồng xu công bằng, nó sẽ rơi vào mặt ngửa với xác suất 0,5 và rơi ra mặt sấp với xác suất 0,5. Khi chúng ta chọn ngẫu nhiên các cá thể từ một quần thể có 60% nữ và 40% nam, chúng ta sẽ gặp một con cái với xác suất 0,6 và một con đực có xác suất 0,4. Xác suất đóng một vai trò rất quan trọng trong thống kê. Để rút ra kết luận về thế giới thực (dân số) từ mẫu của chúng tôi, trước tiên chúng tôi tính xác suất lấy được mẫu nếu giả thuyết khống là đúng. Cụ thể, suy luận thống kê dựa trên việc trả lời câu hỏi sau: Giả sử giả thuyết không là đúng. Xác suất để một mẫu ngẫu nhiên ngẫu nhiên khác với giả thuyết không cũng như mẫu của chúng ta khác với giả thuyết không là bao nhiêu? Nếu mẫu của chúng tôi rất khó có khả năng xảy ra theo giả thuyết không, thì chúng tôi sẽ loại trừ nó và ủng hộ giả thuyết thay thế của chúng tôi. Nếu như,

PHỤ LỤC B Thống kê Primer 1261 thay vào đó, mẫu của chúng tôi có xác suất hợp lý xảy ra theo giả thuyết không, sau đó chúng tôi kết luận rằng dữ liệu của chúng tôi phù hợp với giả thuyết không và chúng tôi không bác bỏ nó. Quay trở lại ví dụ về tỷ số giới tính, chúng ta xem xét hai kịch bản mới: • Kịch bản 3: Giả sử chúng ta muốn suy ra liệu nữ giới có chiếm đa số trong dân số hay không (giả thuyết thay thế của chúng ta) dựa trên một mẫu ngẫu nhiên gồm 12 nữ và 8 nam . Chúng tôi sẽ tính xác suất để một mẫu ngẫu nhiên gồm 20 người bao gồm ít nhất 12 nữ với giả định rằng dân số trên thực tế có tỷ lệ giới tính là 50:50 (giả thuyết khống của chúng tôi). Xác suất này là 0,13, quá cao để loại trừ giả thuyết không. • Kịch bản 4: Giả sử bây giờ mẫu của chúng ta có 17 nữ và 3 nam. Nếu dân số của chúng ta thực sự được chia đều thì mẫu này ít có khả năng xảy ra hơn mẫu trong kịch bản 3. Xác suất của một mẫu cực đoan như vậy là 0,0002 và sẽ khiến chúng ta loại trừ giả thuyết khống và kết luận rằng có nhiều nữ hơn nam giới. Điều này phù hợp với trực giác của chúng tôi. Khi chọn ngẫu nhiên 20 người từ một quần thể được chia đều, chúng ta sẽ ngạc nhiên nếu hầu hết họ đều là nữ, nhưng sẽ không ngạc nhiên chút nào nếu kết quả có nhiều nữ hơn nam (hoặc nhiều nam hơn nữ một vài) . Chính xác thì chúng ta cần bao nhiêu phụ nữ trong mẫu của mình trước khi có thể tự tin suy luận rằng họ chiếm phần lớn dân số? Và chúng ta tự tin đến mức nào khi đi đến kết luận đó? Thống kê cho phép chúng ta trả lời những câu hỏi này một cách chính xác. Ý NGHĨA THỐNG KÊ: TRÁNH CÁC KẾT QUẢ TÍCH CỰC SAI Bất cứ khi nào kiểm tra các giả thuyết, chúng ta tính toán xác suất vừa được thảo luận và coi giá trị này là giá trị P của phép kiểm tra của chúng ta. Cụ thể, giá trị P là xác suất nhận được dữ liệu cực đoan như dữ liệu của chúng tôi (chỉ là tình cờ) nếu giả thuyết khống trên thực tế là đúng. Nói cách khác, có khả năng chỉ riêng cơ hội thôi cũng sẽ tạo ra dữ liệu khác với giả thuyết không cũng như dữ liệu của chúng ta khác với giả thuyết không. Cách chúng tôi đo lường sự khác biệt giữa dữ liệu của chúng tôi và giả thuyết không phụ thuộc vào loại dữ liệu trong mẫu của chúng tôi (phân loại hoặc định lượng) và bản chất của giả thuyết không (khẳng định về tỷ lệ, biến đơn, nhiều biến, sự khác biệt giữa các biến, mối tương quan giữa các biến, v.v.). Đối với nhiều thử nghiệm thống kê, giá trị P có thể được tính toán bằng toán học. Một lựa chọn là định lượng mức độ dữ liệu khác với giả thuyết không và sau đó sử dụng các bảng tra cứu (có sẵn trong hầu hết các sách giáo khoa

thống kê hoặc trên internet) để tìm xác suất rằng chỉ riêng cơ hội thôi cũng đã tạo ra sự khác biệt ở mức độ đó. Tuy nhiên, hầu hết các nhà khoa học tìm thấy giá trị P chủ yếu bằng cách sử dụng phần mềm thống kê thay vì tính toán bằng tay kết hợp với bảng tra cứu. Bất kể công nghệ là gì,Các bước quan trọng nhất của phân tích thống kê vẫn được giao cho nhà nghiên cứu: xây dựng các giả thuyết không và giả thuyết thay thế thích hợp, chọn thử nghiệm thống kê chính xác và đưa ra kết luận chính xác. Sau khi tính giá trị P từ dữ liệu của mình, chúng tôi phải quyết định xem liệu nó có đủ nhỏ để kết luận rằng dữ liệu của chúng tôi không nhất quán với giả thuyết khống hay không. Điều này được quyết định bằng cách so sánh giá trị P với một ngưỡng gọi là mức ý nghĩa, thường được chọn ngay cả trước khi thực hiện bất kỳ phép tính nào. Chúng tôi chỉ bác bỏ giả thuyết không khi giá trị P nhỏ hơn hoặc bằng mức ý nghĩa, ký hiệu là a. Điều này đảm bảo rằng, nếu giả thuyết không là đúng thì nhiều nhất chúng ta có xác suất vô tình bác bỏ nó. Do đó, giá trị của a càng thấp thì bạn càng ít có khả năng mắc lỗi Loại I (ô phía dưới bên trái của Hình B10). Mức ý nghĩa được sử dụng phổ biến nhất là a = 0,05, giới hạn xác suất xảy ra lỗi Loại I ở mức 5%. Nếu thử nghiệm thống kê của chúng tôi mang lại giá trị P nhỏ hơn mức ý nghĩa a thì chúng tôi kết luận rằng tác động được mô tả bởi giả thuyết thay thế của chúng tôi có ý nghĩa thống kê ở mức a và chúng tôi bác bỏ giả thuyết khống. Nếu giá trị P của chúng tôi lớn hơn a thì chúng tôi kết luận rằng chúng tôi không thể bác bỏ giả thuyết khống. Trong trường hợp này, chúng tôi thực sự không bác bỏ giả thuyết thay thế, thay vào đó chúng tôi kết luận rằng chúng tôi chưa có đủ bằng chứng để hỗ trợ nó. SỨC MẠNH: TRÁNH PHIẾU TIÊU CỰC SAI Sức mạnh của kiểm tra thống kê là xác suất chúng ta sẽ bác bỏ chính xác giả thuyết không khi nó sai (ô phía dưới bên phải của Hình B10). Do đó, sức mạnh của bài kiểm tra càng cao thì chúng ta càng ít có khả năng mắc lỗi Loại II (ô phía trên bên phải của Hình B10). Sức mạnh của bài kiểm tra có thể được tính toán và những tính toán như vậy có thể được sử dụng để cải thiện phương pháp của bạn. Nói chung, có thể thực hiện một số bước để tăng cường độ và do đó tránh được kết quả âm tính giả: • Giảm mức ý nghĩa, a. Giá trị của a càng cao thì càng khó bác bỏ giả thuyết không, ngay cả khi nó thực sự sai. € Tăng kích thước mẫu. Càng có nhiều dữ liệu thì càng có nhiều khả năng tìm thấy bằng chứng chống lại giả thuyết không, nếu nó thực sự sai. ™ Giảm sự biến thiên trong mẫu. Càng có nhiều biến thể trong mẫu thì càng khó nhận ra tác động rõ ràng (giả thuyết thay thế) khi nó thực sự tồn tại. Bạn nên thiết kế thử nghiệm của mình để giảm bất kỳ sự thay đổi nào có thể che khuất mô hình mà bạn muốn phát hiện. Ví dụ, khả năng trẻ mắc bệnh cúm có thể khác nhau tùy thuộc vào việc trẻ sống trong môi trường đông đúc (ví dụ: thành thị) hay môi trường ít đông đúc hơn (ví dụ: nông thôn). Để giảm bớt sự thay đổi, một nhà khoa học có thể chọn chỉ thử nghiệm một loại vắc xin cúm mới trên trẻ em ở môi trường này hay môi trường khác. Sau khi bạn đã giảm thiểu sự thay đổi không liên quan như vậy,bạn có thể sử dụng các phép tính công suất để chọn sự kết hợp phù hợp giữa a và cỡ mẫu nhằm giảm rủi ro mắc lỗi Loại I và Loại II xuống mức mong muốn. Có sự cân bằng giữa lỗi Loại I và Lỗi Loại II: Khi tăng lên, nguy cơ mắc lỗi Loại I sẽ giảm nhưng nguy cơ mắc lỗi Loại II sẽ tăng lên. Như đã thảo luận ở trên, các nhà khoa học có xu hướng quan tâm đến sai sót Loại I hơn là sai sót Loại II. Nghĩa là, họ tin rằng việc tin nhầm vào một giả thuyết sai còn tệ hơn là không thực hiện được một khám phá mới. Vì vậy, họ thích sử dụng các giá trị thấp của a. Tuy nhiên, có nhiều tình huống thực tế trong đó việc mắc lỗi Loại II sẽ tệ hơn lỗi Loại I. Ví dụ, giả sử một loại thuốc cảm lạnh mới được

1262 PHỤ LỤC B Thống kê Primer đang được thử nghiệm về các tác dụng phụ nguy hiểm (đe dọa tính mạng). Giả thuyết khống là không có tác dụng phụ như vậy. Lỗi Loại II có thể khiến các cơ quan quản lý phê duyệt một loại thuốc có hại có thể gây tử vong cho con người. Ngược lại, lỗi Loại I chỉ đơn giản có nghĩa là bớt đi một loại thuốc trị cảm lạnh trong số rất nhiều loại thuốc đã có sẵn trên kệ thuốc. Trong những trường hợp như vậy, các nhà hoạch định chính sách sẽ thực hiện các bước để tránh sai sót Loại II, ngay cả khi làm như vậy, họ sẽ làm tăng nguy cơ xảy ra sai sót Loại I. SUY NGHĨ THỐNG KÊ VỚI DỮ LIỆU ĐỊNH LƯỢNG Có nhiều dạng suy luận thống kê cho dữ liệu định lượng. Khi đo một biến định lượng duy nhất, như cân nặng khi sinh của cừu, nồng độ canxi trong máu của phụ nữ mang thai hoặc tỷ lệ di cư của các loài chim, chúng ta thường muốn suy ra giá trị trung bình của quần thể mà chúng ta đã lấy mẫu. Tuy nhiên, giá trị trung bình của mẫu được chọn ngẫu nhiên không nhất thiết phải giống hoặc thậm chí gần với giá trị trung bình của tổng thể. Giả sử chúng ta muốn biết trọng lượng trung bình của những con cừu sơ sinh ở một trang trại cụ thể. Tình cờ, chúng ta có thể kết thúc với một mẫu ngẫu nhiên bao gồm quá nhiều con cừu nhẹ cân và do đó, trung

bình mẫu nhỏ hơn trung bình tổng thể trong quần thể. Để suy ra giá trị trung bình của tổng thể từ dữ liệu mẫu, chúng ta có thể tính khoảng tin cậy cho giá trị trung bình. Đây là một phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào giá trị trung bình của mẫu và có khả năng bao gồm giá trị trung bình của tổng thể. Ví dụ, dựa trên mẫu của 34 quả cân Abramis brama từ Hồ Laengelmavesi (xem Bảng B2; Hình B4), khoảng tin cậy 95% cho trọng lượng trung bình nằm trong khoảng từ 554 gam đến 698 gam. Trọng lượng trung bình thực sự của loài cá này có khả năng, nhưng không được đảm bảo, nằm trong phạm vi này. CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU B11 Thet-Test T-test là gì? Đây là một phương pháp tiêu chuẩn để đánh giá liệu phương tiện của hai nhóm có khác nhau về mặt thống kê hay không. Bước 1: Nêu các giả thuyết không và giả thuyết thay thế: Hq: Hai quần thể có giá trị trung bình như nhau. Hà: Hai quần thể có phương tiện khác nhau. Bước 2: Chọn mức ý nghĩa a để hạn chế rủi ro xảy ra lỗi Loại 1. Bước 3: Tính thống kê kiểm định: ts = Ký hiệu: y2 là trung bình mẫu; s^nd s2 là độ lệch chuẩn mẫu; và n1 và n2 là cỡ mẫu. Bước 4: Sử dụng thống kê kiểm tra để đánh giá xem dữ liệu có phù hợp với giả thuyết khống hay không: Tính giá trị P (P) bằng phần mềm thống kê hoặc bằng tay bằng bảng thống kê. Bước 5: Rút ra kết luận từ kiểm định: Nếu P < a, sau đó bác bỏ HQ và kết luận rằng sự phân bổ dân số là khác nhau đáng kể. Nếu P > a, thì chúng ta không có đủ bằng chứng để kết luận rằng các phương tiện khác nhau. Các nhà sinh học thường muốn so sánh các giá trị trung bình của hai hoặc nhiều nhóm; ví dụ, trọng lượng cừu sơ sinh ở một số trang trại khác nhau, nồng độ canxi ở phụ nữ trong giai đoạn đầu và cuối của thai kỳ,hoặc tỷ lệ di cư của các loài chim khác nhau. Dựa trên giá trị trung bình và độ lệch chuẩn được tính toán cho từng mẫu, họ suy ra liệu giá trị trung bình trong các quần thể khác nhau có khác nhau về mặt thống kê hay không. Có một số phương pháp thống kê cho việc này và phương pháp đúng phụ thuộc vào số lượng nhóm, thiết kế thử nghiệm và bản chất của dữ liệu. Hình B1 1 mô tả các bước của phép thử t, một phương pháp đơn giản để so sánh giá trị trung bình ở hai nhóm khác nhau. Để minh họa, chúng ta có thể áp dụng phép thử f cho dữ liệu Hồ Laengelmavesi để đánh giá xem hai loài cá Abramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau đáng kể hay không. Chúng tôi bắt đầu bằng cách nêu các giả thuyết của mình và chọn mức ý nghĩa: H0: Abramis brama và Leusiscus idus có cùng trọng số trung bình. Ha : Abramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau. a = 0,05 Thống kê kiểm tra được tính toán bằng cách sử dụng phương tiện, độ lệch chuẩn và kích thước của hai mẫu: t=626-531 20 7Z 34 310 0,724 Chúng ta có thể sử dụng phần mềm thống kê hoặc một trong các trang thống kê miễn phí trên internet để tìm Giá trị P cho kết quả này là P = 0,497. Vì P lớn hơn a đáng kể nên chúng tôi không thể bác bỏ giả thuyết không và kết luận rằng nghiên cứu của chúng tôi không cung cấp bằng chứng cho thấy hai loài có trọng lượng trung bình khác nhau. Bạn có thể muốn tham khảo sách giáo khoa thống kê giới thiệu để tìm hiểu thêm về khoảng tin cậy, bài kiểm tra f và các bài kiểm tra thống kê cơ bản khác. SUY NGHĨ THỐNG KÊ VỚI DỮ LIỆU PHÂN LOẠI Với dữ liệu phân loại, chúng ta thường mong muốn suy ra sự phân bố của các danh mục khác nhau trong tổng thể mà mẫu của chúng ta được lấy ra. Trong trường hợp đơn giản nhất, chúng ta có một biến phân loại duy nhất có hai hoặc nhiều danh mục. Nếu chỉ có hai loại, chúng ta có thể xây dựng khoảng tin cậy cho tỷ lệ dân số thuộc một trong hai loại. Đây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bố của các loại khác nhau trong tổng thể có nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng vàvà phương pháp đúng phụ thuộc vào số lượng nhóm, thiết kế thử nghiệm và bản chất của dữ liệu. Hình B1 1 mô tả các bước của phép thử t, một phương pháp đơn giản để so sánh giá trị trung bình ở hai nhóm khác nhau. Để minh họa, chúng ta có thể áp dụng phép thử f cho dữ liệu Hồ Laengelmavesi để đánh giá xem hai loài cá Abramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau đáng kể hay không. Chúng tôi bắt đầu bằng cách nêu các giả thuyết của mình và chọn mức ý nghĩa: H0: Abramis brama và Leusiscus idus có cùng trọng số trung bình. Ha : Abramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau. a = 0,05 Thống kê kiểm tra được tính toán bằng cách sử dụng phương tiện, độ lệch chuẩn và kích thước của hai mẫu: t=626-531 20 7Z 34 310 0,724 Chúng ta có thể sử dụng phần mềm thống kê hoặc một trong các trang thống kê miễn phí trên internet để tìm Giá trị P cho kết quả này là P =

0,497. Vì P lớn hơn a đáng kể nên chúng tôi không thể bác bỏ giả thuyết không và kết luận rằng nghiên cứu của chúng tôi không cung cấp bằng chứng cho thấy hai loài có trọng lượng trung bình khác nhau. Bạn có thể muốn tham khảo sách giáo khoa thống kê giới thiệu để tìm hiểu thêm về khoảng tin cậy, bài kiểm tra f và các bài kiểm tra thống kê cơ bản khác. SUY NGHĨ THỐNG KÊ VỚI DỮ LIỆU PHÂN LOẠI Với dữ liệu phân loại, chúng ta thường mong muốn suy ra sự phân bổ của các danh mục khác nhau trong tổng thể mà mẫu của chúng ta được lấy ra. Trong trường hợp đơn giản nhất, chúng ta có một biến phân loại duy nhất có hai hoặc nhiều danh mục. Nếu chỉ có hai loại, chúng ta có thể xây dựng khoảng tin cậy cho tỷ lệ dân số thuộc một trong hai loại. Đây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có từ ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bổ của các loại khác nhau trong tổng thể có nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng vàvà phương pháp đúng phụ thuộc vào số lượng nhóm, thiết kế thử nghiệm và bản chất của dữ liệu. Hình B1 1 mô tả các bước của phép thử t, một phương pháp đơn giản để so sánh giá trị trung bình ở hai nhóm khác nhau. Để minh họa, chúng ta có thể áp dụng phép thử f cho dữ liệu Hồ Laengelmavesi để đánh giá xem hai loài cá Abramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau đáng kể hay không. Chúng tôi bắt đầu bằng cách nêu các giả thuyết của mình và chọn mức ý nghĩa: H0: Abramis brama và Leusiscus idus có cùng trọng số trung bình. Ha : Abramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau. a = 0,05 Thống kê kiểm tra được tính toán bằng cách sử dụng phương tiện, độ lệch chuẩn và kích thước của hai mẫu: t=626-531 20 7Z 34 310 0,724 Chúng ta có thể sử dụng phần mềm thống kê hoặc một trong các trang thống kê miễn phí trên internet để tìm Giá trị P cho kết quả này là P = 0,497. Vì P lớn hơn a đáng kể nên chúng tôi không thể bác bỏ giả thuyết không và kết luận rằng nghiên cứu của chúng tôi không cung cấp bằng chứng cho thấy hai loài có trọng lượng trung bình khác nhau. Bạn có thể muốn tham khảo sách giáo khoa thống kê giới thiệu để tìm hiểu thêm về khoảng tin cậy, bài kiểm tra f và các bài kiểm tra thống kê cơ bản khác. SUY NGHĨ THỐNG KÊ VỚI DỮ LIỆU PHÂN LOẠI Với dữ liệu phân loại, chúng ta thường mong muốn suy ra sự phân bổ của các danh mục khác nhau trong tổng thể mà mẫu của chúng ta được lấy ra. Trong trường hợp đơn giản nhất, chúng ta có một biến phân loại duy nhất có hai hoặc nhiều danh mục. Nếu chỉ có hai loại, chúng ta có thể xây dựng khoảng tin cậy cho tỷ lệ dân số thuộc một trong hai loại. Đây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có từ ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bổ của các loại khác nhau trong tổng thể có nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng vàAbramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau. a = 0,05 Thống kê kiểm tra được tính toán bằng cách sử dụng phương tiện, độ lệch chuẩn và kích thước của hai mẫu: t=626-531 20 7Z 34 310 0,724 Chúng ta có thể sử dụng phần mềm thống kê hoặc một trong các trang thống kê miễn phí trên internet để tìm Giá trị P cho kết quả này là P = 0,497. Vì P lớn hơn a đáng kể nên chúng tôi không thể bác bỏ giả thuyết không và kết luận rằng nghiên cứu của chúng tôi không cung cấp bằng chứng cho thấy hai loài có trọng lượng trung bình khác nhau. Bạn có thể muốn tham khảo sách giáo khoa thống kê giới thiệu để tìm hiểu thêm về khoảng tin cậy, bài kiểm tra f và các bài kiểm tra thống kê cơ bản khác. SUY NGHĨ THỐNG KÊ VỚI DỮ LIỆU PHÂN LOẠI Với dữ liệu phân loại, chúng ta thường mong muốn suy ra sự phân bổ của các danh mục khác nhau trong tổng thể mà mẫu của chúng ta được lấy ra. Trong trường hợp đơn giản nhất, chúng ta có một biến phân loại duy nhất có hai hoặc nhiều danh mục. Nếu chỉ có hai loại, chúng ta có thể xây dựng khoảng tin cậy cho tỷ lệ dân số thuộc một trong hai loại. Đây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có từ ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bổ của các loại khác nhau trong tổng thể có

nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng vàAbramis brama và Leusiscus idus có trọng lượng trung bình khác nhau. a = 0,05 Thống kê kiểm tra được tính toán bằng cách sử dụng phương tiện, độ lệch chuẩn và kích thước của hai mẫu: t=626-531 20 7Z 34 310 0,724 Chúng ta có thể sử dụng phần mềm thống kê hoặc một trong các trang thống kê miễn phí trên internet để tìm Giá trị P cho kết quả này là P = 0,497. Vì P lớn hơn a đáng kể nên chúng tôi không thể bác bỏ giả thuyết không và kết luận rằng nghiên cứu của chúng tôi không cung cấp bằng chứng cho thấy hai loài có trọng lượng trung bình khác nhau. Bạn có thể muốn tham khảo sách giáo khoa thống kê giới thiệu để tìm hiểu thêm về khoảng tin cậy, bài kiểm tra f và các bài kiểm tra thống kê cơ bản khác. SUY NGHĨ THỐNG KÊ VỚI DỮ LIỆU PHÂN LOẠI Với dữ liệu phân loại, chúng ta thường mong muốn suy ra sự phân bổ của các danh mục khác nhau trong tổng thể mà mẫu của chúng ta được lấy ra. Trong trường hợp đơn giản nhất, chúng ta có một biến phân loại duy nhất có hai hoặc nhiều danh mục. Nếu chỉ có hai loại, chúng ta có thể xây dựng khoảng tin cậy cho tỷ lệ dân số thuộc một trong hai loại. Đây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có từ ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bổ của các loại khác nhau trong tổng thể có nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng vàĐây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có từ ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bổ của các loại khác nhau trong tổng thể có nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng vàĐây là phạm vi giá trị có nguồn gốc thống kê tập trung vào tỷ lệ mẫu và có khả năng bao gồm tỷ lệ tổng thể. Nếu có từ ba loại trở lên, chúng ta có thể sử dụng phép kiểm tra mức độ phù hợp chi bình phương để xác định xem liệu sự phân bổ của các loại khác nhau trong tổng thể có nhất quán với một phân phối cụ thể hay không. Hình B1 2 phác thảo các bước của bài kiểm tra chi bình phương về mức độ tốt-offit. Ví dụ, hãy xem xét dữ liệu được mô tả trong Bảng B1. Nhiều loài thực vật có hệ thống di truyền Mendel đơn giản, trong đó cây bố mẹ tạo ra con cháu có ba màu hoa khác nhau với tỷ lệ 2:1:1. Tuy nhiên, một nhà thực vật học tin rằng những cây trạng nguyên đặc biệt này có một hệ thống di truyền khác không tạo ra tỷ lệ 2:1:1 của màu đỏ, hồng và

PHỤ LỤC B Thống kê Primer 1263 CÔNG CỤ NGHIÊN CỨU B12 Kiểm tra mức độ phù hợp Chi-Square Kiểm tra mức độ phù hợp chi-square là gì? Đây là một phương pháp tiêu chuẩn để đánh giá liệu một mẫu có đến từ một quần thể có phân bố cụ thể hay không. Bước 1: Nêu các giả thuyết không và giả thuyết thay thế: Hq: Tổng thể có phân bố xác định. Ha: Dân số không có sự phân bố xác định. Bước 2: Chọn mức ý nghĩa a để hạn chế rủi ro xảy ra lỗi Loại 1. Bước 3: Xác định tần suất quan sát được và tần suất dự kiến cho từng loại: Tần suất quan sát được của một loại chỉ đơn giản là số lượng quan sát trong mẫu thuộc loại đó. Tần suất dự kiến của một danh mục là xác suất của danh mục được chỉ định trong HQ nhân với cỡ mẫu tổng thể. ^/2_ ^ (O,- -EfJ2 Bước 4: Tính thống kê kiểm định: X – y] ~ S â€¢ i E ' 1=1 1 Ký hiệu: C là tổng số hạng mục, Oj là tần suất quan sát của loại i và E1 là tần suất dự kiến của loại / Bước 5: Sử dụng thống kê kiểm định để đánh giá xem dữ liệu có phù hợp với giả thuyết không hay không: Tính giá trị P (P) bằng phần mềm thống kê hoặc bằng Bước 6: Rút ra kết luận từ kiểm định: Nếu P < a thì bác bỏ HQ và kết luận rằng phân bố của quần thể khác biệt đáng kể so với phân bố do HQ chỉ định. Nếu P > a thì không có đủ bằng chứng để kết luận rằng quần thể có sự phân bố khác nhau. Chúng tôi tìm thấy giá trị P cho kết quả này là P = 0,0343 bằng phần mềm

thống kê. Vì P nhỏ hơn a nên chúng tôi bác bỏ giả thuyết khống và kết luận rằng nhà thực vật học đúng: Các kiểu màu sắc thực vật không thể được giải thích bằng mô hình di truyền Mendel đơn giản đang được xem xét. Phần giới thiệu này chỉ nhằm mục đích giới thiệu ngắn gọn về các khái niệm phân tích thống kê cùng với một vài thử nghiệm ví dụ. Hình B13 cung cấp bản tóm tắt một số thử nghiệm thống kê thường được sử dụng mà bạn có thể gặp trong các nghiên cứu sinh học. cây màu trắng. Mức độ phù hợp chi bình phương có thể được sử dụng để đánh giá liệu dữ liệu có phù hợp với tỷ lệ này hay không và do đó liệu lời giải thích di truyền đơn giản này có hợp lệ hay không. Chúng tôi bắt đầu bằng cách nêu các giả thuyết và mức ý nghĩa của mình: H0: Con cháu của kiểu lai này có xác suất của mỗi màu hoa như sau: Pr{Đỏ} = 0,50, Pr{Hồng} = 0,25, Pr{Trắng} = . 25 Ha: Ít nhất một trong các xác suất của H0 sai. a = 0,05 Tiếp theo, chúng tôi sử dụng các xác suất trong H0 và cỡ mẫu để tính tần số dự kiến: Quan sát được Dự kiến Đỏ Hồng Trắng 108 34 40 (,50)(182) = 91 (0,25)(182) = 45,5 (0,25) (182) = 45,5 Dựa trên các đại lượng này, chúng ta tính toán thống kê kiểm tra chi bình phương: xl-ti= 1 45,5 (108 -9lf i (34 - 45. 5)2 i (40 91 + 45,5 + 45,5 = 6,747 B13 Một số Các phương pháp suy luận thống kê phổ biến Biểu đồ này trình bày một số phương pháp suy luận thống kê thường được sử dụng cho các kết hợp dữ liệu khác nhau.Mô tả chi tiết về các phương pháp này có thể được tìm thấy trong hầu hết các sách giáo khoa thống kê sinh học cơ bản.

Qu

Relating two quantitative variables

Correlation
Regression

Phụ lục C Một số phép đo được sử dụng trong sinh học CÁC BIỆN PHÁP ĐƠN VỊ ĐƠN VỊ METRIC — > CHUYỂN ĐỔI TIẾNG ANH Mét chiều dài (m) đơn vị cơ sở 1 m = 39,37 inch = 3,28 feet = 1,196 thước Anh km (km) 1 km = 1000 (103) m 1 km = 0,62 dặm centimet (cm) 1 cm = 0,01 (10-2) m 1 cm = 0,39 inch milimét (mm) 1 mm = 0,1 cm = 1,03 m 1 mm = 0,039 inch micromet (pm) 1 kẹt = 0,001 mm = 10â€œ6 m nanomet (nm) 1 nm = 0,001 chiều = 10" 9 m Diện tích mét vuông (m2) đơn vị cơ sở 1 m2 = 1,196 thước vuông ha (ha) 1 ha = 10.000 m2 1 ha = 2,47 mẫu Anh Thể tích lít (L) đơn vị cơ sở 1 L = 1,06 lít mililit (mL) 1 mL = 0,001 L = 10-3 L 1 mL = 0,034 ounce chất lỏng microliter (pL) 1 pL = 0,001 mL = 10-6 L Khối lượng gam (g) đơn vị cơ bản 1 g = 0,035 ounce kilôgam (kg) 1 kg = 1000 g 1 kg = 2,20 pound hệ mét tấn (mt) 1 tấn = 1000 kg 1 tấn = 2.200 pound = 1,10 tấn miligam (mg) 1 mg = 0,001 g = 10-3 g microgam (pg) 1 pg = 0,001 mg = 10-6 g Độ nhiệt độ Đơn vị cơ bản là độ C (Â°C) Â°C = (Â°F-32)/1.8 0Â°C = 32Â°F (nước đóng băng) 100Â°C = 212Â°F (nước sôi) 20Â°C = 68Â°F ("nhiệt độ phòng") 37Â°C = 98,6Â°F (nhiệt độ bên trong cơ thể con người) Kelvin (K)* CO CN i U o II 0 K = -460Â°F Năng lượng joule (J) 1 J ~ 0,24 calo = 0,00024 kilocalorie+ *0 K (-273Â°C) là "không tuyệt đối" nhiệt độ tại đó dao động phân tử tiến tới 0 - tức là điểm mà tại đó chuyển động gần như dừng lại. + Một calo là lượng nhiệt cần thiết để làm nóng 1 gam nước lên 1°C. Kilocalorie, hay calo của chuyên gia dinh dưỡng, là lượng calo mà chúng ta thường nghĩ đến như lượng calo trong thực phẩm.

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương CHƯƠNG 1 l.e 2. b 3. e 4. d 5. e 6. Trong khoa học, chúng ta hình thành các giả thuyết về cách thế giới vận hành, sau đó cố gắng bác bỏ những giả thuyết đó bằng các thí nghiệm. Các thí nghiệm phải được thiết kế sao cho chúng ta mong đợi chúng sẽ phát hiện ra các vấn đề trong giả thuyết của chúng ta. Nếu các thí nghiệm không có khả năng bác bỏ một giả thuyết thì các thí nghiệm đó không phải là một phép kiểm tra chặt chẽ giả thuyết đó. 7. DNA độc lập được tìm thấy trong ty thể và lục lạp là bằng chứng về nguồn gốc của các bào quan nhân chuẩn này từ vi khuẩn cổ xưa đã được hợp nhất trong tế bào nhân chuẩn. Vì tổ tiên của các bào quan này từng tồn tại dưới dạng sinh vật độc lập nên chúng có bộ gen riêng. 8. Theo định nghĩa, các thí nghiệm được kiểm soát có thể kiểm soát nhiều biến số trong các thí nghiệm được duy trì cẩn thận, thường là trong điều kiện phòng thí nghiệm. Ngược lại, các thí nghiệm so sánh thường chứa nhiều biến số bổ sung mà người điều tra không thể kiểm soát được. Các thử nghiệm so sánh thường kết hợp những biến đổi thực tế từ các yếu tố không được kiểm soát, điều này khiến chúng có độ biến thiên tổng thể cao hơn. 9. Nếu hai loài có chung những thay đổi cụ thể về gen mà chúng tôi so sánh và những thay đổi đó không được chia sẻ bởi các loài khác mà chúng tôi kiểm tra, thì chúng tôi cho rằng hai loài có những thay đổi chung đó sẽ có quan hệ họ hàng gần gũi hơn với nhau. Bằng cách so sánh nhiều thay đổi như vậy ở nhiều gen, chúng ta có thể nhóm các loài dựa trên sự khác biệt tiến hóa tương đối của chúng với nhau. Ví dụ, chúng ta chia sẻ nhiều thay đổi trong gen với tinh tinh hơn là với khỉ đột. Từ đó, chúng ta có thể suy luận rằng con người và tinh tinh có chung một tổ tiên gần đây hơn so với khỉ đột. 10. DNA ti thể thường được sử dụng để theo dõi lịch sử dòng dõi mẹ trong một quần thể hoặc loài. DNA hạt nhân không được sử dụng trong những trường hợp như vậy vì nó thường được thừa hưởng từ cả bố và mẹ. Sự khác biệt này có thể hữu ích trong nhiều trường hợp. Ví dụ, chúng ta có thể kiểm tra một cá thể lai giữa hai loài. Các phần DNA hạt nhân bằng nhau của cả hai loài có thể xác nhận rằng cá thể đó là con lai trực tiếp giữa hai loài. Tuy nhiên, nếu chúng ta kiểm tra DNA ty thể, chúng ta có thể biết được loài bố mẹ nào trong số hai loài bố mẹ là con cái trong phép lai - và do đó, theo mặc định, biết được loài nào là con đực. CHƯƠNG 2 lb 2. d 3. c 4. c 5. a 6. d 7. 8. Một cách dễ dàng để trả lời câu hỏi này là lập một bảng đơn giản: Cộng hóa trị H – H Các electron hydro chia sẻ còn lại với H và O Phân cực Không phân cực Cực; + ở đầu H Mạnh hơn Yếu hơn 9. C – H: không phân cực; kỵ nước C=0: cực; 8- tại O; ưa nước O – P: cực; 8- tại O; ưa nước C – C: không phân cực; kỵ nước 10. Đây là một ví dụ về lực Van der Waals, tác dụng trong khoảng cách ngắn và không liên quan đến phân cực. 11. Cơ thể con người có các yếu tố giống như vỏ Trái đất nhưng có tỷ lệ rất khác nhau. CHƯƠNG 3 l.e 2. e 3. c 4. a 5. c 6. b 7. Các quan sát hỗ trợ cho lời giải thích "a." Glycine nhỏ và không phân cực. Axit glutamic và arginine lớn hơn và có cực (tích điện). Serine và alanine đều nhỏ: protein vẫn giữ được hình dạng. Nhưng serine có tính phân cực (nó có -OH là nhóm R) và điều đó không ảnh hưởng đến cấu trúc. Valine lớn hơn và không phân cực, điều này ảnh hưởng đến hình dạng. Vì vậy, vấn đề là kích thước. 8. Mannose và galactose có cùng công thức nguyên tử là C6H1206 nhưng cách sắp xếp các nguyên tử khác nhau: so sánh cacbon 2 và 4. Các loại đường này có nhóm

chức hydroxyl (-OH). Tính phân cực của nó giúp đường hòa tan trong nước. Nhóm -OH cũng có thể tham gia liên kết đường với các phân tử khác thông qua phản ứng ngưng tụ (xem Hình 3.4 và 3.17). 9. Nhiệt độ cao phá vỡ các tương tác yếu như liên kết hydro. Các protein sốc nhiệt có thể hoạt động bằng cách ổn định protein sao cho không cần thiết phải có các tương tác yếu để bảo toàn cấu trúc của nó. 10. Sự thay đổi lysine là sự thay đổi cấu trúc bậc một. Sự thay đổi này có thể ảnh hưởng đến cấu trúc bậc ba nếu protein gấp lại do lực hút tĩnh điện giữa các axit amin tích điện (+ với -). Trong trường hợp này, sự hiện diện của một axit amin tích điện âm (axit aspartic) trong đó cần phải có một axit amin tích điện dương (lysine) có thể ngăn cản sự gấp nếp chính xác nếu một axit amin tích điện âm ở nơi khác trong chuỗi polypeptide tham gia vào quá trình gấp nếp (nó bị hút vào). thành a+axit amin). Các lực tương tự có thể tác động lên sự tương tác của các chuỗi riêng biệt đối với cấu trúc bậc bốn. 11. Xem Hình 3.10. Nhiệt phá vỡ liên kết hydro và các tương tác yếu khác giúp duy trì hình dạng protein. Liên kết disulfide cũng cần thiết cho hình dạng protein bình thường. Tạo kiểu và uốn làm biến tính một phần keratin, sau đó tái tạo protein thành hình dạng mới. Nghiên cứu của bạn có thể liên quan đến việc đo cấu trúc protein keratin của tóc trước và sau khi phá vỡ liên kết hydro và liên kết disulfide. CHƯƠNG 4 1. c 2. c 3. c 4. c 5. b 6. b 7. Sự có mặt của 02 trong khí quyển tạo ra điều kiện oxy hóa ngăn cản các phản ứng khử được ghi nhận trong thí nghiệm Miller-Urey. 8. Các oligonucleotide của RNA có thể gấp lại do liên kết hydro hình thành giữa các bazơ trên chuỗi đơn và ở mức độ thấp hơn do tương tác yếu của việc xếp chồng bazơ khi các bazơ đến gần nhau. Các chuỗi ngắn khoảng 20 oligonucleotide là đủ để tạo ra RNA gấp nếp độc đáo. 9. Tế bào cung cấp các chất hóa học tập trung và ngăn cách cho các phản ứng cần thiết cho sự sống, cũng như khả năng thấm khác nhau để phân biệt thành phần hóa học của sự sống với thành phần hóa học của môi trường. 10. Nếu vi khuẩn sống sót sau nhiệt, phần đầu tiên của thí nghiệm Pasteur có thể bắt đầu với vi khuẩn đã có mặt. Chúng sẽ phát triển trong cả bình mở và bình đóng. Để có được kết quả như ông đã làm, bình của Pasteur chắc chắn không chứa những vi khuẩn như vậy. Câu trả lời cho thí nghiệm được đề xuất trên các vi khuẩn ổn định nhiệt có thể là làm bất hoạt chúng bằng cách sử dụng thuốc thử, chẳng hạn như mercantoetanol, để phá hủy protein. 11.Một thí nghiệm được đề xuất có thể là làm khô các mẫu sau thí nghiệm Miller-Urey (cho phép phản ứng ngưng tụ - trùng hợp) và sau đó sử dụng năng lượng dưới dạng nhiệt. Tình trạng này có thể đã tồn tại trong đá núi lửa ở Trái đất sơ khai. CHƯƠNG 5 lb 2. d 3. e 4. a 5. d 6.b 7. a 8. Bốn màng: hai ở lục lạp và hai ở ty thể Hai màng: màng lysosomal và màng sinh chất (thông qua túi nước; các phân tử không tự đi qua bất kỳ màng nào)

A-2 Trả lời các câu hỏi ôn tập chương Không có màng: ribosome không có màng. Tuy nhiên, nếu ribosome được liên kết với lưới nội chất (ER), câu trả lời sẽ là hai màng: vào ER và ra khỏi ER. dung dịch không có kháng thể được áp dụng sẽ là dung dịch đối chứng. Trong trường hợp này, chồi sẽ không hình thành ở phần thân trên. CHƯƠNG 8 Tế bào động vật ECM Thành tế bào thực vật Thành phần Sợi collagen trong sợi Cellulose trong nền polysaccharide và nền protein proteoglycan Độ cứng Ít cứng hơn Cứng hơn (đặc biệt là thành tế bào thứ cấp) Các kết nối Một số protein chuyên biệt và các mối nối Plasmodesmata 10. Các vi ống xếp thành các sợi trục dài của tế bào thần kinh, nơi chúng hoạt động như các đường dẫn cho các túi vận chuyển các chất xuống tế bào thần kinh. Nếu không có vi ống, nội dung của các túi này không thể được chuyển đến đích, điều này có thể dẫn đến các vấn đề về thần kinh. Các vi ống là một phần quan trọng của trục phân bào, được sử dụng để di chuyển nhiễm sắc thể trong quá trình phân chia tế bào. Do đó, sự khử polyme của các vi ống có thể dẫn đến mất các tế bào đang phân chia. 11. Đối với enzyme lysosome, con đường sẽ là ribosome — bên trong ER — > Golgi — > Túi Golgi - > lysosome. Đối với protein ngoại bào (tế bào động vật), con đường sẽ là ribosome - > nội thất của ER — > Golgi — > Túi Golgi - > màng sinh chất - vùng ngoại bào. CHƯƠNG 6 1. c 2. a 3. d 4. c 5. b 6. e 7. c 8. Việc bơm Ca2+ cần có màng hai lớp lipid để phân tách các ngăn, bơm protein trong màng và ATP để cung cấp năng lượng để bơm. 9. Các thành phần của thành tảo cát di chuyển từ bộ máy Golgi đến thành tế bào bằng quá trình ngoại bào. 10. Sống trong môi trường nhược trương (tế bào ưu trương) dẫn đến xu hướng nước xâm nhập vào cơ thể bằng thẩm thấu, có thể gây sưng tấy và làm loãng hàm lượng tế bào. Một số sinh vật khắc phục điều này bằng cách sử dụng quá trình pinocytosis ngược (xuất bào) để loại bỏ chất lỏng. 11. Các thí nghiệm có thể bao gồm những nội dung sau: Để đo tính lưu động của màng, đánh dấu một lượng nhỏ lipid hoặc protein bằng thuốc nhuộm và cho phép nó kết hợp với màng tế bào. Điều này có thể tạo ra một điểm được dán nhãn cục bộ trên ô. Vùng cục bộ sẽ được nhìn thấy

khuếch tán trong tế bào theo thời gian. Trong các tế bào ung thư, tốc độ khuếch tán này có thể nhanh hơn. Để đo độ bám dính của tế bào, phân tách tế bào ung thư và tế bào mô bình thường. Ủ trong một khoảng thời gian và xác định tốc độ tế bào ung thư và tế bào phổi bình thường liên kết với các tế bào từ các mô khác ngoài phổi. Các tế bào ung thư có thể liên kết ở mức độ lớn hơn các tế bào bình thường. CHƯƠNG 7 1. d 2. c 3. d 4. a 5. d 6. a 7. d 8. c 9. Các tế bào khác nhau có thể có các phân tử mục tiêu khác nhau mà cAMP liên kết và các phân tử mục tiêu này có thể có các hoạt động và chức năng khác nhau . Sự liên kết của cAMP làm thay đổi cấu trúc (ví dụ: cấu trúc bậc ba của protein) và do đó làm thay đổi chức năng của phân tử mục tiêu. Vì vậy cAMP có thể có nhiều tác dụng. 10. Đặc điểm của giao tiếp trực tiếp:Kích thước của các phân tử tín hiệu bị giới hạn bởi kích thước khe hở giữa các tế bào, nó không đặc hiệu, nhanh và có thể có sự kết nối tế bào chất giữa các tế bào. Đặc điểm của giao tiếp qua trung gian thụ thể: các phân tử tín hiệu có thể lớn hơn, đặc hiệu hơn, chậm hơn và không có kết nối trực tiếp với tế bào chất. Giao tiếp trực tiếp rất hữu ích cho phản ứng phối hợp nhanh chóng của nhiều tế bào. 11. Xem Hình 7.10. Một đột biến ở gen Raf kích hoạt sự phân chia tế bào có thể liên quan đến một sản phẩm protein không cần sự liên kết của Ras để hoạt động. Sự phân chia tế bào sẽ xảy ra mà không cần Ras được kích hoạt, do đó loại bỏ nhu cầu liên kết yếu tố tăng trưởng. Một đột biến của gen MAP kinase sẽ kích thích sự phân chia tế bào nếu protein MAP kinase thu được không cần phải được phosphoryl hóa bởi MEK để hoạt động. Không cần đến tầng truyền tín hiệu để protein đột biến xâm nhập vào nhân và kích thích sự phân chia tế bào. 12. Các thí nghiệm có thể liên quan đến việc bôi dung dịch chứa kháng thể lên phần trên của cơ thể Hydra. Kháng thể sẽ ngăn chặn sự khuếch tán của phân tử tín hiệu từ đỉnh đến phần thân trên và - nếu giả thuyết đúng - sẽ cho phép chồi hình thành ở phần thân trên. Một thí nghiệm giả tạo, trong đó 1. c 2. e 3. c 4. c 5. d 6. d 7. Phản ứng thu năng lượng được kết hợp trong thời gian và không gian với các phản ứng thu năng lượng, giải phóng năng lượng cần thiết cho các phản ứng thu năng lượng. 8. Enzim tế bào chất thường có cấu trúc hình cầu với bề ngoài ưa nước và là vị trí hoạt động để liên kết cơ chất. Kênh ion thường có cấu trúc tuyến tính hơn với vùng trải dài trên màng kỵ nước và không có vị trí hoạt động. 10. (a) Sự có mặt của nước có thể ngăn cản 02 tiếp cận với enzyme, (b) Đun sôi làm biến tính protein, do đó polyphenol oxidase bị biến đổi không thể phục hồi khi đun sôi và vị trí hoạt động của nó bị phá hủy, (c) Protein có độ pH tối ưu để bị ion hóa Các nhóm R được tích điện thích hợp để tạo cho protein cấu trúc bậc ba. Độ pH 3 có thể không phải là độ pH tối ưu cho polyphenol oxidase, do đó enzyme bị biến tính và không hoạt động. 11. Xem Hình 8.17. Một chất ức chế cạnh tranh liên kết với vị trí hoạt động của enzyme và chuyển trạng thái cân bằng sang các phân tử enzyme ở dạng hoạt động. 12. Để xác định xem catalase có cơ chế dị lập thể hay không dị lập thể, hãy thực hiện một thí nghiệm với lượng cơ chất và tỷ lệ biểu đồ của catalase so với nồng độ cơ chất khác nhau. Đường cong hình chữ S sẽ biểu thị cơ chế phân lập. Đường cong hyperbol biểu thị enzyme không dị lập thể. Để xác định xem một chất ô nhiễm là chất ức chế cạnh tranh hay không cạnh tranh, hãy thêm chất ô nhiễm vào catalase để giảm tốc độ phản ứng, sau đó thêm lượng cơ chất ngày càng tăng. Chất ức chế cạnh tranh sẽ bị loại bỏ khỏi vị trí hoạt động và tốc độ phản ứng sẽ tăng lên. Chất ức chế không cạnh tranh sẽ không cho phép tốc độ tăng khi thêm nhiều chất nền.(Có nhiều thí nghiệm động học phức tạp hơn mà bạn sẽ học trong khóa học hóa sinh). CHƯƠNG 9 1. d 2. d 3. e 4. c 5. d 6. a 7. Nếu cytochrome c vẫn giảm và không thể nhận electron, chuỗi vận chuyển điện tử (hô hấp) vẫn giảm và NADH và FADH2 vẫn giảm. Điều này ngăn cản các phản ứng oxy hóa trong chu trình axit citric và quá trình oxy hóa pyruvate, do đó pyruvate không thể chuyển đổi thành acetyl CoA. Thay vào đó, pyruvate được chuyển thành axit lactic, tái tạo một số NAD có thể được sử dụng để quá trình đường phân có thể tiếp tục. Bởi vì chuỗi vận chuyển điện tử không hoạt động nên không có gradient proton được thiết lập trong ty thể và ATP không được tạo ra bởi quá trình phosphoryl oxy hóa. 8. Xem Hình 9.13. Một số axit amin được chuyển đổi thành chất trung gian của quá trình đường phân. Khi chúng bước vào quá trình đường phân, các chất trung gian này tiếp tục được chuyển hóa thành

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-3 Chất trung gian glycolytic có thể chuyển đổi thành glycerol, chất này được kết hợp thành triglycerid. Quá trình đường phân và oxy hóa pyruvate tạo ra acetyl CoA, chất này được chuyển thành axit béo và kết hợp thành lipid. Glucose được chuyển hóa trong quá trình đường phân thành acetyl CoA, sau đó chuyển hóa thành axit béo như trên. 9. (a) Quá trình oxy hóa (loại bỏ H khỏi C2 và C3 của succinate) (b) Exergonic (vì nó là quá trình oxy hóa) (c) Nó đòi hỏi coenzym oxi hóa khử NAD hoặc FAD.

(d) Fumarat được chuyển hóa thành các chất trung gian khác để tái sinh oxaloacetate, chất nhận cho chu trình axit citric. (e) Coenzym khử (NADH hoặc FADH2) được oxy hóa lại trong chuỗi vận chuyển điện tử. 10. Vi khuẩn kỵ khí sử dụng các chất nhận điện tử thay thế để tạo ra năng lượng, chẳng hạn như lưu huỳnh, sunfat và nitrat. Ngoài ra, chúng còn sử dụng quá trình phosphoryl hóa ở mức cơ chất (chuyển trực tiếp photphat sang ADP) để tạo ra ATP. 11. Độ dốc proton trong thí nghiệm được mô tả trong Hình 9.9 được tạo ra một cách nhân tạo từ dung dịch và không cần vận chuyển điện tử (chuỗi hô hấp). Do đó, sự hiện diện của antimycin A sẽ không ảnh hưởng đến thí nghiệm. CHƯƠNG 10 l.e 2. b 3. d 4. d 5. d 6. d 7. Trong bóng tối, quá trình vận chuyển electron quang hợp dừng lại ở hệ thống quang điện II — > giảm PQ (plastoquinone). Ban đầu, chất diệp lục trong phức hợp thu ánh sáng vẫn bị giảm, do đó chất diệp lục ở trung tâm phản ứng vẫn bị giảm và do đó hệ thống quang II vẫn bị giảm. Trong bóng tối, chu trình Calvin dừng lại ở pha khử cần NADH. Không có RuBP nào được tái sinh nên không có hoạt động rubisco. Các phản ứng ban đầu không phải là quá trình oxy hóa hệ thống quang I và không khử NADP thành NADPH. 8. Có thể so sánh các quá trình này bằng cách sử dụng bảng: Vận chuyển điện tử tuần hoàn Vận chuyển điện tử không tuần hoàn Sản phẩm ATP ATP, NADPH, 02 Nguồn vận chuyển điện tử Các điện tử vận chuyển điện tử (hệ thống ảnh 1) hoặc nước (hệ thống ảnh II) 9. Xem Hình 10.18. Cacbon C02 kết thúc ở dạng 3PG, chất này được chuyển thành pyruvate. Pyruvate đi vào chu trình axit citric, trong đó một số chất trung gian được chuyển đổi thành axit amin, được tổng hợp thành protein. Trong chu trình Calvin, một số 3PG được chuyển đổi thành G3P, có thể tham gia quá trình đường phân. Một số chất trung gian của quá trình glycolysis được chuyển đổi thành axit amin, được kết hợp thành protein. 10. (a) 02 (b) NADPH (c) 3PG 11. (a) Đây là con đường đi theo 14C: 14C02 – > tế bào — > quang hợp â€" > carbohydrate — Â» đốt cháy — > 14C02. Sự giải phóng 14C02 khi đốt cháy sẽ là bằng chứng của quá trình quang hợp (và sự sống). (b) Trong trường hợp này: 14C02 – tế bào bị biến tính do nhiệt, không quang hợp. Nếu có sinh vật sống, 14C02 sẽ được giải phóng trong thí nghiệm (a), nhưng không thoát ra trong thí nghiệm (b). CHƯƠNG 11 1. d 2. b 3. d 4. d 5. e 6. d 7. d 8. c 9. Xem Hình 11.19. Trong kỳ đầu phân bào, không có sự ghép đôi của các nhiễm sắc thể tương đồng và việc trao đổi chéo là rất hiếm. Trong kì đầu giảm nhiễm I,các cặp nhiễm sắc thể tương đồng sắp xếp thẳng hàng và việc trao đổi chéo là phổ biến. Trong kỳ sau phân bào, các nhiễm sắc thể chị em tách ra, mỗi nhiễm sắc thể sẽ đi về một cực. Trong giảm phân I, các nhiễm sắc thể chị em không tách rời; các cặp nhiễm sắc thể tương đồng tách ra, mỗi cặp có một cặp nhiễm sắc thể ở mỗi cực. 10. Thông thường, p53 tạo ra sự biểu hiện của p21, liên kết với Gl/S Cdk và ngăn không cho cyclin kích hoạt nó. Không có Cdk hoạt động, chu kỳ tế bào sẽ dừng lại. Nếu p53 bị đột biến đến mức không còn chức năng, p21 sẽ không được tạo ra và phức hợp cyclinCdk có thể hình thành và kích thích chu kỳ tế bào ở pha S. 11. Ung thư thường có nhiều đột biến ở các tế bào khác nhau của khối u. Nếu một số đột biến này ảnh hưởng đến các phần khác nhau của chu kỳ tế bào thì việc nhắm mục tiêu vào các giai đoạn khác nhau có thể là một liệu pháp hữu ích. 12. Các thí nghiệm được đề xuất của bạn sẽ bao gồm việc phân lập các tế bào giảm nhiễm đồng bộ từ bao phấn hoa huệ và thiết lập chúng trong phòng thí nghiệm. Khi các tế bào tiến hành chu kỳ tế bào giảm phân, chúng có thể được phân tích ở các giai đoạn khác nhau về sự hiện diện và hoạt động sinh hóa của các cyclin và Cdks khác nhau. CHƯƠNG 12 l.e 2. a 3. d 4. d 5. d 6. b 7. b 8. d 9. b 10. BB x bb ; bb x bb ; Bb x bb ; Bb x Bb 11. 1/32 12. (a) NST thường trội (b) 1/4 13. (a) Con đực (XY) chỉ chứa một alen và sẽ chỉ có một màu, đen (XBY) hoặc vàng (XbY) . Con cái có thể dị hợp tử (XBXb). (b) XbY, màu vàng 14. Liên kết các gen màu sắc cơ thể (G/g) và kích thước cánh (A/ a); màu mắt (R/r) không liên kết với hai gen còn lại. Khoảng cách giữa các gen liên kết là 18,5 đơn vị. 15. Vàng, xanh và trắng theo tỷ lệ 1:2:1. 16. P1 đều sẽ là kiểu hoang dã, PpSwsw. F2 sẽ có kiểu hình với tỷ lệ 9:3:3:1; xem Hình 12.6 (tr. 238) để biết các kiểu gen tương tự. 17. (a) F1 tất cả sẽ là PpByby và sẽ có màu mắt và cánh hoang dã. Tỷ lệ kiểu hình ở F2 sẽ là 3:1, PPByBy (mắt và cánh hoang dã) so với ppbyby (mắt hồng và cánh phồng rộp. (b) F-, tất cả sẽ là PpbyBy với màu mắt và cánh hoang dã; chúng sẽ chỉ tạo ra hai loại giao tử (Pby và pBy). Hãy kết hợp chúng một cách cẩn thận và xem tỷ lệ kiểu hình 1:2:1 ở F2: 1 mắt dại/cánh phồng rộp : 2 mắt hoang dã/kiểu hoang dã cánh : 1 mắt hồng/cánh hoang dã (c) Mụn hồng (d) Xem Hình 11.16 và 11.18 (trang 220-222). Việc vượt biển diễn ra vào T6 18. Rraa và RrAa 19. (a) w+ > we > w (b) Cha mẹ wew và w+Y. Con cháu là w+we, w+w, we Y, và wY. 20. (a) BXa, BY , bXa, bY (b) Mẹ là bbXAXa, bố BbXa Y, con trai BbXa Y và con gái bbXaXa. 21,75 phần trăm 22. Vì gen được mang trên DNA ty thể nên nó chỉ được truyền qua mẹ. Do đó, nếu phụ nữ không có bệnh mà chồng mắc thì con không bị ảnh hưởng, tuy nhiên nếu vợ mắc bệnh mà chồng

không mắc thì con sẽ mắc bệnh. 23. Lai RRYY x rryy tạo ra F1 RrYy (tròn, màu vàng).Nếu các gen hình dạng hạt và màu sắc hạt được liên kết với nhau mà không có sự tái tổ hợp giữa chúng thì F2 cũng sẽ toàn là RrYy. Khoảng cách 10 đơn vị bản đồ giữa hai gen có nghĩa là trung bình 10% con cháu F2 sẽ có kiểu hình tái tổ hợp, trong trường hợp này là màu xanh tròn (5%) và màu vàng nhăn (5%). Chữ thập trong Hình 12.19 là BbVgvg (xám, bình thường) x bbvgvg (đen, vết tích). Nếu không có mối liên kết giữa các gen thì bố mẹ bình thường, màu xám sẽ tạo ra bốn loại giao tử: BVg, bVg, Bvg và bvg. Khi chúng kết hợp với các giao tử bvg do bố mẹ kia tạo ra, bốn loại con cái theo tỷ lệ 1:1:1:1 sẽ tạo ra: BbVgvg (xám, bình thường), bbVgvg (đen, bình thường), Bbvgvg (xám, vết tích) và bbvgvg (màu đen, vết tích). CHƯƠNG 13 1. a 2. c 3. b 4. b 5. d 6. c 7. d 8. Với tốc độ 3.000 bp mỗi phút theo hai hướng, mỗi gốc tăng với tốc độ 6.000 bp mỗi phút. Có 300 phút trong pha S, do đó tổng số bp có thể có cho một điểm gốc là (300 x 6.000) = 1.800.000. Nếu có 120 triệu bp để sao chép thì tổng số nguồn gốc là 120 triệu/1,8 triệu = 66 nguồn gốc. Nếu có 3 giờ chiều DNA, điều này có nghĩa là có khoảng 22 nguồn gốc trên mỗi micromet DNA. 9. Sự sao chép DNA bổ sung thêm các nucleotide mới vào đoạn 3' phần cuối của DNA, nơi có nhóm –OH trên đường ở vị trí 3' chức vụ. Nếu không có nhóm -OH thì không thể xảy ra phản ứng ngưng tụ và hình thành liên kết với nucleotide tiếp theo, do đó quá trình sao chép sẽ dừng lại. 10. Sau 10 vòng, vẫn còn một số DNA lai (khoảng 1/512) vì các chuỗi mẫu DNA nặng ban đầu vẫn còn ở đó. Tuy nhiên, lượng nhỏ này có thể không được phát hiện trong máy ly tâm. 11. Các thí nghiệm đề xuất có thể sử dụng phế cầu khuẩn chủng S và biến nạp chủng R như Hình 13.1. Ủ từng mẻ vi khuẩn chủng S riêng biệt trong 32P hoặc 35S. Tạo dịch chiết không có tế bào của chủng S. Ủ các tế bào R và tìm kiếm sự biến đổi của chúng sang kiểu hình S. Sau đó kiểm tra xem có nhãn 32P hoặc 35S trong các ô mới được chuyển đổi hay không. Người ta mong đợi rằng chỉ có nhãn 32P (DNA) mới xâm nhập được vào các tế bào.do đó tổng số bp có thể có cho một điểm gốc là (300 x 6.000) = 1.800.000. Nếu có 120 triệu bp để sao chép thì tổng số nguồn gốc là 120 triệu/1,8 triệu = 66 nguồn gốc. Nếu có 3 giờ chiều DNA, điều này có nghĩa là có khoảng 22 nguồn gốc trên mỗi micromet DNA. 9. Sự sao chép DNA bổ sung thêm các nucleotide mới vào đoạn 3' phần cuối của DNA, nơi có nhóm –OH trên đường ở vị trí 3' chức vụ. Nếu không có nhóm -OH thì không thể xảy ra phản ứng ngưng tụ và hình thành liên kết với nucleotide tiếp theo, do đó quá trình sao chép sẽ dừng lại. 10. Sau 10 vòng, vẫn còn một số DNA lai (khoảng 1/512) vì các chuỗi mẫu DNA nặng ban đầu vẫn còn ở đó. Tuy nhiên, lượng nhỏ này có thể không được phát hiện trong máy ly tâm. 11. Các thí nghiệm đề xuất có thể sử dụng phế cầu khuẩn chủng S và biến nạp chủng R như Hình 13.1. Ủ từng mẻ vi khuẩn chủng S riêng biệt trong 32P hoặc 35S. Tạo dịch chiết không chứa tế bào của chủng S. Ủ các tế bào R và tìm kiếm sự biến đổi của chúng sang kiểu hình S. Sau đó kiểm tra xem có nhãn 32P hoặc 35S trong các ô mới được chuyển đổi hay không. Người ta mong đợi rằng chỉ có nhãn 32P (DNA) mới xâm nhập được vào các tế bào.do đó tổng số bp có thể có cho một điểm gốc là (300 x 6.000) = 1.800.000. Nếu có 120 triệu bp để sao chép thì tổng số nguồn gốc là 120 triệu/1,8 triệu = 66 nguồn gốc. Nếu có 3 giờ chiều DNA, điều này có nghĩa là có khoảng 22 nguồn gốc trên mỗi micromet DNA. 9. Sự sao chép DNA bổ sung thêm các nucleotide mới vào đoạn 3' phần cuối của DNA, nơi có nhóm –OH trên đường ở vị trí 3' chức vụ. Nếu không có nhóm -OH thì không thể xảy ra phản ứng ngưng tụ và hình thành liên kết với nucleotide tiếp theo, do đó quá trình sao chép sẽ dừng lại. 10. Sau 10 vòng, vẫn còn một số DNA lai (khoảng 1/512) vì các chuỗi mẫu DNA nặng ban đầu vẫn còn ở đó. Tuy nhiên, lượng nhỏ này có thể không được phát hiện trong máy ly tâm. 11. Các thí nghiệm đề xuất có thể sử dụng phế cầu khuẩn chủng S và biến nạp chủng R như Hình 13.1. Ủ từng mẻ vi khuẩn chủng S riêng biệt trong 32P hoặc 35S. Tạo dịch chiết không chứa tế bào của chủng S. Ủ các tế bào R và tìm kiếm sự biến đổi của chúng sang kiểu hình S. Sau đó kiểm tra xem có nhãn 32P hoặc 35S trong các ô mới được chuyển đổi hay không. Người ta mong đợi rằng chỉ có nhãn 32P (DNA) mới xâm nhập được vào các tế bào.

A-4 Trả lời các câu hỏi ôn tập CHƯƠNG 14 1. b 2. a 3. d 4. b 5. d 6. d 7. d 8. e 9. Đối với 192 axit amin, mã di truyền bộ ba yêu cầu mã hóa 576 bp sự liên tiếp. Thêm codon bắt đầu và kết thúc và tổng số là 582. Con số này ngắn hơn gen DNA thực tế do có vùng khởi động và điểm kết thúc của trình tự phiên mã; intron; và trình tự liên kết ribosome. Tất cả ngoại trừ các tín hiệu phiên mã đều được phiên mã thành pre-mRNA. MRNA trưởng thành đã bị loại bỏ các intron. 10. Các lỗi phiên mã có thể được chấp nhận vì có nhiều bản sao của mỗi RNA được tạo ra; nếu một ít có lỗi thì cũng có đủ cái hoàn hảo để khắc phục mọi vấn đề. Những lỗi trong quá

trình sao chép DNA rất có hại vì DNA chỉ được sao chép một lần trong đời sống của tế bào. 11. Trong thí nghiệm poly CA, threonine là AC A hoặc CAC và histidine là AC A hoặc CAC. Trong thí nghiệm poly CAA, threonine là CAA, ACA hoặc AAC. Vì vậy trong thí nghiệm đầu tiên threonine phải là ACA và histidine CAC. 12. Enzim: 4^2^3â€" >1â€" >5 Hợp chất: Câ€" >Fâ€" >Eâ€" >D^Gâ€" >T CHƯƠNG 15 1. a 2 .c 3. b 4. b 5. d 6.b 7. (a) Khi mất đột biến chức năng, không có kiểu hình; ví dụ, có thể mất hoạt động của enzym. Để đạt được sự đột biến về chức năng, một kiểu hình mới sẽ xuất hiện; ví dụ, một protein tín hiệu mới có thể hoạt động. (b) Trong đột biến tên lửa, sự thay đổi một cặp bazơ dẫn đến thay đổi codon và do đó thay đổi axit amin trong protein. Trong một đột biến vô nghĩa, một sự thay đổi cặp bazơ sẽ dẫn đến sự thay đổi codon thành codon dừng và do đó sự kết thúc sớm của protein. (c) Trong đột biến tự phát, DNA thay đổi do những thay đổi hóa học vô cớ hoặc lỗi sao chép. Trong đột biến cảm ứng, DNA thay đổi do các tác nhân vật lý hoặc hóa học bên ngoài. 8. (a) Đột biến dẫn đến PKU rất hiếm gặp ở người; hầu hết mọi người đều không có alen có hại và khả năng cao nhất là người bố đồng hợp tử bình thường. Vì người mẹ có PKU (bà là người đột biến đồng hợp tử) nên thai nhi đang phát triển là dị hợp tử. (b) Nồng độ phenylalanine cao gây tổn thương não. Nếu nồng độ phenylalanine của người mẹ quá cao, đứa trẻ sinh ra sẽ có vấn đề về não. (c) Người phụ nữ nên áp dụng chế độ ăn hạn chế phenylalanine. 9. Việc kiểm tra alen xơ nang (CF) có thể được thực hiện bằng phương pháp lai oligonucleotide đặc hiệu với alen với các đầu dò tìm alen bình thường và alen CF; xem Hình 15.18. Hoặc giải trình tự DNA trực tiếp của gen CF có thể được thực hiện. Một người mang mầm bệnh sẽ có kết quả dương tính với cả alen bình thường và alen đột biến. Để thực hiện liệu pháp gen, alen bình thường của CF có thể được đưa vào một vec tơ virus có thể lây nhiễm sang các tế bào trong mô phổi và đường thở. Sau đó, virus có thể được phun lên các mô này. 10. Việc xác định sớm những người mắc bệnh đa yếu tố, ngay cả trước khi các triệu chứng xuất hiện, có thể dẫn đến các biện pháp can thiệp trị liệu để ngăn ngừa sự phát triển của bệnh. Các vấn đề đạo đức có thể bao gồm khả năng bảo hiểm,đủ điều kiện tuyển dụng và sự kỳ thị của xã hội. 11. Xét nghiệm enzyme tìm HEXA sẽ cho thấy mức độ trung gian ở những người mang mầm bệnh. Điều này có thể được thực hiện trên các tế bào có thể tiếp cận được (ví dụ: máu) nếu gen được biểu hiện ở đó. Xét nghiệm ADN có thể liên quan đến việc giải trình tự gen bằng phương pháp lai oligonucleotide đặc hiệu với alen (xem câu trả lời cho Câu hỏi 9). Ưu điểm của xét nghiệm DNA là nó có thể được thực hiện trên bất kỳ tế bào nào trong cơ thể (không chỉ các tế bào biểu hiện enzyme). Việc nghiên cứu giả thuyết codon dừng sẽ liên quan đến việc phân lập protein HEXA từ bệnh nhân mắc bệnh Tay-Sachs và cho thấy rằng cấu trúc bậc một của nó ngắn hơn protein được mã hóa bởi alen bình thường. 12. (a) Trình tự axit amin sẽ là Leu-Ile-Ser-Ile-Ala. Đây là một đột biến tên lửa. (b) Đột biến thay thế proline bằng serine. Proline là một axit amin không phân cực, thường là một phần của các đoạn uốn cong hoặc vòng trong protein; serine là một axit amin phân cực có chuỗi bên nhỏ hơn. Đột biến có khả năng ảnh hưởng đến hoạt động của enzyme vì nó có khả năng ảnh hưởng đến cấu trúc protein. (c) Xem trang. 317. Vùng gen này có thể được khuếch đại bằng PCR và sau đó được tiêu hóa bằng EcoRV. DNA đột biến sẽ bị cắt, nhưng DNA kiểu hoang dã thì không. CHƯƠNG 16 lb 2. a 3. e 4.b 5. c 6. d 7. Cách dễ nhất để trả lời câu hỏi này là xây dựng một bảng đơn giản: Thực khuẩn thể sinh lý HIV (a) Sự xâm nhập của virus vào Sự gắn kết của sự dung hợp màng virus của vật chủ protein tế bào đến tế bào chủ Virus đến màng tế bào chủ (b) Giải phóng virus Ly giải tế bào chủ nảy chồi và ngoại bào từ sự phóng thích của vật chủ (c) Bộ gen của virus DNA polymerase của virus Enzyme sao chép ngược của virus được theo sau bởi RNA polymerase của vật chủ (d) Virus mới Phiên mã của vật chủ của Tương tự như ở các gen virut sản sinh khả năng sinh ly và dịch mã qua trung gian vật chủ của các protein virut vi khuẩn 8. Ở gen ở sinh vật nhân sơ, vùng khởi động là một trình tự DNA, có ít yếu tố phiên mã và chỉ có một RNA polymerase. Ở gen nhân chuẩn, vùng khởi động là trình tự DNA, có nhiều yếu tố phiên mã và có một số RNA polymerase. 9. Đây là cấu trúc của gen: El - II - E2 - 12 - E3 - 13 - E4 (E = exon; I = intron). Giả sử rằng quá trình bắt đầu phiên mã bắt đầu ở El thì các protein có thể bao gồm các exon 1234; 134; 124; và 14. 10. Để duy trì sự biểu hiện liên tục, ở mức độ thấp của protein ức chế, gen điều hòa sẽ có một trình tự khởi đầu kém hiệu quả và sự tổng hợp của chất ức chế sẽ mang tính cấu thành. 11. Bạn có thể giải trình tự các gen liên quan của tế bào ung thư ruột kết và tìm kiếm các đột biến dẫn đến chức năng bất thường, sau đó cô lập các protein liên quan và xác định rằng chức năng của chúng thực sự bất thường. Để thể hiện sự im lặng biểu sinh, bạn có thể sắp xếp trình tự các yếu tố khởi động của gen và tìm kiếm những thay đổi biểu sinh (ví dụ, quá trình methyl hóa cytosine, sẽ tăng lên nếu có sự im lặng phiên mã). Sau đó, bạn có thể kiểm tra các tế bào khối u để xem

liệu các protein hoạt động có ở đó hay không nhưng với số lượng nhỏ. CHƯƠNG 17 l.c 2. b 3.e 4. e 5.b 6.b 7. c 8. c 9. a 10. Một gen có thể tạo ra một số protein bằng cách ghép nối thay thế, điều này làm cho hệ protein rất phức tạp. Ngoài ra, nhiều protein bị biến đổi sau khi dịch mã, và điều này góp phần làm tăng thêm sự đa dạng của protein. Hệ chuyển hóa rất khác nhau giữa các tế bào và từ thời điểm này sang thời điểm khác. Nó được xác định không chỉ về mặt di truyền mà còn bởi phản ứng với điều kiện môi trường. 11. Mặc dù tất cả các loài thực vật này đều có cùng các gen cơ bản về "sự sống"; cũng như "thực vật" chức năng (ví dụ: quang hợp, hình thành thành tế bào, ra hoa), có một số gen (và protein) chuyên biệt cho từng loại cây (ví dụ: gen lúa phát triển dưới nước, gen quy định thời gian ra hoa, gen quy định protein lưu trữ hạt giống) . 12. (a) Trích xuất DNA bộ gen từ tế bào của bệnh nhân và phân tích nó để tìm đa hình SNP. Nếu có SNP liên quan đến bệnh ung thư thận, anh ta có khả năng nhạy cảm cao hơn. (b) Phân lập cả tế bào thận bình thường và ung thư. Thực hiện hồ sơ chuyển hóa trên các tế bào ung thư thận và các tế bào thận bình thường bằng cách sử dụng các phân tích hóa học cho các phân tử nhỏ. Bằng cách so sánh các cấu hình, tạo ra một "chữ ký" cho các tế bào ung thư thận. Tiếp theo, kiểm tra đặc điểm chuyển hóa của mô thận của bệnh nhân và so sánh nó với đặc điểm chuyển hóa của tế bào ung thư thận. (c) Đối với các loại thuốc có thể liên quan đến điều trị ung thư thận, hãy phân lập nhiều loại ung thư (hoặc kiểm tra các mô được lưu trữ) và thực hiện phân tích SNP, tìm mối tương quan giữa phản ứng của khối u với thuốc với tính đa hình SNP. Sau đó cô lập một số tế bào khối u của bệnh nhân và kiểm tra DNA để tìm SNP liên quan đến phản ứng thuốc. Sử dụng loại thuốc mà bộ gen của bệnh nhân chỉ ra sẽ có hiệu quả. CHƯƠNG 18 lb 2. c 3. e 4. a 5. e 6. d 7.b 8. c 9. Cả PCR và nhân bản đều bắt đầu bằng trình tự gen. Trong PCR, trình tự được khuếch đại trong ống nghiệm. Trong nhân bản, trình tự được khuếch đại bởi một sinh vật (thường là vi khuẩn). Trong PCR, quá trình khuếch đại đạt được bằng cách tổng hợp các đoạn mồi liên kết với một trong hai đầu của chuỗi DNA mục tiêu và thêm nucleotide và DNA polymerase. DNA nhân đôi sẽ bị biến tính và quá trình này được lặp lại từ 20 đến 40 lần.(a) Trích xuất DNA bộ gen từ tế bào của bệnh nhân và phân tích nó để tìm đa hình SNP. Nếu có SNP liên quan đến bệnh ung thư thận, anh ta có khả năng nhạy cảm cao hơn. (b) Phân lập cả tế bào thận bình thường và ung thư. Thực hiện hồ sơ chuyển hóa trên các tế bào ung thư thận và các tế bào thận bình thường bằng cách sử dụng các phân tích hóa học cho các phân tử nhỏ. Bằng cách so sánh các cấu hình, tạo ra một "chữ ký" cho các tế bào ung thư thận. Tiếp theo, kiểm tra đặc điểm chuyển hóa của mô thận của bệnh nhân và so sánh nó với đặc điểm chuyển hóa của tế bào ung thư thận. (c) Đối với các loại thuốc có thể liên quan đến điều trị ung thư thận, hãy phân lập nhiều loại ung thư (hoặc kiểm tra các mô được lưu trữ) và thực hiện phân tích SNP, tìm mối tương quan giữa phản ứng của khối u với thuốc với tính đa hình SNP. Sau đó cô lập một số tế bào khối u của bệnh nhân và kiểm tra DNA để tìm SNP liên quan đến phản ứng thuốc. Sử dụng loại thuốc mà bộ gen của bệnh nhân chỉ ra sẽ có hiệu quả. CHƯƠNG 18 lb 2. c 3. e 4. a 5. e 6. d 7.b 8. c 9. Cả PCR và nhân bản đều bắt đầu bằng trình tự gen. Trong PCR, trình tự được khuếch đại trong ống nghiệm. Trong nhân bản, trình tự được khuếch đại bởi một sinh vật (thường là vi khuẩn). Trong PCR, quá trình khuếch đại đạt được bằng cách tổng hợp các đoạn mồi liên kết với một trong hai đầu của chuỗi DNA mục tiêu và thêm nucleotide và DNA polymerase. DNA nhân đôi sẽ bị biến tính và quá trình này được lặp lại từ 20 đến 40 lần.(a) Trích xuất DNA bộ gen từ tế bào của bệnh nhân và phân tích nó để tìm đa hình SNP. Nếu có SNP liên quan đến bệnh ung thư thận, anh ta có khả năng nhạy cảm cao hơn. (b) Phân lập cả tế bào thận bình thường và ung thư. Thực hiện hồ sơ chuyển hóa trên các tế bào ung thư thận và các tế bào thận bình thường bằng cách sử dụng các phân tích hóa học cho các phân tử nhỏ. Bằng cách so sánh các cấu hình, tạo ra một "chữ ký" cho các tế bào ung thư thận. Tiếp theo, kiểm tra đặc điểm chuyển hóa của mô thận của bệnh nhân và so sánh nó với đặc điểm chuyển hóa của tế bào ung thư thận. (c) Đối với các loại thuốc có thể liên quan đến điều trị ung thư thận, hãy phân lập nhiều loại ung thư (hoặc kiểm tra các mô được lưu trữ) và thực hiện phân tích SNP, tìm mối tương quan giữa phản ứng của khối u với thuốc với tính đa hình SNP. Sau đó cô lập một số tế bào khối u của bệnh nhân và kiểm tra DNA để tìm SNP liên quan đến phản ứng thuốc. Sử dụng loại thuốc mà bộ gen của bệnh nhân chỉ ra sẽ có hiệu quả. CHƯƠNG 18 lb 2. c 3. e 4. a 5. e 6. d 7.b 8. c 9. Cả PCR và nhân bản đều bắt đầu bằng trình tự gen. Trong PCR, trình tự được khuếch đại trong ống nghiệm. Trong nhân bản, trình tự được khuếch đại bởi một sinh vật (thường là vi khuẩn). Trong PCR, quá trình khuếch đại đạt được bằng cách tổng hợp các đoạn mồi liên kết với một trong hai đầu của chuỗi DNA mục tiêu và thêm nucleotide và DNA polymerase. DNA nhân đôi sẽ bị biến tính và quá trình này được lặp lại từ 20 đến 40 lần.

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-5 Trong nhân bản, DNA mục tiêu được chèn bằng cách hạn chế và gắn vào một vectơ, vectơ này có điểm khởi đầu sao chép sẽ hoạt động trong sinh vật nơi quá trình khuếch đại sẽ diễn ra. Vectơ được thêm vào tế bào chủ, tế bào này được nuôi cấy và phân chia nhiều lần, khuếch đại DNA mục tiêu cùng với nhiễm sắc thể chủ. Sau đó, vectơ được loại bỏ khỏi tế bào chủ và được cắt bằng enzyme giới hạn, giải phóng DNA mục tiêu được nhân bản và khuếch đại. PCR đơn giản và nhanh hơn nhiều nhưng có các hiện tượng trong đó các đoạn DNA không phù hợp được khuếch đại hoặc gây ra lỗi trình tự do DNA polymerase. Nhân bản tạo ra DNA chính xác mà không bị đột biến nhưng liên quan đến việc nuôi cấy tế bào chủ và các bước tinh chế DNA tốn nhiều thời gian. Xem Hình 18.12. Một bảng đơn giản có thể trả lời câu hỏi này. DNA tái tổ hợp thông thường (a) Nguồn của cây mới Khác của bất kỳ sinh vật hoặc gen tổng hợp nào cùng loài DNA (b) Số lượng gen được chuyển Thường nhiều Một (c) Mất bao lâu Ít nhất một mùa sinh trưởng, thường là nhiều Tuần 10. (a)) Gen mục tiêu sẽ được chèn vào vectơ biểu hiện có trình tự khởi đầu sao cho gen đó sẽ được biểu hiện trong hạt giống đang phát triển. Vectơ có thể được thêm vào các tế bào lúa mì nuôi cấy và những tế bào mang vectơ đó được chọn (vectơ có thể mang gen báo cáo kháng thuốc kháng sinh). Các tế bào này có thể được tạo ra để hình thành một cây lúa mì con, cây này sẽ được chuyển ra đồng ruộng và hạt giống sẽ được kiểm tra protein mới. (b) Gen mục tiêu có thể được chèn vào vectơ biểu hiện ở cừu có chứa chất kích thích lactoglobulin để gen này sẽ được biểu hiện trong tuyến sữa. Vector tái tổ hợp sẽ được đưa vào tế bào trứng cừu. Sau khi con cái lớn lên, sữa của chúng có thể được kiểm tra sự hiện diện của enzyme của con người. 11. Mối quan tâm của công chúng bao gồm tính nhân tạo của sự can thiệp trái tự nhiên vào thiên nhiên, sự an toàn của những thực phẩm này đối với con người và những mối nguy hiểm về môi trường nếu thực vật không phải là vật chủ nhận được gen tái tổ hợp. CHƯƠNG 19 l.c 2. b 3. a 4. e 5. a 6.b 7. c 8. (a) Tất cả các tế bào thần kinh tiền thân có thể trải qua quá trình apoptosis và không có tế bào thần kinh nào hình thành. (b) Gen j)2\ sẽ được kích hoạt và chu kỳ tế bào sẽ bị chặn lại; với sự có mặt của các yếu tố khác, các tế bào cơ sẽ hình thành. (c) Có thể không có độ dốc của protein ở chi đang phát triển và do đó không có sự phát triển khác biệt của các chữ số - tất cả các chữ số sẽ là ngón tay. (d) Độ dốc của protein gù sẽ không hình thành đúng cách và phôi sẽ không hình thành được trục trước-sau của nó. 9. (a) Không có apoptosis sẽ dẫn đến có quá nhiều tế bào trong các cơ quan đang phát triển và các cơ quan sẽ không hình thành đúng cách. (b) Không có sự hình thành gradient của protein gù lưng và sẽ không có sự xác định đầu sau ở ruồi giấm đang phát triển. 10. Đột biến gây ra biểu hiện gen loại A thay vì gen loại C. Điều này sẽ dẫn đến sự kết hợp AB thay vì AC và cánh hoa sẽ phát triển thay vì nhị hoa. 11.Các cơ chế có thể bao gồm ức chế chu trình tế bào do chất ức chế Cdk; cảm ứng phiên mã của một số gen nhất định; và sự phân chia tế bào chất, do đó khi một tế bào phân chia chỉ có một tế bào con nhận được yếu tố quan trọng trong việc xác định. 12. Người ta có thể phân tích mRNA trong tế bào trứng, trong tế bào đã biệt hóa của bố mẹ và trong các tế bào đã được lập trình lại. Điều này có thể được thực hiện bằng PCR phiên mã ngược hoặc bằng mảng biểu hiện gen. CHƯƠNG 20 1. c 2. a 3. a 4. c 5. c 6. Nếu sự biểu hiện của Gremlin bị chặn, protein này không thể ức chế tín hiệu BMP4. Các tế bào trong màng chân sẽ trải qua quá trình apoptosis và con vịt được sinh ra với đôi chân không có màng. 7. Tất cả những con non ở bất kỳ nhiệt độ nào đều có khả năng phát triển thành con đực. Aromatase cần thiết để chuyển đổi testosterone thành estrogen, cần thiết cho sự phát triển của phụ nữ. 8. Sự cùng tồn tại của Hoxc6 và Hoxc8 dường như rất quan trọng trong sự phát triển của đốt sống ngực (đốt sống với xương sườn). Đây là một vùng ngắn ở chuột và chuột chỉ có một số ít đốt sống ngực nên cơ thể ngắn. Ở rắn, sự cùng tồn tại của Hoxc6 và Hoxc8 dọc theo chiều dài phôi lớn hơn nhiều dẫn đến số lượng đốt sống ngực lớn hơn nhiều và do đó cơ thể dài hơn nhiều. 9. Các kết quả này ủng hộ kết luận rằng mức độ biểu hiện BMP4 cao hơn dẫn đến đường kính sụn trên mỏ của gà đang phát triển lớn hơn. 10. Các quan sát này phù hợp với giả thuyết rằng đã có sự chọn lọc ở một số quần thể người về các đột biến trên chất tăng cường kiểm soát sự biểu hiện của glycoprotein trong hồng cầu. Sự thay đổi di truyền này dự kiến sẽ có lợi thế chọn lọc ở những quần thể người tiếp xúc với bệnh sốt rét ở mức độ cao, bởi vì đột biến này mang lại khả năng kháng bệnh sốt rét cao hơn ở những người mang mầm bệnh này. CHƯƠNG 21 1. d 2. d 3. d 4. e 5. b 6. Con người lựa chọn các đặc điểm ở quần thể động vật và thực vật nuôi trong nhà dựa trên sự quan tâm của chúng ta đối với đặc điểm đó chứ không phải dựa trên việc nó ảnh hưởng như thế nào đến tỷ lệ sinh sản tự nhiên hoặc khả năng sống sót của quần thể sinh vật. Nhiều đặc điểm được con người chọn lọc một cách nhân tạo sẽ không có lợi cho các quần thể hoang dã. Ví dụ, con người đã chọn lọc nhiều giống gia súc có lượng mỡ cơ thể cao và trọng lượng cơ thể cao. Những

đặc điểm này dẫn đến bê con lớn, từ đó gây khó khăn cho việc sinh bê ở bò. Những người chăn nuôi thường phải hỗ trợ việc sinh ra những con bê như vậy, vì con bê (và có thể cả mẹ của nó) thường sẽ chết nếu không có sự trợ giúp như vậy. Trong một quần thể tự nhiên, sẽ có sự lựa chọn những con bê có kích thước và trọng lượng sơ sinh nhỏ hơn, điều này sẽ làm tăng tỷ lệ sinh sản thành công và khả năng sống sót. 7. Các hành vi có thể phản ứng với các tín hiệu môi trường mang tính dự đoán về các điều kiện trong tương lai và những hành vi này có thể được lựa chọn nếu chúng nằm dưới sự kiểm soát di truyền. Ví dụ, độ dài ngày trở nên ngắn hơn khi chúng ta tiến gần hơn đến mùa đông,vì vậy các cá thể động vật có vú có lợi thế sinh tồn nếu chúng phản ứng với việc ngày ngắn lại bằng cách ngủ đông. Trong trường hợp này, tín hiệu môi trường (độ dài ngày) có thể dự đoán các điều kiện môi trường trong tương lai (cái lạnh của mùa đông). 8. Chọn lọc tự nhiên không thể hoạt động khi không có ảnh hưởng gì đến tốc độ sinh sản hiệu quả của sinh vật. Các bệnh như Alzheimer thường xảy ra rất lâu sau khi độ tuổi sinh sản đã trôi qua. Chừng nào căn bệnh này không ảnh hưởng đến khả năng sống sót tương đối của con cái người bị ảnh hưởng (chẳng hạn như do sự chăm sóc của cha mẹ bị giảm sút), chúng ta sẽ không mong đợi sự chọn lọc tự nhiên sẽ dẫn đến bất kỳ sự giảm thiểu nào về bệnh Alzheimer của bệnh Alzheimer. 39;s bệnh ở người. 9. (a) Tần số alen a: 0,60; của alen A: 0,40 (b) Tần số kiểu gen aa: 0,40; kiểu gen Aa: 0,40; kiểu gen AA: 0,20 (c) Tần số kiểu gen aa: 0,36; kiểu gen Aa: 0,48; của kiểu gen AA: 0,16 (d) Chúng ta mong đợi một mức độ sai lệch nào đó vì các giả định về trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg rất hạn chế. Ví dụ, quy mô quần thể hữu hạn, sự hiện diện của đột biến, bất kỳ sự di cư nào của các cá thể vào hoặc ra khỏi quần thể, dòng gen từ giao phối với các quần thể lân cận, giao phối không ngẫu nhiên trong quần thể hoặc chọn lọc trong quần thể đều có thể dẫn đến những sai lệch so với Hardy. -Weinberg kỳ vọng. 10. Chuột đen và chuột trắng khó có thể giao phối ngẫu nhiên với nhau. Quần thể kết hợp khác xa với kỳ vọng của Hardy-Weinberg, với quá ít cá thể dị hợp tử (Aa). Tần số alen a ở chuột đen và alen A ở chuột trắng cao hơn nhiều, cho thấy chuột đen và chuột trắng chủ yếu giao phối cùng loại, với rất ít lần giao phối giữa các loại màu. Tuy nhiên, một khả năng khác là quần thể bao gồm hai quần thể (một quần thể chủ yếu là chuột đen, quần thể còn lại chủ yếu là chuột trắng) chỉ mới tập hợp gần đây ở cùng một địa điểm. Hai giả thuyết này có thể được phân biệt bằng cách theo dõi những con chuột qua thế hệ khác. Nếu việc giao phối hiện đang diễn ra một cách ngẫu nhiên, chúng ta có thể mong đợi tần số kiểu gen sẽ tương tự như kỳ vọng của Hardy-Weinberg sau một thế hệ giao phối ngẫu nhiên. CHƯƠNG 22 1. e 2. a 3. e 4. a 5. e 6. d 7. Việc phân loại hiện nay không đơn ngành. Cả hai chi có thể là đơn ngành nếu loài 4 được chuyển từ chi B sang chi A; tính đơn ngành cũng có thể đạt được nếu tất cả các loài được xếp vào cùng một chi. 8. Hóa thạch có thể cung cấp cho chúng ta bằng chứng trực tiếp về trạng thái đặc trưng của các dòng dõi đã tuyệt chủng. Ví dụ, tất cả các loài chim hiện đại đều thiếu răng. Thiếu răng là bệnh di truyền hay di truyền? Nếu chúng ta kiểm tra các loài khủng long chân thú đã tuyệt chủng (nhóm khủng long lớn hơn bao gồm các loài chim còn sống), chúng ta sẽ thấy rằng chúng có răng. Vì vậy, chúng ta biết rằng việc thiếu răng là một tình trạng bắt nguồn từ các loài chim hiện đại. 9. Tốc độ thay đổi trung bình ước tính là 0,9 thay đổi axit amin/500 triệu năm,hoặc 0,0018 thay đổi axit amin/triệu năm. Nếu chúng ta biểu thị điều này dưới dạng phần trăm thay vì tỷ lệ, thì chúng ta sẽ nói rằng có (trung bình) sự thay đổi 0,18% về trình tự axit amin trong một triệu năm.

A-6 Trả lời các câu hỏi ôn tập chương 10. Virus West Nile ở Hoa Kỳ dường như có liên quan chặt chẽ nhất với chủng virus phân lập ở Israel. Một giả thuyết hợp lý là virus này xuất hiện ở Châu Phi vào những năm 1930 và sau đó di chuyển sang Châu Á và Châu Âu, có thể là nhiều lần. Sau đó vào cuối những năm 1990, một chủng virus từ Israel dường như đã được vận chuyển đến New York, có thể do muỗi mang theo trên máy bay hoặc trong một chuyến hàng hóa. Khi đến Hoa Kỳ, vi-rút này lây lan nhanh chóng trong các quần thể chim bản địa trên khắp Bắc Mỹ. CHƯƠNG 23 1. e 2. c 3. a 4. e 5. Nếu sự khác biệt duy nhất giữa các dòng phân kỳ là ở một locus duy nhất, thì cả hai alen mới phải có chức năng khi chúng tương tác với sản phẩm của các locus gen khác (ở cả hai dòng họ). Bất kỳ sự không tương thích di truyền giữa các locus được tạo ra bởi các alen mới này cũng sẽ ảnh hưởng đến dòng dõi của bố mẹ. Ngoài ra, có nhiều điểm không tương thích giữa các locus gen khác nhau hơn là trong một locus duy nhất. Thay vì hai thay đổi có hại ở cùng một locus (một thay đổi trong mỗi dòng), mô hình Dobzhansky-Muller cho phép những thay đổi trung lập ở bất kỳ cặp locus nào có sản phẩm tương tác. Chính sự tương tác tiêu cực của các sản phẩm này trong quá trình lai giữa hai dòng đã dẫn đến sự tương thích di truyền. 6. Nếu hai sự kết hợp khác nhau của các nhiễm sắc thể xảy ra ở hai

dòng khác nhau, thì các nhiễm sắc thể thu được không thể ghép đôi bình thường trong quá trình giảm phân ở các giống lai. Nếu bạn cố gắng lập biểu đồ giảm phân ở thể lai là kết quả của phép lai giữa các dòng dõi khác nhau trong Hình 23.4, bạn sẽ thấy rằng các cặp tương đồng đòi hỏi các phần của các nhiễm sắc thể khác nhau để thẳng hàng với nhau. Sau đó, các nhiễm sắc thể này sẽ được kéo theo hai hướng khác nhau khi tế bào phân chia trong giảm phân I, dẫn đến khả năng tế bào không thể phân chia hoặc sự phân bố không đồng đều của các nhánh nhiễm sắc thể trong hai tế bào con. Việc sản xuất các tế bào bình thường với sự phân bố đồng đều của các nhánh nhiễm sắc thể khác nhau sẽ bị hạn chế, do đó các con lai sẽ tạo ra rất ít giao tử bình thường, nếu có. 7. Một khả năng có thể xảy ra là các alen không tương thích vẫn chưa được cố định ở các chủng khác nhau, do đó chỉ một số tổ hợp lai tạo ra sự không tương thích di truyền. 8. Các loài phát sinh trong phân bố ban đầu xuất hiện ở các phạm vi riêng biệt, nhưng thường liền kề (xem Hình 23.6). Vì vậy, chúng tôi mong đợi nhiều loài có quan hệ gần gũi sẽ thể hiện mô hình tương tự. Phạm vi của các loài có tính di động cao có nhiều khả năng thay đổi theo thời gian hơn, do đó, mô hình sẽ mạnh nhất ở các loài tương đối ít vận động. 9. Có rất nhiều thiết kế thí nghiệm có thể mang lại nhiều thông tin. Dưới đây là một ví dụ để kiểm tra ảnh hưởng của vị trí hoa đến sự thu hút thụ phấn: Lấy một loài hoa và chia hoa thành hai nhóm. Đặt mỗi bông hoa ở vị trí thẳng đứng hoặc treo,sau đó ghi lại số lượng và loại loài thụ phấn bị thu hút bởi hoa trong mỗi nhóm. Kiểm tra xem sự khác biệt giữa hai nhóm có ý nghĩa thống kê hay không. Thời gian (mya) (Hiện tại) (b) Có, bởi vì đường cong về số lượng loài nằm sau đường cong về số lượng đảo, nhưng hai đường cong thể hiện những thay đổi rất giống nhau về độ dốc theo thời gian. Khi những hòn đảo mới xuất hiện, những cơ hội mới cho sự hình thành loài cũng xuất hiện. Số lượng loài tại một thời điểm luôn thấp hơn số lượng các hòn đảo riêng biệt. (c) Hiện tại có 18 hòn đảo trong quần đảo và chỉ có 14 loài chim sẻ. Điều này cho thấy rằng vẫn còn cơ hội cho sự hình thành loài bổ sung nhờ sự cách ly về mặt địa lý. Dựa trên biểu đồ của chúng tôi từ Câu hỏi a, chúng tôi dự kiến các quần thể loài xuất hiện trên hai hòn đảo trở lên sẽ phân chia thành các loài riêng biệt theo thời gian. Để kiểm tra giả thuyết này, chúng tôi có thể thu thập các mẫu của từng quần thể và kiểm tra sự khác biệt di truyền giữa các mẫu. Sự khác biệt di truyền đáng kể giữa các quần thể trên các đảo khác nhau cho thấy khoảng cách giữa các đảo là một rào cản đáng kể đối với dòng gen, do đó các quần thể dự kiến sẽ phân hóa thành các loài khác nhau theo thời gian. CHƯƠNG 24 1. a 2. a 3. a 4. e 5. b 6. e 7. Đồng hồ phân tử hoạt động tốt nhất khi chúng được áp dụng trong một nhóm sinh vật có thời gian thế hệ và quy mô quần thể tương tự nhau. Quy mô dân số tạo ra sự khác biệt nhỏ nếu tất cả hoặc hầu hết các thay đổi là trung tính, nhưng tốc độ thay đổi giữa những thay đổi có hại và có lợi bị ảnh hưởng bởi quy mô dân số. Ngoài ra, điều quan trọng là phải so sánh giữa các gen và protein tương đồng, vì tốc độ tiến hóa giữa các gen khác nhau có thể rất khác nhau. Khi đồng hồ phân tử được sử dụng để so sánh giữa các loài có thời gian thế hệ rất khác nhau, cần phải tính đến thời gian thế hệ khác nhau. 8. Các đột biến mới được đưa vào thí nghiệm như trong Hình 24.14 thông qua các lỗi mắc phải trong bước khuếch đại PCR. Nói cách khác, tỷ lệ đột biến là hàm số của tỷ lệ lỗi của DNA polymerase. Sử dụng một DNA polymerase khác có tỷ lệ lỗi cao hơn sẽ làm tăng tỷ lệ đột biến tổng thể của thí nghiệm và điều đó sẽ làm tăng sự biến đổi trong quần thể phân tử. Một câu trả lời khả thi khác là thêm chất gây đột biến vào bước khuếch đại PCR, điều này cũng sẽ làm tăng tỷ lệ đột biến của thí nghiệm. Bất kỳ quá trình nào làm tăng tỷ lệ đột biến đều được cho là sẽ làm tăng biến thể di truyền có trong nhóm phân tử trước vòng chọn lọc tiếp theo. 9. Vấn đề này có thể được nghiên cứu bằng cách giải trình tự và so sánh các gen về opsin ở tôm càng sống trên bề mặt (có mắt) và tôm càng sống trong hang động (không có mắt). Nếu gen của các loài không có mắt không còn được chọn lọc nữa, chúng ta sẽ quan sát thấy tỷ lệ thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa trong các gen là tương tự.Nếu đã có sự lựa chọn mạnh mẽ cho một chức năng mới (thứ gì đó không phải là tầm nhìn), chúng ta sẽ mong đợi tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa cao hơn so với các thay thế đồng nghĩa (biểu thị sự lựa chọn tích cực). Chúng tôi sẽ so sánh các tỷ lệ này với các tỷ lệ được thấy ở các loài sống trên bề mặt (có mắt). Ở các loài sống trên bề mặt, chúng ta mong đợi sẽ thấy tỷ lệ đồng nghĩa cao hơn so với các thay thế không đồng nghĩa, điều này được mong đợi trong quá trình chọn lọc tinh lọc. 10. (a) Codon số 12, 15 và 61 có khả năng phát triển dưới sự chọn lọc tích cực để thay đổi vì ba codon này từng trải qua tỷ lệ thay thế không đồng nghĩa cao hơn (dẫn đến thay thế axit amin) so với tỷ lệ thay thế axit amin sự thay thế đồng nghĩa. (b) Các codon số 80, 137, 156 và 226 có khả năng phát triển trong quá trình chọn lọc tinh lọc, vì phần lớn các thay đổi ở các codon này là sự thay thế đồng nghĩa, không dẫn đến sự thay thế axit amin. Sự thay thế dẫn đến thay đổi axit amin (sự thay thế không đồng nghĩa) chắc chắn đã xảy ra, nhưng chúng

thường được chọn lọc để chống lại trong quần thể. Codon số 165 đã trải qua số lần thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa tương tự. Tuy nhiên, vì số lượng thay thế không đồng nghĩa có thể nhiều gấp khoảng ba lần so với số thay thế đồng nghĩa, số lượng thay thế đồng nghĩa sẽ cao hơn một chút so với dự kiến nếu tỷ lệ của từng loại thay thế bằng nhau. Codon 165 có thể đang phát triển dưới sự chọn lọc tinh lọc yếu; đó là codon gần trung tính nhất trong số các codon được hiển thị trong bảng. CHƯƠNG 25 1. b 2. c 3. a 4. c 5. b 6. c 7. Có rất nhiều câu trả lời khả thi, nhưng có bốn ví dụ quen thuộc bao gồm việc nghiên cứu bầu khí quyển trong quá khứ của Trái đất bằng cách kiểm tra thành phần hóa học của đá ; nghiên cứu về khí hậu trong quá khứ bằng cách kiểm tra các vòng sinh trưởng của cây; nghiên cứu sự trôi dạt lục địa bằng cách kiểm tra hồ sơ địa chất; và nghiên cứu về nguồn gốc của vũ trụ (“Vụ nổ lớn”) bằng cách kiểm tra tốc độ các thiên hà đang di chuyển ra xa nhau. 8. Việc hẹn hò tương đối cung cấp cho chúng ta thứ tự về các sự kiện; chúng ta biết rằng Sự kiện 1 đã xảy ra trước Sự kiện 2. Nhưng việc hẹn hò tuyệt đối cung cấp cho chúng ta ước tính về thời gian của những sự kiện đó. Điều quan trọng cần biết không chỉ là Sự kiện 1 xảy ra trước Sự kiện 2 mà còn biết hai sự kiện đó cách nhau bao lâu. 9. Các sinh vật đa bào đòi hỏi nồng độ oxy cao hơn và nồng độ oxy tăng lên trong suốt thời kỳ Tiền Cambri. Vào cuối thời kỳ Tiền Cambri, nồng độ oxy trong khí quyển đã đủ cao để hỗ trợ nhiều loại sinh vật đa bào. Ngoài ra, sự kết thúc của thời kỳ băng hà lan rộng (thời kỳ "quả cầu tuyết Trái đất") gần cuối kỷ Tiền Cambri có lẽ đã cho phép các sinh vật đa bào phát triển mạnh mẽ. 10. Có rất nhiều thí nghiệm có thể được thực hiện. Ví dụ, ảnh hưởng của việc thay đổi nồng độ oxy lên các loài khác (ngoài côn trùng bay,chẳng hạn như Drosophila được sử dụng trong thí nghiệm được mô tả) có thể được thử nghiệm. Một sinh vật nghiên cứu lý tưởng sẽ có thời gian thế hệ ngắn (để có thể theo dõi nhiều thế hệ trong quá trình thí nghiệm) và sẽ dễ dàng nuôi dưỡng trong phòng thí nghiệm. Ví dụ, cá bảy màu có thể được nuôi trong điều kiện nồng độ oxy tăng và giảm, và sự tiến hóa về kích thước của bong bóng bơi (nơi hấp thụ oxy) có thể được đánh giá là một phản ứng.

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-7 CHƯƠNG 26 l.e 2. c 3. e 4. b 5. b 6. d 7. Các gen RNA ribosome có mặt phổ biến ở khắp các sinh vật. Chúng tiến hóa chậm nên có thể so sánh chúng với những loài có quan hệ họ hàng xa nhất. Chúng hiện diện ở nhiều bản sao, vì vậy chúng tương đối dễ dàng để phân lập và giải trình tự trong những ngày đầu tiên của quá trình giải trình tự gen. Ngoài ra, vì chúng cần thiết cho quá trình tổng hợp protein và đã có mặt ở tất cả các loài tế bào nên khả năng chuyển gen bên sẽ giảm đi rất nhiều. Ngược lại, các kiểu trao đổi chất khác nhau đã xuất hiện nhiều lần trong lịch sử của sinh vật nhân sơ, vì vậy các loài có kiểu trao đổi chất tương tự có thể không có quan hệ họ hàng gần gũi. Cấu trúc tế bào rất hữu ích trong việc xác định một số nhóm sinh vật nhân sơ chính (ví dụ như nhóm Gram dương và Gram âm), nhưng sự khác biệt quá ít để có thể sử dụng hiệu quả trong việc phân loại hầu hết các loài. 8. Gen chuyển ngang không đại diện cho nguồn gốc từ một tổ tiên chung và do đó không phản ánh mối quan hệ tiến hóa thực sự. Expededtnee. basd aa gen x; Loài A Loài B Loài C ^>eaesD Dự kiến "cây được xác định dựa trên sự đồng thuận của các gen lỗi không phải Trcm$f; 5peciÂ£s A Loài 3 Loài C 5peeiesl> 9. Hầu hết, nhưng không phải tất cả, các nhà sinh học coi virus là sinh vật sống. Virus có bộ gen riêng và chúng bao gồm các protein giống như các sinh vật tế bào. Chúng tiến hóa từ các loài sống khác và rõ ràng chúng là một phần của cuộc sống. Tuy nhiên, virus không có cấu tạo từ tế bào và chúng phụ thuộc vào vật chủ là tế bào để thực hiện nhiều quá trình sinh học. Vì những lý do này, một số nhà sinh học coi chúng là thành phần không sống của vật chủ tế bào chứ không phải là các sinh vật sống riêng biệt. 10. Có rất nhiều câu trả lời khả dĩ, nhưng một cách tiếp cận được sử dụng rộng rãi để phát hiện các dạng sống mới (trong bất kỳ môi trường nào, kể cả môi trường nhiệt độ cao) là trực tiếp cô lập và khuếch đại các chuỗi gen được bảo tồn. Các gen RNA ribosome thường được sử dụng để phát hiện như vậy vì chúng tiến hóa rất chậm và cần thiết cho quá trình tổng hợp protein. DNA có thể được chiết xuất từ môi trường nhiệt độ cao và bất kỳ gen DNA ribosome nào hiện diện đều có thể được khuếch đại và giải trình tự. Sau đó, các trình tự này sẽ được so sánh với các gen RNA ribosome của các loài sinh vật nhân sơ đã biết khác để phân loại các sinh vật sống trong môi trường khắc nghiệt. CHƯƠNG 27 1. e 2. c 3. e 4. (a) Foraminifera có lớp vỏ ngoài bằng canxi cacbonat, trong khi đó trùng tia có các chân giả dài, cứng và đối xứng xuyên tâm. Lớp vỏ bên ngoài của trùng lỗ và bộ xương bên trong của trùng lỗ đều là thành phần quan trọng của trầm tích đại dương và đá trầm tích. (b) Lông mao được bao phủ bởi nhiều lông mao giống như lông, trong khi tảo hai roi thường có hai roi (một ở rãnh xích đạo và một ở rãnh dọc). Cả trùng roi và tảo hai

roi đều có túi, gọi là phế nang, ngay bên dưới màng sinh chất của chúng,xác định chúng là alveolate. (c) Tảo cát là đơn bào và thường bao gồm hai đĩa lồng vào nhau (giống như đĩa petri). Tảo nâu là sinh vật lớn, đa bào bao gồm các phần tử phân nhánh hoặc phát triển giống như lá. Cả tảo cát và tảo nâu đều quang hợp. (d) Đơn vị sinh dưỡng của nấm mốc plasmodial là plasmodium: một khối tế bào chất không có vách chứa nhiều nhân lưỡng bội. Đơn vị sinh dưỡng của nấm mốc tế bào bao gồm các tế bào amip đơn lẻ, riêng biệt. Ở cả hai nhóm, khi điều kiện môi trường trở nên không thuận lợi, các đơn vị sinh dưỡng sẽ hình thành các cấu trúc đậu quả. 5. Tính độc lập của giới tính và sinh sản ở các loài trùng cho thấy rằng giới tính có các chức năng khác ngoài sinh sản. Giới tính rất quan trọng để tái tổ hợp gen. điều này quan trọng vì nhiều lý do. Giới tính cho phép quần thể sinh vật tránh sự tích tụ các alen có hại và nó cho phép hình thành các tổ hợp mới của các alen có lợi. Do đó, ngay cả những sinh vật sinh sản vô tính nói chung cũng có một số phương tiện khác để đạt được sự tái tổ hợp hữu tính trong bộ gen của chúng. Độ lệch ngày nở hoa (ngày) Sử dụng công thức tính hệ số tương quan ở Phụ lục B, r = -0,948. 7. Kết quả cho thấy ngày nở hoa sớm hơn có liên quan đến chỉ số sống sót cao hơn. Mối quan hệ giữa hai thước đo này rất chặt chẽ và gần như tuyến tính, dẫn đến hệ số tương quan r = -0,948. Như đã lưu ý trong câu hỏi, ấu trùng cá tuyết chấm đen phụ thuộc vào những bông hoa này để vừa che chắn khỏi kẻ săn mồi vừa để làm nguồn thức ăn. Một giả thuyết hợp lý cho điều này là sự nở hoa sớm hơn cung cấp chỗ ẩn náu tốt hơn và nhiều thức ăn hơn cho ấu trùng cá tuyết chấm đen, do đó khả năng sống sót của cá ấu trùng cao hơn trong những năm thực vật phù du nở hoa sớm hơn. Một khả năng khác (không loại trừ lẫn nhau) là việc nở hoa sớm hơn sẽ mang lại lợi ích cho các loài khác mà cá tuyết chấm đen tiêu thụ làm thức ăn hoặc những kẻ săn mồi tiềm năng của cá tuyết chấm đen nhắm vào thực vật phù du thay vì cá tuyết chấm đen. 8. Ba gen rRNA của ngô không phải là họ hàng gần nhất của nhau vì bộ gen hạt nhân, ty thể và lục lạp có nguồn gốc khác nhau và các mối quan hệ thể hiện trên cây tái tạo lại các sự kiện nội cộng sinh đã tạo ra ty thể và lục lạp. 9. Gen rRNA của ty thể của ngô có liên quan chặt chẽ hơn với gen rRNA của E. coli so với gen rRNA trong nhân của các sinh vật nhân chuẩn khác vì ty thể có nguồn gốc từ sự nội cộng sinh với một loại vi khuẩn protein. Tương tự như vậy, gen rRNA lục lạp của ngô có liên quan chặt chẽ hơn với gen rRNA của Chlorobium so với gen rRNA hạt nhân của ngô vì lục lạp có nguồn gốc từ sự nội cộng sinh với vi khuẩn lam. 10. Các gen rRNA ty thể của con người và nấm men dự kiến sẽ tụ tập trên cây gần nhất với gen rRNA của ty thể ngô vì tất cả các gen này đều có nguồn gốc từ cùng một sự kiện nội cộng sinh (nguồn gốc của ty thể).Các gen rRNA của ty thể người và nấm men sẽ có quan hệ gần gũi với nhau hơn so với gen rRNA của ty thể ngô vì nấm và động vật có quan hệ gần gũi với nhau hơn so với thực vật (như có thể thấy trong mối quan hệ giữa gen rRNA hạt nhân). CHƯƠNG 28 l.c 2. e 3. b 4. b 5. d 6. Vi lá thường nhỏ và thường có một sợi mạch đơn. Ngược lại, megaphyll lớn hơn và thường chứa các gân phân nhánh. Microphylls có thể có nguồn gốc từ bào tử vô trùng. Megaphylls có thể có nguồn gốc từ việc làm phẳng các thân phân nhánh, giữa đó các mô quang hợp phát triển. Trong số các loài thực vật hiện đại, vi lá được tìm thấy trong các loài thực vật có hoa, trong khi các loài megaphyll là đặc trưng của thực vật thực vật nguyên sinh (chẳng hạn như cây dương xỉ và cây có hạt). 7. Một ưu điểm của thể dị hợp tử là nó cho phép mức độ lai xa cao hơn vì có các thể giao tử đực và giao tử cái riêng biệt. 8. Cả rêu và dương xỉ đều là đồng bào tử và cả hai đều xen kẽ giữa thế hệ thể bào tử lưỡng bội và thể giao tử đơn bội. Tuy nhiên, thế hệ thể giao tử chiếm phần lớn và chiếm ưu thế trong vòng đời của rêu, trong khi thế hệ thể bào tử chiếm phần lớn và chiếm ưu thế trong vòng đời của dương xỉ. Thể bào tử của rêu hoàn toàn phụ thuộc vào thể giao tử, trong khi thể bào tử của dương xỉ trở nên độc lập với thể giao tử. 9. Vâng. Dị bào tử là một ví dụ về một đặc điểm dường như đã tiến hóa nhiều lần giữa các nhóm thực vật có mạch khác nhau. 10. Một khả năng là kiểm tra kích thước lá như một hàm số của môi trường nhiệt giữa các họ hàng gần của các loài thực vật đang sống. Chúng ta có thể dự đoán rằng kích thước lá lớn bị hạn chế ở vùng khí hậu khô, nóng nhưng lại được ưa chuộng ở vùng khí hậu mát mẻ, ẩm ướt hơn.Thể bào tử của rêu hoàn toàn phụ thuộc vào thể giao tử, trong khi thể bào tử của dương xỉ trở nên độc lập với thể giao tử. 9. Vâng. Dị bào tử là một ví dụ về một đặc điểm dường như đã tiến hóa nhiều lần giữa các nhóm thực vật có mạch khác nhau. 10. Một khả năng là kiểm tra kích thước lá như một hàm số của môi trường nhiệt giữa các họ hàng gần của các loài thực vật đang sống. Chúng ta có thể dự đoán rằng kích thước lá lớn bị hạn chế ở vùng khí hậu khô, nóng nhưng lại được ưa chuộng ở vùng khí hậu mát mẻ, ẩm ướt hơn.Thể bào tử của rêu hoàn toàn phụ thuộc vào thể giao tử, trong khi thể bào tử của dương xỉ trở nên độc lập với thể giao tử. 9. Vâng. Dị bào tử là một ví dụ về một đặc điểm dường như đã tiến hóa nhiều lần giữa các nhóm thực vật có mạch khác nhau. 10.

Một khả năng là kiểm tra kích thước lá như một hàm số của môi trường nhiệt giữa các họ hàng gần của các loài thực vật đang sống. Chúng ta có thể dự đoán rằng kích thước lá lớn bị hạn chế ở vùng khí hậu khô, nóng nhưng lại được ưa chuộng ở vùng khí hậu mát mẻ, ẩm ướt hơn.

A-8 Trả lời các câu hỏi ôn tập Chương 29 1. d 2. a 3. d 4. a 5. a 6. Để hoạt động như một cơ quan sinh sản, một bông hoa cần phải có ít nhất một lá noãn hoặc một nhị hoa. Cánh hoa có chức năng chủ yếu là thu hút côn trùng thụ phấn và do đó có thể dễ dàng bị mất ở các loài thụ phấn nhờ gió. Các lá đài có chức năng chủ yếu là bảo vệ hoa trong nụ và do đó có thể bị mất ở những loài có hoa đơn giản. 7. Hồ sơ hóa thạch không phải là hồ sơ đầy đủ về sự sống trên Trái đất. Thực vật hạt kín ban đầu có thể bị hạn chế về phân bố hoặc có thể sống trong môi trường không tương thích với sự hình thành hóa thạch dễ dàng. Có khả năng là các thực vật hạt kín thời kỳ đầu không phong phú và phổ biến. Chúng dường như đã trải qua quá trình bức xạ nhanh chóng vào kỷ Phấn trắng, nơi chúng trở nên phổ biến trong các mẫu hóa thạch. số 8. . 9. Một cách tiếp cận vấn đề này là tính toán đường xu hướng tuyến tính về khả năng sống sót của hạt giống bướm mullein (Verbascum blattaria) bằng cách tính đường hồi quy tuyến tính (xem Phụ lục B) và sau đó chiếu nó về phía trước theo thời gian tới điểm mà nó giao nhau bằng 0 phần trăm sống sót. Phương trình hồi quy thu được là y = 102,09 - 0,62x. Biểu đồ trên cho thấy cách tiếp cận này, dự đoán rằng những hạt Verbascum blattaria cuối cùng sẽ nảy mầm vào khoảng Năm 165 của thí nghiệm (đặt y thành 0 và giải tìm x bằng phương trình hồi quy; kết quả là x = 164,7 năm). Cách tiếp cận này giả định sự suy giảm tuyến tính về khả năng sống sót của hạt giống. Có thể hợp lý hơn nếu giả sử khả năng sống sót của hạt giảm theo cấp số nhân (tương tự như phân rã phóng xạ; xem Hình 25.1). Nếu hạt phân hủy theo cấp số nhân thì chúng ta dự kiến khả năng sống sót của hạt Verbascum blattaria ở mức thấp sau Năm 165. 10. Ít nhất bốn yếu tố liên quan đến khả năng sống sót của hạt: 1. Kích thước của hạt: hạt lớn hơn có nhiều thức ăn dự trữ hơn (nội nhũ)). 2. Mật độ của vỏ hạt: vỏ hạt cứng hơn giúp bảo vệ hạt giống tốt hơn. 3. Mức độ ngủ của phôi: phôi ngủ sâu hơn sẽ có khả năng sống sót lâu hơn. CHƯƠNG 30 1. d 2. b 3. c 4. e 5. c 6. Nếu đó là một loại nấm, chúng ta mong đợi sẽ phát hiện được chitin trong thành tế bào, trong khi chitin sẽ không có nếu đó là thực vật. Chúng ta cũng có thể kiểm tra mẫu vật để tìm sự hiện diện của lục lạp, thứ được cho là sẽ tạo ra màu xanh lục ở thực vật chứ không phải ở nấm. Nếu đó là thực vật có mạch, chúng ta sẽ quan sát thấy các mô có mạch trong mẫu, điều này sẽ không có nếu đó là nấm. Chúng ta cũng có thể giải trình tự một gen được bảo tồn từ mẫu, chẳng hạn như gen RNA ribosome và so sánh trình tự phát sinh chủng loại này với các loại nấm và thực vật khác. 7. Đó là vì các hạt nhân vẫn tách biệt trong các tế bào dikaryon, mặc dù hai hạt nhân này được chứa trong một tế bào. 8. Nấm đóng vai trò quan trọng trong quá trình phân hủy thực vật và các bộ phận của động vật. Nếu không còn nấm thì sẽ có sự tích tụ rất lớn tàn dư của sinh vật chết, đặc biệt là cellulose và lignin của thực vật. 9.Địa điểm 5 cho thấy mức độ đa dạng và mật độ địa y cao nhất và do đó có lẽ nằm xa trung tâm thành phố nhất. Tiếp theo là Địa điểm 4, tiếp theo là Địa điểm 1, rồi đến Địa điểm 3 và cuối cùng là Địa điểm 2. Ngoài khoảng cách từ trung tâm thành phố và hướng gió thịnh hành, các yếu tố dự đoán khác có thể bao gồm khoảng cách đến các nguồn ô nhiễm điểm (chẳng hạn như nhà máy hoặc nhà máy điện).) và khoảng cách đến các đường cao tốc chính (nguồn ô nhiễm từ khí thải ô tô). Những câu trả lời khác cũng có thể xảy ra; điều quan trọng đối với những nghiên cứu như vậy là phải kiểm soát các yếu tố như loài cây được kiểm tra và mức độ tiếp xúc của cành với điều kiện ánh sáng và độ ẩm tương tự. 10. Một nguồn gây ô nhiễm nấm phổ biến trong các mẫu thực vật là nấm cộng sinh, bao gồm nấm nội sinh và nấm rễ cộng sinh. Trong cả hai trường hợp, thường có thể thu thập các mô cụ thể từ thực vật để loại trừ các sinh vật cộng sinh này. Nếu giả thuyết của chúng tôi về nguồn gen của nấm là đúng thì các trình tự của nấm sẽ không có trong các mô không cộng sinh này. CHƯƠNG 31 1. d 2. b 3. c 4. d 5. d 6. (a) Trong đối xứng xuyên tâm, các bộ phận cơ thể đối xứng qua nhiều mặt phẳng chạy qua một trục duy nhất ở tâm của cơ thể. Động vật có đối xứng xuyên tâm không có phần trước hoặc phần sau và chúng thường không có cuống hoặc trôi tự do theo dòng nước. Nếu chúng di chuyển bằng sức riêng của mình, chúng thường có thể di chuyển chậm rãi và đều đặn theo bất kỳ hướng nào. Ngược lại, động vật đối xứng hai bên có nửa bên phải và bên trái hình ảnh phản chiếu được chia bởi một mặt phẳng duy nhất chạy dọc theo đường giữa trước-sau. Chúng có phần đầu phía trước thường tập trung các hệ thống cảm giác và mô thần kinh trong một phần đầu riêng biệt. Động vật song phương thường di chuyển về phía trước theo hướng của đầu nên đầu tiếp xúc với môi trường mới trước tiên. (b) Trong số các động vật lưỡng cư, có hai dạng hình thành dạ dày riêng biệt, hoặc

vết lõm ban đầu của một quả cầu rỗng gồm các tế bào đang trong giai đoạn phát triển sớm để hình thành phôi bào. Ở động vật nguyên sinh, phôi bào cuối cùng phát triển thành miệng của động vật. Ở động vật miệng thứ sinh, lỗ phôi trở thành hậu môn. (c) Động vật lưỡng bội có phôi có hai lớp tế bào (ngoại bì bên ngoài và nội bì bên trong). Phôi của động vật tam bội có một lớp tế bào bổ sung giữa ngoại bì và nội bì, được gọi là trung bì. (d) Động vật acoelomate thiếu khoang cơ thể được bao bọc bởi trung bì. Động vật giả hành có khoang cơ thể được bao bọc trong trung bì; khoang cơ thể này chứa ruột và các cơ quan nội tạng bao gồm nội bì, nhưng những cơ quan sau này không được lót bằng trung bì. Động vật coelomate có khoang cơ thể được bao bọc bởi trung bì và các cơ quan nội tạng cũng được lót bằng trung bì. 7. Câu trả lời cho câu hỏi này sẽ tùy thuộc vào ý kiến của người đọc. Tuy nhiên, hầu hết các nhà sinh vật học sẽ trả lời rằng các phân tích phát sinh gen từ việc phân tích bộ gen động vật cung cấp bằng chứng rõ ràng nhất về tính đơn ngành của động vật. số 8.Các sinh vật song phương có đầu trước và đầu sau. Khi con vật di chuyển trong môi trường, phần trước của nó sẽ gặp phải thức ăn hoặc kẻ săn mồi tiềm năng trước tiên. Do đó, sẽ có lợi cho các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh trung ương tập trung ở đầu trước. 9. Tốc độ trao đổi chất chậm đòi hỏi nguồn năng lượng thấp và do đó lượng thức ăn ăn vào thấp. 10. Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan. Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.Khi con vật di chuyển trong môi trường, phần trước của nó sẽ gặp phải thức ăn hoặc kẻ săn mồi tiềm năng trước tiên. Do đó, sẽ có lợi cho các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh trung ương tập trung ở đầu trước. 9. Tốc độ trao đổi chất chậm đòi hỏi nguồn năng lượng thấp và do đó lượng thức ăn ăn vào thấp. 10. Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan. Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân

mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.Khi con vật di chuyển trong môi trường, phần trước của nó sẽ gặp phải thức ăn hoặc kẻ săn mồi tiềm năng trước tiên. Do đó, sẽ có lợi cho các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh trung ương tập trung ở đầu trước. 9. Tốc độ trao đổi chất chậm đòi hỏi nguồn năng lượng thấp và do đó lượng thức ăn ăn vào thấp. 10. Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan. Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.Do đó, sẽ có lợi cho các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh trung ương tập trung ở đầu trước. 9. Tốc độ trao đổi chất chậm đòi hỏi nguồn năng lượng thấp và do đó lượng thức ăn ăn vào thấp. 10. Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan. Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác

nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.Do đó, sẽ có lợi cho các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh trung ương tập trung ở đầu trước. 9. Tốc độ trao đổi chất chậm đòi hỏi nguồn năng lượng thấp và do đó lượng thức ăn ăn vào thấp. 10. Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan. Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan.

Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.Việc đặt các phiến kính hiển vi thủy tinh (hoặc các chất nền nhẵn khác để gắn placozoan) ở vùng nước nhiệt đới ấm áp thường dẫn đến sự xâm chiếm của placozoan. Các phiến kính có thể được treo lơ lửng trong nước tại các khu vực khảo sát, sau đó được lấy ra và kiểm tra sự hiện diện của placozoan. CHƯƠNG 32 l.e 2. d 3. b 4. d 5. d 6.e 7. Phân đoạn cho phép động vật di chuyển các bộ phận khác nhau của cơ thể một cách độc lập, điều này cho phép kiểm soát chuyển động tốt hơn nhiều. Tuy nhiên, sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào

hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.sự phân chia có xu hướng hạn chế hình dạng cơ thể của sinh vật. Mất khả năng phân đoạn thường xảy ra ở một số sinh vật ký sinh và đào hang sống trong không gian hạn chế. 8. Có thể có một số câu trả lời, nhưng một số ví dụ về những đổi mới quan trọng dường như có liên quan đến các giai đoạn đa dạng hóa chính ở động vật nguyên sinh bao gồm sự tiến hóa của lớp biểu bì ở động vật ngoài da, sự tiến hóa của vỏ ở động vật thân mềm, sự tiến hóa của các chi có khớp ở động vật chân đốt, và sự phát triển của cánh để bay ở côn trùng. 9. Côn trùng rất thành công trong môi trường trên cạn, một phần vì chuyến bay giúp côn trùng tiếp cận thực vật nhiều hơn. Nhiều loài côn trùng là chuyên gia về một hoặc một vài loài thực vật, và sự đa dạng của thực vật trên đất liền và trong môi trường nước ngọt lớn hơn nhiều so với ở đại dương. Mặc dù một số loài côn trùng sống ở nước ngọt trong một phần hoặc toàn bộ vòng đời của chúng, những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử

nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.những môi trường nước ngọt này có mối liên hệ chặt chẽ với môi trường trên cạn xung quanh. Động vật giáp xác đã thành công hơn nhiều ở đại dương so với côn trùng và động vật giáp xác có thể đơn giản là vượt qua côn trùng trong môi trường biển. 10. Tất cả các nhà côn trùng học đều đồng ý rằng còn nhiều loài côn trùng khác cần được phát hiện, nhưng nhiều nhà côn trùng học cho rằng ước tính của Erwin là cao. Mỗi ước tính phụ thuộc rất nhiều vào mức độ đại diện của Luehea seemannii với tư cách là một loài cây rừng nhiệt đới. Nếu một cây rừng nhiệt đới trung bình có ít loài bọ cánh cứng có ký chủ hơn Luehea seemannii thì những ước tính này sẽ bị thổi phồng lên. Tương tự như vậy, việc đánh giá quá cao số lượng cây rừng nhiệt đới, hoặc tỷ lệ bọ cánh cứng sống trên mặt đất, hoặc tỷ lệ phần trăm tất cả côn trùng không phải là bọ cánh cứng, sẽ dẫn đến các ước tính bị lạm phát hơn nữa. Ngoài ra, sự đa dạng loài bọ cánh cứng ở Panama có thể cao hơn các khu vực khác của vùng nhiệt đới. Tuy nhiên, bất kỳ ước tính nào trong số này cũng có thể bị đánh giá thấp. Mỗi giả định của Erwin hiện đang được thử nghiệm; những thử nghiệm này đòi hỏi phải nghiên cứu sâu rộng trên các loài cây bổ sung, các nhóm côn trùng bổ sung và ở các khu vực bổ sung trên thế giới.

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-9 CHƯƠNG 33 l.d 2. a 3. d 4. a 5. e 6. b 7. Bốn phần phụ phổ biến ở hầu hết các loài động vật có xương sống là hai phần phụ ở ngực và hai phần phụ ở xương chậu. Ở hầu hết các loài động vật có xương sống biết bơi, những phần phụ này hoạt động như vây. Chúng thường được sử dụng để tạo lực đẩy (đặc biệt là vây ngực) nhưng cũng được sử dụng để điều khiển, ổn định và điều khiển vị trí cơ thể trong nước. Trong số các động vật bốn chân, các phần phụ thường được biến đổi thành các chi dùng để đi, chạy, nhảy, đào hang, leo trèo, nắm bắt và thao tác với đồ vật. Đã có một số sự đảo ngược đối với các chi giống như vây được sử dụng bởi động vật bốn chân dưới nước (ví dụ: một số lần ở động vật lưỡng cư, rùa, chim và động vật có vú). Cũng có ít nhất ba nguồn gốc biến các chi ở ngực của động vật bốn chân thành cánh để bay nhờ động lực (trong số các loài chim, dơi và loài dực long đã tuyệt chủng). Ngoài ra còn có một số biến đổi khác của các chi để lướt (ở cá, lưỡng cư, bò sát và động vật có vú). Một hoặc cả hai cặp phần phụ đã bị mất (hoặc giảm đáng kể) ở nhiều nhóm cá, lưỡng cư, bò sát (bao gồm cả chim) và động vật có vú. Một số ví dụ nổi tiếng về việc giảm hoặc mất chi bao gồm giun đũa và rắn hoàn toàn không có chân, mất chi sau ở cá voi và lợn biển, và chi trước bị giảm đáng kể ở các loài chim không biết bay. 8. Động vật lưỡng cư trao đổi khí và chất lỏng qua lớp da thấm của chúng. Điều này khiến chúng rất dễ bị tổn thương trước nhiều chất độc môi trường. Nhiều loài lưỡng cư có vòng đời hai giai đoạn nên chúng dễ bị suy thoái môi trường sống và mất cả môi trường dưới nước và trên cạn. Hầu hết các loài lưỡng cư không di chuyển quãng đường dài nên chúng không dễ dàng di chuyển đến môi trường sống mới khi môi trường địa phương của chúng bị phá hủy. Vì những lý do này, chúng cũng nhạy cảm với sự thay đổi khí hậu nhanh chóng. Nhiều loài lưỡng cư có yêu cầu về môi trường sống chuyên biệt cao và sống trong phạm vi rất hạn chế. Mất môi trường sống hoặc thay đổi trong phạm vi giới hạn này thường dẫn đến tuyệt chủng. 9. Dấu tích hóa thạch của loài khủng long theropod đã tuyệt chủng cho thấy nhiều đặc điểm từng được cho là chỉ có ở các loài chim, chẳng hạn như lông, thực sự đã tiến hóa sớm hơn nhiều ở các loài khủng long chân thú. Các loài "chim" điển hình khác các đặc điểm hình thái, chẳng hạn như xương chứa đầy không khí và xương đòn (xương đòn), cũng là điển hình của nhóm trị liệu lớn hơn. Trong số các loài bò sát còn sống, phân tích trình tự DNA cho thấy rõ ràng mối liên hệ giữa loài chim và cá sấu (các loài khủng long sống khác). Bằng chứng tổng hợp từ nhiều nguồn cho thấy chim là nhóm khủng long chân thú còn sống sót hiện nay rất nhiều. 10. Tóc tiến hóa từ tổ tiên của động vật có vú; lông vũ tiến hóa ở loài khủng long theropod (được thấy ngày nay ở loài chim). Trong số các loài động vật bốn chân còn sống, chim và động vật có vú là loài thu nhiệt. Lông và lông cung cấp khả năng cách nhiệt cơ thể cho động vật có vú và chim. Nếu không có những hình thức cách nhiệt này, việc duy trì nhiệt độ trao đổi chất của cơ thể sẽ khó khăn.Bằng chứng hóa thạch cho thấy nhiều loài khủng long theropod đã tuyệt chủng cũng có lông, vì vậy nhiều nhà cổ sinh vật học dự đoán rằng chúng cũng có khả năng thu nhiệt. Thu nhiệt cũng có thể xảy ra ở những loài săn mồi to lớn, năng động - một mô tả phù hợp với quan điểm hiện tại của chúng ta về nhiều loài khủng long chân thú. CHƯƠNG 34 lb 2. e 3. a 4.b 5.b 6. d 7. c 8. c 9. Các loại ô có thể được so sánh bằng cách sử dụng bảng. Cấu trúc/chức năng Sclerenchyma Collenchyma Thành tế bào Thứ cấp, dày Sơ cấp, dày hơn ở các góc Tính linh hoạt Kém linh hoạt hơn Linh hoạt hơn Điều kiện tế bào Một số chết

(apoptosis) Sự hiện diện còn sống Gỗ, vỏ cây Cuống lá, vùng phát triển 10. Tăng trưởng sơ cấp liên quan đến sự phân chia tế bào và sự mở rộng tế bào, và thường dẫn đến kết quả trong sự phát triển chiều dài của một cơ quan. Tăng trưởng thứ cấp liên quan đến sự phát triển của một cơ quan về độ dày, bằng cách bổ sung thêm nhiều lớp tế bào. Chỉ một số thực vật hạt kín trải qua quá trình tăng trưởng thứ cấp. Những cây thân thảo như mẫu đơn chỉ có sự sinh trưởng sơ cấp. Thực vật thân gỗ như cây có cả sự tăng trưởng sơ cấp và thứ cấp. 11. Ngày nay các chữ viết tắt vẫn cách mặt đất 1,5 mét vì cây phát triển chiều cao ở đỉnh. 12. Một số ví dụ có thể bao gồm mô phân sinh đỉnh rễ lớn hơn để tạo ra cà rốt dày hơn và giảm sự phát triển của các lóng để tạo ra các đầu bắp cải nhỏ gọn. CHƯƠNG 35 l.c 2. d 3. b 4. b 5. d 6.e 7. Tế bào biểu bì có thành ngoài với lớp biểu bì dạng sáp giúp chúng đẩy nước. Các tế bào biểu bì của rễ có thể có lớp biểu bì mỏng hơn (hoặc không có) vì chúng hút nước; lá và thân có lớp biểu bì dày hơn để tiết kiệm nước. Ngoài ra, lớp biểu bì của lá và ở mức độ thấp hơn là thân cây có khí khổng, điều chỉnh sự trao đổi khí (bao gồm cả sự mất hơi nước từ bên trong lá). 8. Nguồn là một cơ quan như chiếc lá tạo ra nhiều đường hơn mức nó sử dụng. Bồn chứa là một cơ quan chẳng hạn như rễ tạo ra ít đường hơn mức cần thiết và do đó nhập đường từ nguồn. Ở một cây rụng lá, chiếc lá có thể là nguồn vào mùa hè và rễ có thể là nguồn vào mùa hè. Nhưng sau đó vào mùa xuân, rễ có thể là nguồn cung cấp chồi (lá mới mọc). 9. Để đi qua ít màng nhất mà vẫn đi từ dung dịch đất vào khí quyển bằng tấm bia, một phân tử nước sẽ đi theo con đường này: từ đất tới rễ cây đến tấm bia đến tấm bia đến tấm bia apoplast đến xylem đến lá apoplast đến không gian bên trong lá đến lỗ khí vào khí quyển. Một phân tử nước có thể đi theo con đường này bằng cách đi qua ít nhất hai màng: 1) từ đất vào lông rễ hoặc tế bào vỏ rễ xuyên qua màng tế bào rễ; 2) từ tế bào tấm bia vào apoplast tấm bia xuyên qua màng tế bào tấm bia. Để đi từ dung dịch đất đến tế bào trung diệp trong lá sẽ cần phải đi qua ít nhất ba màng sinh chất: hai màng được liệt kê ở cách trước cộng với màng tế bào trung diệp (để đi từ apoplast của lá vào tế bào trung diệp). 10. Đột biến ở gen HARDY có thể làm tăng biểu hiện của gen ức chế sự tích lũy cation trong khí khổng,do đó giữ chúng khép kín hơn và tiết kiệm nước. Để kiểm tra giả thuyết này, bạn có thể xem xét phản ứng của khí khổng với ánh sáng ở lá của cây đột biến so với cây dại. Khí khổng của cây dại sẽ mở nhanh để phản ứng với ánh sáng (xem Hình 35.9); khí khổng của cây đột biến HARDY có thể mở chậm hơn hoặc rộng hơn. 11. (a) Có. Sự chênh lệch thế năng nước giữa đất và lá (1,7 MPa) đủ để thắng trọng lực và hút nước lên ngọn cây. (b) Không. Nếu thế năng nước trong đất giảm xuống -1,0 MPa, nó sẽ âm hơn bên trong tế bào rễ và nước sẽ rời khỏi rễ (và đi vào đất). (c) Nếu tất cả các khí khổng đóng lại, thế năng nước của lá sẽ không âm. Điều này đến lượt nó sẽ làm cho thế năng nước của gỗ trở nên ít âm hơn và tiếp tục đi xuống rễ. Điều này sẽ tạo ra sự khác biệt giữa thế năng nước của lá và thế năng nước của rễ không đủ để nước chảy từ rễ đến lá (hướng tới thế năng nước âm hơn). CHƯƠNG 36 1. d 2. d 3. c 4. a 5. c 6. d 7. Khả năng của các nhà hóa học trong việc phát hiện nồng độ thấp của các nguyên tố là khá gần đây. Trước đó, các dung dịch dinh dưỡng được cho là tinh khiết thường không như vậy. 8. Tưới nhiều nước sau một thời gian khô hạn kéo dài có thể tạo ra dòng chảy trên lớp đất mặt (tầng A) và rửa trôi các ion (đặc biệt là anion) vào lòng đất, làm cho rễ cây có ít chất dinh dưỡng hơn. Việc chuyển đổi mục đích sử dụng đất từ rừng nguyên sinh rụng lá sang cây trồng sẽ làm thay đổi thành phần sinh vật sống trong đất, nhiều sinh vật sống gắn liền với rễ cây sẽ biến mất. Cấu trúc và kết cấu của đất cũng sẽ thay đổi vì rễ sẽ không còn tồn tại để giữ đất lại với nhau và tạo ra các khoảng không khí. Thành phần hóa học của đất sẽ thay đổi vì cây trồng lấy chất dinh dưỡng từ đất và chất dinh dưỡng bị loại bỏ khỏi hệ thống khi cây trồng được thu hoạch. 9. Xem Hình 36.10, chu trình nitơ. Có rất nhiều loài có khả năng cố định nitơ. Mất đi một loài có thể cho phép những loài khác mở rộng và thay thế nó. Sự mất đi tất cả các loài có nghĩa là chỉ có thể sử dụng các phương pháp phi sinh học để cố định đạm. Điều này có thể làm giảm lượng nitơ tổng thể trong đất, nghĩa là sẽ có ít nitơ hơn cho sự phát triển của cây trồng. 10. Thí nghiệm với Arabidopsis đột biến cho thấy Arabidopsis sử dụng strigolacton của chính nó hoặc ngoại sinh để điều chỉnh tăng trưởng và có cơ chế phản ứng và thụ thể thích hợp. Điều này củng cố ý tưởng rằng một cơ chế cổ xưa để thu hút các vi khuẩn có lợi cũng được sử dụng để điều hòa sinh trưởng thực vật hiện đại. Hoặc điều ngược lại có thể đúng: chức năng ban đầu của strigolactone có thể là một hormone thực vật và vai trò của nó trong tương tác giữa thực vật và vi khuẩn có thể đã phát triển sau này. 11. Bởi vì thực vật ký sinh toàn thể có thể thu được lượng carbon giảm thông qua liên kết với vật chủ, nên các gen mã hóa chức năng quang hợp không chịu áp lực chọn lọc,bởi vì việc có chúng sẽ không mang lại bất kỳ lợi thế sinh tồn và sinh sản nào cho ký sinh trùng. Vì vậy, bất kỳ đột biến nào làm cho gen quang hợp đó không hoạt động sẽ không gây hại. CHƯƠNG 37 1. a 2. d 3. b 4. b 5. a 6. b 7. Lửa

tạo ra tro, giúp đất giàu chất dinh dưỡng cho cây trồng. Một hạt giống nảy mầm nhờ lửa có thể có lợi thế ở vùng đất giàu dinh dưỡng như vậy. 8. Nếu một loài có hai cơ chế phá vỡ trạng thái ngủ của hạt, thì nếu không có điều kiện môi trường cho Cơ chế A thì có thể có các điều kiện môi trường cho Cơ chế B. Điều này cho phép nhà máy phản ứng với nhiều điều kiện môi trường khác nhau. Ngoài ra, nếu gợi ý, hãy nói. Cơ chế A hóa ra là sai lệch (không dự đoán được các điều kiện thuận lợi) và

A-10 Trả lời câu hỏi ôn tập chương Cây giống chết, vẫn còn hạt thứ hai có thể nảy mầm vào thời điểm khác (theo Cơ chế B), khi điều kiện có thể thuận lợi hơn. 9. Than trong túi hấp thụ khí ethylene thoát ra từ trái cây chín. Việc thiếu ethylene sẽ ngăn cản quả chín quá mức và thối rữa. 10. Để kiểm tra mối quan hệ giữa bệnh spiroplasma lùn ở ngô và gibberellin, bạn có thể đo gibberellin ở những cây bị nhiễm vi khuẩn và ở những cây bình thường; bạn có thể mong đợi những cây bị nhiễm spiroplasma sẽ giảm lượng gibberellin. Một cách tiếp cận khác là lây nhiễm spiroplasma vào cây bình thường và sau đó phun gibberellin lên chúng; bạn có thể mong đợi điều này sẽ đảo ngược kiểu hình đóng thế. 11. (a) Xem Hình 37.2 Thêm chất gây đột biến vào hàng trăm hạt ngô và trồng chúng. Trên màn hình, hãy tìm những cây thấp hơn và nhân giống chúng. (b) Xem Hình 37.11. Nếu yếu tố phiên mã trong con đường truyền tín hiệu gibberellin bị bất hoạt, cây sẽ không nhạy cảm với gibberellin và bị còi cọc. Một đột biến làm bất hoạt thụ thể gibberellin sẽ có tác dụng tương tự. (c) Các tác động tiềm tàng khác có thể bao gồm giảm khả năng nảy mầm của hạt và giảm sự phát triển của cây con do thiếu khả năng huy động nguồn dự trữ dự trữ trong hạt giống (xem Hình 37.5). Nếu đột biến hoàn toàn nhạy cảm với gibberellin thì những ảnh hưởng này sẽ không được khắc phục bằng cách thêm gibberellin vào hạt khi chúng nảy mầm. Tuy nhiên, nếu đột biến là cây lùn do lượng gibberellin trong cây giảm (ví dụ do đột biến ảnh hưởng đến quá trình sinh tổng hợp gibberellin), hiệu ứng nảy mầm có thể bị đảo ngược với gibberellin ngoại sinh. CHƯƠNG 38 1. b 2. e 3. b 4. e 5. a 6. c 7. Ở các tế bào tam bội trải qua quá trình giảm phân, không thể có sự ghép đôi của các nhiễm sắc thể tương đồng trong giảm phân I. Vì vậy giảm phân I là bất thường và các giao tử chức năng không hình thành . Quả được hình thành từ thành bầu nhụy của hoa. Nho không hạt có thể được nhân giống bằng cách giâm cành (sinh sản sinh dưỡng). 8. Trạng nguyên là cây ngày ngắn; chúng nở hoa vào thời điểm trong năm khi ngày ngày càng ngắn lại (ở Bắc bán cầu). 9. Không, không cần thiết. Chỉ cần một tia sáng trong một đêm dài cũng đủ để chuyển Pr thành Pfr và làm thay đổi chu kỳ quang. 10. (a) Đột biến đã ổn định protein CO. (b) Đột biến gây ra sự mất chức năng của protein FD. (c) Đột biến làm tăng biểu hiện của protein FLC. (d) Đột biến gây ra sự biểu hiện cấu thành của protein CO. 11. Một số phương pháp tiếp cận có thể được thực hiện, chẳng hạn như sàng lọc di truyền các tế bào giảm phân không phân tách nhiễm sắc thể ở kỳ sau I hoặc tìm kiếm các protein (và sau đó là gen của chúng) liên kết với protein SWII. CHƯƠNG 39 1. b 2. c 3. a 4. b 5. c 6. c 7. Thực vật có thể tạo ra chất chuyển hóa thứ cấp có tác dụng tiêu diệt côn trùng gây hại. Thực vật tạo ra chất chuyển hóa này sẽ được chọn lọc để tiến hóa. Tuy nhiên, côn trùng có thể phát triển tính kháng với chất chuyển hóa.Sau đó, quần thể côn trùng sẽ tăng lên trong khi quần thể thực vật giảm đi - cho đến khi một cơ chế phòng vệ khác phát triển. Đây là sự đồng tiến hóa. Để biết thêm ví dụ, xem Chương 56. 8. Avr2Avr3 Khỏe mạnh Khỏe mạnh Bệnh AvrlAvr4 Khỏe mạnh Khỏe mạnh 9. (a) Ảnh hưởng của lượng mưa giảm có thể bao gồm mất nước và căng thẳng thẩm thấu. Phản ứng di truyền có thể bao gồm những thay đổi trong giải phẫu lá, với lớp biểu bì dày hơn để giảm sự bốc hơi; một hệ thống rễ rộng hơn để lấy nước; và sự tích tụ các chất hòa tan trong rễ, điều này sẽ làm giảm thế năng nước của rễ và dẫn đến sự hấp thụ nước nhiều hơn ở đất khô. (b) Lũ lụt làm giảm lượng 02 có sẵn cho cây trồng và dẫn đến hô hấp giảm. Sự thích nghi có thể bao gồm việc tăng cường sản xuất tế bào khí hoặc mô khí để cung cấp không khí cho các mô thực vật ngập nước. (c) Bệnh gỉ sắt lúa mì là một loại nấm gây bệnh. Thực vật có thể thích nghi bằng cách tăng khả năng ngăn chặn các khu vực bị nhiễm bệnh và giảm sự lây lan của nấm trong cây, bằng cách phát triển khả năng miễn dịch cụ thể và bằng cách tăng sản xuất phytoalexin và các protein liên quan đến sinh bệnh học để tiêu diệt nấm. 10. Bạn có thể cho một nhóm giun sừng ăn cây bình thường và nhóm khác ăn cây biến đổi gen. Hai nhóm sau đó có thể tiếp xúc với ký sinh trùng. Nếu nicotin có tác dụng bảo vệ thì giun sừng ăn cây bình thường sẽ có ít ký sinh trùng hơn. CHƯƠNG 40 l.c 2. c 3. a 4. d 5. b 6. Thông tin chuyển tiếp giúp có thể dự đoán thách thức sinh lý đối với cân bằng nội môi và thực hiện hành động phòng ngừa bằng cách thay đổi điểm đặt hoặc độ nhạy của hệ thống điều tiết. Thông tin chuyển tiếp về điều hòa nhịp thở có thể là bước khởi đầu của bài tập; đối với huyết áp, đó có thể là phản ứng chiến đấu hoặc bỏ

chạy trước một mối đe dọa; và sự tiết ra dịch tiêu hóa có thể là nhìn, ngửi hoặc mong đợi thức ăn. 7. Trong đường cong tốc độ trao đổi chất/nhiệt độ môi trường trong Hình 40.17, giá trị tương đương của HL sẽ là tốc độ trao đổi chất, miễn là nhiệt độ của động vật không tăng hoặc giảm và động vật không thực hiện công bên ngoài. K sẽ đại diện cho độ dẫn nhiệt của động vật hoặc mức độ dễ dàng mất nhiệt của động vật; 1/K sẽ là thước đo khả năng cách nhiệt của động vật. Đường cong hướng về 0 ở nhiệt độ môi trường bằng nhiệt độ cơ thể vì phần này của đường cong thể hiện nỗ lực trao đổi chất bổ sung cần thiết để bù đắp lượng nhiệt bị mất ra môi trường. Nếu nhiệt độ cơ thể và nhiệt độ môi trường bằng nhau thì nhiệt lượng không bị mất ra môi trường. 8. Quá trình sinh học diễn ra chậm hơn ở nhiệt độ thấp hơn. Do đó, nhiệt độ của tim hoặc cơ xương càng thấp thì khả năng tạo ra lực co bóp của nó càng chậm. Điều này có thể đặt ra thách thức sinh lý đối với các loài cá hoạt động mạnh như cá mập trắng lớn hoặc cá ngừ vây xanh khổng lồ vốn phụ thuộc vào khả năng bơi nhanh và sức bền để bắt con mồi.Có thể thấy sự thích nghi tiến hóa với thách thức này ở những loài cá này. giải phẫu mạch máu: máu từ tim đi đến mang, nơi nó trao đổi khí hô hấp nhưng cũng đạt trạng thái cân bằng nhiệt với nước biển lạnh. Vì vậy, những con cá này đang gửi máu lạnh đến các mô cơ thể của chúng. 9. Tốc độ trao đổi chất cơ bản (ml 02/giờ) so với khối lượng cơ thể (kg): Kích thước tim (g) so với khối lượng cơ thể (kg): O) N m 450 400 350 300 250 200 150 100 50 10 20 30 40 50 60 Khối lượng cơ thể (kg) 70 80 10. Tim phải bơm máu để chống lại sức cản của hệ thống mạch máu. Vì mạch máu đi đến tất cả các mô của cơ thể nên tổng chiều dài của mạch máu sẽ tỷ lệ thuận với kích thước cơ thể, và do đó tổng sức cản ngoại vi sẽ tỷ lệ thuận với kích thước cơ thể. Yếu tố khác quyết định lượng máu mà tim có thể bơm là nhịp tim. Tổng cung lượng tim là hàm số của kích thước của tim và số lần nó đập trong một đơn vị thời gian. 11. Một số yếu tố quyết định tốc độ truyền nhiệt giữa kỳ nhông và môi trường của nó là khác nhau trong hai điều kiện này. Khi ngâm mình trên đá nham thạch, lượng bức xạ được hấp thụ sẽ cao hơn và nhiệt lượng truyền qua da sẽ khác so với khi ngâm mình trong nước. Ngoài ra, khi con vật thở, nó sẽ mất nhiệt do nước bốc hơi trong đường thở. Một thí nghiệm trong đó con vật nóng lên và nguội đi trong cùng một môi trường sẽ hỗ trợ mạnh mẽ hơn cho kết luận rằng lưu lượng máu

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-11 đối với da là một yếu tố quan trọng. Kỳ nhông có thể được đặt trong nước và trong không khí ở hai nhiệt độ khác nhau (ví dụ: 20°C và 40°C) để so sánh tốc độ sưởi ấm và làm mát. CHƯƠNG 41 lb 2. a 3. d 4.e 5. e 6. Thời gian diễn ra của hệ thống truyền tín hiệu hormone phụ thuộc vào một số yếu tố, bao gồm tốc độ giải phóng hormone, thời gian bán hủy của nó trong máu và các tương tác nó có với các thụ thể của nó. Hệ thống tín hiệu hormone kiểm soát một quá trình ngắn hạn như tiêu hóa sẽ có sự giải phóng nhanh chóng (ví dụ như mụn nước), thời gian bán hủy ngắn và tác dụng nhanh; đây là những thuộc tính của một hormone peptide. Hệ thống tín hiệu hormone kiểm soát một quá trình dài hạn như sự phát triển của phôi thai sẽ được kỳ vọng sẽ có sự giải phóng liên tục, thời gian bán hủy dài và tác dụng chậm, các thuộc tính của hormone steroid. 7. Nồng độ hormone steroid nam tổng hợp cao tác động thông qua các thụ thể testosterone tồn tại ở cả nam và nữ. Những tác động thông thường của việc thúc đẩy chứng phì đại cơ và các đặc điểm sinh dục thứ cấp của nam giới (ví dụ: tóc, giọng nói trầm hơn) sẽ xảy ra. Ngoài ra, mức độ phản hồi tiêu cực cao đối với các tuyến sinh dục của tuyến yên và việc sản xuất GnRH ở vùng dưới đồi sẽ làm giảm chức năng tinh hoàn và buồng trứng ở nam và nữ. Giảm lượng estrogen tuần hoàn ở nữ giới sẽ làm giảm mô vú. 8. Nguyên nhân phổ biến nhất của bệnh suy giáp là thiếu iốt trong chế độ ăn uống. Thyroglobulin tiếp tục được sản xuất nhưng thiếu chức năng T3 hoặc T4. Kết quả là mức độ TRH và TSH tăng lên do thiếu phản hồi tiêu cực. TSH tăng cao gây ra việc tiếp tục sản xuất thyroglobulin, dẫn đến bướu cổ. Nguyên nhân phổ biến nhất của bệnh cường giáp là một bệnh tự miễn gọi là bệnh Graves. Một kháng thể chống lại thụ thể TSH được tạo ra và sự gắn kết của kháng thể đó với thụ thể sẽ kích hoạt đường truyền tín hiệu làm tăng sản xuất thyroglobulin và phát triển bướu cổ. Tuy nhiên, nếu có đủ iốt trong chế độ ăn, tình trạng này sẽ dẫn đến tăng tiết T3 và T*, tạo ra các triệu chứng của bệnh cường giáp. 9. Kích thước lớn của ấu trùng cùng với việc không có bướm trưởng thành cho thấy chu kỳ sinh trưởng và lột xác của ấu trùng vẫn tiếp tục mà không tạo ra nhộng. Nhiệt độ thấp có lẽ đã ngăn chặn sự suy giảm thông thường trong việc sản xuất và bài tiết hormone vị thành niên ở thể allata. 10. Insulin kiểm soát sự xâm nhập của glucose vào hầu hết các tế bào của cơ thể, ngoại trừ tế bào thần kinh. Khi mức insulin giảm, như xảy ra ở trạng thái sau hấp thu (tức là sau khi các chất dinh dưỡng ăn vào đã được tiêu hóa hoàn toàn), quá trình đưa glucose vào tế bào chậm lại và tế bào chuyển sang

sử dụng các nguồn năng lượng khác. Tuy nhiên, các nơ-ronluôn cần glucose; việc thiếu insulin có nghĩa là khả năng tiếp cận nguồn cung cấp glucose đầy đủ của họ được bảo vệ trong trạng thái sau hấp thu vì khả năng hấp thụ glucose từ máu của họ không bị giảm. Ngoài ra, việc giảm sử dụng glucose của các tế bào khác trong cơ thể sẽ bảo tồn lượng glucose trong máu để mô thần kinh sử dụng. CHƯƠNG 42 1. a 2. e 3. e 4. c 5. d 6. a 7. Xem Hình 42.10. Vị trí liên kết kháng nguyên của kháng thể có các chuỗi nặng và chuỗi nhẹ có cấu hình ba chiều duy nhất liên kết với một quyết định kháng nguyên cụ thể. Điều này tương tự như vị trí hoạt động của enzyme liên kết với cơ chất. Trong cả hai trường hợp, liên kết là không cộng hóa trị. Sự khác biệt chính là ở kết quả liên kết: kháng nguyên không thay đổi cấu trúc cộng hóa trị khi liên kết với kháng thể, trong khi cơ chất thay đổi cộng hóa trị khi liên kết với vị trí hoạt động. 8. Cả globulin miễn dịch và thụ thể tế bào T đều có vùng protein không đổi và thay đổi, liên kết với các kháng nguyên và có sự biến đổi lớn về cấu trúc bậc một. Các thụ thể tế bào T chỉ là protein màng của tế bào T. Globulin miễn dịch có thể là protein màng tế bào B hoặc protein được tiết ra trong máu. 9. Haplotype của bố là A1B7D11 và A3B5D9; của mẹ là A4B6D12 và A2B7D11. Hai bậc cha mẹ này không thể sinh ra đứa con có kiểu gen được chỉ định. 10. Có hàng ngàn enzyme khác nhau trong một cá thể nhưng có thể có hàng triệu kháng thể đặc hiệu khác nhau. Mỗi tế bào trong động vật đều có thông tin di truyền của tất cả các enzyme. Tuy nhiên, mỗi globulin miễn dịch đều có nguồn gốc từ một gen duy nhất (được tạo ra bởi sự sắp xếp lại DNA) trong tế bào B hoặc một bản sao. 11. Các thí nghiệm có thể liên quan đến việc kiểm tra những người được tiêm chủng để trung hòa kháng thể chống lại HIV (miễn dịch dịch thể) và tìm kiếm hoạt động của tế bào T chống lại các tế bào bị nhiễm HIV (miễn dịch tế bào). CHƯƠNG 43 1. a 2. d 3. d 4. d 5. d 6. a 7. Tế bào Leydig và tế bào thecal có chức năng và đặc điểm tương tự nhau. Cả hai đều được loại bỏ khỏi sự tiếp xúc trực tiếp với các giao tử đang phát triển và cả hai đều sản xuất testosterone. Tế bào Sertoli và tế bào hạt đều tiếp xúc trực tiếp với các giao tử đang phát triển và chúng hỗ trợ sự phát triển của chúng bằng cách cung cấp chất dinh dưỡng. 8. Cần có hoạt động của progesterone để duy trì nội mạc tử cung ở trạng thái có thể hỗ trợ quá trình làm tổ và không bị thoái hóa, như xảy ra trong thời kỳ kinh nguyệt. Bằng cách ngăn chặn các thụ thể progesterone, RU-486 ngăn ngừa sự cấy ghép và duy trì nội mạc tử cung. 9. Các điều kiện có thể tạo điều kiện thuận lợi cho sự tiến hóa của dị hình giới tính này là sự tồn tại tự nhiên, quần thể phân tán và có môi trường sống phù hợp. Nếu ấu trùng đậu trên chất nền phù hợp thì khả năng sinh sản thành công cao nếu là con cái và có thể đẻ nhiều trứng; Trứng thường có nguồn tài nguyên cho phép chúng di chuyển một khoảng cách đáng kể nếu được thả xuống nước và do đó khả năng được thụ tinh của chúng rất cao.Một ấu trùng sẽ có xác suất thành công thấp hơn nếu nó phát triển thành một con đực đơn độc và tạo ra tinh trùng; tinh trùng có ít khả năng sống sót khi di chuyển quãng đường dài trong nước để gặp trứng. Tuy nhiên, nếu ấu trùng đậu trên con cái, nó sẽ đảm bảo khả năng sinh sản thành công cao nếu nó có thể thụ tinh cho tất cả số trứng mà con cái tạo ra. Do đó, bằng cách gắn bó với con cái và giảm thiểu tất cả các quá trình sinh lý của chính nó ngoài việc sản xuất tinh trùng, ấu trùng có thể đạt được thành công sinh sản cao với chi phí rất thấp. 10. Rất có thể con cái của người đàn ông đều là con gái. Nhiễm sắc thể Y thiếu một số gen thiết yếu có trên nhiễm sắc thể X; nếu không có cầu nối tế bào chất, tinh trùng đang phát triển có chứa nhiễm sắc thể Y sẽ thiếu các sản phẩm gen đó. Do đó, tất cả tinh trùng còn sống mà người đàn ông tạo ra sẽ chứa nhiễm sắc thể X. Điều này sẽ dẫn đến con cái là con gái vì người mẹ cũng sẽ đóng góp nhiễm sắc thể X. CHƯƠNG 44 l.e 2. a 3. d 4.b 5.b 6. Bạn có thể tiêm Disheveled protein vào một bên của trứng đã thụ tinh đối diện với hình lưỡi liềm màu xám và xem liệu chất tổ chức thứ cấp có hình thành trong vùng đó của phôi bào hay không. Bạn cũng có thể tiêm chất ức chế protein Disheveled vào vùng hình lưỡi liềm màu xám và xem liệu điều đó có ngăn cản sự hình thành của chất tổ chức hay không. 7. Bạn sẽ phá hủy các tế bào thường di chuyển từ môi phôi bào phía sau để hình thành dây sống và điều đó cũng tạo ra các tín hiệu xác định sự biệt hóa trước-sau của phôi. Vì vậy, bạn có thể thấy những khiếm khuyết trong sự phát triển của hệ thần kinh hoặc sự phát triển bất thường của các bộ phận của cơ thể. 8. Dòng chất lỏng chảy qua nút Henson có thể không đối xứng và do đó tạo ra các lực vật lý khác nhau lên lông mao chính của tế bào ở hai bên nút. Những lực khác biệt này có thể ảnh hưởng đến biểu hiện của nhím Sonic. Các thí nghiệm để kiểm tra giả thuyết này có thể bao gồm việc sử dụng phương pháp loại bỏ gen để loại bỏ lông mao di động xung quanh nút Henson hoặc các thí nghiệm trong đó phôi ban đầu được nuôi cấy trong điều kiện dòng chảy qua nút Henson ngược lại với điều kiện bình thường. mẫu. Dự đoán cho các thí nghiệm đầu tiên là sự bất đối xứng phải-trái của các cơ quan trong phôi sẽ được chọn ngẫu nhiên. Dự đoán cho thí nghiệm thứ hai là sự bất đối

xứng bình thường trong quá trình phát triển của các cơ quan sẽ bị đảo ngược. 9. Cơ chế có thể là do các yếu tố tế bào chất không được phân bố ngẫu nhiên hoặc đồng đều trong tế bào chất của noogonia hoặc ống sinh tinh. Do đó, khi chúng phân chia theo nguyên phân, các yếu tố kiểm soát số phận của tế bào con có thể được một tế bào con tiếp nhận chứ không phải tế bào kia. 10. Ở giai đoạn đầu của quá trình tạo phôi (ví dụ: giai đoạn 16 hoặc 32 tế bào), một số phôi bào có thể được loại bỏ khỏi phôi và nuôi cấy riêng biệt để tạo ra quần thể tế bào gốc. Phôi có thể tiếp tục phát triển bình thường,và các tế bào gốc có thể được đông lạnh để sử dụng sau này. CHƯƠNG 45 1. d 2. b 3. c 4. e 5. c 6. Khi kích thích xảy ra tại một điểm nào đó dọc theo sợi trục và điện thế hoạt động được kích thích, dòng khử cực sẽ chạy theo cả hai hướng, mang theo các vùng lân cận của sợi trục đến ngưỡng. Tuy nhiên, một khi điện thế hoạt động được kích hoạt, các cổng bất hoạt kênh Na+ sẽ đóng lại và làm cho phần sợi trục đó chịu lửa để tiếp tục kích thích cho đến khi chúng mở ra trở lại. Do đó, điện thế hoạt động không thể đảo ngược hướng truyền của nó và nếu điện thế hoạt động bắt đầu ở gò sợi trục, nó không thể đảo ngược hướng truyền và là một chiều. 7. Các khớp thần kinh kích thích gây ra sự khử cực của màng tế bào thần kinh và các khớp thần kinh ức chế làm tăng phân cực nó. Hai ảnh hưởng này được tổng hợp nhờ vào điện thế màng thu được. Nếu nó khử cực đủ để đạt đến ngưỡng, một điện thế hoạt động sẽ được bắn ra ở gò sợi trục. 8. Vì thụ thể GABA có tính ức chế nên các thuốc benzodiazepin có thể làm chậm quá trình nhận thức và khiến một người dễ buồn ngủ hơn.

A-12 Trả lời các câu hỏi ôn tập chương 9. Loại thông tin mà điện thế hoạt động truyền đi phụ thuộc vào bản chất của tế bào cảm giác tạo ra điện thế hoạt động và bản chất của tế bào nhận đầu vào do điện thế hoạt động đó. Do đó, các tế bào cảm quang chuyển ánh sáng thành điện thế hoạt động và các điện thế hoạt động đó được hiểu là ánh sáng trong các mạch thị giác nhận các điện thế hoạt động đó. Cường độ kích thích được mã hóa bằng tần số của điện thế hoạt động. Sự tích hợp đạt được bằng cách tổng hợp các ảnh hưởng kích thích và ức chế lên các tế bào đích. CHƯƠNG 46 1. d 2. a 3. e 4. e 5. c 6. Các thụ thể khứu giác và vị giác đều là những cảm biến hóa học phản ứng với các phân tử cụ thể trong môi trường của chúng. Tuy nhiên, các thụ thể khứu giác là tế bào thần kinh, trong khi thụ thể vị giác là các tế bào biểu mô giao tiếp với các tế bào thần kinh có liên quan đến chúng. Các thụ thể khứu giác biểu hiện một họ gen mã hóa các protein thụ thể khứu giác, sau đó chúng được định vị trên các lông mao nhô ra khỏi biểu mô khứu giác. Tất cả các protein thụ thể khứu giác này đều được liên kết với protein G và có tính chất chuyển hóa. Các thụ thể vị giác cũng nằm trên lông mao của tế bào cảm giác vị giác biểu mô. Các thụ thể đắng, ngọt và umami là các thụ thể chuyển hóa liên kết với protein G, nhưng các thụ thể muối và chua lại là thụ thể hướng ion. Sự phân biệt giữa quả táo và quả cam phụ thuộc vào sự tích hợp thông tin từ cả cơ quan cảm nhận khứu giác và vị giác. 7. Cảm giác chuyển động có hướng phát sinh từ hệ thống tiền đình, bao gồm các ống bán khuyên và tiền đình, chứa các cấu trúc màng chứa chất lỏng - nội dịch. Ở đáy của mỗi ống bán khuyên là một phần nhô ra như sền sệt, một vòm, bao bọc một cụm lông mao lập thể. Chuyển động của đầu gây ra chuyển động của nội dịch, sau đó tác dụng lực lên vòm và làm cong các lông mao, tạo ra điện thế hoạt động trong các dây thần kinh tiền đình. Tiền đình bao gồm hai cấu trúc màng gọi là túi và nang. Trong những cấu trúc này, các đầu lông mao lập thể tiếp xúc với sỏi tai, là những cấu trúc màng chứa tinh thể canxi cacbonat. Khi đầu được tăng tốc về phía trước hoặc phía sau, động lượng của các sỏi tai sẽ làm cho các lông mao lập thể uốn cong theo hướng cho biết hướng chuyển động. 8. Dưới nước, ống tai ngoài chứa đầy nước. Không giống như không khí, nước không thể nén được và do đó sóng âm được truyền qua nước dưới dạng chuyển động dao động của nước. Những chuyển động này tác dụng lực lên màng nhĩ lớn hơn so với sóng áp suất không khí. 9. Giống như xảy ra ở người trong hệ thống tiền đình, chuyển động của cá gây ra chuyển động của nước ở các ống bên. Các lực tạo thành được các tế bào lông chuyển thành điện thế hoạt động và cung cấp thông tin về chuyển động của cá trong nước. Ngoài ra,những rung động trong nước do các sinh vật khác hoặc các sự kiện vật lý tạo ra sẽ gây ra sự chuyển động của nước trong kênh dòng bên và được chuyển thành điện thế hoạt động, cung cấp thông tin cho cá về môi trường của nó. 10. Con cú phụ thuộc vào kích thích thính giác để xác định vị trí của con chuột trong bóng tối hoàn toàn. Thông tin định hướng đến từ vị trí đặt hai tai, chúng được kích thích như nhau khi con cú hướng thẳng vào nguồn âm thanh. Mặt cú có dạng hình đĩa, giúp thu sóng âm thanh và hướng vào tai. CHƯƠNG 47 1. d 2. d 3. c 4. c 5. a 6. Vết đâm chắc hẳn đã làm đứt dây thần kinh giao cảm ở bên trái cổ của người đàn ông. Hoạt động của các dây thần kinh này gây ra sự giãn nở của đồng tử. Việc cắt đứt các dây thần kinh giao cảm ở bên trái sẽ

loại bỏ mọi hoạt động giao cảm đến đồng tử ở bên trái, và do đó nó sẽ bị co lại nhiều hơn. Tương tự, hoạt động giao cảm làm giảm hoạt động của tuyến nước bọt, trong khi hoạt động giao cảm làm tăng tiết nước bọt. Do đó, việc rút đi tín hiệu giao cảm sẽ giải phóng tuyến nước bọt khỏi bất kỳ sự ức chế nào có thể chống lại tín hiệu giao cảm ở mức độ thấp. 7. Đôi mắt được đặt ở hai bên đầu giúp có tầm nhìn rộng hơn. Hai mắt hướng về cùng một hướng tạo ra tầm nhìn hẹp nhưng có thể nhận biết chiều sâu. Bạn có thể mong đợi các loài săn mồi sẽ được hưởng lợi từ tầm nhìn rộng hơn. Bạn có thể mong đợi các loài săn mồi sẽ được hưởng lợi từ nhận thức về chiều sâu, điều này sẽ tạo điều kiện thuận lợi cho việc truy đuổi và bắt giữ con mồi. 8. Mộng du dễ xảy ra hơn trong giấc ngủ không REM vì hai lý do: trong giấc ngủ REM có sự ức chế vận động khiến người đó bị tê liệt; và bản chất của hoạt động mộng du không phù hợp với nội dung sống động, kỳ quái của những giấc mơ trong giấc ngủ REM. 9. Chúng ta có thể chia câu hỏi này thành các quan sát khác nhau. Đầu tiên, việc mất khả năng kiểm soát vận động của chân phải cho thấy các lệnh vận động là cùng bên - chúng đi xuống cùng phía với chi đang được điều khiển. Khả năng cảm nhận được kích thích đau ở chân phải chứ không phải ở bàn chân trái cho thấy đường dẫn truyền đau đi qua phía đối diện hoặc bên đối diện của tủy sống trước khi chúng đi lên não. Chuyển động phản xạ của chân phải trước tác nhân kích thích tác dụng lên bàn chân trái cho thấy thông tin phản xạ được xử lý ở cấp độ cục bộ và không cần xử lý ở các cấp độ cao hơn của hệ thần kinh trung ương. Kết luận là các mệnh lệnh vận động ở tủy sống là cùng bên với các cơ được điều khiển nhưng thông tin về cơn đau truyền lên não là đối diện. Cuối cùng, các phản ứng khác nhau đối với cơn đau và khi chạm vào chỉ ra rằng hai phương thức thông tin cảm giác thân thể này truyền đi theo các đường khác nhau: chạm cùng bên và đau đối bên. 10.Thực tế là hoạt động sóng chậm được nhìn thấy ở vỏ não trước bên phải nhiều hơn so với bên trái khi phản ứng với việc tập thể dục và rèn luyện tay trái cho thấy rằng bên phải não điều khiển phía bên trái của cơ thể và ngược lại. Sự gia tăng hoạt động sóng chậm trong khi ngủ sau khi tập thể dục/tập luyện cho thấy rằng hoạt động sóng chậm khi ngủ này phản ánh quá trình phục hồi hoặc quá trình học tập. CHƯƠNG 48 lb 2. c 3. b 4. d 5. c 6. Một đặc điểm là chiều dài của cơ; một nửa chiều dài của cơ dài bằng hơn một nửa chiều dài của cơ ngắn. Một đặc điểm khác là vị trí bám của cơ vào xương; điều này xác định độ dài tương đối của cánh tay đòn và cánh tay tải của hệ thống đòn bẩy được tạo ra bởi cơ, xương và khớp. Nếu tỷ lệ tải trọng trên cánh tay đòn nhỏ thì có thể chuyển động lớn nhưng chỉ tạo ra lực tương đối nhỏ. Nếu tỷ lệ tải trên cánh tay nỗ lực lớn thì chỉ có thể thực hiện được những chuyển động nhỏ có thể tạo ra lực lớn. 7. Nếu vết gãy và quá trình lành lại đã làm tổn thương tấm đầu xương và các khu vực cốt hóa chính và phụ hợp nhất, xương không thể phát triển ở đầu đó nữa. 8. Vai sẽ mỏi trước tiên vì bình thường chúng không chịu trách nhiệm duy trì tư thế; chúng thích nghi với những chuyển động nhanh và tác dụng lực lớn đột ngột. Như vậy cơ vai có tỷ lệ sợi co giật nhanh cao hơn. Cơ chân là cơ giữ tư thế và có tỷ lệ sợi co giật chậm cao hơn. 9. Điện thế hoạt động được dẫn truyền khắp tế bào cơ nhờ hệ thống ống T. Trong ống T, điện thế hoạt động gây ra sự thay đổi về hình dạng của phức hợp thụ thể DHP-ryanodine. Sự thay đổi đó mở ra các kênh Ca2+ trong mạng lưới cơ tương và Ca2+ khuếch tán vào và khắp cơ tương. Ca2+ liên kết với các đơn vị troponin, làm cho tropomyosin lộ ra các vị trí liên kết Actin-myosin, hình thành các cầu nối chéo và cơ co lại. Khi nồng độ Ca2+ trong cơ tương giảm do bị bơm trở lại lưới cơ tương, quá trình này sẽ đảo ngược và các vị trí gắn Actin-myosin không còn nữa. Sự khác biệt về thời gian của sự co cơ so với điện thế hoạt động là do thời gian để Ca2+ được giải phóng, khuếch tán khắp cơ tương và sau đó được cô lập trở lại lưới cơ tương. 10. Lượng và thời gian Ca2+ trong cơ tương tăng lên làm tăng sự co cơ và do đó làm tăng sức căng cơ. Sự gia tăng căng cơ đòi hỏi phải tiêu tốn thêm ATP, nâng cao quá trình trao đổi chất và tạo ra nhiều nhiệt hơn. Sự trao đổi chất tăng lên khiến nhịp tim tăng cao. Điều này ngoài tác dụng của việc tăng Ca2+ trong cơ tim. CHƯƠNG 49 1. d 2. e 3. b 4. c 5. a 6. Loài cá này sẽ không hoạt động nhiều. Nó sẽ di chuyển chậm rãi.Nó sẽ có trái tim lớn hơn và các mạch máu lớn hơn so với các loài cá có huyết sắc tố, để thích ứng với lưu lượng máu cao ở áp suất thấp. Màng mang của nó sẽ phát triển tốt. Nó sẽ có lượng máu cao. Hàm của nó sẽ thể hiện sự thích nghi với việc bắt giữ ngồi chờ hơn là truy đuổi. Loài cá này chỉ xuất hiện ở vùng biển Nam Cực vì nước Nam Cực rất lạnh và do đó độ hòa tan của 02 trong vùng nước đó cao. 7. Tổng diện tích bề mặt trao đổi khí trong một khoang khí lớn nhỏ hơn nhiều so với nhiều khoang nhỏ hơn (phế nang) có tổng thể tích như nhau. Nếu mô phổi kém đàn hồi, dung tích sống của phổi sẽ giảm, nghĩa là không khí được trao đổi ít hơn trong chu kỳ thở. Mô phổi kém đàn hồi cũng ít thấm khí hô hấp hơn. 8. Gần cuối thì hít vào, áp lực khoang màng phổi đạt giá trị âm tối đa. Đồng thời, áp suất phế nang tăng trở lại bằng áp suất khí quyển. Áp lực phế

nang sẽ dương nhất so với áp suất khí quyển ở điểm giữa của giai đoạn thở ra. 9. Tế bào máu cần năng lượng. Khi được lưu trữ, nguồn năng lượng ban đầu của chúng là glucose trong huyết tương, nhưng khi nguồn cung cấp đó cạn kiệt, các tế bào máu cũng chuyển hóa các chất trung gian theo con đường glycolytic. Điều đó bao gồm 2,3-BPG. Khi 2,3-BPG được chuyển hóa, nó sẽ ít liên kết với hemoglobin đã khử oxy hơn và do đó ái lực của hemoglobin với 02 tăng lên. KhiKhiKhi

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-13 ái lực của hemoglobin đối với 02 quá cao, nó có thể làm giảm PQ trong huyết tương xuống mức thấp hơn Pq2 trong huyết tương của bệnh nhân. 10. Khi bạn lên cao, Poâ€ž trong không khí bạn thở sẽ giảm xuống, nhưng PCo đã thấp ở độ cao thấp và vẫn thấp ở độ cao cao. Do đó, ở độ cao cao hơn, gradient nồng độ dẫn đến khuếch tán 02 vào máu ít hơn, nhưng không giảm gradient nồng độ đẩy C02 ra khỏi máu. Do đó, kích thích chính cho việc thở sẽ giảm đi khi nhu cầu thở tăng lên. Kết quả là, máu trở nên thiếu oxy và gây ra nhịp thở bằng cách kích hoạt các cảm biến hóa học ở động mạch cảnh và động mạch chủ. Nhịp thở tăng lên thậm chí còn thải ra nhiều C02 hơn và nhịp thở chậm lại, gây ra một đợt thiếu oxy khác và thậm chí làm tăng lượng C02 trong máu. Điều đó gây ra một cơn thở gấp khác và chu kỳ này lặp lại. 11. (a) Llama hemoglobin có ái lực cao hơn với 02. (b) Llama hemoglobin sẽ có lợi ở độ cao lớn vì nó có thể bão hòa 100% ở mức Pq2 thấp của môi trường độ cao. Do đó, huyết sắc tố có thể mang đầy đủ 02 đến các mô. (c) Llama hemoglobin cho phép chuyển 02 xảy ra ở PQ s ở mô thấp hơn. CHƯƠNG 50 1. a 2. c 3. d 4. c 5. e 6. Một yếu tố là khi bắt đầu cuộc đua, có một tín hiệu tiếp nối từ hệ thần kinh giao cảm làm tăng nhịp tim. Một yếu tố khác là nhịp tim tăng lên, cùng với lượng máu tĩnh mạch trở về tim từ các cơ vận động tăng lên, làm căng tâm thất, sau đó tâm thất co lại với lực mạnh hơn như được mô tả bởi định luật Frank-Starling. Điều này là do thực tế là việc kéo giãn nhẹ các sarcomer sẽ tối ưu hóa sự chồng chéo của các sợi Actin và myosin để có được sự co lại tối đa. Tăng nhịp thở cũng làm tăng hồi lưu tĩnh mạch và gây ra định luật Frank-Starling. 7. Không có lúc nào cả bốn van tim cùng mở; nếu có thì tim không thể bơm máu hiệu quả. Trong suốt kỳ tâm trương, van động mạch chủ và van phổi đóng và van nhĩ thất mở. Khi bắt đầu thì tâm thu, van nhĩ thất đóng lại. Có một thời điểm ngắn khi cả bốn van đều đóng lại cho đến khi van động mạch chủ và van phổi mở ra, và tiếp tục mở cho đến khi kết thúc thì tâm thu. 8. Có phản ứng nhanh và phản ứng dài hạn. Huyết áp giảm làm giảm tốc độ hoạt động của các thụ thể áp suất trong động mạch lớn. Sự giảm đầu vào của baroreceptor đến các vùng của thân não điều chỉnh chức năng tim dẫn đến tăng sản lượng giao cảm và giảm giao cảm đến tim. Điều này làm tăng nhịp tim và lực co bóp của cơ tim (phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy). Thận phản ứng chậm hơn với tình trạng mất máu, thận phản ứng với tình trạng huyết áp giảm bằng cách tăng giải phóng renin,từ đó làm tăng hoạt hóa angiotensin lưu thông trong máu. Angiotensin hoạt động làm tăng huyết áp bằng cách làm co các mạch máu ngoại biên và kích thích cơn khát. Một phản ứng chậm khác, được kích thích bởi sự suy giảm hoạt động của thụ thể áp lực, là sự giải phóng ADH từ tuyến yên sau. ADH làm tăng tái hấp thu nước ở thận. 9. Cơ tim phải có khả năng tạo và dẫn truyền điện thế hoạt động. Điều này có thể liên quan đến các biến thể khác nhau của các kênh ion liên quan đến việc tạo và dẫn điện thế hoạt động. Cơ tim phải có khả năng chuyển đổi điện thế hoạt động thành việc mở kênh Ca2+ trong mạng lưới cơ tương, do đó có thể có những thay đổi thích nghi ở thụ thể DHP và ryanodine. Khi Ca2+ được giải phóng vào cơ tương, nó phải được tái sắp xếp lại vào mạng lưới cơ tương, và bơm Ca2+ đó có thể được điều chỉnh để hoạt động ở nhiệt độ thấp hơn trong chế độ ngủ đông. 10. Biểu đồ của bạn sẽ trông như thế này: Một biểu đồ tương tự cho tâm thất phải sẽ có cùng thể tích nhưng áp suất thấp hơn. CHƯƠNG 51 l.e 2. a 3. b 4. d 5.b 6. Cơ sở lý luận của chế độ ăn giàu chất béo và protein cao là nó giảm thiểu việc tiết insulin. Insulin thúc đẩy sự hấp thu, chuyển hóa và dự trữ glucose của các tế bào khác nhau trong cơ thể; nó cũng ức chế hoạt động của lipase trong mô mỡ. Do đó, khi lượng insulin thấp, các mô có nhiều khả năng chuyển hóa chất béo hơn và ít có khả năng lưu trữ chúng hơn. 7. Những điểm sau đây có thể được đưa vào câu trả lời của bạn. â € ¢ Insulin kích thích hầu hết các tế bào của cơ thể hấp thụ glucose từ máu bằng cách kích thích đưa các chất vận chuyển glucose vào màng plasma của các tế bào đó ở trạng thái hấp thụ. – Insulin ức chế lipase trong mô mỡ, do đó sự phân hủy lipid dự trữ sẽ giảm ở trạng thái hấp thu. – Insulin kích thích tổng hợp triglycerid ở mô mỡ. - Insulin kích hoạt enzyme phosphoryl hóa glucose khi nó đi vào tế bào, do đó ngăn chặn nó khuếch tán trở lại ra khỏi tế bào. Điều này tối đa hóa sự hấp thu glucose của tế bào. - Insulin kích hoạt các men gan tổng hợp glycogen. â€¢ Việc thiếu insulin ở trạng thái sau hấp thu sẽ làm giảm sự hấp thu glucose của hầu hết các tế

bào trong cơ thể và kích hoạt các enzym phân giải lipid và phân giải glycogen. 8. Triglyceride trong thực phẩm được mật ở tá tràng nhũ hóa tạo thành các mixen, được lipase tụy phân hủy thành axit béo tự do và monoglyceride. Cả hai đều được hấp thu qua màng sinh chất của tế bào biểu mô ruột. Trong tế bào biểu mô ruột, các axit béo tự do và monoglyceride được tái tổng hợp thành chất béo trung tính và được đóng gói thành chylomicron, cũng chứa cholesterol và được bao phủ bởi lipoprotein. Chylomicron được tiết ra từ đầu đáy của tế bào biểu mô vào trung tâm của nhung mao ruột,nơi chúng đi vào mạch bạch huyết và lưu thông qua các mạch bạch huyết đến ống ngực, nơi chúng đi vào máu. Con đường trực tiếp mà axit béo có thể thực hiện là chylomicron lưu thông trong máu tiếp xúc với lớp nội mô bị tổn thương của động mạch vành và được hấp thụ vào mảng bám. Theo con đường gián tiếp, chylomicron có thể được hấp thụ bởi các tế bào mô gan hoặc mô mỡ và chất béo trung tính được lưu trữ. Ở gan, chất béo trung tính có thể được đóng gói lại để tạo thành các lipoprotein mật độ thấp hoặc các hạt lipoprotein mật độ rất thấp, tùy thuộc vào lượng cholesterol trong hạt. Những lipoprotein này rời khỏi gan và lưu thông trong máu. Khi chúng tiếp xúc với các tế bào nội mô bị tổn thương của động mạch vành, chúng liên kết với các thụ thể lipoprotein, chất béo trung tính và cholesterol của chúng được hấp thụ vào mảng bám. 9. Carbonic anhydrase xúc tác quá trình hydrat hóa C02 tạo thành axit carbonic phân ly thành ion H+ và ion HCOs+. Ở tế bào thành dạ dày, H+ được tiết vào hố dạ dày và sau đó chảy vào lòng dạ dày. Các ion bicarbonate được vận chuyển ra khỏi phần cơ bản của tế bào, nơi chúng được hấp thụ vào máu, làm tăng độ pH của máu. Trong các ống dẫn của tuyến tụy, bicarbonate được vận chuyển vào lòng ống dẫn; Các ion H+ được vận chuyển ra khỏi mặt đáy của tế bào, nơi chúng được hấp thụ vào máu, làm giảm độ pH của nó. 10. Con đường điều hòa vùng dưới đồi kiểm soát cơn đói và cảm giác no chứ không phải việc sử dụng năng lượng. Điều này cho chúng ta biết rằng khía cạnh quan trọng nhất của phương trình cân bằng năng lượng góp phần gây ra béo phì là Calo nạp vào. Tất nhiên, béo phì cũng có thể dẫn đến giảm hoạt động thể chất, có nghĩa là giảm Calo tiêu hao có thể là yếu tố thứ yếu gây ra béo phì. béo phì. rt Â£ Â£ \p 3looTiếng tim thứ hai l50. (fto rtic van. đóng) Aortlt, Vfl|/e, 126- \s – x. /Mở |00- j \l/ 75- j 1 Bret tim MiM van, as- van â€" đóng) 0_|oÂ£erwg_ O 50 ioo Voio^e. (m 0 iV CHƯƠNG 52 1. d 2. a 3. a 4. b 5. a 6. Glucose góp phần vào nồng độ thẩm thấu của dịch lọc cầu thận và do đó của dịch ống thận. Điều này dẫn đến lượng nước tiểu chảy ra nhiều hơn qua các ống góp và được bài tiết. 7. Thuốc ức chế ACE làm giảm sản xuất angiotensin II, dạng hoạt động, từ angiontensin I. Giảm nồng độ angiotensin trong máu làm tăng tốc độ lọc cầu thận và do đó làm tăng sản xuất nước tiểu. Mất nhiều nước hơn trong nước tiểu làm giảm thể tích máu và do đó làm giảm huyết áp. Ngăn chặn angiotensin cũng làm giãn mạch máu ngoại biên, làm giảm huyết áp và giảm cơn khát, giúp duy trì thể tích mạch máu thấp hơn. Angiotensin kích thích giải phóng aldosterone, thúc đẩy Tái hấp thu Na+ và do đó giữ nước 8.Tốc độ lọc inulin bằng nồng độ inulin trong máu ([Ib]) nhân với tốc độ lọc cầu thận (GFR). Tốc độ bài tiết inulin bằng nồng độ inulin trong nước tiểu ([IJ) lần

A-14 Câu trả lời ôn lại chương Câu hỏi về tốc độ dòng nước tiểu (V = 1 ml /phút). Vì tất cả inulin được lọc sẽ rời khỏi cơ thể qua nước tiểu nên tốc độ lọc phải bằng tốc độ bài tiết. Do đó [Ib] x GFR = [IJ x V, và GFR = [IJ x V/[Ib]. 9. Bất kỳ sự khác biệt nào giữa tốc độ lọc của chất (S) so với tốc độ bài tiết chất này sẽ là do sự tái hấp thu chất bài tiết ở ống thận. Nếu S được bài tiết nhiều hơn lọc thì S phải được bài tiết qua ống thận. Nếu lượng S được bài tiết ít hơn lượng S được lọc thì S phải được tái hấp thu ở ống thận. Do đó [SJ x GFR - [SJ x V = tốc độ tái hấp thu (nếu âm tính) hoặc bài tiết (nếu dương tính) của S. 10. Ở độ cao, sự chênh lệch nồng độ khiến 02 qua màng phế nang và vào máu giảm đi, nhưng sự chênh lệch nồng độ đưa CO qua màng phế nang và vào khí thở ra không thay đổi. Do đó, nhịp thở tăng do tình trạng thiếu oxy sẽ thải ra quá nhiều C02 và độ pH của máu sẽ tăng lên, điều này sẽ ức chế hô hấp. Bicarbonate được lọc vào dịch cầu thận; khi chất lỏng đó đi qua ống thận, các ion H+ được bài tiết, dẫn đến sự hình thành H2C03, phân ly thành C02 và H20. C02 được tái hấp thu vào tế bào ống thận, nơi carbonic anhydrase xúc tác quá trình hydrat hóa của nó thành ion H+ được tiết trở lại dịch ống thận và ion bicarbonate được tiết trở lại dịch ngoại bào. Việc ngăn chặn carbonic anhydrase dẫn đến ít ion H+ được bài tiết vào dịch ống thận và nhiều ion bicarbonate còn lại trong dịch ống thận sẽ được bài tiết hơn. Việc giữ lại H+ và bài tiết bicarbonate làm giảm độ pH trong máu và kích thích tăng nhịp thở. Tuy nhiên, lượng bicarbonate tăng lên trong dịch ống thận làm tăng nồng độ thẩm thấu của dịch ống đó, khiến nước được bài tiết nhiều hơn. CHƯƠNG 53 1. b 2. e 3. c 4. a 5. d 6. e 7. a 8. e 9. Sự phát triển của mạch não kiểm soát sự dị hình giới tính trong hành vi đi tiểu bị ảnh hưởng bởi nồng độ

estrogen hoặc testosterone đang lưu thông trong máu trong giai đoạn đầu sau sinh. Estrogen phải ngăn chặn sự phát triển của các mô hình kết nối thần kinh chịu trách nhiệm cho hành vi của nam giới. 10. Sự khác biệt chính giữa côn trùng có tính xã hội cao và động vật có xương sống là cơ chế xác định giới tính đơn bội ở côn trùng. Điều này có nghĩa là một nữ công nhân là con gái của nữ hoàng sẽ có nhiều gen với các chị em - con đẻ của nữ hoàng - hơn là với con của chính mình, vốn có một người cha khác. Vì vậy, việc nuôi dạy một em gái sẽ góp phần nâng cao thể chất toàn diện của nữ công nhân hơn là nuôi dạy một cô con gái. Haplodiploidy không được tìm thấy ở các loài động vật có xương sống, vì vậy lực chọn lọc mạnh mẽ này không hoạt động giữa chúng. 11. Sự thay đổi trong bài hát không được định hướng cho phép con đực điều chỉnh bài hát của mình cho phù hợp với biến thể địa phương.Bài hát được chỉ đạo có lẽ hiệu quả hơn trong việc thu hút con cái vì nó xác định chính xác hơn con đực là thành viên của cộng đồng địa phương và cũng hiệu quả hơn trong việc cạnh tranh với những con đực lân cận. 12. Vì chim chăn bò đực sẽ không nghe được bài hát của chim cha nên kiểu hót của nó phải được xác định về mặt di truyền. Con cái có thể học bài hát của loài vật chủ và từ đó học cách xác định và xác định vị trí các tổ vật chủ tiềm năng. Bạn có thể kiểm tra giả thuyết về con đực bằng cách nuôi chúng cách ly để xem bài hát nào phát triển khi chúng trưởng thành. Bạn có thể kiểm tra giả thuyết về con cái bằng cách cho chúng một bài kiểm tra lựa chọn, chẳng hạn như bài kiểm tra được thực hiện với chim sẻ ngựa vằn trong việc kiểm tra sở thích bài hát theo hướng và không được định hướng (xem Hình 53.8). Cung cấp cho mỗi con chim chìa vôi cái một cái lồng ba ngăn và chơi các bài hát của loài vật chủ và loài không phải vật chủ ở các ngăn cuối đối diện. Đặt con chim thử vào ngăn giữa. Ghi lại lượng thời gian con cái dành ở mỗi khoang cuối để đo mức độ ưa thích. Một thí nghiệm khác là mang tổ của vật chủ có trứng chim chìa vôi vào phòng thí nghiệm và nuôi chim chìa vôi trước sự có mặt của bản ghi âm bài hát của loài khác. Sau đó lặp lại thí nghiệm lựa chọn với vật chủ và các loài khác; các bài hát đang được chơi. 13. Dữ liệu cổ điển cho thấy hành vi vệ sinh được điều khiển bởi hai gen để đưa ra tỷ lệ Mendel điển hình là 3 trên 1 với 50% con lai, 25% đồng hợp tử trội và 25% đồng hợp tử lặn. Tuy nhiên, phân tích QTL chỉ ra rằng có nhiều hơn hai gen có liên quan. Sự khác biệt trong những kết quả này có thể là do có hai gen tác động chính và một số gen biến đổi. CHƯƠNG 54 1. d 2. d 3. a 4. c 5. c 6. Dựa trên vị trí và điều kiện thời tiết của nó, mattoral phải có thảm thực vật điển hình được tìm thấy ở các khu vực khác có khí hậu Địa Trung Hải. Thảm thực vật phải (và) cứng, dạng cây bụi và thích nghi với lửa, có lá và hạt mảnh, có nhiều lông, được bảo quản trong các hình nón chống cháy hoặc được trang bị các elaiosome và được phân tán bởi kiến. 7. Thực tế là các loài trong chi này được biết đến ở Úc và miền nam châu Phi, có khả năng chi này có nguồn gốc trước sự tan rã của Gondwanaland, siêu lục địa bao gồm Nam Cực, Nam Mỹ, Châu Phi và Úc. Do đó, các loài khác trong chi có thể được tìm thấy ở Nam Mỹ (điều kiện hiện tại quá lạnh để duy trì sự sống của nhện ở Nam Cực ngày nay nhưng có khả năng tồn tại các loài hóa thạch trong chi). 8. Việc xem xét trục x của hình cho thấy rằng, nếu nhiệt độ thấp trung bình tăng lên 5 độ C, quần xã lãnh nguyên sẽ bị giảm đáng kể về phạm vi địa lý (và có thể ngừng tồn tại hoàn toàn); rừng phương bắc cũng có thể bị giảm phạm vi địa lý. 9. Sự phát tán rộng rãi của các loài Drosophila ở Hawaii cho thấy chi này có nguồn gốc ở đây.Hawaii là một hệ thống đảo biệt lập và khoảng cách của nó với bất kỳ lục địa nào có nghĩa là việc phân tán đến những hòn đảo xa xôi như vậy của các loài tổ tiên có thể sẽ rất hiếm. Các bằng chứng khác cho thấy chi này có nguồn gốc ở Hawaii là liệu các đơn vị phân loại tổ tiên hóa thạch chỉ được tìm thấy ở Hawaii hay bất kỳ nơi nào khác trên thế giới. Nếu các đơn vị phân loại tổ tiên không được biết đến ở bất kỳ lục địa nào khác thì rất có thể chi này có nguồn gốc và sau đó đa dạng hóa ở Hawaii (và sau đó phân tán ở nơi khác). CHƯƠNG 55 1. d 2. c 3. b 4. d 5. a 6. d 7. Trong cả hai trường hợp này, các chiến lược quản lý của con người sẽ có tác dụng chống lại các sinh vật. tỷ lệ tăng nội tại. Quần thể sinh vật sống lâu có tỷ lệ sinh sản thấp tăng trưởng chậm. Những sinh vật như vậy có thể được phân loại là chiến lược gia K, có xu hướng tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng của môi trường. Chúng thích nghi với những môi trường có thể dự đoán được và chúng có xu hướng chuyên môn hóa hơn trong việc sử dụng tài nguyên và ít chịu đựng sự thay đổi về chất lượng tài nguyên hơn các sinh vật khác. Chúng sinh ra ít con nhưng mỗi con đều có khả năng sống sót cao đến tuổi trưởng thành. Hãy nhớ lại rằng số lượng sinh ra trong một quần thể có xu hướng cao nhất khi quần thể đó ở dưới mức khả năng chịu đựng của nó. Đối với những loài lớn, sống lâu mà chúng ta muốn thu hoạch, chúng ta nên quản lý quần thể sao cho đủ xa dưới khả năng chịu đựng để có tỷ lệ sinh cao. Nhưng một số loài (chẳng hạn như cá voi) sinh sản chậm đến mức chúng không thể duy trì bất kỳ mức thu hoạch đáng kể nào. Các sinh vật có thời gian sống ngắn với tỷ lệ sinh sản

cao có thể được phân loại là sinh vật chiến lược r. Những sinh vật này thường có thể sử dụng nhiều loại tài nguyên và chịu đựng được nhiều điều kiện khác nhau, đồng thời chúng có thể sinh ra số lượng lớn con cái khi điều kiện phù hợp. Nếu chúng ta muốn giảm số lượng các loài gây hại có thời gian sống ngắn và sinh sản nhanh chóng (chẳng hạn như chuột), việc giết chết các cá thể sẽ chỉ làm tăng tỷ lệ sinh sản. Cách tiếp cận tốt hơn là giảm số lượng loài. tài nguyên (ví dụ: dọn rác) nhằm giảm khả năng vận chuyển của loài. Tất nhiên, trong mỗi trường hợp, các nhà quản lý cần hiểu lịch sử đời sống cụ thể và biến động quần thể của loài mà họ muốn quản lý. 8. Con người phải chịu sự biến động dân số giống như các loài khác. Sự phong phú về tài nguyên là một yếu tố điều hòa dân số phụ thuộc vào mật độ. Giống như đàn tuần lộc ở St. Matthew, đàn tuần lộc ở Ireland bị suy giảm khi nguồn cung cấp thực phẩm bị cạn kiệt. Ba loại thay đổi về tỷ lệ các sự kiện nhân khẩu học đã góp phần làm giảm quy mô dân số. Nhớ lại rằng N1 = N0 + (B -D) + (I- E). Đầu tiên, tỷ lệ di cư (E) tăng lên. Thứ hai, độ tuổi sinh sản lần đầu và do đó thời gian thế hệ tăng lên nên tỷ lệ sinh (B) giảm. Nói cách khác, đặc điểm lịch sử cuộc sống của quần thể thay đổi cùng với sự thay đổi của điều kiện môi trường. Cuối cùng, do ảnh hưởng trực tiếp của tình trạng thiếu lương thực,tỷ lệ tử vong (D) tăng lên. Nhìn vào lịch sử xã hội của nạn đói khoai tây ở Ireland có thể cho chúng ta biết nhiều hơn về vai trò của sự tăng trưởng của chính người dân Ireland trước nạn đói và liệu cạnh tranh giữa các quốc gia (được thảo luận thêm trong Chương 56) có liên quan đến việc điều tiết nguồn cung thực phẩm hay không. €” liệu các nhóm dân cư khác có độc quyền về tài nguyên và hạn chế khả năng tiếp cận của người dân Ireland với các tài nguyên đó hay không. 9. Những người ủng hộ quan điểm cho rằng không nên sử dụng các biện pháp kiểm soát sinh học trong bất kỳ trường hợp nào có thể trích dẫn ví dụ về loài cóc mía ở Úc, loài này không những không thể kiểm soát được bọ mía mà nó được đưa vào để kiểm soát mà còn trở thành một loài gây hại nghiêm trọng. Phải. Họ có thể lưu ý rằng nhiều loài được du nhập vào các khu vực mới, nơi không có động vật ăn thịt và mầm bệnh bình thường của chúng, đạt mật độ quần thể cao hơn nhiều so với mật độ quần thể trong phạm vi bản địa của chúng và họ có thể lập luận rằng không có lý do gì để nghĩ rằng tính tổng quát này sẽ không áp dụng cho các loài. được giới thiệu như tác nhân kiểm soát sinh học. Những người ủng hộ quan điểm rằng các biện pháp kiểm soát sinh học có thể được sử dụng một cách an toàn và hiệu quả có thể trích dẫn ví dụ về việc kiểm soát thành công quy mô đệm bông ở California, được kiểm soát trong vòng một năm nhờ sự xuất hiện của bọ rùa ăn thịt và ruồi ký sinh. . Họ cũng có thể lập luận rằng có thể tránh được những câu chuyện kinh dị như câu chuyện về cóc mía bằng cách nghiên cứu thích hợp về hệ sinh thái của các tác nhân kiểm soát sinh học được đề xuất trước khi chúng được đưa vào sử dụng. Các nghiên cứu trên các lô thử nghiệm trước khi thả ra gần như chắc chắn đã tiết lộ rằng bọ mía Úc thường trú ở phần trên của thân cây mía, ngoài tầm với của cóc, và các nghiên cứu về cóc&39; lịch sử cuộc sống có thể đã tiết lộ sự thèm ăn chung chung và phàm ăn của họ. Các yêu cầu nghiêm ngặt về thử nghiệm rộng rãi về tính đặc hiệu và hiệu quả trước khi đưa ra thị trường có thể làm giảm đáng kể nguy cơ các tác nhân phòng trừ sinh học sẽ trở thành dịch hại sau khi chúng được đưa vào sử dụng. Nhưng những người phản đối kiểm soát sinh học có thể trả lời rằng, vì các hệ thống tự nhiên rất phức tạp nên ngay cả nghiên cứu cẩn thận cũng có thể không phát hiện ra những rủi ro thực sự khi đưa một loài cụ thể vào môi trường mới.đạt mật độ quần thể cao hơn nhiều so với mật độ trong phạm vi bản địa của chúng, và họ có thể lập luận rằng không có lý do gì để nghĩ rằng tính tổng quát này sẽ không áp dụng cho các loài được đưa vào làm tác nhân kiểm soát sinh học. Những người ủng hộ quan điểm rằng các biện pháp kiểm soát sinh học có thể được sử dụng một cách an toàn và hiệu quả có thể trích dẫn ví dụ về việc kiểm soát thành công quy mô đệm bông ở California, được kiểm soát trong vòng một năm nhờ sự xuất hiện của bọ rùa ăn thịt và ruồi ký sinh. . Họ cũng có thể lập luận rằng có thể tránh được những câu chuyện kinh dị như câu chuyện về cóc mía bằng cách nghiên cứu thích hợp về hệ sinh thái của các tác nhân kiểm soát sinh học được đề xuất trước khi chúng được đưa vào sử dụng. Các nghiên cứu trên các lô thử nghiệm trước khi thả ra gần như chắc chắn đã tiết lộ rằng bọ mía Úc thường trú ở phần trên của thân cây mía, ngoài tầm với của cóc, và các nghiên cứu về cóc&39; lịch sử cuộc sống có thể đã tiết lộ sự thèm ăn chung chung và phàm ăn của họ. Các yêu cầu nghiêm ngặt về thử nghiệm rộng rãi về tính đặc hiệu và hiệu quả trước khi đưa ra thị trường có thể làm giảm đáng kể nguy cơ các tác nhân phòng trừ sinh học sẽ trở thành dịch hại sau khi chúng được đưa vào sử dụng. Nhưng những người phản đối kiểm soát sinh học có thể trả lời rằng, vì các hệ thống tự nhiên rất phức tạp nên ngay cả nghiên cứu cẩn thận cũng có thể không phát hiện ra những rủi ro thực sự khi đưa một loài cụ thể vào môi trường mới.đạt mật độ quần thể cao hơn nhiều so với mật độ trong phạm vi bản địa của chúng, và họ có thể

lập luận rằng không có lý do gì để nghĩ rằng tính tổng quát này sẽ không áp dụng cho các loài được đưa vào làm tác nhân kiểm soát sinh học. Những người ủng hộ quan điểm rằng các biện pháp kiểm soát sinh học có thể được sử dụng một cách an toàn và hiệu quả có thể trích dẫn ví dụ về việc kiểm soát thành công quy mô đệm bông ở California, được kiểm soát trong vòng một năm nhờ sự xuất hiện của bọ rùa ăn thịt và ruồi ký sinh. . Họ cũng có thể lập luận rằng có thể tránh được những câu chuyện kinh dị như câu chuyện về cóc mía bằng cách nghiên cứu thích hợp về hệ sinh thái của các tác nhân kiểm soát sinh học được đề xuất trước khi chúng được đưa vào sử dụng. Các nghiên cứu trên các lô thử nghiệm trước khi thả ra gần như chắc chắn đã tiết lộ rằng bọ mía Úc thường trú ở phần trên của thân cây mía, ngoài tầm với của cóc, và các nghiên cứu về cóc&39; lịch sử cuộc sống có thể đã tiết lộ sự thèm ăn chung chung và phàm ăn của họ. Các yêu cầu nghiêm ngặt về thử nghiệm rộng rãi về tính đặc hiệu và hiệu quả trước khi đưa ra thị trường có thể làm giảm đáng kể nguy cơ các tác nhân phòng trừ sinh học sẽ trở thành dịch hại sau khi chúng được đưa vào sử dụng. Nhưng những người phản đối kiểm soát sinh học có thể trả lời rằng, vì các hệ thống tự nhiên rất phức tạp nên ngay cả nghiên cứu cẩn thận cũng có thể không phát hiện ra những rủi ro thực sự khi đưa một loài cụ thể vào môi trường mới.

Trả lời các câu hỏi ôn tập chương A-15 10. Hành lang phải được xác định dựa trên các sinh vật cụ thể và khả năng phát tán của chúng. Hành lang bao gồm môi trường sống giữa các mảnh đất mà qua đó các sinh vật quan tâm có thể di chuyển. Một khu vực đóng vai trò là hành lang cho các loài chim có thể không hiệu quả như một hành lang cho các loài động vật chân đốt nhỏ. Mặt khác, các loài động vật chân đốt nhỏ sẽ cần ít diện tích môi trường sống hơn để duy trì quần thể sống sót. Vì vậy, việc thiết kế một nghiên cứu duy nhất để xác định tác động của các hành lang sẽ rất khó khăn. Một thí nghiệm đơn lẻ có thể xác định được tác động của hành lang đối với các động vật có kích thước và khả năng di chuyển tương tự nhau nhưng không thể xác định được nếu các sinh vật khác nhau nhiều về các đặc tính đó. Để hiểu tác động của các hành lang trong môi trường sống bị chia cắt, điều quan trọng là phải xem xét nhiều sinh vật vì các sinh vật tương tác trong các môi trường sống này. Các nhà điều tra tại Công viên Quốc gia Palenque ở Mexico đã phát hiện ra rằng các loài chim có nhiều khả năng bị bắt lại ở các khu rừng quê hương được nối với nhau bằng hành lang đến các khu vực nơi chúng được thả ra hơn là ở các khu rừng quê hương không liên kết với các khu rừng nơi chúng được thả ra. Tuy nhiên, khả năng định hướng thành công các hành lang này của chúng phụ thuộc vào sự hiện diện của các loài khác, bao gồm cả động vật ăn thịt, và khả năng sống sót trong các khu nhà của chúng cũng phụ thuộc vào sự hiện diện của các loài khác, bao gồm cả loài con mồi. Việc thiết kế một nghiên cứu duy nhất để xác định tác động của các hành lang sẽ rất khó khăn. CHƯƠNG 56 1. a 2. c 3. c 4. d 5. e 6. Sự tương tác giữa kiến, xương rồng và các loài thụ phấn được mô tả trong bài tập Làm việc với Dữ liệu thể hiện sự đa dạng của các loại tương tác. Bằng cách chống lại những động vật ăn cỏ tiềm năng, những vệ sĩ kiến ngoan cường đóng vai trò là người hỗ trợ cho cây xương rồng, cũng như các loài ong đến thăm hoa và đóng vai trò là loài thụ phấn. Năm loài kiến dường như đều sử dụng mật hoa ngoài hoa trên loài cây này theo những cách tương tự nhau và do đó có thể là đối thủ cạnh tranh về mật hoa ngoài hoa. Mỗi loại tương tác phụ thuộc vào mức độ phong phú tương đối và hoạt động của các loài tương tác. Cây xương rồng mọc ở nơi không có côn trùng ăn cỏ có thể không cần những vệ sĩ ngoan cường; trong những trường hợp đó, kiến có thể được coi là loài ký sinh để lấy mật hoa ngoài hoa mà không cung cấp bất kỳ dịch vụ phòng thủ nào. Sự tương tác giữa kiến và thực vật cũng có thể bị phá vỡ nếu ong thụ phấn khan hiếm và vệ sĩ hung hãn nhất sẽ ngăn cản bất kỳ con ong nào thụ phấn cho hoa. 7. Những cây thông nào dễ bị bọ thông núi tấn công có thể được xác định bằng quan sát trực tiếp và bằng thực nghiệm. Trong các lâm phần bị nhiễm khuẩn, các nhà điều tra có thể xác định từng cây thông không có quần thể bọ cánh cứng và mô tả các đặc tính có thể khiến chúng có khả năng chống lại bọ cánh cứng (ví dụ: khả năng sản xuất số lượng lớn nhựa). Ngược lại,những cây có mật độ bọ cánh cứng đặc biệt cao có thể có những đặc tính khiến chúng đặc biệt dễ bị tổn thương (có lịch sử sống sót sau hỏa hoạn hoặc sét đánh). Các thí nghiệm cũng có thể được tiến hành trong điều kiện được kiểm soát, trong đó các nhà nghiên cứu kiểm tra nhiều loài khác nhau để xác định xem bọ cánh cứng có biểu hiện ưa thích một loài cụ thể hay không. Việc loài bọ này có một đối tác cộng sinh mà nó phụ thuộc vào để kiếm ăn trên cây thông cho thấy rằng một chiến lược mới để quản lý đợt bùng phát có thể là xác định một loại thuốc diệt nấm có thể giết chết loài cộng sinh, từ đó khiến bọ không có khả năng xâm chiếm và tiêu diệt loài bọ này. cây. Mặc dù ngày nay không có chương trình

nào như vậy được sử dụng nhưng nhiều nhà nghiên cứu đang khám phá khía cạnh sinh thái tương tác này để đưa ra các phương pháp mới để quản lý dịch hại. 8. (a) Bằng cách thiết lập một quần thể vi sinh vật loại trừ các loài không mong muốn, ngành chăn nuôi gia cầm đang áp dụng nguyên tắc loại trừ cạnh tranh. Nguyên tắc nêu rõ rằng hai hoặc nhiều loài sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế theo những cách tương tự nhau thì không thể cùng tồn tại. Ở gà thịt được nuôi ba loài vi khuẩn, một cộng đồng vi sinh vật đã được thiết lập trong đó Salmonella được đưa vào không thể cạnh tranh. (b) Các kết quả sinh thái khác mà thí nghiệm này có thể tạo ra bao gồm sự thống trị cuối cùng của hệ thực vật đường ruột chỉ bởi một loài vi khuẩn hoặc sự cùng tồn tại của cả bốn loài vi khuẩn. Việc các loài này cùng tồn tại hay một hoặc nhiều loài bị tuyệt chủng đều phụ thuộc vào nguồn tài nguyên sẵn có trong ruột gà. (c) Nguyên tắc loại trừ cạnh tranh có thể hữu ích trong việc giải quyết các vấn đề khác liên quan đến một cộng đồng sinh vật phát triển trong điều kiện hạn chế. Nguyên tắc sinh thái này cung cấp một phần cơ sở lý luận cho việc con người sử dụng men vi sinh để cải thiện nhiều tình trạng khác nhau. Probiotic là những sinh vật sống được tiêu thụ trong thực phẩm vì lợi ích sức khỏe, được cho là tích lũy bằng cách thay đổi cân bằng vi sinh vật, ức chế sự phát triển của các loài có hại. Probiotic đang được nghiên cứu để điều trị các bệnh viêm đường ruột, tiêu chảy liên quan đến mầm bệnh và nhiễm trùng đường tiết niệu. 9. Nếu ký sinh trùng và vật chủ của chúng cùng tiến hóa, thì mối quan hệ phát sinh gen giữa các ký sinh trùng sẽ phản ánh mối quan hệ phát sinh gen giữa các vật chủ. Phân tích DNA cho thấy chim hồng hạc thực sự có quan hệ họ hàng gần gũi hơn với chim lặn hơn là với vịt và ngỗng. Mối quan hệ này dẫn đến dự đoán rằng rận trên chim hồng hạc có quan hệ gần gũi hơn với rận trên chim hồng hạc hơn là với rận trên vịt và ngỗng. Các phương pháp phân tích phân tử hiện đại có thể được sử dụng để xác định mối quan hệ giữa rận chim và vật chủ của chúng bao gồm xây dựng bộ phát sinh loài dựa trên DNA của nhiều loài chim nước và rận của chúng, sau đó so sánh bộ phát sinh gen của vật chủ và ký sinh trùng để xem liệu chúng có phù hợp hay không (xem Chương 22).Ngoài việc nhiễm ký sinh trùng do có chung tổ tiên giữa vật chủ và ký sinh trùng, các loài chim cũng có thể nhiễm ký sinh trùng do chúng có chung môi trường sống và tiếp xúc với các loài chim khác, mỗi loài có quần thể ký sinh riêng. Bởi vì hồng hạc, vịt, linh dương và ngỗng đều là loài chim nước nên có khả năng chim hồng hạc có thể đã nhiễm một số ký sinh trùng rận thông qua quá trình chuyển đổi vật chủ này. 10. Trong số các yêu cầu đối với hệ thống thụ phấn tương hỗ là hành vi của người thụ phấn nhằm đảm bảo nó sẽ đến thăm nhiều cá thể của cùng một loài thực vật. Việc đến thăm nhiều cá thể mang lại cho loài thụ phấn cơ hội mang phấn hoa từ một cá thể thực vật đến bề mặt nhụy tiếp nhận của một cá thể khác cùng loài. Một loài thụ phấn gặp phải yếu tố cản trở việc kiếm ăn làm hạn chế lượng mật hoa mà nó có thể hấp thụ trong một lần ghé thăm sẽ có nhiều khả năng tiếp tục tìm kiếm mật hoa trên một cá thể thực vật khác. Quá trình ăn nhiều bữa nhỏ hơn bằng cách tìm mật hoa từ hoa của các cá thể thực vật khác nhau sẽ làm tăng khả năng loài thụ phấn sẽ mang phấn hoa từ cá thể này sang cá thể khác. Tuy nhiên, quá nhiều nicotin trong mật hoa có thể làm giảm khả năng thụ phấn nếu nó cản trở hoàn toàn các chuyến viếng thăm các loài cùng loài trong tương lai hoặc nếu nó làm suy yếu hành vi của loài thụ phấn (nicotine là một chất độc thần kinh). Một yếu tố khác hạn chế lượng nicotin là chi phí cho cây trồng sinh tổng hợp hợp chất; đầu tư vào lượng nicotin tăng lên có thể để lại ít nguồn lực hơn để đầu tư vào sản xuất hoa, hạt và trái cây. CHƯƠNG 57 1. a 2. a 3. b 4. d 5. a 6. c 7. e 8. Sự đa dạng của vi khuẩn trong ruột người có thể được so sánh giữa các cá thể hoặc giữa các quần thể bằng cách sử dụng cùng một phương pháp được sử dụng để so sánh sự đa dạng của các cộng đồng vĩ mô. Sự đa dạng bao gồm cả số lượng các loài khác nhau hiện diện và sự phong phú hoặc phong phú của các cá thể giữa các loài. Để xác định vi khuẩn nào có thể là loài chủ chốt, có thể sử dụng kháng sinh chọn lọc để loại bỏ các loài cụ thể và sau đó theo dõi ảnh hưởng của việc loại bỏ đó đến thành phần cộng đồng. Tuy nhiên, việc áp dụng các phương pháp đánh giá tính đa dạng đã được phát triển cho các cộng đồng vĩ mô để đánh giá tính đa dạng của các cộng đồng vi sinh vật còn hạn chế bởi khả năng phân lập, xác định và định lượng tất cả các loài vi sinh vật hiện diện của chúng tôi. Mặc dù các phương pháp phân tử để xác định các loài vi sinh vật đã mở rộng đáng kể khả năng này nhưng vẫn còn những thách thức trong việc nhận biết và phân loại toàn bộ sự đa dạng của vi sinh vật. 9. Theo lý thuyết địa sinh học đảo, số lượng loài trên một đảo thể hiện sự cân bằng giữa tốc độ các loài di cư đến và xâm chiếm đảo và tốc độ các loài cư trú bị tuyệt chủng cục bộ. Với khoảng cách ngày càng tăng từ nguồn nguồn,số lượng loài cân bằng trên đảo giảm đi; với kích thước ngày càng tăng của một hòn đảo, số lượng loài tăng lên. Mô hình đa dạng của bướm diều hâu được Beck và Hitching ghi lại ở 113 hòn đảo của Thái Lan và lục địa Malaysia phù hợp với một số dự đoán về địa sinh học

đảo. Nguồn thực dân lục địa bao gồm hơn 180 loài. Borneo, một hòn đảo lớn gần Thái Lan, có số lượng loài lớn hơn (từ 113 đến 135) so với New Guinea (với 46 đến 90 loài), có kích thước gần tương đương và nằm xa Thái Lan hơn. Nói chung, dự đoán rằng các hòn đảo lớn hơn có số lượng loài cao hơn cũng được giữ nguyên; Borneo có số lượng loài lớn hơn Philippines nhỏ hơn nhiều (từ 46 đến 112 loài), mặc dù hai nơi này cách đều Thái Lan. 10. Mô hình được Marek Sammul, Lauri Oksanen và M. Magi ghi lại - việc loại bỏ một loài lâu năm khỏi quần xã thực vật đã dẫn đến sự gia tăng sinh khối của các đối thủ cạnh tranh trong các cộng đồng có năng suất cao - đã được ghi nhận ở các cộng đồng khác . Một giả thuyết cho rằng sự cạnh tranh giữa các loài trở nên khốc liệt hơn khi năng suất rất cao. Goldenrod (Solidago virgaurea) rõ ràng là một đối thủ cạnh tranh vượt trội mà khi hiện diện trong một cộng đồng, có thể áp chế các loài khác. Ở các cộng đồng kém năng suất hơn, sự cạnh tranh ít gay gắt hơn, do đó việc giải phóng khỏi sự cạnh tranh với Goldenrod không dẫn đến sự tăng trưởng của bất kỳ loài nào còn lại. Kết quả của nghiên cứu này tương đương với kết quả của một thí nghiệm dài hạn tại Trạm thí nghiệm Rothamsted ở Anh, trong đó phân bón thường xuyên được bổ sung vào các ô đất được chọn để tăng năng suất dẫn đến số lượng loài thực vật giảm so với các ô khác. trong nghiên cứu không được thụ tinh; ở những mảnh đất kém năng suất và không được bón phân này, sự đa dạng về loài về cơ bản vẫn giữ nguyên. Một giả thuyết khác có thể là Goldenrod ức chế sự phát triển của các loài thực vật cùng xuất hiện (như một số loài xâm chiếm trong giai đoạn đầu của quá trình kế thừa). Giả thuyết này có thể được kiểm tra trực tiếp bằng cách chiết xuất dịch tiết từ rễ cây Goldenrod và kiểm tra khả năng ức chế sự nảy mầm và phát triển của các loài khác trong quần xã. 11. Việc loại bỏ cá mút đá vì chúng là loài ký sinh gây hại cho cá trong trò chơi hay được khuyến khích như những kỹ sư hệ sinh thái tạo ra các địa điểm làm tổ có thể làm tăng khả năng sinh sản thành công của cá trong trò chơi phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Một số yếu tố mang tính sinh thái; điều quan trọng là phải lượng hóa tác động của hiện tạicó số lượng loài lớn hơn (từ 113 đến 135) so với New Guinea (với 46 đến 90 loài), có kích thước gần tương đương và nằm xa Thái Lan hơn. Nói chung, dự đoán rằng các hòn đảo lớn hơn có số lượng loài cao hơn cũng được giữ nguyên; Borneo có số lượng loài lớn hơn Philippines nhỏ hơn nhiều (từ 46 đến 112 loài), mặc dù hai nơi này cách đều Thái Lan. 10. Mô hình được Marek Sammul, Lauri Oksanen và M. Magi ghi lại - việc loại bỏ một loài lâu năm khỏi quần xã thực vật đã dẫn đến sự gia tăng sinh khối của các đối thủ cạnh tranh trong các cộng đồng có năng suất cao - đã được ghi nhận ở các cộng đồng khác . Một giả thuyết cho rằng sự cạnh tranh giữa các loài trở nên khốc liệt hơn khi năng suất rất cao. Goldenrod (Solidago virgaurea) rõ ràng là một đối thủ cạnh tranh vượt trội mà khi hiện diện trong một cộng đồng, có thể áp chế các loài khác. Ở các cộng đồng kém năng suất hơn, sự cạnh tranh ít gay gắt hơn, do đó việc giải phóng khỏi sự cạnh tranh với Goldenrod không dẫn đến sự tăng trưởng của bất kỳ loài nào còn lại. Kết quả của nghiên cứu này tương đương với kết quả của một thí nghiệm dài hạn tại Trạm thí nghiệm Rothamsted ở Anh, trong đó phân bón thường xuyên được bổ sung vào các ô đất được chọn để tăng năng suất dẫn đến số lượng loài thực vật giảm so với các ô khác. trong nghiên cứu không được thụ tinh; ở những mảnh đất kém năng suất và không được bón phân này, sự đa dạng về loài về cơ bản vẫn giữ nguyên. Một giả thuyết khác có thể là Goldenrod ức chế sự phát triển của các loài thực vật cùng xuất hiện (như một số loài xâm chiếm trong giai đoạn đầu của quá trình kế thừa). Giả thuyết này có thể được kiểm tra trực tiếp bằng cách chiết xuất dịch tiết từ rễ cây Goldenrod và kiểm tra khả năng ức chế sự nảy mầm và phát triển của các loài khác trong quần xã. 11. Việc loại bỏ cá mút đá vì chúng là loài ký sinh gây hại cho cá trong trò chơi hay được khuyến khích như những kỹ sư hệ sinh thái tạo ra các địa điểm làm tổ có thể làm tăng khả năng sinh sản thành công của cá trong trò chơi phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Một số yếu tố mang tính sinh thái; điều quan trọng là phải lượng hóa tác động của hiện tạicó số lượng loài lớn hơn (từ 113 đến 135) so với New Guinea (với 46 đến 90 loài), có kích thước gần tương đương và nằm xa Thái Lan hơn. Nói chung, dự đoán rằng các hòn đảo lớn hơn có số lượng loài cao hơn cũng được giữ nguyên; Borneo có số lượng loài lớn hơn Philippines nhỏ hơn nhiều (từ 46 đến 112 loài), mặc dù hai nơi này cách đều Thái Lan. 10. Mô hình được Marek Sammul, Lauri Oksanen và M. Magi ghi lại - việc loại bỏ một loài lâu năm khỏi quần xã thực vật đã dẫn đến sự gia tăng sinh khối của các đối thủ cạnh tranh trong các cộng đồng có năng suất cao - đã được ghi nhận ở các cộng đồng khác . Một giả thuyết cho rằng sự cạnh tranh giữa các loài trở nên khốc liệt hơn khi năng suất rất cao. Goldenrod (Solidago virgaurea) rõ ràng là một đối thủ cạnh tranh vượt trội, khi hiện diện trong một cộng đồng, có thể áp chế các loài khác. Ở các cộng đồng kém năng suất hơn, sự cạnh tranh ít gay gắt hơn, do đó việc giải phóng khỏi sự cạnh tranh với Goldenrod không dẫn đến sự tăng trưởng của bất kỳ loài

nào còn lại. Kết quả của nghiên cứu này tương đương với kết quả của một thí nghiệm dài hạn tại Trạm thí nghiệm Rothamsted ở Anh, trong đó phân bón thường xuyên được bổ sung vào các ô đất được chọn để tăng năng suất dẫn đến số lượng loài thực vật giảm so với các ô khác. trong nghiên cứu không được thụ tinh; ở những mảnh đất kém năng suất và không được bón phân này, sự đa dạng về loài về cơ bản vẫn giữ nguyên. Một giả thuyết khác có thể là Goldenrod ức chế sự phát triển của các loài thực vật cùng xuất hiện (như một số loài xâm chiếm trong giai đoạn đầu của quá trình kế thừa). Giả thuyết này có thể được kiểm tra trực tiếp bằng cách chiết xuất dịch tiết từ rễ cây Goldenrod và kiểm tra khả năng ức chế sự nảy mầm và phát triển của các loài khác trong quần xã. 11. Việc loại bỏ cá mút đá vì chúng là loài ký sinh gây hại cho cá trong trò chơi hay được khuyến khích như những kỹ sư hệ sinh thái tạo ra các địa điểm làm tổ có thể làm tăng khả năng sinh sản thành công của cá trong trò chơi phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Một số yếu tố mang tính sinh thái; điều quan trọng là phải lượng hóa tác động của hiện tạiGoldenrod (Solidago virgaurea) rõ ràng là một đối thủ cạnh tranh vượt trội mà khi hiện diện trong một cộng đồng, có thể áp chế các loài khác. Ở các cộng đồng kém năng suất hơn, sự cạnh tranh ít gay gắt hơn, do đó việc giải phóng khỏi sự cạnh tranh với Goldenrod không dẫn đến sự tăng trưởng của bất kỳ loài nào còn lại. Kết quả của nghiên cứu này tương đương với kết quả của một thí nghiệm dài hạn tại Trạm thí nghiệm Rothamsted ở Anh, trong đó phân bón thường xuyên được bổ sung vào các ô đất được chọn để tăng năng suất dẫn đến số lượng loài thực vật giảm so với các ô khác. trong nghiên cứu không được thụ tinh; ở những mảnh đất kém năng suất và không được bón phân này, sự đa dạng về loài về cơ bản vẫn giữ nguyên. Một giả thuyết khác có thể là Goldenrod ức chế sự phát triển của các loài thực vật cùng xuất hiện (như một số loài xâm chiếm trong giai đoạn đầu của quá trình kế thừa). Giả thuyết này có thể được kiểm tra trực tiếp bằng cách chiết xuất dịch tiết từ rễ cây Goldenrod và kiểm tra khả năng ức chế sự nảy mầm và phát triển của các loài khác trong quần xã. 11. Việc loại bỏ cá mút đá vì chúng là loài ký sinh gây hại cho cá trong trò chơi hay được khuyến khích như những kỹ sư hệ sinh thái tạo ra các địa điểm làm tổ có thể làm tăng khả năng sinh sản thành công của cá trong trò chơi phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Một số yếu tố mang tính sinh thái; điều quan trọng là phải lượng hóa tác động của hiện tạiGoldenrod (Solidago virgaurea) rõ ràng là một đối thủ cạnh tranh vượt trội mà khi hiện diện trong một cộng đồng, có thể áp chế các loài khác. Ở các cộng đồng kém năng suất hơn, sự cạnh tranh ít gay gắt hơn, do đó việc giải phóng khỏi sự cạnh tranh với Goldenrod không dẫn đến sự tăng trưởng của bất kỳ loài nào còn lại. Kết quả của nghiên cứu này tương đương với kết quả của một thí nghiệm dài hạn tại Trạm thí nghiệm Rothamsted ở Anh, trong đó phân bón thường xuyên được bổ sung vào các ô đất được chọn để tăng năng suất dẫn đến số lượng loài thực vật giảm so với các ô khác. trong nghiên cứu không được thụ tinh; ở những mảnh đất kém năng suất và không được bón phân này, sự đa dạng về loài về cơ bản vẫn giữ nguyên. Một giả thuyết khác có thể là Goldenrod ức chế sự phát triển của các loài thực vật cùng xuất hiện (như một số loài xâm chiếm trong giai đoạn đầu của quá trình kế thừa). Giả thuyết này có thể được kiểm tra trực tiếp bằng cách chiết xuất dịch tiết từ rễ cây Goldenrod và kiểm tra khả năng ức chế sự nảy mầm và phát triển của các loài khác trong quần xã. 11. Việc loại bỏ cá mút đá vì chúng là loài ký sinh gây hại cho cá trong trò chơi hay được khuyến khích như những kỹ sư hệ sinh thái tạo ra các địa điểm làm tổ có thể làm tăng khả năng sinh sản thành công của cá trong trò chơi phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Một số yếu tố mang tính sinh thái; điều quan trọng là phải lượng hóa tác động của hiện tại

A-16 Câu trả lời cho phần ôn lại chương Các câu hỏi về quần thể cá mút đá biển về khả năng sống sót của cá săn bắn cũng như ước tính quy mô quần thể cá mút đá không ảnh hưởng đến khả năng sống sót. Đồng thời, cần đo lường tác động có lợi của việc làm giàu chất dinh dưỡng và cung cấp môi trường làm tổ. Ngoài ra, việc thiết kế một chiến lược quản lý cá mút đá hợp lý về mặt sinh thái cũng đòi hỏi phải xem xét các giá trị văn hóa địa phương; Các đánh giá về giá trị kinh tế của ngành câu cá thể thao đối với cộng đồng địa phương cũng như giá trị thẩm mỹ và văn hóa mà cộng đồng địa phương đặt ra trong việc duy trì quần thể các loài cá tự nhiên hơn cần được thực hiện và đưa vào kế hoạch quản lý. CHƯƠNG 58 1. e 2. d 3. c 4. c 5. a 6. b 7. Tốc độ quay vòng sẽ rất quan trọng đối với tốc độ phục hồi của hồ và điều đó phụ thuộc vào vị trí của nó. Ở Hồ Washington, nơi có khí hậu ôn hòa, doanh thu sẽ diễn ra vào mỗi mùa xuân và mùa thu. Khi nước thải chảy vào hồ, các chất dinh dưỡng chứa trong đó sẽ dẫn đến hiện tượng phú dưỡng và do đó làm cạn kiệt oxy ở tầng nước dưới đáy. Tuy nhiên, một khi dòng nước thải dừng lại, sản lượng sinh khối sẽ giảm. Sẽ có ít sinh vật chết chìm xuống đáy hồ hơn, ít chất dinh dưỡng tích tụ dưới đáy hồ hơn và ít sự phân hủy tiêu tốn oxy hơn ở

đó. Sự luân chuyển vào mùa thu và mùa xuân sẽ mang chất dinh dưỡng tích lũy lên bề mặt hồ và oxy xuống đáy, cải thiện điều kiện cho các sinh vật điển hình của cộng đồng tiền công nghiệp của hồ. Nếu hồ nằm ở vùng khí hậu nơi nhiệt độ thay đổi theo mùa không đủ lớn để tạo ra sự thay đổi, thì chất dinh dưỡng dư thừa tích lũy sẽ vẫn còn ở đáy hồ và tình trạng phú dưỡng sẽ tồn tại lâu hơn nữa. Cũng có thể các điều kiện khác trong khu vực có thể ảnh hưởng đến thời gian phục hồi của hồ. Ví dụ, lượng mưa axit có thể ảnh hưởng đến khả năng tồn tại của các sinh vật nước ngọt và nếu đó là một vấn đề trong khu vực, nó có thể làm chậm quá trình phục hồi của cộng đồng hồ. 8. Tác động cục bộ có thể là sự lắng đọng nitơ. Than - một loại nhiên liệu hóa thạch hữu cơ - có chứa nitơ và quá trình đốt cháy của nó sẽ giải phóng các hợp chất nitơ (như nitơ dioxide, N02 và oxit nitơ, N20) qua ống khói vào khí quyển. Một phần nitơ này sẽ rơi trở lại đất dưới dạng mưa hoặc dưới dạng hạt khô. Sự gia tăng nitơ trong đất sẽ tạo điều kiện thuận lợi cho những loài thực vật thích nghi tốt nhất để tận dụng mức dinh dưỡng cao, sau đó sẽ vượt trội so với các loài khác. Do đó, thành phần của quần xã thực vật sẽ thay đổi và sự đa dạng loài có thể sẽ giảm đi. Sự lắng đọng nitơ cũng có thể góp phần gây ra hiện tượng phú dưỡng trong các hồ và phát thải nitơ vào khí quyển sẽ góp phần tạo ra sương mù. Hiệu ứng khu vực có thể là kết tủa axit.Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch sẽ giải phóng N02 và sulfur dioxide (S02) vào khí quyển; cả hai hợp chất này đều phản ứng với các phân tử nước trong khí quyển để tạo thành axit nitric (HNO) và axit sulfuric (H2S04). Những axit này có thể di chuyển hàng trăm km trong khí quyển nên lượng khí thải của chúng sẽ ảnh hưởng đến các hệ sinh thái ở xa ống khói. Lượng mưa axit có thể làm hỏng lá cây và làm giảm tốc độ quang hợp của chúng, đồng thời có thể làm giảm sự phong phú của các loài cá và động vật không xương sống trong các hồ nước ngọt. Một tác động toàn cầu sẽ là biến đổi khí hậu. Quá trình đốt cháy nhiên liệu hóa thạch thải ra một lượng lớn C02 cũng như lượng N20 ít hơn - cả hai đều là khí nhà kính. Sự hiện diện của N2O trong khí quyển cũng dẫn đến việc tạo ra ôzôn tầng đối lưu; nó cũng hoạt động như một loại khí nhà kính cũng như góp phần tạo ra khói bụi. Sự tập trung ngày càng tăng của khí nhà kính trong khí quyển đã dẫn đến hiện tượng nóng lên của khí hậu toàn cầu. Sự thay đổi khí hậu này đang gây ra một số tác động đáng lo ngại đối với hệ sinh thái toàn cầu, chẳng hạn như sự thu hẹp của băng biển Bắc Cực, mực nước biển dâng cao và lũ lụt ven biển tiềm tàng cũng như những thay đổi sâu sắc về sự phong phú và phân bố của các loài. Khí S02 thoát ra khi đốt than không chỉ tạo ra mưa axit mà còn góp phần làm trái đất nóng lên. Máy lọc loại bỏ S02 nhưng quá trình lọc góp phần gây ô nhiễm ở dạng khác - quá trình này tạo ra các sản phẩm phụ chất thải rắn có chứa lưu huỳnh, chất này phải được đưa vào bãi chôn lấp, cùng với các sản phẩm chất thải rắn khác được tạo ra do đốt than. 9. Sắt (Fe) cần thiết cho sinh vật chỉ với một lượng nhỏ nhưng vẫn là một vi chất dinh dưỡng thiết yếu. Nó khan hiếm trong nước biển vì nó không hòa tan trong nước có oxy, do đó sắt đi vào đại dương sẽ nhanh chóng chìm xuống đáy biển. Thí nghiệm được mô tả trong văn bản đã chứng minh rằng sắt là chất dinh dưỡng hạn chế trong các đại dương: khi các nhà nghiên cứu bổ sung sắt hòa tan vào nước bề mặt ở vùng xích đạo Thái Bình Dương, sự nở hoa của thực vật phù du lớn kéo theo sự gia tăng hấp thu nitrat và carbon. dioxide, cho thấy những chất dinh dưỡng này đã có sẵn nhưng chưa được sử dụng. Thí nghiệm này cho thấy rằng việc bổ sung sắt vào nước biển làm tăng quá trình quang hợp, nhưng để hiểu rõ hơn về tác động của việc thụ tinh sắt, sẽ phải thực hiện nhiều thí nghiệm như vậy hơn, vẫn ở quy mô hệ sinh thái, nhưng trong một khoảng thời gian dài hơn. Các nhà điều tra sẽ phải quan sát tác động của việc tăng lượng sắt lên toàn bộ lưới thức ăn. Hệ sinh thái được bón phân sẽ phải được so sánh với hệ sinh thái đối chứng không được bón phân đủ xa hệ sinh thái thử nghiệm mà lượng sắt bổ sung và tác dụng của nó sẽ không đạt được. 10. Nếu quy định "giới hạn và giao dịch" Hệ thống hoạt động như dự kiến, nó có thể nhanh chóng ngăn chặn sự gia tăng liên tục, giữ lượng khí thải ở mức phổ biến khi luật có hiệu lực.Nó cũng có thể được những người gây ô nhiễm chấp nhận hơn là lệnh cấm hoàn toàn hoặc quy định về phát thải. Và nó có thể khuyến khích một số công ty đầu tư nhiều hơn vào công nghệ sạch hơn, vì làm như vậy có thể mang lại cho họ tín dụng để bán, hoặc ít nhất là giúp họ không phải mua tín dụng. Những hạn chế có thể bao gồm khả năng chính phủ sẽ phải thiết lập một hệ thống để quản lý và thực thi luật pháp. Chúng cũng bao gồm thực tế là không dễ để thông qua một đạo luật như vậy (chẳng hạn như Hoa Kỳ đã không thành công trong việc làm như vậy). Những người gây ô nhiễm lớn nhất có thể miễn cưỡng tăng chi phí kinh doanh bằng cách trả tiền tín dụng và do đó có thể sẽ vận động hành lang chống lại luật như vậy. Từ một quan điểm khác, các nhà bảo vệ môi trường có thể lập luận rằng hệ thống giới hạn và thương mại là một phản ứng không thỏa đáng đối với sự nóng lên toàn cầu - rằng chúng ta không chỉ phải ngừng tăng lượng khí thải mà còn phải giảm chúng một cách

đáng kể. Họ cũng có thể lập luận rằng có mối nguy hiểm về mặt đạo đức khi cho phép bất kỳ ai "trả tiền để gây ô nhiễm"; - rằng nó có thể hợp pháp hóa tình trạng ô nhiễm. 11. Không một cơn bão nào - hay thậm chí nhiều cơn bão - có thể được cho là nguyên nhân gây ra hiện tượng nóng lên toàn cầu. Hãy nhớ sự khác biệt giữa thời tiết và khí hậu, được mô tả trong Chương 54: "Thời tiết là trạng thái ngắn hạn của các điều kiện khí quyển tại một địa điểm và thời gian cụ thể, trong khi khí hậu đề cập đến các điều kiện khí quyển trung bình và mức độ biến đổi của chúng, tại một thời điểm nhất định. địa điểm cụ thể trong thời gian dài hơn. Nói cách khác, khí hậu chính là điều bạn mong đợi; thời tiết là những gì bạn nhận được." Nhưng việc quan sát các cơn bão đã xảy ra trong nhiều thế kỷ cũng không cho thấy khí hậu không thay đổi. Để giải quyết câu hỏi này, chúng tôi sẽ phải tổng hợp dữ liệu về nhiệt độ và bão trong thời gian dài. Đầu tiên, chúng ta phải chứng minh rằng nhiệt độ trung bình của nước biển đang tăng lên theo thời gian - điều này đã được thực hiện. Thứ hai, chúng ta sẽ phải chứng minh rằng nước ấm hơn có tương quan với nhiều cơn bão mạnh hơn hoặc nhiều hơn - rằng có nhiều cơn bão mạnh hơn và mạnh hơn trong nhiều năm hoặc trong thời gian dài hơn khi nước ấm hơn so với thời kỳ mát hơn. Mối tương quan như vậy sẽ cung cấp bằng chứng cho thấy sự nóng lên của đại dương đang làm tăng tần suất và cường độ bão. Khó khăn hơn để chứng minh rằng sự nóng lên của nước biển là do nồng độ khí nhà kính trong khí quyển ngày càng tăng, nhưng hầu hết các nhà khoa học đều tin rằng bằng chứng ủng hộ tuyên bố đó. CHƯƠNG 59 1. b 2. e 3. e 4. a 5. d 6. c 7. b 8. Các nhà sinh học bảo tồn và những người muốn bảo tồn đa dạng sinh học thường làm việc với nguồn lực hạn chế, vì vậy họ thường phải đối mặt với những lựa chọn khó khăn. Họ có thể chọn tập trung nỗ lực vào các điểm nóng đa dạng sinh học và các trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra, nhưng trong những khu vực đó, họ sẽ phải đối mặt với nhiều lựa chọn khác. Khi thảo luận về các nguyên tắc địa lý sinh học đảo, chúng tôi đã mô tả mối quan hệ giữa loài và diện tích: các đảo lớn có thể hỗ trợ số lượng loài cân bằng lớn hơn các đảo nhỏ.Điều này cũng đúng với "các đảo sinh cảnh." Các khu vực được bảo vệ thường đóng vai trò như các đảo sinh cảnh, vì nhiều khu vực được bao quanh bởi môi trường sống đã bị các hoạt động của con người làm cho không phù hợp với nhiều loài. Chúng ta cũng phải xem xét các tác động bên lề, hãy nhớ rằng không phải tất cả khu vực chúng ta bảo vệ sẽ thực sự vẫn là môi trường sống thích hợp cho các cộng đồng và các loài quan tâm. Vì vậy, nếu chúng ta mong muốn bảo tồn các cộng đồng tự nhiên với sự đa dạng đầy đủ của chúng thì diện tích được bảo tồn càng lớn thì càng tốt. Tuy nhiên, nếu mối quan tâm của chúng ta tập trung vào một hoặc một vài loài có nguy cơ tuyệt chủng, chúng ta có thể mong muốn bảo tồn một số khu vực sinh cảnh riêng biệt; bằng cách đó, nếu một sự xáo trộn hoặc dịch bệnh quét sạch quần thể ở một khu vực thì toàn bộ loài sẽ không bị tuyệt chủng. Tuy nhiên, khu vực hoặc các khu vực chúng tôi chọn phải đủ rộng để loài duy trì quần thể khả thi nhằm tránh mất đi sự đa dạng di truyền. Chúng ta có thể ưu tiên những khu vực có thể duy trì hành lang để cho phép các cá thể phân tán khỏi khu vực hoặc các khu vực được bảo vệ và duy trì các quần thể khác. Nhưng hiếm khi một khu bảo tồn có thể được thiết kế chỉ dựa trên những tiêu chí này; các kế hoạch cũng phụ thuộc vào sự sẵn lòng của chủ đất, chính phủ và người dân trong khu vực để hỗ trợ việc bảo tồn khu vực. 9. Một số người có thể lập luận rằng nếu đàn cừu chỉ tạo thành một quần thể duy nhất nhưng có những quần thể báo sư tử khác, thì báo sư tử nên được đưa ra khỏi phạm vi sinh sống của cừu. Tuy nhiên, nếu báo sư tử là loài săn mồi chủ chốt trong khu vực, việc loại bỏ nó có thể gây ra những hậu quả tiêu cực không lường trước được đối với các loài khác trong cộng đồng - hãy nhớ lại ví dụ về những con sói ở Công viên Quốc gia Yellowstone, được mô tả trong Chương 57. Nếu cả cừu và động vật đều không puma là một loài được du nhập - nghĩa là, nếu kẻ săn mồi và con mồi đã sống sót cùng nhau trong một thời gian dài trước khi bị đe dọa - thì có lẽ đáng để xem điều gì đã thay đổi. Có phải đàn cừu đã bị mất môi trường sống hoặc tài nguyên, khiến quần thể của chúng bây giờ quá nhỏ để có thể chịu đựng được tốc độ săn mồi như trước đây? Những quan sát đó có thể gợi ý một giải pháp thay thế cho việc đàn áp quần thể báo sư tử: Liệu môi trường sống trước đây của cừu có thể được khôi phục để hỗ trợ số lượng cừu lớn hơn hay không, hoặc biện pháp cuối cùng là liệu cừu có thể được nhân giống trong điều kiện nuôi nhốt và sau đó được đưa vào một đàn báo sư tử mới? khu vực tự do? 10. Ở một mức độ nào đó, các tổ chức quốc tế đã có sẵn một hệ thống phân loại. Ví dụ, Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN) phân chia các loài có nguy cơ tuyệt chủng sắp xảy ra ở tất cả hoặc hầu hếtdiện tích bảo tồn càng lớn thì càng tốt. Tuy nhiên, nếu mối quan tâm của chúng ta tập trung vào một hoặc một vài loài có nguy cơ tuyệt chủng, chúng ta có thể mong muốn bảo tồn một số khu vực sinh cảnh riêng biệt; bằng cách đó, nếu một sự xáo trộn hoặc dịch bệnh quét sạch quần thể ở một khu vực thì toàn bộ loài sẽ không bị tuyệt chủng. Tuy nhiên, khu vực hoặc các khu vực

chúng tôi chọn phải đủ rộng để loài duy trì quần thể khả thi nhằm tránh mất đi sự đa dạng di truyền. Chúng ta có thể ưu tiên những khu vực có thể duy trì hành lang để cho phép các cá thể phân tán khỏi khu vực hoặc các khu vực được bảo vệ và duy trì các quần thể khác. Nhưng hiếm khi một khu bảo tồn có thể được thiết kế chỉ dựa trên những tiêu chí này; các kế hoạch cũng phụ thuộc vào sự sẵn lòng của chủ đất, chính phủ và người dân trong khu vực để hỗ trợ việc bảo tồn khu vực. 9. Một số người có thể lập luận rằng nếu đàn cừu chỉ tạo thành một quần thể duy nhất nhưng có những quần thể báo sư tử khác, thì báo sư tử nên được đưa ra khỏi phạm vi sinh sống của cừu. Tuy nhiên, nếu báo sư tử là loài săn mồi chủ chốt trong khu vực, việc loại bỏ nó có thể gây ra những hậu quả tiêu cực không lường trước được đối với các loài khác trong cộng đồng - hãy nhớ lại ví dụ về những con sói ở Công viên Quốc gia Yellowstone, được mô tả trong Chương 57. Nếu cả cừu và động vật đều không puma là một loài được du nhập - nghĩa là, nếu kẻ săn mồi và con mồi đã sống sót cùng nhau trong một thời gian dài trước khi bị đe dọa - thì có lẽ đáng để xem điều gì đã thay đổi. Có phải đàn cừu đã bị mất môi trường sống hoặc tài nguyên, khiến quần thể của chúng bây giờ quá nhỏ để có thể chịu đựng được tốc độ săn mồi như trước đây? Những quan sát đó có thể gợi ý một giải pháp thay thế cho việc đàn áp quần thể báo sư tử: Liệu môi trường sống trước đây của cừu có thể được khôi phục để hỗ trợ số lượng cừu lớn hơn hay không, hoặc biện pháp cuối cùng là liệu cừu có thể được nhân giống trong điều kiện nuôi nhốt và sau đó được đưa vào một đàn báo sư tử mới? khu vực tự do? 10. Ở một mức độ nào đó, các tổ chức quốc tế đã có sẵn một hệ thống phân loại. Ví dụ, Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN) phân chia các loài có nguy cơ tuyệt chủng sắp xảy ra ở tất cả hoặc hầu hếtdiện tích bảo tồn càng lớn thì càng tốt. Tuy nhiên, nếu mối quan tâm của chúng ta tập trung vào một hoặc một vài loài có nguy cơ tuyệt chủng, chúng ta có thể mong muốn bảo tồn một số khu vực sinh cảnh riêng biệt; bằng cách đó, nếu một sự xáo trộn hoặc dịch bệnh quét sạch quần thể ở một khu vực thì toàn bộ loài sẽ không bị tuyệt chủng. Tuy nhiên, khu vực hoặc các khu vực chúng tôi chọn phải đủ rộng để loài duy trì quần thể khả thi nhằm tránh mất đi sự đa dạng di truyền. Chúng ta có thể ưu tiên những khu vực có thể duy trì hành lang để cho phép các cá thể phân tán khỏi khu vực hoặc các khu vực được bảo vệ và duy trì các quần thể khác. Nhưng hiếm khi một khu bảo tồn có thể được thiết kế chỉ dựa trên những tiêu chí này; các kế hoạch cũng phụ thuộc vào sự sẵn lòng của chủ đất, chính phủ và người dân trong khu vực để hỗ trợ việc bảo tồn khu vực. 9. Một số người có thể lập luận rằng nếu đàn cừu chỉ tạo thành một quần thể duy nhất nhưng có những quần thể báo sư tử khác, thì báo sư tử nên được đưa ra khỏi phạm vi sinh sống của cừu. Tuy nhiên, nếu báo sư tử là loài săn mồi chủ chốt trong khu vực, việc loại bỏ nó có thể gây ra những hậu quả tiêu cực không lường trước được đối với các loài khác trong cộng đồng - hãy nhớ lại ví dụ về những con sói ở Công viên Quốc gia Yellowstone, được mô tả trong Chương 57. Nếu cả cừu và động vật đều không puma là một loài được du nhập - nghĩa là, nếu kẻ săn mồi và con mồi đã sống sót cùng nhau trong một thời gian dài trước khi bị đe dọa - thì có lẽ đáng để xem điều gì đã thay đổi. Có phải đàn cừu đã bị mất môi trường sống hoặc tài nguyên, khiến quần thể của chúng bây giờ quá nhỏ để có thể chịu đựng được tốc độ săn mồi như trước đây? Những quan sát đó có thể gợi ý một giải pháp thay thế cho việc đàn áp quần thể báo sư tử: Liệu môi trường sống trước đây của cừu có thể được khôi phục để hỗ trợ số lượng cừu lớn hơn hay không, hoặc biện pháp cuối cùng là liệu cừu có thể được nhân giống trong điều kiện nuôi nhốt và sau đó được đưa vào một đàn báo sư tử mới? khu vực tự do? 10. Ở một mức độ nào đó, các tổ chức quốc tế đã có sẵn một hệ thống phân loại. Ví dụ, Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN) phân chia các loài có nguy cơ tuyệt chủng sắp xảy ra ở tất cả hoặc hầu hếtMột số người có thể lập luận rằng nếu đàn cừu chỉ tạo thành một quần thể duy nhất nhưng có những quần thể báo sư tử khác, thì báo sư tử nên được đưa ra khỏi phạm vi sinh sống của cừu. Tuy nhiên, nếu báo sư tử là loài săn mồi chủ chốt trong khu vực, việc loại bỏ nó có thể gây ra những hậu quả tiêu cực không lường trước được đối với các loài khác trong cộng đồng - hãy nhớ lại ví dụ về những con sói ở Công viên Quốc gia Yellowstone, được mô tả trong Chương 57. Nếu cả cừu và động vật đều không puma là một loài được du nhập - nghĩa là, nếu kẻ săn mồi và con mồi đã sống sót cùng nhau trong một thời gian dài trước khi bị đe dọa - thì có lẽ đáng để xem điều gì đã thay đổi. Có phải đàn cừu đã bị mất môi trường sống hoặc tài nguyên, khiến quần thể của chúng bây giờ quá nhỏ để có thể chịu đựng được tốc độ săn mồi như trước đây? Những quan sát đó có thể gợi ý một giải pháp thay thế cho việc đàn áp quần thể báo sư tử: Liệu môi trường sống trước đây của cừu có thể được khôi phục để hỗ trợ số lượng cừu lớn hơn hay không, hoặc biện pháp cuối cùng là liệu cừu có thể được nhân giống trong điều kiện nuôi nhốt và sau đó được đưa vào một đàn báo sư tử mới? khu vực tự do? 10. Ở một mức độ nào đó, các tổ chức quốc tế đã có

sẵn một hệ thống phân loại. Ví dụ, Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN) phân chia các loài có nguy cơ tuyệt chủng sắp xảy ra ở tất cả hoặc hầu hếtMột số người có thể lập luận rằng nếu đàn cừu chỉ tạo thành một quần thể duy nhất nhưng có những quần thể báo sư tử khác, thì báo sư tử nên được đưa ra khỏi phạm vi sinh sống của cừu. Tuy nhiên, nếu báo sư tử là loài săn mồi chủ chốt trong khu vực, việc loại bỏ nó có thể gây ra những hậu quả tiêu cực không lường trước được đối với các loài khác trong cộng đồng - hãy nhớ lại ví dụ về những con sói ở Công viên Quốc gia Yellowstone, được mô tả trong Chương 57. Nếu cả cừu và động vật đều không puma là một loài được du nhập - nghĩa là, nếu kẻ săn mồi và con mồi đã sống sót cùng nhau trong một thời gian dài trước khi bị đe dọa - thì có lẽ đáng để xem điều gì đã thay đổi. Có phải đàn cừu đã bị mất môi trường sống hoặc tài nguyên, khiến quần thể của chúng bây giờ quá nhỏ để có thể chịu đựng được tốc độ săn mồi như trước đây? Những quan sát đó có thể gợi ý một giải pháp thay thế cho việc đàn áp quần thể báo sư tử: Liệu môi trường sống trước đây của cừu có thể được khôi phục để hỗ trợ số lượng cừu lớn hơn hay không, hoặc biện pháp cuối cùng là liệu cừu có thể được nhân giống trong điều kiện nuôi nhốt và sau đó được đưa vào một đàn báo sư tử mới? khu vực tự do? 10. Ở một mức độ nào đó, các tổ chức quốc tế đã có sẵn một hệ thống phân loại. Ví dụ, Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN) phân chia các loài có nguy cơ tuyệt chủng sắp xảy ra ở tất cả hoặc hầu hết

Câu trả lời cho các câu hỏi ôn tập chương A-17 nằm trong phạm vi "có nguy cơ tuyệt chủng" hoặc "cực kỳ nguy cấp", phân biệt chúng với những loài ít có khả năng tuyệt chủng trong tương lai gần (và do đó được phân loại là "dễ bị tổn thương"). Ở một mức độ nào đó, hệ thống phân loại này có thể giúp ưu tiên các nỗ lực cứu hộ. Tuy nhiên, một vấn đề khi áp dụng hệ thống phân loại của Thế chiến thứ nhất để bảo tồn loài là khoa học y tế thành công hơn nhiều trong việc dự đoán khả năng chắc chắn về cái chết so với khoa học sinh thái trong việc dự đoán khả năng chắc chắn tuyệt chủng. Xét cho cùng, khoa học y tế chỉ tập trung vào một loài, loài này đã trở thành chủ đề được xem xét kỹ lưỡng ngay từ những ngày đầu nghiên cứu khoa học. Cái giá của việc sai lầm trong việc xác định sự chắc chắn cho sự tuyệt chủng là sự mất mát của toàn bộ loài - một sự kết hợp độc nhất của các gen mà ít nhất là với công nghệ hiện tại không bao giờ có thể được tái tạo lại. 11. Ý kiến về mức độ mà các lập luận đạo đức và luân lý nên tham gia vào các cuộc thảo luận về bảo vệ đa dạng sinh học rất khác nhau. Câu trả lời của bạn có thể xem xét đến nhiều yếu tố văn hóa, lịch sử và kinh tế cũng như những cân nhắc mà kiến thức khoa học hiện đại đưa ra.

Trang này còn cố tình để trống

this page left intentionall

Bảng thuật ngữ A Đường chân trời Xem lớp đất mặt. phi sinh học (a' tạm biệt ah) [Gk. a: not + bios : life] Không sống. (Tương phản với sinh học.) abomasum Dạ dày thực sự của động vật nhai lại. phá thai Bất kỳ sự chấm dứt thai kỳ nào, dù do chủ ý hay tự nhiên (trong trường hợp đó được gọi là sẩy thai tự nhiên), xảy ra sau khi trứng đã thụ tinh được cấy thành công vào tử cung. axit abscisic (ABA) (ab thở dài' ik) Một chất tăng trưởng thực vật có tác dụng ức chế tăng trưởng. Làm cho khí khổng đóng lại; tham gia vào phản ứng của thực vật đối với stress muối và hạn hán. sự bỏ đi (ab sizh' un) [L. abscissio : đứt ra] Quá trình lá, cánh hoa và quả tách ra khỏi cây. (1) Ánh sáng: lưu giữ hoàn toàn, không phản xạ hoặc truyền qua. (2) Nước hoặc các phân tử khác: thẩm thấu (thấm qua lỗ chân lông hoặc khuếch tán). phổ hấp thụ Đồ thị hấp thụ ánh sáng theo bước sóng ánh sáng; cho thấy lượng ánh sáng được hấp thụ ở mỗi bước sóng. dị dưỡng hấp thụ Các sinh vật (chủ yếu là nấm) kiếm ăn bằng dị dưỡng hấp thụ, tức là bằng cách tiết các enzyme tiêu hóa vào môi trường để phá vỡ các phân tử thức ăn lớn, sau đó hấp thụ các sản phẩm phân hủy. trạng thái hấp thu Trạng thái trong đó thức ăn ở trong ruột và các chất dinh dưỡng được hấp thu. (Tương phản với trạng thái sau hấp thụ.) vùng vực sâu (uh biss' ul) [Gk. abyssos : không đáy] Phần sâu nhất của đại dương. sắc tố phụ Các sắc tố hấp thụ ánh sáng và truyền năng lượng cho diệp lục để quang hợp. cơ quan sinh dục phụ Cấu trúc giải phẫu cho phép chuyển tinh trùng từ nam sang nữ để thụ tinh bên trong, (ngược lại với cơ quan sinh dục sơ cấp.). Thích nghi, thích nghi với khí hậu Sự thích nghi đề cập đến việc tăng khả năng chịu đựng các điều kiện khắc nghiệt của môi trường (ví dụ: cực lạnh) sau khi tiếp xúc trước với chúng. Sự thích nghi với khí hậu đề cập đến những điều chỉnh nội tại theo mùa trong "điểm đặt" hoạt động sinh lý của động vật (ví dụ: tốc độ trao đổi chất). acetyl coenzym A (acetyl CoA) Một hợp chất phản ứng với oxaloacetate để tạo ra citrate khi bắt đầu chu trình axit citric; một chất trung gian trao đổi chất quan trọng trong việc hình thành nhiều hợp chất. acetylcholine (ACh) Một chất dẫn truyền thần kinh mang thông tin qua các điểm nối thần kinh cơ của động vật có xương sống và một số khớp thần kinh khác. Sau đó nó bị phân hủy bởi enzyme acetylcholinesterase (AChE). axit [L acidus : sắc, chua] Một chất có thể giải phóng proton trong dung dịch. (Tương phản với bazơ.) Giả thuyết tăng trưởng axit Giả thuyết cho rằng auxin làm tăng khả năng bơm proton, do đó làm giảm độ pH của thành tế bào và kích hoạt các enzyme làm lỏng polysacarit. Đề xuất giải thích sự mở rộng tế bào do auxin gây ra ở thực vật. kết tủa axit Lượng mưa có độ pH thấp hơn bình thường do các phân tử tiền chất tạo axit được đưa vào khí quyển bởi các hoạt động của con người. có tính axit Có độ pH dưới 7,0 (tức là nồng độ ion hydro lớn hơn mol ICE7). (Tương phản với cơ bản.) acoelomate Một loài động vật không có coelom. acrosome (a ' krow soam) [Gk. akros : cao nhất + soma : cơ thể] Cấu trúc ở đầu phía trước của tinh trùng động vật, là phần đầu tiên hợp nhất với màng trứng và đi vào tế bào trứng. ACTH Xem corticotropin. Actin [Gk. aktis : ray] Một loại protein tạo nên các vi sợi tế bào trong tế bào nhân chuẩn và là một trong hai loại protein có khả năng co bóp trong cơ. Xem thêm myosin. Điện thế hoạt động Được tạo ra bởi các tế bào thần kinh, đây là những tín hiệu điện truyền thông tin qua các sóng khử cực hoặc siêu phân cực của màng tế bào. phổ hoạt động Biểu đồ của một quá trình sinh học so với bước sóng ánh sáng; cho biết bước sóng nào tham gia vào quá trình này. năng lượng kích hoạt (Ea) Hàng rào năng lượng ngăn chặn xu hướng xảy ra phản ứng hóa học. yếu tố kích hoạt Yếu tố phiên mã kích thích phiên mã khi nó liên kết với yếu tố khởi động của gen. (Ngược lại với chất ức chế.) Vị trí hoạt động Vùng trên bề mặt của enzyme hoặc ribozyme nơi cơ chất liên kết và nơi xảy ra xúc tác. vận chuyển tích cực Sự vận chuyển phụ thuộc năng lượng của một chất qua màng sinh học ngược với gradient nồng độ - nghĩa là từ vùng có nồng độ thấp (của chất đó) đến vùng có nồng độ cao. (Xem thêm vận chuyển tích cực sơ cấp, vận chuyển tích cực thứ cấp; tương phản với khuếch tán thuận lợi, vận chuyển thụ động.) thích ứng (a dap tay' shun) (1) Trong sinh học tiến hóa, một cấu trúc, quá trình sinh lý hoặc hành vi cụ thể tạo nên một sinh vật có khả năng tồn tại và sinh sản tốt hơn. Ngoài ra, quá trình tiến hóa dẫn đến sự phát triển hoặc tồn tại của một đặc điểm như vậy. (2) Trong sinh lý thần kinh cảm giác, tế bào cảm giác bị mất nhạy cảm do bị kích thích nhiều lần. phòng vệ thích ứng Một trong hai loại phòng vệ chung chống lại mầm bệnh. Liên quan đến các protein kháng thể và các protein khác nhận biết, liên kết và hỗ trợ tiêu diệt các loại virus và vi khuẩn cụ thể. Chỉ có ở động vật có xương sống. (Tương phản với khả năng phòng vệ bẩm sinh.) Bức xạ thích ứng Một loạt các sự kiện tiến hóa dẫn đến một loạt (bức xạ) các loài có liên quan sống trong nhiều môi trường khác nhau, khác nhau về đặc điểm mà mỗi loài sử dụng để khai thác các môi trường đó. Tăng trưởng cộng gộp Tăng trưởng quần thể trong đó một số lượng không đổi các cá thể được thêm vào quần thể trong những khoảng thời gian liên tiếp. (Ngược lại với sự tăng trưởng theo cấp số nhân.) adenine (A) (a' den een) Một bazơ chứa nitơ

được tìm thấy trong axit nucleic, ATP, NAD và các hợp chất khác. adenosine triphosphate Xem ATP. tuyến thượng thận (a dree' nal) [L. quảng cáo: hướng tới + renes : thận] Một tuyến nội tiết nằm gần thận của động vật có xương sống, bao gồm hai phần, vỏ thượng thận và tủy thượng thận. adrenaline Xem epinephrine. thụ thể adrenergic Protein thụ thể liên kết với protein G liên kết với hormone epinephrine và norepinephrine,kích hoạt các phản ứng cụ thể trong các tế bào mục tiêu. hormone vỏ thượng thận (ACTH) Xem corticotropin. hấp phụ Sự liên kết của chất khí hoặc chất tan với bề mặt chất rắn.

G-2 Thuật ngữ gốc rễ bất định (ad ven ti' shus) [L. phiêu lưu : đến từ bên ngoài] Rễ có nguồn gốc từ thân ở mặt đất hoặc bên dưới; điển hình của hệ thống rễ dạng sợi của cây một lá mầm. khí khí Ở thực vật, mô nhu mô chứa các khoảng không khí. hiếu khí (không khí oh' bic) [Gk. aer: không khí + bios: sự sống] Khi có oxy; cần hoặc sử dụng oxy (như trong quá trình trao đổi chất hiếu khí). (Ngược lại với kỵ khí.) hướng tâm (af ur unt) [L. ad: hướng tới +ferre : mang] Mang tới, như trong các tế bào thần kinh mang các xung động đến hệ thần kinh trung ương (tế bào thần kinh hướng tâm), hoặc một mạch máu mang máu đến một cấu trúc. (Tương phản với tràn đầy.) Cấu trúc tuổi Sự phân bố của các cá thể trong một quần thể ở tất cả các nhóm tuổi. chất chủ vận Một chất hóa học (ví dụ, chất dẫn truyền thần kinh) tạo ra một phản ứng cụ thể trong tế bào hoặc mô. (Tương phản với chất đối kháng.) túi khí Cấu trúc trong hệ hô hấp của chim nhận không khí hít vào; chúng giữ cho không khí trong lành chảy một chiều qua phổi, nhưng bản thân chúng không phải là bề mặt trao đổi khí. lên men rượu Xem quá trình lên men. aldosterone (al dohs' ter own) Một loại hormone steroid được sản xuất ở vỏ thượng thận của động vật có vú. Thúc đẩy bài tiết kali và tái hấp thu natri ở thận. lớp aleurone Ở một số hạt, một mô nằm bên dưới vỏ hạt và bao quanh nội nhũ. Tiết ra các enzyme tiêu hóa để phá vỡ các đại phân tử được lưu trữ trong nội nhũ. màng allantois Trong quá trình phát triển của động vật, sự phát triển tự nhiên của nội bì ngoài phôi cộng với trung bì liền kề tạo thành allantois, một cấu trúc giống như túi lưu trữ các chất thải trao đổi chất do phôi tạo ra. allantois (aT lun toh là) [Gk. allant : xúc xích] Một màng ngoài phôi bao quanh một túi hình xúc xích để lưu trữ chất thải nitơ của phôi. alen (một leeT) [Gk. bí danh: khác] Dạng thay thế của một đặc tính di truyền được tìm thấy tại một locus nhất định trên nhiễm sắc thể. tần số alen Tỷ lệ tương đối của một alen cụ thể trong một quần thể cụ thể. phản ứng dị ứng [Ger. dị ứng: đã thay đổi] Một phản ứng thái quá của hệ thống miễn dịch với lượng kháng nguyên không ảnh hưởng đến hầu hết mọi người; thường liên quan đến kháng thể IgE. sự biệt hóa dị nơi (al' lo pat' rick) [Gk. bí danh: khác + patria: quê hương] Sự hình thành hai loài từ một khi sự cách ly sinh sản xảy ra do sự xen kẽ (hoặc vượt qua) một rào cản địa lý vật lý như một con sông. Còn được gọi là đặc điểm địa lý. (Ngược lại với sự hình thành loài đối xứng.) allopolyploidy Việc sở hữu nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể có nguồn gốc từ nhiều hơn một loài. quy định allosteric (al lo chỉ đạo' ik) [Gk. bí danh: khác + âm thanh nổi: cấu trúc] Điều chỉnh hoạt động của protein (thường là enzyme) bằng cách liên kết một phân tử tác động với một vị trí khác ngoài vị trí hoạt động. chuỗi xoắn (alpha) Một loại cấu trúc protein thứ cấp phổ biến; một đường xoắn ốc thuận tay phải.xen kẽ các thế hệ Sự kế tiếp của các giai đoạn đơn bội và lưỡng bội đa bào ở một số sinh vật sinh sản hữu tính, đặc biệt là thực vật. ghép nối thay thế Một quá trình tạo ra các mRNA trưởng thành khác nhau từ một gen duy nhất bằng cách ghép các bộ exon khác nhau lại với nhau trong quá trình xử lý RNA. vị tha Liên quan đến hành vi mang lại lợi ích cho các cá nhân khác với chi phí cho cá nhân thực hiện nó. phế nang (al ve' o lus) (số nhiều: phế nang) [L. phế nang: khoang] Một khoang nhỏ, giống như cái túi, đặc biệt là các túi mù của phổi. chủ nghĩa amensalism (một chủ nghĩa sulism của nam giới) Sự tương tác trong đó một con vật bị tổn hại và con vật kia không bị ảnh hưởng. (Ngược lại với chủ nghĩa hội sinh, chủ nghĩa tương sinh.) amin Một hợp chất hữu cơ chứa một nhóm amino (NH2). hormone amin Các phân tử hormone nhỏ được tổng hợp từ các axit amin đơn lẻ (ví dụ: thyroxine và epinephrine). Axit amin Là hợp chất hữu cơ chứa cả nhóm NH2 và COOH. Protein là polyme của axit amin. thay thế axit amin Sự thay đổi trình tự nucleotide dẫn đến axit amin này bị thay thế bằng axit amin khác. amoniac NH3, chất thải chứa nitơ phổ biến nhất. ammonotelic (am rên' o teel' ic) [Gk. telos: end] Liên quan đến một sinh vật trong đó sản phẩm cuối cùng của quá trình phân hủy các hợp chất chứa nitơ (chủ yếu là protein) là amoniac. (Tương phản với ureotelic, uricotelic.) amnion (am' nee on) Túi chứa đầy chất lỏng trong đó phôi của loài bò sát (bao gồm cả chim) và động vật có vú phát triển. trứng ối Một quả trứng có vỏ bao quanh bốn màng ngoài phôi và lòng đỏ nuôi dưỡng phôi. Sự thích nghi tiến hóa này cho phép động vật có vú và bò sát sống và sinh sản trong môi trường khô hơn hầu hết các loài lưỡng cư. amphipathic (am' fi path'

ic) [Gk. amphi: cả hai + pathos: cảm xúc] Của một phân tử, có cả vùng ưa nước và vùng kỵ nước. biên độ Độ lớn của sự thay đổi trong quá trình của một chu kỳ đều đặn. amygdala Một thành phần của hệ viền liên quan đến nỗi sợ hãi và ký ức về những trải nghiệm sợ hãi. amylase (am' ill ase) Một loại enzyme xúc tác quá trình thủy phân tinh bột, thường thành maltose hoặc glucose. phản ứng đồng hóa (an uh bah' lik) [Gk. ana: hướng lên + ballein: ném] Một phản ứng tổng hợp trong đó các phân tử đơn giản liên kết với nhau để tạo thành những phân tử phức tạp hơn; đòi hỏi năng lượng đầu vào và thu giữ nó trong các liên kết hóa học được hình thành. (Tương phản với phản ứng dị hóa.) kỵ khí (một hàng ur' bic) [Gk. an: not + aer: air + bios: life] Xảy ra mà không sử dụng oxy phân tử, 02. (Ngược lại với hiếu khí.) phản vệ (an' một pha) [Gk. ana: trở lên] Giai đoạn phân chia nhân tế bào, tại đó xảy ra sự phân tách đầu tiên của các nhiễm sắc thể chị em (hoặc, trong lần phân chia vi phân đầu tiên, của các cặp tương đồng). đặc điểm tổ tiên Đặc điểm ban đầu hiện diện ở tổ tiên của một nhóm nhất định; có thể được giữ lại hoặc thay đổi ở con cháu của tổ tiên đó. androgen (an' dro jen) Bất kỳ loại steroid sinh dục nam nào (đáng chú ý nhất là testosterone).aneuploidy (an' you ploy dee) Một tình trạng trong đó một hoặc nhiều nhiễm sắc thể hoặc các đoạn nhiễm sắc thể bị thiếu hoặc xuất hiện quá mức. thực vật hạt kín Thực vật có hoa; một trong hai nhóm thực vật có hạt sống chính. (Xem thêm thực vật hạt trần.) angiotensin (an' jee oh ten' sin) Một loại hormone peptide làm tăng huyết áp bằng cách làm cho các mạch ngoại biên co lại. Cũng duy trì quá trình lọc cầu thận bằng cách co mạch đi và kích thích cơn khát và giải phóng aldosterone. hồi góc Một phần của bộ não con người được cho là cần thiết cho việc tích hợp ngôn ngữ nói và viết. bán cầu động vật Phần trên có hoạt động trao đổi chất của một số trứng, hợp tử và phôi động vật; không chứa lòng đỏ dinh dưỡng đậm đặc. (Tương phản với bán cầu thực vật.) anion (an' mắt) [Gk. ana: hướng lên trên] Một ion tích điện âm. (Ngược lại với cation.) hàng năm Một cây có vòng đời hoàn thành trong một mùa sinh trưởng. (Ngược lại với hai năm một lần, lâu năm.) chất đối kháng Một chất sinh hóa (ví dụ: một loại thuốc) ngăn chặn hoạt động bình thường của một chất sinh hóa khác. Tương tác đối kháng Sự tương tác giữa hai loài trong đó một loài có lợi và loài kia có hại. Bao gồm động vật ăn thịt, động vật ăn cỏ và ký sinh. hệ thống ăng-ten Xem tổ hợp thu ánh sáng. trước Hướng tới hoặc liên quan đến phần đầu hoặc phần đầu của trục cơ thể. (Tương phản với phần sau.) Tuyến yên trước Phần tuyến yên của động vật có xương sống bắt nguồn từ biểu mô ruột. Sản xuất hormone dinh dưỡng.) tuyến yên trước Phần của tuyến yên của động vật có xương sống có nguồn gốc từ biểu mô ruột. Sản xuất hormone dinh dưỡng.) tuyến yên trước Phần của tuyến yên của động vật có xương sống có nguồn gốc từ biểu mô ruột. Sản xuất hormone dinh dưỡng.

Bảng thuật ngữ G-3 bao phấn (an' thur) [Gk. anthos : hoa] Phần mang phấn hoa của nhị hoa. antheridium (an' thur id' ee um) [Gk. antheros : nở hoa] Cấu trúc đa bào tạo ra tinh trùng ở thực vật đất không có mạch và dương xỉ. kháng thể Một trong vô số protein được hệ thống miễn dịch tạo ra, liên kết đặc biệt với một chất lạ trong máu hoặc các dịch mô khác và bắt đầu loại bỏ nó khỏi cơ thể. anticodon Ba nucleotide trong RNA vận chuyển kết hợp với một bộ ba bổ sung (một codon) trong RNA thông tin. hormone chống bài niệu (ADH) Xem kháng nguyên vasopressin (an' ti jun) Bất kỳ chất nào kích thích sản xuất kháng thể hoặc các kháng thể trong cơ thể của động vật có xương sống. tế bào trình diện kháng nguyên Trong miễn dịch tế bào, một tế bào ăn và tiêu hóa một kháng nguyên, sau đó đưa các mảnh kháng nguyên đó ra bên ngoài tế bào, liên kết với các protein trong màng sinh chất của tế bào. quyết định kháng nguyên Vùng cụ thể của kháng nguyên được nhận biết và liên kết bởi một kháng thể cụ thể. Còn được gọi là epitope. phản song song Liên quan đến sự định hướng phân tử trong đó một phân tử hoặc các bộ phận của phân tử có hướng đối lập nhau. chất chống phản ứng Một protein vận chuyển qua màng di chuyển một chất theo hướng này và chất khác theo hướng ngược lại. (Ngược lại với Symporter, uniporter.) antisense RNA Một phân tử RNA chuỗi đơn bổ sung, và do đó nhắm mục tiêu chống lại, một mRNA quan tâm để ngăn chặn sự dịch mã của nó. hậu môn (a' nus) Một lỗ thông qua đó các chất thải rắn tiêu hóa được thải ra ngoài, nằm ở đầu sau của ruột hình ống. động mạch chủ (a hoặc' tah) [Gk. aorte: aorta] Thân chính của các động mạch dẫn đến tuần hoàn hệ thống (ngược lại với phổi). cơ thể động mạch chủ Một cảm biến hóa học trong động mạch chủ cảm nhận được sự giảm cung cấp máu hoặc giảm đáng kể áp suất riêng phần của oxy trong máu. van động mạch chủ Van một chiều giữa tâm thất trái của tim và động mạch chủ có tác dụng ngăn máu chảy ngược vào tâm thất khi nó giãn ra. đỉnh (a' pecks) Đỉnh hoặc điểm cao nhất của một cấu trúc, giống như một thân hoặc rễ đang phát triển. mất ngôn ngữ tình trạng thiếu hụt khả năng sử dụng hoặc hiểu từ ngữ. vùng aphotic Trong các vùng nước (hồ và đại dương), vùng dưới tầm với

của ánh sáng. Sự thống trị đỉnh ở thực vật, sự ức chế sự phát triển của chồi nách do chồi đỉnh. móc đỉnh Một hình thức được tạo ra bởi thân của nhiều cây con eudicot để bảo vệ đỉnh chồi mỏng manh trong khi thân cây mọc xuyên qua đất. mô phân sinh đỉnh Mô phân sinh ở đầu chồi hoặc rễ; chịu trách nhiệm cho sự tăng trưởng sơ cấp của cây. apomixis (ap oh mix' is) [Gk. apo : tránh xa + mixis : quan hệ tình dục] Sự sản xuất hạt giống vô tính. apoplast (ap' oh plast) Ở thực vật, mạng lưới liên tục của thành tế bào và không gian ngoại bào mà qua đó vật chất có thể đi qua mà không cần xuyên qua màng sinh chất. (Tương phản với Symlast.) apoptosis (ap uh toh' sis) Một loạt các sự kiện được lập trình về mặt di truyền dẫn đến chết tế bào. chủ nghĩa ngụy tạo Màu sắc cảnh báo; màu sắc tươi sáng hoặc hoa văn nổi bật của các loài độc hại hoặc độc tố có tác dụng cảnh báo những kẻ săn mồi. phụ lục Trong hệ thống tiêu hóa của con người, vết tích tương đương với manh tràng (phân mù), không có chức năng tiêu hóa. aquaporin Một protein vận chuyển trong màng tế bào thực vật và động vật mà nước đi qua trong quá trình thẩm thấu. thủy sinh (a kwa' tic) [L. aqua : nước] Liên quan đến hoặc sống trong nước. (Tương phản với biển, trên cạn.) nước (a' kwee us) Liên quan đến nước hoặc dung dịch nước. tầng chứa nước Một lượng lớn nước ngầm. Archegonium (ar' ke go' nee um) Cấu trúc đa bào tạo ra trứng ở thực vật không có mạch trên đất liền, dương xỉ và thực vật hạt trần. cung thủ (ark en' ter on) [Gk. Archos : đầu tiên + enteron : ruột] Đường tiêu hóa nguyên thủy sớm nhất của động vật. khu vực phát sinh chủng loài Cây phát sinh loài n trong đó tên của các đơn vị phân loại được thay thế bằng tên của những nơi mà các đơn vị phân loại đó sinh sống hoặc sinh sống. chạy đua vũ trang Một loạt các sự thích nghi có đi có lại giữa các loài liên quan đến tương tác đối kháng, trong đó sự thích nghi làm tăng khả năng thích ứng của một loài tiêu dùng gây áp lực chọn lọc lên các loài tài nguyên của nó để chống lại sự thích nghi của người tiêu dùng và ngược lại. tiểu động mạch Một mạch máu nhỏ phát sinh từ động mạch đưa máu vào giường mao mạch. Động mạch Một mạch máu cơ mang máu giàu oxy từ tim đến các bộ phận khác của cơ thể. (Ngược lại với tĩnh mạch.) Thụ tinh nhân tạo Một phương pháp điều trị vô sinh liên quan đến việc đưa tinh trùng nhân tạo vào đường sinh sản của người phụ nữ. chọn lọc nhân tạo Sự lựa chọn của các nhà nhân giống cây trồng và vật nuôi của con người đối với các cá thể có những đặc điểm mong muốn nhất định. ascus (ass' cus) (số nhiều: asci) [Gk. Askos : bàng quang] Ở nấm túi, bào tử hình chùy trong đó các bào tử (ascospores) được tạo ra bởi bệnh teo cơ. sinh sản vô tính Sinh sản không có giới tính. công nghệ hỗ trợ sinh sản (ART) Bất kỳ quy trình nào loại bỏ trứng không được thụ tinh khỏi buồng trứng, kết hợp chúng với tinh trùng bên ngoài cơ thể, sau đó đặt trứng đã thụ tinh hoặc hỗn hợp trứng-tinh trùng vào vị trí thích hợp trong đường sinh sản của phụ nữ để phát triển. vỏ não liên kết Trong não của động vật có xương sống, phần vỏ não liên quan đến xử lý thông tin bậc cao, được đặt tên như vậy vì nó tích hợp hoặc liên kết thông tin từ các phương thức cảm giác khác nhau và từ trí nhớ. học tập kết hợp Một hình thức học tập trong đó hai tác nhân kích thích không liên quan trở nên liên kết với cùng một phản ứng. asthenosphere (ass thenn' o hình cầu) [Gk. asthenes : yếu] Lớp nhớt, dễ uốn (có thể thay đổi) của lớp phủ Trái đất. Nó được bao phủ bởi các tấm thạch quyển rắn. tế bào hình sao [Gk. Astron : star] Một loại tế bào thần kinh đệm góp phần vào hàng rào máu não bằng cách bao quanh phần nhỏ nhất,mạch máu dễ thấm nhất trong não. xơ vữa động mạch (ath' er oh sklair oh' sis) [Gk. athero : cháo, cháo + skleros : cứng] Một căn bệnh về niêm mạc động mạch được đặc trưng bởi sự lắng đọng chất béo, giàu cholesterol trong thành động mạch. Khi các nguyên bào sợi xâm nhập vào các chất lắng đọng này và kết tủa canxi trong đó, bệnh sẽ trở thành xơ cứng động mạch hoặc "xơ cứng động mạch". nguyên tử [Gk. nguyên tử : không thể phân chia] Đơn vị nhỏ nhất của một nguyên tố hóa học. Gồm một hạt nhân và một hoặc nhiều electron. khối lượng nguyên tử Xem trọng lượng nguyên tử. số nguyên tử Số proton trong hạt nhân nguyên tử; cũng bằng số electron xung quanh nguyên tử trung hòa. Xác định tính chất hóa học của nguyên tử. trọng lượng nguyên tử Trung bình số khối lượng của một mẫu nguyên tử đại diện của một nguyên tố, với tất cả các đồng vị theo tỷ lệ thường xuất hiện của chúng. Còn được gọi là khối lượng nguyên tử. ATP (adenosine triphosphate) Một hợp chất lưu trữ năng lượng có chứa adenine, ribose và ba nhóm phốt phát. Khi được hình thành từ ADP, năng lượng hữu ích sẽ được tích trữ; khi nó bị phân hủy (thành ADP hoặc AMP), năng lượng được giải phóng để thúc đẩy các phản ứng nội sinh. ATP synthase Một protein màng tích hợp kết hợp việc vận chuyển proton với sự hình thành ATP. peptide bài niệu natri nhĩ Một hormone được giải phóng bởi các sợi cơ nhĩ của tim khi chúng bị kéo căng quá mức, làm giảm tái hấp thu natri ở thận và do đó làm giảm thể tích máu. nút nhĩ thất Một nút được biến đổi của cơ tim tổ chức các điện thế hoạt động kiểm soát sự co bóp của tâm thất. tâm nhĩ (a' cây ừm) [L. Atrium : sảnh trung tâm] Một căn phòng bên trong. Trong trái tim

củapeptide bài niệu natri nhĩ Một hormone được giải phóng bởi các sợi cơ nhĩ của tim khi chúng bị kéo căng quá mức, làm giảm tái hấp thu natri ở thận và do đó làm giảm thể tích máu. nút nhĩ thất Một nút được biến đổi của cơ tim tổ chức các điện thế hoạt động kiểm soát sự co bóp của tâm thất. tâm nhĩ (a' cây ừm) [L. Atrium : sảnh trung tâm] Một căn phòng bên trong. Trong trái tim củapeptide bài niệu natri nhĩ Một hormone được giải phóng bởi các sợi cơ nhĩ của tim khi chúng bị kéo căng quá mức, làm giảm tái hấp thu natri ở thận và do đó làm giảm thể tích máu. nút nhĩ thất Một nút được biến đổi của cơ tim tổ chức các điện thế hoạt động kiểm soát sự co bóp của tâm thất. tâm nhĩ (a' cây ừm) [L. Atrium : sảnh trung tâm] Một căn phòng bên trong. Trong trái tim của

G-4 Thuật ngữ Động vật có xương sống, (các) khoang có thành mỏng được máu đi vào tâm thất trên đường đến tâm thất. Ngoài ra, tai ngoài. hệ thống thính giác Một hệ thống cảm giác sử dụng cơ quan thụ cảm cơ học để chuyển đổi sóng áp suất thành điện thế thụ thể; bao gồm các cấu trúc thu thập sóng âm thanh, hướng chúng đến cơ quan cảm giác và khuếch đại tác động của chúng lên các cơ quan thụ cảm cơ học. tự xúc tác [Gk. autos : self + kata : phá vỡ] Một quá trình phản hồi tích cực trong đó một enzyme được kích hoạt tác động lên các phân tử không hoạt động khác của cùng một enzyme để kích hoạt chúng. autocrine Một tín hiệu hóa học liên kết và ảnh hưởng đến tế bào tạo ra nó. (Tương phản với paracrine.) các bệnh tự miễn Các bệnh (ví dụ, viêm khớp dạng thấp) do hệ thống miễn dịch không phân biệt được giữa bản thân và vô bản thân, khiến nó tấn công các mô trong cơ thể của chính sinh vật. tự miễn dịch Một phản ứng miễn dịch của một sinh vật đối với các phân tử hoặc tế bào của chính nó. hệ thần kinh tự trị (ANS) Phần của hệ thần kinh ngoại biên kiểm soát các chức năng không tự nguyện như chức năng của ruột và các tuyến. Còn được gọi là hệ thống thần kinh không tự nguyện. autophagy Sự phá hủy theo chương trình của các thành phần của tế bào. autopolyploidy Việc sở hữu nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể có nguồn gốc từ một loài duy nhất. cơ chế tự điều hòa Trong hệ tuần hoàn của động vật có vú, sự kiểm soát cục bộ lưu lượng máu qua các mao mạch bằng cách co hoặc giãn các tiểu động mạch đến để đáp ứng với nồng độ chất chuyển hóa cục bộ. autosome Bất kỳ nhiễm sắc thể nào (ở sinh vật nhân chuẩn) không phải là nhiễm sắc thể giới tính. tự dưỡng (au' kéo trowf') [Gk. autos: self + trophe : food] Một sinh vật có khả năng sống hoàn toàn bằng các vật liệu vô cơ, nước và một số nguồn năng lượng như ánh sáng mặt trời (quang tự dưỡng) hoặc vật chất khử về mặt hóa học (xem hóa tự dưỡng). (Ngược lại với dị dưỡng.) auxin (awk' sin) [Gk. auxein : phát triển] Trong thực vật, một chất (phổ biến nhất là axit indoleacetic) điều chỉnh sự tăng trưởng và các khía cạnh khác nhau của sự phát triển. gen avirulence (Avr) Các gen trong mầm bệnh có thể kích hoạt cơ chế phòng vệ ở thực vật. Xem tính kháng gen đối với gen. Số Avogadro Số lượng nguyên tử hoặc phân tử trong một mol (tính bằng gam) của một chất, được tính bằng 6,023 x 1023. chồi nách Một chồi hình thành ở góc (nách) nơi lá gặp thân . sợi trục [Gk. trục] Quá trình (cấu trúc phân nhánh) của tế bào thần kinh dẫn điện thế hoạt động ra khỏi thân tế bào. Xem thêm đuôi gai. axon hillock Điểm nối giữa sợi trục và thân tế bào thần kinh; nơi tiềm năng hành động được tạo ra. Đầu cuối sợi trục Phần cuối của sợi trục, truyền điện thế hoạt động đến một tế bào khác. Các đầu sợi trục có thể hình thành các khớp thần kinh và giải phóng chất dẫn truyền thần kinh. Tế bào B Một loại tế bào lympho tham gia vào phản ứng miễn dịch dịch thể của động vật có xương sống. Khi nhận ra yếu tố quyết định kháng nguyên, tế bào B sẽ phát triển thành tế bào plasma, tế bào này tiết ra kháng thể. (Tương phản với tế bào T.) B Horizon Xem lòng đất. bacillus (bah si T us) [L: little rod] Bất kỳ loại vi khuẩn hình que nào. liên hợp vi khuẩn Xem liên hợp. thực khuẩn (bak teer' ee o fayj) [Gk. bakterion : que nhỏ + phagein : ăn] Bất kỳ nhóm vi-rút nào lây nhiễm vi khuẩn. Còn được gọi là phage. bacteroid Các bào quan cố định đạm phát triển từ vi khuẩn nội cộng sinh. vỏ cây Tất cả các mô bên ngoài tầng phát sinh mạch máu của thực vật. áp suất khí quyển Áp suất khí quyển; tổng áp suất của hỗn hợp khí trong không khí. thụ thể áp lực [Gk. baros : trọng lượng] Một tế bào hoặc cơ quan cảm nhận được áp lực. Đôi khi được gọi là cơ quan tiếp nhận căng thẳng. tốc độ trao đổi chất cơ bản (BMR) Tốc độ trao đổi năng lượng tối thiểu ở một loài chim hoặc động vật có vú khi thức (nhưng đang nghỉ ngơi) không tiêu tốn năng lượng cho việc điều chỉnh nhiệt. bazơ (1) Là chất có thể nhận ion hydro trong dung dịch. (Tương phản với axit.) (2) Trong axit nucleic, purine hoặc pyrimidine được gắn vào mỗi loại đường trong khung đường phốt phát. cặp bazơ (bp) Trong DNA sợi đôi, một cặp nucleotide được hình thành bằng cách ghép cặp bazơ bổ sung giữa một purine trên một sợi và một pyrimidine ở sợi kia. (Xem ghép cặp bazơ bổ sung.) Cơ bản Có độ pH lớn hơn 7,0 (tức là có nồng độ ion hydro thấp hơn 10–7 mol). (Tương phản với

tính axit.) basidioma (số nhiều: basiomata) Một cấu trúc đậu quả được tạo ra bởi nấm câu lạc bộ. basidium (bass id' ee yum) Ở nấm câu lạc bộ, bào tử đặc trưng trong đó bốn bào tử đảm được hình thành do giảm phân và sau đó sinh ra bên ngoài trước khi rụng đi. màng đáy Một màng ở tai trong của con người có độ uốn cong để đáp ứng với sóng âm sẽ kích hoạt các tế bào lông; uốn cong ở các vị trí khác nhau để đáp ứng với cao độ khác nhau. Sự bắt chước Batesian Sự hội tụ về hình dáng bên ngoài của một loài ăn được (bắt chước) với một loài không ngon miệng (mô hình). sinh thái hành vi Một cách tiếp cận tiến hóa để nghiên cứu hành vi của động vật nhằm nghiên cứu cách các hành vi thích nghi trong các điều kiện môi trường khác nhau. chủ nghĩa hành vi Một trong hai cách tiếp cận cổ điển để nghiên cứu các nguyên nhân gần đúng của hành vi động vật, bắt nguồn từ những khám phá của Ivan Pavlov và tập trung vào các nghiên cứu trong phòng thí nghiệm. (So sánh với đạo đức học.) lợi ích Cải thiện khả năng sống sót và sinh sản thành công nhờ thực hiện một hành vi hoặc có một đặc điểm. vùng đáy [Gk. benthos : đáy] Đáy đại dương. Tấm xếp nếp P (beta) Một loại cấu trúc bậc hai của protein; là kết quả của liên kết hydro giữa các vùng polypeptide chạy đối song với nhau. chuyển đổi gen sai lệch Một cơ chế tiến hóa phối hợp trong đó hệ thống sửa chữa DNA có vẻ thiên về sử dụng các trình tự nucleotide cụ thể làm khuôn mẫu để sửa chữa, dẫn đến sự lan truyền nhanh chóng của trình tự ưa thích trên tất cả các bản sao của gen. (Xem quá trình tiến hóa phối hợp.) Ion bicarbonate (HC03_) tạo ra từ sự phân ly của axit cacbonic trong nước; quan trọng trong việc điều chỉnh độ pH và vận chuyển carbon dioxide (C02).hai năm một lần Một loại cây có vòng đời bao gồm sinh trưởng sinh dưỡng trong năm đầu tiên và ra hoa và già đi trong năm thứ hai. (Ngược lại với hàng năm, lâu năm.) đối xứng hai bên Tình trạng trong đó chỉ có bên phải và bên trái của một sinh vật, được chia bởi một mặt phẳng duy nhất qua đường giữa, là hình ảnh phản chiếu của nhau. hai lớp Một cấu trúc có độ dày hai lớp. Trong sinh học, nó thường đề cập đến lớp kép phospholipid của màng. (Xem lớp phospholipid kép.) mật Một chất bài tiết của gan được tạo thành từ muối mật được tổng hợp từ cholesterol, các loại phospholipid khác nhau và bilirubin (sản phẩm phân hủy của huyết sắc tố). Nhũ hóa chất béo trong ruột non. phân hạch nhị phân Sinh sản của một prokaryote bằng cách phân chia một tế bào thành hai tế bào con có thể so sánh được. tầm nhìn hai mắt Các trường thị giác chồng chéo của hai mắt của động vật; cho phép động vật nhìn thấy trong ba chiều. danh pháp nhị thức Một hệ thống đặt tên phân loại trong đó mỗi loài được đặt một tên nhị thức (Gk.: hai tên), tên chi theo sau là tên loài. các điểm nóng đa dạng sinh học Các khu vực được các nhà sinh học bảo tồn xác định là đặc biệt cần được bảo vệ vì chúng chứa đựng sự phong phú về loài và tính đặc hữu (tức là có số lượng lớn các loài, nhiều loài trong số đó không thể tìm thấy ở nơi nào khác). màng sinh học Một cộng đồng vi sinh vật được gắn vào một ma trận polysaccharide, tạo thành một lớp phủ có khả năng chống chịu cao trên hầu hết mọi bề mặt ẩm ướt. Chu trình sinh địa hóa Sự chuyển động của các nguyên tố vô cơ như nitơ, phốt pho và carbon qua các sinh vật sống và môi trường vật lý. vùng địa lý sinh học Một trong số các vùng có quy mô lục địa được xác định trên Trái đất,tạo thành một lớp phủ có độ bền cao trên hầu hết mọi bề mặt ẩm ướt. Chu trình sinh địa hóa Sự chuyển động của các nguyên tố vô cơ như nitơ, phốt pho và carbon qua các sinh vật sống và môi trường vật lý. vùng địa lý sinh học Một trong số các vùng có quy mô lục địa được xác định trên Trái đất,tạo thành một lớp phủ có độ bền cao trên hầu hết mọi bề mặt ẩm ướt. Chu trình sinh địa hóa Sự chuyển động của các nguyên tố vô cơ như nitơ, phốt pho và carbon qua các sinh vật sống và môi trường vật lý. vùng địa lý sinh học Một trong số các vùng có quy mô lục địa được xác định trên Trái đất,

Bảng thuật ngữ G-5, mỗi bảng có một vùng sinh vật khác biệt với các vùng khác. (Tương phản với quần xã sinh vật.) địa sinh học Nghiên cứu khoa học về mô hình phân bố quần thể, loài và cộng đồng sinh thái trên khắp Trái đất. tin sinh học Việc sử dụng máy tính và/hoặc toán học để phân tích thông tin sinh học phức tạp, chẳng hạn như trình tự DNA. Kiểm soát sinh học Việc sử dụng thiên địch (động vật ăn thịt, ký sinh trùng hoặc mầm bệnh) để giảm mật độ quần thể của một loài (sâu bệnh) gây thiệt hại kinh tế. Khái niệm loài sinh học Định nghĩa một loài là một nhóm các quần thể tự nhiên thực sự hoặc có khả năng giao phối với nhau và được cách ly sinh sản với các nhóm khác. (Tương phản với khái niệm loài dòng dõi; khái niệm loài hình thái.) sinh học [Gk. bios : cuộc sống + logos : nghiên cứu] Nghiên cứu khoa học về sinh vật sống. phát quang sinh học Sự tạo ra ánh sáng bằng các quá trình sinh hóa trong cơ thể sinh vật. quần xã (bye' ome) Một bộ phận chính của các cộng đồng sinh thái trên Trái đất, được đặc trưng chủ yếu bởi thảm thực vật đặc biệt. Một khu vực địa sinh học nhất định chứa nhiều quần xã sinh vật khác nhau. xử lý sinh học Việc con người sử dụng các sinh vật

khác để loại bỏ các chất gây ô nhiễm khỏi môi trường. sinh quyển (tạm biệt, ồ hình cầu) Tất cả các vùng trên Trái đất (trên cạn và dưới nước) và bầu khí quyển của Trái đất mà sinh vật có thể sống trong đó. biota (tạm biệt oh' tah) Tất cả các sinh vật - động vật, thực vật, nấm và vi sinh vật - được tìm thấy trong một khu vực nhất định. (Tương phản với hệ thực vật, động vật.) Công nghệ sinh học Việc sử dụng tế bào sống hoặc sinh vật để sản xuất vật liệu hữu ích cho con người. sinh học (tạm biệt ah' đánh dấu) [Gk. bios : cuộc sống] Còn sống. (Ngược lại với phi sinh học.) Trao đổi sinh học Sự pha trộn của các biotas trước đây bị ngăn cách bởi các rào cản vật lý, khí hậu hoặc các rào cản khác, ví dụ như khi hai khối đất tách biệt trước đây hợp nhất. blastocoel (con dấu ngón chân thiên vị) [Gk. blastos : mầm + koilos: rỗng] Khoang rỗng ở giữa của blastula. phôi nang (biass' toe cist) Một phôi sớm được hình thành bởi sự phân chia đầu tiên của trứng đã thụ tinh (hợp tử). Ở động vật có vú, một quả cầu tế bào rỗng. đĩa phôi (đĩa ngón chân lệch) Một phôi hình thành dưới dạng một đĩa tế bào trên bề mặt của khối lòng đỏ lớn; có thể so sánh với blastula, nhưng xảy ra ở động vật như chim và bò sát, trong đó lòng đỏ khổng lồ hạn chế sự phân tách hoàn toàn. blastomere Bất kỳ tế bào nào được tạo ra bởi sự phân chia ban đầu của trứng động vật được thụ tinh. blastopore Lỗ mở được tạo ra bởi sự xâm lấn của cực thực vật trong quá trình hình thành dạ dày của phôi động vật. blastula (biass' chu luh) Giai đoạn đầu của phôi động vật; ở nhiều loài, một khối cầu rỗng gồm các tế bào bao quanh khoang trung tâm, phôi nang. (Ngược lại với blastodisc.) chặn đa tinh trùng Bất kỳ phản ứng nào trong số nhiều phản ứng đối với sự xâm nhập của tinh trùng vào trứng ngăn cản nhiều hơn một tinh trùng xâm nhập vào trứng. máu Một mô liên kết chất lỏng được bơm đi khắp cơ thể. Là thành phần của hệ tuần hoàn,máu vận chuyển các loại khí như oxy và carbon dioxide cũng như các yếu tố thiết yếu khác. đông máu Một loạt các sự kiện liên quan đến tiểu cầu và các protein tuần hoàn (các yếu tố đông máu) giúp hàn gắn các mạch máu bị tổn thương. hàng rào máu não Tính không thấm có chọn lọc của các mạch máu trong não ngăn cản hầu hết các hóa chất khuếch tán từ máu vào não. thụ thể ánh sáng xanh Các sắc tố ở thực vật hấp thụ ánh sáng xanh (400-500 nm). Những sắc tố này làm trung gian cho nhiều phản ứng của thực vật bao gồm tính ái quang, chuyển động của khí khổng và sự biểu hiện của một số gen. sơ đồ cơ thể Cấu trúc chung của động vật, sự sắp xếp của các hệ cơ quan và chức năng tổng hợp của các bộ phận. Hiệu ứng Bohr Sự thay đổi đường cong liên kết 02 của hemoglobin để đáp ứng với lượng ion H+ dư thừa sao cho hemoglobin giải phóng nhiều 02 hơn trong các mô có pH thấp. Mô hình Bohr Một mô hình về cấu trúc nguyên tử mô tả nguyên tử như một không gian trống rỗng, với hạt nhân ở giữa được bao quanh bởi các electron trên quỹ đạo hoặc vỏ electron ở các khoảng cách khác nhau tính từ hạt nhân. liên kết Xem liên kết hóa học. xương Một thành phần cứng của hệ thống xương của động vật có xương sống chứa ma trận ngoại bào gồm các tinh thể canxi photphat không hòa tan cũng như các sợi collagen. Viên nang Bowman Một cấu tạo của ống thận, bao gồm các tế bào có chân, bao quanh và thu thập dịch lọc từ cầu thận. não Trung tâm tích hợp tập trung của hệ thần kinh. thân não Phần não của động vật có xương sống nằm giữa tủy sống và não trước, được tạo thành từ tủy, cầu não và não giữa. Brassinosteroids Các hormone steroid thực vật làm trung gian cho các hiệu ứng ánh sáng thúc đẩy sự kéo dài của thân và ống phấn. Vùng Broca Một phần của bộ não con người cần thiết cho khả năng nói. Nằm ở thùy trán ngay phía trước vỏ não vận động sơ cấp. tiểu phế quản Các đường dẫn khí nhỏ nhất trong phổi của động vật có xương sống, phân nhánh từ phế quản. phế quản (số nhiều: phế quản) (Các) đường dẫn khí chính phân nhánh từ khí quản vào phổi của động vật có xương sống. mỡ nâu Ở động vật có vú, mô mỡ chuyên biệt để tạo ra nhiệt. Nó có nhiều ty thể, mao mạch và một loại protein có khả năng tách rời quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. nảy chồi Sinh sản vô tính trong đó một sinh vật mới ít nhiều hoàn chỉnh phát triển từ cơ thể của sinh vật mẹ, cuối cùng tự tách ra. đệm Một chất có thể chấp nhận hoặc giải phóng tạm thời các ion hydro và do đó chống lại sự thay đổi độ pH. tuyến hành niệu đạo Cấu trúc bài tiết của hệ thống sinh sản nam giới tạo ra một lượng nhỏ chất nhầy, kiềm giúp trung hòa axit trong niệu đạo và bôi trơn nó để tạo điều kiện cho tinh dịch đi qua. dòng khối Sự chuyển động của dung dịch từ vùng có thế áp suất cao hơn đến vùng có thế áp suất thấp hơn. bó sợi cơ tim đã được biến đổi của Ngài dẫn điện thế hoạt động từ tâm nhĩ đến khối cơ tâm thất.tế bào bao bó Một phần của mô bao quanh các gân thực vật. c Đường chân trời C Xem đá mẹ. Thực vật C3 Thực vật sản xuất 3PG là sản phẩm cố định carbon ổn định đầu tiên trong quá trình quang hợp và sử dụng ribulose bisphosphate làm thụ thể C02. Thực vật C4 Thực vật sản xuất oxaloacetate là sản phẩm cố định carbon ổn định đầu tiên trong quá trình quang hợp và sử dụng phosphoenolpyruvate làm chất nhận C02. Thực vật C4 cũng thực hiện các phản ứng quang hợp C3. Hormon calcitonin do tuyến giáp sản xuất; làm giảm lượng canxi trong máu và thúc đẩy quá

trình hình thành xương. (Ngược lại với hormone tuyến cận giáp.) calcitriol Một loại hormone có nguồn gốc từ vitamin D có tác dụng kích thích các tế bào của đường tiêu hóa hấp thụ canxi từ thức ăn ăn vào. calo [L. màu sắc, nhiệt] Lượng nhiệt cần thiết để tăng nhiệt độ của 1 gam nước lên 1°C. Các nhà sinh lý học thường sử dụng kilocalorie (kcal) làm đơn vị đo (1 kcal = 1.000 calo). Các nhà dinh dưỡng cũng sử dụng kilocalorie, nhưng gọi nó là Calorie (viết hoa C). Chu trình Calvin Giai đoạn quang hợp trong đó C02 phản ứng với RuBP để tạo thành 3PG, 3PG bị khử thành đường và RuBP được tái sinh, trong khi các sản phẩm khác được giải phóng đến phần còn lại của cây. Còn được gọi là chu trình Calvin-Benson. đài hoa (kay' liếm) [Gk. kalyx : cốc] Tất cả các lá đài của một bông hoa gọi chung lại. CAM Xem chuyển hóa axit crassulacean. Sự bùng nổ kỷ Cambri Sự đa dạng hóa nhanh chóng của đời sống đa bào diễn ra trong kỷ Cambri. cAMP (AMP tuần hoàn) Một hợp chất được hình thành từ ATP hoạt động như chất truyền tin thứ hai. xương xốp Một loại xương có nhiều khoang bên trong tạo nên nóSự bùng nổ kỷ Cambri Sự đa dạng hóa nhanh chóng của đời sống đa bào diễn ra trong kỷ Cambri. cAMP (AMP tuần hoàn) Một hợp chất được hình thành từ ATP hoạt động như chất truyền tin thứ hai. xương xốp Một loại xương có nhiều khoang bên trong tạo nên nóSự bùng nổ kỷ Cambri Sự đa dạng hóa nhanh chóng của đời sống đa bào diễn ra trong kỷ Cambri. cAMP (AMP tuần hoàn) Một hợp chất được hình thành từ ATP hoạt động như chất truyền tin thứ hai. xương xốp Một loại xương có nhiều khoang bên trong tạo nên nó

Bảng thuật ngữ G-6 có vẻ xốp, mặc dù nó cứng. (Tương phản với xương nhỏ gọn.) tán Phần mang lá của cây. Nói chung là sự tổng hợp của lá và cành của các loài thực vật thân gỗ lớn hơn trong một quần xã sinh thái. mao mạch [L. mao mạch : tóc] Những ống rất nhỏ, đặc biệt là những mạch máu nhỏ nhất của động vật nằm giữa điểm cuối của động mạch và điểm bắt đầu của tĩnh mạch. Giường mao mạch là mạng lưới mao mạch nơi vật chất được trao đổi giữa máu và dịch kẽ. capsid Vỏ ngoài của virus bao bọc axit nucleic của nó. carbohydrate Các hợp chất hữu cơ chứa cacbon, hydro và oxy theo tỷ lệ 1:2:1 (tức là có công thức chung CnH2nOn). Ví dụ phổ biến là đường, tinh bột và cellulose. khung carbon Các chuỗi hoặc vòng nguyên tử carbon tạo thành cơ sở cấu trúc của các phân tử hữu cơ. Các nguyên tử hoặc nhóm chức năng khác được gắn vào các nguyên tử carbon. phản ứng cố định carbon Giai đoạn quang hợp trong đó năng lượng hóa học thu được trong các phản ứng ánh sáng được sử dụng để thúc đẩy quá trình khử C02 thành carbohydrate. carboxylase Một enzyme xúc tác việc bổ sung các nhóm chức carboxyl (0=C – OH) vào cơ chất. Chu kỳ tim Sự co bóp của hai tâm nhĩ của tim, sau đó là sự co bóp của hai tâm thất và sau đó thư giãn. cơ tim Một loại mô cơ tạo nên và chịu trách nhiệm cho hoạt động đập của tim. Đặc trưng bởi các tế bào phân nhánh với các nhân đơn và có hình dạng sọc (sọc). (Tương phản với cơ trơn, cơ xương.) hệ tim mạch [Gk. kardia : tim + L. vasculum : mạch nhỏ] Tim, máu và mạch máu đều thuộc hệ tuần hoàn. động vật ăn thịt [L. cam : thịt + vorare : nuốt chửng] Một sinh vật ăn mô động vật. (Tương phản với động vật ăn mảnh vụn, động vật ăn quả, động vật ăn cỏ, động vật ăn tạp.) carotenoid (ka rah' tuh noid) Một sắc tố lipid màu vàng, cam hoặc đỏ thường được tìm thấy như một sắc tố phụ trong quá trình quang hợp; cũng được tìm thấy ở nấm. cơ thể cảnh Một bộ cảm biến hóa học trong động mạch cảnh có chức năng cảm nhận sự sụt giảm nguồn cung cấp máu hoặc sự giảm đáng kể áp suất riêng phần của oxy trong máu. lá noãn (kar' pel) [Gk. karpos : quả] Cơ quan của hoa chứa một hoặc nhiều noãn. chất mang (1) Trong khuếch tán thuận lợi, một protein màng liên kết với một phân tử cụ thể và vận chuyển nó qua màng. (2) Trong quá trình vận chuyển điện tử hô hấp và quang hợp, một chất tham gia như NAD tồn tại ở cả dạng oxy hóa và dạng khử. (3) Về mặt di truyền học, một người dị hợp tử về một tính trạng lặn. khả năng chuyên chở (K) Số lượng cá thể tối đa trong một quần thể (tức là quy mô quần thể tối đa) có thể được hỗ trợ bởi các nguồn tài nguyên có trong một môi trường nhất định. sụn Ở động vật có xương sống, một mô liên kết cứng được tìm thấy ở các khớp, tai ngoài và những nơi khác. Tạo thành toàn bộ bộ xương ở một số nhóm động vật.xương sụn Một loại xương bắt đầu phát triển dưới dạng cấu trúc sụn giống như xương trưởng thành trong tương lai, sau đó dần dần cứng lại thành xương trưởng thành. (Tương phản với xương màng.) Dải Casparian Một dải thành tế bào chứa suberin và lignin, được tìm thấy trong nội bì. Hạn chế sự di chuyển của nước qua nội bì. caspase Một trong nhóm protease xúc tác sự phân cắt protein mục tiêu và hoạt động trong quá trình apoptosis. phản ứng dị hóa (kat uh bah' lik) [Gk. kata : phá vỡ + ballein : ném] Một phản ứng tổng hợp trong đó các phân tử phức tạp bị phân hủy thành những phân tử đơn giản hơn và năng lượng được giải phóng. (Tương phản với phản ứng đồng hóa.) Ức chế dị hóa Khi có lượng glucose dồi dào, sự

tổng hợp các enzym dị hóa cho các nguồn năng lượng khác bị giảm sút. chất xúc tác (kat' một danh sách) [Gk. kata : phá vỡ] Một chất hóa học làm tăng tốc độ phản ứng mà không bị tiêu hao trong toàn bộ quá trình phản ứng. Chất xúc tác làm giảm năng lượng hoạt hóa của phản ứng. Enzyme là chất xúc tác sinh học. cation (mắt mèo) Một ion có một hoặc nhiều điện tích dương. (Ngược lại với anion.) đuôi [L. cauda : đuôi] Liên quan đến đuôi, hoặc phần sau của cơ thể. cDNA Xem DNA bổ sung. Thư viện cDNA Một tập hợp các DNA bổ sung có nguồn gốc từ mRNA của một mô cụ thể tại một thời điểm cụ thể trong vòng đời của sinh vật. manh tràng (xem' kiêm) [L. mù] Một nhánh mù ngoài ruột già. Ở nhiều động vật có vú không nhai lại, manh tràng chứa một tập đoàn vi sinh vật góp phần tiêu hóa thức ăn. tế bào Đơn vị cấu trúc đơn giản nhất của cơ thể sống. Ở các sinh vật đa bào, nhiều tế bào riêng lẻ đóng vai trò là khối xây dựng của các mô và cơ quan. phân tử kết dính tế bào (CAM) Các phân tử trên bề mặt tế bào động vật ảnh hưởng đến sự liên kết có chọn lọc của tế bào với các mô trong quá trình phát triển của phôi. Cũng là một thành phần của desmosomes. Chu kỳ tế bào Các giai đoạn trong đó một tế bào trải qua giữa quá trình phân chia phân bào này và phân chia tiếp theo. Bao gồm tất cả các giai đoạn của kỳ trung gian và nguyên phân. (Xem nguyên phân.) Điểm kiểm tra chu kỳ tế bào Các điểm chuyển tiếp giữa các giai đoạn khác nhau của chu kỳ tế bào, được điều hòa bởi cyclin và kinase phụ thuộc cyclin (Cdks). phân chia tế bào Sự sinh sản của một tế bào để tạo ra hai tế bào mới. Ở sinh vật nhân chuẩn, quá trình này bao gồm sự phân chia hạt nhân (nguyên phân) và phân chia tế bào chất (cytokinesis). số phận tế bào Loại tế bào mà một tế bào chưa biệt hóa trong phôi sẽ trở thành ở người trưởng thành. các mối nối tế bào Các cấu trúc chuyên biệt liên kết với màng sinh chất của tế bào biểu mô. Một số góp phần vào sự kết dính của tế bào, một số khác góp phần vào sự giao tiếp giữa các tế bào. tiềm năng của tế bào Ở các sinh vật đa bào, khả năng của một tế bào chưa biệt hóa có thể trở thành một loại tế bào cụ thể. (Xem phần đa năng; đa năng; toàn năng.) nhận biết tế bào Liên kết các tế bào với nhau qua trung gian protein màng hoặc carbohydrate.Lý thuyết tế bào cho rằng tế bào là đơn vị cấu trúc và sinh lý cơ bản của tất cả các sinh vật sống và tất cả các tế bào đều đến từ các tế bào có sẵn. vách tế bào Một cấu trúc tương đối cứng bao bọc các tế bào của thực vật, nấm, nhiều sinh vật nguyên sinh và hầu hết các sinh vật nhân sơ, tạo cho các tế bào này hình dạng và hạn chế sự giãn nở của chúng trong môi trường nhược trương. Phản ứng miễn dịch tế bào Phản ứng của hệ thống miễn dịch qua trung gian tế bào T và trực tiếp chống lại ký sinh trùng, nấm, virus nội bào và các mô lạ (mảnh ghép). (Tương phản với phản ứng miễn dịch dịch thể.) Hô hấp tế bào Con đường dị hóa trong đó các electron được loại bỏ khỏi các phân tử khác nhau và truyền qua các chất mang điện tử trung gian đến 02, tạo ra H20 và giải phóng năng lượng. chuyên môn hóa tế bào Ở các sinh vật đa bào, sự phân công lao động sao cho các loại tế bào khác nhau chịu trách nhiệm thực hiện các chức năng khác nhau (ví dụ: sinh sản hoặc tiêu hóa) trong cơ thể sinh vật. cellulose (sell' you lowss) Một loại polyme chuỗi thẳng gồm các phân tử glucose, được thực vật sử dụng làm vật liệu hỗ trợ cấu trúc. giáo điều trung tâm Tiền đề cho rằng thông tin chảy từ DNA đến RNA rồi đến polypeptide (protein). hệ thống thần kinh trung ương (CNS) Phần hệ thống thần kinh là nơi xử lý, lưu trữ và truy xuất hầu hết thông tin; ở động vật có xương sống, não và tủy sống. (Tương phản với hệ thần kinh ngoại biên.) Không bào trung tâm Trong tế bào thực vật, một cơ quan lớn lưu trữ các chất thải của quá trình trao đổi chất và duy trì sức trương. máy ly tâm [L. centrum : center +fugere : chạy trốn] Một thiết bị thí nghiệm trong đó mẫu được quay quanh trục trung tâm ở tốc độ cao. Được sử dụng để tách các vật liệu lơ lửng có mật độ khác nhau. centriole (sen' tree ole) Một bào quan ghép đôi giúp tổ chức các vi ống trong tế bào động vật và nguyên sinh vật trong quá trình phân chia nhân.hệ thống thần kinh trung ương (CNS) Phần hệ thống thần kinh là nơi xử lý, lưu trữ và truy xuất hầu hết thông tin; ở động vật có xương sống, não và tủy sống. (Tương phản với hệ thần kinh ngoại biên.) Không bào trung tâm Trong tế bào thực vật, một cơ quan lớn lưu trữ các chất thải của quá trình trao đổi chất và duy trì sức trương. máy ly tâm [L. centrum : center +fugere : chạy trốn] Một thiết bị thí nghiệm trong đó mẫu được quay quanh trục trung tâm ở tốc độ cao. Được sử dụng để tách các vật liệu lơ lửng có mật độ khác nhau. centriole (sen' tree ole) Một bào quan ghép đôi giúp tổ chức các vi ống trong tế bào động vật và nguyên sinh vật trong quá trình phân chia nhân.hệ thống thần kinh trung ương (CNS) Phần hệ thống thần kinh là nơi xử lý, lưu trữ và truy xuất hầu hết thông tin; ở động vật có xương sống, não và tủy sống. (Tương phản với hệ thần kinh ngoại biên.) Không bào trung tâm Trong tế bào thực vật, một cơ quan lớn lưu trữ các chất thải của quá trình trao đổi chất và duy trì sức trương. máy ly tâm [L. centrum : center +fugere : chạy trốn] Một thiết bị thí nghiệm trong đó mẫu được quay quanh trục trung tâm ở tốc độ cao. Được sử dụng để tách các vật liệu lơ lửng có mật độ khác nhau. centriole (sen'

tree ole) Một bào quan ghép đôi giúp tổ chức các vi ống trong tế bào động vật và nguyên sinh vật trong quá trình phân chia nhân.

Thuật ngữ G-7 centromere (sen' tro meer) [Gk. centron : center + meros : part] Vùng nơi các nhiễm sắc thể chị em tham gia. centrosome (sen' tro soam) Trung tâm tổ chức vi ống chính của tế bào động vật. cehalization (sef ah luh zay' shun) [Gk. kephale : head] Xu hướng tiến hóa theo hướng tăng cường tập trung não và các cơ quan cảm giác ở đầu trước của động vật. tiểu não (sair uh bell' um) [L. nhỏ của não, não] Vùng não kiểm soát sự phối hợp cơ bắp; nằm ở đầu trước của não sau. vỏ não Lớp chất xám mỏng (thân tế bào thần kinh) bao phủ não. não (su ree' brum) [L. não] Phần lưng phía trước của não trước, chiếm phần lớn nhất trong não của động vật có vú; trung tâm điều phối chính của hệ thần kinh và các khu vực xử lý thông tin chính của não động vật có xương sống bao gồm hai bán cầu não. cổ tử cung (sir' vix) [L. cổ] Việc mở tử cung vào âm đạo. cGMP (cycle guanosine monophosphate) Một chất truyền tin nội bào là một phần của đường truyền tín hiệu liên quan đến protein G. (Xem protein G.) Protein kênh Một protein màng tích hợp tạo thành một đường dẫn nước xuyên qua màng mà nó được đưa vào và qua đó các chất hòa tan cụ thể có thể đi qua. chaperone Một protein bảo vệ các protein khác bằng cách chống lại các tương tác phân tử đe dọa cấu trúc ba chiều của chúng. tính cách Trong di truyền học, một đặc điểm có thể quan sát được, chẳng hạn như màu mắt. (Tương phản với đặc điểm.) sự dịch chuyển tính cách Một hiện tượng tiến hóa trong đó các loài cạnh tranh để giành những nguồn tài nguyên giống nhau trong cùng một lãnh thổ có xu hướng khác nhau về hình thái và/hoặc hành vi. liên kết hóa học Lực hấp dẫn liên kết ổn định giữa hai nguyên tử. trạng thái cân bằng hóa học Xem trạng thái cân bằng tiến hóa hóa học Lý thuyết cho rằng sự sống bắt nguồn từ sự biến đổi hóa học của các chất vô tri. phản ứng hóa học Sự thay đổi thành phần hoặc sự phân bố các nguyên tử của một chất dẫn đến những thay đổi về tính chất. khớp thần kinh hóa học Mối nối thần kinh tại đó các phân tử dẫn truyền thần kinh được giải phóng từ tế bào trước khớp thần kinh gây ra những thay đổi ở tế bào sau khớp thần kinh. (Tương phản với khớp thần kinh điện.) Kênh cổng hóa học Một loại kênh màng mở hoặc đóng tùy thuộc vào sự hiện diện hay vắng mặt của một phân tử cụ thể liên kết với chính protein kênh hoặc với một thụ thể riêng biệt làm thay đổi hình dạng ba chiều của protein kênh. thẩm thấu hóa học Sự hình thành ATP trong ty thể và lục lạp, là kết quả của việc bơm proton qua màng (ngược lại sự chênh lệch điện tích và độ pH), sau đó là sự quay trở lại của proton thông qua kênh protein với hoạt động tổng hợp ATP. hóa tự dưỡng Các sinh vật thu được năng lượng bằng cách oxy hóa các chất vô cơ, sử dụng một phần năng lượng đó để cố định cacbon. Còn được gọi là cheolithotrophs.chemoheterotroph Một sinh vật phải lấy cả carbon và năng lượng từ các chất hữu cơ. (Tương phản với chemoautotroph, photoautotroph, photoheterotroph.) chemoreceptor Một tế bào thụ cảm giác quan cảm nhận được các phân tử cụ thể (như phân tử mùi hoặc pheromone) trong môi trường. chiasma (kie az' muh) (số nhiều: chiasmata) [Gk. chéo] Một kết nối hình chữ X giữa các cặp nhiễm sắc thể tương đồng ở kỳ đầu I của bệnh teo cơ. Chiasma là biểu hiện rõ ràng của sự trao đổi chéo giữa các nhiễm sắc thể tương đồng. tế bào chính Một trong ba loại tế bào chế tiết được tìm thấy trong các hố dạ dày của thành dạ dày. Tế bào chính tiết ra enzym tiêu hóa protein pepsin. (Xem biểu mô niêm mạc; tế bào thành.) chitin (kye' tin) [Gk. kiton : áo dài] Thành phần hữu cơ dai nhưng dẻo đặc trưng của bộ xương ngoài của động vật chân đốt, bao gồm một polysaccharide phức tạp chứa nitơ. Cũng được tìm thấy trong thành tế bào của nấm. chất diệp lục (klor' o điền) [Gk. kloros : màu xanh lá cây + phyllon : lá] Bất kỳ sắc tố màu xanh lá cây nào liên quan đến lục lạp hoặc với một số màng vi khuẩn nhất định; chịu trách nhiệm giữ năng lượng ánh sáng cho quá trình quang hợp. lục lạp [Gk. kloros : xanh + nhựa: một hạt] Một cơ quan được bao bọc bởi một màng kép chứa các enzyme và sắc tố thực hiện quá trình quang hợp. Lục lạp chỉ xảy ra ở sinh vật nhân chuẩn. choanocyte (ko' an uh site) Các tế bào kiếm ăn có vòng, có roi của bọt biển. cholecystokinin (CCK) (ko' luh sis tuh kai' nin) Một loại hormone được sản xuất và giải phóng bởi niêm mạc tá tràng khi nó bị kích thích bởi chất béo và protein không tiêu hóa. Nó kích thích túi mật giải phóng mật và làm chậm hoạt động của dạ dày. hợp xướng (kor' ee on) [Gk. khorion : sau khi sinh] Phần ngoài cùng của màng bảo vệ phôi động vật có vú, chim và bò sát; ở động vật có vú, nó tạo thành một phần của nhau thai. chromatid (kro' ma tid) Một nhiễm sắc thể mới được sao chép, từ khi xảy ra nhân đôi phân tử cho đến khi tâm động tách ra (trong kỳ sau của nguyên phân hoặc giảm phân II). chromatin Phức hợp axit nucleic-protein tạo nên nhiễm sắc thể nhân chuẩn. tái cấu trúc chất nhiễm sắc Một cơ chế điều hòa gen biểu sinh bằng cách thay đổi cấu trúc chất nhiễm sắc. đột biến nhiễm sắc thể Mất

hoặc thay đổi vị trí/hướng của đoạn DNA trên nhiễm sắc thể. nhiễm sắc thể (krome' o som) [Gk. kroma : color + soma : body] Ở vi khuẩn và vi rút, phân tử DNA chứa hầu hết hoặc tất cả thông tin di truyền của tế bào hoặc vi rút. Ở sinh vật nhân chuẩn, một cấu trúc bao gồm DNA và protein mang một phần thông tin di truyền của tế bào. chylomicron (ky low my' cron) Các hạt lipid được bọc bằng protein, được tạo ra trong ruột từ chất béo trong chế độ ăn uống và được tiết vào dịch ngoại bào. chyme (kime) [Gk. kymus : nước trái cây] Được tạo ra trong dạ dày; hỗn hợp thức ăn được tiêu hóa với dịch tiêu hóa do tuyến nước bọt và niêm mạc dạ dày tiết ra. lông mao (si T ee ah) (số ít:cilium) [L. lông mi] Cơ quan giống như lông được sử dụng cho sự vận động của nhiều sinh vật đơn bào và vận chuyển nước và chất nhầy của nhiều sinh vật đa bào. Nói chung ngắn hơn roi. nhịp sinh học (sir kade' ee an) [L. circa: xấp xỉ + chết : ngày] Nhịp điệu tăng trưởng hoặc hoạt động tái diễn khoảng 24 giờ một lần. nhịp tuần hoàn [L. circa : + annus : năm) Nhịp điệu tăng trưởng hoặc hoạt động tái diễn hàng năm. hệ thống mạch máu Một hệ thống sinh lý bao gồm một máy bơm cơ (tim), chất lỏng (máu hoặc bạch huyết) và một loạt các ống dẫn (mạch máu) vận chuyển các chất đi khắp cơ thể. 1 1 -c/s-retinal Thành phần không chứa protein, hấp thụ ánh sáng của sắc tố thị giác rhodopsin. (Xem rhodopsin.) Các đồng phân cis-trans Trong các phân tử có liên kết đôi (thường là giữa hai nguyên tử cacbon), xác định phía nào của liên kết đôi các nguyên tử hoặc nhóm chức tương tự được tìm thấy. Nếu chúng ở cùng một phía thì phân tử đó là đồng phân cis; trong một đồng phân trans, các nguyên tử tương tự nằm ở phía đối diện của liên kết đôi. (Xem đồng phân.) Chu trình axit citric Trong hô hấp tế bào, một tập hợp các phản ứng hóa học trong đó acetyl CoA bị oxy hóa thành carbon dioxide và các nguyên tử hydro được lưu trữ dưới dạng NADH và FADH2. Còn được gọi là chu trình Krebs. nhánh [Gk. klados: nhánh] Một nhóm đơn ngành được tạo thành từ tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó. Các phân tử MHC lớp I Các protein bề mặt tế bào tham gia vào phản ứng miễn dịch tế bào chống lại các tế bào bị nhiễm virus. Các phân tử MHC lớp II Các protein bề mặt tế bào tham gia vào các tương tác tế bào-tế bào (của tế bào trợ giúp T, đại thực bào và tế bào B) của phản ứng miễn dịch dịch thể.nhánh] Một nhóm đơn ngành được tạo thành từ tổ tiên và tất cả con cháu của nó. Các phân tử MHC lớp I Các protein bề mặt tế bào tham gia vào phản ứng miễn dịch tế bào chống lại các tế bào bị nhiễm virus. Các phân tử MHC lớp II Các protein bề mặt tế bào tham gia vào các tương tác tế bào-tế bào (của tế bào trợ giúp T, đại thực bào và tế bào B) của phản ứng miễn dịch dịch thể.nhánh] Một nhóm đơn ngành được tạo thành từ tổ tiên và tất cả con cháu của nó. Các phân tử MHC lớp I Các protein bề mặt tế bào tham gia vào phản ứng miễn dịch tế bào chống lại các tế bào bị nhiễm virus. Các phân tử MHC lớp II Các protein bề mặt tế bào tham gia vào các tương tác tế bào-tế bào (của tế bào trợ giúp T, đại thực bào và tế bào B) của phản ứng miễn dịch dịch thể.

G-8 Chuyển đổi lớp thuật ngữ Xảy ra khi tế bào B thay đổi lớp globulin miễn dịch mà nó tổng hợp (ví dụ: tế bào B tạo ra IgM chuyển sang tạo ra IgG). sự phân chia Một vài lần phân chia tế bào đầu tiên của hợp tử động vật. Xem thêm sự phân tách hoàn toàn, sự phân tách không đầy đủ. khí hậu Các điều kiện khí quyển trung bình dài hạn (nhiệt độ, lượng mưa, độ ẩm, hướng gió và vận tốc) được tìm thấy trong một khu vực. (Tương phản với thời tiết.) cộng đồng cao trào Giai đoạn cuối cùng của sự kế thừa; một cộng đồng có khả năng tự tồn tại trong điều kiện khí hậu và đất đai địa phương và tồn tại trong một thời gian tương đối dài. biến thể lâm sàng [Gk. klinein: nghiêng] Sự thay đổi dần dần về kiểu hình của một loài theo độ dốc địa lý. cloaca Lỗ thông qua đó cả chất thải tiết niệu và chất thải tiêu hóa được thải ra ngoài ở hầu hết các loài lưỡng cư và bò sát (bao gồm cả chim). xóa dòng vô tính Bất hoạt hoặc phá hủy các dòng vô tính tế bào lympho sẽ tạo ra phản ứng miễn dịch chống lại dòng vô tính của cơ thể động vật Các nhóm sinh sản vô tính gồm các sinh vật gần giống hệt nhau. Chọn lọc dòng vô tính Cơ chế mà qua đó việc tiếp xúc với kháng nguyên dẫn đến việc kích hoạt các dòng vô tính tế bào T hoặc B được chọn lọc, dẫn đến phản ứng miễn dịch. bản sao [Gk. klon : cành, chồi] (1) Các tế bào hoặc sinh vật giống hệt nhau về mặt di truyền được tạo ra từ một tổ tiên chung bằng phương pháp vô tính. (2) Tạo ra nhiều bản sao giống hệt nhau của một chuỗi DNA bằng cách đưa nó vào và sinh sản vô tính sau đó ở một tế bào hoặc sinh vật. hệ tuần hoàn kín Hệ thống tuần hoàn trong đó chất lỏng tuần hoàn được chứa trong một hệ thống mạch máu liên tục. (Ngược lại với hệ tuần hoàn mở.) Kiểu phân tán vón cục Xem phân tán CO (CONSTANS) Gen mã hóa cho yếu tố phiên mã kích hoạt quá trình tổng hợp florigen (FT); tham gia vào quá trình kích thích ra hoa. chất đồng ức chế Trong sự điều hòa các operon của vi khuẩn, một phân tử liên kết với chất ức chế, khiến nó thay đổi hình dạng và liên kết với vùng vận hành, do đó ức chế

phiên mã. vùng ven biển Vùng sinh vật biển kéo dài từ bờ biển đến rìa thềm lục địa. Đặc trưng bởi nước tương đối nông, giàu oxy và nhiệt độ và độ mặn tương đối ổn định. coccus (kock' us) (số nhiều: cocci) [Gk. kokkos: quả mọng, hố] Bất kỳ loại vi khuẩn hình cầu hoặc hình cầu nào. ốc tai (kock' lee uh) [Gk. kokhlos : ốc sên] Một ống xoắn ốc ở tai trong của động vật có xương sống; nó chứa các tế bào cảm giác liên quan đến thính giác. đồng trội Một tình trạng trong đó hai alen tại một locus tạo ra các hiệu ứng kiểu hình khác nhau và cả hai hiệu ứng này đều xuất hiện ở các cá thể dị hợp tử. codon Ba nucleotide trong RNA thông tin chỉ đạo vị trí của một axit amin cụ thể vào chuỗi polypeptide. (Tương phản với anticodon.) coelom (xem' loam) [Gk. koiloma : khoang] Một khoang cơ thể động vật, được bao bọc bởi lớp trung bì cơ và được lót bằng một lớp trung bì gọi là phúc mạc cũng bao quanh các cơ quan nội tạng. coelomate Sở hữu một coelom.coenocytic (xem' a sit ik) [Gk. koinos : common + kytos : container] Đề cập đến tình trạng, được tìm thấy ở một số sợi nấm, của "tế bào" chứa nhiều nhân nhưng được bao bọc bởi một màng sinh chất. Kết quả từ sự phân chia hạt nhân mà không có cytokinesis. coenzym Một phân tử hữu cơ không phải protein có vai trò xúc tác bởi enzym. coenzym A (CoA) Một coenzim được sử dụng trong nhiều phản ứng sinh hóa khác nhau với vai trò là chất mang các nhóm acyl. đồng tiến hóa Các quá trình tiến hóa trong đó sự thích nghi ở một loài dẫn đến sự tiến hóa của sự thích nghi ở loài mà nó tương tác; còn được gọi là sự thích ứng qua lại. cofactor Một ion vô cơ liên kết yếu với enzyme và cần thiết cho hoạt động của nó. cohesin Một protein liên quan đến việc liên kết các nhiễm sắc thể với nhau. sự gắn kết Xu hướng của các phân tử (hoặc bất kỳ chất nào) dính vào nhau. đoàn hệ (co' hort) [L. cohors : đại đội lính] Một nhóm sinh vật có độ tuổi tương tự. làm cứng lạnh Một quá trình mà thực vật có thể thích nghi với nhiệt độ lạnh hơn; đòi hỏi phải tiếp xúc nhiều lần với nhiệt độ mát mẻ trong nhiều ngày. coleoptile Một lớp vỏ bao quanh và bảo vệ mô phân sinh đỉnh chồi và các lá sơ cấp non của cây cỏ khi chúng di chuyển trong đất. collagen [Gk. kolla : keo] Một loại protein dạng sợi được tìm thấy nhiều trong xương và mô liên kết. ống góp Ở động vật có xương sống, một ống nhận nước tiểu do các nephron của thận tạo ra và đưa chất lỏng đó đến niệu quản để bài tiết. collenchyma (cull eng' kyma) [Gk. kolla : keo + enchyma : truyền] Một loại tế bào thực vật, sống ở độ tuổi trưởng thành về chức năng, có khả năng hỗ trợ linh hoạt nhờ thành tế bào sơ cấp dày lên ở các góc. (Ngược lại với nhu mô, củng mạc.) đại tràng [Gk. kolon] Phần ruột nằm giữa ruột non và hậu môn. Còn được gọi là ruột già. chủ nghĩa hội sinh [L. com : together + mensa : table] Một kiểu tương tác giữa các loài trong đó một bên tham gia được hưởng lợi còn bên kia không bị ảnh hưởng. giao tiếp Một tín hiệu từ một sinh vật (hoặc tế bào) làm thay đổi chức năng hoặc hành vi của một sinh vật (hoặc tế bào) khác. cộng đồng Bất kỳ nhóm sinh thái tích hợp nào của các loài vi sinh vật, thực vật và động vật sinh sống trong một khu vực nhất định. xương nhỏ gọn Một loại xương có cấu trúc rắn chắc. (Tương phản với xương xốp.) Tế bào đồng hành Trong thực vật hạt kín, một tế bào chuyên biệt được tìm thấy liền kề với một phần tử ống rây. thí nghiệm so sánh Thiết kế thí nghiệm trong đó dữ liệu từ các mẫu hoặc quần thể không được điều khiển khác nhau được so sánh, nhưng trong đó các biến số không được kiểm soát hoặc thậm chí không nhất thiết phải được xác định. (Ngược lại với thí nghiệm có kiểm soát.) bộ gen so sánh So sánh trình tự DNA giữa các sinh vật khác nhau được hỗ trợ bằng máy tính để phát hiện các gen có chức năng liên quan. cạnh tranh Trong sinh thái học, việc hai hoặc nhiều loài sử dụng cùng một nguồn tài nguyên khi nguồn tài nguyên đó không đủ cung cấp cho nhu cầu tổng hợp của loài đó.Loại trừ cạnh tranh Kết quả của sự cạnh tranh giữa các loài về tài nguyên, trong đó một loài loại bỏ hoàn toàn loài kia khỏi một môi trường sống nhất định. Chất ức chế cạnh tranh Chất không phải cơ chất liên kết với vị trí hoạt động của enzyme và do đó ức chế sự liên kết của cơ chất của nó. (Tương phản với chất ức chế không cạnh tranh.) hệ thống bổ sung Một nhóm gồm 11 protein đóng vai trò trong một số phản ứng của hệ thống miễn dịch. Các protein bổ sung không phải là globulin miễn dịch. ghép cặp bazơ bổ sung Cặp bazơ AT (hoặc AU), TA (hoặc UA), CG và GC trong DNA sợi đôi, trong phiên mã và giữa tRNA và mRNA. DNA DNA bổ sung (cDNA) được hình thành bằng cách phiên mã ngược hoạt động với mẫu RNA; chất trung gian thiết yếu trong quá trình sinh sản của retrovirus; được sử dụng làm công cụ trong công nghệ DNA tái tổ hợp; thiếu intron. phân cắt hoàn toàn Mô hình phân cắt xảy ra ở những quả trứng có ít lòng đỏ. Các rãnh phân chia sớm phân chia trứng hoàn toàn và phôi bào có kích thước tương tự nhau. (Tương phản với sự phân cắt không hoàn toàn.) biến thái hoàn toàn Một sự thay đổi trạng thái trong vòng đời của một sinh vật trong đó cơ thể gần như được xây dựng lại hoàn toàn để tạo ra một cá thể có hình dạng cơ thể rất khác. Đặc điểm của các loài côn trùng như bướm, bướm đêm, bọ cánh cứng,

kiến, ong bắp cày và ruồi. ion phức Nhóm các nguyên tử liên kết cộng hóa trị mang điện tích (ví dụ NH4+, ion amoni).

Bảng chú giải vòng đời phức hợp G-9 Liên quan đến các loài ký sinh, một vòng đời đòi hỏi nhiều hơn một vật chủ để hoàn thành. transposon tổng hợp Hai phần tử có thể chuyển vị nằm gần nhau, chuyển vị cùng nhau và mang theo trình tự DNA xen kẽ. (Xem phần tử có thể chuyển vị.) hợp chất (1) Một chất được tạo thành từ các nguyên tử của nhiều nguyên tố. (2) Được tạo thành từ nhiều đơn vị, giống như mắt kép của động vật chân đốt. gradient nồng độ Sự chênh lệch nồng độ của ion hoặc chất hóa học khác từ vị trí này sang vị trí khác, thường xuyên qua màng. (Xem vận chuyển tích cực; khuếch tán thuận lợi.) tiến hóa phối hợp Sự tiến hóa chung của một họ gen lặp lại, sao cho những thay đổi ở một bản sao của họ gen được sao chép ở các bản sao khác của họ gen, và do đó tiến hóa "trong sự hòa hợp". ; (Xem chuyển đổi gen thiên vị; trao đổi chéo không đồng đều.) phản ứng ngưng tụ Một phản ứng hóa học trong đó hai phân tử được kết nối với nhau bằng liên kết cộng hóa trị và một phân tử nước được giải phóng (AH + BOH — > AB + H20.) (Tương phản với phản ứng thủy phân.) đột biến có điều kiện Một đột biến dẫn đến kiểu hình đặc trưng chỉ trong những điều kiện môi trường nhất định. phản xạ có điều kiện Một hình thức học tập kết hợp được mô tả lần đầu tiên bởi Ivan Pavlov, trong đó phản ứng tự nhiên (chẳng hạn như tiết nước bọt khi phản ứng với thức ăn) trở nên liên quan đến một kích thích thông thường không liên quan (chẳng hạn như tiếng chuông). dẫn nhiệt Sự truyền nhiệt từ vật này sang vật khác thông qua tiếp xúc trực tiếp. hình nón Ở loài cây lá kim, một cấu trúc sinh sản bao gồm các vảy mang bào tử kéo dài từ trục trung tâm. (Tương phản với strobilus.) tế bào hình nón Trong võng mạc của động vật có xương sống, một loại tế bào cảm quang chịu trách nhiệm về tầm nhìn màu sắc. conidium (ko nid' ee um) (số nhiều: conidia) [Gk. konis : bụi] Một loại bào tử nấm đơn bội sinh ra ở đầu sợi nấm, không được bao bọc trong bào tử. cách chia động từ (kon ju gay' shun) [L. conjugare : ách cùng nhau] (1) Một quá trình trong đó DNA được truyền từ tế bào này sang tế bào khác thông qua ống liên hợp, giống như ở vi khuẩn. (2) Một quá trình sinh sản không sinh sản trong đó Paramecium và các loài trùng khác trao đổi vật liệu di truyền. mô liên kết Một loại mô kết nối hoặc bao quanh các mô khác; các tế bào của nó được nhúng vào một ma trận chứa collagen. Một trong bốn loại mô chính ở động vật đa bào, bao gồm sụn, xương, máu và mỡ. connexon Trong một điểm nối khoảng cách, một kênh protein liên kết các tế bào động vật lân cận. sinh học bảo tồn Một ngành khoa học ứng dụng tiến hành nghiên cứu nhằm mục đích duy trì sự đa dạng của sự sống trên Trái đất. được bảo tồn Liên quan đến một gen hoặc đặc điểm tiến hóa rất chậm và tương tự hoặc thậm chí giống hệt nhau ở các cá thể thuộc các nhóm rất khác nhau. cùng loài Các cá thể cùng loài. vùng cố định Phần của phân tử globulin miễn dịch có thành phần axit amin xác định loại của nó và không khác nhau giữa các globulin miễn dịch trong loại đó.(Tương phản với biến vùng.) cấu thành Luôn hiện diện; được sản xuất liên tục với tốc độ không đổi. (Ngược lại với gen cảm ứng.) gen cấu thành. Các gen được biểu hiện mọi lúc. (Ngược lại với các gen cảm ứng.) Các protein cấu thành Các protein mà một sinh vật sản xuất liên tục và với tốc độ tương đối ổn định. người tiêu dùng Một sinh vật ăn các mô của một số sinh vật khác. tương tác giữa người tiêu dùng và tài nguyên Các tương tác trong đó sinh vật có được dinh dưỡng bằng cách ăn các sinh vật sống khác hoặc bị ăn chính mình. trôi dạt lục địa Sự chuyển động dần dần của các lục địa trên thế giới đã xảy ra trong hàng tỷ năm. biện pháp tránh thai Các phương pháp ngừa thai nhằm ngăn ngừa sự thụ tinh hoặc cấy ghép (thụ thai). không bào co bóp (kon trak' tul) Một không bào chuyên biệt thu thập lượng nước dư thừa được đưa vào nhờ quá trình thẩm thấu, sau đó co lại để đẩy nước ra khỏi tế bào. thí nghiệm có kiểm soát Một thí nghiệm trong đó mẫu được chia thành các nhóm trong đó các nhóm thử nghiệm được tiếp xúc với các thao tác của một biến độc lập trong khi một nhóm đóng vai trò là đối chứng chưa được xử lý. Sau đó, dữ liệu từ các nhóm khác nhau được so sánh để xem liệu có những thay đổi trong biến phụ thuộc do thao tác thử nghiệm hay không. (Tương phản với thí nghiệm so sánh.) Hệ thống được điều khiển Một tập hợp các thành phần trong hệ thống sinh lý được điều khiển bởi các lệnh từ hệ thống điều tiết. (Tương phản với hệ thống điều tiết.) đối lưu Sự truyền nhiệt đến hoặc từ một bề mặt thông qua một dòng không khí hoặc chất lỏng chuyển động. tiến hóa hội tụ Sự tiến hóa độc lập của các đặc điểm tương tự từ các đặc điểm tổ tiên khác nhau. nếp gấp Các nếp gấp của vỏ não của động vật có xương sống thành các đường gờ gọi là gyri (hát, gyrus) và các thung lũng gọi là rãnh (hát, rãnh). Mức độ tích chập vỏ não tăng lên về mặt phân loại và đặc biệt rộng rãi ở người. giao hợp Hành vi sinh sản dẫn đến việc con đực gửi tinh trùng vào đường sinh sản của con cái. cambium bần [L. cambiare : trao

đổi] Ở thực vật, mô phân sinh bên tạo ra sự tăng trưởng thứ cấp, chủ yếu ở dạng tế bào bảo vệ có vách sáp, bao gồm một số tế bào trở thành vỏ cây. nút chai Ở thực vật, lớp mô bảo vệ ngoài cùng bao gồm các tế bào có thành dày được chống thấm bằng suberin. Giác mạc Mô trong suốt bao phủ mắt và cho phép ánh sáng đi qua võng mạc. tràng hoa (ko vai' lah) [L. tràng hoa : một vương miện nhỏ] Tất cả các cánh hoa, gộp lại. thể vàng (kor' mủ loo' tee um) (số nhiều: thể lutea) [L. thể màu vàng] Một cấu trúc được hình thành từ nang trứng sau khi rụng trứng; sản xuất hormone quan trọng để duy trì thai kỳ. hành lang Sự kết nối giữa các mảng môi trường sống mà qua đó các sinh vật có thể phân tán; đóng một vai trò quan trọng trong việc duy trì các quần thể con. vỏ não [L. vỏ: bao phủ, vỏ] (1) Ở thực vật, mô giữa lớp biểu bì và mô mạch của thân hoặc rễ. (2) Ở động vật,mô bên ngoài của một số cơ quan, chẳng hạn như tuyến thượng thận (vỏ thượng thận) và não (vỏ não). corticosteroid Các hormone steroid được sản xuất và giải phóng bởi vỏ tuyến thượng thận. corticotropin Một loại hormone nhiệt đới được sản xuất bởi hormone trước tuyến yên có tác dụng kích thích giải phóng cortisol từ vỏ thượng thận. Còn được gọi là hormone vỏ thượng thận (ACTH). hormone giải phóng corticotropin Một loại hormone được sản xuất bởi vùng dưới đồi để kiểm soát việc giải phóng cortisol từ tuyến yên trước. cortisol Một loại corticosteroid làm trung gian cho phản ứng căng thẳng. chi phí Sự giảm khả năng thích ứng do thực hiện một hành vi hoặc có một đặc điểm. Cách tiếp cận chi phí-lợi ích Một cách tiếp cận nghiên cứu tiến hóa giả định rằng động vật có một lượng thời gian và năng lượng hạn chế để dành cho từng hoạt động của nó và mỗi hoạt động đều có chi phí cũng như lợi ích phù hợp. (Xem thêm sự cân bằng.) lá mầm (kot' ul lee' dun) [Gk. kotyledon: khoảng trống] Một "lá hạt." Cơ quan phôi thai dự trữ và tiêu hóa các chất dự trữ; có thể nở ra khi hạt nảy mầm. dòng chảy ngược dòng Sự sắp xếp nhằm thúc đẩy sự trao đổi nhiệt tối đa hoặc của một chất có thể khuếch tán giữa hai chất lỏng bằng cách cho chất lỏng chảy theo hướng ngược nhau thông qua các bình song song gần nhau. bộ trao đổi nhiệt ngược dòng Trong "nóng" cá, sự thích nghi của hệ tuần hoàn sao cho máu động mạch chảy vào cơ được làm ấm bởi máu tĩnh mạch chảy

G-10 Thuật ngữ ra khỏi cơ, nhờ đó bảo toàn nhiệt độ cơ thể bằng cách trao đổi ngược dòng. hệ số nhân ngược dòng Cơ chế làm tăng nồng độ dịch kẽ trong thận của động vật có vú thông qua dòng chảy ngược dòng trong quai Henle và tính thấm chọn lọc và vận chuyển tích cực các ion theo các đoạn của quai Henle. Liên kết cộng hóa trị Liên kết hóa học dựa trên sự dùng chung electron giữa hai nguyên tử. Các vùng DNA của đảo CpG giàu dư lượng C liền kề với dư lượng G. Đặc biệt có nhiều chất xúc tiến, những vùng này thường xảy ra quá trình methyl hóa cytosine. Chuyển hóa axit crassulacean (CAM) Một con đường trao đổi chất cho phép thực vật sở hữu nó lưu trữ carbon dioxide vào ban đêm và sau đó thực hiện quang hợp vào ban ngày khi khí khổng đóng. Độ dài đêm tới hạn Trong phản ứng ra hoa quang chu kỳ của thực vật ngày ngắn, độ dài đêm mà ở trên đó cây ra hoa và dưới độ dài đó thì cây vẫn ở trạng thái sinh dưỡng. (Điều ngược lại áp dụng cho trường hợp cây ngày dài.) Thời kỳ quan trọng Xem thời kỳ nhạy cảm. crop Một túi dự trữ thức ăn đơn giản, là cơ quan đầu tiên trong số hai cơ quan giống như dạ dày ở nhiều loài động vật (bao gồm bò sát, giun đất và nhiều loại côn trùng khác nhau). {Xem thêm mề.) Mặt cắt ngang Một mặt cắt vuông góc với trục dài nhất của kết cấu. Còn được gọi là mặt cắt ngang. lai chéo Cơ chế mà các gen liên kết trải qua quá trình tái tổ hợp. Nói chung, thuật ngữ này đề cập đến sự trao đổi qua lại của các phân đoạn tương ứng giữa hai nhiễm sắc thể tương đồng. xuyên âm Tương tác giữa các đường dẫn truyền tín hiệu khác nhau. mật mã [Gk. kryptos : ẩn] Sự giống nhau của một sinh vật với một phần môi trường của nó, giúp nó thoát khỏi sự phát hiện của kẻ thù. mật mã [Gk. kryptos :ẩn + kroma : màu sắc] Cơ quan cảm quang làm trung gian cho một số hiệu ứng ánh sáng xanh ở thực vật và động vật. ctene (thiếu niên) [Gk. cteis : lược] Ở ctenophores, một dãy các tấm chứa lông mao giống như chiếc lược. Ctenophores di chuyển bằng cách đập vào các lông mao trên tám ctene của chúng. nuôi cấy (1) Một hiệp hội phòng thí nghiệm của các sinh vật trong điều kiện được kiểm soát. (2) Tập hợp kiến thức, công cụ, giá trị và quy tắc đặc trưng cho xã hội loài người. Cumulus Một lớp keo dày bảo vệ trứng của động vật có vú. cupula Gelatin sưng phồng trong các kênh bán khuyên của hệ thống tiền đình. Một vòm bao quanh các lông mao tế bào lông phản ứng với chất lỏng dịch chuyển trong ống tủy. các dòng hải lưu Các mô hình hoàn lưu trong nước bề mặt của đại dương được điều khiển bởi các cơn gió thịnh hành. lớp biểu bì (1) Ở thực vật, một lớp sáp ở bề mặt bên ngoài cơ thể có tác dụng làm chậm quá trình mất nước. (2) Ở động vật sinh dục, lớp vỏ bên ngoài có tác dụng bảo vệ và hỗ trợ và được lột xác định kỳ. AMP tuần hoàn Xem cAMP. vận chuyển điện tử tuần hoàn Trong các phản ứng ánh sáng quang hợp, dòng điện tử tạo ra ATP nhưng không có

NADPH hoặc 02. diễn thế theo chu kỳ Mô hình thay đổi thành phần cộng đồng (kế tiếp) trong đó cộng đồng đỉnh cao phụ thuộc vào các nhiễu loạn tuần hoàn (ví dụ,fire) để tồn tại. (Ngược lại với sự kế thừa định hướng.) cyclin Một protein kích hoạt một kinase phụ thuộc cyclin, mang lại sự chuyển tiếp trong chu kỳ tế bào. kinase phụ thuộc cyclin (Cdk) Một protein kinase có protein mục tiêu tham gia vào quá trình chuyển đổi trong chu kỳ tế bào và chỉ hoạt động khi được tạo phức với các tiểu đơn vị protein bổ sung, được gọi là cyclin. cytokine Một protein điều hòa được tạo ra bởi các tế bào của hệ thống miễn dịch có ảnh hưởng đến các tế bào mục tiêu khác trong hệ thống miễn dịch. cytokinesis (syr toe kine ee' sis) [Gk. kytos : container + kinein : di chuyển] Sự phân chia tế bào chất của một tế bào đang phân chia. (Ngược lại với quá trình nguyên phân.) cytokinin (sy' toe kine' in) Một thành viên của một nhóm chất tăng trưởng thực vật có vai trò trong quá trình lão hóa, phân chia tế bào và các hiện tượng khác. Tế bào chất Nội dung của tế bào, không bao gồm nhân. yếu tố quyết định tế bào chất Trong quá trình phát triển của động vật, các sản phẩm gen mà sự phân bố không gian của chúng có thể xác định những thứ như trục phôi. sự phân chia tế bào chất Sự phân bố không đối xứng của các yếu tố quyết định tế bào chất trong phôi động vật đang phát triển. cytosine (C) (địa điểm đã thấy) Một bazơ chứa nitơ được tìm thấy trong DNA và RNA. khung tế bào Mạng lưới các vi ống và vi sợi tạo nên hình dạng và khả năng sắp xếp các bào quan và khả năng di chuyển của tế bào nhân chuẩn. bào tương Phần chất lỏng của tế bào chất, không bao gồm các bào quan và chất rắn khác. Tế bào T gây độc tế bào (Tc) Các tế bào của hệ thống miễn dịch tế bào nhận biết và loại bỏ trực tiếp các tế bào bị nhiễm vi-rút. (Tương phản với các tế bào T-helper.) D DAG Xem diacylglycerol. dữ liệu Quan sát định lượng về một hệ thống đang được nghiên cứu. nhiễm sắc thể con Trong quá trình nguyên phân, các nhiễm sắc thể được tách ra từ đầu kỳ sau trở đi. không gian chết Thể tích phổi không được thông khí bằng không khí trong lành (vì phổi không bao giờ được làm trống hoàn toàn trong quá trình thở ra). vùng chết Các khu vực trong hệ sinh thái dưới nước không có đời sống thủy sinh do hiện tượng phú dưỡng đã dẫn đến sự suy giảm oxy nghiêm trọng. rụng lá [L. deciduus : rụng] Đề cập đến một loại cây thân gỗ rụng lá nhưng không chết. trí nhớ khai báo Trí nhớ về con người, địa điểm, sự kiện và sự vật có thể được nhớ lại và mô tả một cách có ý thức. (Tương phản với bộ nhớ thủ tục.) bộ phân hủy Một sinh vật chuyển hóa các hợp chất hữu cơ trong các mảnh vụn và sinh vật chết, giải phóng vật liệu vô cơ; được tìm thấy trong số các vi khuẩn, sinh vật nguyên sinh và nấm. Xem thêm động vật ăn mảnh vụn, saprobe. logic suy diễn Quá trình suy nghĩ logic bắt đầu bằng một tiền đề được cho là đúng, sau đó dự đoán những sự kiện nào cũng phải đúng để tương thích với tiền đề đó. (Tương phản với logic quy nạp.) defensin Một loại protein được tạo ra bởi các tế bào thực bào có tác dụng tiêu diệt vi khuẩn và vi rút bao bọc bằng cách đưa vào màng sinh chất của chúng. bệnh thiếu hụt Một tình trạng (ví dụ, bệnh scurvy và bệnh beriberi) do thiếu hụt mãn tính bất kỳ chất dinh dưỡng thiết yếu nào.thoái hóa Tình huống trong đó một axit amin có thể được đại diện bởi bất kỳ một trong hai hoặc nhiều codon khác nhau trong RNA thông tin. Hầu hết các axit amin có thể được đại diện bởi nhiều hơn một codon. xóa Một đột biến do mất một đoạn gen hoặc nhiễm sắc thể liên tục. Những đột biến như vậy hầu như không bao giờ trở lại kiểu hoang dã. (Ngược lại với sự nhân đôi, đột biến điểm.) demethylase Một enzyme xúc tác loại bỏ nhóm methyl khỏi cytosine, đảo ngược quá trình methyl hóa DNA. nhân khẩu học Nghiên cứu về cơ cấu dân số và các quá trình (các sự kiện nhân khẩu học, bao gồm cả sinh và tử) mà nó thay đổi. biến tính Mất hoạt tính của một enzyme hoặc phân tử axit nucleic do sự thay đổi cấu trúc gây ra bởi nhiệt hoặc các phương tiện khác. đuôi gai [Gk. dendron : cây] Phân nhánh các sợi (quy trình) của tế bào thần kinh. Các sợi nhánh thường tương đối ngắn so với sợi trục và thường mang thông tin đến thân tế bào thần kinh. khử nitrat Hoạt động trao đổi chất trong đó các ion nitrat và nitrit bị khử để tạo thành khí nitơ; được thực hiện bởi một số vi khuẩn đất. chất khử nitơ Vi khuẩn giải phóng nitơ vào khí quyển dưới dạng khí nitơ (N2). mật độ Xem mật độ dân số. phụ thuộc vào mật độ Liên quan đến ảnh hưởng đến quy mô dân số tăng tỷ lệ thuận với mật độ dân số.

Thuật ngữ G-11 không phụ thuộc vào mật độ Duy trì ảnh hưởng đến kích thước quần thể hoạt động độc lập với axit deoxyribonucleic mật độ quần thể Xem DNA. deoxyribonucleoside triphosphate (dNTPs) Nguyên liệu thô để tổng hợp DNA: deoxy adenosine triphosphate (dATP), deoxythymidine triphosphate (dTTP), deoxy cytidine triphosphate (dCTP), và deoxy guanosine triphosphate (dGTP). Còn được gọi là deoxyribonucleotide. deoxyribose Một loại đường có 5 carbon được tìm thấy trong nucleotide và DNA. biến phụ thuộc Trong một thí nghiệm khoa học, phản ứng được đo và phân tích dưới dạng biến độc lập được điều

khiển (Xem biến độc lập.) khử cực Sự thay đổi điện thế nghỉ trên màng để bên trong tế bào trở nên ít âm hơn, hoặc thậm chí dương hơn , so với bên ngoài tế bào. (Tương phản với sự siêu phân cực.) Đặc điểm dẫn xuất Một đặc điểm khác với đặc điểm tổ tiên. (Tương phản với synapomorphy.) Hệ thống mô da Lớp vỏ bên ngoài của cây, bao gồm lớp biểu bì ở cây non và lớp biểu bì ở cây có sự phát triển thứ cấp rộng rãi. (Tương phản với hệ thống mô đất và hệ thống mô mạch máu.) nguồn gốc có sự biến đổi Tiền đề của Darwin rằng tất cả các loài đều có chung một tổ tiên và đã phân hóa dần dần theo thời gian. desmosome (dez' mo sowm) [Gk. desmos : liên kết + soma: cơ thể] Một mối nối kết dính giữa các tế bào động vật. desmotubule Một phần màng mở rộng nối lưới nội chất của hai tế bào thực vật đi qua plasmodesma. tăng trưởng xác định Một mô hình tăng trưởng trong đó sự tăng trưởng của một sinh vật hoặc cơ quan chấm dứt khi đạt đến trạng thái trưởng thành; đặc trưng của hầu hết động vật và một số cơ quan thực vật. (Ngược lại với sự tăng trưởng không xác định.) Xác định Trong quá trình phát triển, quá trình trong đó số phận của một tế bào phôi hoặc một nhóm tế bào (ví dụ, trở thành tế bào biểu bì hoặc tế bào thần kinh) được ấn định (được xác định). mảnh vụn (di try' ti vore) [L. detritus: hao mòn + vorare: nuốt chửng] Một sinh vật lấy năng lượng từ xác chết hoặc chất thải (mảnh vụn) của sinh vật khác. Sự phát triển Quá trình trong đó một sinh vật đa bào, bắt đầu từ một tế bào, trải qua một loạt các thay đổi, đảm nhận các dạng liên tiếp đặc trưng cho vòng đời của nó. Tính dẻo phát triển Khả năng của một sinh vật thay đổi mô hình phát triển của nó để đáp ứng với các điều kiện môi trường. diacylglycerol (DAG) Trong hoạt động của hormone, chất truyền tin thứ hai được tạo ra bằng cách thủy phân loại bỏ nhóm đầu của một số phospholipid nhất định. Diapause Khoảng thời gian ngừng phát triển hoặc sinh sản, được đưa vào để đáp ứng với độ dài ngày, giúp sinh vật có thể tồn tại tốt hơn. màng ngăn (thuốc nhuộm' uh fram) [Gk. diaphrassein: rào chắn] (1) Một tấm cơ ngăn cách khoang ngực và khoang bụng ở động vật có vú; chịu trách nhiệm về hơi thở. (2) Một phương pháp ngừa thai trong đó một tấm cao su được đặt trên cổ tử cung của người phụ nữ, ngăn chặn sự xâm nhập của tinh trùng.tâm trương (thuốc nhuộm mông ee) [Gk. giãn nở] Phần của chu kỳ tim khi cơ tim thư giãn. (Tương phản với tâm thu.) phân đôi (thuốc nhuộm cũi' oh mus) [Gk. dichot: chia làm hai; tomia: bị loại bỏ) Kiểu phân nhánh trong đó chồi phân chia ở đỉnh tạo ra hai nhánh tương đương và sau đó không bao giờ chồng lên nhau. diencephalon Phần não trước của động vật có xương sống phát triển thành đồi thị và vùng dưới đồi. biểu hiện gen khác biệt Giả thuyết cho rằng, vì tất cả các tế bào đều chứa tất cả các gen, điều làm cho một loại tế bào khác với loại khác là sự khác biệt trong quá trình phiên mã và dịch mã của các gen đó. biệt hóa Quá trình trong đó các tế bào giống nhau ban đầu đi theo những con đường phát triển khác nhau; biểu hiện thực sự của quyết tâm. đồng tiến hóa khuếch tán Sự tiến hóa của những đặc điểm tương tự trong các nhóm loài chịu áp lực chọn lọc tương tự do các nhóm loài khác mà chúng tương tác áp đặt. khuếch tán Chuyển động ngẫu nhiên của các phân tử hoặc các hạt khác, dẫn đến sự phân bố đồng đều của các hạt khi không có rào cản. không bào tiêu hóa Ở sinh vật nguyên sinh, một cơ quan chuyên biệt để tiêu hóa thức ăn được tiêu hóa bởi quá trình nhập bào. chéo dihybrid Sự giao phối trong đó bố mẹ khác nhau về các alen của hai locus quan tâm. dikaryon (di care' ee ahn) [Gk. di: two + karyon: kernel] Một tế bào hoặc sinh vật mang hai nhân có thể phân biệt được về mặt di truyền. Thường gặp ở nấm. dioecious (chết đi eesh' chúng tôi) [Gk. di: two + oikos: house] Liên quan đến các sinh vật trong đó có cả hai giới tính "nơi ở" ở hai cá thể khác nhau, do đó trứng và tinh trùng không được tạo ra ở cùng một cá thể. Ví dụ: con người, ruồi giấm, cây chà là. (Ngược lại với đơn sắc.) lưỡng bội Có hai lớp tế bào. (Tương phản với tam bội.) lưỡng bội (nhúng' loid) [Gk. diplos: double] Có bộ nhiễm sắc thể bổ sung bao gồm hai bản sao (tương đồng) của mỗi nhiễm sắc thể. Được chỉ định 2 n. (Ngược lại với đơn bội.) phát triển trực tiếp Mô hình phát triển (đặc biệt là ở côn trùng) trong đó con non trông giống như phiên bản thu nhỏ của con trưởng thành. (Tương phản với sự biến thái.) Sự thích nghi trực tiếp Thành phần của sự thích nghi có được từ một sinh vật tự sinh ra con cái của nó. (Ngược lại với sự phù hợp toàn diện, chọn lọc họ hàng.) Chọn lọc định hướng Lựa chọn trong đó các kiểu hình ở một cực của sự phân bố quần thể được ưa chuộng. (Tương phản với chọn lọc đột phá, chọn lọc ổn định.) diễn thế định hướng Thay đổi thành phần quần xã sau một sự xáo trộn (kế tiếp) được đặc trưng bởi sự tiến triển có trật tự lên đến đỉnh điểm ở trạng thái dai dẳng (cộng đồng cao trào). (Ngược lại với sự kế thừa theo chu kỳ.) disacarit Một loại carbohydrate được tạo thành từ hai monosacarit (đường đơn). Sự phân chia dạng đĩa Trong quá trình phát triển của động vật, một kiểu phân chia không hoàn chỉnh thường gặp ở cá, bò sát và chim, trứng của chúng chứa khối lòng đỏ dày đặc.phân tán Sự di chuyển của các sinh vật ra khỏi cơ thể mẹ hoặc khỏi quần thể hiện có. phân tán Sự phân bố của các cá thể trong không gian trong một quần thể. Sự phân tán tập trung xảy ra

khi các cá thể có xu hướng chiếm giữ cùng một không gian; phân tán thường xuyên là khi sự hiện diện của một cá thể làm giảm khả năng có một cá thể khác chiếm giữ cùng một không gian; và sự phân tán ngẫu nhiên giả định rằng có xác suất ngang nhau để bất kỳ cá nhân nào chiếm giữ bất kỳ không gian nhất định nào. chọn lọc đột phá Lựa chọn trong đó các kiểu hình ở cả hai thái cực của sự phân bố quần thể đều được ưa chuộng. (Tương phản với lựa chọn định hướng; lựa chọn ổn định.) Xa xa điểm đính kèm hoặc điểm tham chiếu khác. (Ngược lại với ống lượn gần.) Ống lượn xa Phần của ống thận từ nơi nó đến vỏ thận, vừa qua quai Henle đến nơi nó nối vào ống góp. (So sánh với ống lượn gần.) xáo trộn Một sự kiện ngắn hạn làm gián đoạn quần thể, cộng đồng hoặc hệ sinh thái bằng cách thay đổi môi trường. cầu disulfua Liên kết cộng hóa trị giữa hai nguyên tử lưu huỳnh (-S – S-) liên kết hai phân tử hoặc các phần ở xa của cùng một phân tử. DNA (axit deoxyribonucleic) Vật liệu di truyền cơ bản của mọi sinh vật sống. Ở sinh vật nhân chuẩn, dự trữ chủ yếu ở nhân tế bào. Một axit nucleic sử dụng deoxyribose chứ không phải ribose. Dấu vân tay DNA Một kiểu trình tự alen độc đáo của một cá thể, thường là các đoạn lặp song song ngắn và đa hình đơn nucleotide. DNA helicase Một loại enzyme làm bung chuỗi xoắn kép.thường lặp lại song song ngắn và đa hình nucleotide đơn. DNA helicase Một loại enzyme làm bung chuỗi xoắn kép.thường lặp lại song song ngắn và đa hình nucleotide đơn. DNA helicase Một loại enzyme làm bung chuỗi xoắn kép.

G-12 Thuật ngữ DNA ligase Enzyme kết hợp các chuỗi DNA bị đứt gãy trong quá trình sao chép và tái tổ hợp. Methyl hóa DNA Việc bổ sung các nhóm methyl vào các bazơ trong DNA, thường là cytosine hoặc guanine. DNA methyltransferase Một enzyme xúc tác quá trình methyl hóa DNA. DNA microarray Một hình vuông nhỏ bằng thủy tinh hoặc nhựa trên đó hàng nghìn chuỗi DNA đơn được cố định trên đó để có thể thực hiện lai RNA hoặc DNA có nguồn gốc từ tế bào với các chuỗi mục tiêu. DNA polymerase Bất kỳ nhóm enzyme nào xúc tác sự hình thành chuỗi DNA từ mẫu DNA. Sao chép DNA Việc tạo ra một chuỗi DNA mới trong đó DNA polymerase xúc tác cho sự tái tạo chính xác của chuỗi DNA (mẫu) hiện có. DNA transposon Các yếu tố di truyền di động di chuyển mà không tạo ra RNA trung gian. (Tương phản với retrotransposon.) miền (1) Một thành phần cấu trúc độc lập bên trong protein. Được mã hóa bởi các chuỗi nucleotide có thể nhận biết được, một miền thường gấp nếp tách biệt với phần còn lại của protein. Các miền tương tự có thể xuất hiện trong nhiều loại protein khác nhau trong các nhóm phát sinh chủng loại (ví dụ: "miền homeobox"; "miền liên kết với canxi"). (2) Trong phát sinh chủng loại, ba nhánh đơn ngành của sự sống (Vi khuẩn, Archaea và Eukarya). Sự thống trị Trong di truyền học, khả năng của một dạng alen của gen xác định kiểu hình của một cá thể dị hợp tử trong đó nhiễm sắc thể tương đồng mang cả nó và một alen (lặn) khác. (Ngược lại với trạng thái lặn.) trạng thái ngủ Tình trạng trong đó hoạt động bình thường bị đình chỉ, như ở một số bào tử, hạt và chồi. lưng [L. lưng : lưng] Về phía hoặc liên quan đến mặt sau hoặc bề mặt trên. (Tương phản với bụng.) Môi lưng Trong phôi lưỡng cư, đoạn lưng của phôi bào. Còn được gọi là "người tổ chức" vùng này chỉ đạo sự phát triển của các vùng phôi lân cận. thụ tinh kép Ở thực vật hạt kín, một quá trình trong đó nhân của hai tinh trùng thụ tinh cho một trứng. Nhân của một tinh trùng kết hợp với nhân trứng để tạo ra hợp tử, trong khi nhân kia kết hợp với hai nhân cực của cùng một quả trứng để tạo ra tế bào đầu tiên của nội nhũ tam bội (mô sẽ nuôi dưỡng cây đang phát triển). phôi thai). chuỗi xoắn kép Đề cập đến DNA và cấu hình cuộn dây (thường thuận tay phải) của hai sợi bổ sung, phản song song. điều hòa giảm Một quá trình phản hồi tiêu cực trong đó nồng độ hormone cao liên tục có thể làm giảm số lượng thụ thể của nó. (Tương phản với sự điều hòa.) tá tràng (do' uh dee' num) Phần đầu của ruột non của động vật có xương sống. (Tương phản với hồi tràng, hỗng tràng.) sao chép Một đột biến trong đó một đoạn của nhiễm sắc thể được nhân đôi, thường là do sự gắn vào của một đoạn bị mất khỏi phần tương đồng của nó. (Ngược lại với việc xóa.) E ecdysone (eck die' sone) [Gk. ek: out of + dyo : mặc quần áo] Ở côn trùng, một loại hormone gây ra sự lột xác.kinh tế sinh thái Lĩnh vực liên ngành hoạt động nhằm đánh giá giá trị kinh tế của đa dạng sinh học. hiệu quả sinh thái Sự chuyển giao tổng thể năng lượng từ bậc dinh dưỡng này sang bậc dinh dưỡng tiếp theo, được biểu thị bằng tỷ lệ giữa sản lượng tiêu dùng và sản lượng sản xuất. đường cong sống sót sinh thái Xem đường cong sống sót hệ sinh thái Một hoặc nhiều sinh vật cộng với môi trường bên ngoài mà chúng tương tác. sinh thái học [Gk. oikos : house] Nghiên cứu khoa học về sự tương tác của sinh vật với môi trường sống (sinh học) và không sống (phi sinh học) của chúng. hệ sinh thái (eek' oh sis Turn) Các sinh vật của một môi trường sống cụ thể, chẳng hạn như ao hoặc rừng, cùng với môi trường vật lý nơi chúng sinh sống. kỹ sư hệ sinh thái Một sinh vật

xây dựng các cấu trúc làm thay đổi môi trường sống hiện có hoặc tạo ra môi trường sống mới. dịch vụ hệ sinh thái Các quá trình mà hệ sinh thái duy trì các nguồn tài nguyên có lợi cho xã hội loài người. du lịch sinh thái Du lịch có trách nhiệm sinh thái đến các địa điểm tự nhiên. ngoại bì [Gk. ektos : bên ngoài + derma : da] Lớp ngoài cùng của ba lớp mầm phôi được mô tả lần đầu tiên trong quá trình hình thành dạ dày. Tạo ra làn da, cơ quan cảm giác và hệ thần kinh. nhiệt độ [Gk. ektos : bên ngoài + phích : nhiệt] Một loài động vật phụ thuộc vào nguồn nhiệt bên ngoài để điều chỉnh nhiệt độ cơ thể (Ngược lại với thu nhiệt.) phù nề (i dee' mah) [Gk. oidema : sưng tấy] Sưng mô do tích tụ chất lỏng. tác động biên Những thay đổi trong quá trình sinh thái trong một cộng đồng gây ra bởi các yếu tố vật lý và sinh học có nguồn gốc từ cộng đồng lân cận. tác nhân Một thành phần của hệ thống sinh lý phản ứng với thông tin bằng cách tác động đến những thay đổi (làm cho sự thay đổi xảy ra) trong môi trường bên trong; ví dụ bao gồm cơ bắp và các tế bào tiết của đường tiêu hóa. tế bào tác động Trong miễn dịch tế bào, tế bào B và tế bào T tấn công kháng nguyên, bằng cách tiết ra các kháng thể liên kết với kháng nguyên hoặc bằng cách giải phóng các phân tử tiêu diệt bất kỳ tế bào nào mang kháng nguyên. protein tác động Trong tín hiệu tế bào, một protein chịu trách nhiệm về phản ứng của tế bào đối với con đường truyền tín hiệu. tràn đầy (ef' ur unt) [L. ví dụ: out +ferre : chịu đựng] Truyền ra ngoài hoặc ra xa, như ở các tế bào thần kinh mang các xung động ra bên ngoài từ trung tâm đến hệ thần kinh ngoại biên (tế bào thần kinh ly tâm), hoặc mạch máu mang máu ra khỏi một cấu trúc. (Ngược lại với hướng tâm.) trứng Trong tất cả các sinh vật sinh sản hữu tính, giao tử cái; ở chim, bò sát và một số động vật có xương sống khác, một cấu trúc trong đó diễn ra quá trình phát triển phôi sớm. Xem thêm trứng ối, trứng. khớp thần kinh điện Một loại khớp thần kinh trong đó điện thế hoạt động lan truyền trực tiếp từ tế bào trước khớp thần kinh đến tế bào sau khớp thần kinh. (Tương phản với khớp thần kinh hóa học.) Điện tâm đồ (ECG hoặc EKG) Một bản ghi đồ họa về điện thế từ tim. gradient điện hóa gradient nồng độ của ion trên màng cộng với hiệu điện thế trên màng đó.Điện não đồ (EEG) Một bản ghi đồ họa về điện thế từ não. bức xạ điện từ Sóng tự lan truyền trong không gian và có cả tính chất điện và từ. electron Một hạt hạ nguyên tử bên ngoài hạt nhân mang điện tích âm và khối lượng rất nhỏ. vỏ electron Vùng xung quanh hạt nhân nguyên tử ở mức năng lượng cố định trong đó các electron quay quanh. vận chuyển điện tử Sự di chuyển của các điện tử qua một loạt protein với sự giải phóng năng lượng có thể được thu giữ ở gradient nồng độ hoặc ở dạng hóa học như độ âm điện NADH hoặc ATR Xu hướng của một nguyên tử là thu hút các điện tử khi nó xuất hiện như một phần của hợp chất . điện di Xem điện di trên gel. nguyên tố Một chất không thể chuyển đổi thành chất đơn giản hơn bằng các phương pháp hóa học thông thường. kéo dài (1) Trong sinh học phân tử, việc bổ sung các monome để tạo ra RNA hoặc protein dài hơn trong quá trình phiên mã hoặc dịch mã. (2) Sự phát triển của trục hoặc tế bào thực vật chủ yếu theo hướng dọc. thuyên tắc (em' buh lus) [Gk. embolos : nút chặn] Một cục máu đông lưu thông. Sự tắc nghẽn mạch máu do thuyên tắc hoặc bong bóng khí được gọi là tắc mạch. (Tương phản với huyết khối.) phôi [Gk. vi : bên trong + bryein : phát triển] Một động vật non, hoặc bào tử thực vật non, trong khi nó vẫn được chứa trong một cấu trúc bảo vệ như hạt, trứng hoặc tử cung. túi phôi Ở thực vật hạt kín, giao tử cái. Được tìm thấy trong noãn, nó

Bảng thuật ngữ G-13 bao gồm tám tế bào hoặc ít hơn, có màng bao bọc nhưng không có thành xenlulô giữa chúng. tế bào gốc phôi (ESC) Tế bào đa năng trong phôi nang. thuộc tính mới nổi Một thuộc tính của một hệ thống phức tạp không được thể hiện bởi các bộ phận thành phần riêng lẻ của nó. di cư Sự rời đi có chủ ý và thường có định hướng của một sinh vật khỏi môi trường sống mà nó đang sống. đặc hữu (en dem' ik) [Gk. endemos : bản địa] Bị giới hạn trong một khu vực cụ thể, do đó thường có sự phân bố tương đối hạn chế. endergonic Một phản ứng hóa học trong đó sản phẩm có năng lượng tự do cao hơn chất phản ứng, do đó cần phải cung cấp năng lượng tự do để xảy ra. (Tương phản với ngoại bào.) Tế bào nội tiết Các tế bào tiết ra các chất vào dịch ngoại bào. (Xem thêm tuyến nội tiết.) Tuyến nội tiết (en' doh krin) [Gk. endo : bên trong + krinein : để tách ra] Một tập hợp các tế bào tiết tiết hormone vào máu. Hệ thống nội tiết bao gồm tất cả các tế bào nội tiết và tuyến nội tiết trong cơ thể sản xuất và giải phóng hormone. (Ngược lại với tuyến ngoại tiết.) Nhập bào Một quá trình trong đó chất lỏng hoặc các hạt rắn được tế bào hấp thụ thông qua sự xâm lấn của màng sinh chất. (Ngược lại với sự xuất bào.) nội bì [Gk. endo : bên trong + derma : da] Lớp trong cùng của ba lớp mầm phôi được mô tả trong quá trình hình thành dạ dày. Làm phát sinh các đường tiêu hóa và hô hấp cũng như các cấu trúc liên quan đến chúng. nội bì Ở thực vật, một lớp tế bào chuyên biệt đánh dấu bên trong

vỏ não ở rễ và một số thân. Thường là rào cản đối với sự khuếch tán tự do của các chất hòa tan. hệ thống nội màng Một hệ thống màng nội bào trao đổi vật chất với nhau, bao gồm bộ máy Golgi, mạng lưới nội chất và lysosome khi có mặt. nội mạc tử cung Lớp biểu mô của tử cung. lưới nội chất (ER) [Gk. endo : bên trong + L. reticulum : net] Một hệ thống gồm các ống màng và túi dẹt được tìm thấy trong tế bào chất của sinh vật nhân chuẩn. Tồn tại ở hai dạng: ER thô, đính ribosome; và ER trơn tru, thiếu ribosome. endorphin Các phân tử trong não động vật có vú hoạt động như chất dẫn truyền thần kinh trong các con đường kiểm soát cơn đau. bộ xương nội tạng [Gk. endo : bên trong + skleros : cứng] Một bộ xương bên trong được bao phủ bởi các mô cơ thể mềm khác. (Tương phản với bộ xương ngoài.) nội nhũ [Gk. endo : bên trong + tinh trùng : hạt giống] Một mô hạt tam bội chuyên biệt chỉ có ở thực vật hạt kín; chứa chất dinh dưỡng dự trữ cho phôi phát triển. nội bào tử [Gk. endo : bên trong + bào tử: gieo] Ở một số vi khuẩn, một cấu trúc nghỉ ngơi có thể tồn tại trong điều kiện môi trường khắc nghiệt. lý thuyết nội cộng sinh [Gk. endo : bên trong + sym : together + bios : life] Lý thuyết cho rằng tế bào nhân chuẩn tiến hóa thông qua việc tế bào nhân sơ này bị tế bào nhân sơ khác nhấn chìm. nội mạc Lớp nội mô Một lớp tế bào biểu mô lót bên trong mạch máu. thu nhiệt [Gk. endo : bên trong + phích nước :nhiệt] Một loài động vật có thể kiểm soát nhiệt độ cơ thể bằng cách tiêu tốn năng lượng trao đổi chất của chính nó. (Ngược lại với ectotherm.) nội độc tố Một lipopolysacarit tạo thành một phần màng ngoài của một số vi khuẩn gram âm được giải phóng khi vi khuẩn phát triển hoặc ly giải. (Tương phản với ngoại độc tố.) Chi phí năng lượng Sự khác biệt giữa năng lượng mà một động vật tiêu tốn để thực hiện một hành vi và năng lượng mà nó sẽ tiêu tốn nếu nó nghỉ ngơi. năng lượng Khả năng thực hiện công hoặc di chuyển vật chất chống lại một lực đối lập. Khả năng thực hiện sự thay đổi trong các hệ thống vật lý và hóa học. quỹ năng lượng Một mô tả định lượng về tất cả các con đường trao đổi năng lượng giữa động vật và môi trường của nó. chất tăng cường Trình tự DNA điều hòa liên kết các yếu tố phiên mã để kích hoạt hoặc tăng tốc độ phiên mã. enkephalins Các phân tử trong não động vật có vú hoạt động như chất dẫn truyền thần kinh trong các con đường kiểm soát cơn đau. hệ thần kinh ruột Mạng lưới thần kinh ở lớp dưới niêm mạc và giữa các lớp cơ trơn của ruột động vật có xương sống. entanpy (H) Tổng năng lượng của một hệ thống. cuốn vào Tăng cường hoặc trì hoãn đồng hồ sinh học của sinh vật mỗi ngày để nó cùng pha với chu kỳ sáng-tối của môi trường sinh vật. entropy (S) (en' tro pee) [Gk. tropein : thay đổi] Thước đo mức độ rối loạn trong bất kỳ hệ thống nào. Các phản ứng tự phát trong một hệ kín luôn đi kèm với sự tăng entropy. virus bao bọc Một loại virus được bao bọc trong màng phospholipid có nguồn gốc từ tế bào chủ của nó. môi trường Bất cứ thứ gì xung quanh và tương tác hoặc ảnh hưởng đến quần thể, sinh vật hoặc tế bào. Có thể là bên ngoài hoặc nội bộ. gen môi trường Kỹ thuật giải trình tự được sử dụng khi các nhà sinh học không thể làm việc với toàn bộ bộ gen của một loài sinh vật nhân sơ mà thay vào đó kiểm tra các gen riêng lẻ được thu thập từ một mẫu ngẫu nhiên của môi trường sinh vật. sức đề kháng của môi trường Giảm tốc độ tăng trưởng của quần thể do sự chiếm đoạt các nguồn tài nguyên sẵn có của các cá thể khác trong quần thể. chủ nghĩa môi trường Việc sử dụng kiến thức sinh thái, cùng với kinh tế, đạo đức và nhiều vấn đề khác, để cung cấp thông tin cho các quyết định cá nhân và chính sách công liên quan đến quản lý tài nguyên thiên nhiên và hệ sinh thái. enzyme (en' zime) [Gk. zyme : làm men (như trong bánh mì men)] Một loại protein xúc tác giúp tăng tốc độ phản ứng sinh hóa. phức hợp enzyme-cơ chất (ES) Chất trung gian trong phản ứng được xúc tác bởi enzyme; bao gồm enzyme liên kết với (các) cơ chất của nó. epi- [Gk. trên, trên] Tiền tố dùng để chỉ một cấu trúc nằm chồng lên một cấu trúc khác; ví dụ, biểu bì, epiphyte. epiblast Phần trên hoặc phần trên của phôi phôi gia cầm được nối với phôi bào ở rìa của đĩa phôi. epiboly Sự di chuyển của các tế bào trên bề mặt của phôi bào về phía phôi bào đang hình thành. biểu bì [Gk. epi: trên + derma : da] Ở thực vật và động vật, là lớp tế bào ngoài cùng.(Thực vật chỉ dày một lớp tế bào.) mào tinh hoàn (epuh did' uh mus) [Gk. epi: over + didymos: tinh hoàn] Các ống cuộn trong tinh hoàn có chức năng lưu trữ tinh trùng và dẫn tinh trùng từ ống sinh tinh đến ống dẫn tinh. biểu sinh học Nghiên cứu khoa học về những thay đổi trong biểu hiện của một gen hoặc một bộ gen xảy ra mà không có sự thay đổi trong trình tự DNA. epinephrine (ep i nef' rin) [Gk. epi: over + nephros: thận] The "Chặt hay bay" hormone do tủy tuyến thượng thận sản xuất; nó cũng có chức năng như một chất dẫn truyền thần kinh. (Còn được gọi là adrenaline.) epistark Sự tương tác giữa các gen trong đó sự hiện diện của một alen cụ thể của một gen sẽ quyết định liệu một gen khác có được biểu hiện hay không. mô biểu mô Một loại mô động vật được tạo thành từ các tấm tế bào lót hoặc bao phủ các cơ quan, tạo thành các ống và bao phủ bề mặt cơ thể; một trong bốn loại mô chính ở động vật đa bào. epitope Xem yếu tố quyết định kháng nguyên. trạng thái cân bằng Bất kỳ

trạng thái nào của các lực đối lập cân bằng và không có sự thay đổi ròng. Thế cân bằng Điện thế màng tại đó ion ở trạng thái cân bằng điện hóa, nghĩa là không có dòng ion nào xuyên qua màng. ER Xem mạng lưới nội chất. tín hiệu lỗi Trong các hệ thống điều tiết, bất kỳ sự khác biệt nào giữa điểm đặt của hệ thống và điều kiện hiện tại của nó. hồng cầu (trang web hàng của bạn) [Gk. erythros: đỏ + kytos: vật chứa] Một tế bào hồng cầu. erythropoietin Một loại hormone được thận sản xuất để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy, kích thích sản xuất hồng cầu. thực quản (i soff' i gus) [Gk. oisophagos: thực quản] Phần ruột nằm giữa hầu họng và dạ dày.hồng cầu (trang web hàng của bạn) [Gk. erythros: đỏ + kytos: vật chứa] Một tế bào hồng cầu. erythropoietin Một loại hormone được thận sản xuất để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy, kích thích sản xuất hồng cầu. thực quản (i soff' i gus) [Gk. oisophagos: thực quản] Phần ruột nằm giữa hầu họng và dạ dày.hồng cầu (trang web hàng của bạn) [Gk. erythros: đỏ + kytos: vật chứa] Một tế bào hồng cầu. erythropoietin Một loại hormone được thận sản xuất để đáp ứng với tình trạng thiếu oxy, kích thích sản xuất hồng cầu. thực quản (i soff' i gus) [Gk. oisophagos: thực quản] Phần ruột nằm giữa hầu họng và dạ dày.

G-14 Thuật ngữ axit amin thiết yếu Axit amin mà động vật không thể tự tổng hợp được mà phải lấy từ thức ăn. yếu tố thiết yếu Một chất dinh dưỡng khoáng cần thiết cho sự tăng trưởng và sinh sản bình thường ở thực vật và động vật. Axit béo thiết yếu Axit béo mà động vật không thể tự tổng hợp được mà phải lấy từ thức ăn. Liên kết este Phản ứng ngưng tụ (giải phóng nước) trong đó nhóm cacboxyl của axit béo phản ứng với nhóm hydroxyl của rượu. Lipid, bao gồm hầu hết các lipid màng, được hình thành theo cách này. (Ngược lại với liên kết ether.) estivation (ess tuh vay' shun) [L. aestivalis : mùa hè] Một trạng thái ngủ đông và giảm chuyển hóa xảy ra trong mùa hè; thường là một phương tiện để sống sót sau hạn hán và/hoặc nắng nóng gay gắt. (Ngược lại với trạng thái ngủ đông.) estrogen Bất kỳ loại hormone sinh dục steroid nào; được sản xuất chủ yếu bởi buồng trứng ở động vật có vú. động dục (es' trus) [L. động dục : điên cuồng] Thời kỳ động dục, hoặc khả năng tiếp thu tình dục tối đa, ở một số động vật có vú cái. Thông thường, thời điểm động dục cũng là thời điểm con cái giải phóng trứng. cửa sông Quần xã sinh vật dưới nước trong đó nước mặn và nước ngọt trộn lẫn với nhau, giống như khi một dòng sông gặp đại dương. Bao gồm các hệ sinh thái như đầm lầy ngập mặn và rừng ngập mặn. liên kết ether Liên kết của hai hydrocacbon bằng một nguyên tử oxy (HC – O – CH). Liên kết Ether là đặc trưng của lipid màng của Archaea. (Tương phản với liên kết este.) đạo đức học [Gk. đặc tính : nhân vật + logo: nghiên cứu] Một cách tiếp cận nghiên cứu hành vi động vật tập trung vào nghiên cứu nhiều loài trong môi trường tự nhiên và giải quyết các câu hỏi về sự tiến hóa của hành vi. (So sánh với chủ nghĩa hành vi.) ethylene Một trong những hormone tăng trưởng thực vật, khí H2C=CH2. Tham gia vào quá trình chín của quả và các phản ứng tăng trưởng và phát triển khác. euchromatin Chất nhiễm sắc khuếch tán, chất nhiễm sắc không ngưng tụ. Chứa các gen hoạt động sẽ được phiên mã thành mRNA. (Ngược lại với chất dị nhiễm sắc.) Thực vật hai lá mầm Thực vật hạt kín có hai lá mầm phôi. (Xem thêm thực vật một lá mầm.) Eukarya Một trong ba lĩnh vực của sự sống; sinh vật được tạo thành từ một hoặc nhiều tế bào nhân chuẩn. (Xem thêm sinh vật nhân chuẩn.) sinh vật nhân chuẩn (yew car' ree yến mạch) [Gk. eu\ true + nhân hoặc nhân karyom] Các sinh vật có tế bào chứa vật liệu di truyền bên trong nhân. Bao gồm tất cả sự sống ngoài virus, vi khuẩn cổ và vi khuẩn. (Tương phản với sinh vật nhân sơ.) tính xã hội Liên quan đến một nhóm xã hội bao gồm các cá thể không sinh sản, như ở ong mật. Ống eustachian Một kết nối giữa tai giữa và cổ họng cho phép áp suất không khí cân bằng giữa tai giữa và thế giới bên ngoài. phú dưỡng hóa (yoo trofe' ik ay' shun) [Gk. eu\ true + trephein : phát triển mạnh] Việc bổ sung chất dinh dưỡng vào một vùng nước, dẫn đến những thay đổi trong quá trình sinh thái và thành phần loài trong đó. bay hơi Sự chuyển đổi của nước từ pha lỏng sang pha khí. tiến hóa Bất kỳ sự thay đổi dần dần. Hầu hết thường đề cập đến sự tiến hóa hữu cơ hoặc Darwin,đó là sự thay đổi về kiểu hình và di truyền trong quần thể sinh vật từ thế hệ này sang thế hệ khác. (Xem tiến hóa vĩ mô, tiến hóa vi mô; tương phản với sự hình thành loài.) sinh học phát triển tiến hóa (evodevo) Nghiên cứu về sự tương tác giữa các quá trình tiến hóa và phát triển, tập trung vào những thay đổi di truyền làm phát sinh hình thái mới. Các khái niệm chính của evo-devo bao gồm tính mô đun, bộ công cụ di truyền, công tắc di truyền và tính dị thời. bức xạ tiến hóa Sự phát triển nhanh chóng của nhiều loài trong một dòng tiến hóa duy nhất. đảo ngược tiến hóa Sự xuất hiện trở lại của một đặc điểm tổ tiên trong một nhóm mà trước đó đã có được đặc điểm phái sinh. thuyết tiến hóa Sự hiểu biết và ứng dụng các cơ chế của sự thay đổi tiến hóa vào các vấn đề sinh học. sửa chữa cắt bỏ Cơ chế sửa chữa DNA giúp loại bỏ DNA bị hư hỏng và thay thế nó bằng nucleotide

thích hợp. dễ bị kích thích Có khả năng tạo ra điện thế hoạt động. kích thích Đầu vào từ một tế bào thần kinh gây ra sự khử cực của tế bào nhận. trạng thái kích thích Trạng thái của một nguyên tử hoặc phân tử khi sau khi hấp thụ năng lượng, nó có nhiều năng lượng hơn ở trạng thái cơ bản bình thường. bài tiết Giải phóng các chất thải trao đổi chất của cơ thể. Hệ bài tiết Ở động vật, các cơ quan duy trì thể tích, nồng độ chất tan và thành phần của dịch ngoại bào bằng cách bài tiết nước, chất hòa tan và chất thải nitơ dưới dạng nước tiểu. exergonic Một phản ứng hóa học trong đó sản phẩm của phản ứng có năng lượng tự do thấp hơn chất phản ứng, dẫn đến sự giải phóng năng lượng tự do. (Tương phản với endergonic.) tuyến ngoại tiết (eks' oh krin) [Gk. exo : bên ngoài + krinein : tách ra] Bất kỳ tuyến nào, chẳng hạn như tuyến nước bọt, tiết ra bên ngoài cơ thể hoặc vào ruột. (Ngược lại với tuyến nội tiết.) Xuất bào Một quá trình trong đó một túi bên trong tế bào kết hợp với màng sinh chất và giải phóng chất bên trong nó ra bên ngoài. (Ngược lại với quá trình nhập bào.) exon Một phần của phân tử DNA, ở sinh vật nhân chuẩn, mã hóa cho một phần của polypeptide. (Tương phản với intron.) bộ xương ngoài (eks' oh skeT e ton) [Gk. exos : bên ngoài + skleros : cứng] Một lớp vỏ cứng bên ngoài cơ thể để gắn các cơ vào. (Tương phản với nội tạng.) Ngoại độc tố Một loại protein có độc tính cao, thường hòa tan được giải phóng bởi vi khuẩn sống đang sinh sôi. (Tương phản với nội độc tố.) lặp lại bộ ba mở rộng Một trình tự ba cặp bazơ trong gen người không ổn định và có thể được lặp lại từ vài đến hàng trăm lần. Thông thường, số lần lặp lại càng nhiều thì hoạt động của gen liên quan càng ít. Lặp lại bộ ba mở rộng xảy ra ở một số bệnh ở người như bệnh Huntington và hội chứng X dễ vỡ. thí nghiệm Một quá trình thử nghiệm để ủng hộ hoặc bác bỏ các giả thuyết và trả lời các câu hỏi. Cơ sở của phương pháp khoa học. Xem thí nghiệm so sánh, thí nghiệm có kiểm soát. thể tích dự trữ thở ra Lượng không khí có thể thở ra mạnh hơn thời gian thở ra bình thường.(Tương phản với thể tích dự trữ hít vào, thể tích khí lưu thông, dung tích sống.) cạnh tranh khai thác Cạnh tranh trong đó các cá nhân giảm số lượng nguồn tài nguyên chung của họ. (Ngược lại với cạnh tranh can thiệp.) tăng trưởng theo cấp số nhân Tăng trưởng, đặc biệt là về số lượng sinh vật trong quần thể, là một hàm hình học của kích thước của thực thể đang phát triển: thực thể càng lớn thì tốc độ phát triển càng nhanh. (Ngược lại với sự tăng trưởng logistic.) vectơ biểu hiện Một vectơ DNA, chẳng hạn như một plasmid, mang trình tự DNA để biểu hiện một gen được chèn vào mRNA và protein trong tế bào chủ. tính biểu cảm Mức độ mà một kiểu gen được biểu hiện ở kiểu hình; có thể bị ảnh hưởng bởi môi trường. cơ duỗi Một cơ kéo dài một phần phụ. (Ngược lại với cơ gấp.) Thụ tinh ngoài Sự giải phóng giao tử vào môi trường; điển hình của động vật thủy sinh. Còn được gọi là sinh sản. (Ngược lại với thụ tinh bên trong.) Mang ngoài Bề mặt cơ thể có nhiều nhánh và gấp nếp, tạo ra diện tích bề mặt lớn để trao đổi khí với nước; điển hình của ấu trùng lưỡng cư và nhiều loài côn trùng ấu trùng. sự tuyệt chủng Sự chấm dứt một dòng sinh vật. ma trận ngoại bào Một vật liệu có thành phần không đồng nhất bao quanh tế bào và thực hiện nhiều chức năng bao gồm cả sự bám dính của tế bào. màng ngoài phôi Bốn màng hỗ trợ nhưng không phải là một phần của phôi đang phát triển của loài bò sát, chim và động vật có vú, xác định các nhóm này

Thuật ngữ G-15 phát sinh chủng loại như amnio tes. (Xem amnion, allantois, chorion, túi noãn hoàng.) Extreme halophiles Một nhóm euryarchaeote sống độc quyền trong môi trường rất mặn. extremophiles Archaea và vi khuẩn sống và phát triển trong điều kiện (ví dụ: nhiệt độ cực cao) sẽ giết chết hầu hết các sinh vật. cốc mắt Cơ quan cảm quang ở giun dẹp; thành phần của một trong những hệ thống thị giác đơn giản nhất ở động vật. F 5' end (5 prime) Phần cuối của chuỗi DNA hoặc RNA có nhóm photphat tự do ở vị trí 5' carbon của đường (deoxyribose hoặc ribose). F1 Thế hệ hiếu thảo đầu tiên; thế hệ con cháu trực tiếp của bố mẹ (P) giao phối. F2 Con cháu thứ hai; thế hệ con cháu trực tiếp của sự giao phối giữa các thành viên của thế hệ FI. khuếch tán thuận lợi Di chuyển thụ động qua màng có sự tham gia của protein vận chuyển cụ thể; không tiến hành ngược với gradient nồng độ. (Ngược lại với vận chuyển tích cực, khuếch tán.) Tạo điều kiện thuận lợi Liên tiếp, sự biến đổi môi trường của một loài xâm chiếm theo cách cho phép các loài khác xâm chiếm. (Ngược lại với sự ức chế.) vi khuẩn kỵ khí tùy ý Một sinh vật nhân sơ có thể thay đổi quá trình trao đổi chất của nó giữa chế độ kỵ khí và hiếu khí tùy thuộc vào sự hiện diện hay vắng mặt của 02. (Hoặc là vi khuẩn hiếu khí tùy ý.) Các sợi co giật nhanh Các sợi cơ xương có thể tạo ra sức căng cao một cách nhanh chóng, nhưng nhanh chóng mệt mỏi (sợi "chạy nước rút"). Đặc trưng bởi sự phong phú của các enzyme glycolysis. (So sánh với các sợi co giật chậm.) Chất béo (1) Chất béo trung tính ở dạng rắn ở nhiệt độ phòng. (Tương phản với dầu.) (2) Mô mỡ, một loại mô liên kết. (Xem mỡ nâu, mỡ trắng.) Bản đồ số phận Sơ đồ phôi bào cho thấy tế

bào nào (blastomeres) là "định mệnh"; để đóng góp vào các mô và cơ quan cụ thể trong cơ thể trưởng thành. axit béo Một phân tử được tạo thành từ chuỗi hydrocarbon dài không phân cực và nhóm carboxyl phân cực. Tìm thấy trong nhiều lipid. động vật (faw' nah) Tất cả các loài động vật được tìm thấy trong một khu vực nhất định. (Ngược lại với hệ thực vật.) FD (FLOWERING LOCUS D) Gen mã hóa yếu tố phiên mã trong mô phân sinh đỉnh chồi liên kết với florigen; tham gia vào quá trình kích thích ra hoa. phân [L .faeces: cặn] Chất thải được thải ra từ hệ thống tiêu hóa. khả năng sinh sản Số con trung bình được sinh ra bởi mỗi con cái. phản hồi Trong các hệ thống quản lý, thông tin về mối quan hệ giữa điểm đặt của hệ thống và trạng thái hiện tại của nó (Tương phản với thông tin tiếp nối). ức chế phản hồi Một cơ chế điều chỉnh con đường trao đổi chất trong đó sản phẩm cuối cùng của con đường có thể liên kết và ức chế enzyme xúc tác cho bước cam kết đầu tiên trong con đường. Còn được gọi là ức chế sản phẩm cuối cùng. thông tin chuyển tiếp Trong các hệ thống quản lý, thông tin làm thay đổi điểm đặt của hệ thống. (Tương phản với phản hồi.) lên men (fur men tay' shun) [L. lên men :men] Sự phân hủy kỵ khí của một chất như glucose thành các phân tử nhỏ hơn như axit lactic hoặc rượu bằng cách chiết xuất năng lượng. sự kết hợp của giao tử. Còn được gọi là syngamy. phân bón Bất kỳ chất nào được thêm vào đất để cải thiện khả năng của đất nhằm hỗ trợ sự phát triển của cây trồng. Có thể là hữu cơ hoặc vô cơ. thai nhi Thuật ngữ y tế và pháp lý để chỉ các giai đoạn phôi thai đang phát triển từ khoảng tuần thứ tám của thai kỳ (thời điểm mà tất cả các hệ cơ quan chính đã hình thành) cho đến thời điểm sinh ra. chất xơ Trong thực vật hạt kín, một tế bào xơ cứng thuôn dài, thuôn nhọn, thường có thành tế bào dày, đóng vai trò hỗ trợ chức năng trong xylem. (Xem thêm sợi cơ.) fibrin Một loại protein polyme hóa để tạo thành các sợi dài cung cấp cấu trúc cho cục máu đông. fibrinogen Một loại protein tuần hoàn có thể được kích thích để tách ra khỏi dung dịch và cung cấp cấu trúc cho cục máu đông. hệ thống rễ dạng sợi Một hệ thống rễ điển hình của cây một lá mầm bao gồm nhiều rễ phụ mỏng có đường kính gần bằng nhau. (Tương phản với hệ thống rễ cái.) Định luật khuếch tán Fick Một phương trình mô tả các yếu tố quyết định tốc độ khuếch tán của một phân tử từ vùng có nồng độ cao hơn đến vùng có nồng độ thấp hơn. fig ht-or-f phản ứng ánh sáng Một phản ứng sinh lý nhanh chóng trước một mối đe dọa bất ngờ được trung gian bởi hormone epinephrine. dây tóc Ở hoa, một phần của nhị hoa hỗ trợ bao phấn. bộ lọc thức ăn Một sinh vật ăn các sinh vật nhỏ hơn nhiều so với chính nó và lơ lửng trong nước hoặc không khí bằng thiết bị lọc. thế hệ hiếu thảo đầu tiên Xem F:. định luật nhiệt động lực học đầu tiên Nguyên tắc năng lượng không thể được tạo ra cũng như không bị phá hủy. phân hạch Xem phân hạch nhị phân. Sự phù hợp Sự đóng góp của một kiểu gen hoặc kiểu hình vào thành phần di truyền của các thế hệ tiếp theo, so với sự đóng góp của các kiểu gen hoặc kiểu hình khác. (Xem thêm sự phù hợp toàn diện.) Mẫu hành động cố định Trong đạo đức học, một hành vi được xác định về mặt di truyền được thực hiện mà không cần học hỏi, rập khuôn (được thực hiện theo cùng một cách mỗi lần) và không thể sửa đổi bằng cách học. roi (fla jell' um) (số nhiều: roi) [L. roi : roi] Phần phụ dài, giống như roi có tác dụng đẩy tế bào. Tiên mao ở sinh vật nhân sơ có sự khác biệt rõ rệt so với ở sinh vật nhân chuẩn. cơ gấp Cơ gấp một phần phụ. (Tương phản với extensor.) hệ thực vật (flore' ah) Tất cả các loài thực vật được tìm thấy trong một khu vực nhất định. (Ngược lại với động vật.) mô phân sinh hoa Trong thực vật hạt kín, một mô phân sinh hình thành nên các cơ quan hoa (lá đài, cánh hoa, nhị hoa và lá noãn). gen nhận dạng cơ quan hoa Ở thực vật hạt kín, gen quyết định số phận của tế bào mô phân sinh hoa; sự biểu hiện của chúng được kích hoạt bởi các sản phẩm của gen nhận dạng mô phân sinh. florigen Một loại hormone thực vật liên quan đến việc chuyển đổi đỉnh chồi sinh dưỡng thành hoa. hoa Cấu trúc giới tính của thực vật hạt kín.thức ăn lỏng Một loài động vật ăn chất lỏng mà nó chiết xuất từ cơ thể của các sinh vật khác; ví dụ bao gồm các loài chim ăn mật hoa và côn trùng hút máu. mô hình khảm chất lỏng Một mô hình phân tử về cấu trúc của màng sinh học bao gồm lớp kép phospholipid lỏng trong đó các protein lơ lửng có thể tự do di chuyển trong mặt phẳng của lớp kép. dòng chảy [L.: dòng chảy] Trong sinh thái học, dòng chảy của một nguyên tố vào hoặc ra khỏi một ngăn của sinh quyển. nang [L .folliculus: túi nhỏ] Ở động vật có vú cái, một quả trứng chưa trưởng thành được bao quanh bởi các tế bào dinh dưỡng. hormone kích thích nang trứng (FSH) Một gonadotropin được sản xuất bởi tuyến yên trước. Chuỗi thức ăn Một phần của lưới thức ăn, phổ biến nhất là một chuỗi đơn giản các loài con mồi và động vật ăn thịt tiêu thụ chúng. lưới thức ăn Tập hợp đầy đủ các mối liên kết thức ăn giữa các loài trong một quần xã; sơ đồ chỉ ra con nào là kẻ ăn và con nào bị ăn. não trước Vùng não của động vật có xương sống bao gồm não, đồi thị và vùng dưới đồi. hóa thạch Bất kỳ cấu trúc nào có thể nhận biết được có nguồn gốc từ một sinh vật, hoặc bất kỳ ấn tượng nào về cấu trúc đó, đã được bảo tồn qua thời gian địa chất. nhiên

liệu hóa thạch Nhiên liệu, bao gồm dầu, khí tự nhiên, than đá và than bùn, được hình thành theo thời gian địa chất từ vật liệu hữu cơ bị chôn vùi trong trầm tích kỵ khí. hiệu ứng sáng lập Những thay đổi ngẫu nhiên về tần số alen do một số lượng rất nhỏ các cá thể tạo ra quần thể.

G-16 Thuật ngữ hố mắt [L .fovea: một cái hố nhỏ] Ở võng mạc của động vật có xương sống, khu vực có tầm nhìn rõ ràng nhất. đột biến dịch khung Việc thêm hoặc xóa một hoặc hai nucleotide liền kề trong trình tự gen. Dẫn đến việc đọc sai mRNA trong quá trình dịch mã và sản xuất protein không có chức năng. (Tương phản với đột biến tên lửa, đột biến vô nghĩa, đột biến im lặng.) Định luật Frank-Starling Thể tích nhát bóp của tim tăng lên khi lượng máu về tim tăng lên. năng lượng tự do (G) Năng lượng có sẵn để thực hiện công việc hữu ích, sau khi đã tính đến việc tăng hoặc giảm tình trạng rối loạn. Chọn lọc phụ thuộc tần số Lựa chọn thay đổi cường độ theo tỷ lệ các cá thể trong quần thể có tính trạng. thùy trán Thùy não lớn nhất ở người; liên quan đến chức năng cảm giác và lập kế hoạch; bao gồm vỏ não vận động sơ cấp. động vật ăn trái cây [L .frugis; trái cây + vorare : nuốt chửng] Một loài động vật ăn trái cây. quả Trong thực vật hạt kín, bầu nhụy (hoặc nhóm buồng trứng) chín và trưởng thành chứa hạt. Đôi khi được áp dụng cho cấu trúc sinh sản của các nhóm thực vật khác. FT (FLOWERING LOCUS T) Gen mã hóa florigen, một loại protein nhỏ, có khả năng khuếch tán, liên quan đến việc kích thích ra hoa. loài chạy trốn Một loài rời khỏi môi trường sống thích hợp để tránh sự cạnh tranh với loài khác. điều tra dân số đầy đủ Số lượng mỗi cá thể trong một quần thể. Chỉ có thể đạt được nếu các cá thể đủ lớn và khác biệt để nhân viên điều tra dân số có thể nhận dạng được; quy mô dân số thường được ước tính bằng cách sử dụng các phương pháp lấy mẫu. bộ gen chức năng Việc phân công vai trò chức năng cho các protein được mã hóa bởi các gen được xác định bằng cách giải trình tự toàn bộ bộ gen. nhóm chức Một sự kết hợp đặc trưng của các nguyên tử góp phần tạo ra các đặc tính cụ thể (chẳng hạn như điện tích hoặc độ phân cực) khi gắn với các phân tử lớn hơn (ví dụ: nhóm cacboxyl; nhóm amino). hốc cơ bản Loài A' thích hợp được xác định bởi khả năng sinh lý của nó. (Tương phản với hốc đã được nhận ra.) G G protein Một protein màng liên quan đến việc truyền tín hiệu; được đặc trưng bởi GDP hoặc GTP ràng buộc. Các thụ thể liên kết với protein G Một loại thụ thể thay đổi cấu hình khi liên kết phối tử sao cho vị trí liên kết với protein G lộ ra trên miền tế bào chất của thụ thể, bắt đầu quá trình truyền tín hiệu. G1 Trong chu kỳ tế bào, khoảng thời gian từ khi kết thúc nguyên phân đến khi bắt đầu pha S. Quá trình chuyển đổi Gl-to-S Trong chu kỳ tế bào, thời điểm G1 kết thúc và pha S bắt đầu. G2 Trong chu kỳ tế bào, khoảng cách giữa pha S (tổng hợp) và thời điểm bắt đầu nguyên phân. tăng đột biến chức năng Đột biến tạo ra protein có chức năng mới. (Ngược lại với sự mất đột biến chức năng.) túi mật Trong hệ thống tiêu hóa của con người, một cơ quan lưu trữ mật. gametangium (gam uh tan' gee um) (số nhiều: gametangia) [Gk. gamos : hôn nhân + angeion :tàu] Bất kỳ cấu trúc thực vật hoặc nấm nào trong đó giao tử được hình thành. giao tử (gam' eet) [Gk. giao tử/ giao tử : vợ, chồng] Tế bào sinh sản hữu tính trưởng thành: trứng hoặc tinh trùng. phát sinh giao tử (ga Meet' oh jen' e sis) Một loạt các phân chia tế bào chuyên biệt dẫn đến việc tạo ra giao tử. (Xem thêm quá trình tạo trứng, sinh tinh.) giao tử (ga Meet' oh fyte) Ở thực vật và sinh vật nguyên sinh quang hợp với sự xen kẽ của các thế hệ, giai đoạn đơn bội đa bào tạo ra giao tử. (Tương phản với bào tử.) hạch (gang' glee un) (số nhiều: hạch) [Gk. cục] Một cụm tế bào thần kinh có đặc điểm hoặc chức năng tương tự. tế bào hạch Các tế bào ở phía trước võng mạc của con người truyền thông tin từ các tế bào lưỡng cực đến não. gen khoảng cách Trong quá trình phát triển của Drosophila, các gen phân đoạn xác định các khu vực rộng dọc theo trục trước-sau của phôi sớm. Một phần của chuỗi phát triển bao gồm các gen tác động của mẹ, các gen quy tắc cặp đôi, các gen phân cực phân đoạn và các gen Hox. mối nối khoảng cách Khoảng cách 2,7 nanomet giữa màng sinh chất của hai tế bào động vật, được kéo dài bởi các kênh protein. Các mối nối khe hở cho phép các chất hóa học hoặc tín hiệu điện truyền từ tế bào này sang tế bào khác. hố dạ dày Các nếp gấp sâu trong thành dạ dày được lót bằng các tế bào chế tiết. gastrin Một loại hormone được tiết ra bởi các tế bào ở vùng dưới của dạ dày có tác dụng kích thích tiết dịch tiêu hóa cũng như chuyển động của dạ dày. khoang dạ dày Phục vụ cho cả tiêu hóa (dạ dày) và tuần hoàn (mạch máu); đặc biệt là khoang trung tâm của cơ thể sứa và các loài cnidarians khác. quá trình tạo dạ dày Sự phát triển của blastula thành gastrula. Trong quá trình phát triển phôi, quá trình phôi nang được biến đổi nhờ sự chuyển động lớn của tế bào thành dạ dày, phôi có ba lớp mầm và các trục cơ thể riêng biệt. kênh cổng Một protein màng thay đổi hình dạng ba chiều và do đó độ dẫn ion của nó, để đáp ứng với một kích thích. Khi mở, nó cho phép các ion cụ thể di chuyển qua màng. điện di trên gel (e lek' tro fo ree' sis) [L. điện:

hổ phách + Gk. phorein : chịu đựng] Một kỹ thuật tách các phân tử (chẳng hạn như các đoạn DNA) khỏi nhau trên cơ sở điện tích và trọng lượng phân tử của chúng bằng cách áp một điện trường vào gel. gen [Gk. gen : để sản xuất] Một đơn vị di truyền. Ở đây được sử dụng như đơn vị chức năng di truyền mang thông tin về polypeptide hoặc RNA. sao chép gen Việc tạo ra các bản sao bổ sung của một gen trong bộ gen theo thời gian tiến hóa. Một cơ chế mà bộ gen có thể có được các chức năng mới. biểu hiện gen Sự phiên mã và dịch mã thành protein chứa thông tin (trình tự nucleotide) có trong gen. họ gen Một tập hợp các gen tương tự có nguồn gốc từ một gen bố mẹ; không cần phải nằm trên cùng một nhiễm sắc thể. Các gen globin của động vật có xương sống tạo thành một ví dụ cổ điển về họ gen.dòng gen Trao đổi gen giữa các quần thể thông qua sự di cư của các cá thể hoặc sự di chuyển của giao tử. vốn gen Tất cả các alen khác nhau của tất cả các gen tồn tại ở tất cả các cá thể trong quần thể. Liệu pháp gen Điều trị bệnh di truyền bằng cách cung cấp cho bệnh nhân các tế bào chứa các alen hoạt động của các gen không có chức năng trong cơ thể họ. cây gen Một biểu diễn đồ họa về mối quan hệ tiến hóa của một gen duy nhất ở các loài khác nhau hoặc của các thành viên trong họ gen. Khái niệm gen đổi gen Ở thực vật, một cơ chế kháng lại mầm bệnh trong đó tính kháng được kích hoạt bởi sự tương tác cụ thể giữa các sản phẩm của gen Avr của mầm bệnh và gen R của cây trồng. các yếu tố phiên mã chung Ở sinh vật nhân chuẩn, các yếu tố phiên mã liên kết với các gen khởi động của hầu hết các gen mã hóa protein và cần thiết cho sự biểu hiện của chúng. Khác biệt với các yếu tố phiên mã vốn chỉ có tác dụng điều hòa cụ thể ở một số trình tự khởi đầu hoặc các nhóm trình tự khởi đầu nhất định. mã di truyền Tập hợp các hướng dẫn, dưới dạng bộ ba nucleotide, dịch một chuỗi tuyến tính các nucleotide trong mRNA thành một chuỗi tuyến tính các axit amin trong protein. trôi dạt di truyền Những thay đổi về tần số gen từ thế hệ này sang thế hệ khác là kết quả của các quá trình (ngẫu nhiên) ngẫu nhiên. liên kết di truyền Liên kết giữa các gen trên cùng một nhiễm sắc thể sao cho chúng không thể hiện sự phân loại ngẫu nhiên và hiếm khi kết hợp lại; các gen càng gần nhau thì tần số tái tổ hợp càng thấp. bản đồ di truyền Vị trí của các gen dọc theo nhiễm sắc thể được biểu hiện bằng tần số tái tổ hợp. dấu hiệu di truyền (1) Trong nhân bản gen, một gen có kiểu hình có thể xác định được cho biết sự hiện diện của một gen, đoạn DNA hoặc đoạn nhiễm sắc thể khác. (2) Nói chung, trình tự DNA chẳng hạn như tính đa hình đơn nucleotit có sự hiện diện tương quan với nhaudịch mã trình tự tuyến tính các nucleotide trong mARN thành trình tự tuyến tính các axit amin trong protein. trôi dạt di truyền Những thay đổi về tần số gen từ thế hệ này sang thế hệ khác là kết quả của các quá trình (ngẫu nhiên) ngẫu nhiên. liên kết di truyền Liên kết giữa các gen trên cùng một nhiễm sắc thể sao cho chúng không thể hiện sự phân loại ngẫu nhiên và hiếm khi kết hợp lại; các gen càng gần nhau thì tần số tái tổ hợp càng thấp. bản đồ di truyền Vị trí của các gen dọc theo nhiễm sắc thể được biểu hiện bằng tần số tái tổ hợp. dấu hiệu di truyền (1) Trong nhân bản gen, một gen có kiểu hình có thể xác định được cho biết sự hiện diện của một gen, đoạn DNA hoặc đoạn nhiễm sắc thể khác. (2) Nói chung, trình tự DNA chẳng hạn như tính đa hình đơn nucleotit có sự hiện diện tương quan với nhaudịch mã trình tự tuyến tính các nucleotide trong mARN thành trình tự tuyến tính các axit amin trong protein. trôi dạt di truyền Những thay đổi về tần số gen từ thế hệ này sang thế hệ khác là kết quả của các quá trình (ngẫu nhiên) ngẫu nhiên. liên kết di truyền Liên kết giữa các gen trên cùng một nhiễm sắc thể sao cho chúng không thể hiện sự phân loại ngẫu nhiên và hiếm khi kết hợp lại; các gen càng gần nhau thì tần số tái tổ hợp càng thấp. bản đồ di truyền Vị trí của các gen dọc theo nhiễm sắc thể được biểu hiện bằng tần số tái tổ hợp. dấu hiệu di truyền (1) Trong nhân bản gen, một gen có kiểu hình có thể xác định được cho biết sự hiện diện của một gen, đoạn DNA hoặc đoạn nhiễm sắc thể khác. (2) Nói chung, trình tự DNA chẳng hạn như tính đa hình đơn nucleotit có sự hiện diện tương quan với nhau

Bảng thuật ngữ G-17 với sự hiện diện của các gen liên kết khác trên nhiễm sắc thể đó. sàng lọc di truyền Một kỹ thuật để xác định các gen liên quan đến một quá trình sinh học quan tâm. Liên quan đến việc tạo ra một bộ sưu tập lớn các sinh vật bị đột biến ngẫu nhiên và xác định những cá thể có khả năng có khiếm khuyết trong lộ trình quan tâm. Sau đó, (các) gen đột biến ở những cá thể đó có thể được phân lập để nghiên cứu thêm. cấu trúc di truyền Tần số của các alen khác nhau ở mỗi locus và tần số của các kiểu gen khác nhau trong quần thể Mendelian. công tắc di truyền Các cơ chế kiểm soát cách sử dụng bộ công cụ di truyền, chẳng hạn như các yếu tố khởi đầu và các yếu tố phiên mã liên kết chúng. Các tầng tín hiệu hội tụ và vận hành các công tắc này sẽ xác định thời điểm và vị trí các gen sẽ được bật và tắt. bộ công cụ di truyền Một tập hợp các gen và protein phát triển phổ biến ở hầu hết các loài động vật và được đưa ra giả thuyết là nguyên nhân gây ra sự tiến hóa

theo các con đường phát triển khác nhau của chúng. di truyền học Nghiên cứu khoa học về cấu trúc, chức năng và sự kế thừa của gen, đơn vị thông tin di truyền. bộ gen (jee' nome) Trình tự DNA hoàn chỉnh của một sinh vật hoặc cá thể cụ thể. giải trình tự bộ gen Xác định trình tự bazơ nucleotide của toàn bộ bộ gen của sinh vật. in dấu gen. Hình thức biểu hiện của gen được xác định bởi nguồn gốc của bố mẹ (tức là gen đó được thừa hưởng từ bố mẹ là nam hay nữ). thư viện bộ gen Tất cả các đoạn DNA nhân bản được tạo ra bằng cách phân tách DNA bộ gen thành các đoạn nhỏ hơn. genomics Nghiên cứu khoa học về toàn bộ bộ gen và sự tương tác của chúng. kiểu gen (loại jean' oh) [Gk. gen : để tạo ra + lỗi chính tả : ấn tượng] Một mô tả chính xác về cấu tạo di truyền của một cá thể, đối với một đặc điểm đơn lẻ hoặc đối với một tập hợp lớn hơn các đặc điểm. (Tương phản với kiểu hình.) Tần số kiểu gen Tỷ lệ kiểu gen giữa các cá thể trong quần thể. chi (jean' us) (số nhiều: chi) [Gk. genos : stock, kind] Một nhóm các loài có liên quan, tương tự nhau được các nhà phân loại công nhận với tên riêng biệt được sử dụng trong danh pháp nhị thức. phạm vi địa lý Khu vực mà một loài xuất hiện. tế bào mầm [L. mầm : sinh ra] Một tế bào sinh sản hoặc giao tử của một sinh vật đa bào. (Tương phản với tế bào soma.) Lớp mầm Ba lớp phôi được hình thành trong quá trình hình thành dạ dày (ngoại bì, trung bì và nội bì). Còn được gọi là lớp tế bào hoặc lớp mô. đột biến dòng mầm Đột biến trong một tế bào tạo ra giao tử (tức là tế bào dòng mầm). (Ngược lại với đột biến soma.) nảy mầm Sự nảy mầm của hạt hoặc bào tử. thai kỳ (jes tay' shun) [L. cử chỉ : chịu đựng] Thời kỳ phôi thai của động vật có vú phát triển bên trong tử cung. Còn được gọi là mang thai. g h re I in Một loại hormone được sản xuất và tiết ra bởi các tế bào trong dạ dày nhằm kích thích sự thèm ăn. gibberellin (jib er eT lin) Một loại hormone tăng trưởng thực vật có vai trò kéo dài thân,sự nảy mầm của hạt, sự ra hoa của một số loại cây, v.v. mang Một cơ quan chuyên biệt để trao đổi khí với nước. mề (giz' erd) [L. gigeria : phần gà nấu chín] Cơ quan thứ hai trong số hai cơ quan giống như dạ dày ở chim, các loài bò sát khác, giun đất và các loại côn trùng khác nhau, có nhiệm vụ nghiền nát thức ăn, đôi khi với sự trợ giúp của những mảnh đá. {Xem thêm crop.) glia (vui vẻ' uh) [Gk. glia : keo] Một trong hai loại tế bào thần kinh (cùng với tế bào thần kinh mà glia tương tác); glia thường không dẫn điện thế hoạt động. Các loại tế bào thần kinh đệm bao gồm tế bào hình sao, tế bào ít nhánh và tế bào Schwann. Chu trình nitơ toàn cầu Sự chuyển động của nitơ trong sinh quyển. Các bước trong chu trình bao gồm việc cố định khí nitơ (N2) thành amoniac; quá trình nitrat hóa cố định nitơ thành nitrat nhờ vi khuẩn; khử nitrat bằng thực vật; và khử nitrat trở lại N2 bởi vi khuẩn. Mức lọc cầu thận (GFR) Tốc độ máu được lọc ở các cầu thận của thận. cầu thận (glo mare' yew lus) [L. glomus: ball] Các vị trí trong thận nơi diễn ra quá trình lọc máu. Mỗi cầu thận bao gồm một nút mao mạch được phục vụ bởi các tiểu động mạch hướng tâm và đi. Hormon glucagon được sản xuất bởi các tế bào alpha của đảo tụy Langerhans. Glucagon kích thích gan phân hủy glycogen và giải phóng glucose vào tuần hoàn. tân tạo glucose Sự tổng hợp sinh hóa glucose từ các chất khác, chẳng hạn như axit amin, lactate và glycerol. glucose [Gk. gleukos: đường, rượu ngọt] Monosaccharide phổ biến nhất; monome của tinh bột polysacarit, glycogen và cellulose. glyceraldehyd 3-phosphate (G3P) Một loại đường ba cacbon được phosphoryl hóa; chất trung gian trong quá trình đường phân và cố định carbon quang hợp. glycerol (gliss' er ole) Một loại rượu ba cacbon có ba nhóm hydroxyl; một thành phần của phospholipid và triglycerid. glycogen (gly' ko jen) [Gk. glyk: ngọt ngào] Một loại polysaccharide dự trữ năng lượng được tìm thấy ở động vật và nấm; một polyme chuỗi phân nhánh của glucose, tương tự như tinh bột. glycolipid Một lipid mà đường được gắn vào. đường phân (gly koT li sis) [Gk. gleukos: đường + ly giải: phân hủy] Sự phân hủy glucose bằng enzym thành axit pyruvic. glycoprotein Một loại protein có đường gắn vào. liên kết glycosid Liên kết giữa các phân tử carbohydrate (đường) thông qua một nguyên tử oxy ở giữa (-O-). glycosyl hóa Việc bổ sung carbohydrate vào một loại phân tử khác, chẳng hạn như protein. glyoxysome (gly ox' ee soam) Một bào quan được tìm thấy trong thực vật, trong đó lipid dự trữ sẽ được chuyển hóa thành carbohydrate. Bộ máy Golgi (mục tiêu' jee) Một hệ thống các màng gấp đồng tâm được tìm thấy trong tế bào chất của tế bào nhân chuẩn; có chức năng bài tiết ra khỏi tế bào bằng quá trình ngoại bào. Cơ quan gân Golgi Một cơ quan thụ cảm cơ học được tìm thấy trong gân và dây chằng; cung cấp thông tin về lực do cơ co bóp tạo ra. tuyến sinh dục (go' nad) [Gk. gone: hạt giống] Cơ quan tạo ra giao tử ở động vật:buồng trứng (tuyến sinh dục nữ) hoặc tinh hoàn (tuyến sinh dục nam). gonadotropin Một loại hormone dinh dưỡng có tác dụng kích thích tuyến sinh dục. Hormon giải phóng gonadotropin (GnRH) Hormon do vùng dưới đồi sản xuất có tác dụng kích thích thùy trước tuyến yên tiết ra gonadotropin. Gondwana Khối đất rộng lớn phía nam tồn tại từ kỷ Cambri (540 Ma) đến kỷ Jura (138 Ma). Tàn tích ngày nay là Nam Mỹ, Châu Phi, Ấn Độ, Úc và Nam Cực. Điện thế màng được

phân loại Sự thay đổi cục bộ nhỏ trong điện thế màng gây ra bởi việc mở hoặc đóng các kênh ion. ghép Cấy ghép mô nhân tạo từ sinh vật này sang sinh vật khác. Trong làm vườn, việc chuyển chồi hoặc đoạn thân từ cây này sang rễ của cây khác như một hình thức sinh sản vô tính. vết gram Một vết màu tím khác biệt hữu ích trong việc mô tả đặc điểm của vi khuẩn. Thành tế bào giàu peptidoglycan của vi khuẩn gram dương nhuộm màu tím; thành tế bào của vi khuẩn gram âm thường có màu cam. thuyết trọng lực [L. gravitas: trọng lượng, lực; Gk. tropos: quay] Một phản ứng tăng trưởng thực vật có định hướng đối với trọng lực. lưỡi liềm xám Trong quá trình phát triển của ếch, một dải tế bào chất có sắc tố phân tán ở phía bên của trứng đối diện với vị trí xâm nhập của tinh trùng. Phát sinh do sự sắp xếp lại tế bào chất tạo nên trục trước sau của hợp tử. chất xám Trong hệ thần kinh, mô chứa nhiều thân tế bào thần kinh. (Tương phản với chất trắng.)

G-18 Thuật ngữ khí nhà kính Các khí trong khí quyển, chẳng hạn như carbon dioxide và metan, trong suốt với ánh sáng mặt trời, nhưng giữ nhiệt tỏa ra từ bề mặt Trái đất, khiến nhiệt tích tụ trên bề mặt Trái đất. tổng sản lượng sơ cấp Lượng năng lượng mà các nhà sản xuất sơ cấp thu được trong một cộng đồng tổng năng suất sơ cấp (GPP) Tốc độ mà các nhà sản xuất sơ cấp trong một cộng đồng biến năng lượng mặt trời thành năng lượng hóa học dự trữ thông qua quá trình quang hợp. mô phân sinh đất Một phần của mô phân sinh đỉnh tạo ra hệ thống mô đất của cơ thể thực vật sơ cấp. hệ thống mô đất Những bộ phận của cơ thể thực vật không có trong hệ thống mô da hoặc mô mạch. Các mô đất có chức năng lưu trữ, quang hợp và hỗ trợ. tăng trưởng Sự gia tăng kích thước của cơ thể và các cơ quan của nó bằng cách phân chia tế bào và mở rộng tế bào. yếu tố tăng trưởng Một tín hiệu hóa học kích thích tế bào phân chia. hormone tăng trưởng Một hormone peptide do thùy trước tuyến yên tiết ra có tác dụng kích thích nhiều quá trình đồng hóa. guanine (G) (gwan' een) Một bazơ chứa nitơ được tìm thấy trong DNA, RNA và GTP. tế bào bảo vệ Ở thực vật, các tế bào biểu bì chuyên biệt, ghép đôi bao quanh và kiểm soát việc mở lỗ khí (lỗ chân lông). Xem lỗ khí. vị giác Vị giác, ruột Đường tiêu hóa của động vật. thực vật hạt trần Cây có hạt không ra hoa hoặc quả; một trong hai nhóm thực vật có hạt sống chính. (Xem thêm thực vật hạt kín.) gyrus (ji' rus) [Gk. con quay hồi chuyển: xoắn ốc) Xem phần tích chập. H Môi trường sống Môi trường cụ thể mà sinh vật sống. các mảng môi trường sống Còn được gọi là đảo môi trường sống; các khu vực môi trường sống thích hợp cho một loài bị ngăn cách bởi các khu vực môi trường sống không phù hợp đáng kể. Tế bào Hadley Các mô hình hoàn lưu khí quyển thẳng đứng ảnh hưởng đến các mô hình gió bề mặt và lượng mưa theo vĩ độ. tế bào lông Một loại cơ quan thụ cảm ở động vật. Phát hiện sóng âm và các dạng chuyển động khác trong không khí hoặc nước. chu kỳ bán rã Thời gian cần thiết để một nửa mẫu đồng vị phóng xạ phân hủy thành dạng ổn định, không phóng xạ hoặc để một loại thuốc hoặc chất khác đạt được một nửa liều lượng ban đầu. halophyte (hal' oh fyte) [Gk. halos : muối + phyton : thực vật] Một loại cây mọc trong môi trường nước mặn (mặn). Quy tắc Hamilton Nguyên tắc rằng, để một hành vi vị tha rõ ràng có tính thích nghi, lợi ích phù hợp của hành động đó đối với người nhận nhân với mức độ liên quan của người thực hiện và người nhận phải lớn hơn cái giá phải trả mà người thực hiện phải trả. haplodiploidy Một cơ chế xác định giới tính trong đó các cá thể lưỡng bội (phát triển từ trứng được thụ tinh) là con cái và các cá thể đơn bội (phát triển từ trứng không được thụ tinh) là con đực; điển hình của màng trinh. đơn bội (hap' loid) [Gk. haploeides : đơn] Có bộ nhiễm sắc thể bổ sung chỉ bao gồm một bản sao của mỗi nhiễm sắc thể; được chỉ định Trong hoặc n. (Tương phản với lưỡng bội.) haplotype Các chuỗi nucleotide liên kết thường được kế thừa dưới dạng một đơn vị (dưới dạng "cậu" thay vì dưới dạng "từ" riêng lẻ). Cân bằng Hardy-Weinberg Trong một quần thể sinh sản hữu tính, tần số alen tại một locus nhất định không bị tác động bởi các tác nhân tiến hóa; những điều kiện không dẫn tới sự tiến hóa trong quần thể. haustorium (haw stor' ee um) (số nhiều: haustoria)[L. hausus: draw up] Một sợi nấm chuyên biệt hoặc cấu trúc khác nhờ đó nấm và một số cây ký sinh hút chất dinh dưỡng từ cây chủ. Hệ thống Havers Các đơn vị tổ chức trong xương đặc phản ánh hoạt động giao tiếp giữa các nguyên bào xương. tim Trong hệ thống tuần hoàn, một máy bơm cơ bắp di chuyển chất lỏng ngoại bào đi khắp cơ thể. nhiệt hóa hơi Năng lượng cần được cung cấp để chuyển đổi một phân tử từ chất lỏng sang chất khí ở điểm sôi của nó. protein sốc nhiệt Protein chaperone biểu hiện trong các tế bào tiếp xúc với nhiệt độ cao hoặc thấp hoặc các dạng căng thẳng môi trường khác. xoắn ốc Có hình dạng như vít hoặc lò xo (xoắn ốc); hình dạng này xảy ra trong DNA và protein. tế bào T trợ giúp Xem tế bào T-helper. hemiparasite Một loại cây ký sinh có thể quang hợp nhưng lấy nước và chất dinh dưỡng khoáng từ cơ thể sống của cây khác. (Tương phản với holoparasite.) xuất huyết (hem' ee zie' gus) [Gk. hemi : một nửa +

hợp tử : đã tham gia] Ở một sinh vật lưỡng bội, chỉ có một alen cho một tính trạng nhất định, điển hình là trường hợp gen liên kết X ở động vật có vú đực và gen liên kết Z ở chim cái. (Ngược lại với đồng hợp tử, dị hợp tử.) hemoglobin (hee' mo Glow bin) [Gk. heaema: máu + L. globus : toàn cầu] Protein vận chuyển oxy được tìm thấy trong tế bào hồng cầu của động vật có xương sống (và được tìm thấy ở một số động vật không xương sống). Nút Hensen Ở phôi gia cầm, một cấu trúc ở đầu trước của rãnh nguyên thủy; quyết định số phận của các tế bào đi qua nó trong quá trình tạo dạ dày. gan (heh pat' ik) [Gk. hepar: gan] Liên quan đến gan. động vật ăn cỏ (ur' bi vore) [L. herba: plant + vorare : nuốt chửng] Một loài động vật ăn mô thực vật. (Ngược lại với động vật ăn thịt, động vật ăn mảnh vụn, động vật ăn tạp.) đặc điểm di truyền Một đặc điểm ít nhất được xác định một phần bởi gen. lưỡng tính (her maf' row dite ism) Sự cùng tồn tại của cả cơ quan sinh dục nam và nữ trong cùng một cơ thể. dị tính- [Gk.: homos : khác, khác] Một tiền tố chỉ ra hai hoặc nhiều điều kiện, cấu trúc hoặc quy trình khác nhau. (Tương phản với homo-.) chất dị nhiễm sắc Chất nhiễm sắc dày đặc, có màu sẫm; bất kỳ gen nào nó chứa thường không được phiên mã. dị thời [Gk: thời gian khác nhau] Sự thay đổi về thời gian của các sự kiện phát triển, góp phần tiến hóa các kiểu hình khác nhau ở người trưởng thành. dị thể Một loại tế bào lớn, có thành dày trong sợi của một số vi khuẩn lam thực hiện quá trình cố định đạm. phép đo không đồng nhất [Gk: thước đo khác nhau] Sự thay đổi mức độ biểu hiện gen và do đó thay đổi lượng protein được tạo ra trong quá trình phát triển,góp phần vào sự tiến hóa của các kiểu hình khác nhau ở người trưởng thành. dị hình (het' er oh more' fik) [Gk.: hình thức khác nhau] Có hình dạng hoặc hình dáng khác nhau, như hai giai đoạn sống dị hình của thực vật. (Tương phản với dị hình.) dị hợp Sự thể lực vượt trội của con cái dị hợp tử so với của bố mẹ đồng hợp tử khác biệt của chúng. Còn được gọi là sức sống lai. dị bào tử (het' er os' por us) Tạo ra hai loại bào tử, một loại tạo ra đại bào tử cái và loại còn lại tạo ra microspore đực. (Tương phản với đồng bào.) dị nhiệt Một loài động vật điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của nó ở mức không đổi vào một số thời điểm nhưng không điều chỉnh ở những thời điểm khác, chẳng hạn như động vật ngủ đông. dị hình [Gk: nơi khác] Sự khác biệt về không gian trong biểu hiện gen trong quá trình phát triển, được kiểm soát bởi các gen điều hòa phát triển và góp phần vào sự tiến hóa của các kiểu hình trưởng thành đặc biệt. dị dưỡng (het' er oh trof) [Gk. dị tính : khác nhau + trophe: thức ăn] Một sinh vật đòi hỏi các phân tử hữu cơ được tạo hình sẵn làm thức ăn. (Ngược lại với tự dưỡng.) Diễn thế dị dưỡng Sự diễn thế trong các quần xã dựa trên mảnh vụn, khác với các kiểu diễn thế khác diễn ra mà không có sự tham gia của thực vật. dị hình [Gk.: loại khác] Sự thay đổi trong chính gen điều hòa phát triển hơn là sự biểu hiện của gen mà nó kiểm soát. (Tương phản với dị thời; dị đo; dị hình.) dị hợp tử (het' er oh zie' gus) [Gk. dị tính : khác nhau + hợp tử: đã tham gia] Ở lưỡng bội) dị hợp tử (het' er oh zie' gus) [Gk. dị tính : khác nhau + hợp tử: đã tham gia] Ở lưỡng bội) dị hợp tử (het' er oh zie' gus) [Gk. dị tính : khác nhau + hợp tử: đã tham gia] Ở lưỡng bội

Thuật ngữ sinh vật G-19, có các alen khác nhau của một gen nhất định trên cặp tương đồng mang gen đó. (Ngược lại với đồng hợp tử.) Người mang gen dị hợp tử Một cá thể mang alen lặn cho một kiểu hình quan tâm (ví dụ, một bệnh di truyền); cá thể không biểu hiện kiểu hình, nhưng có thể có con cháu có kiểu hình nếu bố hoặc mẹ kia cũng mang alen lặn. hexose [Gk. hex : six] Một loại đường chứa sáu nguyên tử carbon. ngủ đông [L. ngủ đông: mùa đông] Trạng thái không hoạt động của một số động vật trong mùa đông; được đánh dấu bằng sự giảm nhiệt độ cơ thể và tốc độ trao đổi chất. (Ngược lại với ước tính) lipoprotein mật độ cao (HDL) Lipoprotein loại bỏ cholesterol khỏi các mô và mang nó đến gan; HDL là "tốt" lipoprotein liên quan đến sức khỏe tim mạch tốt. giải trình tự thông lượng cao Giải trình tự DNA nhanh ở quy mô vi mô trong đó nhiều đoạn DNA được giải trình tự song song. các trình tự có tính lặp lại cao Các trình tự DNA ngắn (dưới 100 bp), không được phiên mã, được lặp lại hàng nghìn lần theo cách sắp xếp song song. não sau Vùng não của động vật có xương sống đang phát triển tạo ra hành não, cầu não và tiểu não. hải mã [Gk. ngựa biển] Một phần của não trước tham gia vào quá trình hình thành trí nhớ dài hạn. histamine (hiss' tah meen) Một chất được giải phóng bởi mô bị tổn thương hoặc bởi tế bào mast để phản ứng với các chất gây dị ứng. Histamine làm tăng tính thấm của mạch máu, dẫn đến phù nề (sưng). (Ngược lại với histone deacetylase.) histone Bất kỳ một trong nhóm protein tạo thành lõi của nucleosome, đơn vị cấu trúc của nhiễm sắc thể nhân chuẩn. histone acetyltransferase Các enzyme tham gia vào quá trình tái cấu trúc chất nhiễm sắc. Thêm nhóm acetyl vào vùng đuôi của protein histone. histone deacetylase Trong quá trình tái cấu trúc chất nhiễm sắc, một loại enzyme loại bỏ các nhóm acetyl khỏi đuôi của protein histone. (Tương phản với histone acetyltransferase.) HIV Virus gây

suy giảm miễn dịch ở người, loại retrovirus gây ra hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải (AIDS). holoparasite Một loài thực vật ký sinh hoàn toàn (tức là một loài không thực hiện quá trình quang hợp). Đoạn DNA 180 cặp bazơ homeobox được tìm thấy ở một số gen đồng nhất. Một trình tự cụ thể trong hộp nội địa - miền nội địa - quy định sự biểu hiện của các gen khác và thông qua quy định này kiểm soát các quá trình phát triển quy mô lớn. (Xem gen nội môi.) cân bằng nội môi (home' ee o sta' sis) [Gk. homos : giống nhau + ứ đọng : vị trí] Việc duy trì trạng thái ổn định, chẳng hạn như nhiệt độ không đổi, bằng các phản ứng phản hồi sinh lý hoặc hành vi. gen đồng nhất Các gen hoạt động trong quá trình phát triển để xác định sự hình thành của một cơ quan từ một vùng của phôi. (So sánh với gen Hox.) Đột biến nội địa Đột biến ở một gen nội địa dẫn đến sự hình thành một cơ quan khác với cơ quan thường được tạo ra bởi một vùng của phôi. dẫn đường Trong điều hướng động vật, khả năng quay trở lại địa điểm làm tổ, hang hoặc địa điểm cụ thể khác.Dòng dõi vượn nhân hình bao gồm tất cả các loài khỉ lớn hiện đại và đã tuyệt chủng (tức là con người, khỉ đột, tinh tinh, đười ươi và tổ tiên của chúng.) Dòng họ hominin bao gồm loài người hiện đại (Homo sapiens) và tổ tiên đã tuyệt chủng của chúng (ví dụ, Australopithecines; Homo erectus.) homo - [Gk. homos : giống nhau] Tiền tố chỉ ra hai hoặc nhiều điều kiện, cấu trúc hoặc quy trình tương tự nhau. (Ngược lại với dị tính-.) tương đồng (1) Trong di truyền học tế bào, một trong một cặp (hoặc bộ lớn hơn) nhiễm sắc thể có cùng thành phần và trình tự di truyền tổng thể. Ở các sinh vật lưỡng bội, mỗi nhiễm sắc thể được thừa hưởng từ bố hoặc mẹ này sẽ được kết hợp với một nhiễm sắc thể giống hệt (ngoại trừ những thay đổi đột biến) - tương đồng của nó - từ bố mẹ kia. (2) Trong sinh học tiến hóa, một trong hai hoặc nhiều đặc điểm ở các loài khác nhau giống nhau do có nguồn gốc từ một tổ tiên chung. cặp tương đồng Một cặp nhiễm sắc thể phù hợp được tạo thành từ một nhiễm sắc thể từ mỗi bộ nhiễm sắc thể trong một sinh vật lưỡng bội. tái tổ hợp tương đồng Trao đổi các đoạn giữa hai phân tử DNA dựa trên sự giống nhau về trình tự giữa hai phân tử. Các trình tự tương tự sắp xếp và chéo. Được sử dụng để tạo ra các đột biến loại trực tiếp ở chuột và các sinh vật khác. tương đồng (ho mol' o jee) [Gk. tương đồng: của một tâm trí; thỏa thuận] Sự giống nhau giữa hai hoặc nhiều đặc điểm do sự kế thừa từ một tổ tiên chung. Các cấu trúc được cho là tương đồng và mỗi cấu trúc là tương đồng của các cấu trúc khác. homoplasy (nhà' uh chơi zee) [Gk. homos : giống nhau + plastikos : hình dạng, khuôn mẫu] Sự hiện diện trong nhiều nhóm của một đặc điểm không được di truyền từ tổ tiên chung của các nhóm đó. Có thể là kết quả của quá trình tiến hóa hội tụ, tiến hóa đảo ngược hoặc tiến hóa song song. đồng bào tử Tạo ra một loại bào tử duy nhất tạo ra một loại giao tử duy nhất, mang cả cơ quan sinh sản đực và cái. (Tương phản với dị hợp tử.) đồng hình Liên quan đến sự bám dính của các tế bào cùng loại. (Tương phản với dị hình.) đồng hợp tử (home' oh zie' gus) [Gk. homos : giống nhau + hợp tử : đã tham gia] Ở các sinh vật lưỡng bội, có các alen giống hệt nhau của một gen nhất định trên cả hai nhiễm sắc thể tương đồng. Một cá thể có thể là đồng hợp tử về một gen và dị hợp tử về một gen khác. (Tương phản với dị hợp tử.) tầng Các lớp nằm ngang của mặt cắt đất, bao gồm lớp đất mặt (tầng A), lớp đất dưới (tầng B) và đá mẹ hoặc đá gốc (tầng C). hormone (hore' mone) [Gk. hormone : kích thích, kích thích] Một tín hiệu hóa học được tạo ra với số lượng rất nhỏ tại một vị trí trong cơ thể đa bào và được vận chuyển đến một vị trí khác nơi nó tác động lên các tế bào đích. vật chủ Một sinh vật chứa ký sinh trùng hoặc cộng sinh và cung cấp chất dinh dưỡng cho nó. Gen Hox Các gen nội địa được bảo tồn được tìm thấy ở động vật có xương sống. Drosophila và các nhóm động vật khác. Các gen Hox chứa homeobox và quy định sự hình thành mô hình và trục ở những động vật này.gonadotropin màng đệm ở người (hCG) Một loại hormone do nhau thai tiết ra để duy trì hoàng thể và giúp duy trì thai kỳ. Dự án bộ gen người Một nỗ lực nghiên cứu được tài trợ công và tư nhân, hoàn thành thành công vào năm 2003, nhằm tạo ra chuỗi DNA hoàn chỉnh cho toàn bộ bộ gen của con người. Phản ứng miễn dịch dịch thể Phản ứng của hệ thống miễn dịch qua trung gian tế bào B tạo ra các kháng thể tuần hoàn có hoạt tính chống lại nhiễm trùng do vi khuẩn và virus ngoại bào. (Tương phản với phản ứng miễn dịch tế bào.) mùn (hew' mus) Phần còn lại bị phân hủy một phần của thực vật và động vật trên bề mặt đất. lai (cầu cao) [L. hybrida : con lai] (1) Con cái của bố mẹ không giống nhau về mặt di truyền. (2) Trong sinh học phân tử, một chuỗi xoắn kép được hình thành từ các axit nucleic từ các nguồn khác nhau. sức sống lai Xem dị hợp tử. vùng lai Một vùng chồng lấn trong phạm vi của hai loài có quan hệ gần gũi mà loài đó có thể lai tạo. lai tạo (1) Trong di truyền học, kết hợp vật liệu di truyền của hai loài riêng biệt hoặc của hai quần thể có thể phân biệt được trong một loài. (2) Trong sinh học phân tử, tạo thành axit nucleic sợi đôi trong đó hai sợi có nguồn gốc từ các nguồn khác nhau. hydrocarbon Một hợp chất chỉ chứa các nguyên tử carbon và hydro. liên kết hydro Liên kết tĩnh điện yếu phát sinh từ lực hút giữa

điện tích dương nhỏ trên nguyên tử hydro và điện tích âm nhỏ trên nguyên tử oxy hoặc nitơ gần đó. Chu trình thủy văn Sự chuyển động của nước từ đại dương vào khí quyển, vào đất và quay trở lại đại dương. phản ứng thủy phân (drol cao ' uh sis) [Gk. hydro : nước + ly giải : phá vỡ] Một phản ứng hóa học phá vỡ liên kết bằng cách đưa các thành phần của nước vào (AB + H20 — > AH + BOH). (Tương phản với phản ứng ngưng tụ.)liên kết hydro Liên kết tĩnh điện yếu phát sinh từ lực hút giữa điện tích dương nhỏ trên nguyên tử hydro và điện tích âm nhỏ trên nguyên tử oxy hoặc nitơ gần đó. Chu trình thủy văn Sự chuyển động của nước từ đại dương vào khí quyển, vào đất và quay trở lại đại dương. phản ứng thủy phân (drol cao ' uh sis) [Gk. hydro : nước + ly giải : phá vỡ] Một phản ứng hóa học phá vỡ liên kết bằng cách đưa các thành phần của nước vào (AB + H20 — > AH + BOH). (Tương phản với phản ứng ngưng tụ.)liên kết hydro Liên kết tĩnh điện yếu phát sinh từ lực hút giữa điện tích dương nhỏ trên nguyên tử hydro và điện tích âm nhỏ trên nguyên tử oxy hoặc nitơ gần đó. Chu trình thủy văn Sự chuyển động của nước từ đại dương vào khí quyển, vào đất và quay trở lại đại dương. phản ứng thủy phân (drol cao ' uh sis) [Gk. hydro : nước + ly giải : phá vỡ] Một phản ứng hóa học phá vỡ liên kết bằng cách đưa các thành phần của nước vào (AB + H20 — > AH + BOH). (Tương phản với phản ứng ngưng tụ.)

G-20 Thuật ngữ ưa nước (độ lấp đầy cao' ik) [Gk. hydro : nước + philia: tình yêu] Có ái lực với nước. (Tương phản với kỵ nước.) kỵ nước (kẻ thù cao cấp' bik) [Gk. hydro : nước + ám ảnh : sợ hãi] Không có ái lực với nước. Các nhóm nguyên tử không tích điện và không phân cực là kỵ nước. (Tương phản với ưa nước.) thủy canh Liên quan đến phương pháp trồng cây với rễ lơ lửng trong dung dịch dinh dưỡng thay vì đất. Áp suất thủy tĩnh Áp suất được tạo ra do nén chất lỏng trong một không gian hạn chế. Được tạo ra ở thực vật, nấm và một số sinh vật nguyên sinh có thành tế bào nhờ sự hấp thụ thẩm thấu của nước. Được tạo ra ở động vật có hệ tuần hoàn khép kín do nhịp đập của tim. bộ xương thủy tĩnh Một khoang cơ thể chứa đầy chất lỏng giúp truyền lực từ bộ phận này sang bộ phận khác khi được tác động bởi các cơ xung quanh. nhóm hydroxyl Nhóm -OH được tìm thấy trên rượu và đường. siêu- [Gk. hyper : ở trên, trên] Tiền tố chỉ ở trên, cao hơn, nhiều hơn. (Ngược lại với chất siêu tích lũy hypo-.) Các loài thực vật lưu trữ một lượng lớn kim loại nặng như asen, cadmium, niken, nhôm và kẽm. siêu phân cực Sự thay đổi điện thế nghỉ qua màng khiến bên trong tế bào trở nên âm hơn so với bên ngoài tế bào. (Ngược lại với quá trình khử cực.) Phản ứng quá mẫn Một phản ứng phòng thủ của thực vật đối với sự lây nhiễm của vi sinh vật trong đó phytoalexin và các protein liên quan đến mầm bệnh được tạo ra và mô bị nhiễm bệnh sẽ trải qua quá trình apoptosis để phân lập mầm bệnh khỏi phần còn lại của cây. ưu trương Có nồng độ chất tan lớn hơn. Nói về một giải pháp so sánh với giải pháp khác. (Tương phản với nhược trương, đẳng trương.) sợi nấm (cao' fuh) (số nhiều: sợi nấm) [Gk. hyphe : web] Ở nấm và nấm trứng, bất kỳ sợi đơn nào. hypo- [Gk. hypo : bên dưới, bên dưới] Tiền tố chỉ bên dưới, bên dưới, ít hơn. (Tương phản với hyper-.) hypoblast Phần mô dưới của blastula gia cầm được nối với epiblast ở rìa của blastodisc. vùng dưới đồi Phần não nằm bên dưới đồi thị; nó phối hợp cân bằng nước, sinh sản, điều chỉnh nhiệt độ và trao đổi chất. hạ thân nhiệt Nhiệt độ cơ thể dưới mức bình thường. giả thuyết Một câu trả lời thăm dò cho một câu hỏi, từ đó có thể đưa ra những dự đoán có thể kiểm chứng được. (Ngược lại với lý thuyết.) Nhược trương Có nồng độ chất tan thấp hơn. Nói về một giải pháp khi so sánh nó với giải pháp khác. (Tương phản với ưu trương, đẳng trương.) thiếu oxy Thiếu oxy. I hồi tràng Đoạn cuối cùng của ruột non. (Xem thêm tá tràng, hỗng tràng.) hấp thụ Nước hấp thụ bởi hạt giống; bước đầu tiên trong quá trình nảy mầm. mẫn cảm ngay lập tức Phản ứng nhanh và mạnh mẽ của hệ thống miễn dịch chống lại chất gây dị ứng, dẫn đến giải phóng một lượng lớn histamine. (Tương phản với tình trạng quá mẫn muộn.) Trí nhớ tức thời Một dạng trí nhớ về các sự kiện xảy ra trong hiện tại gần như là những bức ảnh hoàn hảo nhưng chỉ tồn tại trong vài giây. miễn dịch [L.miễn dịch : miễn] Ở động vật, khả năng tránh bệnh khi bị mầm bệnh xâm nhập bằng cách triển khai các cơ chế phòng vệ khác nhau. xét nghiệm miễn dịch Việc sử dụng kháng thể để đo nồng độ kháng nguyên trong mẫu. globulin miễn dịch Một loại protein chứa tetramer bao gồm bốn chuỗi polypeptide - hai chuỗi nhẹ giống hệt nhau và hai chuỗi nặng giống hệt nhau - được giữ với nhau bằng liên kết disulfide; hoạt động như các thụ thể và tác nhân trong hệ thống miễn dịch. Trí nhớ miễn dịch Khả năng phản ứng nhanh hơn và mạnh mẽ hơn khi tiếp xúc lần thứ hai với kháng nguyên so với lần tiếp xúc đầu tiên. hoa không hoàn hảo Một bông hoa thiếu nhị hoa hoặc lá noãn chức năng. (Tương phản với bông hoa hoàn hảo.) Làm tổ Quá trình mà phôi thai của động vật có vú giai đoạn đầu được gắn vào và bám vào niêm mạc tử cung. in ấn Trong hành

vi của động vật, một hình thức học hỏi nhanh chóng trong đó động vật học, trong một giai đoạn quan trọng ngắn ngủi, để tạo ra một phản ứng cụ thể (sau đó được duy trì suốt đời) đối với một số vật thể hoặc sinh vật khác. Xem thêm dấu ấn gen. in vitro [L.: in glass] Một quá trình sinh học xảy ra bên ngoài cơ thể sinh vật, trong phòng thí nghiệm. (Tương phản với in vivo.) Tiến hóa trong ống nghiệm Một phương pháp dựa trên tiến hóa phân tử tự nhiên sử dụng chọn lọc nhân tạo trong phòng thí nghiệm để nhanh chóng tạo ra các phân tử có chức năng liên kết và enzyme mới. in vivo [L.: in life] Một quá trình sinh học xảy ra bên trong một sinh vật hoặc tế bào sống. (Ngược lại với in vitro.) thể chất hòa nhập Tổng số đóng góp di truyền của một cá nhân cho các thế hệ tiếp theo thông qua việc tạo ra con cái của chính nó và thông qua ảnh hưởng của nó đối với sự sống sót của những người họ hàng không phải là hậu duệ trực tiếp. (Ngược lại với thể lực trực tiếp) Sự phân cắt không hoàn toàn Một kiểu phân cắt xảy ra ở nhiều quả trứng có nhiều lòng đỏ, trong đó các rãnh phân tách không xuyên qua hết lòng đỏ. (Xem thêm sự phân cắt dạng đĩa. Sự phân cắt bề ngoài; sự tương phản với sự phân cắt hoàn toàn.) Sự thống trị không hoàn toàn Tình trạng trong đó kiểu hình dị hợp tử là trung gian giữa hai kiểu hình đồng hợp tử. biến thái không hoàn toàn Sự phát triển của côn trùng trong đó những thay đổi diễn ra dần dần giữa các tuổi. (Ngược lại với sự phát triển trực tiếp; biến thái hoàn toàn.) phân loại độc lập Trong quá trình phân bào, sự phân tách ngẫu nhiên các gen mang trên nhiễm sắc thể không tương đồng thành giao tử sao cho sự di truyền của các gen này là ngẫu nhiên. Nguyên tắc này được Mendel trình bày rõ ràng như định luật thứ hai của ông. biến độc lập Trong một thí nghiệm khoa học, một yếu tố quan trọng được điều khiển trong khi tất cả các yếu tố khác được giữ không đổi. (Tương phản với biến phụ thuộc.) Tăng trưởng không xác định Một mô hình tăng trưởng không giới hạn trong đó một sinh vật hoặc cơ quan tiếp tục phát triển trong suốt thời gian tồn tại của nó; đặc trưng của một số động vật và của chồi và rễ cây. (Tương phản với sự tăng trưởng xác định.) Thể lực cá nhân Xem thể lực trực tiếp.gây ra sự phù hợp Một sự thay đổi về hình dạng của một enzyme gây ra bởi sự liên kết với cơ chất của nó làm lộ ra vị trí hoạt động của enzyme. đột biến gây ra Đột biến do tiếp xúc với chất gây đột biến từ bên ngoài tế bào. (Ngược lại với đột biến tự phát.) Tế bào gốc đa năng cảm ứng (tế bào iPS) Tế bào gốc động vật đa năng hoặc đa năng được tạo ra từ các tế bào biệt hóa trong ống nghiệm bằng cách bổ sung một số gen được biểu hiện. phản ứng cảm ứng Phản ứng phòng thủ mà thực vật tạo ra chỉ khi có sự hiện diện của mầm bệnh, trái ngược với các phản ứng cơ bản luôn hiện diện. chất cảm ứng (1) Một hợp chất kích thích sự tổng hợp protein. (2) Trong quá trình phát triển phôi, một chất khiến một nhóm tế bào đích biệt hóa theo một cách cụ thể. gen cảm ứng Các gen chỉ được biểu hiện khi cần đến sản phẩm của chúng - protein cảm ứng -. (Ngược lại với các gen cấu thành.) cảm ứng Chỉ được sản xuất khi có sự có mặt của một hợp chất cụ thể hoặc trong những trường hợp cụ thể. (Ngược lại với cấu thành.) Cảm ứng Trong quá trình phát triển phôi thai, quá trình mà một yếu tố được tạo ra và tiết ra bởi một số tế bào nhất định sẽ quyết định số phận của các tế bào khác. logic quy nạp Liên quan đến việc thực hiện các quan sát và sau đó hình thành một hoặc nhiều tình huống có thể xảy ra - các giả thuyết - có thể giải thích những quan sát đó. (Tương phản với logic suy diễn.) viêm Một cơ chế bảo vệ không đặc hiệu chống lại mầm bệnh; đặc trưng bởi đỏ, sưng, đau và tăng nhiệt độ.

Thuật ngữ Cụm hoa G-21 Một cấu trúc bao gồm nhiều hoa. mô phân sinh hoa Một mô phân sinh tạo ra các mô phân sinh hoa cũng như các cấu trúc lá nhỏ khác (lá bắc). ingroup Trong một nghiên cứu phát sinh loài, nhóm sinh vật được quan tâm hàng đầu. (Ngược lại với nhóm bên ngoài.) chất ức chế Một chất ngăn chặn một quá trình sinh học. ức chế Đầu vào từ tế bào thần kinh gây ra sự siêu phân cực của tế bào nhận. tên viết tắt Tế bào duy trì mô phân sinh thực vật, có thể so sánh với tế bào gốc động vật. Khi một tế bào ban đầu phân chia, một tế bào con sẽ phát triển thành một tế bào ban đầu khác, trong khi tế bào kia biệt hóa thành một tế bào chuyên biệt hơn. phức hợp khởi đầu Trong dịch mã protein, sự kết hợp của một tiểu đơn vị ribosome nhỏ, một phân tử mRNA và tRNA được tích điện bằng axit amin đầu tiên được mã hóa bởi mRNA; được hình thành khi bắt đầu dịch mã. vị trí khởi đầu Vị trí trong vùng khởi động nơi quá trình phiên mã bắt đầu. khả năng phòng vệ bẩm sinh Ở động vật, một trong hai loại phòng vệ chung chống lại mầm bệnh. Không đặc hiệu và hiện diện ở hầu hết các loài động vật. (Tương phản với khả năng miễn dịch thích ứng.) khối tế bào bên trong Có nguồn gốc từ phôi bào của động vật có vú (bastocyst), khối tế bào bên trong sẽ tạo ra túi noãn hoàng (thông qua nguyên bào dưới) và phôi (thông qua epiblast). phân bón vô cơ Một loại hóa chất hoặc sự kết hợp của các loại hóa chất được bón vào đất hoặc cây trồng để bù đắp sự thiếu hụt chất dinh dưỡng cho cây trồng.

Thường chứa các chất dinh dưỡng đa lượng nitơ, phốt pho và kali (N-P-K). inositol trisphosphate (IP3) Chất truyền tin thứ hai nội bào có nguồn gốc từ phospholipid màng. thể tích dự trữ hít vào Lượng không khí có thể hít vào trên mức khí lưu thông bình thường. (Tương phản với thể tích dự trữ thở ra, thể tích khí lưu thông, dung tích sống.) in star (in' star) Một giai đoạn chưa trưởng thành của côn trùng giữa các lần lột xác. insula (in' su lah) [L. insula : island] Một khu vực sâu bên trong não trước dường như tích hợp thông tin sinh lý từ khắp nơi trên cơ thể để tạo ra cảm giác về cách cơ thể "cảm nhận" và có thể liên quan đến ý thức con người. Còn được gọi là vỏ não đảo. insulin (in' su lin) [L. insula : island] Một loại hormone được tổng hợp trong các tế bào đảo của tuyến tụy nhằm thúc đẩy quá trình chuyển đổi glucose thành vật liệu dự trữ là glycogen. protein màng nguyên chất. Protein được gắn ít nhất một phần vào màng sinh chất. (Tương phản với các protein màng ngoại vi.) integrin Ở động vật, một loại protein xuyên màng làm trung gian cho sự gắn kết của các tế bào biểu mô với ma trận ngoại bào. tích phân [L. integumentum : bao phủ] Một cấu trúc bề mặt bảo vệ. Ở thực vật hạt trần và thực vật hạt kín, một lớp mô xung quanh noãn sẽ trở thành vỏ hạt. Cơ liên sườn Cơ giữa các xương sườn có thể tăng cường chuyển động thở bằng cách nâng và ức chế lồng xương sườn. cạnh tranh can thiệp Cạnh tranh trong đó các cá nhân tích cực can thiệp vào việc tiếp cận các nguồn tài nguyên của nhau. (Ngược lại với sự cạnh tranh bóc lột.) RNA can thiệp (RNAi) Xem can thiệp RNA. interferon Glycoprotein được sản xuất bởi tế bào động vật bị nhiễm virus; interferon làm tăng sức đề kháng của các tế bào lân cận với virus. Môi trường bên trong Ở sinh vật đa bào, bao gồm huyết tương và dịch kẽ, tức là dịch ngoại bào bao quanh tế bào. thụ tinh bên trong Việc giải phóng tinh trùng vào đường sinh sản nữ; điển hình của hầu hết các động vật trên cạn. (Ngược lại với thụ tinh bên ngoài.) Mang trong Mang được bao bọc trong các khoang cơ thể bảo vệ; điển hình của động vật thân mềm, động vật chân đốt và cá. inteuron Một nơ-ron truyền thông tin giữa hai nơ-ron khác. inteuron Một nơ-ron truyền thông tin giữa hai nơ-ron khác. lóng Vùng giữa hai đốt của thân cây. kỳ trung gian Trong chu kỳ tế bào, khoảng thời gian giữa các lần phân chia hạt nhân liên tiếp trong đó các nhiễm sắc thể khuếch tán và vỏ hạt nhân còn nguyên vẹn. Trong kỳ trung gian, tế bào hoạt động tích cực nhất trong việc phiên mã và dịch mã thông tin di truyền. Cạnh tranh giữa các loài Cạnh tranh giữa các thành viên của hai hoặc nhiều loài. (Tương phản với cạnh tranh cùng loài; xem thêm cạnh tranh khai thác, cạnh tranh can thiệp.) dịch kẽ Dịch ngoại bào không chứa trong các mạch của hệ tuần hoàn. vùng bãi triều Một vùng gần bờ của các đại dương thường xuyên tiếp xúc với không khí khi thủy triều lên xuống. ruột Phần ruột sau dạ dày, trong đó diễn ra hầu hết quá trình tiêu hóa và hấp thu. Cạnh tranh cùng loài Cạnh tranh giữa các thành viên cùng loài. (Ngược lại với sự cạnh tranh giữa các loài.) Tốc độ gia tăng nội tại Tốc độ mà một quần thể có khả năng tăng trưởng khi mật độ của nó thấp và điều kiện môi trường rất thuận lợi. intron Phần của gen trong vùng mã hóa được phiên mã thành premRNA nhưng được tách ra trước khi dịch mã. (Ngược lại với exon.) Loài xâm lấn Một loài ngoại lai sinh sản nhanh chóng, lây lan rộng rãi và có tác động tiêu cực đến các loài bản địa của khu vực mà nó được du nhập. xâm lấn Khả năng mầm bệnh nhân lên trong cơ thể vật chủ. (Tương phản với độc tính). đảo ngược Sự đảo ngược trật tự gen 180° hiếm gặp trong một đoạn của nhiễm sắc thể. sự xâm nhập Sự chuyển động của tế bào xảy ra trong quá trình hình thành dạ dày của phôi ếch, hình thành nên cung ruột. ion (mắt bật) [Gk. ion : vật lang thang] Một hạt tích điện hình thành khi một nguyên tử tăng hoặc giảm một hoặc nhiều electron. kênh ion Một protein màng tích hợp cho phép các ion khuếch tán qua màng mà nó được nhúng vào. trao đổi ion Ở thực vật, một quá trình trong đó các proton do rễ cây tạo ra sẽ thay thế các cation khoáng từ các hạt đất sét ở vùng đất xung quanh. lực hút ion Lực hút tĩnh điện giữa các ion mang điện tích dương và âm.thụ thể ionotropic Một thụ thể làm thay đổi trực tiếp tính thấm của màng đối với một loại ion khi nó kết hợp với phối tử của nó. mống mắt (mắt ris) [Gk. iris : cầu vồng] Màng sắc tố tròn bao quanh đồng tử của mắt và điều chỉnh khẩu độ của nó để điều chỉnh lượng ánh sáng đi vào mắt. địa sinh học đảo Một lý thuyết đề xuất rằng số lượng loài trên một hòn đảo (hoặc trong một khu vực biệt lập và được xác định về mặt địa lý khác) thể hiện sự cân bằng hoặc trạng thái cân bằng giữa tốc độ các loài di cư đến đảo và tốc độ các loài cư trú bị tuyệt chủng. đảo nhỏ Langerhans Cụm tế bào sản xuất hormone trong tuyến tụy. iso- [Gk. iso : bằng] Tiền tố được sử dụng cho hai thực thể riêng biệt có chung một số yếu tố nhận dạng. đồng phân Các phân tử bao gồm cùng số lượng và loại nguyên tử, nhưng khác nhau về kiểu liên kết mà các nguyên tử được giữ với nhau. đẳng hình (mắt nhiều hơn' fik) [Gk. isos : bằng + morphe : form] Có hình dạng hoặc hình dáng giống nhau, như khi các giai đoạn sống đơn bội và lưỡng bội của một sinh vật có vẻ giống hệt nhau. (Tương phản với dị hình.) đẳng trương Có cùng nồng độ chất tan; nói về hai giải pháp. (Tương phản với ưu

trương, nhược trương.) đồng vị (mắt, so tope) [Gk. isos : bằng + topos : vị trí] Các đồng vị của một nguyên tố hóa học nhất định có cùng số proton trong hạt nhân của chúng (và do đó ở cùng một vị trí trên bảng tuần hoàn), nhưng khác nhau về số lượng neutron. isozymes Enzyme của một sinh vật có trình tự axit amin hơi khác nhau nhưng xúc tác cho cùng một phản ứng. lặp đi lặp lại [L. itero, lặp lại + pario, sinh sản] Sinh sản nhiều lần trong đời. (Tương phản với semelparous.)vị trí] Các đồng vị của một nguyên tố hóa học nhất định có cùng số proton trong hạt nhân của chúng (và do đó ở cùng một vị trí trên bảng tuần hoàn), nhưng khác nhau về số lượng neutron. isozymes Enzyme của một sinh vật có trình tự axit amin hơi khác nhau nhưng xúc tác cho cùng một phản ứng. lặp đi lặp lại [L. itero, lặp lại + pario, sinh sản] Sinh sản nhiều lần trong đời. (Tương phản với semelparous.)vị trí] Các đồng vị của một nguyên tố hóa học nhất định có cùng số proton trong hạt nhân của chúng (và do đó ở cùng một vị trí trên bảng tuần hoàn), nhưng khác nhau về số lượng neutron. isozymes Enzyme của một sinh vật có trình tự axit amin hơi khác nhau nhưng xúc tác cho cùng một phản ứng. lặp đi lặp lại [L. itero, lặp lại + pario, sinh sản] Sinh sản nhiều lần trong đời. (Tương phản với semelparous.)

G-22 Thuật ngữ J jasmonate Còn được gọi là axit jasmonic, một loại hormone thực vật có liên quan đến việc kích hoạt phản ứng đối với sự tấn công của mầm bệnh cũng như các quá trình khác. jejunum (jih jew' num) Phần giữa của ruột non, nơi xảy ra hầu hết sự hấp thụ chất dinh dưỡng. (Xem thêm tá tràng, hồi tràng.) Khớp Trong hệ thống xương, là điểm nối giữa hai hoặc nhiều xương. hormone vị thành niên Ở côn trùng, một loại hormone duy trì sự phát triển của ấu trùng và ngăn ngừa sự trưởng thành hoặc hóa nhộng. K K-chiến lược gia Một loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép nó tồn tại ở mức hoặc gần khả năng chịu đựng (K) của môi trường. (Tương phản với r- chiến lược gia.) karyogamy Sự hợp nhất nhân của hai tế bào. (Ngược lại với plasmogamy.) karyotype Số lượng, hình thức và loại nhiễm sắc thể trong một tế bào. loài chủ chốt Các loài có ảnh hưởng chủ yếu đến thành phần của quần xã. thận Một cặp cơ quan bài tiết ở động vật có xương sống. kilocalorie (kcal) Xem calo. Lựa chọn họ hàng Thành phần của sự phù hợp toàn diện là kết quả của việc giúp đỡ sự sống sót của những họ hàng có cùng alen bằng cách có nguồn gốc từ một tổ tiên chung. (Tương phản với thể lực trực tiếp.) kinase Xem protein kinase. động năng (kuh-net' ik) [Gk. kinetos: chuyển động] Năng lượng gắn liền với chuyển động. (Tương phản với thế năng.) kinetochore (kuh net' oh lõi) Cấu trúc chuyên biệt trên một tâm động mà các vi ống gắn vào. loại bỏ Một phương pháp di truyền phân tử trong đó một gen duy nhất của một sinh vật bị bất hoạt vĩnh viễn. Định đề Koch Một bộ quy tắc để xác định rằng một vi sinh vật cụ thể gây ra một bệnh cụ thể. Chu trình Krebs Xem chu trình axit citric. Chuỗi trễ L Trong quá trình sao chép DNA, chuỗi con được tổng hợp theo các đoạn không liên tục. (Xem đoạn Okazaki.) ruột già Xem ruột già. ấu trùng (số nhiều: ấu trùng) [L. lares : linh hồn dẫn đường] Một giai đoạn chưa trưởng thành của bất kỳ động vật nào có ngoại hình khác biệt đáng kể so với con trưởng thành. bên [L. sen: bên] Liên quan đến bên. chuyển gen bên Việc chuyển gen từ loài này sang loài khác, phổ biến ở vi khuẩn và vi khuẩn cổ. mô phân sinh bên Một trong hai mô phân sinh, biểu sinh mạch và biểu sinh bần, dẫn đến sự phát triển thứ cấp của thực vật. rễ bên Một rễ mọc ra từ rễ cái trong hệ thống rễ cái; điển hình của eudicot. sự phân nhánh Một hiện tượng ở người trong đó các chức năng ngôn ngữ tập trung ở một bán cầu não, thường là bên trái. laticifers (luh tiss' uh furs) Ở một số thực vật, tế bào thon dài chứa các sản phẩm thực vật thứ cấp như mủ. Laurasia Cực bắc của hai lục địa lớn được hình thành do sự tan rã của Pangaea. quy luật phân li độc lập Xem quy luật phân li độc lập. luật phân ly Xem sự phân chia. định luật nhiệt động lực học [Gk. phích nước : nhiệt + động lực : công suất] Các định luật bắt nguồn từ việc nghiên cứu các tính chất vật lý của năng lượng và cách thức năng lượng tương tác với vật chất. (Xem thêm định luật nhiệt động thứ nhất, định luật nhiệt động thứ hai.) rửa trôi Trong đất, một quá trình trong đó các chất dinh dưỡng khoáng ở tầng đất phía trên được hòa tan trong nước và được đưa đến các tầng sâu hơn, nơi rễ cây không thể sử dụng chúng. chuỗi dẫn đầu Trong quá trình sao chép DNA, chuỗi con được tổng hợp liên tục. (Tương phản với sợi trễ.) lá (số nhiều: lá) Ở thực vật, cơ quan chính của quá trình quang hợp. nguyên thủy lá (số nhiều: primordia) Sự phát triển tự nhiên ở phía bên của mô phân sinh đỉnh chồi và cuối cùng sẽ phát triển thành lá. leghemoglobin Ở thực vật cố định đạm, một loại protein mang oxy trong tế bào chất của tế bào nốt sần vận chuyển đủ oxy đến vi khuẩn cố định đạm để hỗ trợ quá trình hô hấp của chúng, đồng thời giữ nồng độ oxy tự do đủ thấp để bảo vệ nitơase. lek Một khu vực trưng bày trong đó các động vật đực cạnh tranh và bảo vệ các khu vực trưng bày nhỏ như một phương tiện để thể hiện sức mạnh

lãnh thổ của chúng và giành được cơ hội giao phối. Thấu kính Trong mắt của động vật có xương sống, một cấu trúc protein tinh thể giúp điều chỉnh tốt tiêu điểm của hình ảnh rơi trên võng mạc. leptin Một loại hormone được sản xuất bởi các tế bào mỡ được cho là cung cấp thông tin phản hồi cho não về tình trạng dự trữ chất béo của cơ thể. bạch cầu Xem bạch cầu. địa y (lie' kun) Một sinh vật được tạo ra từ sự liên kết cộng sinh của nấm với vi khuẩn lam hoặc tảo đơn bào. vòng đời Toàn bộ vòng đời của một sinh vật từ thời điểm thụ tinh (hoặc thế hệ vô tính) cho đến thời điểm nó sinh sản lần lượt. chiến lược lịch sử cuộc sống Cách thức mà một sinh vật phân chia thời gian và năng lượng của mình cho sự tăng trưởng, duy trì và sinh sản. lịch sử cuộc sống Quá trình thời gian tăng trưởng và phát triển, sinh sản và chết trong suốt cuộc đời của một sinh vật trung bình. bảng sống Bản tóm tắt thông tin về sự tiến triển của các cá thể trong quần thể qua các giai đoạn khác nhau trong vòng đời của chúng. vùng sinh vật Trong quần xã sinh vật dưới nước (biển và nước ngọt), các vùng được xác định bởi sự thâm nhập ánh sáng và chuyển động của nước như tác động của sóng. Các vùng sống bao gồm, ví dụ, vùng thủy triều, vùng nước nổi (nước mở) và vùng bethic (đáy). dây chằng Một dải mô liên kết nối hai xương trong khớp. phối tử (lig' và) Bất kỳ phân tử nào liên kết với vị trí thụ thể của phân tử khác (thường lớn hơn). phản ứng ánh sáng Pha đầu tiên của quá trình quang hợp, trong đó năng lượng ánh sáng được chuyển thành năng lượng hóa học. Tiếp theo là các phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng, trong đó năng lượng thu được trong các phản ứng sáng được sử dụng để thúc đẩy quá trình khử C02 thành carbohydrate. phức hợp thu ánh sáng Trong quang hợp, một nhóm các phân tử khác nhau hợp tác để hấp thụ năng lượng ánh sáng và chuyển nó đến trung tâm phản ứng. Còn được gọi là hệ thống ăng-ten. lignin Một loại polyme polyphenolic phức tạp, kỵ nước trong thành tế bào thực vật, liên kết chéo với các polyme có thành tế bào khác, giúp tăng cường độ bền cho các thành tế bào, đặc biệt là ở gỗ.hệ thống limbic Một nhóm các cấu trúc nguyên thủy về mặt tiến hóa trong telencephalon của động vật có xương sống có liên quan đến cảm xúc, động lực, hành vi bản năng, học tập và trí nhớ. nguồn lực hạn chế Nguồn lực cần thiết mà nguồn cung cấp (hoặc sự thiếu hụt) của nó ảnh hưởng mạnh mẽ nhất đến quy mô dân số. vùng từ tính Vùng sống ngoài nước của dòng hồ Một loạt quần thể, loài hoặc gen có nguồn gốc từ một tổ tiên duy nhất theo thời gian tiến hóa. khái niệm loài dòng dõi Định nghĩa một loài là một nhánh trên cây sự sống, có lịch sử bắt đầu từ một sự kiện hình thành loài và kết thúc hoặc ở sự tuyệt chủng hoặc ở một sự kiện hình thành loài khác. (Tương phản với khái niệm loài sinh học; khái niệm loài hình thái.) Liên kết Xem liên kết di truyền. lipase (lip' ase; lye' pase) Một loại enzyme tiêu hóa chất béo. lipid (môi' id) [Gk. lipos : chất béo] Các phân tử không phân cực, kỵ nước bao gồm chất béo, dầu, sáp, steroid và phospholipid tạo nên màng sinh học. lớp kép lipid Xem lớp kép phospholipid.

Thuật ngữ G-23 lipoprotein Lipid được đóng gói bên trong lớp vỏ protein để chúng có thể lưu thông trong máu. thạch quyển (thạch quyển hoặc hình cầu) [Gk. lithos : mạnh] Lớp vỏ của các mảng đá được bán phủ lên lớp phủ nhớt của Trái đất. Các chuyển động của thạch quyển là nguồn gốc của kiến tạo mảng. (Tương phản với quyển asthenosphere.) Vùng duyên hải Vùng ven biển Vùng sống gần bờ của một hồ nước nông và bị ảnh hưởng bởi hoạt động của sóng và sự dao động của mực nước. gan Một tuyến tiêu hóa lớn. Ở động vật có xương sống, nó tiết ra mật và tham gia vào quá trình hình thành máu. loam Một loại đất bao gồm hỗn hợp cát, bùn, đất sét và chất hữu cơ. Một trong những loại đất tốt nhất cho nông nghiệp. locus (low' kus) (số nhiều: loci, low' thở dài) Trong di truyền học, một vị trí cụ thể trên nhiễm sắc thể. Có thể được coi là đồng nghĩa với gen. tăng trưởng hậu cần Tăng trưởng, đặc biệt là về quy mô của một sinh vật hoặc số lượng sinh vật trong quần thể, sẽ chậm lại đều đặn khi thực thể đạt đến kích thước tối đa. (Ngược lại với sự sinh trưởng theo cấp số nhân.) Cây ngày dài (LDP) Một loại cây cần ngày dài (thực ra là đêm ngắn) để ra hoa. (So sánh với cây ngày ngắn.) Tiềm lực dài hạn (LTP) Sự gia tăng lâu dài về khả năng phản ứng của tế bào thần kinh do một khoảng thời gian kích thích mạnh. quai Henle (hen' lee) Vòng kẹp tóc dài của ống thận động vật có vú chạy từ vỏ não xuống tủy và quay trở lại vỏ não; tạo ra sự chênh lệch nồng độ trong dịch kẽ ở hành não. lophophore Một nếp gấp hình chữ U của thành cơ thể với các xúc tu rỗng có lông bao quanh miệng của động vật thuộc nhiều nhóm khác nhau. Được sử dụng để lọc con mồi từ vùng nước xung quanh. mất đột biến chức năng Đột biến làm mất đi một protein chức năng. (Ngược lại với sự đột biến về chức năng.) Lipoprotein mật độ thấp (LDL) vận chuyển cholesterol đi khắp cơ thể để sử dụng trong quá trình sinh tổng hợp và lưu trữ; LDL là loại "xấu"; lipoprotein liên quan đến nguy cơ cao mắc bệnh tim mạch. lumen (loo' đàn ông) [L. lumen : ánh sáng]

Khoang hở bên trong bất kỳ cơ quan hoặc cấu trúc hình ống nào, chẳng hạn như ruột hoặc ống thận. phổi Một cơ quan nội tạng chuyên biệt để trao đổi khí hô hấp với không khí. hormone luteinizing (LH) Một gonadotropin được sản xuất bởi tuyến yên trước, kích thích tuyến sinh dục sản xuất hormone giới tính. bạch huyết [L. bạch huyết : chất lỏng] Một chất lỏng có nguồn gốc từ máu và các mô khác tích tụ trong các khoảng gian bào trên khắp cơ thể và được hệ thống bạch huyết đưa trở lại máu. hạch bạch huyết Một cấu trúc chuyên biệt trong các mạch của hệ bạch huyết. Các hạch bạch huyết chứa các tế bào lympho, chúng tiếp xúc và phản ứng với các tế bào và phân tử lạ trong bạch huyết khi nó đi qua các mạch máu. hệ bạch huyết Một hệ thống mạch đưa dịch kẽ vào máu. tế bào lympho Một trong hai loại tế bào bạch cầu chính; bao gồm các tế bào T,Tế bào B và các loại tế bào quan trọng khác trong hệ thống miễn dịch. ly giải (lie' sis) [Gk. ly giải : vỡ ra] Sự vỡ tung của một tế bào. lysogeny Một hình thức sao chép của virus trong đó virus gắn vào nhiễm sắc thể của vật chủ và không hoạt động. Còn được gọi là chu kỳ sinh lý. (Tương phản với chu trình lylic.) lysosome (lie' soam) [Gk. ly giải : vỡ ra + soma : cơ thể] Một cơ quan có màng bao bọc có nguồn gốc từ bộ máy Golgi và chứa các enzyme thủy phân. (Ngược lại với lysosome thứ cấp.) lysozyme (lie' so zyme) Một loại enzyme trong nước bọt, nước mắt và dịch tiết mũi có tác dụng thủy phân thành tế bào vi khuẩn. Chu kỳ ly giải Một chu kỳ sinh sản của virus trong đó virus chiếm lấy bộ máy tổng hợp của tế bào chủ để tự tái tạo, sau đó phá vỡ (ly giải) tế bào chủ, giải phóng các virus mới. (Ngược lại với hiện tượng lysogeny.) M M Pha Phần của chu kỳ tế bào diễn ra quá trình nguyên phân. tiến hóa vĩ mô [Gk. makros : lớn] Những thay đổi tiến hóa xảy ra trong khoảng thời gian dài và thường liên quan đến những thay đổi ở nhiều đặc điểm. (Ngược lại với tiến hóa vi mô.) đại phân tử Một phân tử polyme khổng lồ (trọng lượng phân tử > 1.000). Các đại phân tử là protein, polysaccharides và axit nucleic. chất dinh dưỡng đa lượng Trong thực vật, một nguyên tố khoáng cần thiết ở nồng độ ít nhất 1 miligam trên mỗi gam chất khô của thực vật; ở động vật, một nguyên tố khoáng cần thiết với số lượng lớn. (Ngược lại với vi chất dinh dưỡng.) đại thực bào (mac' roh faj) Thực bào tiêu diệt mầm bệnh bằng cách nhập bào. Miền liên kết DNA của hộp MADS trong nhiều yếu tố phiên mã thực vật đang hoạt động trong quá trình phát triển. duy trì methylase Một enzyme xúc tác quá trình methyl hóa chuỗi DNA mới khi DNA được sao chép. phức hợp tương hợp mô chính (MHC) Một phức hợp gồm các gen liên kết, có nhiều alen, kiểm soát một số kháng nguyên bề mặt tế bào giúp xác định chính nó và có thể dẫn đến thải ghép. ác tính Liên quan đến một khối u có thể phát triển vô tận và/hoặc lan rộng từ vị trí phát triển ban đầu đến các vị trí khác trong cơ thể. (Ngược lại với lành tính.) Suy dinh dưỡng Một tình trạng do thiếu bất kỳ chất dinh dưỡng thiết yếu nào. Ống Malpighian (mal pee' gy un) Một loại protonephridium được tìm thấy ở côn trùng. lớp áo (1) Ở động vật thân mềm, một nếp mô bao phủ các cơ quan của khối nội tạng và tiết ra lớp vỏ cứng đặc trưng của nhiều loài nhuyễn thể. (2) Trong địa chất, lớp vỏ Trái đất nằm bên dưới các mảng thạch quyển rắn. đơn vị bản đồ Khoảng cách giữa hai gen được tính toán từ các phép lai di truyền; tần số tái hợp. biển [L. mare : biển, đại dương] Liên quan đến hoặc sống ở đại dương. (Tương phản với dưới nước, trên cạn.) Phương pháp lấy lại dấu vết Một phương pháp ước tính kích thước quần thể của các sinh vật di động bằng cách bắt, đánh dấu và thả một mẫu cá thể, sau đó chụp một mẫu khác sau đó. tuyệt chủng hàng loạt Một giai đoạn lịch sử tiến hóa trong đó tốc độ tuyệt chủng cao hơn nhiều so với thời gian giữa.số khối Tổng số proton và neutron trong hạt nhân nguyên tử. tế bào mast Các tế bào, thường được tìm thấy trong mô liên kết, giải phóng histamine để đáp ứng với tổn thương mô. gen ảnh hưởng từ mẹ Các gen mã hóa các hình thái quyết định sự phân cực của trứng và ấu trùng ở ruồi giấm. Một phần của chuỗi phát triển bao gồm các gen khoảng cách, gen quy tắc cặp, gen phân cực phân đoạn và gen Hox. kiểu giao phối Một chủng cụ thể của một loài không có khả năng sinh sản hữu tính với một thành viên khác cùng chủng nhưng có khả năng sinh sản hữu tính với các thành viên của các chủng khác cùng loài. đường cong sống sót trưởng thành Xem khả năng tối đa của đường cong sống sót Một phương pháp thống kê để xác định giả thuyết nào trong số hai hoặc nhiều giả thuyết (chẳng hạn như cây phát sinh gen) phù hợp nhất với dữ liệu được quan sát, đưa ra một mô hình rõ ràng về cách tạo ra dữ liệu. kênh được kiểm soát cơ học Một kênh phân tử mở ra hoặc đóng lại để phản ứng với lực cơ học tác dụng lên màng plasma nơi nó được đưa vào. cơ quan thụ cảm cơ học Một tế bào nhạy cảm với chuyển động vật lý và tạo ra điện thế hoạt động để đáp ứng. tủy (meh dull' luh) (1) Vùng lõi bên trong của một cơ quan, như ở tủy thượng thận (tuyến thượng thận) hoặc tủy thận (thận). (2) Phần thân não nối với tủy sống. medusa (số nhiều: medusae) Ở loài cnidarians, một giai đoạn vòng đời sinh dục, bơi lội tự do có hình dạng giống như một chiếc chuông hoặc một chiếc ô. megagametophyte Ở thực vật dị hợp tử, giao tử cái; tạo ra trứng. (Ngược lại với

microgametophyte.) megaphyll Lá thường lớn của cây dương xỉ, cây đuôi ngựa hoặc cây có hạt, có từ vài đến nhiều gân. (Tương phản với microphyll.)(2) Phần thân não nối với tủy sống. medusa (số nhiều: medusae) Ở loài cnidarians, một giai đoạn vòng đời sinh dục, bơi lội tự do có hình dạng giống như một chiếc chuông hoặc một chiếc ô. megagametophyte Ở thực vật dị hợp tử, giao tử cái; tạo ra trứng. (Ngược lại với microgametophyte.) megaphyll Lá thường lớn của cây dương xỉ, cây đuôi ngựa hoặc cây có hạt, có từ vài đến nhiều gân. (Tương phản với microphyll.)(2) Phần thân não nối với tủy sống. medusa (số nhiều: medusae) Ở loài cnidarians, một giai đoạn vòng đời sinh dục, bơi lội tự do có hình dạng giống như một chiếc chuông hoặc một chiếc ô. megagametophyte Ở thực vật dị hợp tử, giao tử cái; tạo ra trứng. (Ngược lại với microgametophyte.) megaphyll Lá thường lớn của cây dương xỉ, cây đuôi ngựa hoặc cây có hạt, có từ vài đến nhiều gân. (Tương phản với microphyll.)

G-24 Thuật ngữ megaspore [Gk. megas : lớn + bào tử : gieo] Ở thực vật, một bào tử đơn bội tạo ra giao tử cái. megastrobilus Ở loài cây lá kim, hình nón cái (mang hạt). (Tương phản với microstrobilus .) meiosis (my oh' sis) [Gk. giảm phân : giảm bớt] Sự phân chia của một nhân lưỡng bội để tạo ra bốn tế bào con đơn bội. Quá trình này bao gồm hai lần phân chia hạt nhân liên tiếp với chỉ một chu kỳ sao chép nhiễm sắc thể. Trong giảm phân I, các nhiễm sắc thể tương đồng tách ra nhưng vẫn giữ lại nhiễm sắc thể của chúng. Sự phân chia thứ hai của bệnh teo cơ 11, tương tự như quá trình nguyên phân, trong đó các nhiễm sắc thể tách ra. melatonin Một loại hormone do tuyến tùng tiết ra. Tham gia vào chu kỳ quang học và nhịp sinh học. màng Một lớp phospholipid tạo thành một rào cản ngăn cách các chất bên trong tế bào với môi trường phi sinh học hoặc bao bọc các bào quan trong tế bào. Màng này điều chỉnh các chất phân tử đi vào hoặc đi ra khỏi tế bào hoặc cơ quan. Điện thế màng Sự chênh lệch điện tích giữa bên trong và bên ngoài tế bào, gây ra bởi sự khác biệt trong sự phân bố các ion. xương màng Một loại xương phát triển bằng cách hình thành trên một giàn mô liên kết. (Tương phản với xương sụn.) tế bào trí nhớ Tế bào lympho sống lâu được tạo ra sau khi tiếp xúc với kháng nguyên. Chúng tồn tại trong cơ thể và có khả năng phản ứng nhanh với những lần tiếp xúc tiếp theo với kháng nguyên. các định luật Mendel Xem sự phân li độc lập; sự phân biệt. mãn kinh Ở phụ nữ, sự kết thúc của khả năng sinh sản và chu kỳ kinh nguyệt. kinh nguyệt Quá trình mà nội mạc tử cung bị phá vỡ và các mô bị bong ra, bao gồm cả máu, chảy ra khỏi cơ thể. mô phân sinh [Gk. mô phân sinh : được phân chia] Mô thực vật được tạo thành từ các tế bào đang phân chia tích cực không phân biệt. nuôi cấy mô phân sinh Một phương pháp nhân giống vô tính thực vật, trong đó các mảnh mô phân sinh đỉnh chồi được nuôi cấy để tạo ra cây con. gen nhận dạng mô phân sinh Ở thực vật hạt kín, một nhóm gen có biểu hiện khởi đầu sự hình thành hoa, có thể bằng cách chuyển các tế bào mô phân sinh từ sinh dưỡng sang sinh sản. trung mô (mez' en kyme) [Gk. mesos: giữa + enchyma : truyền] Tế bào phôi hoặc tế bào không chuyên biệt có nguồn gốc từ trung bì. trung bì [Gk. mesos: giữa + derma : da] Phần giữa của ba lớp mầm phôi được mô tả lần đầu tiên trong quá trình hình thành dạ dày. Tạo nên bộ xương, hệ tuần hoàn. cơ, hệ bài tiết và hầu hết hệ thống sinh sản. mesoglea (mez' uh glee uh) [Gk. mesos: middle + gloia, keo] Một lớp không tế bào dày, dạng sền sệt ngăn cách hai lớp mô tế bào của ctenophores, cnidarians và scyphozoans. diệp nhục (mez' uh điền) [Gk. mesos: giữa + phyllon: lá] Các tế bào quang hợp chứa lục lạp ở bên trong lá. RNA thông tin (mRNA) Bản phiên mã của một vùng trên một trong các chuỗi DNA; mang thông tin (dưới dạng một chuỗi codon) để tổng hợp một hoặc nhiều protein. meta- [Gk.: giữa,cùng với, ngoài] Tiền tố biểu thị sự thay đổi hoặc chuyển sang một hình thức hoặc cấp độ mới; ví dụ như được sử dụng trong biến thái. Con đường trao đổi chất Một loạt các phản ứng được xúc tác bằng enzym được sắp xếp sao cho sản phẩm của phản ứng này là cơ chất của phản ứng tiếp theo. sự trao đổi chất (meh tab' một lizm) [Gk. chuyển hóa: thay đổi] Tổng số các phản ứng hóa học xảy ra trong cơ thể sinh vật hoặc một số tập hợp con của tổng số đó (như trong chuyển hóa hô hấp). chất chuyển hóa Sự mô tả định lượng của tất cả các phân tử nhỏ trong tế bào hoặc sinh vật. Thụ thể metabotropic Một thụ thể gián tiếp làm thay đổi tính thấm của màng đối với một loại ion khi nó kết hợp với phối tử của nó. metagenomics Việc thực hành phân tích DNA từ các mẫu môi trường mà không phân lập các sinh vật nguyên vẹn. biến thái (met' a mor' fo sis) [Gk. meta: giữa + morphe: hình thức, hình dạng] Một sự thay đổi xảy ra giữa giai đoạn phát triển này với giai đoạn phát triển khác, ví dụ từ nòng nọc sang ếch. (Xem biến thái hoàn toàn, biến thái không hoàn toàn.) metanephridia Các cơ quan bài tiết theo cặp của giun đốt. metaphase (gặp một pha) Giai đoạn phân chia hạt nhân trong đó tâm động của các nhiễm sắc thể siêu xoắn đều nằm trên một mặt phẳng (mặt phẳng hoặc tấm

metaphase) vuông góc với đường nối các cực phân chia. biến thái quần thể Một quần thể được chia thành các tiểu quần thể, trong đó thỉnh thoảng có sự trao đổi các cá thể. methyl hóa Việc thêm một nhóm methyl (–CH3) vào một phân tử. MHC Xem phức hợp tương thích mô học chính. mixen Một hạt lipid được bao phủ bởi muối mật được sản xuất ở tá tràng và tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình tiêu hóa và hấp thu lipid. microbiome Các cộng đồng vi khuẩn đa dạng sống trên hoặc bên trong cơ thể và rất cần thiết cho chức năng cơ thể. vi khí hậu Một tập hợp các điều kiện khí hậu trong một khu vực nhỏ cụ thể, thường khác với các điều kiện trong môi trường nói chung, như trong hang dưới lòng đất của động vật. tiến hóa vi mô Những thay đổi tiến hóa dưới mức loài, ảnh hưởng đến tần số alen. (Ngược lại với sự tiến hóa vĩ mô.) microfibril Các polyme cellulose liên kết ngang, tạo thành các tập hợp chắc chắn trong thành tế bào thực vật. vi sợi Trong các tế bào nhân chuẩn, một cấu trúc dạng sợi được tạo thành từ các monome Actin. Các vi chất đóng vai trò trong bộ khung tế bào, trong sự di chuyển của tế bào và trong sự co cơ. thể giao tử đực ở thực vật dị hợp tử; tạo ra tinh trùng. (Ngược lại với megagametophyte.) microglia Các tế bào thần kinh đệm hoạt động như đại thực bào và trung gian của các phản ứng viêm trong hệ thần kinh trung ương. vi chất dinh dưỡng Ở thực vật, một nguyên tố khoáng cần thiết ở nồng độ dưới 100 microgam trên một gam chất khô của thực vật; Ở động vật, một nguyên tố khoáng cần thiết ở nồng độ dưới 100 microgam mỗi ngày. (Ngược lại với chất dinh dưỡng đa lượng.) microphyll Một chiếc lá nhỏ có một gân duy nhất, được tìm thấy ở rêu câu lạc bộ và họ hàng của chúng. (Tương phản với megaphyll.) micropyle (mike' roh đống) [Gk. mikros:nhỏ + trụ: cổng] Lỗ mở ở phần vỏ của noãn thực vật có hạt, qua đó phấn hoa phát triển để đến được thể giao tử cái bên trong. microRNA Một phân tử RNA nhỏ, không mã hóa, thường dài khoảng 21 base, liên kết với mRNA để ức chế sự dịch mã của nó. vi bào tử [Gk. mikros: nhỏ + bào tử: gieo] Ở thực vật, một bào tử đơn bội tạo ra giao tử đực. microstrobilus Ở loài cây lá kim, nón mang phấn đực. (Tương phản với megastrobilus.) vi ống Cấu trúc hình ống được tìm thấy trong các trung thể, bộ máy trục chính, lông mao, roi và bộ xương tế bào của tế bào nhân chuẩn. Những ống này đóng vai trò trong sự chuyển động và duy trì hình dạng của tế bào nhân chuẩn. microvilli (sing.: microvillus) Hình chiếu của các tế bào biểu mô, chẳng hạn như các tế bào lót ruột non, làm tăng diện tích bề mặt của chúng. não giữa Một trong ba vùng của não động vật có xương sống. Là một phần của thân não, nó đóng vai trò là trạm chuyển tiếp các tín hiệu cảm giác được gửi đến bán cầu não. phiến giữa (la melT ah) [L. lamina: tấm mỏng] Một lớp polysaccharides ngăn cách tế bào thực vật; một phiến giữa chung nằm bên ngoài thành chính của hai tế bào. chất dinh dưỡng khoáng chất Các ion vô cơ cần thiết cho sinh vật cho sự tăng trưởng và sinh sản bình thường. sửa chữa không khớp Một cơ chế quét DNA sau khi nó được sao chép và sửa bất kỳ sự không khớp cặp bazơ nào. đột biến tên lửa Một sự thay đổi trong trình tự gen làm thay đổi axit amin tại vị trí đó trong protein được mã hóa. (Tương phản với

 đột biến chuyển khung, đột biến vô nghĩa, đột biến im lặng.) ty thể (my' toe kon' dree uh) (số ít: ty thể) [Gk. mitos : sợi + chondros : ngũ cốc] Các bào quan tạo ra năng lượng trong tế bào nhân chuẩn có chứa các enzym của chu trình axit citric, chuỗi hô hấp và quá trình phosphoryl oxy hóa. Chất nền ty thể Chất lỏng bên trong ty thể, được bao bọc bởi màng trong ty thể. nguyên phân (ngón chân của tôi) [Gk. mitos : thread] Sự phân chia hạt nhân ở sinh vật nhân chuẩn dẫn đến sự hình thành hai hạt nhân con, mỗi hạt nhân có một nhiễm sắc thể bổ sung giống hệt với hạt nhân ban đầu. ty thể Các cấu trúc giảm có nguồn gốc từ ty thể được tìm thấy ở một số sinh vật. hệ thống mô hình Còn được gọi là sinh vật mẫu, chúng bao gồm một nhóm nhỏ các loài là đối tượng của nghiên cứu sâu rộng. Chúng là những sinh vật thích nghi tốt với các điều kiện trong phòng thí nghiệm và những phát hiện từ các thí nghiệm trên chúng có thể áp dụng cho nhiều loài. Các ví dụ điển hình bao gồm chuột trắng và ruồi giấm Drosophila. trình tự lặp lại vừa phải Trình tự DNA lặp lại 10-1.000 lần trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn. Chúng bao gồm các gen mã hóa rRNA và tRNA, cũng như DNA trong telomere. Tổng hợp hiện đại Một sự hiểu biết về sinh học tiến hóa xuất hiện vào đầu thế kỷ XX khi các nguyên tắc tiến hóa được tích hợp với các nguyên tắc di truyền hiện đại. tính mô đun Trong sinh học phát triển tiến hóa, nguyên tắc là các con đường phân tử xác định các quá trình phát triển khác nhau hoạt động độc lập với nhau. Xem thêm mô-đun phát triển. mol Một lượng của một hợp chất có trọng lượng tính bằng gam bằng số lượng với trọng lượng phân tử của nó, biểu thị bằng đơn vị khối lượng nguyên tử. Số lượng phân tử Avogadro: 6,023 x 1023 phân tử. đồng hồ phân tử Tốc độ phân kỳ xấp xỉ không đổi của các đại phân tử với nhau theo thời gian tiến hóa; được sử dụng để xác định niên đại các sự kiện trong quá khứ trong lịch sử

tiến hóa. tiến hóa phân tử Nghiên cứu khoa học về cơ chế và hậu quả của sự tiến hóa của các đại phân tử. bộ công cụ phân tử Xem bộ công cụ di truyền. trọng lượng phân tử Tổng trọng lượng nguyên tử của các nguyên tử trong phân tử. phân tử Một chất hóa học được tạo thành từ hai hoặc nhiều nguyên tử được nối với nhau bằng liên kết cộng hóa trị hoặc lực hút ion. lột xác Quá trình rụng một phần hoặc toàn bộ lớp vỏ bên ngoài, như sự rụng lông của chim hoặc toàn bộ bộ xương ngoài của động vật chân đốt. kháng thể đơn dòng Kháng thể được tạo ra trong phòng thí nghiệm từ một dòng tế bào lai, mỗi tế bào tạo ra cùng một kháng thể cụ thể. thực vật hạt kín Thực vật hạt kín có một lá mầm phôi; một trong hai nhánh thực vật hạt kín lớn nhất. (Xem thêm eudicots.) độc canh Trong nông nghiệp, trồng quy mô lớn một loài cây trồng đã được thuần hóa. đơn sắc (mo nee' shus) [Gk. mono : một + oikos :nhà] Liên quan đến các sinh vật trong đó cả hai giới đều "ở" ở một cá thể sản xuất cả trứng và tinh trùng. (Ở một số loài thực vật, chúng được tìm thấy ở các loại hoa khác nhau trong cùng một cây.) Ví dụ bao gồm ngô, đậu Hà Lan, giun đất, thủy tức. (Ngược lại với khác gốc.) lai đơn bội Một giao phối trong đó bố mẹ khác nhau về các alen của chỉ một locus quan tâm. monome [Gk. mono : one + meros: unit] Một phân tử nhỏ, hai hoặc nhiều phân tử có thể kết hợp để tạo thành oligome (bao gồm một vài monome) hoặc polyme (bao gồm nhiều monome). đơn ngành (mon' oh fih leht' ik) [Gk. mono: one + phylon : bộ lạc] Liên quan đến một nhóm bao gồm tổ tiên và tất cả con cháu của nó. (Ngược lại với cận ngành, đa ngành.) monosaccharide Một loại đường đơn giản. Oligosacarit và polysacarit được tạo thành từ monosacarit. monosomic Liên quan đến một sinh vật có số lượng nhiễm sắc thể ít hơn một so với số lượng nhiễm sắc thể lưỡng bội bình thường. phản xạ đơn khớp Một phản xạ thần kinh bắt đầu ở tế bào thần kinh cảm giác và tạo ra một khớp thần kinh duy nhất trước khi kích hoạt tế bào thần kinh vận động. morphogen Một chất khuếch tán có gradient nồng độ quyết định mô hình phát triển ở phôi động vật và thực vật. hình thái học (thêm' fo jen' e sis) [Gk. morphe : hình thức + nguồn gốc: nguồn gốc] Sự phát triển của hình thức; kết quả tổng thể của sự quyết tâm, sự khác biệt và tăng trưởng. Khái niệm hình thái loài Định nghĩa loài là một nhóm các cá thể trông giống nhau. (Tương phản với khái niệm loài sinh học; khái niệm loài dòng dõi.) hình thái học (thêm fo To jee) [Gk. morphe: form + logos: nghiên cứu, diễn ngôn] Nghiên cứu khoa học về hình thức hữu cơ, bao gồm cả sự phát triển và chức năng của nó. tỷ lệ tử vong Cái chết, hoặc tỷ lệ tử vong của dân số. phát triển khảm Mô hình phát triển phôi động vật trong đó mỗi phôi bào đóng góp một phần cụ thể của cơ thể trưởng thành. (Tương phản với sự phát triển có tính quy luật.) Motif Xem mô típ cấu trúc. động (mo' tul) Có thể di chuyển từ nơi này đến nơi khác. (Tương phản với không cuống.) Vỏ não vận động Vùng vỏ não chứa các tế bào thần kinh vận động trực tiếp kích thích các sợi cơ cụ thể co lại. Tấm cuối vận động Phần lõm ở màng sau khớp thần kinh của mối nối thần kinh cơ, nơi đặt các đầu tận cùng của tế bào thần kinh vận động. nơ-ron vận động Một nơ-ron mang thông tin từ hệ thần kinh trung ương đến tế bào tạo ra chuyển động. protein vận động Các protein chuyên dụng sử dụng năng lượng để thay đổi hình dạng và di chuyển tế bào hoặc cấu trúc bên trong tế bào. Đơn vị vận động Một nơ-ron vận động và các sợi cơ mà nó điều khiển. miệng Lỗ để thức ăn được đưa vào, nằm ở đầu trước của ruột hình ống. mRNA Xem RNA thông tin. biểu mô niêm mạc Một lớp tế bào biểu mô chứa các tế bào tiết ra chất nhầy; được tìm thấy trong đường tiêu hóa và hô hấp. Còn được gọi là niêm mạc. chất nhầy Một chất nhớt được tiết ra bởi màng nhầy (ví dụ, biểu mô niêm mạc).Là hàng rào bảo vệ chống lại mầm bệnh trong khả năng miễn dịch bẩm sinh ở động vật và là lớp phủ bảo vệ trong nhiều hệ cơ quan của động vật. Bánh cóc của Muller Sự tích lũy - "tăng lên" - về những đột biến có hại trong bộ gen không tái tổ hợp của các loài vô tính. Bắt chước Mullerian Sự hội tụ về hình dáng của hai hoặc nhiều loài không ngon miệng. đa yếu tố Sự tương tác của nhiều gen và protein với một hoặc nhiều yếu tố trong môi trường. Ví dụ, ung thư là một căn bệnh có nhiều nguyên nhân. đa năng Có khả năng biệt hóa thành một số lượng hạn chế các loại tế bào. (Ngược lại với vạn năng, toàn năng.) Sợi cơ Một tế bào cơ đơn lẻ. Trong trường hợp cơ xương, một tế bào hợp bào, đa nhân. mô cơ Mô dễ bị kích thích có thể co lại thông qua tương tác của Actin và myosin; một trong bốn loại mô chính ở động vật đa bào. Có ba loại mô cơ: cơ xương, cơ trơn và cơ tim. gây đột biến (câm' ah jen) [L. mutar: thay đổi + Gk. nguồn gốc: nguồn] Bất kỳ tác nhân nào (ví dụ: hóa chất, phóng xạ) làm tăng tỷ lệ đột biến. Đột biến Sự thay đổi vật chất di truyền không phải do tái tổ hợp. chủ nghĩa tương hỗ Một kiểu tương tác giữa các loài có lợi cho cả hai loài. sợi nấm (seel' ee yum của tôi) [Gk. mykes: nấm] Trong nấm, có một khối sợi nấm. nhà nấm học Các nhà khoa học nghiên cứu về nấm.

G-26 Thuật ngữ mycorrhiza (my' ko rye' za) (số nhiều: mycorrhizae) [Gk. mykes : nấm + rhiza: rễ] Sự liên kết giữa rễ cây với sợi nấm. myelin (my' a lin) Các lớp màng sinh chất đồng tâm tạo thành một lớp vỏ bao quanh một số sợi trục; myelin cung cấp cho sợi trục khả năng cách điện và tăng tốc độ truyền điện thế hoạt động. nhồi máu cơ tim (Ml) Tắc nghẽn động mạch mang máu đến cơ tim; một "đau tim." MyoD Protein được mã hóa bởi gen xác định nguyên bào cơ. Một yếu tố phiên mã liên quan đến sự biệt hóa của nguyên bào cơ (tế bào tiền thân của cơ). myofibril (my' fy' bril) [Gk. mys : cơ + L.fibrilla: sợi nhỏ] Một đơn vị polyme của Actin hoặc myosin trong cơ. myoglobin (của tôi, ôi quả cầu, trong) [Gk. mys : cơ + L. globus : hình cầu] Một phân tử liên kết oxy được tìm thấy trong cơ. Bao gồm một đơn vị heme và một chuỗi globin đơn lẻ; mang ít oxy hơn huyết sắc tố. myosin Một trong hai loại protein co bóp của cơ. Xem thêm Actin. N lịch sử tự nhiên Các đặc điểm của một nhóm sinh vật, chẳng hạn như cách sinh vật này lấy thức ăn, sinh sản, hành xử, điều hòa môi trường bên trong của chúng (tế bào, mô và cơ quan) và tương tác với các sinh vật khác. tế bào tiêu diệt tự nhiên Một loại tế bào lympho tấn công các tế bào bị nhiễm virus và một số tế bào khối u cũng như các tế bào mục tiêu được gắn nhãn kháng thể. chọn lọc tự nhiên Sự đóng góp khác biệt của con cái đối với thế hệ tiếp theo bởi các kiểu di truyền khác nhau thuộc cùng một quần thể. Cơ chế tiến hóa do Charles Darwin đề xuất. naulius (naw' xin vui lòng cho chúng tôi) [Gk. naulios : động vật có vỏ] Một dạng ấu trùng đối xứng hai bên điển hình của động vật giáp xác. hoại tử (nec roh' sis) [Gk. nekros : death] Tế bào chết sớm do tác nhân bên ngoài như chất độc. phản hồi tiêu cực Trong các hệ thống điều tiết, thông tin làm giảm phản ứng điều tiết, đưa hệ thống trở về điểm đặt. (Ngược lại với phản hồi tích cực.) Điều hòa âm Một loại điều hòa gen trong đó gen được phiên mã bình thường và sự liên kết của protein ức chế với vùng khởi động sẽ ngăn cản quá trình phiên mã. (Tương phản với sự điều hòa tích cực.) tuyến trùng (ne mat' o sist) [Gk. nema : thread + kystis: cell] Một cấu trúc phức tạp, giống như sợi chỉ được tạo ra bởi tế bào của loài sứa và các loài cnidarians khác, được sử dụng chủ yếu để làm tê liệt và bắt giữ con mồi. neoteny (đầu gối ot' enny) [Gk. neo : mới, gần đây; tenein, để mở rộng] Việc duy trì các đặc điểm của con non hoặc ấu trùng bởi sinh vật trưởng thành đã phát triển đầy đủ. nephron (nef' ron) [Gk. nephros: thận] Đơn vị chức năng của thận, bao gồm một cấu trúc để nhận dịch lọc của máu và một ống tái hấp thu các phần được chọn của dịch lọc. Phương trình Nernst Một phát biểu toán học tính toán điện thế qua màng có thể thấm đối với một loại ion có nồng độ khác nhau ở hai bên màng.dây thần kinh Một cấu trúc bao gồm nhiều sợi trục thần kinh và mô liên kết. Mạng lưới thần kinh Sự tập hợp lan tỏa, kết nối lỏng lẻo của các mô thần kinh ở một số động vật không thuộc động vật song phương như động vật cnidarians. mô thần kinh Mô chuyên dùng để xử lý và truyền đạt thông tin; một trong bốn loại mô chính ở động vật đa bào. Năng suất sơ cấp ròng (NPP) Tốc độ năng lượng thu được từ quá trình quang hợp được đưa vào cơ thể của sinh vật sản xuất sơ cấp thông qua tăng trưởng và sinh sản. tế bào mào thần kinh Trong quá trình phát triển thần kinh của động vật có xương sống, các tế bào di chuyển ra ngoài từ tấm thần kinh và tạo ra các kết nối giữa hệ thần kinh trung ương và phần còn lại của cơ thể. mạng lưới thần kinh Một nhóm các nơ-ron có tổ chức bao gồm ba loại nơ-ron chức năng - nơ-ron hướng tâm, nơ-ron trung gian và nơ-ron thần kinh - và có khả năng xử lý thông tin. ống thần kinh Giai đoạn đầu trong quá trình phát triển của hệ thần kinh của động vật có xương sống bao gồm một ống rỗng được tạo ra bởi hai nếp gấp đối lập của ngoại bì lưng dọc theo trục cơ thể trước-sau. hormone thần kinh Một tín hiệu hóa học được tạo ra và giải phóng bởi các tế bào thần kinh, sau đó hoạt động như một hormone. mối nối thần kinh cơ Khớp thần kinh (điểm tiếp xúc) nơi sợi trục thần kinh vận động kích thích tế bào sợi cơ. tế bào thần kinh (noor' trên) [Gk. nơ-ron: dây thần kinh] Một tế bào của hệ thần kinh có thể tạo ra và dẫn truyền điện thế hoạt động dọc theo sợi trục đến khớp thần kinh với một tế bào khác. chất dẫn truyền thần kinh Một chất được tạo ra và giải phóng bởi một tế bào thần kinh (tế bào trước khớp thần kinh) khuếch tán qua khớp thần kinh và kích thích hoặc ức chế một tế bào khác (tế bào sau khớp thần kinh). thần kinh Giai đoạn phát triển của động vật có xương sống trong đó hệ thần kinh bắt đầu hình thành. alen trung tính Một alen không làm thay đổi chức năng của protein mà nó mã hóa. lý thuyết trung tính Một quan điểm về tiến hóa phân tử cho rằng hầu hết các đột biến không ảnh hưởng đến axit amin được mã hóa và các đột biến đó tích lũy trong quần thể với tốc độ do sự trôi dạt di truyền và tốc độ đột biến. neutron (new' tron) Một trong ba hạt cơ bản của vật chất (cùng với proton và electron), có khối lượng lớn hơn khối lượng của proton một chút và không mang điện. hốc (nitch) [L. nidus: tổ] Tập hợp các điều kiện vật lý và sinh học mà một loài cần có để tồn tại, phát triển và sinh sản. khử nitrat Quá trình khử nitrat (N 03â€œ) thành amoniac (NH3). oxit nitric (NO) Một phân tử không ổn định (một loại khí) đóng vai trò là chất truyền tin thứ

hai khiến cơ trơn thư giãn. Trong hệ thần kinh, nó hoạt động như một chất dẫn truyền thần kinh. nitrat hóa Quá trình oxy hóa amoniac (NH3) thành nitrat (N03â€œ) trong đất và nước biển, được thực hiện bởi vi khuẩn hóa tự dưỡng (nitrit hóa). cố định nitơ Chuyển đổi khí nitơ trong khí quyển (N2) thành dạng dễ phản ứng và hữu ích hơn về mặt sinh học (amoniac), giúp nitơ có sẵn cho các sinh vật sống. Được thực hiện bởi các chất cố định đạm - vi khuẩn,một số sống tự do và số khác sống trong rễ cây. nitơase Một phức hợp enzyme được tìm thấy ở vi khuẩn cố định đạm làm trung gian quá trình khử từng bước N2 trong khí quyển thành amoniac và bị ức chế mạnh bởi oxy. chất thải chứa nitơ Các sản phẩm cuối cùng có chứa nitơ có khả năng gây độc - amoniac, urê hoặc axit uric - của quá trình dị hóa protein và axit nucleic ở động vật. Loại bỏ khỏi cơ thể bằng cách bài tiết. nút [L. nốt: núm, nút] Ở thực vật, một điểm (đôi khi được phóng to) trên thân nơi có một chiếc lá được gắn vào. nút Ranvier Một khoảng trống trong vỏ myelin bao phủ một sợi trục; điểm mà màng sợi trục có thể tạo ra điện thế hoạt động. nốt sần Một cấu trúc chuyên biệt trong rễ của cây cố định đạm chứa vi khuẩn cố định đạm, trong đó oxy được duy trì ở mức thấp nhờ leghemoglobin. giấc ngủ không REM Một trạng thái ngủ sâu, phục hồi được đặc trưng bởi các sóng chậm biên độ cao trong điện não đồ. (Ngược lại với giấc ngủ REM.) chất ức chế không cạnh tranh Một chất không có cơ chất ức chế hoạt động của một enzyme bằng cách liên kết với một vị trí khác với vị trí hoạt động của nó. (Ngược lại với chất ức chế cạnh tranh.) Vận chuyển điện tử không tuần hoàn Trong quang hợp, dòng điện tử hình thành ATP, NADPH và 02. không phân ly Sự thất bại của các nhiễm sắc thể chị em trong việc phân tách trong giảm phân II hoặc nguyên phân, hoặc sự thất bại của các nhiễm sắc thể tương đồng trong phân tách trong giảm phân I. Kết quả là lệch bội. không phân cực Có các điện tích cân bằng từ đầu này đến đầu kia. (Ngược lại với cực.) giao phối không ngẫu nhiên Lựa chọn bạn tình trên cơ sở một tính trạng hoặc nhóm tính trạng cụ thể.Kết quả là lệch bội. không phân cực Có các điện tích cân bằng từ đầu này đến đầu kia. (Ngược lại với cực.) giao phối không ngẫu nhiên Lựa chọn bạn tình trên cơ sở một tính trạng hoặc nhóm tính trạng cụ thể.Kết quả là lệch bội. không phân cực Có các điện tích cân bằng từ đầu này đến đầu kia. (Ngược lại với cực.) giao phối không ngẫu nhiên Lựa chọn bạn tình trên cơ sở một tính trạng hoặc nhóm tính trạng cụ thể.

Bảng thuật ngữ G-27 đột biến vô nghĩa Thay đổi trình tự của một gen làm kết thúc quá trình dịch mã sớm bằng cách thay đổi một trong các codon của nó thành codon dừng. sự thay thế không đồng nghĩa Sự thay đổi gen từ nucleotide này sang nucleotide khác làm thay đổi axit amin được xác định bởi codon tương ứng (tức là AGC – > AG A, hoặc serine – > arginine). (Tương phản với sự thay thế đồng nghĩa.) norepinephrine Một chất dẫn truyền thần kinh được tìm thấy trong hệ thần kinh trung ương và cả ở các đầu dây thần kinh sau hạch của hệ thần kinh giao cảm. Còn được gọi là noradrenaline. hệ thực vật bình thường Các vi sinh vật thường sống và sinh sản trên hoặc trong cơ thể mà không gây bệnh và hình thành cơ chế phòng vệ không đặc hiệu chống lại mầm bệnh bằng cách cạnh tranh với chúng về không gian và chất dinh dưỡng. Xem thêm hệ vi sinh vật. notochord (no' tow kord) [Gk. notos : back + chorde : string] Một thanh linh hoạt làm từ chất liệu sền sệt đóng vai trò hỗ trợ trong phôi của tất cả các loài có dây sống và ở con trưởng thành của các loài có bao và hình mác. axit nucleic (new klay' ik) Một loại polyme được tạo thành từ các nucleotide, chuyên dùng cho việc lưu trữ, truyền tải và biểu hiện thông tin di truyền. DNA và RNA là axit nucleic. lai axit nucleic Một kỹ thuật trong đó đầu dò axit nucleic mạch đơn được tạo ra để bổ sung và liên kết với trình tự đích, DNA hoặc RNA. Phân tử sợi đôi thu được là một phân tử lai. nucleoid (new' klee oid) Vùng chứa các nhiễm sắc thể của tế bào nhân sơ. Không giống như nhân nhân chuẩn, nó không được bao bọc bởi màng. nucleolus (new klee' oh lus) Một thân hình cầu nhỏ, thường được tìm thấy trong nhân của tế bào nhân chuẩn. Nơi tổng hợp RNA ribosome. nucleoside Một nucleotide không có nhóm photphat; một bazơ nitơ gắn với đường nucleosome Một phần của nhiễm sắc thể nhân chuẩn, bao gồm một phần của phân tử DNA quấn quanh một nhóm phân tử histone và được giữ với nhau bằng một loại phân tử histone khác. Nhiễm sắc thể được tạo thành từ nhiều nucleosome. nucleotide Đơn vị hóa học cơ bản trong axit nucleic, bao gồm đường pentose, nhóm photphat và bazơ chứa nitơ. thay thế nucleotide Sự thay đổi từ cặp bazơ này sang cặp bazơ khác trong trình tự DNA. hạt nhân (mới' klee us) [L. nux : hạt nhân hoặc quả hạch] (1) Trong tế bào, ngăn nằm ở trung tâm của tế bào nhân chuẩn được bao bọc bởi một màng kép và chứa các nhiễm sắc thể. (2) Trong não, một nhóm tế bào thần kinh có thể xác định được có chung đặc điểm hoặc chức năng. giả thuyết vô giá trị Trong thống kê, tiền đề cho rằng bất kỳ sự khác biệt nào quan sát được trong một thí nghiệm chỉ đơn giản là kết quả của những khác biệt

ngẫu nhiên phát sinh từ việc lấy hai mẫu hữu hạn từ cùng một tổng thể. chất dinh dưỡng Một chất thực phẩm; hoặc, trong trường hợp chất dinh dưỡng khoáng, một yếu tố vô cơ cần thiết để hoàn thành vòng đời của sinh vật. o kỵ khí bắt buộc Một sinh vật nhân sơ kỵ khí không thể sống sót khi tiếp xúc với 02.thùy chẩm Một trong bốn thùy của bán cầu não; xử lý thông tin thị giác. chất tạo mùi Một phân tử có thể liên kết với một thụ thể khứu giác. dầu Một chất béo trung tính ở dạng lỏng ở nhiệt độ phòng. (Ngược lại với chất béo.) Các đoạn Okazaki DNA mới được hình thành tạo thành chuỗi chậm trễ trong quá trình sao chép DNA. DNA ligase liên kết các đoạn Okazaki lại với nhau để tạo thành chuỗi liên tục. khứu giác (ole fak' shun) [L. olfacere : ngửi] Khứu giác. khứu giác Cấu trúc ở não trước của động vật có xương sống tiếp nhận và xử lý thông tin đầu vào từ các tế bào thần kinh thụ thể khứu giác. Tế bào thần kinh thụ thể khứu giác (ORN) Tế bào thần kinh có thụ thể cho các chất tạo mùi khác nhau. oligodendrocyte Một loại tế bào thần kinh đệm myelin hóa các sợi trục trong hệ thần kinh trung ương. thực vật [Gk. oligo : ít; phagein, ăn] Một loài động vật ăn một số lượng hạn chế thức ăn; thường được sử dụng cho các loài côn trùng chỉ ăn một hoặc một vài loài thực vật. oligosacarit Một polyme có chứa một số lượng nhỏ monosacarit. omasum Một trong bốn buồng dạ dày ở động vật nhai lại; cô đặc thức ăn bằng cách hấp thụ nước trước khi đi vào dạ dày thật (abomasum). ommatidia [Gk. omma : mắt] Các đơn vị tạo nên mắt kép của một số động vật chân đốt. động vật ăn tạp [L. omnis : mọi thứ + vorare : nuốt chửng] Một sinh vật ăn cả động vật và thực vật. (Tương phản với động vật ăn thịt, động vật ăn mảnh vụn, động vật ăn cỏ.) gen gây ung thư [Gk. onkos : khối lượng, khối u + gen : sinh ra] Một gen mã hóa cho một sản phẩm protein kích thích sự tăng sinh tế bào. Đột biến ở gen gây ung thư dẫn đến sự tăng sinh tế bào quá mức có thể dẫn đến ung thư. một gen-một polypeptide Ý tưởng, hiện nay được biết đến là một sự đơn giản hóa quá mức, rằng mỗi gen trong bộ gen chỉ mã hóa một polypeptide duy nhất - rằng có sự tương ứng một-một giữa gen và polypeptide. tế bào trứng Xem tế bào trứng nguyên phát, tế bào trứng thứ cấp. oogen (oh' eh jen e sis) [Gk. oon : trứng + nguồn gốc : nguồn] Phát sinh giao tử dẫn đến tạo ra trứng. oogonium (oh' eh go' nee um) (số nhiều: oogonia) (1) Ở một số loài tảo và nấm, một tế bào trong đó trứng được tạo ra. (2) Ở động vật, thế hệ con cháu lưỡng bội của tế bào mầm ở con cái. ootid Trong quá trình tạo trứng, tế bào con của phân bào giảm phân thứ hai biệt hóa thành trứng trưởng thành. hệ tuần hoàn hở Hệ tuần hoàn trong đó dịch ngoại bào rời khỏi các mạch của hệ tuần hoàn, thẩm thấu giữa các tế bào và qua các mô, sau đó chảy trở lại hệ tuần hoàn để được bơm ra ngoài. (Ngược lại với hệ tuần hoàn kín.) Toán tử Vùng của operon đóng vai trò là vị trí liên kết của chất ức chế. operon Một đơn vị di truyền của phiên mã, thường bao gồm một số gen cấu trúc được phiên mã cùng nhau; operon chứa ít nhất hai vùng điều khiển: vùng khởi động và vùng vận hành.chi phí cơ hội Tổng lợi ích mà động vật bị mất do không thể thực hiện một số hành vi khác trong thời gian nó thực hiện một hành vi nhất định. opsin (op' sin) [Gk. opsis : thị giác] Phần protein của sắc tố thị giác của động vật có xương sống; liên kết với phân tử sắc tố 11-cisretinal. Xem thêm rhodopsin. giao thoa quang học [Gk. chiasma : chéo] Cấu trúc ở bề mặt dưới của não động vật có xương sống, nơi hai dây thần kinh thị giác gặp nhau. dây thần kinh thị giác Dây thần kinh mang thông tin từ võng mạc của mắt đến não. đồng phân quang học Hai đồng phân phân tử là ảnh phản chiếu của nhau. lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu Việc áp dụng phương pháp chi phí-lợi ích đối với hành vi cho ăn để xác định giá trị phù hợp của các lựa chọn cho ăn. truyền miệng [L. os: miệng] Liên quan đến miệng, hoặc phần cơ thể chứa miệng. quỹ đạo Một vùng trong không gian xung quanh hạt nhân nguyên tử trong đó có nhiều khả năng tìm thấy electron nhất. cơ quan [Gk. cơ quan : công cụ] Một bộ phận cơ thể, chẳng hạn như tim, gan, não, rễ hoặc lá. Các cơ quan bao gồm các mô khác nhau được tích hợp để thực hiện một chức năng riêng biệt. Các cơ quan lần lượt được tích hợp vào hệ thống cơ quan. gen nhận dạng cơ quan Ở thực vật hạt kín, các gen quy định các cơ quan khác nhau của hoa. (So sánh với các gen vi lượng đồng căn.) Cơ quan có cấu trúc Corti ở tai trong biến đổi các lực cơ học được tạo ra từ sóng áp suất ('sóng âm thanh') thành điện thế hoạt động được cảm nhận dưới dạng âm thanh. Hệ cơ quan Một nhóm các mô và cơ quan có liên quan và tích hợp với nhau, hoạt động cùng nhau trong một chức năng sinh lý.Hệ cơ quan Một nhóm các mô và cơ quan có liên quan và tích hợp với nhau, hoạt động cùng nhau trong một chức năng sinh lý.Hệ cơ quan Một nhóm các mô và cơ quan có liên quan và tích hợp với nhau, hoạt động cùng nhau trong một chức năng sinh lý.

G-28 Thuật ngữ cơ quan (hoặc gan el') Bất kỳ cấu trúc có màng bao bọc nào trong tế bào nhân chuẩn. Ví dụ bao gồm nhân, mạng lưới nội chất và ty thể. hữu cơ (1) Liên quan đến bất kỳ hợp chất hóa học nào có chứa

cacbon. (2) Liên quan đến bất kỳ khía cạnh nào của vật chất sống, ví dụ như sự tiến hóa, cấu trúc hoặc hóa học của nó. phân hữu cơ Các chất được thêm vào đất để cải thiện độ phì nhiêu của đất; có nguồn gốc từ nguyên liệu thực vật bị phân hủy một phần (phân hữu cơ) hoặc chất thải động vật (phân). sinh vật Bất kỳ thực thể sống nào. người tổ chức Vùng phôi lưỡng cư sớm điều khiển sự phát triển phôi sớm. Còn được gọi là cơ quan tổ chức phôi chính. cơ quan Sự hình thành các cơ quan và hệ cơ quan trong quá trình phát triển. nguồn gốc của sự sao chép (hoặc/) trình tự DNA tại đó helicase tháo xoắn kép DNA và DNA polymerase liên kết để bắt đầu sao chép DNA. chỉnh hình [Gk. ortho : đúng, trực tiếp] Các gen tương đồng mà sự phân kỳ của chúng có thể bắt nguồn từ các sự kiện hình thành loài. osmoconformer Một động vật thủy sinh cân bằng độ thẩm thấu của dịch ngoại bào giống với độ thẩm thấu của môi trường bên ngoài. (Tương phản với chất điều hòa thẩm thấu.) Độ thẩm thấu Nồng độ của các hạt có hoạt tính thẩm thấu trong dung dịch. điều hòa thẩm thấu Quy định thành phần hóa học của chất dịch cơ thể của sinh vật. chất điều hòa thẩm thấu Một loài động vật thủy sinh chủ động điều chỉnh độ thẩm thấu của dịch ngoại bào. (Tương phản với osmoconformer.) thẩm thấu (oz mo' sis) [Gk. thẩm thấu : đẩy] Sự chuyển động của nước qua một màng có khả năng thấm khác nhau, từ vùng này sang vùng khác nơi có thế năng nước âm hơn. xương con (oss' ick ul) [L. os: xương] Đơn vị cấu tạo bị vôi hóa của bộ xương da gai. nguyên bào xương (ossr tee oh blast) [Gk. Osteon: xương + blastos: mầm] Một tế bào tạo ra ma trận protein của xương. hủy cốt bào (oss' tee oh clast) [Gk. Osteon: xương + klastos: gãy] Một tế bào tiêu hủy xương. tế bào xương Một nguyên bào xương được bao bọc trong các lỗ khuyết bên trong xương mà nó đã tạo ra. nhóm ngoài Trong phát sinh chủng loại, một nhóm sinh vật được sử dụng làm điểm tham chiếu để so sánh với các nhóm được quan tâm chính (nhóm). cửa sổ hình bầu dục Màng linh hoạt khi di chuyển qua xương tai giữa sẽ tạo ra sóng áp lực ở tai trong. Chu kỳ buồng trứng Ở con người, chu kỳ hàng tháng của các sự kiện trong đó trứng và hormone được sản xuất. (Tương phản với chu kỳ tử cung). buồng trứng (oh' var ee) [L. noãn: trứng] Bất kỳ cơ quan nữ nào, ở thực vật hoặc động vật, tạo ra trứng. vượt qua Mô hình tăng trưởng thực vật trong đó một nhánh khác biệt và phát triển vượt trội so với các nhánh khác. ống dẫn trứng Ở động vật có vú, ống dùng để vận chuyển trứng đến tử cung hoặc ra bên ngoài cơ thể. đẻ trứng Sự sinh sản trong đó trứng được con cái phóng ra và sự phát triển diễn ra bên ngoài cơ thể con mẹ. (Tương phản với sự sống động.) ovovivi chẵn lẻ Liên quan đến sinh sản trong đó trứng được thụ tinh phát triển và nở trong cơ thể mẹ nhưng không gắn liền với mẹ qua nhau thai. rụng trứng Sự phóng trứng ra khỏi buồng trứng. noãn (oh' vule) Ở thực vật, một cấu trúc bao gồm megasporangium và phần vỏ, phát triển thành hạt sau khi thụ tinh. trứng (oh' vum) (số nhiều: ova) [L. trứng] Giao tử cái. quá trình oxy hóa (ox i day' shun) Sự mất electron tương đối trong phản ứng hóa học; hoặc loại bỏ hoàn toàn để tạo thành ion, hoặc chia sẻ electron với các chất có ái lực lớn hơn với chúng, chẳng hạn như oxy. Hầu hết các quá trình oxy hóa, bao gồm cả quá trình oxy hóa sinh học, đều liên quan đến sự giải phóng năng lượng. (Ngược lại với sự khử.) Phản ứng oxy hóa-khử (oxi hóa khử) Một phản ứng trong đó một chất chuyển một hoặc nhiều electron sang chất khác. (Xem quá trình oxy hóa; sự khử.) Quá trình phosphoryl hóa oxy hóa Sự hình thành ATP trong ty thể, liên quan đến dòng điện tử qua chuỗi hô hấp. oxyase Một enzyme xúc tác việc bổ sung oxy vào chất nền từ 02. oxytocin Một loại hormone được giải phóng bởi tuyến yên sau nhằm thúc đẩy liên kết xã hội. tầng ozone Một tầng ozone (Os, một loại khí nhà kính) trong khí quyển hấp thụ một phần lớn bức xạ tia cực tím có khả năng gây đột biến của mặt trời. Tế bào tạo nhịp tim P Tế bào tim có thể tạo ra điện thế hoạt động mà không cần sự kích thích từ hệ thần kinh, cho phép tim bắt đầu co bóp. gen quy định cặp Trong quá trình phát triển của Drosophila (ruồi giấm), các gen phân chia phôi ban đầu thành các đơn vị, mỗi đơn vị có hai đoạn. Một phần của chuỗi phát triển bao gồm các gen ảnh hưởng của mẹ, gen khoảng cách, gen phân cực phân đoạn và gen Hox. xác định niên đại cổ từ Một phương pháp xác định tuổi của đá dựa trên các đặc tính liên quan đến sự thay đổi mô hình từ tính của Trái đất theo thời gian. tuyến tụy (pan' cree us) Một tuyến nằm gần dạ dày của động vật có xương sống, tiết ra các enzym tiêu hóa vào ruột non và giải phóng insulin vào máu. Pangea (pan jee' uh) [Gk. pan: tất cả, mọi] Khối đất duy nhất được hình thành khi tất cả các lục địa tập hợp lại với nhau trong kỷ Permi. para- [Gk. para: gần giống, bên cạnh] Tiền tố biểu thị sự liên kết ở bên cạnh hoặc phụ kiện. parabronchi Các đoạn trong phổi của chim để không khí đi qua. cận tiết [Gk. para: gần] Liên quan đến tín hiệu hóa học, chẳng hạn như hormone, hoạt động cục bộ, gần vị trí tiết ra nó. (Tương phản với autocrine.) tiến hóa song song Sự tiến hóa lặp đi lặp lại của những đặc điểm tương tự, đặc biệt là giữa các loài có quan hệ họ hàng gần gũi; được hỗ trợ bởi các gen phát triển được bảo tồn. parlogs Các gen tương đồng mà sự phân kỳ của chúng có thể bắt

nguồn từ các sự kiện sao chép gen. (Tương phản với chỉnh hình.) cận ngành (par' a fih leht' ik) [Gk. para: bên cạnh + phylon: bộ lạc] Liên quan đến một nhóm bao gồm tổ tiên và một số, nhưng không phải tất cả,của con cháu nó. (Ngược lại với đơn ngành, đa ngành.) Ký sinh trùng Một sinh vật tiêu thụ các bộ phận của một sinh vật lớn hơn chính nó nhiều (được gọi là vật chủ của nó). Ký sinh trùng đôi khi, nhưng không phải lúc nào cũng giết chết vật chủ của chúng. hệ thần kinh phó giao cảm Sự phân chia của hệ thần kinh tự trị hoạt động đối lập với hệ thần kinh giao cảm. (Tương phản với hệ thần kinh giao cảm.) tuyến cận giáp Bốn tuyến trên bề mặt sau của tuyến giáp sản xuất và giải phóng hormone tuyến cận giáp. hormone tuyến cận giáp (PTH) Một loại hormone do tuyến cận giáp tiết ra có tác dụng kích thích hoạt động của tế bào hủy xương và làm tăng nồng độ canxi trong máu. Còn được gọi là parathormon. nhu mô (cặp eng' kyma) Một mô thực vật bao gồm các tế bào tương đối không chuyên biệt, không có vách thứ cấp. đá mẹ Tầng đất bao gồm đá bị phá vỡ để tạo thành đất. Còn được gọi là đá gốc hoặc đường chân trời C. thế hệ bố mẹ (P) Các cá thể giao phối theo kiểu lai di truyền. Con cháu của họ là thế hệ hiếu thảo (Fj) đầu tiên. tế bào thành Một trong ba loại tế bào chế tiết được tìm thấy trong các hố dạ dày của thành dạ dày. Tế bào thành tạo ra axit clohydric (HC1), tạo ra môi trường axit tiêu diệt nhiều vi sinh vật gây hại ăn vào thức ăn. (Xem tế bào chính; biểu mô niêm mạc.) thùy đỉnh Một trong bốn thùy của bán cầu não; xử lý các kích thích phức tạp và bao gồm vỏ não cảm giác cơ thể nguyên phát.

Thuật ngữ phân tích G-29 Thích cách giải thích đơn giản nhất trong số các cách giải thích hợp lý cho bất kỳ hiện tượng nào. parthenocarpy Sự hình thành quả từ hoa mà không cần thụ tinh. sự sinh sản đơn tính [Gk. parthenos : trinh nữ] Sự sản sinh ra một sinh vật từ trứng chưa được thụ tinh. lý thuyết hạt Trong di truyền học, lý thuyết cho rằng gen là những thực thể vật chất giữ được bản sắc của chúng sau khi thụ tinh. vận chuyển thụ động Khuếch tán qua màng; có thể hoặc không cần kênh hoặc protein vận chuyển. (Ngược lại với vận chuyển tích cực.) Kẹp vá Kỹ thuật cô lập một mảng màng nhỏ cho phép nghiên cứu chuyển động của ion qua một kênh cụ thể. mầm bệnh (path' o jen) [Gk. pathos : đau khổ + nguồn gốc: nguồn] Một sinh vật gây bệnh. hình thành mô hình Trong quá trình phát triển phôi động vật, sự tổ chức của các mô biệt hóa thành các cấu trúc cụ thể như cánh. Phả hệ Mô hình truyền tải một đặc điểm di truyền trong một gia đình. vùng cá nổi [Gk. pelagos : biển sâu] Đại dương rộng mở; một vùng sinh vật biển. sự thâm nhập Tỷ lệ các cá thể có kiểu gen cụ thể biểu hiện kiểu hình mong đợi. dương vật Một cơ quan sinh dục phụ của động vật đực giúp con đực gửi tinh trùng vào đường sinh sản của con cái. đối xứng ngũ giác Đối xứng theo năm hoặc bội số của năm; một đặc điểm của động vật da gai trưởng thành. pentose [Gk. penta: 5] Một loại đường chứa 5 nguyên tử cacbon. PEP carboxylase Enzym kết hợp carbon dioxide với PEP để tạo thành axit dicarboxylic 4 carbon khi bắt đầu quá trình quang hợp C4 hoặc chuyển hóa axit crassulacean (CAM). pepsin [Gk. pepsis : tiêu hóa] Một loại enzyme trong dịch dạ dày có tác dụng tiêu hóa protein. pepsinogen Sản phẩm bài tiết không hoạt động được chuyển thành pepsin khi pH thấp hoặc do hoạt động của enzyme. hormone peptide Các phân tử hormone tương đối lớn được tạo thành từ các axit amin; được mã hóa bởi gen và được tạo ra bởi dịch mã. liên kết peptide Liên kết giữa các axit amin trong protein; được hình thành giữa nhóm cacboxyl và nhóm amino (- CO - NH -) với sự mất đi phân tử nước. peptidoglycan Vật liệu thành tế bào của nhiều vi khuẩn, bao gồm một phân tử khổng lồ duy nhất bao quanh toàn bộ tế bào. peptidyl transferase Chức năng xúc tác của tiểu đơn vị ribosome lớn bao gồm hai phản ứng: phá vỡ liên kết giữa axit amin và tRNA của nó ở vị trí P và hình thành liên kết peptide giữa axit amin đó và axit amin gắn với tRNA ở vị trí P. Một trang web. tỷ lệ sinh bình quân đầu người (b) Trong các mô hình tăng trưởng dân số, số con mà một cá thể trung bình sinh ra trong một khoảng thời gian nào đó. tỷ lệ tử vong bình quân đầu người (d) Trong các mô hình tăng trưởng dân số, khả năng tử vong trung bình của một cá nhân trong một khoảng thời gian nào đó. tốc độ tăng trưởng bình quân đầu người (r) Trong các mô hình dân số, đóng góp trung bình của mỗi cá nhân vào tổng tốc độ tăng dân số. lâu năm (per ren' ee al) [L. mỗi. suốt + annus : năm] Một loại cây tồn tại từ năm này sang năm khác. (Ngược lại với hàng năm,hai năm một lần.) hoa hoàn hảo Một bông hoa có cả nhị và lá noãn; một loài hoa lưỡng tính. (Tương phản với bông hoa không hoàn hảo.) xe đạp [Gk. Peri: xung quanh + kyklos : vòng hoặc vòng tròn] Ở rễ cây, mô chỉ nằm trong lớp nội bì, nhưng nằm ngoài mô mạch máu rễ. Hoạt động phân sinh của các tế bào ba bánh tạo ra rễ nguyên thủy bên. periderm Mô bên ngoài của cơ thể thực vật thứ cấp, bao gồm chủ yếu là bần. thời kỳ (1) Một phạm trù trong thang thời gian địa chất. (2) Khoảng thời gian của một chu kỳ trong một

sự kiện mang tính chu kỳ, chẳng hạn như nhịp sinh học. Protein màng ngoại vi Protein liên kết nhưng không gắn vào màng sinh chất. (Tương phản với các protein màng nguyên chất.) hệ thần kinh ngoại biên (PNS) Phần hệ thần kinh truyền thông tin đến và đi từ hệ thần kinh trung ương, bao gồm các tế bào thần kinh mở rộng hoặc cư trú bên ngoài não hoặc tủy sống và các tế bào hỗ trợ của chúng. (Tương phản với hệ thần kinh trung ương.) nhu động (cặp' tôi đứng' sis) Các cơn co cơ dạng sóng tiến hành dọc theo một cơ quan hình ống, đẩy nội dung dọc theo ống. phúc mạc Lớp lót trung bì của khoang cơ thể ở động vật coelomate. peroxisome Một cơ quan thực hiện các phản ứng trong đó các peroxit độc hại được hình thành và sau đó chuyển thành nước. cánh hoa [Gk. cánh hoa: xòe ra] Ở hoa thực vật hạt kín, một chiếc lá biến đổi vô sinh, không quang hợp, thường có màu sắc rực rỡ và thường dùng để thu hút côn trùng thụ phấn. cuống lá (pet' ee ole) [L. cuống lá: chân nhỏ] Thân của một chiếc lá. Pfr Xem phytochrome. pH Logarit âm của nồng độ ion hydro; thước đo độ axit của dung dịch. Dung dịch có pH = 7 được cho là trung tính; Giá trị pH cao hơn 7 đặc trưng cho các dung dịch cơ bản, trong khi dung dịch axit có giá trị pH nhỏ hơn 7. Thể thực khuẩn (fayj) Xem thể thực khuẩn. thực bào [Gk. phagein : ăn + kystos: túi] Một trong hai loại tế bào bạch cầu chính; một trong những cơ chế phòng vệ không đặc hiệu của động vật; ăn các vi sinh vật xâm nhập bằng quá trình thực bào. dược động học nghiên cứu về cách cấu trúc di truyền của một cá nhân ảnh hưởng đến phản ứng của người đó với thuốc hoặc các tác nhân khác, với mục tiêu dự đoán hiệu quả của các lựa chọn điều trị khác nhau. dược phẩm Việc sử dụng động vật biến đổi gen để sản xuất các sản phẩm có ích về mặt y tế trong sữa của chúng. hầu họng [Gk. họng] Phần ruột nằm giữa miệng và thực quản. kiểu hình (phí' không có loại) [Gk. phanein : để hiển thị] Các đặc tính có thể quan sát được của một cá nhân do cả yếu tố di truyền và môi trường. (Tương phản với kiểu gen.) Độ dẻo kiểu hình Xem độ dẻo phát triển. pheromone (feer' o mone) [Gk. pheros : mang + hormone : kích thích, khơi dậy] Một chất hóa học được sử dụng trong giao tiếp giữa các sinh vật cùng loài. phloem (flo' um) [Gk. phloos : vỏ cây] Ở thực vật có mạch, mô mạch vận chuyển đường và các chất hòa tan khác từ nguồn đến nơi chìm.nhóm photphat Nhóm chức năng - opo3h2. Liên kết phosphodiester Sự kết nối trong chuỗi axit nucleic, được hình thành bằng cách liên kết hai nucleotide. phospholipid Một lipid chứa nhóm photphat; thành phần quan trọng của màng tế bào. (Xem lipid.) Lớp kép phospholipid Đơn vị cấu trúc cơ bản của màng sinh học; một tấm phospholipid dày hai phân tử trong đó các phospholipid được xếp thành các "đuôi" kỵ nước của chúng; được đóng gói chặt chẽ với nhau và các "đầu" ưa nước, chứa phốt phát của chúng; hướng ra ngoài. Còn được gọi là lớp lipid kép. sự phosphoryl hóa Việc bổ sung một nhóm photphat. vùng quang học Vùng sống trong hồ và đại dương được ánh sáng xuyên qua và do đó hỗ trợ các sinh vật quang hợp. quang tự dưỡng Một sinh vật lấy năng lượng từ ánh sáng và carbon từ carbon dioxide. (Ngược lại với hóa dưỡng vô cơ, hóa dị dưỡng, quang dị dưỡng.) quang dị dưỡng Một sinh vật lấy năng lượng từ ánh sáng nhưng phải lấy cacbon từ các hợp chất hữu cơ. (Tương phản với hóa tự dưỡng, hóa dị dưỡng, quang tự dưỡng.) Quang hình thái Ở thực vật, một quá trình trong đó các sự kiện sinh lý và phát triển được kiểm soát bởi ánh sáng. photon (kẻ thù tấn) [Gk. ảnh: ánh sáng] Một lượng tử bức xạ khả kiến; một "gói" của năng lượng ánh sáng.

G-30 Thuật ngữ quang chu kỳ Kiểm soát các phản ứng sinh lý hoặc hành vi của sinh vật theo độ dài của ngày hoặc đêm (chu kỳ quang). Cơ chế quang photpho hóa Cơ chế hình thành ATP ở lục lạp trong đó sự vận chuyển điện tử kết hợp với vận chuyển các ion hydro (proton, H+) qua màng thylakoid. So sánh với hóa thẩm thấu. cơ quan cảm quang (1) Ở thực vật, các sắc tố kích hoạt phản ứng sinh lý khi chúng hấp thụ một photon. (2) Ở động vật, các tế bào thụ cảm giác quan cảm nhận và phản ứng với năng lượng ánh sáng. (Xem tế bào hình nón; tế bào hình que.) quang hô hấp Sự hấp thụ oxy nhờ ánh sáng và giải phóng carbon dioxide, carbon được tạo ra từ các phản ứng ban đầu của quá trình quang hợp. quang hợp (kẻ thù kéo sin' the sis) [Gk.: tạo ra từ ánh sáng] Các quá trình trao đổi chất được thực hiện bởi thực vật xanh và một số vi sinh vật trong đó ánh sáng nhìn thấy được giữ lại và năng lượng được sử dụng để tổng hợp các hợp chất như ATP và glucose. hệ thống ảnh [Gk. phos: ánh sáng + systema: lắp ráp] Một phức hợp thu hoạch ánh sáng trong thylakoid lục lạp bao gồm các sắc tố và protein. Hệ thống quang I hấp thụ ánh sáng ở bước sóng 700 nm, truyền electron tới ferrodoxin và từ đó tới NADPH. Hệ thống ảnh II hấp thụ ánh sáng ở bước sóng 680 nm và chuyển electron tới chuỗi vận chuyển electron trong lục lạp. tính hướng quang [Gk. hình ảnh : ánh sáng + trope : chuyển] Phản ứng sinh trưởng của thực vật theo định hướng với ánh sáng. phycobilin Sắc tố quang hợp hấp thụ ánh sáng đỏ, vàng, cam và xanh lục và được tìm thấy trong vi khuẩn lam và một số loại tảo đỏ. phát sinh chủng loại (fy loj'

e nee) [Gk. phylon : bộ lạc, chủng tộc + nguồn gốc : nguồn] Lịch sử tiến hóa của một nhóm sinh vật cụ thể hoặc gen của chúng. Cây phát sinh chủng loại là một biểu diễn đồ họa của các dòng tiến hóa này. đường cong sống sót sinh lý Xem đường cong sống sót. sinh lý học (fiz' ee oT o jee) [Gk. vật lý : dạng tự nhiên] Nghiên cứu khoa học về chức năng của các sinh vật sống và các cơ quan, mô và tế bào riêng lẻ mà chúng được tạo thành. Phytoalexins Các chất độc đối với mầm bệnh, được thực vật tạo ra để đáp ứng với sự nhiễm nấm hoặc vi khuẩn. phytochrome (fy' kéo krome) [Gk. phyton : thực vật + sắc độ : màu sắc] Một sắc tố thực vật điều chỉnh một số lượng lớn các hiện tượng phát triển và các hiện tượng khác ở thực vật. Nó có hai đồng phân: Pr, hấp thụ ánh sáng đỏ và Pfr, hấp thụ ánh sáng đỏ xa. Pfr là dạng hoạt động. Phytomers Ở thực vật, các mô đun lặp lại tạo nên một chồi, mỗi mô bao gồm một hoặc nhiều lá, gắn vào thân tại một nút; một nút nội bộ; và một hoặc nhiều chồi nách. thực vật phù du Sinh vật nổi quang hợp. (Xem sinh vật phù du.) Xử lý bằng thực vật Một hình thức xử lý sinh học sử dụng thực vật để làm sạch ô nhiễm môi trường. Sắc tố Chất hấp thụ ánh sáng khả kiến. thí điểm Một hình thức điều hướng trong đó động vật tìm đường bằng cách ghi nhớ các điểm mốc trong môi trường của nó. Tuyến tùng Tuyến nằm giữa bán cầu não tiết ra melatonin.pinocytosis Nhập bào bởi một tế bào chất lỏng chứa các chất hòa tan. nhụy hoa [L. nhụy hoa: chày] Cấu trúc của hoa thực vật hạt kín trong đó noãn được sinh ra. Có thể bao gồm một lá noãn hoặc nhiều lá noãn hợp nhất thành một cấu trúc duy nhất. Thường được phân biệt thành buồng trứng, kiểu dáng và nhụy. lõi Ở thực vật, mô tương đối không chuyên biệt được tìm thấy trong một ống trụ của mô mạch. tuyến yên Một tuyến nhỏ gắn vào đáy não ở động vật có xương sống. Hormon của nó kiểm soát hoạt động của các tuyến khác. Còn được gọi là hypophys. nhau thai (pla sen' ta) Cơ quan ở động vật có vú cái cung cấp chất dinh dưỡng cho thai nhi và loại bỏ các chất thải của thai nhi. sinh vật phù du Các sinh vật thủy sinh trôi nổi trong cột nước, phụ thuộc vào dòng chảy và gió để di chuyển. Sinh vật phù du bao gồm nhiều sinh vật nguyên sinh, một số loài tảo và động vật ấu trùng. (Xem thêm thực vật phù du.) planula (plan' yew la) [L. planum : phẳng] Một dạng ấu trùng có lông, bơi tự do điển hình của loài cnidarians. mảng bám (plack) [Fr.: một tấm kim loại hoặc đồng xu] (1) Một khoảng trống hình tròn trong một lớp (bãi cỏ) vi khuẩn phát triển trên bề mặt của gel thạch dinh dưỡng. (2) Sự tích tụ của sinh vật nhân sơ trên men răng. Axit do các vi sinh vật này tạo ra gây sâu răng. (3) Vùng thành động mạch bị xâm lấn bởi các nguyên bào sợi và mỡ tích tụ. huyết tương (plaz' muh) Phần chất lỏng của máu, trong đó các tế bào máu và các chất dạng hạt khác lơ lửng. tế bào plasma Một tế bào tiết kháng thể phát triển từ tế bào B; tế bào tác động của hệ thống miễn dịch dịch thể. màng plasma Màng bao quanh tế bào, điều chỉnh sự ra vào của các phân tử và ion. Mỗi tế bào đều có màng sinh chất và nó thường được gọi là màng tế bào. plasmid Một phân tử DNA khác biệt với (các) nhiễm sắc thể; nghĩa là một yếu tố ngoại nhiễm sắc thể; tìm thấy ở nhiều vi khuẩn. Có thể sao chép độc lập với nhiễm sắc thể. plasmodesmata (số ít: plasmodesma) [Gk. plassein : to Mold + desmos : band] Các sợi tế bào chất nối hai tế bào thực vật liền kề. plasmogamy Sự hợp nhất của tế bào chất của hai tế bào. (Ngược lại với karyogamy.) plastid Một lớp bào quan tế bào thực vật bao gồm lục lạp, nơi chứa các con đường sinh hóa cho quá trình quang hợp. kiến tạo mảng [Gk. tekton : builder] Nghiên cứu khoa học về cấu trúc và chuyển động của các mảng thạch quyển trên Trái đất, nguyên nhân gây ra sự trôi dạt lục địa. tiểu cầu Một cơ thể có màng bao bọc không có nhân, phát sinh như một mảnh tế bào trong tủy xương của động vật có vú. Quan trọng đối với hành động đông máu. pleiotropy (plee' a tro pee) [Gk. pleion : more] Việc xác định nhiều hơn một tính trạng bởi một gen. màng phổi [Gk. màng phổi : xương sườn, bên] Màng lót bên ngoài phổi và thành của khoang ngực. Viêm các màng này là một tình trạng được gọi là viêm màng phổi. đa năng [L. số nhiều: nhiều + tiềm năng :mạnh mẽ] Có khả năng hình thành tất cả các tế bào trong cơ thể. (Ngược lại với đa năng, toàn năng.) podocytes Các tế bào của nang Bowman của nephron bao phủ các mao mạch của cầu thận, tạo thành các khe lọc. Đột biến điểm Đột biến xảy ra do tăng, giảm hoặc thay thế một nucleotide. cực Một phân tử có điện tích riêng biệt và trái dấu ở hai đầu hoặc hai cực; phân tử nước (H20) là ví dụ phổ biến nhất. (Ngược lại với không phân cực.) Thể cực Một hạt nhân không có chức năng được tạo ra bởi quá trình phân bào trong quá trình tạo trứng. Liên kết cộng hóa trị có cực Liên kết cộng hóa trị trong đó các electron bị hút về hạt nhân này nhiều hơn hạt nhân kia, dẫn đến sự phân bố điện tích không đồng đều. nhân cực Trong thực vật hạt kín, hai nhân trong tế bào trung tâm của megagametophyte; sau khi thụ tinh chúng sẽ hình thành nội nhũ. tính phân cực (1) Trong hóa học, tính chất chia sẻ electron không đồng đều trong liên kết cộng hóa trị xác định phân tử có cực. (2) Trong quá trình phát triển, sự khác biệt giữa một đầu của một sinh vật hoặc cấu trúc với đầu kia. phấn hoa [L. pollinâ € ™, bột mịn] Ở thực vật có hạt, các hạt cực nhỏ

có chứa giao tử đực (microgametophyte) và giao tử (microspore). ống phấn hoa Một cấu trúc phát triển từ hạt phấn hoa qua đó tinh trùng được giải phóng vào thể giao tử lớn. thụ phấn Quá trình chuyển phấn hoa từ bao phấn đến nhụy hoa ở thực vật hạt kín hoặc từ strobilus sang noãn ở thực vật hạt trần. poly- [Gk. poly, nhiều] Tiền tố biểu thị nhiều thực thể. đuôi poly Một chuỗi dài các nucleotide adenine (50-250) được thêm vào sau khi phiên mã sang vùng 3' phần cuối của hầu hết các mRNA ở sinh vật nhân chuẩn.thụ phấn Quá trình chuyển phấn hoa từ bao phấn đến nhụy hoa ở thực vật hạt kín hoặc từ strobilus sang noãn ở thực vật hạt trần. poly- [Gk. poly, nhiều] Tiền tố biểu thị nhiều thực thể. đuôi poly Một chuỗi dài các nucleotide adenine (50-250) được thêm vào sau khi phiên mã sang vùng 3' phần cuối của hầu hết các mRNA ở sinh vật nhân chuẩn.thụ phấn Quá trình chuyển phấn hoa từ bao phấn đến nhụy hoa ở thực vật hạt kín hoặc từ strobilus sang noãn ở thực vật hạt trần. poly- [Gk. poly, nhiều] Tiền tố biểu thị nhiều thực thể. đuôi poly Một chuỗi dài các nucleotide adenine (50-250) được thêm vào sau khi phiên mã sang vùng 3' phần cuối của hầu hết các mRNA ở sinh vật nhân chuẩn.

Thuật ngữ G-31 đa phu Hệ thống giao phối trong đó một con cái giao phối với nhiều con đực. Hệ thống giao phối đa thê trong đó một con đực giao phối với nhiều con cái. polyme [Gk. poly : nhiều + meros: đơn vị] Một phân tử lớn được tạo thành từ các tiểu đơn vị tương tự hoặc giống hệt nhau được gọi là monome. (Ngược lại với monome.) Phản ứng chuỗi polymerase (PCR) Một kỹ thuật enzym để tạo ra nhanh chóng hàng triệu bản sao của một đoạn DNA cụ thể trong đó chỉ có một lượng nhỏ phân tử gốc. đa hình (poT lee mor' fik) [Gk. poly : nhiều + morphe : hình thức, hình dạng] Cùng tồn tại trong một quần thể có hai hoặc nhiều tính trạng khác biệt. polyp (pah' môi) [Gk. poly, nhiều + pous: foot] Ở loài cnidarians, giai đoạn vòng đời vô tính, không cuống. polypeptide Một phân tử lớn được tạo thành từ nhiều axit amin nối với nhau bằng liên kết peptide. Các polypeptide lớn được gọi là protein. đa ngành (poT lee fih leht' ik) [Gk. poly : nhiều + phylon: bộ lạc] Thuộc về một nhóm bao gồm nhiều sinh vật có quan hệ họ hàng xa và không bao gồm tổ tiên chung của nhóm. (Ngược lại với monophyletic, paraphyletic.) đa bội (polr lee ploid ee) Sở hữu nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể. polyribosome (polysome) Một phức hợp bao gồm một phân tử giống như sợi của RNA thông tin và một số (hoặc nhiều) ribosome. Các ribosome di chuyển dọc theo mRNA, tổng hợp chuỗi polypeptide khi chúng di chuyển. polysaccharide Một đại phân tử bao gồm nhiều monosaccharide (đường đơn). Ví dụ phổ biến là cellulose và tinh bột. cầu [L. pons: cầu] Vùng thân não phía trước hành tủy. nhóm Tổng số lượng của một nguyên tố trong một ngăn nhất định của sinh quyển. quần thể Bất kỳ nhóm sinh vật nào cùng tồn tại ở cùng một thời điểm, ở cùng một nơi và có khả năng giao phối với nhau. thắt cổ chai dân số Một khoảng thời gian trong đó chỉ có một vài cá thể của một quần thể thường có số lượng lớn sống sót. mật độ quần thể Số lượng cá thể trong một quần thể trên một đơn vị diện tích hoặc thể tích. động lực dân số Các mô hình và quá trình thay đổi dân số. di truyền học quần thể Nghiên cứu về biến dị di truyền và nguyên nhân của nó trong quần thể. quy mô quần thể Tổng số cá thể trong quần thể. thông tin vị trí Trong quá trình phát triển, cơ sở của cảm giác không gian khiến tế bào phân biệt phù hợp với vị trí của chúng trong cơ thể đang phát triển; thường xuất hiện dưới dạng gradient hình thái. tính hợp tác tích cực Xảy ra khi một phân tử có thể liên kết với một số phối tử và mỗi phối tử liên kết sẽ làm thay đổi cấu trúc của phân tử để nó có thể liên kết với phối tử tiếp theo dễ dàng hơn. Sự liên kết của bốn phân tử 02 với hemoglobin là một ví dụ về khả năng hợp tác tích cực. phản hồi tích cực Trong các hệ thống điều tiết, thông tin khuếch đại phản ứng điều tiết, làm tăng độ lệch của hệ thống so với điểm đặt. (Tương phản với phản hồi tiêu cực.) điều hòa tích cực Một dạng điều hòa gen trong đó cần có một đại phân tử điều hòa để kích hoạt quá trình phiên mã của gen cấu trúc; nếu không có nó thì quá trình phiên mã sẽ không xảy ra. (Ngược lại với quy định tiêu cực.) Chọn lọc tích cực Chọn lọc tự nhiên có tác dụng thiết lập một đặc điểm giúp nâng cao khả năng sống sót trong quần thể. (Tương phản với lựa chọn thanh lọc.) post- [L. postere : đằng sau, theo sau] Tiền tố biểu thị cái gì đó đến sau. trạng thái sau hấp thu Trạng thái trong đó không còn thức ăn nào còn lại trong ruột và do đó không có chất dinh dưỡng nào được hấp thụ. (Tương phản với trạng thái hấp thụ.) phía sau Hướng tới hoặc liên quan đến phía sau. (Tương phản với phần trước.) Tuyến yên sau Một phần của tuyến yên có nguồn gốc từ mô thần kinh; tham gia vào việc lưu trữ và giải phóng hormone chống bài niệu và oxytocin. tế bào sau khớp thần kinh Tế bào nhận thông tin từ tế bào thần kinh ở khớp thần kinh. (Ngược lại với tế bào tiền synap.) Cơ chế phân lập sau hợp tử Rào cản đối với quá trình sinh sản xảy ra sau sự kết hợp của nhân của hai giao tử. (Tương phản với các cơ chế cách ly tiền hợp tử.)

thế năng Năng lượng không sinh công nhưng có khả năng hoạt động, chẳng hạn như năng lượng được lưu trữ trong các liên kết hóa học. (Tương phản với động năng.) Pr Xem phytochrome. pre-mRNA (mRNA tiền thân) Bản phiên mã gen ban đầu trước khi được sửa đổi để tạo ra mRNA chức năng. Còn được gọi là bảng điểm chính. Tiền Cambri Thời kỳ địa chất đầu tiên và dài nhất trong đó sự sống bắt nguồn. cơ vòng tiền mao mạch Một vòng cơ trơn có thể ngăn chặn dòng máu đến giường mao mạch. kẻ săn mồi Một sinh vật giết chết và ăn thịt các sinh vật khác. mô hình dòng áp lực Một mô hình hiệu quả cho việc vận chuyển phloem trong thực vật hạt kín. Nó cho rằng việc vận chuyển phần tử sàng được thúc đẩy bởi độ dốc áp suất được tạo ra theo phương pháp thẩm thấu giữa nguồn và bể. Thế áp suất (vFp) Áp suất thủy tĩnh của một dung dịch kèm theo vượt quá áp suất khí quyển xung quanh. (Tương phản với thế năng chất tan, thế năng nước.) Tế bào tiền synap Tế bào thần kinh truyền thông tin đến tế bào khác tại khớp thần kinh. (Tương phản với tế bào sau khớp thần kinh.) con mồi [L. praeda: chiến lợi phẩm] Một sinh vật bị kẻ săn mồi tiêu thụ làm nguồn năng lượng. cơ chế phân lập tiền hợp tử Rào cản đối với quá trình sinh sản xảy ra trước khi kết hợp nhân của hai giao tử (Ngược lại với cơ chế phân lập sau hợp tử.) Vận chuyển tích cực sơ cấp Vận chuyển tích cực trong đó ATP bị thủy phân, tạo ra năng lượng cần thiết để vận chuyển ion hoặc phân tử chống lại nó gradient nồng độ. (Ngược lại với vận chuyển tích cực thứ cấp.) Thành tế bào sơ cấp Ở tế bào thực vật, một cấu trúc hình thành ở lớp giữa sau quá trình phân chia tế bào, được tạo thành từ các vi sợi cellulose, hemiaellulose và pectin. (Tương phản với thành tế bào thứ cấp.) Sinh vật tiêu thụ sơ cấp Một sinh vật (động vật ăn cỏ) ăn các mô thực vật.nội cộng sinh sơ cấp Sự nhấn chìm một vi khuẩn lam bởi một tế bào nhân chuẩn lớn hơn tạo ra các sinh vật nhân chuẩn quang hợp đầu tiên với lục lạp. Sinh trưởng sơ cấp Ở thực vật, sinh trưởng được đặc trưng bởi sự kéo dài của rễ và chồi và bằng sự phát triển của rễ và chồi mới thông qua sự phân nhánh. (Ngược lại với sự tăng trưởng thứ cấp.) Phản ứng miễn dịch sơ cấp Phản ứng đầu tiên của hệ thống miễn dịch đối với một kháng nguyên, liên quan đến sự nhận biết của tế bào lympho và sản xuất tế bào tác động và tế bào trí nhớ. (Ngược lại với phản ứng miễn dịch thứ cấp.) Mô phân sinh sơ cấp tạo ra các mô của cơ thể thực vật sơ cấp. vỏ não vận động sơ cấp Xem tế bào trứng nguyên phát của vỏ não vận động (ồ, trang web eh) [Gk. oon: trứng + kytos : vật chứa] Thế hệ lưỡng bội của oogonium. Ở nhiều loài, tế bào trứng sơ cấp bước vào kỳ đầu của lần phân chia giảm nhiễm thứ nhất, sau đó ngừng phát triển trong một thời gian dài trước khi tiếp tục quá trình phân bào để hình thành tế bào trứng thứ cấp và thể cực. Cơ thể thực vật sơ cấp Bộ phận của cây được tạo ra từ quá trình sinh trưởng sơ cấp. Bao gồm tất cả các bộ phận không phải gỗ của cây; nhiều loài thực vật thân thảo bao gồm hoàn toàn một cơ thể thực vật sơ cấp. (Ngược lại với cơ thể thực vật thứ cấp.) Sinh vật sản xuất sơ cấp Một sinh vật quang hợp hoặc hóa tổng hợp tổng hợp các phân tử hữu cơ phức tạp từ các phân tử vô cơ đơn giản. xác định giới tính cơ bản Xác định di truyền giới tính giao tử, nam hay nữ. (Ngược lại với việc xác định giới tính thứ cấp.) Vỏ não cảm giác cơ thể sơ cấp Xem vỏ não cảm giác cơ thể. tế bào sinh tinh sơ cấp Thế hệ lưỡng bội của một tinh trùng; trải qua) vỏ não cảm giác cơ thể nguyên phát Xem vỏ não cảm giác cơ thể. tế bào sinh tinh sơ cấp Thế hệ lưỡng bội của một tinh trùng; trải qua) vỏ não cảm giác cơ thể nguyên phát Xem vỏ não cảm giác cơ thể. tế bào sinh tinh sơ cấp Thế hệ lưỡng bội của một tinh trùng; trải qua

G-32 Thuật ngữ phân chia giảm nhiễm đầu tiên để hình thành tế bào sinh tinh thứ cấp. Cấu trúc bậc một Trình tự cụ thể của các axit amin trong protein. diễn thế sơ cấp Sự kế thừa của các quần xã sinh thái bắt đầu ở một khu vực không có sự sống, chẳng hạn như trên vùng băng hà mới lộ ra hoặc dòng dung nham. (Ngược lại với diễn thế thứ cấp.) primase Một enzyme xúc tác quá trình tổng hợp mồi để sao chép DNA. mồi Chuỗi axit nucleic, thường là RNA, là nguyên liệu ban đầu cần thiết cho quá trình tổng hợp chuỗi DNA mới, được tổng hợp từ 3' phần cuối của lớp sơn lót. nguyên thủy (số nhiều: nguyên thủy) [L. nguồn gốc] Giai đoạn thô sơ nhất của một cơ quan hoặc bộ phận khác. pro- [L.: đầu tiên, trước, ủng hộ] Một tiền tố thường được sử dụng trong sinh học để biểu thị một giai đoạn phát triển đến trước hoặc một dạng tiến hóa xuất hiện sớm hơn một dạng khác. Ví dụ, prokaryote, tiên tri. đầu dò Một đoạn axit nucleic mạch đơn được sử dụng để xác định các phân tử DNA chứa trình tự bổ sung. Procambium Mô phân sinh sơ cấp tạo ra mô mạch máu. bộ nhớ thủ tục Bộ nhớ các nhiệm vụ vận động.; những ký ức này không thể được nhớ lại hoặc mô tả một cách có ý thức. (Tương phản với bộ nhớ khai báo.) tiến trình Liên quan đến một enzyme xúc tác nhiều phản ứng mỗi khi nó liên kết với cơ chất, giống như DNA polymerase thực hiện trong quá trình sao chép DNA. sản phẩm Các phân tử là kết quả của việc hoàn thành một phản ứng hóa học. progesteron [L. pro : ủng hộ + cử chỉ : chịu đựng] Một

loại hormone sinh dục nữ giúp duy trì thai kỳ. prokaryote Sinh vật đơn bào không có nhân hoặc các bào quan có màng bao bọc khác. Bao gồm Vi khuẩn và Archaea. (Ngược lại với sinh vật nhân chuẩn.) prolactin Một loại hormone do tuyến yên trước tiết ra, một trong những chức năng của nó là kích thích sản xuất sữa ở động vật có vú cái. prometaphase Giai đoạn phân chia hạt nhân bắt đầu bằng sự tan rã của lớp vỏ hạt nhân. Promoter Một trình tự DNA mà RNA polymerase gắn vào để bắt đầu phiên mã. rễ chống đỡ Rễ bất định ở một số cây một lá mầm có chức năng hỗ trợ cho chồi. prophage (pro' fayj) Các đơn vị không lây nhiễm được liên kết với nhiễm sắc thể của vi khuẩn chủ và nhân lên với chúng nhưng không gây ra sự phân hủy tế bào. Prophage sau đó có thể bước vào giai đoạn ly giải để hoàn thành vòng đời của virus. kỳ đầu (giai đoạn pro) Giai đoạn đầu tiên của quá trình phân chia hạt nhân, trong đó nhiễm sắc thể ngưng tụ từ vật liệu khuếch tán, giống như sợi đến các vật thể rời rạc, nhỏ gọn. prostaglandin Bất kỳ một loại lipid chuyên biệt nào có chức năng giống hormone. Không rõ liệu họ có hành động ở khoảng cách đáng kể nào so với địa điểm sản xuất của họ hay không. tuyến tiền liệt Ở nam giới, bao quanh niệu đạo ở điểm nối với ống dẫn tinh; cung cấp chất lỏng trung hòa axit cho tinh dịch. nhóm giả Bất kỳ phần nào không phải protein của enzyme. proteases Enzyme tiêu hóa tiêu hóa protein. proteasome Trong tế bào chất của sinh vật nhân chuẩn,một cấu trúc protein khổng lồ liên kết và tiêu hóa các protein tế bào đã được gắn thẻ bởi ubiquitin. protein (pro' teen) [Gk. protos: đầu tiên] Polyme chuỗi dài của các axit amin với 20 chuỗi bên phổ biến khác nhau. Xảy ra khi chuỗi polymer của nó kéo dài trong các protein dạng sợi hoặc cuộn thành đại phân tử nhỏ gọn trong enzyme và các protein hình cầu khác. Các axit amin thành phần được mã hóa trong bộ ba của RNA thông tin và protein là sản phẩm của gen. protein kinase (kye' nase) Một enzyme xúc tác việc bổ sung nhóm photphat từ ATP vào protein mục tiêu. dòng thác protein kinase Một loạt các phản ứng đáp ứng với tín hiệu phân tử, trong đó một loạt các protein kinase kích hoạt lẫn nhau theo trình tự, khuếch đại tín hiệu ở mỗi bước. proteoglycan Một glycoprotein chứa lõi protein có gắn chuỗi carbohydrate dài, tuyến tính. phân giải protein [protein + Gk. ly giải : phá vỡ] Quá trình tiêu hóa protein hoặc polypeptide bằng enzyme. proteome Tập hợp đầy đủ các protein mà cơ thể có thể tạo ra. Do sự ghép nối thay thế của pre-mRNA, số lượng protein có thể được tạo ra thường lớn hơn nhiều so với số lượng gen mã hóa protein có trong bộ gen của sinh vật. protrombin Dạng không hoạt động của trombin, một loại enzym tham gia vào quá trình đông máu. protoderm Mô phân sinh sơ cấp hình thành nên biểu bì thực vật. proton (pro' tấn) [Gk. protos : đầu tiên, trước] (1) Một hạt hạ nguyên tử có một điện tích dương. Số lượng proton trong hạt nhân nguyên tử quyết định thành phần của nó. (2) Một ion hydro, H+. bơm proton Một hệ thống vận chuyển tích cực sử dụng năng lượng ATP để di chuyển các ion hydro qua màng, tạo ra điện thế. Lực đẩy proton Lực sinh ra qua màng có hai thành phần: thế hóa học (chênh lệch nồng độ proton) cộng với điện thế do điện tích trên proton. protonephridium Cơ quan bài tiết của giun dẹp, bao gồm một ống và một tế bào ngọn lửa. protoplast Nội dung sống của tế bào thực vật; màng sinh chất và mọi thứ chứa bên trong nó. pro virus DNA sợi kép do virus tạo ra, được tích hợp vào nhiễm sắc thể của vật chủ và chứa các gen khởi động được bộ máy phiên mã của tế bào chủ nhận biết. Ống lượn gần Đoạn đầu của ống thận, gần cầu thận nhất. (So sánh với ống lượn xa.) gần Gần điểm gắn kết hoặc điểm tham chiếu khác. (Ngược lại với nguyên nhân xa.) Nguyên nhân gần Các cơ chế di truyền, sinh lý, thần kinh và phát triển trực tiếp chịu trách nhiệm về một hành vi hoặc hình thái. (Tương phản với nguyên nhân cuối cùng.) pseudocoelomate (soo' do see' low mate) [Gk. pseudes : false + koiloma : khoang] Có một khoang cơ thể, được gọi là pseudocoel, bao gồm một không gian chứa đầy chất lỏng trong đó nhiều cơ quan nội tạng lơ lửng, nhưng được bao bọc bởi lớp trung bì ở bên ngoài.gen giả [Gk. pseudes : false] Một đoạn DNA tương đồng với một gen chức năng nhưng không được biểu hiện do những thay đổi về trình tự của nó hoặc thay đổi về vị trí của nó trong bộ gen. chân giả (soo' do pod) [Gk. pseudes : false + podos : foot] Một phần mở rộng tạm thời, mềm mại của thân tế bào được sử dụng để định vị, gắn vào bề mặt hoặc nhấn chìm các hạt. phổi [L. pulmo : phổi] Liên quan đến phổi. mạch phổi Phần của hệ thống tuần hoàn qua đó máu được bơm từ tim đến phổi hoặc mang để cung cấp oxy và quay trở lại tim để phân phối. (Tương phản với mạch hệ thống.) Van phổi Một van một chiều giữa tâm thất phải của tim và động mạch phổi có tác dụng ngăn máu chảy ngược vào tâm thất khi nó thư giãn. Pun nett vuông Phương pháp dự đoán kết quả của phép lai di truyền bằng cách sắp xếp các giao tử của mỗi bố mẹ ở các cạnh của hình vuông. nhộng (pew' pa) [L. nhộng: búp bê, con rối] Ở một số loài côn trùng (holometabola), giai đoạn phát triển được bao bọc giữa ấu trùng và con trưởng thành. Đồng tử Lỗ mở trong mắt của động vật có xương sống để ánh sáng đi qua. chọn lọc thanh lọc Việc loại bỏ bằng cách chọn lọc tự nhiên các đặc tính có

hại khỏi quần thể. (Tương phản với chọn lọc tích cực.) purine (tinh khiết' een) Một trong hai loại bazơ nitơ trong axit nucleic. Mỗi loại purin - adenine và guanine - kết hợp với một pyrimidine cụ thể.

Thuật ngữ G-33 Sợi Purkinje Các tế bào cơ tim chuyên biệt dẫn truyền kích thích khắp cơ tâm thất. pyrimidine (pe rim' a deen) Một trong hai loại bazơ nitơ trong axit nucleic. Mỗi pyrimidine - cytosine, thymine và uracil - kết hợp với một purine cụ thể. pyrogen [Gk.: cạy, lửa;] Phân tử làm tăng nhiệt độ cơ thể (sốt); có thể được tạo ra bởi mầm bệnh xâm nhập hoặc bởi các tế bào của hệ thống miễn dịch để đáp ứng với nhiễm trùng. pyruvate Dạng ion hóa của axit pyruvic, một axit ba cacbon; sản phẩm cuối cùng của quá trình đường phân và là nguyên liệu thô cho chu trình axit citric. quá trình oxy hóa pyruvate Sự chuyển đổi pyruvate thành acetyl CoA và C02 xảy ra trong ma trận ty thể với sự có mặt của 02. Q Q10 Một giá trị so sánh tốc độ của một quá trình sinh hóa hoặc phản ứng trên phạm vi nhiệt độ 10°C. Một quy trình không nhạy cảm với nhiệt độ có Q10 là 1; giá trị 2 hoặc 3 có nghĩa là tốc độ phản ứng tăng lên khi nhiệt độ tăng. định tính Dựa trên việc quan sát chất lượng không thể đo lường được của một tính trạng, chẳng hạn như màu nâu so với màu xanh lam. định lượng Dựa trên các giá trị số thu được bằng phép đo, như trong dữ liệu định lượng. locus tính trạng số lượng Một tập hợp các gen xác định một tính trạng (tính trạng) phức tạp thể hiện sự biến đổi về số lượng (sự thay đổi về số lượng chứ không phải về loại). cấu trúc bậc bốn Sự sắp xếp ba chiều cụ thể của các tiểu đơn vị protein. Tương phản với cấu trúc bậc một, bậc hai, bậc ba. cảm biến đại biểu Việc sử dụng các tín hiệu liên lạc hóa học để kích hoạt các hoạt động liên kết mật độ như hình thành màng sinh học ở sinh vật nhân sơ. Nhóm R R Nhóm phân biệt các nguyên tử của một axit amin cụ thể; còn được gọi là chuỗi bên. chiến lược gia r Một loài có chiến lược lịch sử cuộc sống cho phép tỷ lệ tăng dân số nội tại cao (r). (Tương phản với chiến lược gia R.) đối xứng xuyên tâm Tình trạng trong đó hai nửa bất kỳ của cơ thể là hình ảnh phản chiếu của nhau, miễn là vết cắt đi qua tâm; một hình trụ cắt dọc xuống tâm của nó thể hiện dạng đối xứng này. bức xạ Sự truyền nhiệt từ vật ấm hơn sang vật lạnh hơn thông qua sự trao đổi bức xạ hồng ngoại. Xem thêm bức xạ điện từ; bức xạ tiến hóa. rễ mầm Một rễ phôi. đồng vị phóng xạ Đồng vị phóng xạ của một nguyên tố. Ví dụ như carbon-14 (14C) và hydro-3, hoặc tritium (3H). xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ Một phương pháp xác định tuổi của các vật thể như hóa thạch và đá dựa trên tốc độ phân rã của các đồng vị phóng xạ. giấc ngủ chuyển động mắt nhanh Xem giấc ngủ REM. chất phản ứng Một chất hóa học tham gia phản ứng hóa học với chất khác. trung tâm phản ứng Một nhóm protein chuyển điện tử nhận năng lượng từ các sắc tố hấp thụ ánh sáng và chuyển nó thành năng lượng hóa học bằng các phản ứng oxi hóa khử. nhận ra niche A loài' thích hợp được xác định bởi sự tương tác của nó với các loài khác. (Tương phản với niche cơ bản.) trường tiếp nhận Vùng không gian thị giác kích hoạt một ô cụ thể trong hệ thống thị giác. thụ thể Xem protein thụ thể, tế bào thụ thể cảm giác. Điện thế thụ thể Sự thay đổi điện thế nghỉ của tế bào cảm giác khi nó được kích thích. protein thụ thể Một protein có thể liên kết với một phân tử cụ thể hoặc phát hiện một kích thích cụ thể bên trong tế bào hoặc trong môi trường bên ngoài tế bào. Nhập bào qua trung gian thụ thể Nhập bào bắt đầu bằng sự liên kết cao phân tử với một thụ thể màng cụ thể. gen lặn Trong di truyền học, một alen không xác định kiểu hình khi có sự hiện diện của alen trội. (Ngược lại với ưu thế.) lai chéo Một cặp giao phối trong đó một con cái có kiểu gen A giao phối với một con đực có kiểu gen B và cặp kia trong đó một con cái có kiểu gen B giao phối với một con đực có kiểu gen A. trình tự nhận biết Xem trang web hạn chế. tái tổ hợp Liên quan đến một cá thể, sản phẩm giảm nhiễm hoặc nhiễm sắc thể trong đó vật liệu di truyền ban đầu hiện diện ở hai cá thể cuối cùng tạo thành cùng một bộ gen đơn bội. DNA tái tổ hợp Một phân tử DNA được tạo ra trong phòng thí nghiệm có nguồn gốc từ hai hoặc nhiều nguồn di truyền. tần số tái tổ hợp Tỷ lệ con cái của một tổ hợp gen có kiểu hình khác với kiểu hình của bố mẹ do sự trao đổi chéo giữa các gen liên kết trong quá trình hình thành giao tử. tần số tái tổ hợp Tỷ lệ con cái của một tổ hợp gen có kiểu hình khác với kiểu hình của bố mẹ do sự trao đổi chéo giữa các gen liên kết trong quá trình hình thành giao tử. sinh thái hòa giải Thực tiễn làm cho vùng đất khai thác trở nên thân thiện với đa dạng sinh học hơn. So sánh với hệ sinh thái phục hồi. trực tràng Phần cuối của ruột, kết thúc ở hậu môn. phản ứng oxi hóa khử Một phản ứng hóa học trong đó một chất phản ứng bị oxy hóa (mất electron) và chất kia bị khử (thu thêm electron). Viết tắt của phản ứng oxy hóa khử. sự khử Độ thu electron của chất phản ứng hóa học. (Ngược lại với quá trình oxy hóa.) Thời kỳ chịu lửa Khoảng thời gian sau một điện thế hoạt động trong đó một điện thế hoạt động khác không thể được tạo ra từ màng dễ bị kích thích. Tái sinh Sự phát triển của một cá thể hoàn chỉnh từ một mảnh cơ thể. phát triển điều hòa Một

mô hình phát triển phôi động vật trong đó số phận của phôi bào đầu tiên không hoàn toàn cố định. (Ngược lại với sự phát triển khảm.) Gen điều hòa Một gen mã hóa một loại protein (hoặc RNA) để kiểm soát sự biểu hiện của một gen khác. trình tự điều hòa Trình tự DNA mà sản phẩm protein của gen điều hòa liên kết vào. hệ thống điều tiết Một hệ thống sử dụng thông tin phản hồi để duy trì chức năng hoặc thông số sinh lý ở mức tối ưu. (Tương phản với hệ thống được kiểm soát.) Tế bào T điều hòa (Treg) Lớp tế bào T làm trung gian cho khả năng dung nạp các kháng nguyên của bản thân. củng cố Sự phát triển của sự cách ly sinh sản được tăng cường giữa các quần thể do chọn lọc tự nhiên để có sự cách ly lớn hơn.Màng Reissner Xem màng kiến tạo. người giải phóng Kích thích giác quan kích hoạt việc thực hiện một kiểu hành vi rập khuôn. Giấc ngủ REM (chuyển động mắt nhanh) Trạng thái ngủ đặc trưng bởi những giấc mơ sống động, thư giãn cơ xương và chuyển động mắt nhanh. (Ngược lại với giấc ngủ không REM.) thận [L. Renes : thận] Liên quan đến thận. Ống thận Một đơn vị cấu trúc của thận thu thập dịch lọc từ máu, tái hấp thu các ion, chất dinh dưỡng và nước cụ thể rồi đưa chúng trở lại máu, đồng thời tập trung các ion dư thừa và các chất thải như urê để bài tiết ra khỏi cơ thể. renin Một loại enzyme được thận giải phóng để đáp ứng với sự sụt giảm mức lọc cầu thận. Cùng với men chuyển angiotensin, chuyển đổi một loại protein không hoạt động trong máu thành angiotensin. sao chép Sự nhân đôi của vật chất di truyền. phức hợp sao chép Sự liên kết chặt chẽ của một số protein hoạt động trong quá trình sao chép DNA. ngã ba sao chép Một điểm mà tại đó phân tử DNA đang sao chép. Cái nĩa hình thành bằng cách tháo gỡ phân tử mẹ.

G-34 Thuật ngữ sao chép Một vùng DNA được sao chép từ một điểm khởi đầu sao chép duy nhất. gen báo cáo Một dấu hiệu di truyền có trong DNA tái tổ hợp để chỉ ra sự hiện diện của DNA tái tổ hợp trong tế bào chủ. chất ức chế Một protein được mã hóa bởi một gen điều hòa có thể liên kết với vùng khởi động và ngăn cản sự phiên mã của gen liên quan. (Ngược lại với chất kích hoạt.) Cách ly sinh sản Tình trạng trong đó hai quần thể khác nhau không còn trao đổi gen nữa. Có thể dẫn tới sự hình thành loài. hiệu ứng giải cứu Quá trình mà các cá thể di chuyển giữa các quần thể của một quần thể biến chất có thể ngăn cản các quần thể đang suy giảm khỏi bị tuyệt chủng. thời gian lưu trú Khoảng thời gian mà một nguyên tố hóa học (ví dụ như cacbon hoặc nitơ) tồn tại trong một khu vực nhất định của hệ sinh thái (ví dụ như trong cơ thể hữu cơ, trong đất, trong khí quyển). thể tích cặn (RV) Trong thông khí thủy triều, khoảng chết còn lại trong phổi khi kết thúc quá trình thở ra. gen kháng (R) Các gen thực vật có khả năng kháng các chủng mầm bệnh cụ thể. Tài nguyên Một thứ gì đó trong môi trường mà sinh vật cần để duy trì và tăng trưởng, được tiêu thụ trong quá trình sử dụng. phân chia nguồn lực Một tình huống trong đó áp lực chọn lọc do cạnh tranh giữa các loài gây ra những thay đổi trong cách các loài cạnh tranh sử dụng nguồn tài nguyên hạn chế, từ đó cho phép chúng cùng tồn tại. hô hấp (res pi ra' shun) [L. spirare : thở] (1) Hô hấp tế bào. (2) Hơi thở. Chuỗi hô hấp Các phản ứng cuối cùng của quá trình hô hấp tế bào, trong đó các electron được truyền từ NAD hoặc FAD, thông qua một loạt chất mang trung gian, đến oxy phân tử, đồng thời tạo ra ATP. khí hô hấp Oxy (02) và carbon dioxide (C02); khí mà động vật phải trao đổi giữa chất dịch bên trong cơ thể và môi trường bên ngoài (không khí hoặc nước). tiềm năng nghỉ ngơi Điện thế màng của một tế bào sống ở trạng thái nghỉ. Trong tế bào đứng yên, bên trong âm với bên ngoài. (Tương phản với tiềm năng hành động.) Phục hồi sinh thái Khoa học và thực tiễn khôi phục các hệ sinh thái bị hư hỏng hoặc suy thoái. enzyme giới hạn Bất kỳ loại enzyme nào cắt DNA sợi đôi tại các vị trí cụ thể; được sử dụng rộng rãi trong công nghệ DNA tái tổ hợp. Còn được gọi là endonuclease hạn chế. đa hình chiều dài đoạn giới hạn Xem Điểm hạn chế RFLP (R) Thời gian cụ thể trong G1 của chu kỳ tế bào mà tại đó tế bào bắt đầu cam kết trải qua phần còn lại của chu kỳ tế bào. vị trí giới hạn Một trình tự cơ sở DNA cụ thể được nhận biết và tác động bởi một endonuclease giới hạn. hệ thống kích hoạt dạng lưới Một vùng trung tâm của thân não của động vật có xương sống bao gồm các dải sợi phức tạp truyền tín hiệu thần kinh giữa não trước và tủy sống, cùng với các sợi phụ đến nhiều loại nhân có liên quan đến chức năng tự trị, bao gồm cả kích thích khi ngủ. mạng lưới Một trong bốn ngăn của dạ dày động vật nhai lại. Cùng với dạ cỏ,nơi thức ăn được tiêu hóa một phần với sự hỗ trợ của vi khuẩn đường ruột. võng mạc (rett' trong uh) [L. rete : net] Lớp tế bào nhạy cảm với ánh sáng ở mắt động vật có xương sống hoặc động vật thân mềm. retrotransposon Các yếu tố di truyền di động được phiên mã ngược thành RNA như một phần của cơ chế chuyển giao của chúng. (Ngược lại với DNA transposon.) retrovirus Một loại virus RNA có chứa enzyme phiên mã ngược. RNA của nó đóng vai trò là khuôn mẫu để sản xuất cDNA và cDNA được tích hợp vào nhiễm sắc thể của tế bào chủ. di truyền

ngược Phương pháp phân tích di truyền trong đó kiểu hình trước tiên liên quan đến một biến thể DNA, sau đó xác định protein liên quan. enzyme phiên mã ngược Một enzyme xúc tác quá trình sản xuất DNA (cDNA), sử dụng RNA làm khuôn mẫu; cần thiết cho sự sinh sản của retrovirus. đột biến đảo ngược Đột biến vòng thứ hai hoặc thứ ba hoàn nguyên DNA về trình tự ban đầu hoặc về trình tự mới dẫn đến kiểu hình không đột biến. Đa hình chiều dài đoạn giới hạn RFLP, sự cùng tồn tại của hai hoặc nhiều mẫu đoạn giới hạn do sự khác biệt cơ bản trong trình tự DNA. rhizoids (lúa mạch đen) [Gk. rễ] Phần mở rộng giống như lông của các tế bào ở rêu, rêu và một số thực vật có mạch có chức năng tương tự như rễ và lông rễ ở thực vật có mạch. Thuật ngữ này cũng được áp dụng cho các phần mở rộng phân nhánh, giống như rễ của một số loại nấm và tảo. thân rễ (lúa mạch đen) Thân ngầm (ngược lại với rễ) chạy ngang dưới mặt đất. rh od o psi n Một sắc tố thị giác của động vật có xương sống liên quan đến việc truyền tải các photon ánh sáng thành những thay đổi trong điện thế màng của một số tế bào cảm quang. axit ribonucleic Xem RNA. ribose Một loại đường có 5 carbon trong nucleotide và RNA. RNA ribosome (rRNA) Một số loại RNA được gắn vào ribosome. Tham gia vào quá trình hình thành liên kết peptit. ribosome Một hạt nhỏ trong tế bào là nơi tổng hợp protein. ribozyme Một phân tử RNA có hoạt tính xúc tác. ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase Xem rubisco. chi phí rủi ro Tăng khả năng bị thương hoặc tử vong do thực hiện một hành vi so với khi nghỉ ngơi. RNA (axit ribonucleic) Một axit nucleic thường có mạch đơn có nucleotide sử dụng ribose thay vì deoxyribose và trong đó uracil bazơ thay thế thymine có trong DNA. Phục vụ như bộ gen của một số virus. (Xem RNA ribosome, RNA vận chuyển, RNA thông tin và ribozyme.) Can thiệp RNA (RNAi) Một cơ chế làm giảm sự dịch mã mRNA trong đó RNA chuỗi kép, được tạo ra bởi tế bào hoặc tổng hợp, được xử lý thành một RNA nhỏ, chuỗi đơn, có liên kết với mRNA mục tiêu dẫn đến sự phá vỡ sau này. RNA polymerase Một enzyme xúc tác sự hình thành RNA từ mẫu DNA. Nối RNA Giai đoạn cuối cùng của quá trình xử lý RNA ở sinh vật nhân chuẩn, trong đó bản phiên mã của các intron được cắt bỏ thông qua hoạt động của các hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ (snRNP).tế bào hình que Tế bào nhạy cảm với ánh sáng ở võng mạc của động vật có xương sống; những tế bào thụ cảm giác quan này rất nhạy cảm với ánh sáng cực kỳ mờ và chịu trách nhiệm về ánh sáng mờ, tầm nhìn đen trắng. rễ Cơ quan chịu trách nhiệm giữ cây trong đất, hấp thụ nước và khoáng chất, đồng thời sản xuất một số hormone. Một số rễ là cơ quan lưu trữ. mô phân sinh đỉnh rễ Mô không phân biệt ở đỉnh rễ tạo ra các cơ quan của rễ. mũ rễ Một khối tế bào hình ống, được tạo ra bởi mô phân sinh đỉnh rễ, có nhiệm vụ bảo vệ mô phân sinh; cơ quan nhận biết kích thích trọng lực trong quá trình hấp dẫn của rễ. lông rễ Một quá trình dài và mỏng từ tế bào biểu bì rễ hấp thụ nước và khoáng chất từ dung dịch đất. hệ thống rễ Hệ thống cơ quan giữ cây tại chỗ, hấp thụ nước và khoáng chất hòa tan, đồng thời có thể lưu trữ các sản phẩm quang hợp từ hệ thống chồi. lưới nội chất thô (RER) Phần của mạng lưới nội chất có bề mặt bên ngoài có gắn các ribosome. (Tương phản với mạng lưới nội chất trơn.) Cửa sổ tròn Một màng linh hoạt ở cuối ống tai dưới của ốc tai trong tai người. (Xem thêm cửa sổ hình bầu dục.) rRNA Xem RNA ribosome. rubisco Sự co lại của ribulose bisphosphate carboxylase / oxyase, enzyme kết hợp carbon dioxide hoặc oxy với ribulose bisphosphate để xúc tác bước đầu tiên của quá trình cố định carbon quang hợp hoặc quang hô hấp.

Thuật ngữ G-35 dạ cỏ Một trong bốn ngăn của dạ dày động vật nhai lại. Cùng với mạng lưới, nơi thức ăn được tiêu hóa một phần với sự hỗ trợ của vi khuẩn đường ruột. động vật nhai lại Động vật có vú ăn cỏ, nhai lại như bò hoặc cừu, có đặc điểm là dạ dày gồm bốn ngăn: dạ cỏ, lưới, dạ dày và dạ múi khế. Pha S Trong chu kỳ tế bào, giai đoạn xen kẽ trong đó DNA được sao chép. (Ngược lại với pha G1, pha G2, pha M.) Các tuyến muối trên lá của một số cây chịu mặn tiết ra muối, từ đó loại bỏ lượng muối dư thừa cho cây. dẫn truyền muối [L. saltare : nhảy] Sự dẫn truyền nhanh chóng của điện thế hoạt động trong các sợi trục có bao myelin; gọi như vậy vì điện thế hoạt động dường như "nhảy" giữa các nút Ranvier dọc theo sợi trục. áo choàng nhựa cây [Gk. sapros : thối] Một sinh vật (thường là vi khuẩn hoặc nấm) lấy cacbon và năng lượng bằng cách hấp thụ chất dinh dưỡng từ chất hữu cơ chết. sarcomere (sark' o meer) [Gk. sark : thịt + meros : đơn vị] Đơn vị co bóp của cơ xương. sarcoplasm Tế bào chất của tế bào cơ. Mạng lưới cơ tương (sarcoplasmic reticulum) Mạng lưới nội chất của tế bào cơ. axit béo bão hòa Một axit béo trong đó tất cả các liên kết giữa các nguyên tử carbon trong chuỗi hydrocarbon là liên kết đơn - nghĩa là tất cả các liên kết đều bão hòa với các nguyên tử hydro. (Tương phản với axit béo không bão hòa.) Tế bào Schwann Một loại tế bào thần kinh đệm myelin hóa các sợi trục trong hệ thần kinh ngoại biên. phương pháp khoa học Một phương tiện thu thập kiến thức về thế giới tự

nhiên bằng cách quan sát, đặt ra giả thuyết và tiến hành thí nghiệm để kiểm tra những giả thuyết đó. cành ghép Trong nghề làm vườn, chồi hoặc thân từ một cây được ghép vào rễ hoặc thân mang rễ của cây khác (gốc). sclereid Một trong những loại tế bào chính trong mô xơ cứng. xơ cứng bì (skier eng' kyma) [Gk. skleros : cứng + kymus : nước trái cây] Một mô thực vật bao gồm các tế bào có thành tế bào dày đặc. Các tế bào chết ở tuổi trưởng thành về chức năng. Các loại tế bào xơ cứng chính là sợi và xơ cứng. bìu Ở hầu hết động vật có vú, có một túi bên ngoài khoang cơ thể chứa tinh hoàn. thế hệ hiếu thứ hai Xem F2. định luật thứ hai của nhiệt động lực học Nguyên tắc cho rằng khi năng lượng được chuyển đổi từ dạng này sang dạng khác, một phần năng lượng đó sẽ không còn khả dụng để thực hiện công. chất truyền tin thứ hai Một hợp chất, chẳng hạn như cAMP, được giải phóng trong tế bào đích sau khi một hormone (chất truyền tin thứ nhất) liên kết với một thụ thể bề mặt trên tế bào; chất truyền tin thứ hai kích hoạt các phản ứng tiếp theo trong tế bào. thể cực thứ hai Trong quá trình hình thành tế bào, tế bào con của phân bào giảm phân thứ hai sau đó sẽ thoái hóa. (Xem thêm ootid.) Vận chuyển tích cực thứ cấp Một dạng vận chuyển tích cực không sử dụng ATP làm nguồn năng lượng; đúng hơn, sự vận chuyển được kết hợp với sự khuếch tán ion theo gradient nồng độ được thiết lập bởi sự vận chuyển tích cực sơ cấp. Thành tế bào thứ cấp A dày,Cấu trúc xenlulo bên trong thành tế bào sơ cấp được hình thành ở một số tế bào thực vật sau khi quá trình phát triển của tế bào ngừng lại (Ngược lại với thành tế bào sơ cấp.) Sinh vật tiêu thụ thứ cấp Một sinh vật ăn sinh vật tiêu thụ sơ cấp. (Ngược lại với tế bào tiêu thụ sơ cấp.) Nội cộng sinh thứ cấp Sự nhấn chìm một sinh vật nhân chuẩn quang hợp bởi một tế bào nhân chuẩn khác dẫn đến hình thành một số nhóm sinh vật nhân chuẩn quang hợp nhất định (ví dụ, euglenid). Sinh trưởng thứ cấp Ở thực vật, sinh trưởng góp phần làm tăng chu vi. (Ngược lại với sự tăng trưởng sơ cấp.) Phản ứng miễn dịch thứ cấp Phản ứng nhanh và mạnh đối với lần tiếp xúc thứ hai hoặc tiếp theo với một kháng nguyên, được khởi xướng bởi các tế bào trí nhớ. (Ngược lại với phản ứng miễn dịch sơ cấp.) Lysosome thứ cấp Cơ quan có màng bao bọc được hình thành do sự kết hợp của lysosome sơ cấp với một phagosome, trong đó các đại phân tử được thực bào hấp thụ sẽ bị thủy phân thành các đơn phân của chúng. (Ngược lại với lysosome.) Chất chuyển hóa thứ cấp Một hợp chất được tổng hợp bởi thực vật không cần thiết cho quá trình chuyển hóa cơ bản của tế bào. Thường có chức năng chống động vật ăn cỏ hoặc chống ký sinh trùng. tế bào trứng thứ cấp Trong quá trình tạo trứng, tế bào con của phân bào giảm phân thứ nhất tiếp nhận gần như toàn bộ tế bào chất. (Xem thêm thể cực thứ nhất.) Thể thực vật thứ cấp Bộ phận của cây được tạo ra bởi quá trình sinh trưởng thứ cấp; bao gồm các mô gỗ. (Ngược lại với cơ thể thực vật sơ cấp.) Xác định giới tính thứ cấp Sự hình thành các đặc điểm giới tính thứ cấp (tức là những đặc điểm không phải là tuyến sinh dục), chẳng hạn như cơ quan sinh dục bên ngoài và lông trên cơ thể. (Ngược lại với việc xác định giới tính sơ cấp.) Tế bào sinh tinh thứ cấp Một trong những sản phẩm của quá trình phân bào giảm nhiễm đầu tiên của tế bào sinh tinh sơ cấp. Cấu trúc bậc hai của protein, các tính chất đều đặn cục bộ của cấu trúc, chẳng hạn như chuỗi xoắn ốc và (3 tấm xếp nếp. (Tương phản với cấu trúc bậc một, bậc ba, bậc bốn.) diễn thế thứ cấp Sự kế thừa của các quần xã sinh thái sau một sự xáo trộn không loại bỏ được tất cả các sinh vật ban đầu sống ở vị trí đó. (Ngược lại với diễn thế sơ cấp.) secretin (si kreet' in) Một hormone peptide được tiết ra bởi vùng trên của ruột non khi có nhũ trấp mang tính axit. Kích thích ống tụy tiết ra các ion bicarbonate. đá Đá được hình thành do sự tích tụ của các hạt trầm tích dưới đáy nước. Thường chứa các hóa thạch phân tầng cho phép các nhà địa chất và nhà sinh vật học xác định niên đại của các sự kiện tiến hóa có liên quan với nhau. Hạt giống Một noãn đã được thụ tinh, chín của thực vật hạt trần hoặc thực vật hạt kín. Bao gồm phôi, mô dinh dưỡng và vỏ hạt Cây con Một cây vừa hoàn thành quá trình nảy mầm Các gen phân cực phân đoạn Trong quá trình phát triển của Drosophila (ruồi giấm), các gen phân đoạn xác định ranh giới và tổ chức trước-sau của các phân đoạn riêng lẻ. Một phần của chuỗi phát triển bao gồm các gen ảnh hưởng của mẹ, gen khoảng cách, gen quy tắc cặp và gen Hox. phân chia cơ thể động vật thành các phân đoạn.gen phân đoạn Gen quy định số lượng và độ phân cực của các đoạn cơ thể. sự phân ly Trong di truyền học, sự phân tách các alen hoặc các nhiễm sắc thể tương đồng với nhau trong quá trình phân bào sao cho mỗi nhân con đơn bội được tạo ra có chứa một hoặc thành viên khác của cặp được tìm thấy trong tế bào bố mẹ lưỡng bội, nhưng không bao giờ cả hai. Nguyên tắc này được Mendel trình bày rõ ràng như định luật đầu tiên của ông. điểm đánh dấu chọn lọc Một gen, chẳng hạn như một gen mã hóa tính kháng thuốc kháng sinh, có thể được sử dụng để xác định (chọn lọc) các tế bào có chứa DNA tái tổ hợp từ một quần thể lớn các tế bào chưa được biến đổi. tính thấm chọn lọc Cho phép một số chất đi qua trong khi các chất khác bị loại trừ; một đặc tính của màng. tính không tương thích Ở thực vật, sự sở hữu các cơ chế

ngăn cản quá trình tự thụ tinh. semel parous [L. setnel : một lần + pario : sinh ra] Chỉ sinh sản một lần trong đời. (Tương phản với iteroparous.) tinh dịch (xem nam giới) [L. tinh dịch : hạt giống] Chất lỏng đặc, màu trắng được tạo ra bởi hệ thống sinh sản nam giới ở động vật có vú, chứa tinh trùng. kênh bán khuyên Ba kênh ở tai trong của con người tạo thành một phần của hệ thống tiền đình. sao chép bán bảo toàn Cách thức tổng hợp DNA. Mỗi trong số hai chuỗi đối tác trong chuỗi xoắn kép đóng vai trò là khuôn mẫu cho chuỗi đối tác mới. Do đó, sau khi sao chép, mỗi chuỗi xoắn kép bao gồm một chuỗi cũ và một chuỗi mới.

G-36 Thuật ngữ ống sinh tinh Các ống bên trong tinh hoàn nơi diễn ra quá trình sản xuất tinh trùng. tuổi già [L. senescere : già đi] Lão hóa; thay đổi xấu đi theo tuổi tác; xác suất tử vong tăng theo tuổi ngày càng tăng. giai đoạn nhạy cảm Giai đoạn cuộc đời trong đó một số loại hình học tập cụ thể phải diễn ra hoặc trong thời gian đó nó diễn ra dễ dàng hơn nhiều so với những thời điểm khác. Điển hình của việc học bài hát giữa các loài chim. Còn được gọi là thời kỳ quan trọng. tế bào thụ cảm giác quan Tế bào phản ứng với một loại kích thích vật lý hoặc hóa học cụ thể. Đôi khi được gọi là cảm biến. hệ thống cảm giác Một tập hợp các cơ quan và mô để phát hiện kích thích; bao gồm các tế bào cảm giác, các cấu trúc liên quan và mạng lưới thần kinh xử lý thông tin. dẫn truyền cảm giác Sự chuyển đổi các kích thích hoặc thông tin môi trường thành tín hiệu thần kinh. lá đài (xem' pul) [L. đài hoa : che phủ] Một trong những cấu trúc ngoài cùng của hoa, thường có chức năng bảo vệ và bao bọc phần còn lại của hoa trong giai đoạn nụ. vách ngăn [L. tường] Được phân chia, như bằng tường hoặc vách ngăn. vách ngăn (số nhiều: vách ngăn) (1) Một vách ngăn hoặc vách ngăn xuất hiện trong sợi nấm của một số loại nấm. (2) Cấu trúc xương phân chia đường mũi. căn chỉnh trình tự Một phương pháp xác định các vị trí tương đồng trong trình tự DNA hoặc axit amin bằng cách xác định chính xác các vị trí mất và thêm vào đã xảy ra kể từ khi hai (hoặc nhiều) sinh vật tách ra từ một tổ tiên chung. Tế bào Sertoli Các tế bào trong ống sinh tinh của tinh hoàn nuôi dưỡng tinh trùng đang phát triển. không cuống (sess' ul) [L. sedere : ngồi] Gắn liền vĩnh viễn; không thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác. (Ngược lại với động lực.) điểm đặt Trong một hệ thống điều tiết, độ nhạy ngưỡng đối với kích thích phản hồi. nhiễm sắc thể giới tính Ở các sinh vật có cơ chế xác định giới tính bằng nhiễm sắc thể, một trong những nhiễm sắc thể liên quan đến việc xác định giới tính (ở người và nhiều động vật khác, đó là nhiễm sắc thể X và Y). di truyền liên kết với giới tính Kiểu di truyền đặc trưng của các gen nằm trên nhiễm sắc thể giới tính của sinh vật có cơ chế nhiễm sắc thể xác định giới tính. lông sinh dục Một kết nối mỏng giữa hai vi khuẩn mà vật liệu di truyền đi qua trong quá trình tiếp hợp. sinh sản hữu tính Sinh sản có sự kết hợp của các giao tử. chọn lọc giới tính Lựa chọn theo một giới tính các đặc điểm ở các cá thể khác giới. Ngoài ra, việc ưa chuộng các đặc điểm ở một giới tính là kết quả của sự cạnh tranh giữa các cá thể thuộc giới tính đó để giành bạn tình. đặc điểm dẫn xuất chung Xem synapomorphy. mô phân sinh đỉnh chồi Mô không phân biệt ở đỉnh chồi tạo ra các cơ quan của chồi. Hệ thống chồi Ở thực vật, hệ thống cơ quan bao gồm lá, thân và hoa. cây ngày ngắn (SDP) Cây ra hoa khi đêm dài hơn độ dài tới hạn dành riêng cho loài thực vật đó. (So sánh với cây ngày dài.) lặp lại song song ngắn (STR) Ngắn (1-5 cặp bazơ), trình tự DNA lặp lại vừa phải. Số lượng bản sao của STR tại một vị trí cụ thể khác nhau giữa các cá thể và được kế thừa. chuỗi bên Xem nhóm R. phần tử ống sàng Tế bào đặc trưng của phloem trong thực vật hạt kín, chứa tế bào chất nhưng tương đối ít bào quan, và thành cuối của chúng (tấm sàng) chứa các lỗ tạo thành các kết nối với các tế bào lân cận. yếu tố sigma Ở sinh vật nhân sơ, một protein liên kết với RNA polymerase, cho phép phức hợp liên kết và kích thích phiên mã của một loại gen cụ thể (ví dụ, những gen liên quan đến quá trình hình thành bào tử). trình tự tín hiệu Trình tự trong protein hướng protein đến một cơ quan cụ thể. con đường truyền tín hiệu Một loạt các bước sinh hóa trong đó một kích thích đến một tế bào (chẳng hạn như một hormone hoặc chất dẫn truyền thần kinh liên kết với một thụ thể) được chuyển thành phản ứng của tế bào. bộ giảm thanh Một trình tự gen liên kết các yếu tố phiên mã để ngăn chặn quá trình phiên mã. (Ngược lại với gen khởi động.) Đột biến im lặng Sự thay đổi trong trình tự gen không ảnh hưởng đến trình tự axit amin của protein vì nó xảy ra ở ADN không mã hóa hoặc vì nó không làm thay đổi axit amin được quy định bởi gen tương ứng. codon . (Tương phản với đột biến dịch khung, đột biến tên lửa, đột biến vô nghĩa.) thay thế im lặng Xem thay thế đồng nghĩa. ma trận tương tự Một ma trận dùng để so sánh mức độ khác biệt giữa các cặp đối tượng. Đối với các trình tự phân tử, được xây dựng bằng cách tính tổng số lượng hoặc tỷ lệ phần trăm các nucleotide hoặc axit amin giống hệt nhau trong mỗi cặp trình tự. Khuếch tán đơn giản Khuếch tán không liên quan đến việc cung cấp năng lượng trực tiếp hoặc hỗ trợ bởi các protein vận chuyển. đa hình

nucleotide đơn (SNPs) Các biến thể được kế thừa trong một cơ sở nucleotide đơn trong DNA khác nhau giữa các cá thể. protein liên kết chuỗi đơn Trong quá trình sao chép DNA, một protein liên kết với các chuỗi DNA đơn sau khi chúng được tách ra khỏi nhau, giữ cho hai chuỗi tách biệt để sao chép. Ở thực vật, bất kỳ cơ quan nào tiếp nhận các sản phẩm của quá trình quang hợp, chẳng hạn như rễ, quả đang phát triển và lá chưa trưởng thành. (Tương phản với nguồn.) Nút xoang nhĩ (thở dài' không có ay' cây al) [L. xoang: đường cong + tâm nhĩ: buồng] Máy tạo nhịp tim của động vật có vú. siRNA (RNA can thiệp nhỏ) Các phân tử RNA sợi đôi, ngắn được sử dụng để can thiệp RNA. nhiễm sắc thể chị em Mỗi cặp nhiễm sắc thể mới được sao chép. loài chị em Hai loài là họ hàng gần nhất của nhau. cơ xương Một loại mô cơ được đặc trưng bởi các tế bào đa nhân chứa các sợi vi sợi Actin và myosin có trật tự cao. Còn được gọi là cơ vân. (Tương phản với cơ tim, cơ trơn.) hệ thống xương Các hệ cơ quan cung cấp sự hỗ trợ cứng nhắc - bộ xương - mà các cơ có thể kéo để tạo ra các chuyển động có hướng. Xem thêm bộ xương ngoài, bộ xương ngoài.kẹp DNA trượt Phức hợp protein giữ DNA polymerase liên kết với DNA trong quá trình sao chép. Mô hình sợi trượt Cơ chế co cơ dựa trên sự hình thành và phá vỡ các cầu nối giữa sợi Actin và sợi myosin, làm cho các sợi cơ trượt với nhau. các sợi co giật chậm Các sợi cơ xương chuyên dùng cho hoạt động hiếu khí kéo dài; chứa myoglobin và nhiều ty thể, đồng thời được cung cấp đầy đủ các mạch máu. Còn được gọi là sợi cơ oxy hóa hoặc cơ đỏ. (So sánh với các sợi co giật nhanh.) giấc ngủ sóng chậm Xem giấc ngủ không REM. các RNA can thiệp nhỏ Xem siRNA. ruột non Phần ruột nằm giữa dạ dày và ruột kết; bao gồm tá tràng, hỗng tràng và hồi tràng. hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ (snRNP) Một phức hợp gồm một enzyme và một phân tử RNA hạt nhân nhỏ, hoạt động trong quá trình ghép RNA. lưới nội chất trơn (SER) Một phần của mạng lưới nội chất không có ribosome và có dạng hình ống. (Tương phản với mạng lưới nội chất thô.) Cơ trơn Mô cơ bao gồm các tấm tế bào đơn nhân được phân bố bởi hệ thống thần kinh tự trị. (Tương phản với cơ tim, cơ xương.) bơm natri-kali (Na+-K+) Chất chống phản ứng chịu trách nhiệm vận chuyển tích cực nguyên phát; nó bơm các ion natri ra khỏi tế bào và các ion kali vào trong tế bào, cả hai đều ngược với gradient nồng độ của chúng. Còn được gọi là ATPase natri-kali. chân trời đất Xem chân trời.

Thuật ngữ G-37 dung dịch đất Phần nước của đất mà từ đó thực vật hấp thụ các chất dinh dưỡng khoáng hòa tan. chất tan Một chất được hòa tan trong chất lỏng (dung môi) để tạo thành dung dịch. thế hòa tan (VFS) Một đặc tính của bất kỳ dung dịch nào, có được từ hàm lượng chất tan của nó; nó có thể bằng 0 hoặc có giá trị âm. Thế năng chất tan càng âm thì xu hướng dung dịch hấp thụ nước qua màng thấm khác nhau càng lớn. (Tương phản với thế năng áp suất, thế năng nước.) dung dịch Một chất lỏng (dung môi) và các chất hòa tan của nó. dung môi Chất lỏng trong đó một chất (chất tan) được hòa tan để tạo thành dung dịch. tế bào soma [Gk. soma : cơ thể] Tất cả các tế bào của cơ thể không chuyên biệt để sinh sản. (Tương phản với tế bào mầm.) đột biến soma. Thay đổi di truyền vĩnh viễn trong tế bào soma (trái ngược với tế bào mầm, trứng hoặc tinh trùng). Những đột biến này chỉ ảnh hưởng đến cá nhân; chúng không được truyền lại cho con cháu. (Tương phản với đột biến dòng mầm.) Vỏ não cảm giác thân thể Một vùng của thùy đỉnh nhận thông tin về xúc giác và áp lực từ các cơ quan cảm giác cơ học trên khắp cơ thể; tế bào thần kinh ở khu vực này được sắp xếp theo các bộ phận của cơ thể mà chúng giao tiếp. somatostatin Peptide hormone được tạo ra ở vùng dưới đồi có tác dụng ức chế sự giải phóng các hormone khác từ tuyến yên và ruột. somite (so' might) Một trong những đoạn mà phôi được phân chia theo chiều dọc, dẫn đến sự phân chia cuối cùng của động vật như được minh họa bởi cột sống, xương sườn và các cơ liên quan. nguồn Ở thực vật, bất kỳ cơ quan nào xuất khẩu các sản phẩm quang hợp vượt quá nhu cầu của chính nó, chẳng hạn như lá trưởng thành hoặc cơ quan lưu trữ. (Tương phản với bồn rửa.) tổng hợp không gian Trong quá trình sản xuất hoặc ức chế điện thế hoạt động ở tế bào sau khớp thần kinh, sự tương tác giữa khử cực và siêu phân cực được tạo ra ở các vị trí khác nhau trên tế bào sau khớp thần kinh. (Ngược lại với sự tổng kết theo thời gian.) sinh sản Xem thụ tinh bên ngoài. sự hình thành loài (spee' xem ay' shun) Quá trình phân chia một quần thể thành hai quần thể cách ly sinh sản với nhau. loài (spee' nhìn thấy) [L. loại] Đơn vị cơ sở của phân loại phân loại, bao gồm một nhóm hậu duệ tổ tiên của các quần thể có liên quan chặt chẽ về mặt tiến hóa, các sinh vật tương tự. Các "loài sinh học" được định nghĩa hẹp hơn bao gồm các cá thể có khả năng giao phối với nhau nhưng không thể giao phối với các thành viên của loài khác. thành phần loài Sự pha trộn đặc biệt của các loài trong một quần xã và sự phong phú của các loài đó. độ đồng đều của loài Một thước đo về sự đa dạng của loài phản ánh sự phân bố của loài. phong phú trong một cộng

đồng. độ phong phú của loài Tổng số loài sống trong một khu vực. mối quan hệ loài-vùng Mối quan hệ giữa quy mô của một khu vực và số lượng loài mà nó hỗ trợ.phòng vệ đặc hiệu Các phản ứng phòng thủ của hệ thống miễn dịch ở động vật có xương sống dựa trên phản ứng của kháng thể với một kháng nguyên cụ thể. (Tương phản với các biện pháp phòng vệ không đặc hiệu.) Nhiệt dung riêng Lượng năng lượng cần được hấp thụ bởi một gam chất để tăng nhiệt độ của nó lên một độ C. Theo quy ước, nước được ấn định một nhiệt dung riêng. tinh trùng [Gk. tinh trùng: hạt giống] Giao tử đực. tinh trùng Một trong những sản phẩm của quá trình phân bào giảm phân thứ hai của tế bào sinh tinh sơ cấp; bốn tinh trùng đơn bội, vẫn được kết nối bằng cầu nối tế bào chất, được tạo ra cho mỗi tế bào sinh tinh sơ cấp đi vào phân bào. sinh tinh (spur mat' oh jen' e sis) [Gk. tinh trùng : hạt + nguồn gốc : nguồn] Phát sinh giao tử dẫn đến sản xuất tinh trùng. ống sinh tinh Ở động vật, thế hệ con cháu lưỡng bội của một tế bào mầm ở con đực. đối xứng hình cầu Dạng đối xứng đơn giản nhất, trong đó các bộ phận cơ thể tỏa ra từ một điểm trung tâm sao cho vô số mặt phẳng đi qua điểm trung tâm đó có thể chia sinh vật thành các nửa giống nhau. cơ vòng (sfink' ter) [Gk. sphinkter : thứ gì đó liên kết chặt chẽ] Một vòng cơ có thể đóng một lỗ, ví dụ như ở hậu môn. gai [L. đầu mũi tên] Một bộ xương cứng, chứa canxi điển hình của bọt biển. tủy sống Cùng với não, một phần của hệ thần kinh trung ương; truyền thông tin giữa cơ thể và não và làm trung gian cho các phản xạ đơn giản. phản xạ cột sống Sự chuyển đổi thông tin hướng tâm thành thông tin đi trong tủy sống mà không có sự tham gia của não. thiết bị trục chính [O.E. trục chính, một que ngắn có đầu thon] Mảng vi ống phát ra từ cả hai cực của tế bào đang phân chia trong quá trình nguyên phân và đóng vai trò trong sự chuyển động của nhiễm sắc thể khi phân chia hạt nhân. Lá lách Cơ quan có chức năng như một nơi chứa máu tĩnh mạch và loại bỏ các tế bào hồng cầu cũ, bị hư hỏng khỏi tuần hoàn. phức hợp RNA-protein spliceosome tách các intron ra khỏi các premRNA nhân chuẩn. nối Xem nối RNA. đột biến tự phát Một sự thay đổi di truyền gây ra bởi các cơ chế bên trong tế bào, chẳng hạn như lỗi sao chép DNA. (Ngược lại với đột biến cảm ứng.) bào tử Một cấu trúc sinh sản có cuống được tạo ra bởi nấm hợp tử kéo dài từ một sợi nấm và mang một hoặc nhiều bào tử. bào tử (spor an' gee um) (số nhiều: bào tử) [Gk. bào tử a: hạt + angeion : vật chứa hoặc vật chứa] Ở thực vật và nấm, bất kỳ cấu trúc chuyên biệt nào trong đó một hoặc nhiều bào tử được hình thành. bào tử [Gk. bào tử : hạt giống] (1) Bất kỳ tế bào sinh sản vô tính nào có khả năng phát triển thành cơ thể trưởng thành mà không cần sự kết hợp giao tử. Ở thực vật, bào tử đơn bội phát triển thành giao tử, bào tử lưỡng bội phát triển thành thể bào tử. (2) Ở sinh vật nhân sơ, một tế bào đề kháng có khả năng sống sót trong những thời kỳ không thuận lợi. bào tử Các tế bào chuyên biệt của thể bào tử lưỡng bội sẽ phân chia giảm phân để tạo ra bốn bào tử đơn bội. Sự nảy mầm của các bào tử này tạo ra thể giao tử đơn bội. thể bào tử (spor' o fyte) [Gk.bào tử : hạt + phyton : thực vật] Ở thực vật và sinh vật nguyên sinh với sự xen kẽ của các thế hệ, giai đoạn lưỡng bội tạo ra bào tử. (Ngược lại với thể giao tử.) Ổn định chọn lọc Chọn lọc chống lại các kiểu hình cực đoan trong quần thể, sao cho các kiểu trung gian được ưa chuộng. (Tương phản với chọn lọc đột phá.) nhị hoa (ở lại đàn ông) [L. nhị hoa: sợi] Một đơn vị đực (sản xuất phấn hoa) của một bông hoa, thường bao gồm một bao phấn mang phấn hoa và một dây tóc là cuống đỡ bao phấn. tinh bột [O.E. stearc: cứng] Một polyme của glucose; thực vật sử dụng để dự trữ năng lượng. Lực của Starling Hai lực đối lập chịu trách nhiệm cho sự di chuyển của nước qua thành mao mạch: huyết áp, đẩy nước và các chất hòa tan nhỏ ra khỏi mao mạch, và áp suất thẩm thấu, kéo nước trở lại mao mạch. codon bắt đầu Bộ ba mRNA (AUG) hoạt động như một tín hiệu cho sự bắt đầu dịch mã ở ribosome. (Tương phản với codon dừng.) stele (thép) [Gk.: trụ cột] Hình trụ trung tâm của mô mạch trong thân cây. tế bào gốc Ở động vật, một tế bào chưa biệt hóa có khả năng tăng sinh liên tục. Một tế bào gốc tạo ra nhiều tế bào gốc hơn và một bản sao lớn của các tế bào con cháu đã biệt hóa. (Xem thêm tế bào gốc phôi.) Thân Ở thực vật, là cơ quan giữ lá và/hoặc hoa, vận chuyển và phân phối vật liệu giữa các cơ quan khác của thực vật. stereocilia Các phần mở rộng giống như ngón tay của màng tế bào lông có khả năng uốn cong giúp bắt đầu nhận biết âm thanh. (Xem tế bào tóc.) steroid Bất kỳ họ lipid nào có nhiều vòng có chung nguyên tử cacbon. Steroidcơ quan giữ lá và/hoặc hoa, vận chuyển và phân phối vật liệu giữa các cơ quan khác của cây. stereocilia Các phần mở rộng giống như ngón tay của màng tế bào lông có khả năng uốn cong giúp bắt đầu nhận biết âm thanh. (Xem tế bào tóc.) steroid Bất kỳ họ lipid nào có nhiều vòng có chung nguyên tử cacbon. Steroidcơ quan giữ lá và/hoặc hoa, vận chuyển và phân phối vật liệu giữa các cơ quan khác của cây. stereocilia Các phần mở rộng giống như ngón tay của màng tế bào lông có khả năng uốn cong giúp bắt đầu nhận biết âm thanh. (Xem tế bào tóc.) steroid Bất kỳ họ lipid nào có nhiều vòng có chung nguyên tử cacbon. Steroid

G-38 Thuật ngữ cholesterol là thành phần quan trọng của màng và là nền tảng của các hormone steroid như testosterone. Các đầu dính Trên một đoạn DNA hai sợi, các vùng một sợi ngắn, bổ sung, được tạo ra nhờ hoạt động của enzyme cắt giới hạn. Các đầu dính tạo điều kiện thuận lợi cho việc nối các đoạn DNA từ các nguồn khác nhau. kỳ thị [L. nhụy: nhãn hiệu, nhãn hiệu] Phần nhụy hoa ở đỉnh của kiểu dáng có khả năng tiếp nhận phấn hoa và trên đó phấn hoa nảy mầm. kích thích [L. kích thích: kích động] Điều gì đó gây ra phản ứng; một cái gì đó trong môi trường được phát hiện bởi một thụ thể. Trong nghề làm vườn, rễ hoặc thân mang rễ được ghép vào một chồi hoặc một đoạn thân từ cây khác (cành ghép). lỗ khí (số nhiều: khí khổng) [Gk. lỗ khí: miệng, lỗ mở] Lỗ nhỏ ở biểu bì thực vật cho phép trao đổi khí; được bao bọc bởi một cặp tế bào bảo vệ có trạng thái thẩm thấu điều chỉnh kích thước của lỗ mở. dạ dày Một cơ quan thực hiện chức năng phân hủy thức ăn về mặt vật lý (và đôi khi về mặt enzyme), chuẩn bị cho quá trình tiêu hóa ở ruột giữa. Hầm khí khổng Ở thực vật, một khoang trũng xuống bên dưới bề mặt lá, trong đó lỗ khí được che chắn khỏi tác động làm khô của các dòng không khí. codon dừng Bất kỳ trong số ba codon mRNA báo hiệu sự kết thúc quá trình dịch mã protein ở ribosome: UAG, UGA, UAA. tầng bình lưu Phần trên của bầu khí quyển Trái đất, phía trên tầng đối lưu; kéo dài từ khoảng 18 km trở lên đến khoảng 50 km trên bề mặt Trái đất. tầng (số nhiều) [L. stratos: layer] Một lớp đá trầm tích được hình thành tại một thời điểm cụ thể trong quá khứ. Thụ thể căng Một tế bào cơ được biến đổi gắn vào mô liên kết của cơ hoạt động như một thụ thể cơ học để đáp ứng với sự kéo căng của cơ đó. cơ vân Xem cơ xương. strigolactones Các phân tử tín hiệu do rễ cây tạo ra có tác dụng thu hút các sợi nấm của nấm rễ cộng sinh. strobilus (số nhiều: strobili) Một trong nhiều cấu trúc hình nón ở nhiều nhóm thực vật khác nhau (bao gồm rêu câu lạc bộ, cây đuôi ngựa và cây lá kim) liên quan đến việc sản xuất và phát tán các sản phẩm sinh sản. Đột quỵ Tình trạng tắc mạch ở một động mạch trong não khiến các tế bào được nuôi dưỡng bởi động mạch đó chết đi. Thiệt hại cụ thể, chẳng hạn như mất trí nhớ, suy giảm khả năng nói hoặc tê liệt, tùy thuộc vào vị trí của động mạch bị tắc. chất nền Chất chứa chất lỏng của một cơ quan như lục lạp hoặc ty thể. gen cấu trúc Một gen mã hóa cấu trúc bậc một của protein không liên quan đến việc điều hòa biểu hiện gen. đồng phân cấu trúc Các phân tử được tạo thành từ cùng loại và số lượng nguyên tử, trong đó các nguyên tử liên kết với nhau khác nhau. họa tiết cấu trúc Một phần tử cấu trúc ba chiều là một phần của phân tử lớn hơn. Ví dụ, có bốn mô típ phổ biến trong các protein liên kết DNA: xoắn-xoắn-xoắn, ngón tay kẽm, dây kéo leucine và xoắn-vòng-xoắn ốc. phong cách [Gk. stele: cột hoặc cột] Trong hoa hạt kín,một cột mô kéo dài từ đầu bầu nhụy và mang đầu nhụy hoặc bề mặt tiếp nhận phấn hoa ở đỉnh của nó. phụ- [L. bên dưới] Tiền tố dùng để chỉ một cấu trúc nằm bên dưới cấu trúc khác hoặc nhỏ hơn cấu trúc khác. Ví dụ như dưới da (dưới da); sự hút chìm của phân loài Trong kiến tạo mảng, sự chuyển động của một mảng thạch quyển dưới một mảng thạch quyển khác. suberin Một loại lipid giống như sáp có tác dụng ngăn cản sự di chuyển của nước và chất tan qua dải Casparian của nội bì. submucosa (sub mew koe' sah) Lớp mô ngay dưới lớp biểu mô của lòng đường tiêu hóa. lòng đất Tầng đất nằm bên dưới lớp đất mặt và phía trên đá mẹ (đá gốc); vùng thấm và tích tụ các vật chất được lọc từ lớp đất mặt. Còn được gọi là chân trời B. chất nền (sub' lạc) (1) Phân tử hoặc các phân tử trên đó enzyme thực hiện hoạt động xúc tác. (2) Vật liệu cơ bản mà sinh vật không có cuống sống trên đó. diễn thế Chuỗi thay đổi tuần tự, dần dần về thành phần loài của một quần xã sinh thái sau một sự xáo trộn. Xem thêm diễn thế tuần hoàn, chọn lọc định hướng, diễn thế dị dưỡng. mọng nước Ở thực vật, có lá hoặc thân nhiều thịt, chứa nước; sự thích nghi với môi trường khô hạn. rãnh (sul' kus; rãnh số nhiều) [tiếng Gk.: luống cày] Xem cấu trúc. sự phân cắt bề ngoài Một biến thể của sự phân cắt không hoàn toàn trong đó các chu kỳ nguyên phân xảy ra mà không phân chia tế bào, tạo ra hợp bào (một tế bào đơn lẻ có nhiều nhân). nhân siêu âm (SCN) Ở động vật có vú, hai cụm tế bào thần kinh ngay phía trên giao thoa thị giác hoạt động như đồng hồ sinh học chính. tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích Đối với bất kỳ tế bào, sinh vật hoặc chất rắn hình học nào, tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích; đây là yếu tố quan trọng trong việc thiết lập giới hạn trên về kích thước mà tế bào hoặc sinh vật có thể đạt được. sức căng bề mặt Lực hấp dẫn liên phân tử ở bề mặt chất lỏng; một tính chất đặc biệt quan trọng của nước. chất hoạt động bề mặt Chất làm giảm sức căng bề mặt của chất lỏng. Chất hoạt động bề mặt của phổi, được tiết ra bởi các tế bào của phế nang, chủ yếu là phospholipid và làm giảm lượng công cần thiết để làm phồng phổi. sống sót Phần nhỏ các cá thể sống sót từ khi sinh ra đến một giai đoạn hoặc độ tuổi nhất định của cuộc đời. Đường cong sống sót Đồ họa biểu thị độ tuổi khi chết của một nhóm giả định, thường gồm 1.000 cá thể, bằng cách vẽ đồ thị số lượng cá thể dự kiến sẽ sống sót để đạt đến từng nhóm tuổi. Có ba hình dạng chung. Khả năng sống sót về mặt sinh thái là tuyến tính: các cá nhân phải

đối mặt với nguy cơ tử vong liên tục bất kể tuổi tác của họ. Đường cong khả năng sống sót sinh lý là lõm: khả năng sống sót cao cho đến tuổi trưởng thành và giảm mạnh vào cuối đời. Đường cong sống sót khi trưởng thành có dạng lồi, với tỷ lệ tử vong sớm cao nhưng khả năng sống sót cao hơn khi các cá thể đạt đến độ trưởng thành. chất treo Trong phôi của cây có hạt,cuống tế bào đẩy phôi vào nội nhũ và là nguồn vận chuyển chất dinh dưỡng đến phôi. bền vững Liên quan đến việc sử dụng và quản lý các hệ sinh thái theo cách mà con người được hưởng lợi lâu dài từ các hàng hóa và dịch vụ cụ thể của hệ sinh thái mà không ảnh hưởng đến những thứ khác. sự cộng sinh (sim' bee oh' sis) [Gk. sym: together + bios: Living] Sự chung sống của hai hay nhiều loài trong một mối quan hệ lâu dài và mật thiết. tính đối xứng Liên quan đến một thuộc tính của cơ thể động vật trong đó ít nhất một mặt phẳng có thể chia cơ thể thành các nửa hình ảnh phản chiếu tương tự. (Xem đối xứng hai bên, đối xứng xuyên tâm.) hệ thần kinh giao cảm Sự phân chia của hệ thần kinh tự trị hoạt động đối lập với hệ thần kinh phó giao cảm. (Tương phản với hệ thần kinh phó giao cảm.) biệt hóa giao cảm (sim pat' rik) [Gk. sym: Same + patria: quê hương] Sự hình thành loài do cách ly sinh sản mà không có bất kỳ sự phân chia vật lý nào giữa quần thể phụ. (Tương phản với sự hình thành loài khác nơi.) triệu chứng cuối cùng Mạng lưới liên tục của các phần bên trong tế bào sống trong cơ thể thực vật, là kết quả của sự hiện diện của plasmodesmata. (Ngược lại với apoplast.) sym porter Một protein vận chuyển qua màng vận chuyển hai chất theo cùng một hướng. (Tương phản với antiporter, uniporter.) synapomorphy Một đặc điểm nảy sinh từ tổ tiên của một nhóm phát sinh gen và hiện diện (đôi khi ở dạng biến đổi) ở tất cả các thành viên của nó, do đó giúp phân định và xác định nhóm đó. Còn được gọi là một đặc điểm có nguồn gốc chung. khớp thần kinh (sin' aps) [Gk. syn: cùng nhau + haptein: buộc chặt] Một loại mối nối chuyên biệt trong đó tế bào thần kinh gặp tế bào đích của nó (có thể là tế bào thần kinh khác hoặc một số loại tế bào khác) và thông tin dưới dạng phân tử dẫn truyền thần kinh được trao đổi qua khe hở tiếp hợp.) sym porter Một protein vận chuyển qua màng vận chuyển hai chất theo cùng một hướng. (Tương phản với antiporter, uniporter.) synapomorphy Một đặc điểm nảy sinh từ tổ tiên của một nhóm phát sinh gen và hiện diện (đôi khi ở dạng biến đổi) ở tất cả các thành viên của nó, do đó giúp phân định và xác định nhóm đó. Còn được gọi là một đặc điểm có nguồn gốc chung. khớp thần kinh (sin' aps) [Gk. syn: cùng nhau + haptein: buộc chặt] Một loại mối nối chuyên biệt trong đó tế bào thần kinh gặp tế bào đích của nó (có thể là tế bào thần kinh khác hoặc một số loại tế bào khác) và thông tin dưới dạng phân tử dẫn truyền thần kinh được trao đổi qua khe hở tiếp hợp.) sym porter Một protein vận chuyển qua màng vận chuyển hai chất theo cùng một hướng. (Tương phản với antiporter, uniporter.) synapomorphy Một đặc điểm nảy sinh từ tổ tiên của một nhóm phát sinh gen và hiện diện (đôi khi ở dạng biến đổi) ở tất cả các thành viên của nó, do đó giúp phân định và xác định nhóm đó. Còn được gọi là một đặc điểm có nguồn gốc chung. khớp thần kinh (sin' aps) [Gk. syn: cùng nhau + haptein: buộc chặt] Một loại mối nối chuyên biệt trong đó tế bào thần kinh gặp tế bào đích của nó (có thể là tế bào thần kinh khác hoặc một số loại tế bào khác) và thông tin dưới dạng phân tử dẫn truyền thần kinh được trao đổi qua khe hở tiếp hợp.

Bảng thuật ngữ Khớp thần kinh G-39 (sin ap' sis) Sự liên kết (ghép đôi) song song có tính đặc hiệu cao của các nhiễm sắc thể tương đồng trong quá trình phân chia lần đầu tiên của bệnh teo cơ. khe hở tiếp hợp Khoảng trống giữa tế bào trước khớp thần kinh và tế bào sau khớp thần kinh trong khớp thần kinh hóa học. hiệp lực [Gk. syn : together + ergos : work] Ở thực vật hạt kín, hai tế bào đi kèm với tế bào trứng ở một đầu của thể giao tử lớn te . syngamy Xem sự thụ tinh. sự thay thế đồng nghĩa (im lặng) Sự thay đổi của một nucleotide trong chuỗi này sang trình tự khác khi sự thay đổi đó không ảnh hưởng đến axit amin được chỉ định (tức là UUA - > UUG, cả hai đều chỉ định leucine). (Tương phản với sự thay thế không đồng nghĩa, đột biến tên lửa, đột biến vô nghĩa.) hệ thống Nghiên cứu khoa học về sự đa dạng và mối quan hệ giữa các sinh vật. Sức đề kháng mắc phải toàn thân Sức đề kháng chung đối với nhiều mầm bệnh thực vật sau khi bị nhiễm bởi một tác nhân duy nhất. mạch hệ thống Một phần của hệ thống tuần hoàn qua đó máu được oxy hóa từ phổi hoặc mang được phân phối khắp phần còn lại của cơ thể và quay trở lại tim. (Tương phản với mạch phổi.) sinh học hệ thống Nghiên cứu khoa học về một sinh vật như một hệ thống tích hợp và tương tác của gen, protein và các phản ứng sinh hóa. systole (sis' tuh lee) [tiếng Gk.: co] Sự co bóp của buồng tim, đưa máu đi về phía trước trong hệ tuần hoàn. (Tương phản với tâm trương.) T 3' end (3 prime) Phần cuối của chuỗi DNA hoặc RNA có nhóm hydroxyl tự do ở vị trí 3' carbon của đường (deoxyribose hoặc ribose). Tế bào T Một loại tế bào lympho tham gia vào phản ứng miễn dịch tế bào. Giai đoạn phát triển cuối cùng của nó xảy ra ở tuyến ức. (Tương

phản với tế bào B; xem thêm tế bào T gây độc tế bào, tế bào T-helper.) Thụ thể tế bào T Một protein trên bề mặt tế bào T nhận biết yếu tố quyết định kháng nguyên mà tế bào đó đặc hiệu. Ống T Một hệ thống các ống chạy khắp tế bào chất của sợi cơ, qua đó điện thế hoạt động lan truyền. Tế bào T-helper (TH) Loại tế bào T kích thích các sự kiện trong cả phản ứng miễn dịch tế bào và thể dịch bằng cách liên kết với kháng nguyên trên tế bào trình diện kháng nguyên; mục tiêu của virus HIV-I, tác nhân gây bệnh AIDS. (Tương phản với tế bào T gây độc tế bào.) hệ thống rễ cái Một hệ thống rễ điển hình của thực vật hai lá mầm bao gồm một rễ sơ cấp (rễ cái) kéo dài xuống dưới nhờ sự phát triển của ngọn và hướng ra ngoài bằng cách bắt đầu các rễ bên. (Ngược lại với hệ thống rễ xơ.) tế bào đích Một tế bào có các thụ thể thích hợp để liên kết và phản ứng với một loại hormone cụ thể hoặc chất trung gian hóa học khác. nụ vị giác Một cấu trúc trong biểu mô của lưỡi bao gồm một cụm các thụ thể hóa học được phân bố bởi các tế bào thần kinh cảm giác. Hộp TATA Một trình tự gồm 8 cặp bazơ, được tìm thấy khoảng 25 cặp bazơ trước điểm bắt đầu phiên mã ở nhiều gen khởi đầu ở sinh vật nhân chuẩn, trình tự này liên kết với một yếu tố phiên mã và do đó giúp bắt đầu phiên mã. taxon (số nhiều: taxa) [Gk. taxi :sắp xếp theo thứ tự] Một nhóm sinh học (thường là một loài hoặc một nhánh) được đặt tên. Tế bào Tc Xem tế bào T gây độc tế bào. màng kiến tạo Một trong hai màng (màng còn lại là màng đáy) kéo dài dọc theo chiều dài của ốc tai trong tai người. Còn được gọi là màng Reissner. telencephalon Cấu trúc bên ngoài, bao quanh của não trước của phôi thai động vật có xương sống, phát triển thành não. telomerase Một enzyme xúc tác việc bổ sung các chuỗi telomeric bị mất khỏi nhiễm sắc thể trong quá trình sao chép DNA. telomere (tee' lo merz) [Gk. telos : end + meros : đơn vị, đoạn] Trình tự DNA lặp lại ở hai đầu của nhiễm sắc thể nhân chuẩn. telophase (pha tee' lo) [Gk. telos : end] Giai đoạn cuối cùng của quá trình nguyên phân hoặc giảm phân trong đó nhiễm sắc thể trở nên khuếch tán, vỏ nhân tái hình thành và nhân bắt đầu xuất hiện trở lại trong nhân con. khuôn mẫu Một phân tử hoặc bề mặt trên đó một phân tử khác được tổng hợp theo kiểu bổ sung, như trong quá trình sao chép DNA. chuỗi mẫu Trong DNA chuỗi kép, chuỗi được phiên mã để tạo ra bản phiên mã RNA sẽ được xử lý thành protein. Cũng đề cập đến một chuỗi RNA được sử dụng để tạo ra RNA bổ sung. thùy thái dương Một trong bốn thùy của bán cầu não; tiếp nhận và xử lý thông tin thính giác và thị giác; tham gia vào việc nhận biết, xác định và đặt tên các đối tượng. tổng kết theo thời gian Trong quá trình sản sinh hoặc ức chế điện thế hoạt động ở tế bào sau khớp thần kinh, sự tương tác giữa khử cực hoặc siêu phân cực được tạo ra bằng cách kích thích lặp lại nhanh chóng một điểm duy nhất trên tế bào sau khớp thần kinh. (Tương phản với phép tổng hợp không gian.) gân Một dải mô chứa collagen nối cơ với xương. tepal Một chiếc lá vô trùng, biến đổi, không quang hợp của hoa thực vật hạt kín và không thể phân biệt được là cánh hoa hay lá đài. sự chấm dứt Trong sinh học phân tử, sự kết thúc của quá trình phiên mã hoặc dịch mã. kẻ hủy diệt Một chuỗi ở vị trí 3' đầu cuối của mRNA làm cho chuỗi RNA được giải phóng khỏi phức hợp phiên mã. trên cạn (ter res' cây al) [L. terra : trái đất] Liên quan đến hoặc sống trên đất liền. (Tương phản với hành vi dưới nước, biển.) Hành vi lãnh thổ Các hành động hung hăng được thực hiện để bảo vệ môi trường sống hoặc tài nguyên khiến các động vật khác bị từ chối tiếp cận. sinh vật tiêu thụ bậc ba Động vật ăn thịt tiêu thụ động vật ăn thịt bậc một (tiêu thụ bậc hai). nội cộng sinh bậc ba Cơ chế mà nhờ đó một số sinh vật nhân chuẩn có được khả năng quang hợp; ví dụ, một dinoflagellate dường như bị mất lục lạp đã trở nên quang hợp bằng cách nhấn chìm một sinh vật nguyên sinh khác đã thu được lục lạp thông qua quá trình nội cộng sinh thứ cấp. Cấu trúc bậc ba Liên quan đến protein, vị trí tương đối trong không gian ba chiều của tất cả các nguyên tử trong phân tử. Hình dạng tổng thể của protein. (Tương phản với các cấu trúc bậc một, bậc hai và bậc bốn.) thử nghiệm lai Giao phối giữa một cá thể có kiểu hình trội (có thể là dị hợp tử hoặc đồng hợp tử) với một cá thể đồng hợp tử-lặn. tinh hoàn (tes' tis) (số nhiều: tinh hoàn) [L. tinh hoàn : nhân chứng] Tuyến sinh dục nam; cơ quan tạo ra giao tử đực. uốn ván [Gk. uốn ván : bị kéo căng] (1) Trạng thái co cơ tối đa được duy trì liên tục do kích thích lặp đi lặp lại nhanh chóng. (2) Trong y học, một căn bệnh thường gây tử vong (“khóa hàm”) do vi khuẩn Clostridium tetani gây ra. tứ giác [Gk. tettares : bốn] Trong kỳ đầu I của giảm phân, sự kết hợp của một cặp nhiễm sắc thể tương đồng hoặc bốn nhiễm sắc thể đồi thị [Gk. thalamos: buồng] Một vùng của não trước của động vật có xương sống; tham gia vào việc tích hợp các đầu vào giác quan. lý thuyết [Gk. theria : phân tích các sự kiện] Một lời giải thích sâu rộng về các sự kiện được quan sát được hỗ trợ bởi rất nhiều bằng chứng, không có bằng chứng mâu thuẫn đáng kể nào, đến mức nó được chấp nhận một cách khoa học như một khuôn khổ thực tế. Ví dụ như lý thuyết về trọng lực của Newton và lý thuyết tiến hóa của Darwin. (Tương phản với giả thuyết.) vùng nhiệt độ trung tính (TNZ) [Gk. phích: nhiệt độ] Phạm vi nhiệt độ mà trên

đó vật thu nhiệt không phải tiêu tốn thêm năng lượng để điều nhiệt. nhiệt phile (có' muh fyle)[Gk. phích: nhiệt độ + philos: yêu thương] Một sinh vật sống độc quyền trong môi trường nóng. khoang ngực [Gk. ngực: tấm giáp] Phần khoang cơ thể của động vật có vú được giới hạn bởi xương sườn, vai và cơ hoành. Chứa tim và phổi. ống ngực Sự kết nối giữa hệ bạch huyết và hệ tuần hoàn. ngưỡng Mức độ khử cực làm cho màng dễ bị kích thích bằng điện phát ra điện thế hoạt động. trombin Một loại enzyme liên quan đến quá trình đông máu; cắt fibrinogen thành fibrin.nhiệt phile (có' muh fyle)[Gk. phích: nhiệt độ + philos: yêu thương] Một sinh vật sống độc quyền trong môi trường nóng. khoang ngực [Gk. ngực: tấm giáp] Phần khoang cơ thể của động vật có vú được giới hạn bởi xương sườn, vai và cơ hoành. Chứa tim và phổi. ống ngực Sự kết nối giữa hệ bạch huyết và hệ tuần hoàn. ngưỡng Mức độ khử cực làm cho màng dễ bị kích thích bằng điện phát ra điện thế hoạt động. trombin Một loại enzyme liên quan đến quá trình đông máu; cắt fibrinogen thành fibrin.nhiệt phile (có' muh fyle)[Gk. phích: nhiệt độ + philos: yêu thương] Một sinh vật sống độc quyền trong môi trường nóng. khoang ngực [Gk. ngực: tấm giáp ngực] Phần khoang cơ thể của động vật có vú được giới hạn bởi xương sườn, vai và cơ hoành. Chứa tim và phổi. ống ngực Sự kết nối giữa hệ bạch huyết và hệ tuần hoàn. ngưỡng Mức độ khử cực làm cho màng dễ bị kích thích bằng điện phát ra điện thế hoạt động. trombin Một loại enzyme liên quan đến quá trình đông máu; cắt fibrinogen thành fibrin.

G-40 Thuật ngữ huyết khối (huyết khối) [Gk. huyết khối : cục máu đông] Một cục máu đông hình thành trong mạch máu và vẫn bám vào thành mạch. thylakoid (đùi la koid) [Gk. thylakos : bao hoặc túi] Một túi dẹt bên trong lục lạp. Màng thylakoid chứa tất cả chất diệp lục trong thực vật, ngoài ra còn có các chất mang điện tử của quá trình photpho hóa. Thylakoid xếp chồng lên nhau tạo thành grana. thymine (T) Bazơ chứa nitơ được tìm thấy trong DNA. tuyến ức [Gk. tuyến ức : mụn cóc] Một mô bạch huyết tuyến, không có ống dẫn, tham gia vào sự phát triển hệ thống miễn dịch của động vật có xương sống. Ở người, tuyến ức thoái hóa ở tuổi dậy thì. tuyến giáp [Gk. thyreos : hình cửa] Một tuyến hai thùy ở động vật có xương sống. Sản xuất hormone thyroxine. thyrotropin Hormon do tuyến yên trước sản xuất, kích thích tuyến giáp sản xuất và giải phóng thyroxine. Còn được gọi là hormone kích thích tuyến giáp (TSH). hormone giải phóng thyrotropin (TRH) Hormon do vùng dưới đồi sản xuất có tác dụng kích thích tuyến yên trước giải phóng thyrotropin. Hormon thyroxine do tuyến giáp sản xuất; kiểm soát nhiều quá trình trao đổi chất. thủy triều Hình thức thông gió hai chiều được sử dụng bởi tất cả các loài động vật có xương sống ngoại trừ chim; không khí đi vào và rời khỏi phổi theo cùng một con đường. mối nối chặt chẽ Mối nối giữa các tế bào biểu mô trong đó không có khoảng cách giữa các tế bào lân cận. mô Một nhóm các tế bào tương tự nhau được tổ chức thành một đơn vị chức năng; thường được tích hợp với các mô khác để tạo thành một phần của cơ quan. hệ thống mô Ở thực vật, bất kỳ nhóm mô nào trong số ba nhóm mô có tổ chức - mô da, mô mạch máu và mô nền - được hình thành trong quá trình tạo phôi và có các chức năng riêng biệt. tit in Một loại protein giữ các bó sợi myosin ở vị trí trung tâm trong các sarcomer của tế bào cơ. Protein lớn nhất trong cơ thể con người. tonoplast Màng của không bào trung tâm thực vật. lớp đất mặt Tầng đất trên cùng; chứa hầu hết các chất hữu cơ của đất, nhưng có thể bị cạn kiệt hầu hết các chất dinh dưỡng khoáng do rửa trôi. Còn được gọi là chân trời A. toàn năng [L. toto: toàn bộ, toàn bộ + tiềm năng: mạnh mẽ] Sở hữu tất cả thông tin di truyền và các khả năng khác cần thiết để hình thành nên một cá thể hoàn chỉnh. (Ngược lại với đa năng, đa năng.) độc tính Khả năng của một số vi khuẩn gây bệnh tạo ra các chất hóa học gây hại cho vật chủ. khí quản (khay' kee ah) [Gk. trakhoia : ống] Một ống dẫn không khí đến phế quản phổi của động vật có xương sống. Khi ở số nhiều (tracheae), dùng để chỉ đường hô hấp chính của côn trùng. yếu tố khí quản Một trong hai loại tế bào xylem - khí quản và các thành phần mạch - trải qua quá trình tự chết theo chương trình trước khi đảm nhận chức năng vận chuyển của chúng. tracheid (khay' kee id) Một loại thành phần khí quản được tìm thấy trong xylem của hầu hết các thực vật có mạch, đặc trưng bởi các đầu thuôn nhọn và thành có các lỗ rỗ nhưng không đục lỗ. (Tương phản với yếu tố tàu.) sự đánh đổi Mối quan hệ giữa lợi ích thích hợp do sự thích ứng mang lại và chi phí thích hợp mà nó áp đặt. Để sự thích nghi được ủng hộ bởi chọn lọc tự nhiên, lợi ích phải lớn hơn chi phí. tính trạng Trong di truyền, một dạng tính cách cụ thể: màu mắt là tính cách; mắt nâu và mắt xanh là đặc điểm. (Tương phản với đặc điểm.) Phiên mã Sự tổng hợp RNA bằng cách sử dụng một chuỗi DNA làm mẫu. yếu tố phiên mã Các protein tập hợp trên nhiễm sắc thể nhân chuẩn, cho phép RNA polymerase II thực hiện phiên mã. Vị trí bắt đầu phiên mã Phần khởi động của gen nơi bắt đầu quá trình tổng hợp bản phiên mã RNA của gen. sự tải nạp (1) Chuyển gen

từ vi khuẩn này sang vi khuẩn khác bằng thể thực khuẩn. (2) Trong các tế bào cảm giác, sự biến đổi của một kích thích (ví dụ: năng lượng ánh sáng, sóng áp suất âm thanh, chất kích thích hóa học hoặc điện) thành điện thế hoạt động. chuyển gen Chèn DNA tái tổ hợp vào tế bào động vật. RNA chuyển (tRNA) Một họ gồm các phân tử RNA gấp lại. Mỗi tRNA mang một axit amin và anticodon cụ thể sẽ kết hợp với codon bổ sung trong mRNA trong quá trình dịch mã. (1) Cơ chế truyền thông tin di truyền ở vi khuẩn trong đó DNA tinh khiết từ vi khuẩn có kiểu gen được đưa vào qua bề mặt tế bào của vi khuẩn có kiểu gen khác và được tích hợp vào nhiễm sắc thể của tế bào nhận. (2) Chèn DNA tái tổ hợp vào tế bào chủ. chuyển gen Chứa DNA tái tổ hợp được tích hợp vào vật liệu di truyền. trạng thái chuyển tiếp Trong phản ứng có xúc tác enzyme, trạng thái phản ứng của cơ chất sau khi đã được cung cấp đủ năng lượng (năng lượng hoạt hóa) để bắt đầu phản ứng. dịch Sự tổng hợp protein (polypeptide). Diễn ra trên ribosome, sử dụng thông tin được mã hóa trong RNA thông tin. chất ức chế tịnh tiến Một protein ngăn chặn sự dịch mã bằng cách liên kết với các mRNA và ngăn cản chúng gắn vào ribosome. Ở động vật có vú, việc sản xuất protein ferritin được điều hòa bởi chất ức chế tịnh tiến. chuyển vị (1) Trong di truyền học, một sự kiện đột biến hiếm gặp làm di chuyển một phần nhiễm sắc thể đến một vị trí mới, thường là trên nhiễm sắc thể không tương đồng. (2) Ở thực vật có mạch, sự di chuyển của các chất hòa tan trong phloem. protein xuyên màng Một protein màng tích hợp bao trùm lớp kép phospholipid. thoát hơi nước [L. spirare : thở] Sự bay hơi của nước từ lá và thân cây, được thúc đẩy bởi nhiệt từ mặt trời và cung cấp động lực để nâng cao nước (cộng với các chất dinh dưỡng khoáng) từ rễ. Cơ chế thoát hơi nước-kết dính-sức căng Cơ sở lý thuyết về sự chuyển động của nước ở thực vật: sự bốc hơi nước từ tế bào bên trong lá (thoát hơi nước) làm tăng sức căng bề mặt, kéo nước lên qua xylem. Sự gắn kết của nước xảy ra do liên kết hydro. phần tử có thể thay thế (transposon) Một đoạn DNA có thể di chuyển tới hoặc tạo ra các bản sao tại,một locus khác trên cùng một nhiễm sắc thể hoặc trên một nhiễm sắc thể khác. chuyển hóa Một đột biến làm biến đổi purine thành pyrimidine hoặc ngược lại. cây sự sống Một thuật ngữ bao gồm lịch sử tiến hóa của mọi sự sống hoặc một hình ảnh thể hiện lịch sử đó bằng đồ họa. triglycerid Một lipid đơn giản trong đó ba axit béo được kết hợp với một phân tử glycerol. tam cá nguyệt Ba giai đoạn mang thai của con người, mỗi giai đoạn dài khoảng 3 tháng. khớp thần kinh ba bên Ý tưởng cho rằng khớp thần kinh không chỉ bao gồm các tế bào thần kinh trước và sau khớp thần kinh có liên quan mà còn bao gồm nhiều kết nối với các tế bào thần kinh đệm gọi là tế bào hình sao. tam bội Có ba lớp tế bào. trisomic Chứa ba chứ không phải hai thành viên của một cặp nhiễm sắc thể. tRNA Xem RNA chuyển. trochophore (troke' o fore) [Gk. trochos : bánh xe + phoreus : người mang] Một dạng ấu trùng đối xứng hoàn toàn điển hình của giun đốt và động vật thân mềm, được phân biệt bằng một dải lông mao giống như bánh xe ở giữa. bậc dinh dưỡng Sự tiến triển theo các bậc dinh dưỡng thấp hơn liên tiếp do tác động gián tiếp của động vật ăn thịt. tương tác dinh dưỡng Mối quan hệ tài nguyên tiêu dùng giữa các loài trong một quần xã. cấp độ dinh dưỡng [Gk trophes : dinh dưỡng] Một nhóm sinh vật hợp nhất bằng cách lấy năng lượng từ cùng một phần của lưới thức ăn của một cộng đồng sinh học. trophoblast [Gk trophes : dinh dưỡng + blastos : nảy mầm] Ở giai đoạn 32 tế bào trong quá trình phát triển của động vật có vú, nhóm tế bào bên ngoài sẽ trở thành một phần của nhau thai và do đó nuôi dưỡng phôi đang phát triển. (Tương phản với khối lượng tế bào bên trong.) Hormon nhiệt đới Hormon được sản xuất bởi tuyến yên trước để kiểm soát sự tiết hormone của các tuyến nội tiết khác.nảy mầm] Ở giai đoạn 32 tế bào trong quá trình phát triển của động vật có vú, nhóm tế bào bên ngoài sẽ trở thành một phần của nhau thai và do đó nuôi dưỡng phôi đang phát triển. (Tương phản với khối lượng tế bào bên trong.) Hormon nhiệt đới Hormon được sản xuất bởi tuyến yên trước để kiểm soát sự tiết hormone của các tuyến nội tiết khác.nảy mầm] Ở giai đoạn 32 tế bào trong quá trình phát triển của động vật có vú, nhóm tế bào bên ngoài sẽ trở thành một phần của nhau thai và do đó nuôi dưỡng phôi đang phát triển. (Tương phản với khối lượng tế bào bên trong.) Hormon nhiệt đới Hormon được sản xuất bởi tuyến yên trước để kiểm soát sự tiết hormone của các tuyến nội tiết khác.

Bảng thuật ngữ G-41 tropomyosin [troe poe myr oh sin] Một trong ba thành phần protein của sợi Actin; kiểm soát sự tương tác của Actin và myosin cần thiết cho sự co cơ. troponin Một trong ba thành phần của sợi Actin; liên kết với Actin, tropomyosin và Ca2+. lai thực sự Một phép lai di truyền trong đó kết quả giống nhau xảy ra mọi lúc đối với (các) tính trạng đang được xem xét, do bố mẹ đồng hợp tử. trypsin Một loại enzyme tiêu hóa protein. Được tuyến tụy tiết ra ở dạng không hoạt động (trypsinogen), nó trở nên hoạt động ở tá tràng của

ruột non. chân ống Một đặc điểm độc đáo của động vật da gai; phần mở rộng của hệ thống mạch nước, có chức năng trao đổi khí, vận động và cho ăn. tubulin Một loại protein polyme hóa để tạo thành các vi ống. khối u [L. khối u : một khối sưng lên] Một khối tế bào vô tổ chức. Các khối u ác tính lan sang các bộ phận khác của cơ thể. yếu tố hoại tử khối u Một họ cytokine (yếu tố tăng trưởng) gây chết tế bào và có liên quan đến tình trạng viêm. chất ức chế khối u Một gen mã hóa một sản phẩm protein có chức năng ức chế sự tăng sinh tế bào; không hoạt động trong tế bào ung thư. (Tương phản với gen gây ung thư.) Áp lực trương lực [L. turgidus : sưng] Xem tiềm năng áp lực. Sự luân chuyển Trong hệ sinh thái nước ngọt, chuyển động thẳng đứng của nước mang chất dinh dưỡng và C02 hòa tan lên bề mặt và 02 đến vùng nước sâu hơn. co giật Đơn vị co tối thiểu của sợi cơ, được kích thích bởi một điện thế hoạt động duy nhất. màng nhĩ [Gk. tympanum : trống] Màng nhĩ. u ubiquitin Một protein nhỏ liên kết cộng hóa trị với các protein tế bào khác được xác định để phân hủy bởi proteosome. nguyên nhân cuối cùng Trong tập tính học, các quá trình tiến hóa tạo ra khả năng và xu hướng hành xử theo những cách cụ thể của động vật. (Ngược lại với các nguyên nhân gần đúng.) Trao đổi chéo không đồng đều Khi một trình tự gen có tính lặp lại cao bị dịch chuyển trong quá trình trao đổi chéo phân bào, do đó một nhiễm sắc thể nhận được nhiều bản sao của trình tự trong khi nhiễm sắc thể thứ hai nhận được ít bản sao hơn. Một trong những cơ chế tiến hóa phối hợp. (Xem thêm chuyển đổi gen sai lệch.) uniporter [L. unus : một + cổng : ô cửa] Một protein vận chuyển màng mang một chất theo một hướng. (Ngược lại với antiporter, symporter.) đơn năng Một tế bào không biệt hóa có khả năng trở thành chỉ một loại tế bào trưởng thành. (Ngược lại với toàn năng, đa năng, đa năng.) Axit béo không bão hòa Một axit béo có chuỗi hydrocarbon chứa một hoặc nhiều liên kết đôi. (Ngược lại với axit béo bão hòa.) điều hòa tăng lên Một quá trình trong đó số lượng thụ thể của một hormone tăng lên khi sự tiết hormone bị ức chế. (Tương phản với điều hòa giảm.) vùng nước dâng Các khu vực của đại dương nơi nước mát, giàu dinh dưỡng từ các lớp sâu hơn nổi lên bề mặt. uracil (U) Một bazơ pyrimidine được tìm thấy trong các nucleotide của RNA. urê Một hợp chất là dạng nitơ chính được bài tiết bởi nhiều loài động vật, bao gồm cả động vật có vú.ureotelic Liên quan đến một sinh vật trong đó sản phẩm cuối cùng của quá trình phân hủy các hợp chất chứa nitơ (chủ yếu là protein) là urê. (Tương phản với ammonotelic, uricotelic.) niệu quản (your' uh tur) Ống dài dẫn từ thận của động vật có xương sống đến bàng quang hoặc lỗ huyệt. niệu đạo (you ree' thra) Ở hầu hết các động vật có vú, ống dẫn nước tiểu ra khỏi bàng quang và đóng vai trò là ống sinh dục ở con đực. axit uric Một hợp chất đóng vai trò là dạng nitơ bài tiết chính ở một số động vật, đặc biệt là những loài phải tiết kiệm nước, chẳng hạn như chim, côn trùng và bò sát. uricotelic Liên quan đến một sinh vật trong đó sản phẩm cuối cùng của quá trình phân hủy các hợp chất chứa nitơ (chủ yếu là protein) là axit uric. (Ngược lại với ammonotelic, ureotelic.) bàng quang tiết niệu Một cấu trúc trong đó nước tiểu được lưu trữ cho đến khi nó có thể được bài tiết ra bên ngoài cơ thể. nước tiểu (you' rin) Ở động vật có xương sống, chất thải dạng lỏng có chứa các sản phẩm phụ chứa nitơ độc hại của quá trình chuyển hóa protein và axit nucleic. chu kỳ tử cung Ở con người, chu kỳ hàng tháng của các sự kiện mà nội mạc tử cung được chuẩn bị cho sự xuất hiện của phôi nang. (Ngược lại với chu kỳ buồng trứng). tử cung (yoo' ter us) [L. tử cung : tử cung] Một phần chuyên biệt của đường sinh sản cái ở động vật có vú nhận trứng được thụ tinh và nuôi dưỡng phôi trong giai đoạn phát triển ban đầu. Còn gọi là tử cung. Tiêm vắc xin V Tiêm virus, vi khuẩn hoặc protein của chúng vào cơ thể để tạo ra khả năng miễn dịch. Vật liệu được tiêm thường bị suy yếu (làm yếu đi) trước khi tiêm và được gọi là vắc xin. không bào (vac' yew ole) Cơ quan có màng bao bọc trong tế bào thực vật có chức năng dự trữ, tập trung nước cho sức trương hoặc thủy phân các đại phân tử được lưu trữ. âm đạo (vuh jine' uh) [L. vỏ bọc] Ở động vật cái, đường vào đường sinh sản. lực van der Waals Lực hút yếu giữa các nguyên tử là kết quả của sự tương tác giữa các electron của nguyên tử này với hạt nhân của nguyên tử khác. Loại lực hút này mạnh bằng khoảng 1/4 liên kết hydro. biến Trong một thí nghiệm được kiểm soát, một yếu tố được vận dụng để kiểm tra tác động của nó lên một hiện tượng. vùng biến đổi Phần của phân tử globulin miễn dịch hoặc thụ thể tế bào T bao gồm vị trí liên kết với kháng nguyên và chịu trách nhiệm về tính đặc hiệu của nó. (Tương phản với vùng cố định.) ống dẫn tinh (số nhiều: vasa deferentia) Ống dẫn tinh trùng từ mào tinh hoàn đến niệu đạo. vasa orta Các mạch máu song song với quai Henle và các ống góp trong tủy thận của thận. mạch máu (vas' kew lar) [L. vasculum : một mạch nhỏ] Liên quan đến các cơ quan và mô dẫn chất lỏng, chẳng hạn như mạch máu ở động vật và xylem và phloem ở thực vật. bó mạch Ở thực vật có mạch, một sợi mô mạch, bao gồm xylem và phloem cũng như các sợi có thành dày. tầng phát sinh mạch máu (kam' bee um) [L. cambiare : trao đổi] Ở thực vật,một mô phân

sinh bên tạo ra xylem thứ cấp và phloem. Hệ thống mô mạch máu Hệ thống vận chuyển của thực vật có mạch, bao gồm chủ yếu là xylem và phloem. vasopressin Một loại hormone thúc đẩy tái hấp thu nước ở thận. Được sản xuất bởi các tế bào thần kinh ở vùng dưới đồi và được giải phóng từ các đầu dây thần kinh ở tuyến yên sau. Còn được gọi là hormone chống bài niệu hoặc ADH. vectơ (1) Một tác nhân, chẳng hạn như côn trùng, mang mầm bệnh ảnh hưởng đến loài khác. (2) Một plasmid hoặc virus mang một đoạn DNA được chèn vào vi khuẩn nhằm mục đích nhân bản trong công nghệ DNA tái tổ hợp. bán cầu thực vật Phần dưới của một số trứng, hợp tử và phôi động vật, trong đó lòng đỏ dinh dưỡng dày đặc lắng xuống. Cực thực vật nằm ở tận cùng của quả trứng hoặc phôi. (Tương phản với bán cầu động vật.) thực vật Không sinh sản, không ra hoa hoặc vô tính. mô phân sinh thực vật Một mô phân sinh đỉnh tạo ra lá. sinh sản sinh dưỡng Sinh sản vô tính thông qua việc biến đổi thân, lá hoặc rễ. tĩnh mạch [L. vena: kênh] Một mạch máu đưa máu về tim. (Tương phản với động mạch.) tĩnh mạch chủ Trong hệ tuần hoàn của cá sấu, chim và động vật có vú, các tĩnh mạch lớn đổ vào tâm nhĩ phải của tim.

G-42 Thuật ngữ bụng [L. bụng, bụng, tử cung] Hướng về hoặc liên quan đến bụng hoặc phía dưới. (Tương phản với mặt sau.) tâm thất Một buồng tim cơ bắp bơm máu qua phổi hoặc khắp cơ thể. tĩnh mạch Một mạch máu nhỏ dẫn lưu một giường mao mạch nối với các mạch máu khác cùng loại để tạo thành tĩnh mạch. (Tương phản với động mạch.) Xuân hóa [L. vernalis : mùa xuân] Các hiện tượng xảy ra trong thời kỳ lạnh cần thiết, cuối cùng dẫn đến ra hoa. cột sống [L. vertere : quay] Cột lưng có khớp nối, là cấu trúc hỗ trợ chính của động vật có xương sống. lipoprotein mật độ rất thấp (VLDL) Lipoprotein bao gồm chủ yếu là chất béo triglycerid, chúng vận chuyển đến các tế bào mỡ trong các mô mỡ khắp cơ thể; liên quan đến sự tích tụ chất béo quá mức và nguy cơ mắc bệnh tim mạch cao. túi Trong tế bào chất, một khoang có màng bao bọc liên kết với các bào quan khác; phức hợp Golgi là một ví dụ. bộ phận bình chứa Một loại bộ phận khí quản có thành cuối được đục lỗ; chỉ tìm thấy ở thực vật hạt kín. (Tương phản với tracheid.) hệ thống tiền đình (ves tibr yew lar) [L. tiền đình : một lối đi kèm theo] Các cấu trúc bên trong tai trong cảm nhận được sự thay đổi về vị trí hoặc động lượng của đầu, ảnh hưởng đến khả năng giữ thăng bằng và kỹ năng vận động. sự kiện vica riant (vye care' ee unt) [L. vicus: thay đổi] Sự phân chia phạm vi của một đơn vị phân loại bằng cách áp đặt một số rào cản đối với sự phân tán. nhung mao (viT lus) (số nhiều: nhung mao) [L. nhung mao : tóc hoặc râu xù xì] Một sợi tóc giống như nhô ra từ màng; ví dụ, từ nhiều thành ruột. virion (veer' e on) Hạt virus, đơn vị tối thiểu có khả năng lây nhiễm vào tế bào. độc lực [L. virus : chất độc, chất lỏng nhầy nhụa] Khả năng gây bệnh và tử vong của mầm bệnh. virus Bất kỳ nhóm hạt siêu nhỏ nào được cấu tạo từ axit nucleic và protein (và đôi khi là lipid) cần có tế bào sống để sinh sản. Virus tiến hóa nhiều lần từ các loài tế bào khác nhau. dung tích sống (VC) Dung tích trao đổi không khí tối đa trong một hơi thở; tổng thể tích khí lưu thông và thể tích dự trữ hít vào và thở ra. vitamin [L. vita : cuộc sống] Một hợp chất hữu cơ mà cơ thể không thể tổng hợp được nhưng vẫn cần một lượng nhỏ để phát triển và trao đổi chất bình thường. vỏ vitelline Lớp bảo vệ bên trong, chứa protein của nhím biển trứng sống (vye vi par' uh tee) Sinh sản trong đó quá trình thụ tinh của trứng và sự phát triển của phôi xảy ra bên trong cơ thể mẹ. (Ngược lại với sự rụng trứng.) vivipary Nảy mầm sớm ở thực vật. điện áp Một thước đo sự khác biệt về điện tích giữa hai điểm. kênh kiểm soát điện áp Một loại kênh kiểm soát mở hoặc đóng khi có một điện áp nhất định tồn tại trên màng mà nó được đưa vào. Cơ quan vomeronasal (VNO) Cấu trúc cảm giác hóa học nằm trong biểu mô mũi của động vật lưỡng cư, bò sát và nhiều loài động vật có vú. Thường chuyên dùng để phát hiện pheromone.w cảnh báo màu sắc Xem thế năng nước aposematism (psi, VF) Trong thẩm thấu, xu hướng một hệ thống (tế bào hoặc dung dịch) lấy nước từ nước tinh khiết qua một màng thấm khác nhau. Nước chảy về phía hệ thống có thế năng nước âm hơn. (Tương phản với thế năng chất tan, thế năng áp suất.) hệ thống mạch nước Ở động vật da gai, một mạng lưới các kênh chứa đầy nước có chức năng trao đổi khí, vận động và kiếm ăn. bước sóng Khoảng cách giữa các đỉnh liên tiếp của chuỗi sóng, chẳng hạn như bức xạ điện từ. thời tiết Trạng thái của điều kiện khí quyển ở một nơi cụ thể tại một thời điểm cụ thể. (Tương phản với khí hậu.) phong hóa Các quá trình cơ học và hóa học trong đó đá bị phá vỡ thành các hạt đất. Vùng Wernicke Một vùng ở thùy thái dương của não người có liên quan đến các khía cạnh cảm giác của ngôn ngữ. bạch cầu Các tế bào trong huyết tương đóng vai trò phòng thủ trong hệ thống miễn dịch. Còn được gọi là bạch cầu. chất trắng Trong hệ thống thần kinh trung ương, mô giàu sợi trục. (Tương phản với chất xám.) kiểu hoang dã Nhà di truyền học' thuật ngữ cho loại tiêu chuẩn hoặc tham chiếu. Những sai lệch so với tiêu chuẩn

này. ngay cả khi những kẻ lệch lạc được tìm thấy trong tự nhiên, chúng thường được gọi là dị nhân. (Lưu ý rằng thuật ngữ này thường không được áp dụng cho gen người.) gỗ Mô xylem thứ cấp. Xerophyte X-Y-Z (zee' row fyte) [Gk. xerox : dry + phyton : plant] Một loại cây thích nghi với môi trường có nguồn cung cấp nước hạn chế. xylem (zy' lum) [Gk. xylon : gỗ] Ở thực vật có mạch, mô dẫn nước và khoáng chất; xylem, trong nhiều loài thực vật khác nhau, bao gồm các khí quản, các thành phần mạch, sợi và các tế bào chuyên biệt cao khác. lòng đỏ [M.E. lòng đỏ : màu vàng] Nguyên liệu thực phẩm dự trữ trong trứng động vật, giàu protein và lipid. túi noãn hoàng Ở bò sát, chim và động vật có vú, màng ngoài phôi hình thành từ nội bì của nguyên bào dưới; nó bao bọc và tiêu hóa lòng đỏ. zeaxanthin Một thụ thể ánh sáng xanh liên quan đến việc mở khí khổng thực vật. zona pellucida Một chất giống như thạch bao quanh trứng của động vật có vú khi nó được phóng ra khỏi buồng trứng. vùng phân chia tế bào Mô phân sinh đỉnh và sơ cấp của rễ cây; nguồn gốc của tất cả các tế bào của mô sơ cấp của rễ. vùng kéo dài tế bào Phần của rễ cây, thường nằm phía trên vùng phân chia tế bào, nơi các tế bào đang mở rộng (phát triển), chủ yếu theo hướng dọc. vùng trưởng thành Phần của rễ cây, thường nằm phía trên vùng kéo dài của tế bào, nơi các tế bào đang biệt hóa. bào tử động vật (zoe' o bào tử) [Gk. zoom động vật + bào tử : hạt] Trong tảo và nấm, bất kỳ bào tử bơi lội nào. Có thể là lưỡng bội hoặc đơn bội. zygospore Tế bào lưỡng bội, đa nhân là giai đoạn nghỉ ngơi trong vòng đời của nấm zygospore. hợp tử (zye' gote) [Gk. hợp tử : ách] Tế bào được tạo ra bởi sự kết hợp của hai giao tử, trong đó nhân giao tử cũng được hợp nhất. Giai đoạn sớm nhất của thế hệ lưỡng bội.zymogen Tiền chất không hoạt động của enzyme tiêu hóa; được tiết vào lòng ruột, nơi protease sẽ phân cắt nó để tạo thành enzyme hoạt động.

Hình ảnh minh họa Phần đầu Â © Steve Bloom Images/ Alamy. Mục lục Trang XXI: Â© FLPA/ Alamy. Trang XXII: Â© Biophoto Associates/ Nguồn khoa học /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. Trang XXIII: Dữ liệu protein từ Sobolevsky et al. 2009. Thiên nhiên 462: 745. Dữ liệu màng từ Heller et al. 1993. J. Phys. Chem. 97: 8343. Trang XXIV: Â© Manabu Kagami/ amanaimages/ Corbis. Trang XXV: Â© Steve Gschmeissner/SPL/ Photo Studies, Inc. Trang XXVI: Â© zhaoyan/ Shutterstock. Trang XXVII: Â© Power and Syred/ Nguồn khoa học /Photo Studies, Inc. Trang XXVIII: Â© Tiến sĩ Fred Hossler /Visuals Unlimited, Inc. Trang XXIX: Bản vẽ của Elizabeth Gould, c. 1845. Trang XXXI: Â © SciMAT/ Nguồn khoa học/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. Trang XXXII: David McIntyre. Trang XXXIII: © Joe Belanger/ Shutterstock. Trang XXXIV: Â© Nigel Cattlin/ Alamy. Trang XXXV: Được phép của Andrew D. Sinauer. Trang XXXVI: © Martin Harvey/ Corbis. Trang XXXVIII: © Anthony Bannister/ Gallo Images /Corbis. Trang XXXIX: Â© Thomas Deerinck, NCMIR/ Nguồn khoa học/Ảnh các nhà nghiên cứu, Inc. Trang XL: David McIntyre. Trang XLI: © Cathy Keifer/Shutterstock. Trang XLII: © Angelo Gandolfi/Naturepl.com. Trang XLIII: Â© Carol Buchanan/ AGE Fotostock. Trang XLIV: Â © Kỳ quan hoang dã của Châu Âu/ O. Haarberg/Naturepl.com. Phần mở đầu Chương 1: Â © Pamela S. Turner. 1.1A: Â© Eye of Science /SPL/ Photo Studies, Inc. 1.1B: Â© Science Photo Library RF/ Photolibrary, com. 1.1C: Â © Steve Gschmeissner/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 1.1D: David McIntyre. 1.1E: © Glen Threlfo/ Auscape/Minden Pictures. 1.1F: Â © Piotr Naskrecki/Minden Pictures. 1.1G: © Tui De Roy/Minden Pictures. 1.3A: Â© Kwangshin Kim /Photo Studies, Inc. 1.3B: Â© Dr. Gopal Murti/ Visuals Unlimited, Inc. 1.4A: Â© Walter Geiersperger /Corbis. 1.4B: © Roger Garwood & Trish Ainslie/Corbis. 1.6A: © Arco Images GmbH/Alamy. 1.6B: Â© Heather Angel /Natural Visions/ Alamy. 1.6C: Â©Juniors Bildarchiv/ Alamy. 1.6D: © Stephen Dalton/Naturepl.com. 1.9 A: Â© A & J Visage / Alamy. 1.9B: © Stefan Huwiler/Rolfnp/ Alamy. 1.11: Từ T. Hayes và cộng sự, 2003. Môi trường. Quan điểm sức khỏe. Ill: 568. 1.13: Được phép của Scott Bauer /USD A ARS. 1.14: © Kim Kulish/Corbis. 1.15A: Được phép của Wayne Whippen. 1.16: Được phép của Cơ quan Khảo sát Địa chất Hoa Kỳ. 1.17: Â © Mark Moffett /Minden Pictures/ Corbis. Phần mở đầu Chương 2: © Phil Degginger/ Alamy. 2.3: Được sử dụng với sự cho phép của Tổ chức Nghiên cứu và Giáo dục Y tế Mayo, mayoclinic.com. 2.14: Â © Pablo H Caridad/ Shutterstock. 2.15A: © Michael Cole/Corbis. 2.15B: © kawhia/ Shutterstock. 2.15C: David McIntyre. Trang 38: Â© Jean Claude Carton/ Bruce Coleman USA /AGE Fotostock. Phần mở đầu chương 3: Â© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 3.9: Dữ liệu từ PDB 1IVM. T. Obita, T. Ueda, & T. Imoto, 2003. Tế bào Mol. Khoa học cuộc sống. 60: 176. 3.11: Số liệu từ PDB 2HHB. G. Fermi và cộng sự, 1984. J. Mol. Biol. 175: 159. 3.18C trái: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. 3.18C giữa: Â© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 3.18C phải: Â© Don W. Fawcett/Photo Research, Inc.3.19 Tai: David McIntyre. 3.19 Bọ cánh cứng: Â © Pan

Xunbin/ Shutterstock. Trang 57: David McIntyre. Phần mở đầu Chương 4: Â© Anup Shah/Naturepl. com. 4.7: Được phép của Phòng thí nghiệm Quốc gia Argonne. 4.11B: Được phép của Janet Iwasa, nhóm Szostak, MGH/Harvard. 4.12: Â© Stanley M. Awramik/ Dịch vụ ảnh sinh học. Hình 4.12 phụ: Â © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. Phần mở đầu Chương 5: Â © Roger J. Bick & Brian J. Poindexter /Trường Y UT-Houston/Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 5.1: After N. Campbell, 1990. Sinh học, tái bản lần thứ 2, Benjamin Cummings. 5.1 Protein: Dữ liệu từ PDB 1IVM. T. Obita, T. Ueda, & T. Imoto, 2003. Tế bào. Mol. Khoa học cuộc sống. 60: 176. 5.1 T4: Â © Phòng Vi sinh, Biozentrum/ SPL /Photo Researchers, Inc. 5.1 Vi khuẩn: Â© Jim Biddle/ Trung tâm Kiểm soát Dịch bệnh. 5.1 Tế bào thực vật: Â © Michael Eichelberger /Visuals Unlimited, Inc. 5.1 Trứng ếch: David McIntyre. 5.1 Chim: © Steve Byland/ Shutterstock. 5.1 Em bé: Được phép của Sebastian Grey Miller. 5.3 Kính hiển vi quang học: © Radu Razvan/Shutterstock. 5.3 Trường sáng: Được phép của Ngân hàng Tế bào 1ST, Genoa. 5.3 Tương phản pha: Â© Michael W. Davidson, Bang Florida U. 5.3 DIC: Â© Michael W. Davidson, Bang Florida U. 5.3 Màu: Â© Richard J. Green /SPL /Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 5.3 Huỳnh quang: Â © Michael W. Davidson, Bang Florida U. 5.3 Confocal: Â © Tiến sĩ Gopal Murti /SPL /Photo Research, Inc. 5.3 Kính hiển vi điện tử: Â© Sinclair Stammers/ Photo Research, Inc. 5.3 TEM: Â © Tiến sĩ Gopal Murti/Visuals Unlimited, Inc. 5.3 SEM: Â © K. R. Porter /SPL /Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 5.3 Đóng băng-gãy: Â © D. W. Fawcett/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 5.4: Â © J. J. Cardamone Jr. & B. K. Pugashetti/ Dịch vụ ảnh sinh học. 5.5A: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 5.5B: Được phép của David DeRosier, Brandeis U. 5.6 Hạt nhân: Từ Y. Mizutani và cộng sự, 2001. J. Cell Sci. 114: 3727. 5.6 Ty thể: Từ L. Argaud và cộng sự, 2004. Cardiovasc Res. 61: 115. 5.6 ER: Từ Y. Mizutani và cộng sự, 2001. J. Cell Sci. 114: 3727. 5.7 Mitochondrion: Â© K. Porter, D. Fawcett/Visuals Unlimited, Inc. 5.7 Cytoskeleton: Â© Don Fawcett, John Heuser/Photo Studies, Inc. 5.7 Nucleolus: Â© Richard Rodewald/Dịch vụ ảnh sinh học. 5.7 Peroxisome: Â © E. H. Newcomb & S. E. Frederick/Dịch vụ ảnh sinh học. 5.7 Thành tế bào: Â© Biophoto Associates/ Photo Studies, Inc. 5.7 Ribosome: From M. Boublik et al., 1990. The Ribosome, p. 177. Được phép của Hiệp hội Vi sinh vật học Hoa Kỳ. 5.7 Centrioles: Â© Barry F. King /Dịch vụ ảnh sinh học. 5.7 Màng huyết tương: Được phép của J. David Robertson, Trung tâm Y tế Duke U.. 5.7 ER thô: Â© Don Fawcett/Science Source/ Photo Experts, Inc. 5.7 Smooth ER: Â© Don Fawcett, D. Friend /Science Source/ Photo Experts, Inc. 5.7 Lục lạp: Â© W. P. Wergin, E. H. Newcomb /Biological Dịch vụ ảnh. 5.7 Bộ máy Golgi: Được phép của L. Andrew Staehelin, U. Colorado. 5.8A: © Barry King, U. California, Davis /Dịch vụ ảnh sinh học. 5.8B: Â © Biophoto Associates/ Nguồn khoa học/Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 5.9: Â © B.Bowers/Photo Studies, Inc. 5.10: Â © Sanders /Dịch vụ ảnh sinh học. 5.11: Â © K. Porter, D. Fawcett/Visuals Unlimited, Inc. 5.12: Â © W. P. Wergin, E. H. Newcomb /Dịch vụ ảnh sinh học. 5.13: Â © Biophoto Associates/ Photo Studies, Inc. 5.14: Được phép của Vic Small, Viện Hàn lâm Khoa học Áo, Salzburg, Áo. 5.16: Được sự cho phép của N. Hirokawa. 5.17A trên: Â© SPL /Photo Studies, Inc. 5.17A dưới, 5.17B: Â© W. L. Dentler/ Dịch vụ ảnh sinh học. 5.19: Từ N. Pollock và cộng sự, 1999./. Tế bào sinh học. 147: 493. Được phép của R. D. Vale. 5.20: Â© Michael Abbey /Visuals Unlimited, Inc. 5.21: Â © Biophoto Associates /Photo Research, Inc. 5.22 trái: Được phép của David Sadava. 5.22 phía trên bên phải: Từ J. A. Buckwalter & L. Rosenberg, 1983. Coll. Liên quan. Res. 3: 489. Được phép của L. Rosenberg. 5.22 phía dưới bên phải: Â © J. Gross, Biozentrum /SPL /Photo Studies, Inc. 5.24: Được sự cho phép của Noriko Okamoto và Isao Inouye. Trang 79: Được phép của Tiến sĩ Siobhan Marie O'Connor. Trang 92 Poppy: David McIntyre. Trang 92 Chromoplast: Â © Richard Green/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. Trang 93 Khoai tây: David McIntyre. Trang 93 Leucoplast: Được phép của R. R. Dute. Phần mở đầu Chương 6: Â© Mike Franklin/ FilmMagic/ Getty Images. 6.2: Sau L. Stryer, 1981. Hóa sinh, tái bản lần thứ 2, W. H. Freeman. 6.4: Â © D. W. Fawcett/ Photo Studies, Inc. 6.7A: Được phép của D. S. Friend, U. California, San Francisco. 6.7B: Được phép của Darcy E.

Tín dụng minh họa C-2 Kelly, U. Washington. 6.7C: Được phép của C. Peracchia. 6.9 Phần trên: © Stanley Flegler /Visuals Unlimited, Inc. 6.9 Phần dưới: Â © Ed Reschke/ Getty Images. 6,9B trên cùng: Â © David M. Phillips/ Photo Researcher, Inc. 6.9B dưới cùng: Â © Ed Reschke/Getty Images. 6,9C trên cùng: Â © David M. Phillips /Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 6.9C dưới cùng: Â © Ed Reschke/Getty Images. 6.11: Từ G. M. Preston và cộng sự, 1992. Khoa học 256: 385. 6.17: Từ M. M. Perry, 1979. J. Cell Sci. 39: 26. Trang

124: Â© blickwinkel/ Alamy. Phần mở đầu chương 7: Được phép của Todd Ahern. 7.3A: Dữ liệu từ PDB 3EML. V. P. Jaakola và cộng sự, 2008. Khoa học 322: 1211. 7.3B: Â© Georgii Dolgykh/istock. 7.14: Â © Stephen A. Strieker, nhờ sự giúp đỡ của Molecular Probes, Inc. 7.20: Được phép của David Kirk. Trang 143: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. Phần mở đầu Chương 8: Â© Sinauer Associates. 8.1: Được phép của Violet Bedell-Mclntyre. 8.5B: © Alamy. 8.9: Dữ liệu từ PDB 148L. Kuroki và cộng sự, 1993. Khoa học 262: 2030. 8.11A: Dữ liệu từ PDB 1AL6. B. Schwartz và cộng sự, 1997. 8.11B: Dữ liệu từ PDB 1BB6. V. B. Vollan và cộng sự, 1999. Acta Crystallogr. D. Sinh học. Crystallogr. 55: 60. 8.11C: Dữ liệu từ PDB 1AB9. N. H. Yennawar, H. P. Yennawar, & G. K. Farber, 1994. Hóa sinh 33: 7326. 8.12: Dữ liệu từ PDB 1IG8 (P. R. Kuser và cộng sự, 2000. J. Biol. Chem. 275: 20814) và 1BDG (A. M. Mulichak và cộng sự, 1998 Nat. Struct. Biol . 5: 555). Phần mở đầu Chương 9: Â© Poulsons Photography/Shutterstock. 9.8: Từ Y. H. Ko và cộng sự, 2003./. Biol. Chem. 278: 12305. Được phép của P. Pedersen. 9.14: Â© Ana Abejon/istock. Chương 1 0 Phần mở đầu: Được phép của David F. Karnosky. 10.1: Â©Andrew Syred/SPL/ Photo Studies, Inc. 10.11: Được phép của Phòng thí nghiệm quốc gia Lawrence Berkeley. 10.15A, 10.17A: Â© E. H. Newcomb & S. E. Frederick/Dịch vụ ảnh sinh học. 10.19: Â © Aflo Foto Agency/ Alamy. Bảng 10.1 Gạo: Â © Alan49/ Shutterstock. Bảng 10.1 Ngô: Â © piyagoon/ Shutterstock. Bảng 10.1 Cây xương rồng: Â© Dan Eckert /istock. Chương 1 1 Phần mở đầu: Â© Sản phụ khoa /Photo Studies, Inc. 11.1 A: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 11. IB: Â© Biodisc /Visuals Unlimited, Inc. 11. 1C: Â© Robert Valentic/ Naturepl.com. 11 .2B: Â©John J. Cardamone Jr. /Dịch vụ ảnh sinh học. 11.8 Nhiễm sắc thể: Â © Biophoto Associates/ Photo Research, Inc. 11.8 Hạt nhân: Â © D. W. Fawcett/ Photo Research, Inc. 11.9 phụ: Â © Biophoto Associates / Nguồn khoa học / Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 11.10: Â© Nasser Rusan. 11.11B: Â © Conly L. Rieder/ Dịch vụ ảnh sinh học. 11. 13 A: Â © Robert Brons/ Dịch vụ ảnh sinh học. 11.13B: Â© B. A. Palevitz, E. H. Newcomb /Dịch vụ ảnh sinh học. 11.14: Â © Robert E. Ford /Dịch vụ ảnh sinh học. 11.15 trái: Â © Andrew Syred/SPL /Photo Researcher, Inc. Trung tâm 11.15: David McIntyre. 11.15 đúng: Được phép của Andrew D. Sinauer. 11.16: Â© C. A. Hasenkampf/ Dịch vụ ảnh sinh học. 11.17: Được phép của J. Kezer. 21.11: Được phép của Tiến sĩ Thomas Ried và Tiến sĩ Evelin Schrock, NIH. 11.22: © Sergey Skleznev/ Shutterstock. 11.23A:Â© Gopal Murti/ Photo Studies, Inc. 11.24: Â© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. Trang 231: Được phép của Paul Schulte. Chương 1 2 Phần mở đầu: Â © Gerry Pearce/ Alamy. 12.1: © Mendelianum. 12.10 Tối: Â© Marina Golskaya/ istock. 12.10 Chinchilla: Â© purelook/ istock. 12.10 Điểm: Â © Carolyn A. McKeone/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 12.10 Bạch tạng: Â © ZTS/ Shutterstock. 12.13: Được phép của Madison, Hannah và Walnut. 12.14: Được phép của Thư viện điện tử Khoa học Đất và Thực vật (http://plantandsoil.unl.edu); được sử dụng với sự cho phép của Viện Nông nghiệp và Tài nguyên thiên nhiên tại Đại học Nebraska. 12.15: © Mark Taylor/Naturepl.com. 12.16: © Peter Morenus/U. của Connecticut. 12.23A: © David Scharf / Getty Images. Trang 258 Rose: © Margo Harrison /Shutterstock. Trang 258 Hạt Đậu, Quả óc chó và Đĩa đơn: David McIntyre. Phần mở đầu Chương 1 3: Chân dung của Albert Edelfelt, được cung cấp bởi Thư viện Y khoa Quốc gia. 13.3: Â© Lee D. Simon/Photo Studies, Inc. 13.6B: Â© Science Source/Photo Studies, Inc. 13.7A: Â© A. Barrington Brown /Photo Studies, Inc. 13.7B: Dữ liệu từ S. Arnott & D. W. Hukins, 1972. Hóa sinh. Sinh lý. Res. Cộng đồng. 47(6): 1504. 13.14A: Dữ liệu từ PDB 1SKW. Y. Li và cộng sự, 2001. Nat. Cấu trúc. Mol. Biol. 11: 784. 13.19B: Â © Tiến sĩ Peter Lansdorp /Visuals Unlimited, Inc. Chương 1 4 Phần mở đầu: Â© CDC /Janice Carr/ AGE Fotostock. 14.3: Dữ liệu từ PDB 1MSW. Y. W. Yin & amp; T. A. Steitz, 2002. Khoa học 298: 1387. 14.7: Từ D. C. Tiemeier và cộng sự, 1978. Ô 14: 237. 14.11: Dữ liệu từ PDB 1EHZ. H. Shi & amp; P. B. Moore, 2000. RNA 6: 1091. 14.13: Dữ liệu từ PDB 1GIX và 1G1Y. M. M. Yusupov và cộng sự, 2001. Khoa học 292: 883. 14.17B: Được phép của J. E. Edstrom và EMBO J. Chương 1 5 Người mở đầu: Â© Steve Lipofsky/ Corbis. 15.3: Â© Stanley Flegler/Visuals Unlimited, Inc. 15.9: Từ C. Harrison và cộng sự, 1983. J. Med. Genet. 20: 280. 15.11B: Â © David M. Martin, M.D. /SPL/Photo Researchers, Inc. 15.13: Â© Philippe Plailly/Photo Studies, Inc. 15.14B: Ảnh của Quân đội Hoa Kỳ. 15.16 Butterfly: Â © Bershadsky Yuri /Shutterstock. 15.16 Vi khuẩn: Được phép của Janice Haney Carr/CDC. 15.16 Nấm: Â © Warwick Lister-Kaye /istock. 15.17: Â© Simon Fraser /Photo Studies, Inc. Chương 1 6 Phần mở đầu: Â© Beyond Fotomedia GmbH/ Alamy. 16.12A: Â © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 16.12B: Â © Lee D. Simon/ Photo Studies, Inc. 16.21: Được phép của Irina Solovei, Đại học Munich (LMU), Đức. Trang 336: Dữ liệu từ PDB 2PE5. R. Daber và cộng sự, 2007. J. Mol. Biol. 370: 609. Chương 1 7 Phần mở đầu: Â©

moodboard RF/ Photolibrary.com. 17.7: Được phép của Tom Deerinck và Mark Ellisman thuộc Trung tâm Nghiên cứu Hình ảnh và Kính hiển vi Quốc gia tại Đại học California ở San Diego. 17.11B: Được phép của O. L. Miller, Jr. 17.13: Được phép của Christoph P. E. Zollikofer, Marcia S. Ponce de Leon, và Elisabeth Daynes. 17.16: Từ P. H. O'Farrell, 1975. J. Biol. Chem. 250: 4007. Được phép của Patrick H. O'Farrell. 17.18 còn lại: Â © kostudio/ Shutterstock. 17.18 phải không:Â © Bruce Stotesbury/PostMedia News/Zuma Press. Chương 1 8 Phần mở đầu: Ảnh Cảnh sát biển Hoa Kỳ của Sĩ quan cấp 2 Etta Smith. 18.3: Â © Tiến sĩ Jack Bostrack/Visuals Unlimited, Inc. 18.4: Â © Stephen Sewell /istock. 18.13: Được phép của Ban Nhân đạo Lúa Vàng, www. Goldenrice.org. 18.14: Được phép của Eduardo Blumwald. Trang 387: Â© Tiến sĩ George Chapman/ Visuals Unlimited, Inc. Chương 1 9 Phần mở đầu: Â © Frank Franklin II/ AP/Corbis. 19.5A: Từ J. E. Sulston & HR Horvitz, 1977. Dev. Sinh học. 56: 100. 19.9A: David McIntyre. 19.12A: Từ A. Ephrussi và D. St. Johnston, 2004. Ô 116: 143. 19.12B: Được phép của Ruth Lehmann. 19.12C trái: Từ E. A. Wimmer, 2012. Khoa học 287: 2476. 19.12C phải: Từ D. Tautz, 1988. Thiên nhiên 332: 284. 19.13B: Được phép của C. Rushlow và M. Levine. 19.13C: Được phép của T. Karr. 19.13D: Được phép của S. Carroll và S. Paddock. 19.15: Được phép của F. R. Turner, Indiana U. 19.17: Từ I. Wilmut và cộng sự, 1997. Nature 385: 810. Trang 402: Được phép của D. Daily và W. Sullivan. Phần mở đầu Chương 20: Â© Theo Allofs/ Corbis. 20.1 Chuột: Â© orionmystery@flickr/ Shutterstock. 20.1 Lớp: David McIntyre. 20.1 Cá mập: Â © Kristian Sekulic/ Shutterstock. 20.1 Mực: Â© Gergo Orban/Shutterstock. 20.3: Â© David M. Phillips /Photo Studies, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber. 20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép của© Stephen Sewell /istock. 18.13: Được phép của Ban Nhân đạo Lúa Vàng, www. Goldenrice.org. 18.14: Được phép của Eduardo Blumwald. Trang 387: Â© Tiến sĩ George Chapman/ Visuals Unlimited, Inc. Chương 1 9 Phần mở đầu: Â © Frank Franklin II/ AP/Corbis. 19.5A: Từ J. E. Sulston & HR Horvitz, 1977. Dev. Sinh học. 56: 100. 19.9A: David McIntyre. 19.12A: Từ A. Ephrussi và D. St. Johnston, 2004. Ô 116: 143. 19.12B: Được phép của Ruth Lehmann. 19.12C trái: Từ E. A. Wimmer, 2012. Khoa học 287: 2476. 19.12C phải: Từ D. Tautz, 1988. Thiên nhiên 332: 284. 19.13B: Được phép của C. Rushlow và M. Levine. 19.13C: Được phép của T. Karr. 19.13D: Được phép của S. Carroll và S. Paddock. 19.15: Được phép của F. R. Turner, Indiana U. 19.17: Từ I. Wilmut và cộng sự, 1997. Nature 385: 810. Trang 402: Được phép của D. Daily và W. Sullivan. Phần mở đầu Chương 20: Â© Theo Allofs/ Corbis. 20.1 Chuột: Â© orionmystery@flickr/ Shutterstock. 20.1 Lớp: David McIntyre. 20.1 Cá mập: Â © Kristian Sekulic/ Shutterstock. 20.1 Mực: Â© Gergo Orban/Shutterstock. 20.3: Â© David M. Phillips /Photo Studies, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber. 20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt

Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép của© Stephen Sewell /istock. 18.13: Được phép của Ban Nhân đạo Lúa Vàng, www. Goldenrice.org. 18.14: Được phép của Eduardo Blumwald. Trang 387: Â© Tiến sĩ George Chapman/ Visuals Unlimited, Inc. Chương 1 9 Phần mở đầu: Â © Frank Franklin II/ AP/Corbis. 19.5A: Từ J. E. Sulston & HR Horvitz, 1977. Dev. Sinh học. 56: 100. 19.9A: David McIntyre. 19.12A: Từ A. Ephrussi và D. St. Johnston, 2004. Ô 116: 143. 19.12B: Được phép của Ruth Lehmann. 19.12C trái: Từ E. A. Wimmer, 2012. Khoa học 287: 2476. 19.12C phải: Từ D. Tautz, 1988. Thiên nhiên 332: 284. 19.13B: Được phép của C. Rushlow và M. Levine. 19.13C: Được phép của T. Karr. 19.13D: Được phép của S. Carroll và S. Paddock. 19.15: Được phép của F. R. Turner, Indiana U. 19.17: Từ I. Wilmut và cộng sự, 1997. Nature 385: 810. Trang 402: Được phép của D. Daily và W. Sullivan. Phần mở đầu Chương 20: Â© Theo Allofs/ Corbis. 20.1 Chuột: Â© orionmystery@flickr/ Shutterstock. 20.1 Lớp: David McIntyre. 20.1 Cá mập: Â © Kristian Sekulic/ Shutterstock. 20.1 Mực: Â© Gergo Orban/Shutterstock. 20.3: Â© David M. Phillips /Photo Studies, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber. 20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt

Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép củaTừ A. Ephrussi và D. St. Johnston, 2004. Ô 116: 143. 19.12B: Được phép của Ruth Lehmann. 19.12C trái: Từ E. A. Wimmer, 2012. Khoa học 287: 2476. 19.12C phải: Từ D. Tautz, 1988. Thiên nhiên 332: 284. 19.13B: Được phép của C. Rushlow và M. Levine. 19.13C: Được phép của T. Karr. 19.13D: Được phép của S. Carroll và S. Paddock. 19.15: Được phép của F. R. Turner, Indiana U. 19.17: Từ I. Wilmut và cộng sự, 1997. Nature 385: 810. Trang 402: Được phép của D. Daily và W. Sullivan. Phần mở đầu Chương 20: Â© Theo Allofs/ Corbis. 20.1 Chuột: Â© orionmystery@flickr/ Shutterstock. 20.1 Lớp: David McIntyre. 20.1 Cá mập: Â © Kristian Sekulic/ Shutterstock. 20.1 Mực: Â© Gergo Orban/Shutterstock. 20.3: Â© David M. Phillips /Photo Studies, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber.

20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép củaTừ A. Ephrussi và D. St. Johnston, 2004. Ô 116: 143. 19.12B: Được phép của Ruth Lehmann. 19.12C trái: Từ E. A. Wimmer, 2012. Khoa học 287: 2476. 19.12C phải: Từ D. Tautz, 1988. Thiên nhiên 332: 284. 19.13B: Được phép của C. Rushlow và M. Levine. 19.13C: Được phép của T. Karr. 19.13D: Được phép của S. Carroll và S. Paddock. 19.15: Được phép của F. R. Turner, Indiana U. 19.17: Từ I. Wilmut và cộng sự, 1997. Nature 385: 810. Trang 402: Được phép của D. Daily và W. Sullivan. Phần mở đầu Chương 20: Â© Theo Allofs/ Corbis. 20.1 Chuột: Â© orionmystery@flickr/ Shutterstock. 20.1 Lớp: David McIntyre. 20.1 Cá mập: Â © Kristian Sekulic/ Shutterstock. 20.1 Mực: Â© Gergo Orban/Shutterstock. 20.3: Â© David M. Phillips /Photo Studies, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber. 20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép củaPhillips /Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber. 20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép củaPhillips

/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 20.5: Â© Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Được phép của J. Hurle và E. Laufer. 20.7: Được phép của J. Hurle. 20.8: Từ M. Kmita và D. Duboule, 2003. Science 301: 331. 20.9 Cladogram: After R. Galant & S. Carroll, 2002. Thiên nhiên 415: 910. 20.9 Côn trùng: Â © Stockbyte/ PictureQuest. 20.9 Con rết: Â© Burke/Triolo/ Brand X Pictures/PictureQuest. 20.10: From Wang và cộng sự, 2005. Nature 436: 714. Được phép của John Doebley. 20.11: © Neil Hardwick/ Alamy. 20.12: Â © Rob Valentic/ ANTPhoto.com. 20.13 Sâu bướm: © Erick Greene. 20.13 Người lớn: Được phép của John Gruber. 20.14: Â© Nigel Cattlin, Holt Studios International /Photo Studies, Inc. 20.16: Được sự cho phép của Mike Shapiro và David Kingsley. Phần mở đầu Chương 21: Â © Pasieka/ Photo Researcher, Inc. 21.1 H.M.S. Beagle: Tranh của Ronald Dean, được sao chép dưới sự cho phép của họa sĩ và Richard Johnson, Esquire. 21.1 Darwin: Â © Bộ sưu tập Phòng trưng bày Nghệ thuật/ Alamy. 21.5A: © Luis Cesar Tejo/ Shutterstock. 21.5B: © Duncan Usher/ Alamy. 21.5C: © PetStockBoys/ Alamy. 21. 5D: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 21.8: © Simon G/ Shutterstock. 21.14: Được phép của David Hillis. 21. 19 A: Â© Reinhard Dirscherl/ Alamy. 21.19B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 21.20A: Được phép của Edmund D. Brodie, Jr. Phần mở đầu Chương 22: Được phép của Misha Matz. 22.6 Ấu trùng mực biển: Được phép của William Jeffery. 22.6 Mực biển trưởng thành: Â© WaterFrame/ Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép củaÂ © WaterFrame / Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép củaÂ © WaterFrame / Alamy. 22.6 Ấu trùng ếch: David McIntyre. 22.6 Ếch trưởng thành: Â© Mark Kostich/ Shutterstock. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.11 L. nhị sắc: Được phép của Steve Matson. 22.11 L. liniflorus: Được phép của

Tín dụng minh họa C-3 Anthony Valois / Dịch vụ Công viên Quốc gia. 22.14A, B: © Krieger, C./AGE Fotostock. 22.14C: © Ảnh của Andy/Shutterstock. 22.16: Được phép của Misha Matz. Người mở đầu Chương 23: David McIntyre, với sự giúp đỡ của Thế giới thú cưng và cá kỳ lạ, Southampton, MA. 23.1 A left: Â © Roger K. Burnard/ Dịch vụ ảnh sinh học. 23.1 Quyền: Â© Richard Codington/ Alamy. 23. IB: Â © Stubblefield Photography / Shutterstock. 23.2A: David McIntyre. 23.2B: Â © Gerry Bishop /Visuals Unlimited, Inc. 23.4: Â © Barry Mansell/Naturepl.com. 23.10: © Tim Gainey/ Alamy. 23.12 G. olivacea : Â© Phil A. Dotson/ Photo Studies, Inc. 23.12 G. carolinensis : Â© Suzanne L. Collins /Photo Studies, Inc. 23. 13 A: Â© Gustav Verderber/ Visuals Unlimited, Inc. 23.13 B: © Nathan Derieg. 23.13C: © Bob Gibbons /Alamy. 23.13D: Â© Daniel L. Geiger /SNAP /Alamy. 23.14: Được phép của Donald A. Levin. 23,15 trên: Â© Gerhard Schulz/ AGE Fotostock. Thấp hơn 23,15: Â © Christophe Courteau/Naturepl.com. 23.17A: © blickwinkel/ Alamy. 23.17B: Â © W. Peckover/ VIREO. 23.18 Madia: © Peter K. Ziminsky/ Visuals Unlimited, Inc. 23.18 Argyroxiphium: Â © Ron Dahlquist/ Getty Images. 23.18 Wilkesia: © Photo Resource Hawaii/ Alamy. 23.18 Dubautia: Â© Noble Proctor/Bộ sưu tập của Hiệp hội Audubon Quốc gia/Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 23.19: Được phép của William R. Rice. Trang 484 bên trái: Â © Gustav Verderber/ Visuals Unlimited, Inc. Trang 484 bên phải: Â © Nathan Derieg. Phần mở đầu Chương 24: Â © Jane Burton / Naturepl. com. 24.3 Gạo: dữ liệu từ PDB 1CCR. H. Ochi và cộng sự, 1983./. Mol Biol. 166: 407. Cá ngừ: dữ liệu từ PDB 5CYT. T. Takano, 1984. 24.4: Từ P. B. Rainey & M. Travisano, 1998. Nature 394: 69. Â © Macmillan Publishing Ltd. 24. 7A Voọc: Â© blickwinkel/ Alamy. 24. 7A Longhorn: Được phép của David Hillis. Phần mở đầu Chương 25: Â © Graham Cripps/ NHMPL. Hình nhỏ mở đầu: Â© Natasha Litova/ istock. 25.3B: © Ric Ergenbright/ Corbis. 25.5: Được phép của Dave Harlow, Cơ quan Khảo sát Địa chất Hoa Kỳ. 25.6: Â © Martin Bond /SPL/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 25.7: David McIntyre. 25.9A: Â© Ted Kinsman/Photo Studies, Inc. 25.9B: Â© Georgette Douwma/ Photo Research, Inc. 25.11: Â© PjrStudio/ Alamy. 25.13A: Từ S. Xiao và cộng sự, 1998. Nature 391: 553. Â © Macmillan Publishing Ltd. 25.13B top: Được phép của Martin Smith. 25,13B phía dưới: Â © Sinclair Stammers/ Photo Researcher, Inc. 25,13C phía trên: Được phép của Chip Clark, Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên Quốc gia. Đáy 25,13C: Â © Albert J. Copley/ Visuals Unlimited, Inc. 25,14 Cambrian: Â © John Sibbick/NHMPL. 25.14 Marella: Được phép của Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên của Đại học Amherst, Người được ủy thác của Đại học Amherst. 25.14 Ottoia: Â © Alan Sirulnikoff/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 25.14 Dị thường: Â © Kevin Schafer /Alamy. 25.14 Devon: Â © Bảo

tàng Field, #GE086500_125d. 25.14 Archaeopteris: Â© John Cancalosi/Getty Images. 25.14 Eusthenopteron: Â © Wolfgang Kaehler/ Alamy. 25.14 Permian: Â© Karen Carr Studio Inc. 25.14 Dragonfly: Hình ảnh của Roy J. Beckemeyer. 25.14 Walchia:Â © Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên, Luân Đôn. 25.14 Kỷ Trias: Â© Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên (WAC)/Naturepl.com. 25.14 Dương xỉ: Â © Ken Lucas/Visuals Unlimited, Inc. 25.14 Plateosaurus: Â© Koichi Kamoshida/J Press/ Zuma Press. 25.14 Kỷ Phấn trắng: Â© Nhà xuất bản Anness /NHMPL. 25.14 Chasmosaurus: Â© Oleksiy Maksymenko/ Alamy. 25.14 Sapindopsis: Â © Barbara J. Miller /Dịch vụ ảnh sinh học. 25.14 Cấp ba: Â © Publiphoto/ Photo Studies, Inc. 25.14 Hyracotherium: Được phép của Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên của Đại học Amherst, Các Ủy viên của Đại học Amherst. 25.14 Plesiadapis: Â © Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên, Luân Đôn. 25.15: Được phép của Conrad C. Labandeira, Khoa Cổ sinh vật học, Bảo tàng Lịch sử Tự nhiên Quốc gia, Viện Smithsonian. Phần mở đầu Chương 26: © Steven Haddock và Steven Miller. 26.2: Được phép của Trung tâm Kiểm soát Bệnh tật. 26.3: Â© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 26.5: Â© Tiến sĩ Kari Lounatmaa/ Photo Experts, Inc. 26.6: Â© Tiến sĩ Gary Gaugler /Visuals Unlimited, Inc. 26.7: Â© Don W. Fawcett/Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 26.8: Â © David Phillips /Visuals Unlimited, Inc. 26.9A: Â © Paul W. Johnson/ Dịch vụ ảnh sinh học. 26.9B: Â © Tiến sĩ Terry Beveridge/ Visuals Unlimited, Inc. 26.9C: Â © RJH Catalog/ Alamy. 26.10A: Â© J. A. Breznak & H. S. Pankratz/ Dịch vụ ảnh sinh học. 26.1 OB: Â© James Cavallini/ Photo Studies, Inc. 26.11: Được sự cho phép của Randall C. Cutlip. 26.12: Â© Kwangshin Kim/Photo Studies, Inc. 26.13: Â© Dean A. Glawe/ Dịch vụ ảnh sinh học. 26.14: Từ K. Kashefi & D. R. Lovley, 2003. Khoa học 301: 934. Được phép của Kazem Kashefi. 26.16: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 26.17: © Nancy Nehring/istock. 26.18: Từ H. Huber và cộng sự, 2002. Nature 417: 63. Â © Macmillan Publishing Ltd. Được phép của Karl O. Stetter. 26.20B: © Thư viện Ảnh Khoa học RF. 26.22: Â© Juergen Berger/Photo Studies, Inc. 26.23A: Â© Science Photo Library RF/ Photolibrary, com. 26.23B, C: Â © Russell Kightley/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 26.23D: Â © Thư viện ảnh khoa học RF. 26.23E: © animate4.com ltd. /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 26.23F: Â © Russell Kightley/ Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 26.24: Â© Nigel Cattlin/ Alamy. 26.26: Được phép của Margaret McFallNgai. Trang 548: Được phép của Trung tâm Kiểm soát Bệnh tật. Phần mở đầu Chương 27: Â© Don Paulson/ PureStock/AGE Fotostock. 27.4: Â© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 27.5A: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 27.5B: Â© Aaron Bell/Visuals Unlimited, Inc. 27.5C: Â© Steve Gschmeissner/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 27.8: Â© Scenics & Khoa học / Alamy. 27.9A: Â© Marevision/ AGE Fotostock. 27.9B: Â© Carl W. May /Dịch vụ ảnh sinh học. 27.10: David McIntyre. 27.11, 27.12A: Â© Robert Brons/Dịch vụ ảnh sinh học. 27.12B: Â© Manfred Kage/ Photo Research, Inc. 27.13A: Â© J. Paulin/ Visuals Unlimited, Inc. 27.13B: Â© Tiến sĩ David M. Phillips /Visuals Unlimited, Inc. 27.15: Â© Michael Abbey /Photo Research, Inc. 27.16: Â© Wim van Egmond /Visuals Unlimited, Inc. 27.17A: Â© Matt Meadows/Getty Images. 27.17B: © Ed Reschke/Getty Images. 27.18:Được phép của R. Blanton và M. Grimson. 27.20B: Â © Trường Vệ sinh Luân Đôn/SPL/ Nhà nghiên cứu Hình ảnh, Inc. 27.21: Được sự cho phép của M.A. Coffroth và Cindy Lewis, Đại học Buffalo. Phần mở đầu Chương 28: Được phép của Lực lượng Bảo vệ Bờ biển Hoa Kỳ. 28.2: Â© Dr. Peter Siver/Visuals Unlimited, Inc. 28.3 A: Â© Wim van Egmond/Visuals Unlimited, Inc. 28.3B: Â© David Wrobel/Visuals Unlimited, Inc. 28.4A: Â© Carolina Sinh học /Hình ảnh Unlimited, Inc. 28.4B: Â© Marevision/ AGE Fotostock. 28.5A: © Larry Mellichamp/ Visuals Unlimited, Inc. 28.5B: © Bob Gibbons / Alamy. 28,7 trên cùng: Â © Biodisc/ Visuals Unlimited, Inc. 28,7 dưới cùng: Â © J. Robert Waaland/ Dịch vụ ảnh sinh học. 28. 8A: David McIntyre. 28.8B: Â © Tiến sĩ Brad Mogen/ Visuals Unlimited, Inc. 28. 8C: Â © Verbiesen Henk/AGE Fotostock. 28.9A: Â© mediacolor's/ Alamy. 28.9B: David McIntyre. 28.10A: Â © Tiến sĩ John D. Cunningham/Visuals Unlimited, Inc. 28.1 0B: Â © Danilo Donadoni/AGE Fotostock. 28.11: © Daniel Vega/ AGE Fotostock. 28.12: Â© Publiphoto /Photo Studies, Inc. 28.14A: Â © Ed Reschke/Getty Images. 28.14B: Â© Stanislav Sokolov /istock. 28.14C: Được phép của Nhà kính Talcott, Cao đẳng Mount Holyoke. 28.14D: © Ted Mead/Getty Images. Hình nhỏ 28.15: Â © John N. A. Lott /Dịch vụ ảnh sinh học. 28. 16 A: Được phép của Khoa Nhà kính Khoa Sinh học, U. Massachusetts, Amherst. 28.16B: David McIntyre. 28.19: Â © Patrick Pleul/ epa /Corbis. Phần mở đầu Chương 29: Â© Mitsuhiko Imamori/ Minden Pictures. 29.1 Cycad: David McIntyre. 29.1 Bạch quả: Â© hypnotype/ Shutterstock. 29.1 Cây lá kim: Â© Irina Tischenko/ istock. 29.1 Hoa mộc lan: Â© Dole /Shutterstock. 29.3: Â© Wildlife GmbH /Alamy. 29.4: Â © Susumu Nishinaga/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 29. 6A: Được phép của Jane Sinauer. 29.6B: David McIntyre. 29. 6C: Â © Juan Carlos

Munoz/ AGE Fotostock. 29. 6D: Â© Pepbaix/ Alamy. 29,7A còn lại: Â© Fritz Poelking/ Blickwinkel/ AGE Photostock. 29. 7A phải: Â © Scenics & Khoa học / Alamy. 29. 7B trái: Â© Gunter Marx/ Alamy. 29. 7B phải: Â© Scenics & Khoa học / Alamy. 29.9: Được phép của Jim Peaco/ Cục Công viên Quốc gia. 29. 10 A, B: David McIntyre. 29. 10C: Â© Nigel Cattlin/ Alamy. 29.11A: Â© Phiseksit/Shutterstock. 29.11B: David McIntyre. 29.15: Â© Ted Kinsman /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 29.17A: Â©Anne Power /Shutterstock. 29.17B: © Klaus Hackenberg/ Corbis. 29.17C: © Brian A Jackson /Shutterstock. 29.17D: Â © Paul Thompson /Corbis. 29.17E: Â©Arco Images GmbH /Alamy. 29.17F: Được phép của Keith Weller /USD ARS. 29.19A: Ảnh của David McIntyre, do Nhà kính của Khoa Sinh học Hoa Kỳ Massachusetts cung cấp. 29.19B: Â© Cerealphoto/AGE Fotostock. 29.19C: © Holmes Garden Photos/Alamy. 29.19D: Â© dora modly-paris/ Shutterstock. 29.19E: © Florapix/ Alamy. 29.20A: Â© Floris Slooff/istock. 29.20B: © George Clerk/istock. 29.20C: Â© Jose B. Ruiz/ Naturepl.com. 29.20D: © rotofrank/istock. 29.21A: Â © Bonkers AboutTravel/ Alamy. 29.21B: David McIntyre. 29.21C: Được phép của David Hillis. 29.21D: Â© A & J Visage / Alamy. 29.22: © Rob Walls/ Alamy.29.23: Â© Janos Csernoch/ Alamy.

Phần ghi công minh họa C-4 Phần mở đầu Chương 30: Â © Biophoto Associates/ Photo Research, Inc. 30.2: Â © Steve Gschmeissner/ Thư viện ảnh khoa học/ Corbis. 30.3A: Â © Tiến sĩ Jeremy Burgess/Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 30.4: Â © Arco Images GmbH/ Alamy. 30.5 A: Â © Biophoto Associates/ Photo Studies, Inc. 30.6: Â © N. Allin & G. L. Barron/ Dịch vụ ảnh sinh học. 30. 7A, C: Được phép của David Hillis. 30.7B: David McIntyre. 30.9A: Â© R. L. Peterson /Dịch vụ ảnh sinh học. 30.9B: Â© M. F. Brown /Dịch vụ ảnh sinh học. 30.12: Â© Eye of Science/Photo Studies, Inc. 30.13: Â© John Taylor /Visuals Unlimited, Inc. 30.14A: Â© J. Robert Waaland/Dịch vụ ảnh sinh học. 30.14B: Â © Tiến sĩ Jeremy Burgess /Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 30.15: Ảnh của David McIntyre; phân bón của Myrtle Jackson. 30.16A: Â © Tiến sĩ Cecil H. Fox/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 30.16B: Â © Biophoto Associates / Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 30.17A: Â© blickwinkel/ Alamy. 30.17B: © Matt Meadows/Getty Images. 30.18: Â© Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 30. 19 A: David McIntyre. 30.19B: © Mike Norton/ Shutters tock. 30.20, 30.21: Được phép của David Hillis. 30.22: Â© Tiến sĩ Gary Gaugler/Visuals Unlimited, Inc. 30.23: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. Phần mở đầu Chương 31: Â© Ana Yuri Signorovitch. 31.3: Được phép của J. B. Morrill. 31.5A: © Ed Robinson /Getty Images. 31. 5B: Â © Steve Gschmeissner /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 31. 5C: Â© Konrad Wothe/Minden Pictures/ Corbis. 31. 6A: Â© Jurgen Freund/ Naturepl.com. 31. 6B: Â© John Bell/istock. 31. 6C: Â© Stockphoto4u/ istock. 31.7A: Â© John A. Anderson /istock. 31. 7B: Â © Kevin Schafer /Tầm nhìn kỹ thuật số/ Photolibrary.com. 31. Hình nhỏ 7B: Â © Mike Rogal/ Shutterstock. 31. 8A: Â© Doug Lindstrand/ Alaska Stock Images /AGE Fotostock. 31.8B: © blickwinkel /Alamy. 31.9A: © Cathy Keifer/Shutterstock. 31.9B: Â© Don Johnston/AGE Fotostock. 31. 9C: David McIntyre. Hình nhỏ 31.11: Â © Scott Camazine/ Phototake. 31.12: Â© Gerd Guenther /Photo Studies, Inc. 31.13A: Â© First Light/ Alamy. 31.13B: Â© Accent Alaska, com/ Alamy. 31.14A: Â © Helmut Heintges/ Corbis. 31.14B: Â© Flonline digitale Bildagentur GmbH/ Alamy. 31.15A: © Jurgen Freund/ Naturepl.com. 31.15B: David McIntyre. 31.15C: Â© Robert Brons/Dịch vụ ảnh sinh học. 31.16B: © Larry Jon Friesen. 31.17A: Được phép của Wim van Egmond. 31.18, 31.19: Chuyển thể từ F. M. Bayerand & H. B. Owre, 1968. Động vật không xương sống bậc thấp sống tự do , Nhà xuất bản Macmillan 31. 20 A: Â© Charles Wyttenbach/ Dịch vụ ảnh sinh học. 31.20B: © Georgette Douwma/Naturepl.com. 31,20C, D: © Larry Jon Friesen. 31. 21 A: Â © Jurgen Freund/ Naturepl.com. 31.21B: © Stephan Kerkhofs/ Shutterstock. 31.22: Chuyển thể từ F. M. Bayerand & H. B. Owre, 1968. Động vật không xương sống bậc thấp sống tự do, Nhà xuất bản Macmillan Phần mở đầu Chương 32. Â © Mark Moffett /Minden Pictures. 32.2: © blickwinkel/ Alamy. 32.3A: Từ D. C. Garcia-Bellido & D. H. Collins, 2004. Thiên nhiên 429: 40. Được phép của Diego GarciaBellido Capdevila. 32.3B:Â© Nature's Images/Photo Studies, Inc. 32. 6 A: Â © Larry Jon Friesen. 32.7B: © Roland Birke/Getty Images. 32. 7C: Được phép của David Walter và Heather Proctor. 32.7D: Â © Michael Abbey/Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 32.8B: Â © Larry Jon Friesen. 32.9: Â © David Wrobel /Visuals Unlimited, Inc. 32. 10 A: Â © Fred Bavendam/ Minden Pictures. 32.12A: © WaterFrame/ Alamy. 32.12B: Được phép của Cindy Lee Van Dover. 32.12C: Â © Pakhnyushcha/ Shutterstock. 32.12D: © Larry Jon Friesen. 32.13B: Â© Marevision/AGE Fotostock. 32.13C: Â © Francesco Tomasinelli/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 32.13D: Â © H. Wes Pratt / Dịch

vụ ảnh sinh học. 32.13E: © moodboard/Photolibrary.com. 32.14A: © Larry Jon Friesen. 32.14B: Â© Laura Romin & Larry Dalton / Alamy. 32.14C: © Jeff Rotman/ Naturepl.com. 32.15A: Được phép của Jen Grenier và Sean Carroll, U. Wisconsin. 32.15B: Được phép của Graham Budd. 32.15C: Được phép của Reinhardt Mobjerg Kristensen. 32.16B: Â© Grave/Photo Studies, Inc. 32.16C: Â© Steve Gschmeissner /Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 32.17: Â© Pascal Goetgheluck/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 32.18A: Â© Steve Gschmeissner /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 32.18B: Â © George Grail/ Hiệp hội Địa lý Quốc gia /Corbis. 32.19: Â© Gerald & Buff Corsi/ Visuals Unlimited, Inc. 32.20A: © David Shale/Naturepl.com. 32.20B: © Joe McDonald /Corbis. 32.21A: © Kelly Swift, www.swiftinverts.com. 32.21B: © Larry Jon Friesen. 32,21C: Â© Nigel Cattlin/ Alamy. 32,21D: SEM của Eric Erbe; màu sắc của Chris Pooley/USDA ARS. 32.22A: © Rod Williams /Naturepl.com. 32.22B: Â© John R. MacGregor/Getty Images. 32. 23 A, B: © Larry Jon Friesen. 32,23C: Â© Solvin Zankl/Naturepl. com. 32.23D: © Larry Jon Friesen. 32.23E: Â© Norbert Wu/Minden Pictures. 32.25: Â© Scenics & Khoa học / Alamy. 32.27A: Â© Cisca Castelijns/ Foto Natura/ Minden Pictures /Corbis. 32.27B: Â © Piotr Naskrecki/Minden Pictures/ Corbis. 32.27C: © Pete Oxford/Naturepl.com. 32.27D: David McIntyre. 32.27E: © Papilio/ Alamy. 32.27F: Â© CorbisRF/ Photolibrary.com. 32.27G: Â© Rafael Campillo/ AGE Fotostock. 32.27H: Â© Jean Claude Carton/ Bruce Coleman USA/ AGE Fotostock. Phần mở đầu Chương 33: Â© Michael Tyler/ ANTPhoto.com. 33.2: Từ S. Bengtson, 2000. Khám phá các hóa thạch từ đá phiến bằng máy ảnh và máy tính. Cổ sinh vật học điện tử 3(1). 33.3A: Â© Triarch/Visuals Unlimited, Inc. 33.4: Được phép của Samuel Chow (CybersamX)/ Flickr. 33.5A: Â© Hal Beral/Visuals Unlimited, Inc. 33.5B, C: Â© WaterFrame /Alamy. 33.5D: © Marevision/AGE Fotostock. 33.5E: Â© Robert L. Dunne /Photo Studies, Inc. 33. 6 A: Â © C. R. Wyttenbach /Dịch vụ ảnh sinh học. 33.7A: © Stan Elems/Visuals Unlimited, Inc. 33.7B: © Larry Jon Friesen. 33.8A: Â© Marevision/ AGE Fotostock. 33.8B: © Gavin Newman/ Alamy. 33. 11A: Â© Ken Lucas /Dịch vụ ảnh sinh học. 33.11B trái : Â© Marevision/AGE Fotostock. 33.11B phải : Â© anne de Haas/istock. 33.12B: © Roger Klocek/ Visuals Unlimited, Inc. 33.13A: © Wayne Lynch/ AGE Fotostock. 33.13B:Â © Kelvin Aitken/ AGE Fotostock. 33.13C: Â© Norbert Wu/Minden Pictures. 33.14A: © David Fleetham/ Alamy. 33.14B, C: © Larry Jon Friesen. 33.14D: Â© Norbert Wu/Minden Pictures. 33.15A: Â© Bộ sưu tập Hoberman/Corbis. 33.15B: Â© Tom McHugh/Photo Studies, Inc. 33.15C: Â© Ted Daeschler/ Viện Hàn lâm Khoa học Tự nhiên /VIREO. 33.18A: © Morley Read/Naturepl.com. 33.18B: Â© Michael & Hình ảnh Patricia Fogden / Minden. 33.18C: Â© Jack Goldfarb/ Design Pics, Inc./ Photolibrary.com. 33.18D: Được phép của David Hillis. 33.21A: Â © C. Alan Morgan/Getty Images. 33.21B: © Cathy Keifer/Shutterstock. 33,21C: © Larry Jon Friesen. 33.21D: Â© Gordon Chambers /Alamy. 33.22A: Â© Susan Flashman/istock. 33.22B: Â© Gerry Ellis, Digital Vision/ PictureQuest. 33.23 A: From X. Xu et al., 2003. Nature 421: 335. Â© Macmillan Publishing Ltd. 33.23B: Â© Tom & Therisa Stack/Painet, Inc. 33.24: Â © Melinda Fawver/ istock. 33.25A: Â © Tim Zurowski/ Tất cả ảnh Canada/ Hình ảnh Getty. 33.25B: © Salvador III Manaois/ Alamy. 33,25C: © Tom Vezo/Minden Pictures. 33.25D: © Marco Kopp/istock. 33.26A: Â© John N. A. Lott /Dịch vụ ảnh sinh học. 33,26B: © Dave Watts/Visuals Unlimited, Inc. 33,27A: © Ingo Arndt/Naturepl.com. 33.27B: Â © Greg Harold/ Auscape/ Minden Pictures/ Corbis. 33.27C: Â© R. Wittek/ Arco Images/ AGE Fotostock. 33.29 A: Â© Robert McGouey/All Canada Photos/Corbis. 33.29B: Â © Thư viện ảnh ANT/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 33.29C: Â © John E Marriott /All Canada Photos /AGE Fotostock. 33.29D: Â© Michael S. Nolan/ AGE Fotostock. 33.31: Â © John Warburton-Lee Photography / Alamy. 33.32A: © mike Lane/ Alamy. 33.32B: Â© De Agostini Editore/AGE Fotostock. 33.33A: © Steve Bloom Images/ Alamy. 33.33B: Â© Anup Shah/AGE Fotostock. 33.33C: Â © Lars Christensen /istock. 33.33D: Â © Anup Shah/ Minden Pictures. 33.35A: © Cyril Ruoso/ Minden Pictures. 33.35B: Được phép của Andrew D. Sinauer. 33.35C: Â© Arco Images GmbH/ Alamy. 33.35D: David McIntyre. Phần mở đầu Chương 34: Â© Picture Liên hệ BV/ Alamy. 34.6A: Â © Tiến sĩ Ken Wagner /Visuals Unlimited, Inc. 34.6B: Â © Phil Gates /Dịch vụ ảnh sinh học. 34.6C: Â© Biophoto Associates/ Photo Studies, Inc. 34.6D: Â© Jack M. Bostrack/Visuals Unlimited, Inc. 34.7A: Â© John D. Cunningham/Visuals Unlimited, Inc. 34.7B: Â© J. Robert Waaland /Dịch vụ ảnh sinh học. 34.7C: Â© Herve Conge/ISM/Phototake. 34,8 trên: Â© Biodisc/Visuals Unlimited, Inc. 34,8 dưới: Â© M. I. Walker /Photo Researcher, Inc. 34.9B: Â© John N. A. Lott /Biological Photo Service. 34.10A: © Ed Reschke/Getty Images. 34.10B: Â © Tiến sĩ James W. Richardson /Visuals Unlimited, Inc. 34.11: Â © Larry Jon Friesen. 34. 12 A:

Â© modesigns58 /istock. 34.12B: © Adrian Sherratt/ Alamy. 34.12C: Â © Thư viện Ảnh Khoa học / Alamy. 34.13A trái: David McIntyre. 34.13A phải: Â© Andrew Syred/ Photo Studies, Inc. 34.13B trái: Â© Garry DeLong/Photo Studies, Inc. 34.13B phải: Â© Steve Gschmeissner/ Photo Research, Inc. 34.14: David McIntyre. 34.15B: Được phép của Thomas Eisner, Cornell U.34.15C: Â© Susumu Nishinaga/ Photo Researcher, Inc. 34.18: Â © Biodisc /Visuals Unlimited, Inc. 34.19: Â© Phil Gates /Dịch vụ ảnh sinh học. Phần mở đầu Chương 35: Â © John Carr/Eye Ubiquitous /Corbis. 35.3: Â© Nigel Cattlin/ Alamy. 35.8A: Â © Susumu Nishinaga /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 35.10: Â © R. Kessel & G. Shih/

Hình ảnh minh họa C-5 Visuals Unlimited, Inc. Trang 735 Rệp và stylet : Â © M. H. Zimmermann. Chương 36 mở đầu. Â © Russ Munn/AgStock Images /Corbis. 36.1: David McIntyre. 36,5: David McIntyre. 36.11A: Â © J. H. Robinson/ Bộ sưu tập của Hiệp hội Audubon Quốc gia/ Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 36.11B: Â © Kim Taylor/ Naturepl.com. 36.12: Được phép của Susan và Edwin McGlew. Phần mở đầu Chương 37: Â© Micheline Pelletier/ Sygma/Corbis. 37.2: Từ J. M. Alonso và J. R. Ecker, 2006. Nature Reviews Genetics 7: 524. 37.3A: Được phép của J. A. D. Zeevaart, Bang Michigan U. 37.3B: Từ W. M. Gray, 2004. PLoS Biol. 2(9): e311. 37.4: Â © Sylvan Wittwer /Visuals Unlimited, Inc. 37.9: Â © Ed Reschke/Getty Images. 37.13, 37.16: David McIntyre. Trang 757: Â© Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited, Inc. Trang 768: David McIntyre. Trang 769: Được phép của Adel A. Kader. Trang 771: Được phép của Eugenia Russinova, Khoa Sinh học Hệ thống Thực vật của VIB, Đại học Ghent, Bỉ. Trang 777: Đại học Clemson - Chuỗi slide mở rộng hợp tác USDA, Bugwood.org. Phần mở đầu Chương 38: Â © Remco Zwinkels/ Minden Pictures. 38.1 A: Â© kukuruxa/ Shutterstock. 38,1B còn lại: Â© Tishl/Shutterstock. 38. IB phải: Â© Pierre BRYE/Alamy. 38. 1C: Â © Bill Beatty /Visuals Unlimited, Inc. 38.3: Â © Rolf Nussbaumer Photography/ Alamy. 38.4: Â© Christian Guatier/Biosphoto. 38.7A: David McIntyre. 38. 7B: Â © Michael Moreno/ istock. 38.7C: Â© Scenics & Khoa học / Alamy. 38.9: Được phép của Richard Amasino. 38.15: Được phép của Richard Amasino và Colleen Bizzell. 38.17A: Â© ooyoo/istock. 38.17B: Â© Nigel Cattlin/ Alamy. 38.17C: © Jerome Wexler/Visuals Unlimited, Inc. 38.18: David McIntyre. Trang 784 Thistle: Â © John N. A. Lott/ Dịch vụ ảnh sinh học. Trang 784 Burrs: Â © Scott Camazine/ Alamy. Trang 795: Â© yykkaa/ Shutterstock. Phần mở đầu Chương 39: Â © Birgit Betzelt/ actionmedeor/hand/dpa/Corbis. 39.4: Â© Holt Studios International Ltd/ Alamy. 39.5A: © Kim Taylor/Naturepl.com. 39,5B: David McIntyre. 39.8: Được phép của Thomas Eisner, Cornell U. 39.9: Â © Jon Mark Stewart /Dịch vụ ảnh sinh học. 39.10: Â © Tiến sĩ Jack Bostrack/ Visuals Unlimited, Inc. 39.11: Â © TH Foto/Alamy. 39.12: Â© Simon Fraser /SPL/ Photo Studies, Inc. 39.13: Â© John N. A. Lott/ Dịch vụ ảnh sinh học. 39.16: Được phép của Scott Bauer/USDA. 39.17: Â© Jurgen Freund/Naturepl.com. 39.18: Được phép của Ryan Somma. Phần mở đầu Chương 40: Â© PCN Black/ Alamy. 40.3 A: Â © Gladden Willis/ Visuals Unlimited, Inc. 40.3B: Từ Ross, Pawlina và Barnash, 2009. Atlas Mô học Mô tả. Hiệp hội Sinauer: Sunderland, MA. 40.3C: © Ed Reschke/Getty Images. 40.4A: Từ Ross, Pawlina và Barnash, 2009. Atlas mô tả mô tả. Hiệp hội Sinauer: Sunderland, MA. 40.4B: Â© Manfred Kage/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 40.4C: Â© SPL/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 40.5A: Â© Chuck Brown/ Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 40.5B: Từ Ross, Pawlina và Barnash, 2009 .Atlas mô tả mô tả. Hiệp hội Sinauer: Sunderland, MA. 40,5C: © Kính hiển vi Dennis Kunkel,Inc. 40. 5D: Từ Ross, Pawlina và Barnash, 2009. Atlas mô tả mô tả. Hiệp hội Sinauer: Sunderland, MA. 40. 6 A: Â© James Cavallini/ Photo Experts, Inc. 40.6B: Â © Innerspace Imaging /SPL /Photo Research, Inc. 40.12: Â© Greg Epperson/ istock. 40.13: Â © Gerry Ellis /Tầm nhìn kỹ thuật số. 40.15: Được phép của Anton Stabentheiner. 40. 18 A: Â© Robert Shantz/ Alamy. 40.18B: © Jim Brandenburg /Minden Pictures. Phần mở đầu Chương 41: Â © Christian Liepe/ Corbis. 41. 2 A Insulin: Dữ liệu từ PDB 2HIU. Q. X. Hua và cộng sự, 1995. Nat. Cấu trúc. Biol. 2: 129. 41. 2 A HGH: Dữ liệu từ PDB 1HGU. L. Chantalat và cộng sự, 1995. Protein Pept. Lett. 2: 333. 41.3 Rắn: Â© Ameng Wu/istock. 41.4 Prolactin: Dữ liệu từ PDB 1RW5. K. Teilum và cộng sự, 2005. J. Mol. Biol. 351: 810. 41.4 Cá: Â© Alaska Stock LLC /Alamy. 41.4 Động vật lưỡng cư: Â© Gustav W. Verderber/Visuals Unlimited, Inc. 41.4 Loài chim: Â© Dave Cole/ Alamy. 41.4 Động vật có vú: Â© Ale Ventura/PhotoAlto/Photolibrary.com. 41.12A: © Ed Reschke/Getty Images. 41.13: Â © Scott Camazine /Photo Studies, Inc. 41.18: Được phép của Gerhard Heldmaier, Philipps U. Người mở Chương 42: Â© Heritage Images/ Corbis. 42.8: Â© Steve Gschmeissner/ Photo Researcher, Inc. Trang 861: Â© Science

Photo Library /Photo Studies, Inc. Người mở đầu Chương 43: David McIntyre. 43.1A: Â© P&R Photos/ AGE Fotostock. 43. IB: Â© Constantinos Petrinos/Naturepl.com. 43.2 Đáp: Â © Patricia J. Wynne. 43.5: © david Gregs/ Alamy. 43.6: © Jane Gould/Alamy. 43.7A: Â© Morales/AGE Fotostock. 43.7B: © Dave Watts/ Naturepl.com. 43.9B: Â© Michael Webb /Visuals Unlimited, Inc. 43.12B: Â© P. Bagavandoss/ Photo Research, Inc. 43.15C: Â© S.I.U. School of Med. /Các nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 43.17: Được phép của Viện Khoa học và Y học Sinh sản Saint Barnabas, New Jersey. Phần mở đầu Chương 44: Â © Mads Abildgaard/ istock. 44.1: Được phép của Richard Elinson, U. Toronto. 44.3A trái: Từ H. W. Beams và R. G. Kessel, 1976. American Scientist 64: 279. 44.3A ở giữa, phải: Â© Dr. Lloyd M. Beidler/ Photo Studies, Inc. 44.3B: Từ H. W. Beams và R. G. Kessel, 1976 .Nhà khoa học Mỹ 64: 279. 44.3C: Được phép của D. Daily và W. Sullivan. 44.4B bên trái, giữa: Â© Tiến sĩ Yorgos Nikas /Nguồn khoa học /Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 44.4B bên phải: Â© Petit Format /Nguồn khoa học/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 44.4C: Từ J. G. Mulnard, 1967. Arch. Biol. (Liege) 78: 107. Được phép của J. G. Mulnard. 44.14D: Được phép của K. W. Tosney và G. Schoenwolf. 44.15B: Được phép của K. W. Tosney. 44. 19 A: Â© CNRI/ SPL/Photo Studies, Inc. 44.19B: Â© Dr. G. Moscoso/ SPL /Photo Studies, Inc. 44.19C: Â© Tissuepix/ SPL /Photo Studies, Inc. 44.19D : Â© Petit Format/Photo Studies, Inc. Phần mở đầu Chương 45: Â© John Birdsall/ AGE Fotostock. 45.3B: Â© C. Raines /Visuals Unlimited, Inc. 45.4: Được phép của Philip Haydon. 45.7: Từ A. L. Hodgkin & R. D. Keynes, 1956. J. Physiol. 148: 127. Phần mở đầu Chương 46: Â © Casey K. Bishop/ Shutterstock. 46.4: David McIntyre. 46.8A: © Dr.Fred Hossler/Visuals Unlimited, Inc. 46.13A: Â © Cheryl Power/Photo Research, Inc. 46.16: Â© Omikron/ Nguồn khoa học /Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. Chương 47 Phần mở đầu: Â© Bluesky International Limited. 47.7: Ảnh từ "Bộ não: Thế giới bên trong đầu bạn" Â © Triển lãm Evergreen. 47. 12 A: Được phép của Compumedics. 47.14: Â© Wellcome Dept, of Cognitive Neurology /SPL/ Photo Studies, Inc. Phần mở đầu Chương 48: Â© Oxford Scientific/Getty Images. 48.1 Ảnh vi mô: Â © Frank A. Pepe/ Dịch vụ ảnh sinh học. 48.2: Â © Tom Deerinck/Visuals Unlimited, Inc. 48.4: Â © Kent Wood/Getty Images. 48.7: Â© Manfred Kage/ Photo Studies, Inc. 48.8: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 48.11: Được phép của Jesper L. Andersen. 48.18: Â © Robert Brons/ Dịch vụ ảnh sinh học. Phần mở đầu Chương 49: Â © Steve Bloom, stevebloom.com. 49. 1A: Â© Ross Armstrong/ AGE Fotostock. 49. IB: Â© WaterFrame/ Alamy. 49. 1C: Â© Photoshot Holdings Ltd/ Alamy. 49.4B: © Andrew Darrington/ Alamy. 49.4C: Được phép của Thomas Eisner, Cornell U. 49.10 Bronchi: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 49.10 Alveoli: Â© P. Motta/ Photo Studies, Inc. 49.17: After C. R. Bainton, 1972. /. ứng dụng. Physiol. 33: 775. Phần mở đầu Chương 50: Â© NBAE/Getty Images. 50.10A: © Brand X Pictures / Alamy. 50.11: Sau N. Campbell, 1990. Sinh học, tái bản lần thứ 2, Benjamin Cummings. 50.12B: Â© CNRI/Photo Studies, Inc. 50.14: Â© Science Source/ Photo Studies, Inc. 50.17A: Â© Chuck Brown /Science Source /Photo Studies, Inc. 50.17B: Â© Biophoto Associates /Science Source / Photo Research, Inc. Phần mở đầu Chương 51: Â© Marilyn "Thiên thần" Wynn/Nativestock.com. 51.1: Được phép của Andrew D. Sinauer. 51.3: Â© Dai Kurokawa/ epa/Corbis. 51. 8C Microvilli: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. 51.18: Â© Science VU/ Jackson/ Visuals Unlimited, Inc. Phần mở đầu Chương 52: Â© Michael & Patricia Fogden/Corbis. 52.2B: Â© Morales/AGE Fotostock. 52.8A: Â© CNRI /SPL /Photo Studies, Inc. 52.8B: Â© Susumu Nishinaga/ Photo Research, Inc. 52.8C: Â© Science Photo Library RF. 52. 8D: Â © Tiến sĩ Donald Fawcett & D. Friend /Visuals Unlimited, Inc. 52.13: Â © Hank Morgan/Photo Research, Inc. 52.17: Từ L. Bankir & C. de Rouffignac, 1985. Am. J. Physiol. 249: R643-R666. Được phép của Lise Bankir, Đơn vị INSERM, Hopital Necker, Paris. Phần mở đầu Chương 53: Â© E.R. Degginger/ Photo Researcher, Inc. 53.2A: Â© FLPA/ Alamy. 53.3B: Â© Maximilian Weinzierl/ Alamy. 53.6A: Â© Nina Leen/Time Life Pictures /Getty Images. 53.6B: Â © Wayne Lynch/ Tất cả ảnh Canada/ Corbis. 53.10A: © Interfo to /Alamy. 53.10B: ©48.1 Ảnh vi mô: Â © Frank A. Pepe/ Dịch vụ ảnh sinh học. 48.2: Â © Tom Deerinck/Visuals Unlimited, Inc. 48.4: Â © Kent Wood/Getty Images. 48.7: Â© Manfred Kage/ Photo Studies, Inc. 48.8: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 48.11: Được phép của Jesper L. Andersen. 48.18: Â © Robert Brons/ Dịch vụ ảnh sinh học. Phần mở đầu Chương 49: Â © Steve Bloom, stevebloom.com. 49. 1A: Â© Ross Armstrong/ AGE Fotostock. 49. IB: Â© WaterFrame/ Alamy. 49. 1C: Â© Photoshot Holdings Ltd/ Alamy. 49.4B: © Andrew Darrington/ Alamy. 49.4C: Được phép của Thomas Eisner, Cornell U. 49.10 Bronchi: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 49.10 Alveoli: Â© P. Motta/ Photo Studies, Inc. 49.17: After C. R. Bainton, 1972. /. ứng dụng. Physiol. 33: 775. Phần mở đầu Chương 50: Â©

NBAE/Getty Images. 50.10A: © Brand X Pictures / Alamy. 50.11: Sau N. Campbell, 1990. Sinh học, tái bản lần thứ 2, Benjamin Cummings. 50.12B: Â© CNRI/Photo Studies, Inc. 50.14: Â© Science Source/ Photo Studies, Inc. 50.17A: Â© Chuck Brown /Science Source /Photo Studies, Inc. 50.17B: Â© Biophoto Associates /Science Source / Photo Research, Inc. Phần mở đầu Chương 51: Â© Marilyn "Thiên thần" Wynn/Nativestock.com. 51.1: Được phép của Andrew D. Sinauer. 51.3: Â© Dai Kurokawa/ epa/Corbis. 51. 8C Microvilli: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. 51.18: Â© Science VU/ Jackson/ Visuals Unlimited, Inc. Phần mở đầu Chương 52: Â© Michael & Patricia Fogden/Corbis. 52.2B: Â© Morales/AGE Fotostock. 52.8A: Â© CNRI /SPL /Photo Studies, Inc. 52.8B: Â© Susumu Nishinaga/ Photo Research, Inc. 52.8C: Â© Science Photo Library RF. 52. 8D: Â © Tiến sĩ Donald Fawcett & D. Friend /Visuals Unlimited, Inc. 52.13: Â© Hank Morgan/Photo Studies, Inc. 52.17: Từ L. Bankir & C. de Rouffignac, 1985. Am. J. Physiol. 249: R643-R666. Được phép của Lise Bankir, Đơn vị INSERM, Hopital Necker, Paris. Phần mở đầu Chương 53: Â© E.R. Degginger/ Photo Researcher, Inc. 53.2A: Â© FLPA/ Alamy. 53.3B: Â© Maximilian Weinzierl/ Alamy. 53.6A: Â© Nina Leen/Time Life Pictures /Getty Images. 53.6B: Â © Wayne Lynch/ Tất cả ảnh Canada/ Corbis. 53.10A: © Interfo to /Alamy. 53.10B: ©48.1 Ảnh vi mô: Â © Frank A. Pepe/ Dịch vụ ảnh sinh học. 48.2: Â © Tom Deerinck/Visuals Unlimited, Inc. 48.4: Â © Kent Wood/Getty Images. 48.7: Â© Manfred Kage/ Photo Studies, Inc. 48.8: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 48.11: Được phép của Jesper L. Andersen. 48.18: Â © Robert Brons/ Dịch vụ ảnh sinh học. Phần mở đầu Chương 49: Â © Steve Bloom, stevebloom.com. 49. 1A: Â© Ross Armstrong/ AGE Fotostock. 49. IB: Â© WaterFrame/ Alamy. 49. 1C: Â© Photoshot Holdings Ltd/ Alamy. 49.4B: © Andrew Darrington/ Alamy. 49.4C: Được phép của Thomas Eisner, Cornell U. 49.10 Bronchi: Â© SPL/Photo Studies, Inc. 49.10 Alveoli: Â© P. Motta/ Photo Studies, Inc. 49.17: After C. R. Bainton, 1972. /. ứng dụng. Physiol. 33: 775. Phần mở đầu Chương 50: Â© NBAE/Getty Images. 50.10A: © Brand X Pictures / Alamy. 50.11: Sau N. Campbell, 1990. Sinh học, tái bản lần thứ 2, Benjamin Cummings. 50.12B: Â© CNRI/Photo Studies, Inc. 50.14: Â© Science Source/ Photo Studies, Inc. 50.17A: Â© Chuck Brown /Science Source /Photo Studies, Inc. 50.17B: Â© Biophoto Associates /Science Source / Photo Research, Inc. Phần mở đầu Chương 51: Â© Marilyn "Thiên thần" Wynn/Nativestock.com. 51.1: Được phép của Andrew D. Sinauer. 51.3: Â© Dai Kurokawa/ epa/Corbis. 51. 8C Microvilli: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. 51.18: Â© Science VU/ Jackson/ Visuals Unlimited, Inc. Phần mở đầu Chương 52: Â© Michael & Patricia Fogden/Corbis. 52.2B: Â© Morales/AGE Fotostock. 52.8A: Â© CNRI /SPL /Photo Studies, Inc. 52.8B: Â© Susumu Nishinaga/ Photo Research, Inc. 52.8C: Â© Science Photo Library RF. 52. 8D: Â © Tiến sĩ Donald Fawcett & D. Friend /Visuals Unlimited, Inc. 52.13: Â © Hank Morgan/Photo Research, Inc. 52.17: Từ L. Bankir & C. de Rouffignac, 1985. Am. J. Physiol. 249: R643-R666. Được phép của Lise Bankir, Đơn vị INSERM, Hopital Necker, Paris. Phần mở đầu Chương 53: Â© E.R. Degginger/ Photo Researcher, Inc. 53.2A: Â© FLPA/ Alamy. 53.3B: Â© Maximilian Weinzierl/ Alamy. 53.6A: Â© Nina Leen/Time Life Pictures /Getty Images. 53.6B: Â © Wayne Lynch/ Tất cả ảnh Canada/ Corbis. 53.10A: © Interfo to /Alamy. 53.10B: ©Â© CNRI/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 50.14: Â © Nguồn khoa học/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 50.17A: Â © Chuck Brown / Nguồn khoa học / Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 50.17B: Â © Biophoto Associates / Nguồn khoa học/ Nhà nghiên cứu ảnh , Inc. Phần mở đầu Chương 51: Â© Marilyn "Thiên thần" Wynn/Nativestock.com. 51.1: Được phép của Andrew D. Sinauer. 51.3: Â© Dai Kurokawa/ epa/Corbis. 51. 8C Microvilli: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. 51.18: Â© Science VU/ Jackson/ Visuals Unlimited, Inc. Phần mở đầu Chương 52: Â© Michael & Patricia Fogden/Corbis. 52.2B: Â© Morales/AGE Fotostock. 52.8A: Â© CNRI /SPL /Photo Studies, Inc. 52.8B: Â© Susumu Nishinaga/ Photo Research, Inc. 52.8C: Â© Science Photo Library RF. 52. 8D: Â © Tiến sĩ Donald Fawcett & D. Friend /Visuals Unlimited, Inc. 52.13: Â © Hank Morgan/Photo Research, Inc. 52.17: Từ L. Bankir & C. de Rouffignac, 1985. Am. J. Physiol. 249: R643-R666. Được phép của Lise Bankir, Đơn vị INSERM, Hopital Necker, Paris. Phần mở đầu Chương 53: Â© E.R. Degginger/ Photo Researcher, Inc. 53.2A: Â© FLPA/ Alamy. 53.3B: Â© Maximilian Weinzierl/ Alamy. 53.6A: Â© Nina Leen/Time Life Pictures /Getty Images. 53.6B: Â © Wayne Lynch/ Tất cả ảnh Canada/ Corbis. 53.10A: © Interfo to /Alamy. 53.10B: ©Â© CNRI/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. 50.14: Â © Nguồn khoa học/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 50.17A: Â © Chuck Brown / Nguồn khoa học / Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 50.17B: Â © Biophoto Associates / Nguồn khoa học/ Nhà nghiên cứu ảnh , Inc. Phần mở đầu Chương 51: Â© Marilyn "Thiên thần"

Wynn/Nativestock.com. 51.1: Được phép của Andrew D. Sinauer. 51.3: Â© Dai Kurokawa/ epa/Corbis. 51. 8C Microvilli: Â© Biophoto Associates /Photo Studies, Inc. 51.18: Â© Science VU/ Jackson/ Visuals Unlimited, Inc. Phần mở đầu Chương 52: Â© Michael & Patricia Fogden/Corbis. 52.2B: Â© Morales/AGE Fotostock. 52.8A: Â© CNRI /SPL /Photo Studies, Inc. 52.8B: Â© Susumu Nishinaga/ Photo Research, Inc. 52.8C: Â© Science Photo Library RF. 52. 8D: Â © Tiến sĩ Donald Fawcett & D. Friend /Visuals Unlimited, Inc. 52.13: Â © Hank Morgan/Photo Research, Inc. 52.17: Từ L. Bankir & C. de Rouffignac, 1985. Am. J. Physiol. 249: R643-R666. Được phép của Lise Bankir, Đơn vị INSERM, Hopital Necker, Paris. Phần mở đầu Chương 53: Â© E.R. Degginger/ Photo Researcher, Inc. 53.2A: Â© FLPA/ Alamy. 53.3B: Â© Maximilian Weinzierl/ Alamy. 53.6A: Â© Nina Leen/Time Life Pictures /Getty Images. 53.6B: Â © Wayne Lynch/ Tất cả ảnh Canada/ Corbis. 53.10A: © Interfo to /Alamy. 53.10B: ©

C-6 Minh họa Shaun Cunningham/ Alamy. 53. IOC: Â© Shattil & Rozinski/Naturepl.com. 53.12A: Â©Jeremy Woodhouse/ Photolibrary.com. 53.12B: Â© Elvele Images Ltd /Alamy. 53.16B: Â© Momatiuk - Eastcott/Corbis. 53.19: Â© Tui De Roy/Minden Pictures. 53.22: Â© J. Jarvis /Visuals Unlimited, Inc. 53.23B: Â© Richard R. Hansen/Photo Các nhà nghiên cứu, Inc. Phần mở đầu Chương 54: Â© Bob Gibbons/OSF/Getty Images. 54.6: David McIntyre. Tundra, trái: Â© John Schwieder/ Alamy. Tundra, phải: Â © Imagestate Media Partners Limited - Impact Photos/ Alamy. Ptarmigan: Â © Rolf Hicker Photography / Alamy. Boreal, trái: Â© John E Marriott/All Canada Photos/AGE Fotostock. Phương bắc, phải: Â© Robert Harding Picture Library Ltd/ Alamy. Cú phương bắc: Â© John Cancalosi/ Alamy. Rụng lá ôn đới, trái: Â © Carr Clifton/ Minden Pictures. Rụng lá ôn đới, phải: Â© Jack Milchanowski/AGE Fotostock. Butterfly: Â © Rick & Nora Bowers / Alamy. Đồng cỏ ôn đới, trái: Â © Tim Fitzharris/ Minden Pictures. Đồng cỏ ôn đới, phải: Â© Mikhail Yurenkov/ Alamy. Rhea: Â © Joe McDonald/ Visuals Unlimited, Inc. Sa mạc nóng bỏng, trái: Â © Peter Lilja/ AGE Fotostock. Sa mạc nóng bức, phải: Â© David M. Schrader /Shutterstock. Bọ cánh cứng: Â© Michal P Fogden/Bruce Coleman USA/AGE Fotostock. Sa mạc lạnh giá, trái: David McIntyre. Sa mạc lạnh giá, phải: Â © Tui De Roy/Minden Pictures. Thằn lằn: Được phép của Andrew D. Sinauer. Chaparral: © Carl W. May /Dịch vụ ảnh sinh học. Hầu tước: © Jose Antonio Jimenez/ AGE Fotostock. Sugarbird: © Nigel Dennis/ AGE Fotostock. Rừng gai: Â© Cyril Ruoso/ JH Editorial /Minden Pictures /Corbis. Savanna: © Tui De Roy/Minden Pictures. Gò mối: Được phép của Andrew D. Sinauer. Rụng lá nhiệt đới, trái: Â © Staff an Widstrand/ Naturepl.com. Rụng lá nhiệt đới, phải: Â © Pete Oxford/Naturepl.com. Chim ruồi: © Rolf Nussbaumer/Naturepl.com. Cây thường xanh nhiệt đới, trái: Â© Luciano Candisani/ Minden Pictures. Cây thường xanh nhiệt đới, phải: Được phép của Andrew D. Sinauer. Con lười: © Kevin Schafer/ AGE Fotostock. 54.9 Tảo bẹ: Â © Mauricio Handler/ Hiệp hội Địa lý Quốc gia /Corbis. 54.9 Cá: Â © Bluegreen Pictures / Alamy. 54.9 Vent: Được phép của Chương trình Nghiên cứu Dưới biển Quốc gia P. Rona/OAR/NOAA. 54.10 Tháp Mười: Â© Kỳ quan hoang dã của Châu Âu/Maitland/Naturepl. com. 54.10 Osprey: © Robert Bannister/ Alamy. 54.13A: © Chris Mattison/ Alamy. Phần mở đầu chương 55: Được phép của Dave Klein. 55.1A: Được phép của Andrew D. Sinauer. 55. IB: Â© Pete Oxford /Minden Pictures /Corbis. 55. 1C: Â© Heidi & Hình ảnh Hans-Juergen Koch/Minden. Hình nhỏ 55.3: Â © Kitch Bain/ Shutterstock. 55.4A: Â © Rolf Hicker/ Tất cả ảnh Canada/ Corbis. 55.4B: © Ilmarin/ Shutterstock. 55.4C: Â © Ilya Bushuev /istock. 55.6: Â© M. & C. Nhiếp ảnh/Hình ảnh Getty. 55.10: © Wolfgang Polzer/ Alamy. Hình nhỏ 55.11: Â © T. W. Davies /Viện Hàn lâm Khoa học California. 55.12: David McIntyre. 55. 13 A: Â© Rick & Nora Bowers / Alamy. 55.13B: Được phép của Colin Chapman. 55.15: © Kathie Atkinson. Chương 56 mở đầu:Â © Mark Moffett /Minden Pictures. 56. IB trên: Được phép của Andrew D. Sinauer. 56. IB thấp hơn: Â© Michael Mauro/ Minden Pictures. 56.2: © Jodi Jacobson /Shutterstock. 56.3A: Â © E. A. Kuttapan/Naturepl.com. 56.3B: © Stephen Dalton/Minden Pictures. 56.4A: David McIntyre. 56.4B: © Jason Bazzano/ AGE Fotostock. 56.5A: © Cathy Keifer/Shutterstock. 56,5B: © Kelpfish/Shutterstock. 56,5C: © Nicola Vernizzi/Shutterstock. 56,6A trái: Â © Georgette Douwma/Naturepl.com. 56. 6A phải: Â© WaterFrame/ Alamy. 56.6B: Được phép của Andrew Brower. 56,7: David McIntyre. 56. 8 A: Â© Eye of Science /Photo Studies, Inc. 56.8B: Â© Wolfgang Kaehler/ Corbis. 56.9A, C: Được phép của Erich G. Vallery, USD A Forest Service/Bugwood.org. 56.9B: Được phép của James Denny Ward, USD A Forest Service/ Bugwood.org. 56.10: © Neil Lucas /Naturepl. com. 56.11: © blickwinkel/ Alamy. 56,12 trái: Â©

Trevor Sims/ AGE Fotostock. 56.12 ở giữa, phải: Được phép của Olle Pellmyr. 56.13: Â © Thư viện ảnh ANT/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 56.14 trái: Â © Krystyna Szulecka Photography / Alamy. 56,14 đúng: Â © Pete Oxford /Minden Pictures. 56.16: © Mark Moffett /Minden Pictures. Phần mở đầu Chương 57: Â© Tiến sĩ James L. Castner/ Visuals Unlimited, Inc. 57.1A: Â© Bill Beatty/ Visuals Unlimited, Inc. 57. IB: Â© aaron peterson. net/Alamy. Hình nhỏ 57.6: Â © Donald M. Jones/ Minden Pictures. 57.7: Â© Chris Howes/Wild Places Photography / Alamy. 57.12: Được phép của E. O. Wilson. 57.15: Được phép của Cục Công viên Quốc gia. Phần mở đầu chương 58: Được phép của Goddard SVS/NASA. 58.3: Từ Zhao và cộng sự. 2006. J. Địa vật lý. Res. – Khoa học sinh học 111: G01002. 58.4: Hình ảnh của Robert Simmon, Đài quan sát Trái đất GSFC của NASA, dựa trên dữ liệu do Watson Gregg, NASA GSFC cung cấp. 58.13: Được phép của Studio Trực quan Khoa học tại Trung tâm Bay Không gian Goddard của NASA. Phần mở đầu Chương 59: Â © Thomas Mangelsen/ Minden Pictures. 59.1: Â © Mark Hallett Paleoart/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.2B: Â © Aurora Photos/ Alamy. 59. 6B: Richard Bierregaard, Được phép của Viện Smithsonian, Văn phòng Nhận thức Môi trường. 59. 7A: Â© Xi Zhinong/ Minden Pictures /Corbis. 59. 7B: Â© Georgette Douwma/ Naturepl.com. 59.8: Â©John Mitchell /Photo Studies, Inc. 59.9: Â© John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.Â © Cathy Keifer / Shutterstock. 56,5B: © Kelpfish/Shutterstock. 56,5C: © Nicola Vernizzi/Shutterstock. 56,6A trái: Â © Georgette Douwma/Naturepl.com. 56. 6A phải: Â© WaterFrame/ Alamy. 56.6B: Được phép của Andrew Brower. 56,7: David McIntyre. 56. 8 A: Â© Eye of Science /Photo Studies, Inc. 56.8B: Â© Wolfgang Kaehler/ Corbis. 56.9A, C: Được phép của Erich G. Vallery, USD A Forest Service/Bugwood.org. 56.9B: Được phép của James Denny Ward, USD A Forest Service/ Bugwood.org. 56.10: © Neil Lucas /Naturepl. com. 56.11: © blickwinkel/ Alamy. 56,12 trái: Â© Trevor Sims/ AGE Fotostock. 56.12 ở giữa, phải: Được phép của Olle Pellmyr. 56.13: Â © Thư viện ảnh ANT/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 56.14 trái: Â © Krystyna Szulecka Photography / Alamy. 56,14 đúng: Â © Pete Oxford /Minden Pictures. 56.16: © Mark Moffett /Minden Pictures. Phần mở đầu Chương 57: Â© Tiến sĩ James L. Castner/ Visuals Unlimited, Inc. 57.1A: Â© Bill Beatty/ Visuals Unlimited, Inc. 57. IB: Â© aaron peterson. net/Alamy. Hình nhỏ 57.6: Â © Donald M. Jones/ Minden Pictures. 57.7: Â© Chris Howes/Wild Places Photography / Alamy. 57.12: Được phép của E. O. Wilson. 57.15: Được phép của Cục Công viên Quốc gia. Phần mở đầu chương 58: Được phép của Goddard SVS/NASA. 58.3: Từ Zhao và cộng sự. 2006. J. Địa vật lý. Res. – Khoa học sinh học 111: G01002. 58.4: Hình ảnh của Robert Simmon, Đài quan sát Trái đất GSFC của NASA, dựa trên dữ liệu do Watson Gregg, NASA GSFC cung cấp. 58.13: Được phép của Studio Trực quan Khoa học tại Trung tâm Bay Không gian Goddard của NASA. Phần mở đầu Chương 59: Â © Thomas Mangelsen/ Minden Pictures. 59.1: Â © Mark Hallett Paleoart/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.2B: Â © Aurora Photos/ Alamy. 59. 6B: Richard Bierregaard, Được phép của Viện Smithsonian, Văn phòng Nhận thức Môi trường. 59. 7A: Â© Xi Zhinong/ Minden Pictures /Corbis. 59. 7B: Â© Georgette Douwma/ Naturepl.com. 59.8: Â©John Mitchell /Photo Studies, Inc. 59.9: Â© John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.Â © Cathy Keifer / Shutterstock. 56,5B: © Kelpfish/Shutterstock. 56,5C: © Nicola Vernizzi/Shutterstock. 56,6A trái: Â © Georgette Douwma/Naturepl.com. 56. 6A phải: Â© WaterFrame/ Alamy. 56.6B: Được phép của Andrew Brower. 56,7: David McIntyre. 56. 8 A: Â© Eye of Science /Photo Studies, Inc. 56.8B: Â© Wolfgang Kaehler/ Corbis. 56.9A, C: Được phép của Erich G. Vallery, USD A Forest Service/Bugwood.org. 56.9B: Được phép của James Denny Ward, USD A Forest Service/ Bugwood.org. 56.10: © Neil Lucas /Naturepl. com. 56.11: © blickwinkel/ Alamy. 56,12 trái: Â© Trevor Sims/ AGE Fotostock. 56.12 ở giữa, phải: Được phép của Olle Pellmyr. 56.13: Â © Thư viện ảnh ANT/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 56.14 trái: Â © Krystyna

Szulecka Photography / Alamy. 56,14 đúng: Â © Pete Oxford /Minden Pictures. 56.16: © Mark Moffett /Minden Pictures. Phần mở đầu Chương 57: Â© Tiến sĩ James L. Castner/ Visuals Unlimited, Inc. 57.1A: Â© Bill Beatty/ Visuals Unlimited, Inc. 57. IB: Â© aaron peterson. net/Alamy. Hình nhỏ 57.6: Â © Donald M. Jones/ Minden Pictures. 57.7: Â© Chris Howes/Wild Places Photography / Alamy. 57.12: Được phép của E. O. Wilson. 57.15: Được phép của Cục Công viên Quốc gia. Phần mở đầu chương 58: Được phép của Goddard SVS/NASA. 58.3: Từ Zhao và cộng sự. 2006. J. Địa vật lý. Res. – Khoa học sinh học 111: G01002. 58.4: Hình ảnh của Robert Simmon, Đài quan sát Trái đất GSFC của NASA, dựa trên dữ liệu do Watson Gregg, NASA GSFC cung cấp. 58.13: Được phép của Studio Trực quan Khoa học tại Trung tâm Bay Không gian Goddard của NASA. Phần mở đầu Chương 59: Â © Thomas Mangelsen/ Minden Pictures. 59.1: Â © Mark Hallett Paleoart/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.2B: Â © Aurora Photos/ Alamy. 59. 6B: Richard Bierregaard, Được phép của Viện Smithsonian, Văn phòng Nhận thức Môi trường. 59. 7A: Â© Xi Zhinong/ Minden Pictures /Corbis. 59. 7B: Â© Georgette Douwma/ Naturepl.com. 59.8: Â©John Mitchell /Photo Studies, Inc. 59.9: Â© John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.Được phép của Olle Pellmyr. 56.13: Â © Thư viện ảnh ANT/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 56.14 trái: Â © Krystyna Szulecka Photography / Alamy. 56,14 đúng: Â © Pete Oxford /Minden Pictures. 56.16: © Mark Moffett /Minden Pictures. Phần mở đầu Chương 57: Â© Tiến sĩ James L. Castner/ Visuals Unlimited, Inc. 57.1A: Â© Bill Beatty/ Visuals Unlimited, Inc. 57. IB: Â© aaron peterson. net/Alamy. Hình nhỏ 57.6: Â © Donald M. Jones/ Minden Pictures. 57.7: Â© Chris Howes/Wild Places Photography / Alamy. 57.12: Được phép của E. O. Wilson. 57.15: Được phép của Cục Công viên Quốc gia. Phần mở đầu chương 58: Được phép của Goddard SVS/NASA. 58.3: Từ Zhao và cộng sự. 2006. J. Địa vật lý. Res. – Khoa học sinh học 111: G01002. 58.4: Hình ảnh của Robert Simmon, Đài quan sát Trái đất GSFC của NASA, dựa trên dữ liệu do Watson Gregg, NASA GSFC cung cấp. 58.13: Được phép của Studio Trực quan Khoa học tại Trung tâm Bay Không gian Goddard của NASA. Phần mở đầu Chương 59: Â © Thomas Mangelsen/ Minden Pictures. 59.1: Â © Mark Hallett Paleoart/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.2B: Â © Aurora Photos/ Alamy. 59. 6B: Richard Bierregaard, Được phép của Viện Smithsonian, Văn phòng Nhận thức Môi trường. 59. 7A: Â© Xi Zhinong/ Minden Pictures /Corbis. 59. 7B: Â© Georgette Douwma/ Naturepl.com. 59.8: Â©John Mitchell /Photo Studies, Inc. 59.9: Â© John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.Được phép của Olle Pellmyr. 56.13: Â © Thư viện ảnh ANT/Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 56.14 trái: Â © Krystyna Szulecka Photography / Alamy. 56,14 đúng: Â © Pete Oxford /Minden Pictures. 56.16: © Mark Moffett /Minden Pictures. Phần mở đầu Chương 57: Â© Tiến sĩ James L. Castner/ Visuals Unlimited, Inc. 57.1A: Â© Bill Beatty/ Visuals Unlimited, Inc. 57. IB: Â© aaron peterson. net/Alamy. Hình nhỏ 57.6: Â © Donald M. Jones/ Minden Pictures. 57.7: Â© Chris Howes/Wild Places Photography / Alamy. 57.12: Được phép của E. O. Wilson. 57.15: Được phép của Cục Công viên Quốc gia. Phần mở đầu chương 58: Được phép của Goddard SVS/NASA. 58.3: Từ Zhao và cộng sự. 2006. J. Địa vật lý. Res. – Khoa học sinh học 111: G01002. 58.4: Hình ảnh của Robert Simmon, Đài quan sát Trái đất GSFC của NASA, dựa trên dữ liệu do Watson Gregg, NASA GSFC cung cấp. 58.13: Được phép của Studio Trực quan Khoa học tại Trung tâm Bay Không gian Goddard của NASA. Phần mở đầu Chương 59: Â © Thomas Mangelsen/ Minden Pictures. 59.1: Â © Mark Hallett Paleoart/ Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.2B: Â © Aurora Photos/ Alamy. 59. 6B: Richard Bierregaard, Được phép của Viện Smithsonian, Văn phòng Nhận thức Môi trường. 59. 7A: Â© Xi Zhinong/ Minden Pictures /Corbis. 59. 7B: Â© Georgette Douwma/ Naturepl.com. 59.8: Â©John Mitchell /Photo Studies, Inc. 59.9: Â© John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên

cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.Â © John Mitchell /Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.9: Â © John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.Â © John Mitchell /Nhà nghiên cứu ảnh, Inc. 59.9: Â © John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: Â© Lee Prince /Shutterstock. 59.13: © Raymond Gehman/Corbis. 59.15: Được phép của Christopher Baisan và Phòng thí nghiệm Nghiên cứu Vòng cây, U. Arizona, Tucson. 59.16: Sau S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. Sinh học bảo tồn 11: 193. 59.17: Â© Peter Johnson /Corbis. 59.18B: Được phép của Chương trình Làm việc vì Nước. 59. 19 A: Được phép của Cơ quan Cá và Động vật hoang dã Hoa Kỳ. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.

Chỉ mục Số in nghiêng cho biết thông tin sẽ được tìm thấy trong hình, chú thích hoặc bảng. A Nhóm A, 987, 988 Nhóm máu A, 243 Chân trời A, 745 Aardvarks, 698 Bào ngư, 662 Abdul-Jabbar, Kareem, 304 Thành phần hệ sinh thái phi sinh học được xác định, 1122 yếu tố ảnh hưởng đến quần xã, 1126-1127 nhóm máu ABO, 53, 243 Abomasum, 1064 Phía phôi, 680 Phá thai, 897 Axit abscisic (ABA), 734, 759, 762, 809 Cắt bỏ, 765, 769 Vùng cắt bỏ, 765 Xác định niên đại tuyệt đối, 506-507 Phổ hấp thụ, của sắc tố, 189, 190 Dị dưỡng hấp thụ, 556, 609 Trạng thái hấp thụ, 1065 Keo, 1136 Kiến keo, 1178, 1179 Acacia cornigera, 1178, 1179 Acanthamoeba polyphaga mimivirus (APMV), 543 Acanthostega, 690 Quả phụ, 601 Hành khứu giác phụ, 950 Sắc tố phụ, 190, 571 Cơ quan sinh dục phụ kiện xác định , 887, 889 trong quá trình tiến hóa của động vật có xương sống, 888 Accipiter gentilis, 1116, 1117 Sự thích nghi ở thực vật, 806 Sự thích nghi với khí hậu ở động vật, 821 Chỗ ở, 958 Acetate, 171 Axit axetic, 34 Acetyl coenzym A (acetyl CoA) điều hòa dị lập thể của axit xitric chu trình, 182 chuyển hóa đồng hóa, 180 (oxy hóa 3, 179-180 trong chu trình axit citric, 170, 171 trong quá trình oxy hóa pyruvate, 170 nhóm Acetyl, 1051, 1052 hoạt động Acetylcholine (ACh) trong các mối nối thần kinh cơ, 936-938 trong hệ thần kinh tự chủ hệ thần kinh, 975 liên kết với thụ thể acetylcholine, 129 làm sạch từ các khớp thần kinh, 940 tác dụng lên cơ ruột, 993 tác dụng lên nhịp tim, 1034 chức năng, 939 trong co cơ xương, 989 trong thư giãn cơ trơn, 135-136 thụ thể Acetylcholine (AChR) tại các điểm nối thần kinh cơ, cấu trúc và chức năng 936-938, 129 loại, 939-940 Acetylcholinesterase (AChE) hoạt động ở các khớp thần kinh, 937, 940 chất ức chế không thể đảo ngược của, 157, 158 isozyme ở cá hồi vân, 162 N-Acetylgalactosamine, 243 N-Acetylglucosamine , 55 Acherontia atropos, 1009 Phản ứng axit-bazơ, 34 Giả thuyết tăng trưởng axit, 766-767 Kết tủa axit, 1219-1220 Cân bằng axit-bazơ, điều hòa bởi thận, 1084-1085 Xúc tác axit-bazơ, 155 Axit hóa hồ, 1220 của đại dương, 647, 1217 Sinh vật ưa nhiệt ưa axit, 536 Axit, 34-36, 43 Acinonyx jubatus, 62 Acoelomate, 635 Acoels, 632, 648, 680, 681 Giun Acorn, 682, 683 Tín hiệu âm thanh, 1112 Mất thính giác mắc phải, 956 Suy giảm miễn dịch mắc phải hội chứng (AIDS) sinh vật gây bệnh, 341 mô tả, 876-877 bệnh nấm và, 612 phân tích phát sinh gen, 458 phương pháp điều trị, 301 Acropora millepora, 449 Phản ứng Acrosomal, 885, 886 Acrosome, 884, 885, 886, 889, 891 ACTH. Xem Vòng co bóp Actin của hormone vỏ thượng thận, 216 ở vi sợi, 94-95 (xem thêm Vi sợi) trong co cơ, 987, 988-990, 991, 993 trong mô cơ, 817 Sợi Actin tác động của việc rèn luyện sức mạnh, 996 trong co rút sợi cơ , 987, 988-990, 991 Xem thêm Các vi sợi liên kết Actin-myosin trong sự co cơ khi bay của côn trùng, 998 trong sự co cơ xương, 988-990, 991 sự co cơ uốn ván và, 995 Actinobacteria, 532, 1183 Điện thế hoạt động trong cơ tim,991 được xác định, 925, 927 thế hệ tại các điểm nối thần kinh cơ, 938 thế hệ, 932-934 điện thế màng và, 927-932 nguyên lý điện sinh học, 927 sản xuất bởi các tế bào thụ thể cảm giác, 947-948 đặc tính, 934-935 giải phóng chất dẫn truyền thần kinh ở thần kinh cơ các điểm nối, 936, 937 dẫn truyền muối, 935 trong cơ trơn, 993 tốc độ truyền, 926 Xem thêm Điện thế hoạt động của tim Quang phổ hoạt động của quang hợp, 189, 190 của tính hướng quang của thực vật, 771, 772 Năng lượng kích hoạt, 151-152 Cổng kích hoạt, 933- 934 Protein hoạt hóa, 329, 332 Động vật săn mồi tích cực, 638 Vận chuyển tích cực được xác định, 113, 118 tính chất định hướng, 118 nguồn năng lượng cho, 118-119 Bảng tính toán, 1154 Thích ứng (cảm giác), 948 Thích ứng với

khí hậu, 1122, 1125-1126 được xác định , 6, 433 ví dụ ở ếch, 7 ví dụ để giảm sự mất nhiệt ở sinh vật thu nhiệt, 828 sự đánh đổi, 445 Sự thích nghi ở thực vật được xác định, 806 đối với sự phát triển trong đất bão hòa, 808 đối với sự sống trên cạn, 574 đối với môi trường mặn, 811 đối với nhiệt độ khắc nghiệt, 810 đến điều kiện rất khô, 806-808 Phòng vệ thích ứng, 857, 858 Phản ứng miễn dịch tế bào miễn dịch thích ứng, 871-875 xóa dòng, 865 chọn lọc dòng, 865, 866 phát hiện, 862, 863, 864 phản ứng miễn dịch dịch thể, 867-871 miễn dịch miễn dịch và tiêm chủng, 866 trí nhớ miễn dịch và phản ứng miễn dịch thứ cấp, 865-866 đặc điểm chính, 862-863 loại phản ứng trong, 863-864 Bức xạ thích ứng, 481-482, 489-490 codon Adenine và mã di truyền, 288-289 bổ sung ghép cặp bazơ, 63-65 trong cấu trúc DNA, 264, 265, 266, 267 đuôi poly A, cấu trúc 292, 63 virus liên quan đến Adeno, 323, 324 Adenosine, 128 thụ thể Adenosine 2A, 128 Adenosine diphosphate (ADP) trong quá trình thủy phân ATP, 150 trong tổng hợp ATP bằng ATP synthase, 173, 174, 175 dưới dạng coenzym, 167 Adenosine monophosphate (AMP), 150 Adenosine triphosphate (ATP) trong hệ thống vận chuyển tích cực, 118-119 điều hòa dị lập thể của quá trình đường phân, 182 điều hòa dị lập thể của axit xitric chu kỳ, 182 là "tiền tệ năng lượng" 149-151 trong quang hợp C4, 199 trong chu trình Calvin, 194, 196 trong quá trình nạp tRNA, 294 phản ứng kết đôi và, 150-151 ảnh hưởng của việc cung cấp ATP đến hoạt động của cơ, 997 năng lượng được giải phóng trong quá trình thủy phân, 149-150 chức năng của, 66, 149 trong quá trình phosphoryl hóa protein, 209 vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156948 Sự thích ứng với khí hậu, 1122, 1125-1126 được xác định, 6.433 ví dụ ở ếch, 7 để giảm sự mất nhiệt ở các loài thu nhiệt, 828 sự đánh đổi, 445 Sự thích nghi ở thực vật được xác định, 806 để tăng trưởng trong đất bão hòa, 808 cho cuộc sống trên cạn , 574 với môi trường nước mặn, 811 với nhiệt độ cực cao, 810 đến điều kiện rất khô, 806-808 Phòng thủ thích ứng, 857, 858 Phản ứng miễn dịch tế bào miễn dịch thích ứng, 871-875 xóa dòng, 865 chọn lọc dòng, 865, 866 phát hiện, 862, 863, 864 phản ứng miễn dịch dịch thể, 867-871 miễn dịch miễn dịch và tiêm chủng, 866 trí nhớ miễn dịch và phản ứng miễn dịch thứ cấp, 865-866 đặc điểm chính, 862-863 loại phản ứng trong, 863-864 Bức xạ thích ứng, 481-482, 489-490 Codon Adenine và mã di truyền, cặp base bổ sung 288-289, cấu trúc DNA 63-65, đuôi 264, 265, 266, 267 poly A, cấu trúc 292, 63 virus liên quan đến Adeno, 323, 324 Adenosine, 128 thụ thể Adenosine 2A , 128 Adenosine diphosphate (ADP) trong quá trình thủy phân ATP, 150 trong tổng hợp ATP bằng ATP synthase, 173, 174, 175 dưới dạng coenzym, 167 Adenosine monophosphate (AMP), 150 Adenosine triphosphate (ATP) trong hệ thống vận chuyển tích cực, 118-119 allosteric điều hòa quá trình đường phân, 182 điều hòa dị lập thể của chu trình axit citric, 182 như một "tiền tệ năng lượng" 149-151 trong quang hợp C4, 199 trong chu trình Calvin, 194, 196 trong quá trình nạp tRNA, 294 phản ứng kết đôi và, 150-151 ảnh hưởng của việc cung cấp ATP đến hoạt động của cơ, 997 năng lượng được giải phóng trong quá trình thủy phân, 149-150 chức năng của, 66, 149 trong quá trình phosphoryl hóa protein, 209 vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156948 Sự thích ứng với khí hậu, 1122, 1125-1126 được xác định, 6.433 ví dụ ở ếch, 7 để giảm sự mất nhiệt ở các loài thu nhiệt, 828 sự đánh đổi, 445 Sự thích nghi ở thực vật được xác định, 806 để tăng trưởng trong đất bão hòa, 808 cho cuộc sống trên cạn , 574 với môi trường nước mặn, 811 với nhiệt độ cực cao, 810 đến điều kiện rất khô, 806-808 Phòng thủ thích ứng, 857, 858 Phản ứng miễn dịch tế bào miễn dịch thích ứng, 871-875 xóa dòng, 865 chọn lọc dòng, 865, 866 phát hiện, 862, 863, 864 phản ứng miễn dịch thể dịch, 867-871 miễn dịch miễn dịch và tiêm chủng, 866 trí nhớ miễn dịch và phản ứng miễn dịch thứ cấp, 865-866 đặc điểm chính, 862-863 loại phản ứng trong, 863-864 Bức xạ thích ứng, 481-482, 489-490 Codon Adenine và mã di truyền, cặp base bổ sung 288-289, cấu trúc DNA 63-65, đuôi 264, 265, 266, 267 poly A, cấu trúc 292, 63 virus liên quan đến Adeno, 323, 324 Adenosine, 128 thụ thể Adenosine 2A , 128 Adenosine diphosphate (ADP) trong quá trình thủy phân ATP, 150 trong tổng hợp ATP bằng ATP synthase, 173, 174, 175 dưới dạng coenzym, 167 Adenosine monophosphate (AMP), 150 Adenosine triphosphate (ATP) trong hệ thống vận chuyển tích cực, 118-119 allosteric điều hòa quá trình đường phân, 182 điều hòa dị lập thể của chu trình axit citric, 182 như một "tiền tệ năng lượng" 149-151 trong quang hợp C4, 199 trong chu trình Calvin, 194, 196 trong quá trình nạp tRNA, 294 phản ứng kết đôi và, 150-151 tác động của việc cung cấp ATP lên hoạt động của cơ, 997 năng lượng được giải phóng trong quá trình thủy phân, 149-150 chức năng của, 66, 149 trong quá trình phosphoryl hóa protein, 209 vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156997 năng lượng được giải phóng trong quá trình thủy phân, 149-150 chức năng của, 66, 149 trong quá trình phosphoryl hóa protein, 209 vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156997 năng lượng được giải

phóng trong quá trình thủy phân, 149-150 chức năng của, 66, 149 trong quá trình phosphoryl hóa protein, 209 vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156

1-2 Chỉ số co cơ xương, 989, 990, 991 sợi co chậm và, 995 cấu trúc, 149 co cơ uốn ván, 995 Adenylyl cyclase, 133 Adiantum, 583 Tế bào mỡ tác dụng lên insulin, 1066 chuyển hóa mỡ ở giai đoạn sau hấp thu state, 1067 Xem thêm Mỡ nâu Đặc điểm mô mỡ của, 819 trong phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy, 837 loại, 165 Vỏ thượng thận, 849-850 Phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy của tuyến thượng thận, 837 hormone của, 842, 849- 850 Tủy thượng thận, 849, 850 Adrenaline. Xem Các thụ thể Adrenergic Epinephrine, 850, 853 Adrenocorticotropic hormone (ACTH), 849 Huyết sắc tố trưởng thành, 1018 Rễ bất định, 718 Aegilops speltoides , 226 Aegilops tauschii, 226 Aegolius funereus, 1129 Aegopodium podagraria, 597 Aequorea victoria , 378, 449 Khí mô, 808 Thể dục nhịp điệu Cung cấp ATP và, 997 tác động lên cơ bắp, 996-997 sợi co giật chậm và, 995 Chuyển hóa hiếu khí, nồng độ oxy trong khí quyển và, 512 hô hấp tế bào, 166-167 sản lượng năng lượng từ quá trình hô hấp và lên men của tế bào được so sánh, 178 trong quá trình tiến hóa của sự sống, 5 Con đường dị hóa glucose, 169-171 ở sinh vật nhân sơ, 537 Vi khuẩn kỵ khí dung nạp, 537 Mạch máu hướng tâm, 1010 Hệ thần kinh hướng tâm, 968 tế bào thần kinh hướng tâm được xác định, 940 phản xạ cột sống, 942 Các tiểu động mạch thận hướng tâm trong cơ chế tự điều chỉnh mức lọc cầu thận, 1087, 1088 ở thận động vật có vú, 1080 , 1082 ở nephron của động vật có xương sống, 1078 sắc ký ái lực, 853 Aflatoxin, 310, 624 du lịch sinh thái châu Phi, 1242, 1243 buôn bán ngà voi, 1240-1241 lửa châu Phi, 1144 ếch vuốt châu Phi, 612 voi châu Phi, 1135 khả năng sinh sản, 1155 đếm điều tra dân số đầy đủ, 1150 cơ cấu tuổi dân số, 1152 Xem thêm Voi Đại bàng cá châu Phi, 218 loài ăn côn trùng châu Phi, 698 sư tử châu Phi, 1183 loài chim góa đuôi dài châu Phi, 435-436 cá phổi châu Phi, 689, 1028-1029 bia kê châu Phi, 624 châu Phi chó hoang, 1116, 1183 Afrosoricida, 698 Hậu siêu phân cực, 934 Agalychnis callidryas , 7 gen AGAMOUS, 786 Agarose, 316 Agave, 1132 Agave schottii , 1183 Bảng sống đoàn hệ phụ thuộc vào độ tuổi, 1154 Cấu trúc tuổi, 1150, 1151-1152, 1165 -1166 Quả tổng hợp, 601 Lão hóa, telomerase và, 275 Aglaophyton Major, 580 Agnosias, 971 Chất chủ vận, 940 Nghiên cứu về apomixis trong nông nghiệp, 794 ứng dụng công nghệ sinh học, 386-388, 389 cố định đạm sinh học và, 750 phương pháp nuôi cấy khác, 1203 ảnh hưởng của mức độ khí quyển carbon dioxide đối với sản xuất lương thực toàn cầu, 202 "Cách mạng xanh" 756 cây lai, 778 cây lai, 244-245 tác động đến hệ sinh thái, 1223 tầm quan trọng của nghiên cứu sinh học, 15 cây trồng quan trọng, 605 cải thiện hiệu quả sử dụng nitơ của ngô, 740, 753 tăng mức độ carbon dioxide trong khí quyển và, 202 phương pháp để giảm mất nước, 738 phân đạm và 740 đa bội trong cây trồng, 225, 226 vấn đề độc canh, 1202-1203 diễn thế thứ cấp trên đất nông nghiệp, 1200 lúa mì và lúa nửa lùn, 756,775 độ phì nhiêu của đất và phân bón, 746-747 chuyển gen gạo, 726 sử dụng ethylene trong, 769,770 sinh sản sinh dưỡng của thực vật hạt kín, 793-794 nhu cầu nước, 726 Xem thêm Cây trồng; Cây trồng chuyển gen Agrobacter tumefaciens, 377, 534 Agropyron repens, 597 protein AHK, 769 protein AHP, 769 AIDS. Xem Hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải Mao mạch không khí, 1011 Chất lượng không khí, địa y là chỉ số của, 624, 625 Túi khí, 1011, 1012 , 1013, 1014 Nhiệt độ không khí Các mô hình tuần hoàn khí quyển và, 1124 nguyên nhân của sự thay đổi theo mùa, 1123 Ẩn dụ máy bay, 1245 Aix sponsa , 468 Alanine, 44 Cuộc gọi báo động, 1112, 1116, 1117 Gen Albumin, 335 Alburnus scoranza, 1140 Alcedo atthis, 642 Alces alces, 1129 Alcohol dehydrogenase, 155, 177, 178 Đồ uống có cồn, 178 Lên men rượu, 177, 178 Nghiện rượu, 1054 Nhóm Aldehyde, 40 Alderfly, 672 Alders, 1200 Aldosterone tác dụng, 842, 849 điều hòa huyết áp và thể tích máu, 1087, 1088 cấu trúc, 836 Aleuria aurantia, 622 Lớp Aleurone, 761, 762 Alexandrium, 549 Tảo sản xuất nhiên liệu sinh học và, 585 tảo nâu, 556 họ hàng gần nhất của thực vật trên cạn, 572-573 được xác định, 571 tiến hóa của quá trình quang hợp, 571-572 tảo đỏ, 551, 571-572, 573 Xem thêm Tảo xanh Tảo nở hoa, 1219 Axit Alginic, 556 Alkaloid, thuộc loại nội sinh nấm, 615 Alkaptonuria, 282 màng Allantoic, 918 Allantois, 918, 919 tính toán tần số alen, 436-437 xác định, 432 ảnh hưởng của dòng gen lên, 433-434 ảnh hưởng của giao phối không ngẫu nhiên, 434-436 Cân bằng Hardy-Weinberg, 437- 138 thay đổi vi tiến hóa, 446 lai oligonucleotide đặc hiệu cho các alen, 321 đồng trội các alen, 243 được xác định, 236, 431 sự trôi dạt di truyền, 434 phân tích phả hệ của con người, 240-241 trội không hoàn toàn, 242-243 luật phân loại độc lập, 237-239 luật phân ly, 236-237 bội số, 242, 243 đột biến, 241-242 trung tính, 441 đa hướng, 243-244 sử dụng xác suất để dự đoán di truyền, 239-240 Chất gây dị ứng, 875-876 Phản ứng dị ứng, 875-876 Dị ứng, 862 Cá sấu, 694, 1029- 1030 Allolactose, 331

Allomyces, 618 Phân biệt dị lập thể, 472-474, 475 Allopolyploidy, 225, 226, 473, 475 Enzyme dị lập thể, 159-160 Điều hòa dị lập thể trong kiểm soát chu kỳ tế bào, 210-211 đặc tính của, 159-160 của quá trình dị hóa glucose, 181-182 của các con đường trao đổi chất, 160-161 vị trí allosteric, của enzyme, 159 Allostery, 159 Alluadia procera, 1135 Alnus, 1200 Alpha (a) helix, 45, 46 Alpha-lactalbumin, 333 Alpine pennycress, 811 lãnh nguyên Alpine, 1128- 1129 Sự xen kẽ các thế hệ ở dương xỉ, 582 ở thực vật trên cạn, 574-575 tổng quan, 218 ở sinh vật nguyên sinh, 562-563 Sự ghép nối thay thế, 346-347 Độ cao, lượng oxy sẵn có và, 1007-1008 Altman, Sidney, 72 Con non vị tha, 642 Hành vi vị tha , 1114-1115, 1116 Alveolates, 553-555 Alveoli trong phế nang, 553 của ớt, 554, 555 khuếch tán carbon dioxide từ máu, 1018, 1019 ở người, 1013, 1014 chất hoạt động bề mặt phổi, 1015 Bệnh Alzheimer, 336 Tế bào Amacrine, 962, 963 Amber, 515 Amblyrhynchus cristatus, 824 Amborella, 602-603 Ambros, Victor, 347 Ambulacarians, 680 Ambystoma mavortium, 691 Amby stoma mexicanum,1007 Amensalism, 1170, 1171 bò rừng Mỹ, 1131 hạt dẻ Mỹ, 622 cây du Mỹ, 622 nhựa ruồi Mỹ, 780 American Prairie Foundation, 1238 hormone amin, 836 chuỗi axit amin của cytochrome c từ các sinh vật khác nhau, 488-489 thông tin về gen và, 356 nhận dạng những thay đổi tiến hóa trong, 486 axit amin liên kết của tRNA với, 293, 294 chuyển đổi dị hóa, 179, 180 cấu trúc hóa học, 44 codon và mã di truyền, 288-289

Chỉ số 1-3 được hình thành trong các thí nghiệm tổng hợp prebiotic, 70 được tìm thấy trên thiên thạch, 69 cần thiết trong khẩu phần động vật, đồng phân quang học 1051-1052, 43 liên kết peptide, 43-44, 45 cấu trúc bậc một của protein, 45, 46 tính chất, 43 cạnh chuỗi, 43, 44 Nhóm amino của carbohydrate biến đổi hóa học, 55 ảnh hưởng của pH, 161 liên kết peptide trong axit amin, 43-44, 45 tính chất làm bazơ, 34 tính chất của, 40 Đường amin, 55 vị trí liên kết Aminoacyl tRNA, 295 , 296 Aminoacyl-tRNA synthetase, 294 y-Aminobutyric acid (GABA), 324, 939 Aminopeptidase, 1062 Aminopterin, 158 Ammocoetes, 686 Amoniac trong điều hòa axit-bazơ của thận, 1085, 1086 làm bazơ, 34 bài tiết ở động vật, 1074-1075 trong chu trình nitơ toàn cầu, 750.751 phân bón vô cơ, 747 cố định nitơ và 539 quá trình oxy hóa bằng nitrat hóa, 539 Amoni trong chu trình nitơ toàn cầu, 750-751 phân vô cơ, 747 phân hữu cơ và 746 nguồn cung cấp cho thực vật, 200 -202 Chất vận chuyển amoni, 744 Động vật Ammonotelic, 1074 Chọc ối, 321 Màng ối, 907 ở trứng gà, 918 nguồn gốc, 914 ở động vật có vú có nhau thai, 919 Trứng ối, 692, 888 Nước ối ở Kỷ Than đá, 520 phát minh tiến hóa, 692 nguồn gốc, 690 phát sinh loài, 693 khoang ối, 919 dịch ối, 919 Amoeba proteus, 98 amip amip, 559-561 dị thùy, 558 amoebozoan, 559-561 protein kinase kích hoạt AMP (AMPK), 1068 suy giảm atrazine ở lưỡng cư và 1 thí nghiệm so sánh và đối chứng trong, 12, 13 loại nấm gây bệnh và, 612 động vật lưỡng cư hoạt động của prolactin, trong 838 loài anurans, 690, 692 trong hệ Carbon, 520 xác định số phận tế bào trong phôi, 394 hệ tuần hoàn, 1029 sự đa dạng trong, 690, 691 tác dụng của atrazine đối với, 1 sự sắp xếp lại trứng sau khi thụ tinh, 903-904 yêu cầu về môi trường, 690 trao đổi khí qua da, 1029 sự hình thành dạ dày, vòng đời 909-913, 691 thần kinh, 915-916 chất thải nitơ, 1075 nguồn gốc, 690 sự suy giảm gần đây, 692 kỳ nhông, 692 điều hòa cân bằng muối và nước, 1077 sinh sản hữu tính, 888 hành vi xã hội, 692 Amphibolurus muricatus, 421 phân tử lưỡng tính, 57 Amphipod, 670 Amphiprion, 888, 1171 Amphisbaenians, 693 Ampicillin, 527 Biên độ, của các chu trình sinh học, 774 Amygdala, 970, 982 Amylase , 144, 1060 Amylopectin, 53 Amylose, 53 Anabaena , 533, 749 Chuyển hóa đồng hóa, 180 Phản ứng đồng hóa Phản ứng nội sinh, 147, 148 thay đổi năng lượng trong quá trình, 145 tích hợp đồng hóa và dị hóa, 180-181 liên kết với phản ứng dị hóa, 146, 179-180 hệ thống điều hòa có thể ức chế ở sinh vật nhân sơ, 332 Anacharis, 189, 190 cá Anadromous, 689 Chuyển hóa kỵ khí được xác định, 5 năng lượng thu được từ hô hấp tế bào và lên men được so sánh, 178 con đường lên men, 166, 167, 177-178 glycolysis, 166 electron không có oxy thụ thể, 176 ở sinh vật nhân sơ, 537 vây hậu môn, 687 cơ vòng hậu môn, 1060, 1063 phân tách và di chuyển nhiễm sắc thể Anaphase (nguyên phân), 214-216 so sánh giữa nguyên phân và giảm phân, 223 sự kiện trong nguyên phân, 212, 217 Anaphase I (giảm phân),221 Anaphase II (giảm phân), 220 Phức hợp thúc đẩy Anaphase (APC), 214, 21 5.216 Trạng thái tổ tiên, tái thiết, 460 Đặc điểm của tổ tiên, 452 Tế bào neo, 396, 397 Andansonia, 1136 Andersson, Malte, 435 Androgens, 850, 851 Xem còn Thiếu máu Testosterone, 292-293, 1053, 1054 Anemonefish, 887, 888, 1171 Aneuploidy, 222, 224, 313 Anfinsen, Christian, 48, 49 Côn trùng thiên thần, 672 Hội chứng Angelman, 345 Thực vật hạt kín sinh sản vô tính, 792-794 đồng tiến hóa với động vật , 588, 598-599, 605 đặc điểm nhận dạng, 596 đặc điểm phân biệt, 574 thụ tinh kép, 600-601, 781, 783 nội nhũ, 591 hoa, 596-598, 599 phát triển

và phát tán quả, 784-785 quả, 601 thể giao tử, 779 -780 vòng đời, 600-601 thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm, 709-710 đơn tính cùng gốc và đơn tính cùng gốc, 597 phân tích phát sinh loài về cơ chế thụ tinh, 459-460 mối quan hệ phát sinh chủng loại, 601-603 bức xạ trong kỷ Phấn trắng, 521 hệ thống rễ, 718 cây có hạt, 589 hữu tính sinh sản, 779-785 đặc điểm dẫn xuất chung, 596 chiến lược ngăn ngừa cận huyết, 782, 783 liên tiếp, 1201 chuyển sang trạng thái ra hoa, 785-792 cơ quan sinh dưỡng, 709 xylem, 714 Angiotensin, 1044, 1087, 1088 Enzym chuyển đổi Angiotensin, 1087, 1088 Anglerfishes, 688 Angraecum sesquipedale, 588 Angular gyrus, 981 Hành vi động vật hành vi vị tha, 1114-1115, 1116 sinh thái hành vi, 1102 cách tiếp cận chi phí-lợi ích, 1103 sự phát triển của, 1098-1102 sự tiến hóa của hành vi xã hội, cơ sở di truyền 1113-1117 của, 1096-1098 ký sinh trùng trong tổ, 1093 nguồn gốc của sinh học hành vi, 1094-1096 như một chuỗi các lựa chọn, 1103 lãnh thổ, 1103-1104, 1105 cơ chế sinh lý cơ bản, 1106-1103 Tế bào động vật giao tiếp thông qua các điểm nối khoảng cách, 139-140 tế bào học, 216 ma trận ngoại bào, 100 chèn gen vào, 376 thẩm thấu, 114, 115 tạo ra nhiệt trao đổi chất và, 822 mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan, 817-820 cấu trúc của, 86 Xem thêm Tế bào nhân thực Giao tiếp với động vật, 1110-1113 Động vật các hệ thống phòng thủ. Xem Miễn dịch học Kích hoạt phát triển động vật bằng thụ tinh, phân tách 903-904, xác định độ phân cực 904-906, xác định 395 phôi bào, 906-907 màng ngoài phôi, tạo dạ dày 918-919, dòng tế bào mầm 908-915, 908 khảm và điều hòa, 907 sự hình thành cơ quan, tổng quan về 915-918, 393 hạn chế số phận tế bào trong quá trình phát triển, 394 Xem thêm Sự phát triển của con người Nhóm động vật song phương, 643 cnidarians, 645-648 ctenophores, 644-645 eumatozoans, 643 placozoan, 645 nhóm chị em với tất cả động vật, 648 bọt biển, 643 -644 Bán cầu động vật, 903 Hormon động vật của tuyến thượng thận, 849-850 loại, 836 so với hormone thực vật, 758 kiểm soát quá trình tiêu hóa, 1065 kiểm soát sự lột xác của côn trùng, 839-841 kiểm soát chức năng tình dục ở nam giới, 892 phát hiện và đo lường bằng xét nghiệm miễn dịch, 852-853 phát hiện, 838-839 đường cong phản ứng với liều, 853 yếu tố ảnh hưởng đến hoạt động của, 837 thời gian bán hủy, 852-853 tầng tín hiệu qua trung gian hormone, 837 irisin, 834, 838 vị trí và chức năng của các thụ thể ,836-837 (xem thêm thụ thể nội tiết tố) melatonin, 851 điều hòa nồng độ canxi trong máu, 847-848 điều hòa nồng độ glucose trong máu, 848-849 điều hòa huyết áp, 1044-1045 vai trò trong việc xác định tiềm năng hành vi và thời gian, 10981099 đặc điểm giới tính thứ cấp và, 250 steroid sinh dục, 850-851 thyroxine, 845-847

1-4 Chỉ số Kiểm soát và điều hòa dinh dưỡng động vật trong cơ thể, 10641068 chất dinh dưỡng đa lượng và vi lượng, 1052-1053 chất dinh dưỡng thiếu hụt, 1053, 1054 vitamin, 1053-1054 Xem thêm Thức ăn Động vật cực, 395 Cây thụ phấn nhờ động vật, 480 Động vật nảy chồi sinh sản và tái sinh, 881 con ong mật, 880 vòng đời, 639-640 sinh sản đơn tính, 881-882 tình dục, 882-889 (xem thêm Sinh sản hữu tính) sự đánh đổi trong, 641-642 Xem thêm Sinh sản của con người Các mô hình phát triển cơ bản của động vật, 633- 634 sơ đồ cơ thể, 634-637 nhân bản, 406-407 đồng tiến hóa với thực vật hạt kín, 588, 598-599, 605 tổ tiên chung của, 631, 633 chiến lược kiếm ăn, 637-639 đặc điểm chung, 630 bộ gen, 361 (xem thêm bộ gen của sinh vật nhân chuẩn) sự sống chu kỳ, 639-642 nhóm sống chính, 632 đơn ngành, 630-631, 633 opisthokonts, 609 dược phẩm, 385-386 cây phát sinh loài, 630 placozoan, 629 loài tương hỗ thụ phấn thực vật, 1180-1181 vận chuyển phấn hoa, 780, 782 bộ gen nhỏ nhất của , 629 điều hòa nhiệt độ, 822-826 Anion được xác định, 29 thẩm thấu trong đất, 746 Đặc điểm giải phẫu của Annelids, 652 sơ đồ cơ thể, 660 âm vật, 661-662 hệ tuần hoàn kín, 1027 hệ bài tiết, 1075, 1076 bộ xương thủy tĩnh, 999 đặc điểm chính của, 659 -660 phân nhóm chính và số lượng loài còn sống, 632 giun nhiều tơ, phân chia 660-661, 636, 659, 660 loài chưa được mô tả, 675 Annona squamosa, 785 vòng hàng năm, 722-723 hàng năm, 785 Anomalocaris canadensis, 517 Anophele, 563, 564 Anoxy quang hợp gen, 186, 187 Anser anser, 642, 1099 Kiến sư tử, 672 Tương tác đối kháng Tương tự chạy đua vũ trang, 1172 mô tả, 1170 tác động lên cộng đồng, 1193-1194 Tương tác giữa động vật ăn thịt và con mồi, 1172-1175 Bộ cơ đối kháng, 942 Đối kháng, 128 , 940 Nam Cực thích nghi với nhiệt độ thấp, 1125 địa y, 613 Thú ăn kiến, 698 Antelope jackrabbit, 828 Hệ thống Antenna, 190 Xem thêm Phức hợp thu hoạch ánh sáng Antennae, 636 Antennapedia (Antp) gen, 404, 415 Anterior, 634, 635 Kiểm soát tuyến yên trước bằng hormone thần kinh vùng dưới đồi, 844 tác dụng của somatostatin vùng dưới đồi, 849 hormone được sản xuất bởi, 842, 843 ở tuổi dậy thì ở người, 892 vòng phản hồi tiêu cực trong việc điều hòa bài tiết hormone, 844-845 tổ chức và chức năng, 842-843 điều hòa quá trình sinh tinh ở người, 892 điều hòa vỏ thượng thận, 849 điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 893, 894 điều hòa sản xuất thyroxine, 846 Sự phân đoạn cơ thể trục trước-

sau và gen Hox, 916-918 thiết lập ở hợp tử động vật, 903 Antheridium, 576 Bao phấn, 591 , , 596, 598, 1180 Anthocerophyta, 574 Anthoceros, 579 Anthocyanin, 93 Anthozoans, 646-647 Anthrax, 531, 542 Anthropoids, 701-702 Thuốc chống HIV, 342-343 Thuốc chống viêm, 862 Transposon tổng hợp kháng kháng sinh và, 359 chuyển gen bên và, 496, 530 S.aureus kháng methicillin, 281, 301 vấn đề về, 626, 627 gen kháng kháng sinh, 376, 378, 530 Kháng sinh có nguồn gốc từ nấm, 608 phát hiện penicillin, 608 tác dụng lên vi khuẩn, 281, 295, 301,527 phytoalexin thực vật, 799-800 nhắm vào cơ chế phân hủy RNA của vi khuẩn, 301 nhóm kháng thể, 868 chức năng, 858 trong phản ứng miễn dịch dịch thể, 864, 865 đơn dòng, 871 sản xuất tế bào plasma, 867 độ đặc hiệu của miễn dịch thích ứng, 862-863 Xem cũng như Globulin miễn dịch Thuốc chống ung thư thuốc antisense, 382 phương pháp thiết kế trong y học phân tử, 304, 325 thuốc ức chế histone deacetylase, 344 nhắm mục tiêu vào thụ thể, 325 taxol, 604 điều trị bệnh bạch cầu dòng tủy mãn tính, 304 Thuốc chống đông máu, 661, 662 Thuốc chống codon, 293, 294 Thuốc chống trầm cảm, 940 Tác dụng của hormone chống bài niệu (ADH), 842, 843 điều hòa huyết áp và độ thẩm thấu của máu, 10441045, 1088-1089 Chất chống đông, 810, 1125 Tế bào trình diện kháng nguyên, 864, 865, 872, 876 Yếu tố quyết định kháng nguyên, 862, 863 Xem thêm Kháng nguyên Kháng nguyên Nhóm máu ABO và 243 trong phản ứng dị ứng, 875-876 liên kết với kháng thể, 858 liên kết với thụ thể tế bào T, 871-872 tiếp xúc trong phản ứng miễn dịch thích nghi, 863-864 vị trí gắn kết globulin miễn dịch, độ đặc hiệu 867-868 của miễn dịch thích nghi , 862-863 vắc-xin và, 866 Chất chống oxy hóa, 176 Sợi phản song song, trong cấu trúc DNA, 265, 266 Tế bào đối cực, 779, 781, 783 Chất chống phản ứng, 118, 119 Bò rừng cổ, 1229 Thuốc chống độc, 382 RNA antisense, 382 Sự can thiệp của loài kiến, 1183 nuôi nấm bằng, 1169, 1178, 1185 tương sinh với thực vật, 1178-1179 sự sống sót của hạt ở fynbos và, 1121, 1135, 1145, 1146 Xem thêm Hymenoptera Anurans, 690, 692 Anus, 1058 ở bryozoans và entoprocts, 656 in ruột hình ống, 1056 Lo âu, 850 thân động mạch chủ, 1021, 1022, 1045 ở cá, 1028 ở động vật có vú, 1031, 1032 ở bò sát, 1029, 1030 cơ quan co giãn điều hòa huyết áp, 1088-1089 Thân động mạch chủ, 1021, 1022 , 1045 Van động mạch chủ, 1030, 1031, 1032 Protein Apafl, 399-400 gen APC, 314 Khỉ, 701-702 gen APETALA1, 786, 792 yếu tố phiên mã APETALA1, 786 Aphasia, 981 Aphelocoma coerulescens, 111 5 Rệp, 672, 67 3, 735, 1153 Vùng Aphotic, 1139, 1140 Chồi đỉnh, 765 Phức hợp đỉnh, 553 Ưu thế đỉnh, 765 Móc ngọn, 770 Mô phân sinh đỉnh của cây rụng lá, 721-722 nguồn gốc trong quá trình tạo phôi thực vật, 712 trong sinh trưởng và phát triển của thực vật, 710, 715- 716, 719-720 Trục đỉnh-cơ bản, ở thực vật, 711 Apicomplexans, 553-554, 563 Apis mellifera, 1112, 1150 Xem thêm Ong mật Apomixis, 778, 794 Apoplast, 729-730, 737 Con đường Apoplastic, 736 Apoptosis ngăn chặn bởi một số bệnh ung thư, 382 trong sự phát triển của xương, 417 trong ung thư và, 228 trong xóa dòng, 865 phản ứng quá mẫn ở thực vật, 800-801 trong hình thái, 394 trong hình thành mô hình, 399-400 trong tế bào thực vật, 226 lý do, 225-226 tín hiệu và con đường trong, 226, 227 Chủ nghĩa Aposematism, 662, 1173, 1174 Dãy núi Appalachian, 472 Các phần phụ của họ hàng động vật chân đốt, 667-668 của động vật chân đốt, 655 chức năng ở động vật, 636-637 Xem thêm Các phần phụ nối liền Phụ lục, 1058, 1064 Ruồi giòi táo, 473 Táo, 601 Aptenodytes cho steri, 1099 Aptenodytes patagonicus, 642 Aquaporin tác dụng của hormone chống bài niệu, 1088,1089-1090 của ống góp, 1088, 1089-1090 chức năng, 105, 116 lọc nước công nghiệp và, 122 trong ống thận, 1084 chuyển động của nước qua màng và, 728-729 Quần xã sinh vật thủy sinh cửa sông, 1141 nước ngọt, 1140 biển, 1139 -1140 Hậu quả của hệ sinh thái dưới nước do sự thay đổi của con người, 1223 Sự phân bố địa lý của sản lượng thuần sơ cấp, 1210 Sự phân lập giao tử của các loài thủy sinh và, 477

Chỉ số 1-5 chất điều chỉnh thẩm thấu và chất điều hòa thẩm thấu không xương sống, 10721073 Dung dịch nước axit và bazơ, 34-36 đặc tính của, 33-34 Tầng ngậm nước, 1215 Aquifex, 532 Aquilegia, 480 Aquilegia formosa, 477 Aquilegia pubescens, 477 Ara chloropterus, 1106 Arabidopsis thaliana apo hỗn hợp, 794 camalexin, 801 tín hiệu cytokinin, 769 kiểu hình lùn, 760, 761 ảnh hưởng của carbon dioxide đến mật độ khí khổng, 734 ảnh hưởng của gibberellin đến sự ra hoa, 791-792 phát sinh phôi, 711-712 gen nhận dạng cơ quan hoa, 400-401 gen liên quan đến quá trình phản ứng truyền tín hiệu cho sự ra hoa, 790 màn hình di truyền và xác định các con đường truyền tín hiệu, 759, 760 thông tin về bộ gen, 361 chất vận chuyển ion, 744 gen nhận dạng mô phân sinh, 786 chất chuyển hóa, 370 là sinh vật mẫu, 14 quang chu kỳ và ra hoa, 788 phototropin, 771 phytochromes , 773, 774 nghiên cứu về mùa xuân, 791 nghiên cứu về hiệu quả sử dụng nước, 726 axit Arachidonic, 1052 loài nhện, 667, 669 Mô tả về nấm rễ cây Arbuscular, 614-615, 616, 619-620 sự mở rộng

của hệ thống rễ cây, sự hình thành 748-749, 747, 748 phát sinh chủng loại của nấm, 615 Arceuthobium americanum, 752 Archaea trong quá trình tiến hóa của sự sống, 4 ví dụ về, 2 sinh vật ưa cực trị, 532 bộ gen, 356 con đường trao đổi chất (xem thêm bộ gen của Prokaryotic), 537-538 nitrat hóa, 539 chất cố định nitơ, 539 thụ thể điện tử không chứa oxy, 176 hình dạng, 528 trong cây sự sống, 8 Xem thêm các đặc điểm phân biệt Prokaryote Archaea (miền), 81.527 môi trường sống, 534 nhận dạng thông qua giải trình tự gen, 534 nhóm chính, 535, 536-537 lipid màng , , 535-536 mối quan hệ với Vi khuẩn và Eukarya, 526 Archaeognatha, 672 Archaeopteris, 51 7 Archaeopteryx, 695 Archean eon, 506-507, 508 Archegonium, 575-576 Archenteron trong quá trình hình thành dạ dày của ếch, 909, 910 trong quá trình tạo dạ dày của nhím biển, 909 Archosaur, 460, 695 Sự thích nghi của Bắc Cực với nhiệt độ thấp, 1125 tác động của biến đổi khí hậu toàn cầu lên băng biển, 1217, 1218 địa y, 613 sóc đất Bắc Cực, 10 thỏ Bắc Cực, 828 lãnh nguyên Bắc Cực, 1128-1129 Arctostaphylos montaraensis, 1134 Hạt nhân vòng cung, 1067-1068 Ardipithecines, 702-703 Phylogenies khu vực, 1143, 1144 Argema mittrei, 674 kiến Argentina, 1145, 1146 Arginine trong histones, 212 canavanine thực vật và, 803, 805 cấu trúc, 44 Argogorytes mystaceus , 1181 Argon, 1211 Argon-40, 50 7 máy chiếu xạ Argopecten , 663 Argyroxiphium sandwidice, 481 Arils, 594 Ariolimax columbianus, 664 Aristolochia littoralis, 602 Armadillidium Vulgare, 670 Armadillos, 698 Armillaria, 623 Arms, của động vật chân đầu, 664 Tương tự chủng tộc vũ trang, 1172, 11751176 Aromatase, 420, protein 850, 896 ARR, 769 Giun mũi tên, 630, 632, 652, 655-656 Asen, 1221 Artemia, 1072, 1073 Artemisia annua, 797 Artemisinin, 797, 812 Kiểm soát huyết áp động mạch và điều hòa lưu lượng máu, 1043-1044 ở cá, 1028 đo, 1032 , 1033 điều hòa, 1044-1045 Xơ vữa động mạch, 1042-1043 điều hòa huyết áp, 1044 xơ cứng, 848 cấu trúc và chức năng, 10271028, 1039, 1040 Điều hòa huyết áp, 1043.1044 chức năng trong hệ tuần hoàn của động vật có xương sống, 1028 điều hòa lưu lượng máu, 1039, 1040. 1044 Arthrobotrys dactyloides, 613 đặc điểm giải phẫu của động vật chân khớp, 652 phần phụ, 636, 655 sơ đồ cơ thể, 655 chelicerates, 668-669 mắt kép, 958 ngoại ký sinh, 639 bộ xương ngoài, 999 thể máu, 652 dị hình và số chân trong, 418, 419 kiểm soát nội tiết tố trong quá trình lột xác , 839-841 ảnh hưởng của bộ xương ngoài đến quá trình tiến hóa, 655 côn trùng, 671-673, 674 đặc điểm giải phẫu chính, 667 nhóm sống chính, 632, 667 xương hàm dưới, 669-671 hệ tuần hoàn hở, 1026, 1027 họ hàng, phân đoạn 667-668, 636 thành công, 667 bọ ba thùy, 668 DNA nhân tạo, 380 Thụ tinh nhân tạo, 897 Nghiên cứu sự sống nhân tạo, 359, 360 Ribozyme nhân tạo, 72 Chọn lọc nhân tạo trong nông nghiệp, 15 Kiến thức của Darwin về, 6, 433 mô tả, 432-433 thuần hóa thực vật, 723-724 Artocarpus heterophyllus, 601 Asci, 620, 621, 622 Ascidians, 684 Asclepias syriaca, 806 Ascoma (ascomata), 620, 621, 622 Ascomycota, 613, 616, 620-622 Xem thêm Nấm sắc Axit ascorbic, 1053 Ascospores, 620, 621, 622 Sinh sản vô tính ở thực vật hạt kín, 792-794 ở động vật, 881-882 ở tảo cát, 555 nấm, 616 bằng nguyên phân, 217 ở sinh vật nguyên sinh, 562 vượn châu Á, 702 Asparagine, 44 Aspartame, 322 Aspartate, 199 Axit aspartic, 44 Aspens, 217, 793, 1193-1194 Aspergillus, 310, 624 Aspergillus nidulans, 624, 626 Aspergillus niger, 624 Aspergillus oryzae, 624 Aspergillus tamarii, 624 Aspicilia, 613 Aspirin, 830, 862 (ART) , 897, 899 Vỏ não liên kết được xác định, 970 trong quá trình tiến hóa não người, 973 kích thước ở người, 978 Học tập liên kết, 982 Tiểu hành tinh, 681 Asthenosphere, 509 Tế bào hình sao, 819, 926-927 Astrolithium, 557 Bất đối xứng, ở động vật, 634 "Không đồng bộ" cơ, 998 Sa mạc Atacama, 808, 1127, 1134 Ateles geoffroyi, 702 Xơ vữa động mạch, 1042-1043 Vận động viên có tác dụng làm mát tăng cường hiệu suất, 831 suy tim, 1025, 1046 đột quỵ do nhiệt, 815 bổ sung glycogen cơ và, 997 Vận động viên' chân, 612 Đại Tây Dương, 1207 Thành phần và cấu trúc khí quyển, 1211-1211 mô hình hoàn lưu toàn cầu, 1124 làm môi trường cho các khí hô hấp, 1007 khí mê-tan và, 536 điều hòa nhiệt độ Trái đất bằng, 1212 oxy trong khí quyển sơ khai của Trái đất, 69 cơn gió thịnh hành, 1124, 1125 Nhiên liệu sinh học carbon dioxide trong khí quyển và, 585 từ việc đốt nhiên liệu hóa thạch, 1216 ảnh hưởng của việc tăng mức độ lên san hô, 647 ảnh hưởng của việc tăng mức độ đối với sản xuất lương thực toàn cầu, 202 ảnh hưởng của việc tăng mức độ đối với quá trình quang hợp, 185, 202 ảnh hưởng của lượng cacbon dự trữ trong đại dương đến, 1217 sự tiến hóa của C3 và C4, 200 sự tiến hóa của lá và, 583, 584 lượng toàn cầu được giải phóng do cháy, 1214 trong chu trình cacbon toàn cầu, 1216-1218 biến đổi khí hậu toàn cầu và, 17, 510, 1217- 1218 là khí nhà kính, 1212 tác động lên quá trình cố định đạm của vi sinh vật, 1221-1223% tổng khí quyển, 1211 hiệu suất quang hợp của thực vật và, 201-202 Kích thước cơ thể oxy trong khí quyển ở côn trùng và, 505, 513, 514,522 trong kỷ Cambri, 516 trong kỷ Than đá, 505.521 vi khuẩn lam và, 532.539 tác động của sự sống lên, 511-513 trong kỷ Mesozoi, 521% tổng khí quyển, 1211 trong kỷ Permi, 505.522 quang

hợp và tiến hóa của sự sống, 4-5 trong Đại Đại Sinh, 515 Áp suất khí quyển, 1006 Bom nguyên tử, 310 Số nguyên tử, 22, 23 Trọng lượng nguyên tử, 23 Số nguyên tử, 22

1-6 Chỉ số liên kết để tạo thành phân tử, 26-31 trong các phản ứng hóa học, 31 thành phần, 22 điện tích, 22 quỹ đạo và vỏ electron, độ âm điện 24-25, 28 nguyên tố và, 22 đồng vị, 22-24 số khối, 22 phân tử và, 24 phản ứng và ổn định, 25 vai trò của electron trong các phản ứng hóa học, 24, 25 ATP. Xem Adenosine triphosphate ATP synthase trong tổng hợp ATP, 171, 173, 174 trong quá trình photpho hóa lục lạp, cơ chế hoạt động 192-193, tổng hợp 175, 176 ATP trong chu trình axit citric, 171 chi phí năng lượng của hệ thống vận chuyển NADH và, 178-179 trong quá trình lên men các con đường, 177, 178 trong quá trình dị hóa glucose, 168, 169 trong quá trình oxy hóa glucose, 166 trong quá trình đường phân, 169, 170 ty thể và, 91 trong quá trình phosphoryl hóa oxy hóa, 171-176 trong quá trình quang hợp, 188, 191, 192-193 Thí nghiệm Atrazine về tác dụng của , 12, 13 tác động đến phát triển giới tính, 1, 18 vấn đề chính sách công, 17 Tâm nhĩ ở lưỡng cư, 1029 ở cá, 1028 ở cá phổi, 1028 ở động vật có vú, 1030-1032 ở bò sát, 1029 Peptide natriuretic nhĩ (ANP), 1090 Nút nhĩ thất , 1034, 1035 Van nhĩ thất (AV), 1030, 1031, 1032 Atriplex halimus, 811 Atropine, 604 Atta cephalotes, 1169, 1185 Atta colombica , 1185 Chú ý, thùy đỉnh và, 973 Suy giảm, 866 Ống thính giác, 954 Tế bào lông thính giác mất thính giác và, 956 trong phát hiện âm thanh, 954 , 955, 956 lông mao lập thể và cảm nhận cơ học, 953-954 Xử lý thính giác, 971 Hệ thống thính giác định vị bằng tiếng vang ở loài dơi, 946, 963 sự uốn cong của màng đáy, 955-956 lông mao tế bào lông và cảm giác cơ học, 953 -954 mất thính giác, 956 cấu trúc của tai người, 954-955 Audounia capitata, 1121 kỳ nhông mù Austin, 691 vùng Australasian, 1142 quần thể cóc mía Australia, 1164, 1235 đặc điểm của sa mạc, 1126 vi hóa thạch, 74 thiên thạch Murchison, 69 Australia bồ nông, 412 Australopithecines, 703 Australopithecus afarensis, 703 Austrobaileya , 598 Tự kỷ, 540 Tự xúc tác, 1061 Tín hiệu tự tiết, 126, 835 Tự miễn dịch (bệnh tự miễn) nguyên nhân và ví dụ về, 876 viêm và, 862 hệ vi sinh vật và, 540 bệnh đa xơ cứng, 926 Tự phân giải, 1188 Hệ thần kinh tự động (ANS) trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 kiểm soát nhịp tim, 1034 nhịp tim và, 992 ảnh hưởng lên cơ trơn, 993 cấu trúc và chức năng, 974-975 Autophagy, 90-91 Autopolyploidy, 224-225, 473 Autosome, 249 Autotetraploids, 224-225 Autotriploids, 224-225 Autotrophs trong quần xã, 1189-1190 được xác định, 196 là thức ăn cho các loài dị dưỡng, 1049 Auxin phát hiện ra, 760, 761, 762, 763, 764 ethylene và, 769, 770 tính hướng trọng lực, 765 tương tác với cytokinin, 768 vận chuyển ngang, 764-765 cơ chế phân tử làm nền tảng cho hoạt động của, 767 phản ứng hướng quang và, 762, 763, 764, 765 vận chuyển cực, cấu trúc 763-764 và các hoạt động điển hình, 759 Avery, Oswald, 261 Sốt rét ở gia cầm , 1236 gen Avirulence (Avr), 800 số Avogadro, 33 sợi trục, của xoắn khuẩn, 533 chồi nách ưu thế ở đỉnh và, 765 ở mầm Brussels, 724 ở phytomer,709 kích thích tăng trưởng bởi cytokinin, 768 Axon hillock, 932-933, 938 đầu sợi trục được xác định, 925 hỗn hợp hoạt động của khớp thần kinh tác động vào, 938 mối nối thần kinh cơ, 936 khớp thần kinh và, 926 Sự dẫn truyền điện thế hoạt động của sợi trục, 934-935 chức năng của, 925 tạo điện thế hoạt động, 932-934 điện thế màng phân loại, 932 đo điện thế nghỉ, 928 myelin hóa, 926 dây thần kinh, 968 Azotobacter, 749 nhóm máu B B, 243 tế bào B là tế bào trình diện kháng nguyên, 864, 872 xóa dòng vô tính, 865 dòng vô tính chọn lọc, 865, 866 cytokine, 859 tế bào B tác động, 865 chức năng, 858 thế hệ đa dạng trong globulin miễn dịch, 868-869, 870 trong đáp ứng miễn dịch dịch thể, 863, 864, 865, 872, 873 chuyển đổi lớp globulin miễn dịch, 869-871 sự trưởng thành trong tủy xương, 857 tế bào B trí nhớ, 865 tế bào plasma, 867 độ đặc hiệu của miễn dịch thích ứng và, 862-863 chân trời B, 745 Khỉ đầu chó, 1135 "Baby boom/' 1165 Bacillus, 531, 539 Bacillus (hình), 528, 529 Bacillus anthracis, 531, 542 Bacillus subtilis, 206 độc tố Bacillus thuringiensis, 387388, 389 Thay thế ngược, 488 Vi khuẩn quang hợp thiếu oxy, 186, 187 kháng kháng sinh (giây Kháng kháng sinh) Bacillus thuringiensis trong cây chuyển gen, 387-388 phát quang sinh học, 525, 534, 546 trong xử lý sinh học, 373, 389 thành tế bào, 527, 528 chlamydia, 533, 534 liên hợp, 253-255 pili liên hợp, 84 vi khuẩn lam, 532, 533 vi khuẩn khử nitơ, 5 39 Sự sao chép DNA, 269, 271, 273 tác dụng của kháng sinh đối với, 281, 295, 301, 527 trong quá trình tiến hóa của sự sống, 4 nghiên cứu thực nghiệm về tiến hóa phân tử, 489-490 vectơ biểu hiện, 384 vi khuẩn cực trị, 532 vườn nấm và, 1169 di truyền biến nạp, 260-261 bộ gen, 356, 361, 494 (xem thêm bộ gen của Prokaryote) chu trình nitơ toàn cầu, 750-751 nhuộm Gram, 527-528 vi khuẩn hado, 532 vi khuẩn Gram dương có GC cao, 532 vi khuẩn ưa nhiệt, 532 ảnh hưởng lên sự hấp thu của thực vật chất dinh dưỡng, 747-748, 748-751 chèn gen vào, 376 chuyển gen bên, 496, 530 gram dương có GC thấp, 530-532 con đường

trao đổi chất, tái chế 537-538 mRNA trong, 301 chất nitrat hóa, 539 chất cố định nitơ {xem Nitơ fixers) thụ thể điện tử không oxy, 176 gây bệnh, 541-542 proteobacteria, 534 cảm biến đại biểu, 525, 539 enzyme giới hạn, 315 hình dạng, 528, 529 xoắn khuẩn, 533 trong cây sự sống, 8 Vi khuẩn (miền), 81, 526-527 Kiểm soát sự liên hợp vi khuẩn, 254-255 mô tả về, 253-254 ở paramecia, 562 Bacteriochlorophyll, 538 Ý nghĩa sinh thái của thực khuẩn thể, 546 chu kỳ sinh lý, chu kỳ lysogen 340-341, 339-340, 341 phage X, 340-341, 377, 379 thể thực khuẩn T4, liệu pháp thể thực khuẩn 543, 545-546 Vi khuẩn, 748 Bainton, C. R., 1020-1021 Men của Baker, 620, 623, 624, 626 Balaenoptera musculus, 1164 Đại bàng hói, 638, 1228 Baldwin, Ian , 803, 804 Đảo Bali, 1141, 1142 Mô hình bóng và gậy, 27 Điều tiết nước dẫn, 1241 Tre, 792, 793 Sên chuối, 664 Hình dải sắt, 512 Cá hồng y Banggai, 1234, 1235 Banteng, 407 Banting, Frederick, 848 Banyans, 718 Baptista, Luis,1100 Ngỗng đầu sọc, 1010 Vỏ cây, 721, 722, 723 Vỏ cây, 672 Lúa mạch, "mạch nha" 761 Cú Barn, 696 Barnacles, 670-671, 1184 Baroreceptors, 1044, 1045 Barr, Murray, 346 Xác Barr, 345-346 Kỳ nhông hổ vằn, 691 Cây xương rồng thùng, 720

Chỉ số 1-7 Các phương pháp tránh thai bằng rào cản, 898 Lá màng cơ bản, 100 Tỷ lệ trao đổi chất cơ bản (BMR), 826-827 Tầm quan trọng của việc ghép cặp bazơ đối với sự sao chép và phiên mã DNA, 65-66, 67 trong axit nucleic, 63-65 Cặp bazơ trong cấu trúc DNA , 265, 266, 267 phơi nhiễm trong các rãnh DNA, 266, 267 "điểm nóng" đối với đột biến, 310 Phản ứng axit-bazơ bazơ, 34 axit amin, 43 xác định, 34 ở nucleotide, 63 tính chất của nước như, 34-35 Basidiomata, 621, 622 Basidiomycota, 615, 616 Xem thêm Nấm câu lạc bộ Basidiospores, 622, 623 Basidium, 621, 623 màng đáy, 954, 955-956 Basophils, 858 Batesian Mimicry, 1174 Batrachochytrium dendrobatidis, 612 BAT sự hình thành bằng cách hợp nhất trung tâm các nhiễm sắc thể, 470, 471 thành công, 699-700 tiến hóa cánh, 423, 452 Bướm checkersspot, 11611162 Bayliss, William, 838 Bazzania trilobata, 577 Bcl-2 protein, 399-400 Bell gen, 382 BCR- ABL oncogene, 304, 305 BCR-ABL protein, 304 Bdelloid luân trùng, 657 Cỏ bãi biển, 793 Beadle, George, 282-283 Beagle (HMS), 428, 429 Mỏ biểu hiện BMP4 ở chim và, 412, 424 phép đo dị hình đang phát triển, 416 Beauveria bassiana, 627 Hải ly, 700, 1194 Rừng sồi, 1200 Bò thịt, 245 Bia, 623, 624 Ong thi khai thác, 1183 làm loài thụ phấn, 599, 605 Xem thêm Ong mật; Bọ cánh cứng Hymenoptera, 674 ước tính số lượng loài còn sống, 651 nuôi trồng nấm, 1178 số loài còn sống, 672 trong hội chứng thụ phấn, 1181 Hành vi ăn xin, 1095 Hành vi. Xem Hành vi của động vật; Hành vi phức tạp; Hành vi tán tỉnh; Hành vi tình dục; Hành vi xã hội Sinh thái hành vi được xác định, 1102 sự tiến hóa của hành vi, 11021105, 1106 Biểu sinh hành vi, 328 Di truyền hành vi, 1096-1098 Cách ly hành vi, 476-477 Điều hòa nhiệt độ hành vi, 822, 823, 1126 Đặc điểm hành vi, 456ism Hành vi, 1094 Behring, Emil von, 862, 863, 864 Sóc đất Belding, 1116, 1117 Belladonna, 604 Rốn bụng, 897 Belt, Thomas, 1178 Benecke, Mark, 1188 Hổ Bengal, 1136 Benguela Current, 1125 Khối u lành tính, 227 Benson, Andrew, 194 , 195 Vùng đáy, 1139, 1140 Benzer, Seymour, 294 Benzopyrene, 309, 311 Beriberi, 1053, 1054 Bermuda bluegrass, 199 Best, Charles, 848 Beta blockers, 850, 853 Beta-carotene, 58 Betap) tấm xếp nếp, 45, 46 Beta Vulgaris, 718 Beutler, Bruce, 860 Beyer, Peter, 388 Chuyển đổi gen sai lệch, 498, 499 Ion bicarbonate làm bazơ, 34 vận chuyển carbon dioxide trong máu và, 1018, 1019 hoạt động đệm trong máu, 1084-1085 trong máu, 1041 trong chất đệm, 35 trong chu trình carbon toàn cầu, 1216 do tuyến tụy sản xuất, 1062 sản xuất axit clohydric và, 1060, 1061 Bắp tay, 995 gen Bicoid, 402, 403 Protein bicoid, 402, 403 Điều hướng phối hợp, 11091110 Biennials, 785 Sự đối xứng song phương ở hợp tử động vật, 903 ở động vật, 634-635 ở động vật song phương và động vật thân mềm, 643 ở động vật da gai và động vật hai dây, 680, 681 ở hoa, 597 đối xứng ở động vật,630 chức năng của hệ thần kinh trung ương, 637 thành viên của, 634 đơn ngành, 643 phân chia xuyên tâm và, 679 Lớp kép, lipid, 73-74 Xem thêm Lớp kép Phospholipid Mật, 1061-1062 Muối mật, 1061-1062, 1063 Bin Laden, Kahild , 318 Bin Laden, Osama, 318 Phân hạch nhị phân, 206-207 Bindin, 477, 885, 886 Thụ thể Bindin, 885, 886 Tế bào hai mắt, 978 Thị giác hai mắt, 977-978 Danh pháp nhị thức, 7, 462, 463-464 BioCassava Plus, 724 Phản ứng sinh hóa chuyển đổi năng lượng, 145-149 vai trò của enzyme trong, 151-154 Giá trị kinh tế đa dạng sinh học, 1241-1243 hoạt động của con người bị đe dọa, 1232-1237 tầm quan trọng của việc hiểu và đánh giá cao, 17-18 ý nghĩa của, 1229 dự đoán những thay đổi ở, 12301232 loài sự tuyệt chủng và, 12291230 chiến lược được sử dụng để bảo vệ, 1237-1245 giá trị đối với xã hội loài người, 1230 điểm nóng về đa dạng sinh học, 1237, 1238 Năng lượng điện sinh học, 145, 927 Màng sinh học, 281, 539, 540-541 Nhiên liệu sinh học, 585 Chu trình sinh địa hóa chu trình cacbon, 1216-1218 được xác định,

1215 chu trình thủy văn, 1215 tương tác của, 1221-1223 iốt, 1221 sắt, 1221 nitơ, 1218-1219 phốt pho, 1220-1221 chu trình lưu huỳnh và đốt nhiên liệu hóa thạch, 1219-1220 Các vùng địa sinh học, 1141-1142 Phát sinh chủng loại khu vực địa sinh học , 1143, 1144 vùng địa sinh học, 11411142 trôi dạt lục địa, 1143 phân bố không liên tục từ các sự kiện gián tiếp hoặc phân tán, 1143-1145 tác động của con người lên các mô hình địa sinh học, 1145 nguồn gốc, 1141 Tin sinh học, 354 Phân loại sinh học, 462-464 Đồng hồ sinh học, 774 Xem thêm Sinh học nhịp điệu Kiểm soát sinh học, 626, 627, 1164 Phân cấp sinh học, 9 Thông tin sinh học, 5-6 Màng sinh học. Xem Màng cố định nitơ sinh học. Xem Cố định đạm Nghiên cứu sinh học phân biệt các đặc điểm của khoa học, 14 khái quát hóa các khám phá, 14 định lượng dữ liệu, 11 vai trò của thí nghiệm, 12-13 vai trò của quan sát, 11 phương pháp khoa học, 11-12 thống kê và, 13-14 Phối hợp nhịp sinh học về hành vi của động vật với các chu kỳ môi trường, 1106-1108 melatonin và, 851 Khái niệm loài sinh học, 468-469 Tác nhân chiến tranh sinh học, 157 Thông tin sinh học và bộ gen sinh học, 5-6 xác định, 2 cây tiến hóa của sự sống, 6-9 tác động đến chính sách công , 16-17 tầm quan trọng của việc hiểu hệ sinh thái, 17 tầm quan trọng đối với y học hiện đại, 15-16 đặc điểm chính của sự sống và tiến hóa, 2-11 cấp độ tổ chức, 8 nền nông nghiệp hiện đại và, 15 quy định về môi trường bên trong và, 10 hiểu biết về đa dạng sinh học và , 17-18 ATP phát quang sinh học và, 149, 150 bởi dinoflagellate, 566 protein huỳnh quang màu xanh lá cây, 449 bởi Vibrio, 525, 534, 546 Sinh khối giảm theo thời gian trong các cộng đồng sống dựa trên mảnh vụn, 1202 phân bố trong cộng đồng, 1190-1192 Các yếu tố phi sinh học của quần xã ảnh hưởng đến , 1126-1127 thủy sinh, 1139-1141 rừng thường xanh ôn đới và phương bắc, 1129-1130 chaparral, phân loại 1134-1135, 1126 sa mạc lạnh, 1133-1134 xác định, 1126 phân bố, 1126, 1127 sa mạc nóng, 1132-1133 rừng rụng lá ôn đới, đồng cỏ ôn đới 1130-1131,11311132 rừng gai và thảo nguyên nhiệt đới, 1135-1136 rừng rụng lá nhiệt đới, 1136-1137 rừng mưa nhiệt đới, 1137-1138 lãnh nguyên, 1128-1129 "Nghiên cứu sinh học" 500-501 "Lò phản ứng sinh học" 385-386 Vi sinh vật xử lý sinh học và, 373, 389 sự cố tràn dầu, 373 xử lý bằng thực vật, 811, 812 sử dụng nấm trong, 625 Sinh tổng hợp thực phẩm làm nguồn khung cacbon cho, 1051-1052 chất dinh dưỡng làm cơ sở cho, 10 Biota, 514

1-8 Chỉ mục Ứng dụng nông nghiệp Công nghệ sinh học, 386-388 được xác định, 383 vectơ biểu hiện, 384 sinh vật biến đổi gen trong xử lý sinh học, 373 lịch sử, 383-384 ứng dụng y tế, 384-386 bằng sáng chế và, 373 mối quan tâm của công chúng, 388-389 Xem thêm Tái tổ hợp Công nghệ DNA Khủng bố sinh học, 531 Thành phần hệ sinh thái sinh học, 1122 Tiềm năng sinh học, 1158 Biotin, 156, 1057 Vận động bằng hai chân, 702-703 Tế bào lưỡng cực, 925, 962, 963 "Cúm gia cầm" virus, 543 Tác dụng của prolactin ở chim, 838 lợi ích của việc bầy đàn, 1116, 1117 con non vị tha và tiền xã hội, 642 bệnh sốt rét ở gia cầm ở Quần đảo Hawaii, 1236 hành vi xin ăn của gà con, 1095 BMP4 và sự phát triển mỏ, 412, 424 hệ tuần hoàn, 1029, 1030 cơ thể buồn ngủ hàng ngày, 830 nguồn gốc khủng long, 693, 694 sự lựa chọn đột phá về kích thước mỏ, 440 màng ngoài phôi, 918 chất béo làm năng lượng dự trữ, 1050 lông vũ và chuyến bay, 695-696 hố mắt, 962 cơ bụng, 913-914 "giúp việc trong tổ ," 1115 phép đo không đồng nhất trong quá trình phát triển mỏ, 416 sự phát triển chi sau ở vịt và gà, 417 in dấu, 1099 giám sát, 1150, 1151 ký sinh trùng trong tổ, 1093, 1102, 1117 palaeognaths và neognaths, 694-695 là loài thụ phấn, 599 điều chỉnh cân bằng muối và tuyến muối ở mũi, 1073 phát tán hạt giống và 696 xác định giới tính trong 249 sinh sản hữu tính, 888-889 chọn lọc giới tính và tỷ lệ hình thành loài, 480-481 sinh nhiệt do run, 827 thông gió một chiều trong trao đổi khí, tiến hóa cánh 1010-1012, 423, 452 Xem thêm Chim ruồi; Chim biết hót Chim thiên đường, 480-481 Yếu tố tiếng chim ảnh hưởng đến việc thu nhận bài hát, 1099-1101 kiểm soát nội tiết tố khi biểu hiện bài hát, 1101 Kiểm soát sinh sản. Xem Biện pháp tránh thai Thuốc tránh thai, 896, 898 Tác dụng của oxytocin đối với quá trình sinh sản, 843 phản hồi tích cực trong, 817 tử cung trong, 843, 896-897 Bishop's gútweed, 597 Bison, 1064 , 1131 , 1239 Bison anitquus, 1229 Bò rừng bison, 1239 1.3- Bisphosphoglycerate, 170 2.3- Bisphosphoglyceric acid (BPG), 1018 Gen Bithorax, 404 Vị đắng, 951 Bivalents, 219 Hai mảnh vỏ, 662, 663 Gấu đen, 1130 Dẻ bụng đen, 440 Nấm mốc đen, 619 Đen -eyed Susans, 599 Xương rồng ren đen, 603 Ve chân đen (ve hươu), 1151, 1152 Cá đá đen, 1163 Bệnh gỉ sắt thân đen, 612 Blackberry, 601 Bàng quang, 1080 Ung thư bàng quang, 131, 132 Blastocoel ở blastula gia cầm, 914 sự hình thành và đặc điểm của, 904, 906, 907 trong quá trình tạo dạ dày của ếch, 910 trong quá trình tạo dạ dày của nhím biển, 909 Blastocyst được xác định, 906 cấy ghép vào người, 892, 893, 907 tế bào gốc đa năng, 408-409 bài tiết gonadotropin màng đệm ở người, 896 Blastoderm,

905 Blastodisc, 905, 913, 914 Blastomeres được xác định, 904 xác định, 906-907 trong sự phân tách của động vật có vú, 906 trong dạ dày nhím biển, 909 Blastopore được xác định, 633 trong deuterostomes, 634, 679 trong protostomes, 634, 652 trong dạ dày nhím biển, 909 Xem thêm Môi lưng của phôi bào Blastula đã xác định, 904 xác định phôi bào trong, 906-907 tạo dạ dày, 908-915 (xem thêm Tạo phôi) vai trò của sự phân cắt trong việc hình thành,904-905 Blattodea, 672 Bleak, 1140 "Blebs" 226 Thuốc làm chảy máu, 472 Di truyền pha trộn, 233, 234 Blenny, 1174 Block, Barbara, 16, 1036, 1037 Chặn đa tinh trùng, 885, 886-887 Nhóm máu ABO, 243 hệ thống đệm carbonic/bicarbonate, thành phần 35, 1084-1085 , 1037, 1038 là mô liên kết, 819 trao đổi nhiệt ngược dòng ở dạng thu nhiệt, 828 trao đổi nhiệt ngược dòng ở dạng "nóng"; cá, 825 lọc trong viên nang Bowman, 1078-1079 hematocrit, 1037-1038 điều hòa nội tiết tố nồng độ canxi, 847-848 điều hòa nội tiết tố nồng độ phốt phát, 848 trong hệ thống phòng thủ của động vật có vú, 857 tiểu cầu, 1039 hồng cầu, 1038 điều hòa nồng độ thẩm thấu bằng hormone chống bài niệu, 1088-1089 điều hòa nhiệt độ qua da và, 824-825, 828 vận chuyển khí hô hấp, 1016-1019 CO2 trong máu điều hòa huyết áp, 1045 tác dụng lên quá trình tự điều hòa lưu lượng máu, 1044 vận chuyển, 1018-1019 "Buồng máu" 652 Đông máu, 384-385, 1039 Protein đông máu, 323 Rối loạn máu Bệnh hemoglobin C, 312 Bệnh hồng cầu hình liềm, 306, 307, 312 Yếu tố máu VIII, 323 Lưu lượng máu trong động mạch và tiểu động mạch, 1039, 1040 kiểm soát và điều hòa , 1043-1044 dòng chảy ngược dòng trong mang cá, 1010, 1011 qua các mao mạch, 10401041 Điều hòa nội tiết tố đường huyết, 848849, 1066-1067 duy trì mức độ trong khi tập thể dục, 180-181 con đường điều hòa trong quá trình dị hóa glucose, 181-182 Nhóm máu , 53, 243 Bữa ăn máu, dơi ma cà rồng và, 1071 Độ pH của máu ảnh hưởng đến sự liên kết của oxy với hemoglobin, 1018 áp suất riêng phần của carbon dioxide và, 1021 Thành phần huyết tương của, 1038 được xác định, 1026 dịch ngoại bào, 816 lọc trong ống thận mao mạch, 1072 mất protein khi đói, 1050 khả năng vận chuyển oxy, 1016 tách tế bào máu, 1037 tổng hợp protein huyết tương ở gan, 1065 vận chuyển carbon dioxide, 1018, 1019 Huyết áp trong giường mao mạch, 1041 kiểm soát và điều hòa lưu lượng máu, 1043-1044 ở cá, 1028 đo, 1032, 1033 Điều hòa huyết áp angiotensin và, 1087 hormone chống bài niệu và, 1088-1089 peptide natriuretic nhĩ và, 1090 vai trò nội tiết và thần kinh, 1044-1045 vasopressin và, 843 Máu khí hô hấp trong điều hòa huyết áp, 1045 tác dụng tự điều hòa lưu lượng máu, 1044 vận chuyển, 1016-1019 "Đường huyết." Xem Đường huyết Giải phẫu mạch máu, 1040 động mạch và tiểu động mạch, 1039, 1040 cơ chế tự điều hòa lưu lượng máu qua, 1044 điều hòa huyết áp, 1044, 1045 giường mao mạch, 1039-1041 thể động mạch cảnh và động mạch chủ, 1021-1022 trong hệ tuần hoàn kín, 1026 đông máu và, 1039 sự co thắt trong phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy, 837 sự giãn nở khi cương cứng dương vật, 890-891 căng thẳng về thể chất trong phổi của voi lặn với ống thở, 1005, 1022 cơ trơn trong tĩnh mạch (xem Cơ trơn mạch máu), 1041-1042 ở hệ tuần hoàn của động vật có xương sống hệ thống, 1027-1028 Hàng rào máu não, 926, 1041 "Nở hoa" tảo,1219 tảo cát, 556 thủy triều đỏ, 549, 564 virut, 546 đom đóm, 674, 1203 Blubber, 697 "Xanh" phô mai, 622 vi khuẩn xanh lam. Xem Vi khuẩn lam Cơ quan thụ cảm ánh sáng xanh, 771-772, 788 Cá voi xanh, 637, 1164 Bluebells, 462 Ruồi Bluebottle, 1203 Cá ngừ vây xanh, 16-17, 825, 1036, 1037 Cá thái dương Bluegill, 1105, 1106 BMP4. Xem Protein hình thái xương 4 gen BMP 4, 417

Mục lục 1-9 Boas, 423 Khoang cơ thể chuyển động của động vật và, 635-636 bộ xương thủy tĩnh, 999 loại, 635 Sự tích tụ mỡ trong cơ thể khi tiêu thụ quá nhiều thức ăn, 1051 Xem thêm Mô mỡ Sơ đồ cơ thể annelids, 660 phần phụ, 636-637 giun mũi tên, 655 động vật chân đốt, 655 khoang cơ thể và chuyển động, 635-636 chelicerates, 668 loài giáp xác, 671 xác định, 634 côn trùng, 671.672 đặc điểm chính của, 634 động vật thân mềm, 663 tuyến trùng, 666 hệ thần kinh, 637 thực vật, 709-712 động vật nguyên sinh, 652 phân đoạn , 636 bọt biển, 644 đối xứng, 634-635 ở động vật có xương sống, 685 Phân chia cơ thể trong quá trình phát triển ở động vật, 916, 917 xác định ở Drosophila melanogaster, quy định 401-405 bởi gen Hox, 916-917 Kích thước cơ thể não và, số lượng nhiễm sắc thể 973 và, 218 ảnh hưởng của nồng độ oxy trong khí quyển đến kích thước cơ thể côn trùng, 505, 513, 514, 522 ảnh hưởng đến mật độ loài đặc trưng, phạm vi 1160 ở chim, phạm vi 696 ở động vật có vú, mối liên hệ 696-697 với tốc độ trao đổi chất cơ bản, 826-827 khuếch tán khí hô hấp và , 1007 sự khác biệt giữa các giống chó, 352 Sự thích nghi với nhiệt độ cơ thể, 821 hệ thống phân loại, 822 tác động của những thay đổi trong, 821 "hạn chế điểm" các mẫu áo khoác và, 245 quy định (xem Điều chỉnh nhiệt) Bogs, 1140 Hiệu ứng Bohr, 1018 mô hình Bohr, 27 Boiga không đều, 1235 "Bu lông," 761 Bọ Bombardier, 1173 Bombina Bombina, 479 Bombina variegata, 479 Bombus lucorum, 476 Bombycilla

cedrorum, 696 Bombyx mori, 950 Các yếu tố hành vi liên kết ảnh hưởng đến chuột đồng, 125 oxytocin và, 843 Xương là mô liên kết, 819 sự phát triển, 1001 kiểm soát nội tiết tố trong quá trình luân chuyển , 847, 848 tương tác với cơ ở khớp, 1001-1002 chứng loãng xương và, 1000-1001 quá trình tăng trưởng, 416-417 cấu trúc của, 1000 loài khủng long chân thú, 695 Sự hình thành tủy xương của các tế bào bạch cầu, 858 trong hệ bạch huyết, 857 sản xuất hồng cầu, 1038 loại tế bào gốc đa năng, 408 Protein hình thái xương 4 (BMP4) phát triển mỏ ở chim, 412, 424 mất màng chân ở chim nonaqua tic, 417 Protein hình thái xương (BMP), 913 Bonner, James, 788, 789 Booklice, 672 Rừng phương bắc, 1129-1130 Cú phương bắc, 1129 Borlaug, Norman, 756 Boron, 741 Borthwick, Harry, 772 Boston Marathon, 815 Bothus lunatus, 445 BotoxÂ®, 542, 936 Botrytis fabae, Chai 801 tế bào, 909, 910 độc tố Botulinum, 936 Bệnh ngộ độc, 542 Boulding, Kenneth, 1245 viên nang Bowman, 1078-1079, 1080, 1081 Boyer, Herbert, 374 Đặc điểm giải phẫu của động vật tay cuộn, 652 mô tả, 658-659 phân nhóm chính và số loài còn sống, 632 nấm khung, 622, 623 Bradypus variegatus, 1137 Sự ghép nối thay thế não và, 347 hàng rào máu não, 926, 1041 độ phức tạp ở động vật có xương sống, 943 sự phát triển ở động vật có vú, 968-969 sự đa dạng về kích thước và độ phức tạp, 943 sớm phát triển, 916 vùng học tập và trí nhớ, 981-982 luồng thông tin của hệ thần kinh và, 968 sự ức chế quá mức, 924, 939, 943 điều chỉnh lượng thức ăn ăn vào, 1067-1068 ngủ và mơ, 978-980 ở hệ thần kinh nhỏ, 941 cấu trúc và chức năng ở động vật có vú,969-973 Xem thêm Não người "San hô não" 647 Hình ảnh não, 970 Kích thước não kích thước cơ thể và, 973 sự tiến hóa ở người, 704 Thay đổi thân não trong khi ngủ, 979 kiểm soát hơi thở, phát triển 1019-1020, 968, 969 cấu trúc và chức năng, 969-970 Phân nhánh, ở rhyniophytes, 580 Branchiostoma lanceolatum , 683 Branchipod, 670 Brassica oleracea , 432, 724 Brassinosteroid, 759, 771 Braxton Hicks co thắt, 896, 897 Chó ngao Brazil, 352 gen BRCA1, 245, 246 Khuôn bánh mì, 282-283, 619 Lúa mì làm bánh mì, 225, 226 DNA ung thư vú công nghệ và chẩn đoán microarray, 383 khả năng biểu hiện của alen BRCA1 và, 246 lần quét SNP ở người, 368 protein gây ung thư, 228 sự xâm nhập của gen BRCA1 và, 245 loại thuốc điều trị ung thư vú nhắm vào thụ thể estrogen, 325 Herceptin, 229 liệu pháp miễn dịch, 871 tế bào ống vú , 333 Sữa mẹ, 843 Tác dụng của hô hấp đối với lưu lượng máu tĩnh mạch, 1042 điều hòa, 1019-1022 Xem thêm Trao đổi khí hô hấp; Thông gió Mùa sinh sản, 476 Brenner, Sydney, 362 Brevipalpus phoenicis, 669 Men bia, 620, 623, 624, 626 Briggs, Robert, 406 Kính hiển vi trường sáng, 80 Tôm ngâm nước muối, 1072, 1073 Brines, 536 Thông Bristlecone , 593 Ngôi sao giòn, 681, 682 Tu viện Brno, 233 Sán dây cá rộng, 641 khu vực Broca, 981 Bông cải xanh, 724 Brock, Thomas, 277-278 Bromelain, 604 Bromeliads, 678 Bronchi, 1013, 1014 Bronchioles, 1013, 1014 Cá bố mẹ ký sinh, 1093, 1102, 1117 Nâu, Patrick, 742, 743 Tảo nâu, 556 Mỡ nâu ở trưởng thành, 834 đặc điểm, 819 chuyển hóa mỡ trắng thành, 834, 839 năng lượng nhiệt từ, 165, 174 trong sản sinh nhiệt không run , 827-828 UCP1 và giảm cân, 182 loài chim bò đầu nâu, 1093, 1233 Nấm mốc nâu, 624 Rắn cây nâu, 1235 Cải Brussels, 724 Bryophyta, 574 đặc điểm giải phẫu của Bryozoans, 652 khuẩn lạc, 641 mô tả, 656 lophophores, 654 chính phân nhóm và số lượng loài còn sống, 632 bệnh dịch hạch, 534, 542 Buckley, Hannah, 1197 vảy chồi, 721, 722 nảy chồi, 562, 620, 881 nấm men chớm nở, 362 Xem thêm Saccharomyces cerevisiae Nụ được xác định, 709 rêu, 576, 577 của cành cây, 721, 722 Bộ đệm hệ thống đệm máu, 10841085 thuộc tính của, 35-36 Bufo marinus, 1164, 1235 Bufo periglenes, 691 Tuyến hành tây, 890 Củ, 793 Củ hành động mạch, 1028 Dòng chảy lớn được xác định, 727-728 trong phloem, 728 , 735-738 in xylem, 728 Bull, James, 457 Bull trout, 1228 Bullhorn acacia, 1178, 1179 Bumblebees, 1183 Bundle of His, 1034, 1035 Tế bào vỏ bọc bó, 198, 199, 721 Burgess Shale, 516 Burs, 784 Bush Monkeyflower, 598, 599 Butan, 41 Buteo galapagoensis, 2 Bướm, 442-443 Xem thêm Lepidopterans; loài bướm cụ thể c C Horizon, 745 C ring, 83 cây C3, 198, 199, 200, 202 cây C4, 198-200, 202 cây bắp cải, 724, 761 Cactaceae, 1133 Cacti thích nghi với điều kiện rất khô hạn, 807, 808 số loài, 603 chức năng lỗ khí trong, 734 Chim sẻ xương rồng, 474, 1154-1155 Ruồi caddis, 672, 674 Caecilians, 690, 691, 692 Caenorhabditis elegans nghiên cứu về apoptosis đang phát triển,399 thông tin về bộ gen, 361, 362, 363 microRNA, 347 là sinh vật mẫu, 666

1-10 Xác định chỉ số âm hộ, 396, 397, 398 Xem thêm Tuyến trùng Caffeine, 128 Caimans, 693-694, 1106 Bọt biển chứa canxi, 630, 643-644 Calciferol, 848, 1053 , 1054 Hoạt động của Calcitonin, 842 ảnh hưởng lên nồng độ trong máu của canxi, 847 nguồn tuyến giáp, 845, 846 Calcitriol, 848 Canxi trong dinh dưỡng động vật, 1052-1053 trong xương, 1000 điều hòa nội tiết tố canxi trong máu, 847-848 trong dinh dưỡng thực vật,

741 Canxi cacbonat trong trầm tích đá vôi, 557,565 trong carbon đại dương dự trữ, 1217 sỏi tai, 956, 957 ở vỏ trùng lỗ, 557 giải phóng canxi do canxi, 992-993 kênh ion canxi trong co cơ tim, 992-993, 1033, 1034 trong tế bào tạo nhịp tim, 1033, 1034 trong quá trình siêu phân cực của tế bào thần kinh khi bắt đầu ngủ, 979 trong sự co cơ xương, 990 Xem thêm Kênh canxi kiểm soát điện áp Các ion canxi trong sự co cơ tim, 992-993, 1033, 1034 trong tế bào tạo nhịp tim, 1033, 1034 đạp xe trong cơ tim tác động đến nhịp tim , 1034, 1036, 1037 trong sự co cơ bay của côn trùng, 998 giải phóng chất dẫn truyền thần kinh ở các điểm nối thần kinh cơ, 936, 937 vai trò trong thụ tinh ở động vật, 886, 887 là chất truyền tin thứ hai, 135, 136 trong co cơ xương, 989-990, 991 trong cơ trơn co bóp, 993 trong thư giãn cơ trơn, 136 co thắt cơ uốn ván và, 994-995 Canxi photphat, 21, 1000 Bơm canxi trong lưới cơ tương của cơ tim, 1034 trong co cơ xương, 989-990 California condor, 1244 California chuối, 1161 Callaway , John, 1240 Calliarthron, 572 Callose, 799 Callus (calli), 405 Callyspongia plicifera, 1007 Calmodulin, 412, 424, 993 Caloplaca, 613 Calo (Cal), 1049 Calo (cal), 147 Calvin, Melvin, 194, 195 Calvin chu trình ở thực vật C4, 199 ở thực vật CAM, 200 liên kết quang hợp và hô hấp ở thực vật, 201 trong quang hợp, 188 quá trình và sản phẩm, 194–196 thí nghiệm đồng vị phóng xạ, 193-194, 195 kích thích bằng ánh sáng, 196-197 Calyx, 597 Thực vật CAM, 200 Camalexin, 801 Camarasaurus, 21 Camarhynchus pallidus, 474 Camarhynchus parvulus, 474, 1150 Camarhynchus pauper, 474 Camarhynchus psittacula, 474 Vụ nổ Cambri, 516 kỷ Cambri, 506-507, 516, 517 Phô mai Camembert, 624 protein thụ thể cAMP (CRP), 332 Campanula rotundifolia , 462 Campephilus mainis, 1230, 1231 Quần đảo Canary, 440 Canarygrass, 762, 763, 764 Canavanine, 803, 805 Xương hủy hoại, 1001 Thuốc trị ung thư cisplatin, 259, 268, 278 chất ức chế cạnh tranh của enzyme, 158 chất gây rối loạn về động lực học vi ống, 96 nhắm vào chu kỳ tế bào, 228-229 Liệu pháp miễn dịch điều trị ung thư, 871 chất ức chế Ras, 131 nhắm vào chu kỳ tế bào, 228-229 sử dụng tế bào gốc đa năng, 408 Ung thư ảnh hưởng đến quỷ Tasmania, 232 ngăn chặn quá trình chết theo chương trình, 382 đặc điểm của tế bào ung thư, 227 bệnh bạch cầu dòng tủy mãn tính, 304, 305 methyl hóa DNA và 344 tế bào HeLa, 205 khử histone và 344 thay đổi phân tử trong tế bào ung thư, 228 từ đột biến thành tế bào soma, 310-311 tế bào bình thường chết và,226 tỷ lệ lưu hành ở Hoa Kỳ, 227 retrovirus RNA và, 544 con đường truyền tín hiệu và, 131, 132 đột biến soma và, 314 telomerase và, 275 sự phân chia tế bào không được kiểm soát và, 227-229 sự phân hủy cyclin bị gián đoạn bởi virus và, 349 Xem thêm cụ thể ung thư Candelabra, 1132 Candida albicans, 612 cóc mía, 1164, 1235 Răng nanh, 1055 Canis lupus quenis, 352 Xem thêm Chó Canis simensis, 1242 5'-Cap, 348 Phức hợp gắn nắp, 293 Cape Sugarbird, 1134 Capecchi, Mario , 382 Tác dụng của mao mạch, 731 Cơ chế tự điều hòa lưu lượng máu của giường mao mạch, 1044 hàng rào máu não, 1041 tác dụng của cơ chế tự điều hòa đối với huyết áp trung bình, 1043 cấu trúc và chức năng, 1028, 1039-1041 Capra pyrenaica, 1134 Capsid, 340 Viên nang, của sinh vật nhân sơ , 82, 83 Chương trình nhân giống nuôi nhốt, 1244 Carapace, 671 "Nạp carbohydrate" 997 Carbohydrase, 1058 Vai trò sinh hóa của carbohydrate, 51 phân hủy bởi enzyme tiêu hóa, 1057, 1058 chuyển hóa dị hóa, 179 loại, 51 biến đổi hóa học, 55 hiệu suất năng lượng, 1049, 1050 công thức chung, 51 liên kết glycosid, 53 liên kết màng, 106, 109 thành phần monome, 40 monosacarit, 52 polysacarit, sản xuất 53-54 trong quang hợp, tỷ lệ 186, 193-197 trong cơ thể sống, 41 dưới dạng năng lượng dự trữ trong cơ thể động vật, 1050 khả năng liên kết cộng hóa trị cacbon, 27 độ âm điện, 28 đồng vị, 23 số khối , quy tắc 22 octet cho sự hình thành phân tử, 25 nguồn cho nấm hoại sinh, 611 Carbon-12, 507 Carbon-14, 507 Nấm chu trình carbon trong, 611 lượng toàn cầu được giải phóng bởi lửa, 1214 chu trình toàn cầu, 1216-1218 Carbon dioxide trong đệm bicarbonate hệ thống, 1084, 1085 vận chuyển máu, cố định 1018-1019 trong quang hợp (xem phần Cố định carbon dioxide) trong chu trình carbon toàn cầu, 1216-1218 tác động đến mật độ lỗ khí thực vật, 734 được tạo ra bởi nấm men trong sản xuất thực phẩm và đồ uống, 623 được tạo ra trong quá trình dị hóa glucose , 169, 170, 171 Trao đổi hô hấp bằng khuếch tán, 1008 chức năng khí khổng trong sự hấp thu của thực vật, 732-734 Xem thêm Carbon dioxide khí quyển Cố định carbon dioxide ở thực vật C3 và C4, 198-200 ở thực vật CAM, 200 sự tiến hóa của các con đường trong, 200 trong tương tác trao đổi chất ở thực vật, 201 trong quang hợp, 186, 193-197 Đồng vị cacbon, 74 cacbon monoxit, 1017 khung cacbon, 1051-1052 ion cacbonat, 1216 ion bicarbonat axit cacbonic và, 34 trong vận chuyển cacbon đioxit trong máu, 1018, 1019 hệ thống đệm carbonic/bicarbonate, 35 trong trao đổi cation qua rễ, 746 trong axit hóa đại dương, 1217 Carbonic anhydrase, 1018, 1019, 1060, 1061 Mức oxy trong khí quyển thời kỳ Carbon, 512-513 những thay đổi trên Trái đất và các sự kiện lớn trong cuộc sống, 506-507 đặc điểm của sự sống, 520 sự suy giảm của nấm, 611 sự tiến hóa của lá, 583 côn trùng

khổng lồ, 505 thực vật có mạch, 580 tính chất axit nhóm Carboxyl, 34 carbohydrate biến đổi hóa học, 55 ảnh hưởng của pH, 161 liên kết peptide trong axit amin , 43-44, 45 tính chất của, 40 Axit cacboxylic, 70 Carboxypeptidase, 154, 1062 Car char odon megalodon,687 Chất gây ung thư, 310, 311 Điện thế hoạt động của tim phối hợp co cơ, 1034, 1035 điện tâm đồ, 1035-1036 tế bào tạo nhịp và co cơ tim, 10321034 Chu kỳ tim, 1031-1032 Xơ vữa động mạch cơ tim và, 1043 ion canxi đạp xe trong trạng thái "nóng" cá, 1036, 1037 co lại, 991-993, 10321034, 1035 Định luật Frank-Starling, 1042 hàm số, 817, 987

Chỉ số 1-11 sự tích hợp của quá trình đồng hóa và dị hóa trong quá trình tập luyện, 180-181 tế bào tạo nhịp tim, cấu trúc 1032-1034 (xem thêm Tế bào tạo nhịp tim), 991 Sản lượng tim (CO) có nghĩa là áp lực động mạch và, 1043 sự điều hòa của, 1044, 1045 Bệnh tim mạch, 1042-1043 Cardon, 1132 Hành vi chăm sóc, 141 Động vật ăn thịt được xác định, 1054 ăn và tiêu hóa thức ăn, 1055 số loài, 698 răng, 1055 Thực vật ăn thịt, 751-752 (sắc tố phụ 3-Carotene trong quang hợp, 190 ở thực vật biến đổi gen, 388 sắc tố phụ carotenoid trong quang hợp, 190 ở tảo nâu, 556 ở phức hợp thu ánh sáng, 191 ở tảo đỏ, 571 cấu trúc và chức năng, 58 động mạch cảnh, thân cảnh, 1021-1022, 1045 thụ thể căng trong điều hòa huyết áp, 1088 -1089 Thân động mạch cảnh, 1021-1022, 1045 Giải phẫu lá noãn, 591 sự tiến hóa, 598 chức năng, 779 cấu trúc của hoa, 596-597 Ong thợ mộc, 1183 Carpolestes, 701 Vận chuyển qua trung gian vật mang, 117 Protein vận chuyển được xác định, 115 trong khuếch tán thuận lợi, 117 Virus mang, 323, 324 Bọ ăn cà rốt, 1203 Cà rốt, 405-406, 718 Khả năng vận chuyển, 1158, 1165 Sụn là mô liên kết, 819 galactosamine trong, 55 ở bộ xương của động vật có xương sống, 9991000 Xương sụn, 1001 Sụn cá. Xem bộ xương sụn Chondrichthyans, 1000 dãy núi Cascade, 509 dải Casparian, 730, 744 Caspase, 226, 227, 399-400 Sắn, 708, 724 Cassowaries, 694 Castercantha, 39 Castor canadensis, 700 Chuyển hóa dị hóa, 179-180 Phản ứng dị hóa thay đổi năng lượng trong, 146 phản ứng tỏa nhiệt, 147, 148 hệ thống điều hòa cảm ứng ở sinh vật nhân sơ, 332 sự tích hợp của quá trình đồng hóa và dị hóa, liên kết 180-181 với các phản ứng đồng hóa, 146, 179-180 Xem thêm Dị hóa glucose Ức chế dị hóa, 332 Catalase, 156, 176 Chất xúc tác chức năng của, 151 bản chất không đặc hiệu của, 152 RNA và nguồn gốc của sự sống, 71-72, 73 Xem thêm Enzyme Catasetum, 588, 605 Catasetum macrocarpum, 605 (3-Catenine, 904, 911, 912 Caterpillars, 1176 Catfish, 1140 Cations , 29 Kiểu hình hạn chế điểm của mèo, 306 trường tiếp nhận hạch võng mạc, 975, 976 Toxoplasma và, 554 Cattails, 1140 Gia súc, 245, 407, 440 Diệc gia súc, 1171 Vây đuôi, 687 Súp lơ, 724 Nhân quả, 98 Cavanillesia platanifolia, 1136 Ruồi cua Cayman, 1231 CD4 protein, 872 cDNA. Xem Vật liệu manh tràng DNA bổ sung, 1064 Cech, Thomas, 72 Cecum, 1064 CED-3 protein, 399 CED-4 protein, 399, 400 CED-9 protein, 399, 400 Cedar sáp, 696 Celestial Navigation, 1109-1110, 1111 Celiac hạch, 974 Xác định độ bám dính của tế bào, 110 với chất nền ngoại bào, 111-113 đồng hình và dị hình. 111 vai trò của protein và carbohydrate trong. 111 ý nghĩa ở sinh vật đa bào, 110-111 loại mối nối tế bào trong. 111, 112 Liên kết tế bào. Xem Sự kết dính của tế bào Cơ thể tế bào, của tế bào thần kinh, 925 Sự điều hòa bất thường của chu kỳ tế bào trong tế bào ung thư, 228 phương pháp điều trị ung thư nhắm mục tiêu, xác định 228-229, thời gian 208,208 đột biến tăng chức năng trong thuốc ức chế khối u và 306 tín hiệu bên trong kiểm soát, nguyên phân 208-211, tóm tắt các sự kiện 211-217, 217 điểm kiểm tra chu kỳ tế bào, 210-211, 215 Xác định tế bào. Xem phần Xác định sự biệt hóa tế bào. Xem Sự biệt hóa Sự phân chia tế bào trong sinh sản vô tính, 217 bệnh ung thư và, 227-229 sự biệt hóa tế bào trong phôi và, 399 sự kiểm soát, 208-211 ở sinh vật nhân chuẩn, 207-211 tế bào HeLa, 205, 229 hậu quả quan trọng của, 206 sự kiện quan trọng trong, 206 nguyên phân, 211-217 (xem thêm Nguyên phân) trong hình thái học, 394 ở sinh vật nhân sơ, 206-207 trong sinh sản hữu tính, 217, 218-219 (xem thêm Giảm phân) Xem thêm Vận động tế bào Sự mở rộng tế bào Sự mở rộng do auxin gây ra ở thực vật, 766-767 trong hình thái học, 394 Xác định số phận tế bào, 394 quá trình xác định, 395-396, 397 (xem thêm Xác định) hạn chế trong quá trình phát triển, 394 Phân đoạn tế bào, 84, 85 Thí nghiệm tổng hợp tế bào, 208-209 Các mối nối tế bào. 111, 112 Chuyển động tế bào lông mao và tiên mao, 96-98 integrins và, 112, 113 vi sợi và, 95, 96, 98, 99 trong hình thái học, 394 Tấm tế bào, 710 Hiệu lực tế bào, 394 Nhận dạng tế bào được xác định, 110 tầm quan trọng ở sinh vật đa bào, 110-111 Lý thuyết tế bào, 78 Sự tiến hóa giao tiếp giữa tế bào với tế bào của đa bào và, các điểm nối khoảng cách 140-141, cảm ứng 139-140 trong việc xác định số phận tế bào, 395-396, 397 plasmodesmata, 139, 140 Xem thêm Tín hiệu giữa các tế bào; Con đường truyền tín hiệu Thành tế bào của vi khuẩn, 527, 528 tảo cát, 555 mất đi ở điều kiện nhân thực, 551 tế bào thực vật (xem Thành tế bào thực vật) của sinh vật nhân sơ, 82, 83 Cellobiose, 53 Cấu trúc tế bào

động vật, 86 (xem thêm Tế bào động vật) lý thuyết tế bào, 78 cái chết, 225-227 khuếch tán bên trong, 114 ảnh hưởng của thẩm thấu đến thể tích, 1072 ảnh hưởng của đường dẫn truyền tín hiệu, 137-139 thí nghiệm về nguồn gốc của, 73-74 kính hiển vi, 79, 80-81 cấu trúc tế bào thực vật, 87 (xem thêm Tế bào thực vật) màng sinh chất, 79-81 sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, 81 (xem thêm Tế bào nhân chuẩn; Sinh vật nhân sơ) điều hòa tuổi thọ của protein, điều hòa 348-349 của môi trường bên trong, 10 phản ứng với tín hiệu giữa các tế bào , 125, 126-127 tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích, 78-79 loại công việc được thực hiện, 10 "Uống rượu trong tế bào." Xem Pinocytosis "Ăn tế bào." Xem Phagocytosis Các giai đoạn kích hoạt và tác động miễn dịch tế bào, 873, 874 liên kết kháng nguyên với thụ thể tế bào T, 871-872 mô tả, 863-864, 865 tế bào T tác động trong, 865, 866, 871, 872, 873, 874 protein MHC trong, 871, 872, 873, 874 trình diện kháng nguyên đối với thụ thể tế bào T, 872 bị ức chế bởi tế bào T điều hòa, 874 trong cấy ghép mô, 874 Hô hấp tế bào được xác định, 91 năng lượng thu được từ hô hấp tế bào và lên men so sánh, 178 liên kết với quá trình quang hợp ở thực vật, 201 ty thể và, 91 tổng quan, 166-167, 168 Khuôn chất nhờn tế bào, 561 Chuyên môn hóa tế bào ở sinh vật nhân chuẩn, 4 ý nghĩa đối với đời sống đa bào, 9 Liệu pháp tế bào, vai trò của các yếu tố phiên mã trong, 336, 337, 338 Cellulase,1063 Quá trình tiêu hóa cellulose ở động vật ăn cỏ, 10631064 ở thành tế bào thực vật, 710, 711 chức năng tế bào bảo vệ thực vật và, 733 cấu trúc và chức năng, 54 kỷ Kainozoi, 506-507, 521-522 "Các trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra,”" 1237, 1238 Centimorgans (cM), 248 Rết, 669-670 "Giáo điều trung ương" 285 Tổ chức giải phẫu hệ thần kinh trung ương (CNS), 968-969

1-12 Các thành phần chỉ số, 941 được định nghĩa, 968 sự phát triển ở con người, 968-969 chức năng của con người, 637 glucose làm nhiên liệu cho, 1067 luồng thông tin vào và ra, 969 điều hòa hơi thở, 10191022 tự nhận thức và, 983 cấu trúc và chức năng ở động vật có vú, 969-973 Bộ tạo mô hình trung tâm, 969 Rãnh trung tâm, 971 Không bào trung tâm, 710 Hợp nhất trung tâm, 470, 471 Centrioles trong tế bào động vật, 86 tinh trùng đóng góp cho hợp tử, 903 cấu trúc và chức năng trong phân chia tế bào, 212, 215 Centrocercus urophasianus , 1105 Centromeres liên kết trong kỳ giữa giảm phân II, 220 liên kết trong kỳ giữa phân bào, 215 so sánh giữa nguyên phân và giảm phân, 223 nhiễm sắc thể chị em trong nguyên phân, 212, 213.216 Centrosome của hợp tử động vật, 903 cấu trúc và chức năng trong phân chia tế bào, 212-213 , 214, 215 Thực vật thế kỷ, 785 Cephalization, 634-635 Cephalohordates, 684 Cephalopod mô tả về, 662, 663, 664 mắt tạo ảnh, 958, 959 Cephalothorax, 668 Ceramium, 572 Cercozoans, 557 Tiểu não, 968, 969 Mô tả vỏ não trong số, 969 thùy trán, 971-972 trong quá trình tiến hóa não người, 973 thùy chẩm, 973 thùy đỉnh, 972-973 khả năng tự nhận thức và, 983 cấu trúc và chức năng, 970-971 thùy thái dương, 971 bán cầu não, 969, 980-981 Bán cầu não, 969 cấu trúc và chức năng, 970-973 Certhidea olivacea, 474 Mũ cổ tử cung, 898 Đốt sống cổ, 418 Cổ tử cung ở người, 892, 893 trong chuyển dạ và sinh nở, 896, 897 Mổ lấy thai, 540 Cetaceans blubber, 697 tiến hóa, 700 số lượng loài, 698 Xem thêm Cá voi Cetartiodactyla, 698 CFC. Xem gen CFTR fluorocarbons clo hóa, 318 Chaetopleura angulata, 663 Chagas' bệnh, Chuỗi 559, Ernst, 608 Chakrabarty, Ananda, 373 Chalfie, Martin, 449 Challenger Deep, 557 Chaneton, Enrique, 1162 Protein kênh, 115-116 "Chaos amip," 559 Chaos carolinensis, 559 Chaparral, 1134-1135, 1146 Xem thêm Fynbos Chaperone protein, 51, 131 Chaperonin, 810 Char a Vulgaris, 573 Sự dịch chuyển ký tự, 1183 Ký tự được xác định, 234 kiểu hình, 431 Charcharodon charcharis, 688 Chargaff, Erwin, 264 Quy tắc của Chargaff, 264, 265, 266 Chase, Martha, 261-263 Chasmosaurus belli, 519 Ruồi nhảy phô mai, 1188, 1203 Phô mai, nấm mốc và, 622, 624 Quỹ bảo tồn báo săn, 75 Báo gêpa, 62, 75 Cheirurus ingricus, 668 Chelicerae, 668, 669 Chelicerates, 632, 667, 668-669, 675 Chelonia mydas, 888 Chelonoidis nigra , 2 Chelonoidis nigra abingdonii, 694 Liên kết hóa học Liên kết cộng hóa trị, 26-28 xác định, 26 liên kết hydro, 30 tương tác kỵ nước, 30 điểm hấp dẫn ion, 28-29 liên kết anhydrit axit photphoric, 150 lực van der Waals, 30 Phòng vệ hóa học đối với con mồi, 1173 Xem thêm Phòng vệ hóa học thực vật Năng lượng hóa học trong hệ thống sinh học, 145 được giải phóng trong quá trình oxy hóa glucose, 166-169 Cân bằng hóa học được xác định, 148 enzyme và, 153 năng lượng tự do và, 148-149 Giả thuyết tiến hóa hóa học về sự xuất hiện của polyme, 71 về nguồn gốc sự sống, 3 thí nghiệm tổng hợp tiền sinh học,69-71 Phân bón hóa học tác động sinh thái, 740, 1207, 1219, 1220-1221 tác động đến chu trình nitơ toàn cầu, 1218-1219 Các phản ứng hóa học được xác định, 31 năng lượng và, 31 chuyển đổi năng lượng, 145-149 định luật tác dụng khối lượng, 35- 36 phân tích định tính và định lượng, 33 chất phản ứng và sản phẩm, 31, 145 thuận nghịch, 34, 35-36 vai trò của electron trong, 24, 25 vai trò của enzyme trong, 151-154 protein thụ

thể của hệ thống tín hiệu hóa học, 127-131 "phản hồi" đến, 125, 126-127 loại và nguồn tín hiệu, 126 Xem thêm Đường dẫn truyền tín hiệu Tín hiệu hóa học trong giao tiếp ở động vật, 1110-1111 ở động vật, 835-836 (xem thêm Nội tiết tố động vật) trong nấm mốc, 838 Khớp thần kinh hóa học, 926, 936-939 Xem thêm Synapse Tác nhân chiến tranh hóa học, 940 Phong hóa hóa học, 745-746 Các kênh ion bị kiểm soát hóa học, 930, 937 Trình diễn thí nghiệm thẩm thấu hóa học, 174, 175 cơ chế tổng hợp ATP, 174 trong quá trình phosphoryl hóa oxy hóa, 171 quá trình photpho hóa và tổng hợp ATP, 192 -193 lực vận động proton và, 173-174 Hóa tự dưỡng, 538, 1189 Hóa dị dưỡng, 538, 539 Các thụ thể hóa học trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 được xác định, 949 phát hiện nồng độ khí hô hấp trong máu, 1021-1022 phát hiện pheromone, 950 ảnh hưởng trên các kênh ion, 947, 948 trong khứu giác, 949-950 trong nụ vị giác, 951 trong cơ quan vomeronasal, 950-951 Hóa trị, 51 Chengjiang, 516 Chenopodium album, 1200 nhà máy điện hạt nhân Chernobyl, 811 Bệnh bạc lá hạt dẻ, 622 Nhai, 686 Chiasmata , 219, 220, 222 Gà BMP4 và sự phát triển mỏ, 424 màng ngoài phôi, 918 dạ dày, 913-914 thông tin về gen, 361 phát triển chi sau, 417 tế bào trưởng, 1060 Chihuahua, 352 Sinh con, 896-897 Chimaera, 687, 688 Genom so sánh của Tinh tinh , 366 hành vi tìm kiếm các khoáng chất thiết yếu, 1105 nguồn gốc, 702 hộp sọ, 704 Điều trị bệnh sốt rét bằng artemisinin của Trung Quốc, 797 liệu pháp tế bào gốc ở, 102 Chiroptera, 698 Chitin như một chất khơi dậy khả năng phòng vệ của thực vật, 799 ở bộ xương ngoài, 655, 999 ở nấm, Cấu trúc 609, 55 Chitinase, 801 Chiton, 662, 663 Chlamydia psittaci, 534 Chlamydias, 533, 534 Chlamydomonas, 140, 141 Chlorella, 14 kênh ion Clorua hoạt động ở các khớp thần kinh ức chế, 938 giảm sự ức chế quá mức trong não chuột, 943 ion Clorua hoạt động ở các khớp thần kinh ức chế, 938 chức năng tế bào bảo vệ thực vật và, 733 đặc tính, 29 vận chuyển bằng tuyến muối ở mũi, 1073 hấp thu bởi halophytes, 811 Fluorocarbon clo hóa (CFC), 311, 1211-1212 Clo trong dinh dưỡng động vật, 1052 độ âm điện, 28 lực hút ion , 28-29 trong dinh dưỡng thực vật, 741 Chất diệp lục hấp thụ năng lượng ánh sáng, 188-190 chuyển đổi đồng hóa và, 180 đột biến ở thực vật, 252 Chất diệp lục a ở vi khuẩn lam, 532, 538 cấu trúc phân tử, 190 thay đổi quang hóa sau khi hấp thụ ánh sáng, 191 trong hệ thống quang học, 190 trong tảo đỏ, 571, 572 Chất diệp lục b, 190, 191 Chất diệp lục, 140-141, 572, 573 DNA lục lạp (cpDNA), 456 Sự cố định carbon dioxide lục lạp trong,193197 (xem thêm quá trình cố định CO2) ở cercozoan, 557 nguồn gốc nội cộng sinh, 102, 550, 551-552 ở glaucophyte, 571, 572 ở sừng sừng, 578 quang photpho hóa và tổng hợp ATP, 192-193 trong quang hô hấp, 197, 198 tế bào thực vật, 87 vị trí quang hợp, 188 cấu trúc và chức năng, 92, 93

Chỉ số 1-13 Chuyển gen vào nhân, 366 Choanocytes, 633 , 644 Choanoflagellate, 609, 631, 633, 644 "Vết sô cô la" nấm, 801 Cholecystokinin (CCK), 1061, 1065 Bệnh tả, 534, 542, 1063 Cholesterol trong quá trình hấp thu chất béo ở ruột non, 1062, 1063 trong xơ vữa động mạch, 1042 màng sinh học và, 106, 107 tăng cholesterol máu mang tính gia đình, 121 cơ chế hấp thu theo tế bào, 121 cấu trúc và chức năng, 58 tổng hợp calciferol từ, 848 trong tổng hợp hormone steroid, 836 tế bào thần kinh Cholinergic, 974, 975 đặc tính Chondrichthyans, 687, 688 bài tiết urê, 1074 điều hòa thành phần ion của dịch ngoại bào, 1073 điều hòa cân bằng muối và nước, 1077 Chondrocytes, 416-417 Chordamesoderm, 910, 915-916 Hợp âm trong phát sinh loài động vật, 630 cấu trúc dẫn xuất đang phát triển, 683-684 mối quan hệ tiến hóa, 455 nhánh chính, 683 thành viên của, 679 thần kinh, 915-916 động vật có vỏ và lưỡi mác, 683, 684 Xem thêm Động vật có xương sống hợp âm, 916 Hợp âm trong trứng gà, 918 ở động vật có vú có nhau thai, 919 nhung mao màng đệm, 907 lấy mẫu nhung mao màng đệm, 321 Chown, S. L., 1199 Sâu cây Giáng sinh, 638 Chroicocephalus novaehollandiae, 412 Chromatids lai qua và trao đổi gen, 247-249, 250 sự khác biệt giữa nhiễm sắc thể và nhiễm sắc thể, 215 sự kiện trong giảm phân, 220-221 trao đổi trong giảm phân I, 219-220, 222 Xem thêm Nhiễm sắc thể chị em Chromatin xác định, 88 tái cấu trúc, cấu trúc 344, 791, 211 -212, 213 Crom, 1052 Chromodoris, 1174 Nhiễm sắc thể, 773, 774 Nhiễm sắc thể, 92 Đột biến nhiễm sắc thể Mô tả, 307-308 trong các bệnh di truyền ở người, 312-313 Nhiễm sắc thể 1, 366 Nhiễm sắc thể 8, 366 Nhiễm sắc thể 15, 345 Nhiễm sắc thể 19, 36 6 Nhiễm sắc thể 21, 224, 308, 924 Số lượng nhiễm sắc thể đơn bội và lưỡng bội, 218 giảm phân, 219, 221 tế bào soma, 218 nhiễm sắc thể được xác định, 88, 206 sự khác biệt giữa nhiễm sắc thể và nhiễm sắc thể, 215 ở sinh vật nhân chuẩn, 361 locus di truyền, 242 thông tin về bộ gen, 355 quá trình methyl hóa DNA toàn cầu, 345-346 cặp tương đồng, 218 (xem thêm Nhiễm sắc thể tương đồng) phân ly độc lập trong quá trình hình thành giao tử, 237, 239 kiểu nhân, 224, 225 liên kết gen, 247, 248, 249-252 lỗi phân bào, 222, 224 số lượng ở sinh vật, 218 nguồn gốc sao chép, 269, 271 sao chép ở sinh vật nhân sơ, 206, 207 phân tách và

di chuyển ở kỳ sau, 214-216 ở tế bào soma, 218 biệt hóa bằng phản ứng tổng hợp trung tâm, 470, 471 telomere, 275 Bệnh bạch cầu dòng tủy mãn tính (CML)), 304, 305 Bệnh phổi tắc nghẽn mạn tính, 862 Thiếu protein mãn tính, 1050 Hoa cúc, 761 Chthamalus stellatus, 1184 Chylomicron, 1062, 1063, 1066 Chyme, 1061 Chymotrypsin, 154, 1062 Nấm Chytrid suy giảm lưỡng cư và, 612 mô tả về, 61 7, 619 vòng đời, 617-619 nhóm chính và đặc điểm phân biệt, 616 phát sinh loài nấm, 615, 616 Chytridiomycota, 617 Chytriomyces hyalinus, 617 cl protein điều hòa, 340-341 Ve sầu, 672, 673 Cơ chế phân lập tiền hợp tử của loài Cichlid, 477 sự biệt hóa ở hồ Ma-la-uy,467 {xem thêm loài cichlid Haplochromine) Cicindela campestris, 1172 Khói thuốc lá benzopyrene và các đột biến gây ra, 309, 311 khí thũng và, 1013 lệnh cấm nơi công cộng, 311 cơn ho của người hút thuốc, 1015 Chuyển động của lông mao trong các tế bào nút tạo nên sự bất đối xứng trái-phải, 902, 914-915, 921 của ciliates, 554, 555 của ctenophores, 644 của lophophores, 652 cấu trúc và chức năng, 96-98 của trophophores, 653 Cơ mi, 958-959 Ciliat, 554-555, 562 Cinchona, 604, 605 , 797 Cingulata, 698 Ciona, 683 Nhịp sinh học trong hành vi của động vật, 1107-1108 sự lôi kéo của ánh sáng ở thực vật, 774-775 ra hoa ở thực vật hạt kín và, 788 mỗi gen và, 1096 Nhịp tuần hoàn, 1108 Nhiễm sắc thể tròn nguồn gốc của sự sao chép, 206, 269 , 271 sao chép, 206-207 Hệ thống tuần hoàn động mạch và tiểu động mạch, 1039, 1040 thành phần máu, 1037-1039 vận chuyển khí hô hấp trong máu, 1016-1019 giường mao mạch, 1039-141 thành phần, 1026 kiểm soát và điều hòa, 1043-1045 dòng ngược trao đổi nhiệt, 825, 828 tiến hóa ở động vật có xương sống, 1027-1030 chức năng, 1026 "cổng nhiệt" ở da, 831 người, 1031 mạch bạch huyết, 1042 chức năng tim của động vật có vú, 1030-1037 hệ thống mở hoặc đóng, 10261027 tưới máu phổi, 1016 nhiễm trùng huyết, 862 điều hòa nhiệt độ qua da và, 824-825, 828 bệnh mạch máu, 1042- 1043 tĩnh mạch, 1041-1042 Cắt bao quy đầu, 890 Cirrhilabrus Jordani, 688 Xơ gan, 1039 Cis-Trans isomers, 41 Cisplatin, 259, 268, 278 Cisternae, của thiết bị Golgi Điều hòa dị lập thể chu trình axit citric, 181-182 chuyển hóa đồng hóa và, 179, 180 mô tả, 170-171 trong chuyển hóa glucose, 168 điều hòa, 171 mối quan hệ giữa các con đường trao đổi chất, 179 Cây có múi, chuyển gen, 401 Nhánh, 451, 463 Cladonia subtenuis , 613 Ngao, 662, 999 Claspers, 888 Protein MHC Loại I, 872, 873, 874 Protein MHC Loại II, 872, 873 Chuyển lớp, 869-871 Các Lớp, 463 Clathrin, 121 Clavelina dellavallei, 684 Đất sét và các hạt đất sét, 71 , 745, 746 Đạo luật Không khí Sạch năm 1990, 1220 Sản phẩm tẩy rửa, 144 Sự phân chia được xác định, 633, 904 ở các nhóm động vật chính, 633 ở động vật có vú, 905-906 xoắn ốc, 653 loại, 905 Kiểu tuần hoàn khí hậu khí hậu, 1124 được xác định, 510, 1122 sự thích nghi tiến hóa ở sinh vật, 1122, 1125-1126 dòng hải lưu và, 1124-1125 gió thịnh hành, 1124, 1125 sự biến đổi của bức xạ mặt trời trên bề mặt Trái đất, 1123 sơ đồ khí hậu Walter, 1138 Phát hiện biến đổi khí hậu bằng phân tích đồng vị của nước , 36 trong lịch sử Trái đất, 510 hiệu quả quang hợp của thực vật và, 201-202 sự tuyệt chủng của các loài và, 12361237 Xem thêm Biến đổi khí hậu toàn cầu Cộng đồng Climax, 1200 Biến thể Clinal, 443-444 Clitellates, 661-662 Âm vật, 892, 893 "Gen đồng hồ" 1108 "Chuyển đồng hồ" thí nghiệm, 1110, 1111 Xóa dòng vô tính, 863, 865, 872 Dòng vô tính, 562 Chọn lọc dòng vô tính, 865, 866 Nhân bản sinh sản vô tính và, 217, 562 cây sắn, 708 Nhân bản động vật, 406-407 thực vật,405-406 Xem thêm Nhân bản phân tử Hệ tuần hoàn kín, 1026-1027 Clostridium, 531, 936 Clostridium botulinum, 542 Clostridium difficile, 531 Clostridium tetani, 542 Bướm đêm quần áo, 1203 Yếu tố đông máu, 1039 Cá hề, 887, 888 Câu lạc bộ mô tả về, 622 đặc điểm phân biệt, 616 loại ăn được, 624 cấu trúc đậu quả, 610 vòng đời, 621, 622-623 phát sinh chủng loài của nấm, 615 Xem thêm Rêu câu lạc bộ Dikarya, 574, 580, 581 Kiểu phát tán cụm, 1153

1-14 Chỉ số Clunio marinus, 1152 Cnidarians trong phát sinh loài động vật, 630 anthozoan, 646-647 đối xứng hai bên, 643 mô tả, 645-646 khoang dạ dày, 1056 gen Hox, 413 bộ xương thủy tĩnh, 999 hydrozoans, vòng đời 647-648, 645, 646 phân nhóm chính và số loài còn sống, 632 mạng lưới thần kinh, đối xứng xuyên tâm 940-941, 634 scyphozoan, 647 tế bào Cnidocytes, 646 đồng ức chế, 331, 332 mỏ than, 580 cây gỗ đỏ ven biển, 593, 1130 cồn cát ven biển, 793 Vùng ven biển, 1139 Hiện tượng phân bố màu lông ở chó tha mồi Labrador, 244 nhiều alen ở thỏ, 242 Mẫu màu lông, kiểu hình hạn chế điểm, 245, 306 Mẫu lông, 245 Lỗ phủ, 121 Túi bọc, 121 Cobalamin, 1053 Cobalt, 1052 Cobalt-60 , 24 cây Coca, 626 Cocaine, 626 Coccolithophores, 521 Coccus, 528, 529 Giải phẫu ốc tai, 954, 955 độ gấp của màng đáy, 955-956 Ống ốc tai, 954 Dịch ốc tai, 955, 956 Dây thần kinh ốc tai, 954, 956 Cochons Đảo, 1199 Con sò, 788, 789, 790 Gián, 672 Quả dừa, 784 Chim sẻ đảo Cocos, 474 Dầu gan cá tuyết, 848 Codominance, 243 Codon liên kết với tRNA

anticodon, 293 phát hiện và mô tả, 288-289 đột biến dịch khung và, 306-307 đột biến vô nghĩa và, 306, 307 Coelecanths, 689-690 Coelom, 635, 652 Coelomate, 635 Coelomic liquid, 1075, 1076 Coelophys bauri, 518 Coenocyte, 560 Coenocytic hyphae, 609, 610 Coenzym A, 156 Coenzym Q10. Xem mô tả về Ubiquinone Coenzym, 155-156 trong phản ứng oxy hóa-khử, 167-168 Xem thêm Acetyl coenzym A Coevolution khuếch tán đồng tiến hóa, 1181-1182 giữa động vật ăn cỏ và thực vật, 1175-1176 mối quan hệ giữa thực vật và thụ phấn, 588, 598-599, 605 kết quả từ sự tương tác giữa các loài, 1171-1172 đồn điền cà phê, 1243 Coffroth, Mary Alice, 565, 566 Cohen, Stanley, 374 cấu trúc nhiễm sắc thể Cohesins và, 211-212 nhiễm sắc thể tương đồng và, 219 lỗi giảm phân và, 224 loại bỏ trong quá trình nguyên phân, 212, 213 , 214-21 5,216 Sự gắn kết của các phân tử nước, 33 Xem thêm Cơ chế thoát hơi nước cố kết-căng thẳng Bảng sống đoàn hệ, 1154 Đoàn hệ, 1154 Sự thay thế ngẫu nhiên, 488 Coitus ngắt quãng, 890, 898 Sa mạc lạnh, 1133-1134 "Lạnh" cá, 825 Làm cứng lạnh, 810 Coleochaetophytes, 572, 573 Coleoptera, 672, 674 Coleoptiles Phổ hoạt động của tính hướng quang, 771, 772 auxin và phototropism, 762, 763, 764, 765 tăng trưởng chồi sớm và, 758 Colias , 442-443 Collagen trong động mạch, 1039 trong đông máu, 1039 trong sụn, 999-1000 trong mô liên kết, 818-819 trong ma trận ngoại bào, 100 "Xẹp phổi" 1016 Thằn lằn Collard, 1133 Đớp ruồi có cổ, 1103 Ống thu aquaporin và tính thấm nước, 1088, 1089-1090 trong hệ bài tiết của con người, 1080, 1082 Nước tiểu tập trung ở, 1084 Collembola, 67 2n Collenchyma, 713, 719-720 Colon, 1058 , 1063 Colon, Bartolo, 392 Ung thư ruột kết, 314 Động vật thuộc địa bryozoans, 654, 656 mô tả, 640, 641 entoprocts, 656 hydrozoans, 646, 647-648 mực biển, 684 Yếu tố kích thích thuộc địa, 385 Mù màu, 252,962 Tầm nhìn màu sắc, 962 Ung thư đại trực tràng, 344 Colugos, 698 Columba palumbus, 1116, 1117 Voi ma mút Colombia, 1229 Columbines, 477, 480 Columbus, Christopher, 440 Biểu mô cột, 818 Coma, 970 Thạch lược, 634, 644-645 Chỉ số DNA kết hợp Cơ sở dữ liệu hệ thống (CODIS), 317-318 Comets, 68-69 Commensalism, 1170, 1171 Ống mật chung, 1061 Động mạch cảnh chung, 1031 Động mạch và tĩnh mạch chậu chung, 1031 Tên thường gặp, 462 Chim bồ câu gỗ thông thường, 1116, 1117 Giao tiếp. Xem Giao tiếp của động vật; Giao tiếp giữa các tế bào Các thách thức của cộng đồng trong việc xác định ranh giới, 1189 đặc điểm, 1189 mối tương quan giữa năng suất và đa dạng loài, 1192 được xác định, 9, 1189 hệ sinh thái và, 9-10 truyền năng lượng và mối quan hệ sinh khối giữa các bậc dinh dưỡng, 1190-1192 lưới thức ăn , 1190, 1191 tác động của sự xáo trộn, 1199-1202 tác động của sự tương tác giữa các loài, 1193-1195 tác động của sự phong phú của loài đối với sự ổn định của quần xã, 1202-1203 sự xâm chiếm của côn trùng trên xác người, 1188 loài chủ chốt, 1194-1195 vi sinh vật, 539, 540 mô hình đa dạng loài, 1195-1198, 1199 sinh vật sản xuất sơ cấp và tổng năng suất sơ cấp, 1189-1190 Thành phần cộng đồng quần xã sinh vật rừng thường xanh ôn đới và phương bắc, 1129 quần xã chapparal, 1134 quần xã sa mạc lạnh, 1133 quần xã sa mạc nóng, 1132 quần xã rừng rụng lá ôn đới, 1130 quần xã đồng cỏ ôn đới, 1131 quần xã rừng gai và xavan nhiệt đới, 1135 quần xã rừng rụng lá nhiệt đới, 1136 quần xã rừng mưa nhiệt đới, 1137 quần xã lãnh nguyên, 1128 Xương nhỏ gọn, 1001 tế bào đồng hành, 714, 715, 735 Thí nghiệm so sánh, 12, 13 Bộ gen so sánh được xác định, 356 bộ gen người, 366-367 gen myostatin, 370 bộ gen nhân sơ, 357 "Cảm giác la bàn" 1109 Mô tả cuộc thi, 1170-1171 cuộc thi khai thác, 1182-1183 tầm quan trọng trong việc xác định loài' niche, 1184 gián tiếp, 1184 cạnh tranh can thiệp, 1182, 1183 loại, 1182-1183 Loại trừ cạnh tranh, 1182, 1192 Chất ức chế cạnh tranh, 158 Protein bổ sung, 860 Hệ thống bổ sung, 860 Ghép cặp cơ sở bổ sung trong DNA, 266 tầm quan trọng đối với sự sao chép và phiên mã DNA, 65-66, 67 trong axit nucleic, 63-65 Chế độ ăn bổ sung, 1051 thư viện cDNA DNA bổ sung (cDNA), tạo 379-380, 379 trong giải trình tự thông lượng cao, 353 trong nhiễm HIV, 341 RNA retrovirus và, 544 mRNA bổ sung, 544 Phân tách hoàn toàn, 905 Hoa hoàn chỉnh, 779 Ruột hoàn chỉnh, 644 Biến thái hoàn toàn, 672, 841 Hành vi phức tạp ở động vật miệng thứ sinh, 705 Sự tiến hóa của con người và, 704, 705 Các ion phức tạp, 29 Vòng đời phức tạp của virus nhân chuẩn, 341 ký sinh trùng, 563, 564 , 640, 641 trong quá trình tiến hóa của động vật nguyên sinh, 674 Transposon tổng hợp, 358-359 Phân trộn, 747 Mắt hợp chất, 958 Rốn hợp chất, 597 Hợp chất liên kết cộng hóa trị, 27 xác định, 26 Tiêm chủng bắt buộc, 856 Nước tiểu cô đặc, 1071, 1077, 1082-1084, 1090 Độ dốc nồng độ ảnh hưởng đến sự khuếch tán, vận chuyển màng thụ động và vận chuyển tích cực thứ cấp và, 118, 119 Tiến hóa phối hợp,498-499 Phản ứng ngưng tụ, 42, 269, 270 Ngưng tụ, 212 Đột biến có điều kiện, 306 Phản xạ có điều kiện, 982, 1094 Bao cao su, 898 Tế bào dẫn truyền, trong cơ tim, 991-992 Dẫn truyền, trong trao đổi nhiệt, 823, 824 Điếc dẫn truyền, 956 Tế bào nón, 960, 961-962, 963 Tế bào nón của cây lá kim, 593-594, 595 Kính hiển vi đồng tiêu, 80 Suy giáp bẩm sinh, 320 Conidia, 616, 622

Chỉ số 1-15 Coniferophyta, 574 Cây lá kim ở rừng thường xanh nhiệt đới và phương bắc, 1129, 1130 nón, 593-594, 595 đặc điểm phân biệt, 574 đặc điểm thích nghi với lửa, 594, 596 vòng đời, 594, 595 số loài, 593 liên hợp. Xem Liên hợp vi khuẩn Ống liên hợp, 253, 254 Lông liên hợp, 84 Đặc điểm mô liên kết, 818-819 sự phát triển của xương từ, 1001 nội mạc, 999-1000 trong ruột, 820 Connell, Joseph, 1184 Connexin, 939 Connexons, 139 Conomyrma bicolor > 1183 Ý thức, 982-983 Trình tự đồng thuận, 292, 332-333 Các nguyên tắc cơ bản về sinh học bảo tồn, 1229 được xác định, 1229 mục tiêu bảo vệ và quản lý đa dạng sinh học, 1229-1230 Các hoạt động của con người đe dọa sự tồn tại của loài, 12321237 dự đoán những thay đổi về đa dạng sinh học, 1230-1232 rủi ro của việc du nhập loài có chủ ý, 1228, 1245 chiến lược được sử dụng để bảo vệ đa dạng sinh học, 1237-1245 Nhân rộng bảo thủ, 268 Hiệp hội Mã vạch Sự sống (CBOL), 319 Conspecies, gen 1103 CONSTANS (CO), protein 788, 790 CONSTANS (CO) , 788, 790 Vùng cố định, của globulin miễn dịch, 86 7, 869-871 Táo bón, 1063 Cơ chế phòng vệ cơ bản của thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 801, 802-803 chống lại mầm bệnh, 798, 803 Protein cấu thành, 330 Vòng hạn chế, 612, 613 Người tiêu dùng, 1190, 1191 Trôi dạt lục địa, 509, 1142, 1143 Tránh thai, 890, 896, 897, 898 Vòng co bóp, 216 Không bào co bóp, 93, 554, 555 Các cơn co thắt, trong chuyển dạ và sinh nở, 896-897 Hội chứng lơ là đối bên, 973 "Kiểm soát" nhóm, 12 Đốt có kiểm soát, 1240 Thí nghiệm có kiểm soát, 12-13 Hệ thống có kiểm soát, 816 Đối lưu, 823, 824 Công ước về buôn bán quốc tế các loài có nguy cơ tuyệt chủng (CITES), 1240-1241 Xác định tiến hóa hội tụ, 452 mắt, 959 trong chất lên men lysozyme và ruột trước , 492-494 được tiết lộ bằng phân tích phát sinh gen, 459-460 Mở rộng hội tụ, 909-910 Convolutions, 970, 973 Cook Strait, 1145 Copepod, 670 Đồng trong dinh dưỡng động vật, 1052 trong dinh dưỡng thực vật, 741 vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156 Coprophagy, 1064 Sao chép, 887, 891 "Sao chép và dán" chuyển vị, 308, 358, 359, 365 coquerelia ventralis, 674 rạn san hô, 1139 san hô "tẩy trắng" 565, 566, 1217 mô tả, 646-647 phát hiện các kích thích hóa học, 949 dinoflagellate nội cộng sinh, 565, 566 mối quan hệ nội cộng sinh với dinoflagellate, 647 mối đe dọa môi trường đối với, 647 protein huỳnh quang, 449, 464 Corixidea Major, 1230 Cork, 722, 723 Cork cambium, 715, 716, 721, 722, 723 Giun, 793 Ngô thuần hóa, 723-724 hoa, 780 dị loại và hạt ăn được, 419 sức sống lai, 244, 245 cải thiện hiệu quả sử dụng nitơ, 740, 753 rễ prop, 718 volitin, 804 Dầu ngô, 57 giác mạc, 958, 959 dịch cấy ngô khoai lang, 1203 tràng hoa, 597 Corona, luân trùng, 657, 658 động mạch vành, 1043 bệnh tim mạch vành, 368 huyết khối mạch vành, 1043 virus Corona, 543 Coronosphaera mediterranea, 2 Corpora allata, 841 cộng đồng Xác chết, 1188, 1203 Corpus callosum, 980 Corpus heartum,841 Thể vàng, 893, 894, 895 Hành lang, 1162, 1233-1234 Cortex ở rễ, 717.718 ở chồi, 719-720 Hạt vỏ não, 885 , 886, 887 Nephron vỏ não, 1080 Corticosteroid, 836 Corticotropin, 842, 843 , 849 Corticotropin -hormone giải phóng (CRH), 844, 849 hoạt động của Cortisol, 842 thời gian bán hủy, 853 tín hiệu phản hồi tiêu cực đến tuyến yên trước và vùng dưới đồi, 844 phản ứng căng thẳng và, cấu trúc 849-850, 836 thụ thể Cortisol, 131 Corynebacteria diphtheriae, 542 Chi phí -phân tích lợi ích áp dụng cho hành vi của động vật, 1103 hành vi tìm kiếm thức ăn, 1104-1105, 1106 sống theo nhóm, 1116, 1117 hành vi lãnh thổ, 11031104, 1105 Thang đo đệm bông, 1164 Coturnix japonica, 1101 Lá mầm ở thực vật hạt kín, 600, 601 in sự tạo phôi, 711-712 ở thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm, 602, 709 ở sự nảy mầm của hạt, 758 Dòng chảy ngược dòng, ở mang cá, 1010, 1011 Trao đổi nhiệt ngược dòng ở phần phụ của động vật nội nhiệt, 828 ở "nóng" cá, 825 Hệ số nhân ngược dòng, 10821084 Các chất vận chuyển kết hợp, 118 Thí nghiệm về hành vi tán tỉnh trên cơ sở di truyền, 1095 tầng gen ở Drosophila, 1097-1098 tác động đến sự hình thành loài, 705 nhiều phương thức cảm giác ở Drosophila, 1113 Xem thêm Hành vi tình dục Liên kết cộng hóa trị Liên kết este, 56 được hình thành trong các phản ứng ngưng tụ, 42 bội số, 28 định hướng, 27-28 tổng quan, 26-27 độ bền và độ ổn định, 27 sự chia sẻ electron không đồng đều, 28 xúc tác cộng hóa trị, 155 cầu nối cộng hóa trị disulfua, 47 biến đổi cộng hóa trị, của protein, 50 Cowbirds, 1093 , 1102, 1117, 1233 Nhân bản bò, 407 Xem thêm Máy đập bò Cozumel, 1232 Đảo CpG, 343 Rận cua, 1177 Cua, 670 Nam việt quất, 615 Dây thần kinh sọ não Hệ thần kinh tự chủ và, 974, 975 sự phát triển, 968 mối quan hệ với thân não, 969 "Scraniates" 686 Crassulaceae, 200 thực vật chuyển hóa axit Crassulacean (CAM), 200, 734 Tôm càng xanh, 670, 947 Creatine phosphate, 997 Crenarchaeota, 535, 536 Những thay đổi của kỷ Phấn trắng trên Trái đất và các sự kiện lớn trong cuộc sống, 506-507 đặc điểm của sự sống trong đó, 519, 521 sự tuyệt chủng hàng loạt, 511 Cretinism, 846 Crews, David, 881 Crick, Francis, 264-265, 266, 430-431 Dế, 672 Crinoids, 520, 680-681, 682 Cristae, của ty thể, 92 Thời kỳ quan trọng, trong hành vi của động vật , 1095, 1099 Nhiệt độ tới hạn, 827 "Cực kỳ nguy cấp" loài, 1231 gen Cro, 341 protein điều

hòa Cro, 340-341 Cá sấu, 693-694, 695, 10291030 Cá sấu, 693-694, 695, 1029-1030 Crocodylus porosus, 695 Crocuses, 793 Cromileptes altivelis, 688 Crop, của hoatzin , 494 Cây trồng ứng dụng công nghệ sinh học, 386-388, 389 sắn, 708, 724 thuần hóa, 723-724 chương trình cải tiến, 724 cấy vào hạt giống nấm mycorrhizae, 615 loài chính, 605 loại nấm gây bệnh, 612 thể đa bội, 225, 226 Xem thêm Nông nghiệp; Ngô; Cơm; cây trồng chuyển gen; Lúa mì Luân canh cây trồng, 750 Thí nghiệm lai chéo, 234 Trao đổi chéo qua trao đổi gen và, 219, 247-249, 250 trong quá trình giảm phân, 219, 220, 222 Xuyên âm, giữa các con đường truyền tín hiệu, 127,134 Crotaphytus, 1133 Crown gall, 534 Mô tả về loài giáp xác, 670-671 dạng ấu trùng, 640 phân nhóm chính và số lượng loài còn sống, 632 loài chưa được mô tả, 675 Địa y giáp xác, 613 Crypsis, 1173 loài bí ẩn, 468, 469 Crytptochromes, 772 Ctenes, 644 Mô tả các tế bào Ctenophores, 644-645 phân nhóm chính và số lượng loài còn sống, 632

1-16 Chỉ số sinh sản thực vật của động vật, 630, 648 đối xứng xuyên tâm, 634 protein CTLA4, 876 tế bào biểu mô hình khối, 818 Cuculus canorus, 1093 Cud, 1064 "Hormone âu yếm," 843 Xem thêm Văn hóa Oxytocin, con người và, 705 Cumulus, 886 Nấm Cup, 620, 622 Cupula, 956, 957 Cây Curare, 604 Dòng điện, 1124-1125 Cuscuta, 752 "Cắt và dán" chuyển vị, 308, 359 Ngành công nghiệp hoa cắt cành, 770 Lớp biểu bì của động vật sinh dục, 654, 665 bộ xương ngoài, 999 thực vật trên cạn không có mạch, 575 trong cơ chế phòng vệ thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 1175 trong tiến hóa thực vật, 574 thực vật, 713, 732 Tấm biểu bì, 665 Cutin, 713, 798 Giâm cành, thân cây, 793 Mực nang, 662, 663 Cyanua trong sắn, 708 biến thể lâm sàng ở cỏ ba lá trắng, 443-444 trong thí nghiệm Miller-Urey, 70 kho bảo vệ trong thực vật, 805 oxy trong khí quyển của vi khuẩn lam và, 532 , 539 mô tả, 532, 533 nguồn gốc nội cộng sinh của lục lạp nhân chuẩn và, 102, 550, 551, 552 trong hiện tượng phú dưỡng, 1219 ở địa y, 613 vi hóa thạch và, 74 chất cố định nitơ, 749 quang hợp trong, 532, 538 stromatolite, 5, 512, 513 mối quan hệ cộng sinh với rêu sừng, 579 hợp chất Cyanogen, 708, 724 Cyathea australis, 582 Cycadophyta, 574 Cycads, 574, 589, 592, 593 Cyclic adenosine monophosphate (cAMP) phát hiện, 133, 134 chức năng của, 67 trong điều hòa tích cực của lac operon, 332, 333 điều hòa, 137 là chất truyền tin thứ hai, 133-134 Vận chuyển điện tử tuần hoàn, 192 Cyclic guanosine monophosphate (cGMP) trong cương cứng dương vật, 890, 891 trong giãn cơ trơn, 136 Chuỗi tuần hoàn, 1201-1202 Cyclin-kinase phụ thuộc (Cdk's), 209-211 phức hợp Cyclin-Cdk, 210-211, 214.216 Cyclins, 210-211, 349 Cyclopoidcopepod, 670 Cyclosporin, 874 Cynomys ludovicianus, 1239 Cypresses, 808 Cyprinodon, 1160 Cysteine, 43 , 44 Ống nang, 1061 Xơ nang, 313, 318, 321 Trình tự axit amin Cytochrome c từ các sinh vật khác nhau, 488-489 trong chuỗi hô hấp, 172, 173 Cytochrome c oxidase, 172, 173 Gen Cytochrome oxidase, 319 Chức năng của Cytokine, 859 trong phản ứng miễn dịch dịch thể, 872, 873 trong viêm, 861 interferon, 860 Cytokinesis ở tế bào động vật, 216 trong phân chia tế bào, 206 ở sinh vật nhân chuẩn, 207 ở tế bào thực vật, 216-217, 710 ở sinh vật nhân sơ, 207 phát hiện Cytokinin, 768 ảnh hưởng đến sự phát triển của thực vật, 768 con đường truyền tín hiệu, 768-769 cấu trúc và các hoạt động điển hình, 759 con đường năng lượng tế bào chất ở, 168 tế bào nhân sơ, 82 yếu tố quyết định tế bào chất, 395 dynein tế bào chất, 98, 216 di truyền tế bào chất, 252-253 sự phân chia tế bào chất, 395 tế bào chất truyền trực tuyến, 560 codon Cytosine và mã di truyền, ghép cặp bazơ bổ sung 288-289, khử 63-65, 309, 310 trong cấu trúc DNA, 264, 265, 266, 267 là "điểm nóng" đối với đột biến, 310 methyl hóa, cấu trúc 310, 328, 343 (xem thêm methyl hóa DNA), 63 tế bào động vật khung tế bào, 86 sự phân bố không đối xứng của các yếu tố quyết định tế bào chất và, 395 gắn vào protein màng, 109 màng sinh học và,106 trong quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn, 550, 551 chức năng của, 94 sợi trung gian, 95 vi sợi, 94-95, 96, 98, 99 vi ống, 95-96 của sinh vật nhân sơ, 84 Cytosol, 82 tế bào T (Tc) gây độc tế bào trong phản ứng miễn dịch tế bào, 863, 865, 872, 873, 874 quy định của Tregs, 874 D Daddy longlegs, 669 Daffodils, 603 Daily torpor, 830 Daltons, 22 Daly, Herman, 1244-1245 Danaus plexippus, 639, 1174 Bồ công anh, 601 , 1153 Daphnia, 1105, 1106 Phản ứng tối, 188 Xem thêm Phản ứng độc lập với ánh sáng Darters, 472 Darwin, Charles mỏ đa dạng ở chim sẻ, 412 khái niệm về đồng tiến hóa, 1171-1172 khái niệm về tiến hóa và chọn lọc tự nhiên, 6 mô tả trọng tâm của sinh thái học , 1122 về sự khác biệt về tính cách, 1183 về giun đất, 639 về sự tiến hóa của hoa, 605 lý thuyết tiến hóa, 428-430 thí nghiệm về tính hướng quang ở các loài thực vật có cánh, 762, 763, 764 về sức sống lai, 244 kiến thức về chọn lọc nhân tạo, 6, 433 về hoa lan, 588, 605 về chọn lọc giới tính, 435 Darwin, Francis, 762, 763, 764 Nhện đen của Darwin, 39 loài chim sẻ của Darwin Xem chim sẻ Galapagos Ếch của Darwin, 678 của Darwin rhea, 1131 Dasyuromorphia, 698 Dữ

liệu, tầm quan trọng của việc định lượng trong khoa học, 11, 14 Cây chà là, 603 Phương pháp xác định niên đại, 506-508 Daucus carota, 718 Nhiễm sắc thể con, 215, 216, 223 gen DAX1, 250 protein DAX1, tác động độ dài 250 ngày về quá trình phát triển, 421-422 tín hiệu quang chu kỳ trong quá trình ra hoa, 787 Ngày bồ công anh (Pringle), 778 gen Db, 1067, 1068 gen DCC, 314 Biển Chết, 536 Không gian chết, 1011, 1012, 1013 Vùng chết, 740, 1207, 1214, 1219, 1225 Điếc, 956 Khử amin, của cytosine, 309, 310 Thung lũng chết, 1160 Decapod, 670 Bộ nhớ khai báo, 982 Đặc điểm phân hủy của, 639 cộng đồng xác chết, 1188, 1203 được xác định, 1054 trong lưới thức ăn, 1190, 1191 sinh vật nhân sơ, 538 nấm saprobic, 611 Xem thêm Sự phân hủy của sinh vật ăn mảnh vụn, 1188 Logic suy diễn, 12 Hệ sinh thái miệng thủy nhiệt dưới biển sâu hình thành các polyme hữu cơ và, 71 pogonophorans, 660-661 prokaryote và, 539 Deepwater Horizon (giếng dầu), 373, 569 Deer ve (Tick chân đen), 1151, 1152 đại tiện, 1063 Defensin ở động vật, 859 ở thực vật, 801 bệnh thiếu hụt, 1053, 1054 Phản ứng khử nước, 1232 , thanh lọc, 433, 441 Xóa, 308, 312-313 Delonix regia, 603 Demethylase, 343, 345 Sự kiện nhân khẩu học xác định quy mô dân số và, 1153-1154 bảng sống và, 1154-1155 Nhân khẩu học, 1153 Demosponges, 630, 643 Hủy myelin bệnh tật, 926 Biến tính, của protein, 48, 50 Đuôi gai, 925-926 Tế bào đuôi gai là tế bào trình diện kháng nguyên, 864, 872 chức năng của, 858 Nhiễm HIV, 876 trong cơ chế phòng vệ bẩm sinh, 861 thụ thể nhận dạng mẫu, 860 Dendrobates reticulatus, 1174 Dendroctonus frontalis, 1178 Dendroctonus thinkosae, 1202 Dendroica petechia, 1093 Dendrosenecio keniensis, 1128 Khử nitrat, 750, 751 Khử nitơ, 539 Điều hòa quần thể phụ thuộc vào mật độ,1159 Điều hòa quần thể không phụ thuộc vào mật độ, 1159 Mảng bám răng, 539, 540 Ngà răng, 1055 Axit deoxyribonucleic (DNA) nhân tạo, 380 trình tự bazơ bộc lộ mối quan hệ tiến hóa, 66 nhiễm sắc thể, 88, 211-212, 213 nhiễm sắc thể, 88 cặp bazơ bổ sung, 63- 65 phân biệt với RNA, 63

Chỉ số 1-17 cấu trúc xoắn kép, 65, 66, 264-265, 266, 267 tác dụng của cisplatin đối với, 259, 268, 278 trình tự điều hòa ở sinh vật nhân chuẩn, 335 bằng chứng là vật liệu di truyền, 260-263 trao đổi ở vi khuẩn, 253- 255 thông tin di truyền và, 5-6 sự tăng trưởng, 63, 64 thí nghiệm lai, 290-291 metagenomics, 357-358 phương pháp nghiên cứu chức năng DNA, 380-383 đột biến (xem Đột biến) trình tự không mã hóa, 290-291, 494-496 bình thường , thiệt hại hàng ngày ở người, khuếch đại PCR 310, tái tổ hợp 277-278, 374-375 (xem thêm công nghệ DNA tái tổ hợp) mối quan hệ giữa cấu trúc và chức năng, 266 cơ chế sửa chữa, cấu trúc và chức năng 275, 276-277, 62, 63-67 , , 264-267 tổng hợp ống nghiệm, phiên mã 267-268, 65 truyền thông tin bằng, 65-66 Deoxyribonucleoside monophosphates, 268 Deoxyribonucleoside triphosphates (dNTPs) trong sao chép DNA, 268-269 trong giải trình tự thông lượng cao, 353, 354 trong polymerase phản ứng dây chuyền, 277, 278 Deoxyribose, 52, 63, 266 Biến phụ thuộc, 13 Mô tả khử cực, 930-931, 932 tạo điện thế hoạt động và, 932-933, 934 Thí nghiệm tước đoạt, 1095 Đặc điểm có nguồn gốc, 452, 453, 454 Da Mô tả hệ thống mô của, 712-713 mô phân sinh sơ cấp tạo ra, 716 Dermaptera, 672 Dermoptera, 698 Gốc có sửa đổi, 428 Deschampsia antarctica , 1125 Giải mẫn cảm, với chất gây dị ứng, 876 Chuột nhảy sa mạc, 1090 Cây sa mạc tránh hạn hán, 806-807 hệ thống rễ , 808 tuyến muối, 811 biến đổi thân cây, 720 thích nghi cấu trúc ở lá, 807 mọng nước, 807 cá con sa mạc, 1160 loài gặm nhấm sa mạc, 1090 mô hình lưu thông khí quyển sa mạc và, 1124 đặc điểm ở Úc, 1126 quần xã sa mạc lạnh, 1133-1134 quần xã sa mạc nóng, 1132-1133 sự thích nghi của thực vật với, 806-808 Desmodus rotundus , 1071 Desmosomes, 95, 111, 112 Desmotubules, 139, 140 Chất tẩy rửa, 144, 1221 Xác định sự tăng trưởng xác định, 715, 720, 786 Xác định trong quá trình hình thành dạ dày của động vật lưỡng cư, 910-913 phôi bào, 907 số phận tế bào, 394 do phân chia tế bào chất, 395 được xác định, 393 đang phát triển, 710 biểu hiện gen khác biệt và, 393, 397-398 do cảm ứng, 395-396, 397 đường dẫn truyền tín hiệu và, 397-398 cộng đồng dựa trên Detritius, 1202 Đặc điểm của sinh vật ăn mảnh vụn là 639 sinh vật hội sinh và 1171 xác định, 637, 1054 trong lưới thức ăn, 1190, 1191 liên tiếp, 1201 Xem thêm Sinh vật phân hủy Mảnh vụn, 639, 1190 Deuterium, 22 Deuterostomes trong phát sinh loài động vật, 630 sinh vật song phương, 634, 643 hợp âm, 74 7 -679 hành vi phức tạp ở, 705 động vật da gai và động vật hai dây, 680-683 tổ tiên hóa thạch, 679-680 nhóm chính và loài sống, 632, 679 kiểu hình thành dạ dày, 634 phát sinh chủng loại, 679 kiểu phát triển ban đầu chung, 679 Sự phát triển hành vi của động vật, 1098 -1102 được xác định, 393 hạn chế phát triển đối với quá trình tiến hóa, 444, 445 methyl hóa DNA và, 344 điều chỉnh môi trường, 420-422 hình thành mô hình tiến hóa (Xem Sinh học phát triển tiến hóa), 399-405 phân tích phát sinh chủng loại và, 455 quá trình trong, 393-394,710 hạn chế số phận tế bào trong 394 vai trò của biểu hiện gen trong, 397-399 Xem thêm Sự

phát triển của động vật; Sự phát triển của loài người; Sự sinh trưởng và phát triển của thực vật Sự khác biệt về gen phát triển trong biểu hiện dẫn đến sự khác biệt giữa các loài, thảo luận về 418-420, 413-414 chuyển đổi gen, 415 tính mô-đun và sự khác biệt trong kiểu biểu hiện, 416-417 Khái niệm về mô-đun phát triển, 415 sự khác biệt trong kiểu mẫu về biểu hiện gen, 416-417 công tắc di truyền và bộ công cụ di truyền, 415 Độ dẻo phát triển, 420-422 Những thay đổi trong kỷ Devon trên Trái đất và các sự kiện lớn trong cuộc sống, 506-507 đặc điểm của sự sống trong quá trình, 517, 520 tiến hóa của lá, 583 tiến hóa của thực vật có hạt, 589 thực vật có mạch trong, 580 DHAP. Xem Dihydroxyacetone phosphate d'Herelle, Felix, 545 DHFR (Dihydrofolate reductase), 158 Bệnh đái tháo đường ở người Pima, 1048 lần quét SNP ở người, 368 là yếu tố nguy cơ gây xơ vữa động mạch, 1043 Loại I, 848, 876 Loại II, 848, 853 Diacylglycerol (DAG), 134-135 Diademed sifaka, 701 Diadophis punctatus , 694 Lọc máu, 1086, 1087 Bướm đêm Diamondback, 1176 Rắn đuôi chuông Diamondback, 946 Diapause, 421 Diaphragm (hệ hô hấp của con người), 1014, 1015, 1016, 1019- 1020 màng ngăn (trong biện pháp tránh thai), 898 Tiêu chảy, 1063 Tâm trương, 1031, 1032, 1039 Áp suất tâm trương, 1032, 1033 Đất tảo cát, 565 Mô tả tảo cát, 555-556 trong Đại Trung sinh, 521 mỏ dầu mỏ và khí tự nhiên từ, 565 là nhà sản xuất chính, 563 thủy triều đỏ và, 564 Dicaeum hirundinaceum, 1182 Phân nhánh lưỡng phân, 580 Dicksonia antarctica , 581 Dictyostelium, 98 , 838 Dictyostelium discoideum , 561 Didelphimorphia, 698 Didelphis virginiana, 699 , 1173 Didinium nasutum, 554 Diencephalon , 968-969, 970 Độ dẻo phát triển của khẩu phần ăn và, 421, 422 ảnh hưởng của sự chuyên môn hóa lên sự biệt hóa, 480 dị tật bẩm sinh ở người và, 916 tác động đến việc bổ sung glycogen trong cơ, 997 thao tác thay đổi biểu sinh thông qua, 349 Biểu hiện gen khác biệt trong việc xác định số phận tế bào, 397-398 trong quá trình phát triển, 393 trong sự biệt hóa , 398-399 trong quá trình cảm ứng, 396 Kính hiển vi tương phản giao thoa vi sai, 80 Xác định sự khác biệt, 393 đang phát triển, 710 biểu hiện gen khác biệt và, 393 phiên mã gen khác biệt, 398-399 phân biệt với xác định, 394 khả năng đảo ngược, 405-409 vai trò của phiên mã các yếu tố trong, 336, 337, 338 tầm quan trọng đối với đời sống đa bào, 9 Đồng tiến hóa khuếch tán, 1181-1182 Khuếch tán qua màng, 114-115 trong tế bào và mô, 114 thảo luận, 113-114 tạo điều kiện, 115-117 yếu tố ảnh hưởng, 114 chất khí trong nước và không khí, 1007 protein màng, 109, 110 khí hô hấp, 1006, 1008 khuếch tán đơn giản, 114 qua plasmodesmata, 140 Tiêu hóa ở ớt, 555 enzyme tiêu hóa, 1057-1058 bên ngoài, 1055 khoang dạ dày, 1056 kiểm soát nội tiết tố, 1065 ở ruột non, 1061-1062 “gen tiết kiệm” ở người, 1048 ruột hình ống, 1056-1057 răng của động vật có xương sống và, 1055-1056 Enzyme tiêu hóa, 1057-1058,1062 Hệ thống tiêu hóa ảnh hưởng tự trị lên cơ trơn, 993 kiểm soát và điều hòa dòng chất dinh dưỡng, 1064-1068 enzyme tiêu hóa, 1057-1058 tế bào nội tiết, 835 hệ tiêu hóa ở động vật có xương sống, 1058-1064 khoang dạ dày, 1056 vi khuẩn đường ruột và, 539 , 540-541 pH trong dạ dày con người, 161 thành phần mô, 820 ruột hình ống, 1056-1057 Không bào tiêu hóa, 555 Digitalis, 1034 Digitalis purpurea, 1034 Diglyceride, galactosesubstituted, 92 Dihy điều chỉnh chéo, 238, 239-240 Dihydrofolate, 158 Dihydrofolate chất khử (DHFR), 158 thụ thể Dihydropyridine (DHP), 990, 992 Dihydroxyacetone phosphate (DHAP), 179 Diisopropyl photphorofluoridate (DIPF), 157, 158 Dikarya, 615

1-18 Nấm chỉ số câu lạc bộ, 621, 622-623 (xem thêm Nấm câu lạc bộ) vòng đời, 620, 621 nấm túi, 620-622 (xem thêm Nấm sắc) Nhóm chị em với nấm rễ cộng sinh, 619 Xem thêm Nấm câu lạc bộ; Nấm sắc Dikaryon, 620, 621 Dimethyl sulfide, 1219 Dimethylsulfoniopropionate (DMSP), 1219 Dinoflagellate khía cạnh có lợi, 566 phát quang sinh học, 566 mô tả, 553, 554 nội cộng sinh trong san hô, 565, 566, 647 nguồn gốc nội cộng sinh của lục lạp trong, 552 trong quá trình Mesozoi, 521 thủy triều đỏ và, 549, 564 Đặc điểm khủng long, 694 sự tiến hóa của loài chim và, 693, 694 sự tiến hóa của lông vũ, 695 sự di cư, 21 loài thực vật lưỡng tính được xác định, 597, 779 ví dụ về, 780 chiến lược ngăn chặn sự tự thụ phấn, 782 Loài lưỡng tính , 249, 887 Diomedea melanophris, 1105 Dionaea , 751-752 Dionaea muscipula , 752 Dipeptidase, 1062 DIPF (diisopropyl photphorofluoridate), 157, 158 Diphyllobothrium latum, 641 Động vật lưỡng bội, 630, 633 lưỡng bội trong vòng đời luân phiên thế hệ, 56 2, 563 , 574, 575 được xác định, 218, 236 trong sinh sản hữu tính, 218 Diplomonads, 558 Vòng đời lưỡng bội, 218 Diploria labyrinthiformis, 647 Diplura, 67 Diprotodonts 2n, 698 Diptera, 415, 672, 674 Phát triển trực tiếp, 639 Thể dục trực tiếp, 1114 Chọn lọc định hướng , 439-440 Diễn thế định hướng, 1199-1201 Disaccharides, 51, 53 Hoa dạng đĩa, 597 Sự phân chia hình đĩa, 905 Sự chênh lệch, 978 Sự phân tán trong vòng đời của động vật, 640 sự phân bố loài không liên tục và, 1143-1145 khả năng phân tán và tốc độ hình thành loài, 481 Kiểu phân tán , 1150, 11521153 Sao chép phân tán, 268

Chọn lọc đột phá, 439, 440, 473 Hằng số phân ly, 128, 153 Ống lượn xa ở thận động vật có vú, 1080, 1082 trong sản xuất nước tiểu cô đặc, 1083, 1084 điều hòa tốc độ lọc cầu thận, 1087-1088 Gen không xa (Dll), 418 Điều hướng theo hướng từ xa, 1109 Rối loạn được xác định, 1199 tác động đến đa dạng loài, 1199 khôi phục mô hình xáo trộn trong hệ sinh thái, 1239-1240 loài tuyệt chủng và, 1232 diễn thế tiếp theo, 1199-1202 độ biến thiên về cường độ ảnh hưởng từ, 1199 liên kết disulfide, 867 cầu nối disulfide, 43, 46, 47, 196-197 Động vật có vú lặn, 1017 DNA. Xem mã vạch DNA axit Deoxyribonucleic, dấu vân tay DNA 319, sắp xếp đoạn DNA 317-318, thư viện 354, 355 bộ gen, 379 DNA helicase, 272, 273 lai DNA, 321 thư viện DNA, 379-380 DNA ligase, 273, 274, 276, 374 DNA methylase, 345 tác dụng methyl hóa DNA, 343-344 điều hòa gen và, 328 in dấu gen và, 344-345 thay đổi nhiễm sắc thể toàn cầu, 345-346 quá trình, 343 ở các chất xúc tiến, 328 bảo vệ khỏi các enzym giới hạn, 315 DNA methyltransferase, 343 DNA microarrays, 368, 382-383 DNA polymerase I, 273, 274, 276 DNA polymerase III, 273, 274, 276 DNA polymerase trong sao chép DNA, 269, 270, 271, 272, 273-274 lỗi, 276, 309 phiên mã chung ở sinh vật nhân chuẩn các yếu tố và, 334 trong giải trình tự thông lượng cao, 353, 354 trong phản ứng PCR, đặc tính xử lý 277-278,273 chức năng hiệu đính, 276-277 kẹp DNA trượt, cấu trúc 273-274, 271, 272 trong tổng hợp DNA trong ống nghiệm, 267 từ Thermus Aquas, 532 sao chép DNA trong phân chia tế bào, 206 xác định, 65 cấu trúc DNA và, 266 lỗi, 309 ở sinh vật nhân chuẩn, 207 tầm quan trọng của việc bắt cặp bazơ với, 66, 67 chuỗi trễ, 272-273, 274 chuỗi dẫn đầu, 272-273 đoạn Okazaki, 273 kiểu sao chép có thể, phức hợp tiền sao chép 267-268, 269 mồi, 63, 271, 272, 274 quá trình, 268-275 ở sinh vật nhân sơ, 206, 207 phức hợp sao chép, 274-275 nhánh sao chép, 271, 272-275 vai trò của protein trong, 272, 273 kẹp DNA trượt, 273-274 teleomere, 275 phân tách DNA ở phân chia tế bào, 206 ở sinh vật nhân chuẩn, 207 ở sinh vật nhân sơ, 207 căn chỉnh trình tự DNA, 487 palindromic, 374 phân tích phát sinh gen và, 456 nhận dạng bằng protein, 335-336 sử dụng mô hình để tính toán sự phân kỳ tiến hóa, 487-489 trình tự DNA. Xem cấu trúc DNA giải trình tự bộ gen 5' kết thúc và 3' phần cuối, 266 sợi phản song song, 265, 266 bằng chứng hóa học từ thành phần bazơ, 264 chuỗi xoắn kép, 65, 66, 264-265, 266, 267 tầm quan trọng đối với chức năng DNA, 266 đặc điểm chính của, 265-266, 267 rãnh chính và phụ, 265, 266, 267 bằng chứng vật lý từ nhiễu xạ tia X, mô hình 264 Watson và Crick, 264-265 công nghệ DNA Mã vạch DNA, 319 dấu vân tay DNA, điện di trên gel 317-318, enzyme giới hạn 316-317, 315-316 di truyền ngược, 318 mẫu DNA. Xem Mẫu xét nghiệm DNA, 320-321 DNA transposon, 365 virus DNA là virus mang mầm bệnh, mô tả 323, 324, 341, 543, 544-545 dNTP. Xem Deoxyribonucleoside triphosphates Dobsonfly, 672 Dobzhansky, Theodosius, 470 Dobzhansky-Muller model, 470, 471 Dodders, 752 Dự án bộ gen chó, 352 Chó chảy máu và động dục, 893 phản xạ có điều kiện, 1094 hiện tượng chảy máu và màu lông, 244 bộ gen, 352 gen myostatin, 370 độ nhạy khứu giác, 950 áp suất riêng phần của carbon dioxide trong việc điều hòa nhịp thở, 1020-1021 sự thay đổi kích thước cơ thể giữa các giống, 352 Dolly (cừu nhân bản), 406-407 Cá heo, 700, 973 Miền, protein, 291 Miền (trong phân loại) tổ tiên chung, 527 đặc điểm phân biệt, 527 chuyển gen bên, 529 tổng quan, 81 mối quan hệ giữa, 526 đặc điểm chung của sinh vật nhân sơ, 526-527 Thuần hóa, tác động lên dạng thực vật, 723-724 Tính trội, không đầy đủ, 242-243 Giả thuyết tính trội , dị hợp tử, 245 tính trạng trội, 235 Dopamine, 940 hạt ngủ. Xem Trạng thái ngủ của hạt Mặt lưng, 634, 635 Động mạch chủ lưng, 1028 Vây lưng, 687 Sừng lưng, 942 Môi lưng của thần kinh lưỡng cư blastopore và, 915-916 trong hình thành phôi, 910-911 trong dạ dày, 909 tế bào tổ chức và, 912 Xem thêm Tổ chức phôi sơ cấp Tủy lưng, 1019-1020 Gai lưng, 424 Trục lưng-bụng, trong cơ quan sinh vật ở động vật, 917 Đường cong phản ứng liều lượng, của hormone, 853 Thụ tinh kép, 600-601, 781, 783 Chuỗi xoắn kép, của DNA, 65, 66, 264-265, 266, 267 Virus DNA sợi đôi, 543, 544-545 Virus RNA sợi đôi, gen 544 Doublesex (dsx),1097-1098 Linh sam Douglas, 1160 Doupe, Allison, 1100-1101 hóa thạch Doushantuo, 516 hội chứng Down, 224, 308, 924, 939 "Chuột mắc hội chứng Down," 924, 939, 943 điều hòa, của các thụ thể hormone, 853 Downy Mildews, 556 Dragline Silk, 39, 45 Chuồng, 505, 672, 673, 958 Dreaming, 979 Dreissena Polymorpha ở Quần đảo Hawaii, 472, 473 oxy trong khí quyển và kích thước cơ thể, 513, 514 sự phân tách hoàn toàn, 905

Chỉ số 1-19 dòng tế bào mầm, 908 đoạn lặp dài, 495 là sinh vật mẫu, 282 phân lập sinh sản từ sự phân kỳ di truyền ngày càng tăng, 472 di truyền liên kết giới tính, 251-252 Drosophila endobranchia, 1231 Drosophila melanogaster là r- chiến lược gia, 1159 nhân tạo thí nghiệm chọn lọc, 433 xác định phân đoạn cơ thể, 401-405 gen phát triển trong sự phát triển của mắt, 413, 424 yếu tố liên quan đến mật độ loài đặc trưng, 1160 kiểm soát

di truyền về hành vi tán tỉnh, 1097-1098 thông tin bộ gen, 362, 362 đột biến nội địa, 404 gen Hox , 424 thí nghiệm trong phòng thí nghiệm về sự hình thành loài, 482 phương thức đa giác quan trong hành vi tán tỉnh, 1113 phát triển cánh, 415 Tránh hạn hán, 806-807 Căng thẳng hạn hán, phản ứng của thực vật với, 809 Thuốc chủ vận và chất đối kháng dẫn truyền thần kinh, 940 chất chống viêm, 862 xác định mức liều lượng , 128 trong điều trị HIV, 876-877 thuốc ức chế chuyển hóa, 322-323 dược động học, 368 hoạt chất hướng thần, 135 giảm tình trạng ức chế quá mức trong não, 943 Xem thêm Thuốc điều trị ung thư; Dược phẩm Drummond, Thomas, 470-471 Dryas octopetala, 1200 Dubautia menziesii, 481 Bệnh loạn dưỡng cơ Duchenne, 313 Thú mỏ vịt, 697, 951 Vịt BMP4 và phát triển mỏ, 424 phát triển chân sau, 417 Bèo tấm, 1140 Dugong, 700 Dulbecco, Renato, 353 Bọ Dung, 1171 Dunman, Paul, 301 Dunn, Casey, 631 Duodenum, 1061, 1065 Giả thuyết nhân đôi và phân kỳ, 413-414 Nhân đôi, 308 Bệnh cây du Hà Lan, 622, 793 "Dutchman’s pipe," ; 602 Cây tầm gửi lùn, 752 Dynein, 97, 98 Dyscophus guineti, 7 Dystrophin, 313 E E7 protein, 228 "Sỏi tai." Xem Sỏi tai. Xem Tai nghe màng nhĩ, 956 Giải phẫu tai của tai người, 954-955 Xem thêm Hệ thống thính giác; Tai trong Mô hình tuần hoàn khí quyển của Trái đất, 1124 từ trường và niên đại cổ từ, 508 gió thịnh hành, 1124, 2225 sự thay đổi trong bức xạ mặt trời nhận được, 1123 Giun đất hệ thống tuần hoàn khép kín, 1026, 1027 coelomate, 635 mô tả, 661 động vật ăn mảnh vụn, 639 hệ bài tiết, 1075 , 1076 bộ xương thủy tĩnh, 999 nếp gấp của ruột, 1057 mạng lưới thần kinh, 941 biến đổi khí hậu nhanh chóng và, 1236-1237 lưỡng tính đồng thời, 887 Earwigs, 672, 673 Easterlies, 1124, 2225 Chuột túi xám phương Đông, 699 eBay, 1241 Ecdysone, 840 -841 Đặc điểm giải phẫu của Ecdysozoans, 652 về phát sinh loài động vật, 630 động vật chân đốt, 667-673, 674 kiểu phân cắt, 633 lớp biểu bì và lột xác, 654 giun lông ngựa, 666, 667 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 tuyến trùng, 666 loài priapulids, kinorhynchs, và loriciferans, 665-666 Echindnas, 697 Echiniscus, 667 Echinocereus reichenbachii, 603 Echinoderms trong phát sinh loài động vật, 630 phần phụ, 636 trong phát sinh loài động vật miệng, 679 đặc điểm của, 680-682 nhóm chính và loài sống, 632, 679 đối xứng xuyên tâm, 634 tái sinh in, 881 Echinozoans, 681 "Thế hệ tiếng vang" 1165 Định vị bằng tiếng vang, ở loài dơi, 946, 963 Cộng đồng sinh thái, 11891193 Xem thêm Cộng đồng Kinh tế sinh thái,1241-1243 Hiệu quả sinh thái, 1191 Đường cong sinh tồn sinh thái, 1156 Sinh thái được xác định, 1122 phân biệt với chủ nghĩa môi trường, 1122 yếu tố ảnh hưởng đến khí hậu, 1122-1125 tương tác giữa các loài được nghiên cứu bởi, 1170-1172 (xem thêm Tương tác giữa các loài) nghiên cứu về các thành phần sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái, 1122 quần xã sinh vật trên cạn, 1126-1138 (xem thêm Quần xã sinh vật) Sơ đồ khí hậu Walter, 1138 Enzim hạn chế EcoRI, 315-316, 374 Kỹ sư hệ sinh thái, 1194 Dịch vụ hệ sinh thái, 1241-1242 Các thành phần sinh học và phi sinh học của hệ sinh thái, 1122 nguyên nhân và tác động của cái chết các khu vực ở Vịnh Mexico, 1207, 1219, 1225 hậu quả của sự thay đổi của con người, 1223-1224 được xác định, 9, 1208 ví dụ, 9-10 biến đổi khí hậu toàn cầu và, 17 hàng hóa và dịch vụ được cung cấp, 1223-1224 ẩn dụ gần đây cho, 1244- 1245 phục hồi hệ sinh thái, 1237-1239, 1240 khôi phục các mô hình xáo trộn, 1239-1240 quản lý bền vững, 1224 Xem thêm Du lịch sinh thái hệ sinh thái toàn cầu, 1242, 1243 Ectoderm được xác định, 908 ở động vật lưỡng bội và tam bội, 633 ở màng ngoài phôi, 918 sự phát triển hệ thần kinh ở động vật lưỡng cư , 912-913 trong thần kinh, 916 mô và cơ quan có nguồn gốc từ, 907, 908 Ectomycorrhizae, 614, 615, 622 Đặc điểm ký sinh ngoài tử cung, 639, 1176-1177 đĩa, 661 đơn sinh, 657 Mang thai ngoài tử cung, 906 Ectopistes Migratorius, 1230 Kiểm soát Ectotherms của lưu lượng máu đến da, 824-825 được xác định, 822 điểm khác biệt so với nội nhiệt, 822 ngân sách năng lượng và, 823-824 sản sinh nhiệt trao đổi chất, 825-826 hệ thống tuần hoàn của bò sát, 1029-1030 phản ứng với những thay đổi về nhiệt độ môi trường, 822, 823 Phù nề, 1041, 1050 Hiệu ứng cạnh, 1233 hóa thạch Ediacaran, 516 Lươn, 1141 Lươn, 688 tế bào Effector B. Xem Tế bào huyết tương Tế bào tác động, 865-866 Protein tác động, 130 tế bào T tác động, 865, 866, 871, 872, 873, 874 Miễn dịch kích hoạt tác động (ETI), 799 Xem thêm Miễn dịch thực vật đặc hiệu Tác động trong điều hòa dị lập thể, 159 trong sinh lý hệ thống, 816 miễn dịch đặc hiệu thực vật và, 799, 800 mạch máu ly tâm, trong mang cá, 1010 hệ thần kinh ly tâm, 968 tế bào thần kinh ly tâm được xác định, 940 phản xạ cột sống, 942 con đường ly tâm của hệ thần kinh tự trị, 975 tiểu động mạch thận ly tâm trong quá trình tự điều hòa của mức lọc cầu thận, 1087, 1088 ở thận động vật có vú, 1080, 1082 ở nephron của động vật có xương sống, 1078 "Gen hiệu quả" 1048 EGF (yếu tố tăng trưởng biểu bì), 398 Tế bào trứng, 779, 781r 783 Thành phần tế bào chất của trứng, 903 sắp xếp lại sau khi thụ tinh, 903-904 Trứng có màng ối, 692 (xem thêm Trứng có màng ối) của loài cây lá kim, 595 Sự phân chia tế bào chất, 395 Thụ tinh ở động vật , 884-887 (xem thêm Tương tác tinh trùng-

trứng) thụ tinh ở người, 892 phân lập giao tử và, 477 in dấu gen ở động vật có vú, 344-345 rụng trứng ở người, 892 sinh sản đơn tính, 881-882 sản xuất ở động vật, 882-883, 884 giải phóng trong sinh sản, 887 công nghệ sinh sản ở người, 897, 898 sự đánh đổi sinh sản ở động vật, 642 cây có hạt, 592 Ehrlich, Anne, 1245 Ehrlich, Paul,1161-1162, 1175, 1245 Einkorn lúa mì, 226 Xuất tinh, 891 Ống xuất tinh, 890 EKG. Xem Điện tâm đồ Elaiosomes, 1135, 1146 Elastin, 819, 1039, 1040 Elbert, Thomas, 328 Điện tích của nguyên tử, 22 Sự tạo ra dòng điện, 927 ion, 931-932 Lươn điện, 485

1-20 Chỉ mục Cơ quan điện, 485 Tín hiệu điện, được cá sử dụng, 485 Các khớp thần kinh điện, 926, 936, 939 Công việc điện, 10 Điện Xem Điện sinh học/ Năng lượng điện sinh học Điện tâm đồ (EC G), 10351036 Độ dốc điện hóa Điện thế màng và, 929 sự hấp thu của rễ của các ion khoáng và, 729 Điện cực, đo điện thế màng với, 928 Điện não đồ (EEG), 978-979 Quang sinh học bức xạ điện từ của ánh sáng, 189-190 Quang hóa ánh sáng, 188-189 Phổ điện từ, 189 Điện cơ đồ (EMG), 978 Chất nhận điện tử trong chất khử nitơ, 539 chất nhận không oxy, 176 chất mang điện tử trong chu trình axit citric, 170-171 trong các phản ứng oxy hóa-khử, 167-168 tái oxy hóa trong quá trình dị hóa glucose, 171 trong chuỗi hô hấp, 172, 173 chất cho điện tử trong quang hợp thiếu oxy, 187 trong quang hợp oxy, 187 Kính hiển vi điện tử, 79, 81, 108 Vỏ điện tử, 24-25 Vận chuyển điện tử trong chuyển hóa glucose, 168 cảm ứng ánh sáng, 196-197 với chất nhận điện tử không oxy, 176 trong quá trình phosphoryl oxy hóa, 171 trong quang hợp, 191-192 mối quan hệ giữa các con đường trao đổi chất, 179 chất trung gian độc hại, 175-176 Độ âm điện, 28 Electron trong nguyên tử, 22 liên kết hóa học và, 24, 25 liên kết cộng hóa trị, 26-28 vỏ và quỹ đạo, 24-25 vận chuyển trong chuỗi hô hấp, 172 , 173 Điện quang đồ (EOG), 978 Cảm biến điện, 947, 948 Elegant madtom, 472 Prokaryote chu kỳ nguyên tố và, 538-539 Xem thêm các chu trình sinh địa hóa Các vật thể cơ bản, 533, 534 Số nguyên tử, 22 trọng lượng nguyên tử, 23 xác định, 22 đồng vị, 22 -24 bảng tuần hoàn, 22, 23 Cá mũi voi, 485 Hải cẩu voi, 1104, 1105 , 1114 Chuột chù voi, 698 Cá voi, 666 Voi, 1135 mối quan hệ giữa kích thước não và kích thước cơ thể, 973 khả năng sinh sản, 1155 thống kê dân số đầy đủ, 1150 tác động của khai thác quá mức của con người, 1234 tầm quan trọng của việc chấm dứt buôn bán ngà voi quốc tế, 1240-1241 số loài, 698 thách thức thể chất khi lặn bằng ống thở, 1005, 1022 cơ cấu tuổi dân số, 1152 giao tiếp bằng âm thanh, 946 Cơ chế kích hoạt cơ chế phòng vệ thực vật đối với động vật ăn cỏ, 803-804 được xác định, 798 phản ứng của thực vật với, 798-801 Elk, 1193-1194, 1239 Elliott's milkpea, 1221-1223 Độ giãn dài, trong phiên mã, 287 , 288 Embioptera, 672 Thuyên tắc mạch, 1043 Thuyên tắc, 1043 Túi phôi, 779, 781 Các mô hình cơ bản về quá trình tạo phôi ở động vật, 633-634 quá trình methyl hóa DNA và, 344 ở động vật có vú, 697 ở thực vật, 711-712 nuôi cấy tế bào gốc phôi (ESC), 408-409 ở chuột tái tổ hợp tương đồng và chuột bị loại, 381 ở phôi động vật có vú, 906 Phôi, 573 Xem thêm Thực vật trên cạn Phôi của thực vật hạt kín, 600, 601, 781, 783 xác định số phận tế bào trong quá trình phát triển, 394 sự phân cắt hợp tử ở động vật, 904-906 của loài cây lá kim, 594, 595 được xác định, 393 sự phát triển ở người, 920 sự phát triển ở động vật có vú, 697 sự phát triển ở thực vật, 393, 711-712 mô-đun phát triển, 415-418 đặc điểm của, 393 thực vật trên cạn, 575 mô hình chăm sóc và nuôi dưỡng ở động vật, 889 trong tiến hóa thực vật, 574 từ thụ tinh trong ống nghiệm,899 Bệnh mới nổi, 501 Khí thải, 891 Emlen, Stephen, 1110 Emmenanthe penduliflora , 757 Lúa mì Emmer, 226 Chim cánh cụt hoàng đế, 1099 Khí thũng, 1013 Emu, 694 Chất nhũ hóa, 556, 1062 Men, 21, 1055 Enceladus (mặt trăng của Sao Thổ), 70 Encepha ấu trùng , 593 Ức chế sản phẩm cuối cùng, các con đường trao đổi chất, 160-161 Chương trình nhân giống nuôi nhốt các loài có nguy cơ tuyệt chủng, 1244 nhân bản, 407 được xác định, 1231 Đạo luật về các loài có nguy cơ tuyệt chủng, 17 Endeis, 668 Chủ nghĩa đặc hữu, 1237 Phản ứng nội tiết, 147, 148, 150-151 Tế bào nội tiết , 835-836 Tuyến nội tiết Tuyến thượng thận, 849-850 tuyến yên trước, 842-843, 844-845 (xem thêm Tuyến yên trước) được xác định, 835 tuyến sinh dục, 850 ở người, 842 tuyến tụy, 848-849 tuyến cận giáp, 847-848 tuyến tùng tuyến, 851 tuyến yên sau, 842, 843 tuyến giáp, 845-847 Tín hiệu nội tiết, 835-836 Xem thêm Hormon động vật Hệ thống nội tiết ở người, 842 tương tác với hệ thần kinh, 842-845 các tuyến và hormone chính, 845-852 loại tín hiệu hóa học trong, 835-836 Xem thêm Nội tiết tố động vật Nhập bào ở lông mao, 555 xác định, 120 qua trung gian thụ thể, 120, 121 loại, 120, 122 Nội tiết trong dạ dày gia cầm, 914 xác định, 908 ở động vật lưỡng bội và tam bội, 633 ở ếch tạo dạ dày, 909, 910 ở nhím biển tạo dạ dày, 909 mô và cơ quan có nguồn gốc từ, 907, 908 Nội bì, 717, 718, 729-730 Retrovirus nội sinh, 308 Hệ thống nội màng, 88-91 Xem thêm Lưới nội chất; Bộ máy Golgi; Lysosomes Cấy nội mạc tử cung của phôi nang, 892, 906, 907, 919 trong chu kỳ tử cung,

893, 894 Đặc điểm nội ký sinh của, 639, 1176 giun dẹp, 657 ấu trùng giun lông ngựa, 666, 667 Nấm nội sinh, 615 Sự tiến hóa của lưới nội chất (ER) ở tế bào nhân chuẩn, 551 glycosyl hóa protein, 301 cấu trúc và chức năng, 88-90 Xem thêm Lưới nội chất thô; Mạng lưới cơ tương; Mạng lưới nội chất trơn Endorphin, 842, 843, 940 Mô liên kết nội chất ở, 999-1000 ở người, 999, 1000 tương tác với cơ xương, 999, 1001-1002 ở các loài phóng xạ, 557, 558 Xem thêm Bộ xương bên trong Nội nhũ trong hạt thực vật hạt kín, 591 , 600, 601 sự hình thành ở thực vật hạt kín, 601, 781, 783 trong sự nảy mầm của hạt, 758 Nội bào tử, 531 Nội cộng sinh, 564-565, 566 Nội cộng sinh lục lạp và quang hợp ở sinh vật nhân chuẩn, 102, 550, 551-552, 570 tổng quan, 101, 1 02 tiểu học , 570 transposon và, 366 vi khuẩn nội cộng sinh xâm chiếm ruột, 1056-1057 ở pogonophorans, 660 Phản ứng thu nhiệt. Xem Phản ứng nội sinh Thu nhiệt thích ứng với lạnh, 828, 1125 tốc độ trao đổi chất cơ bản và kích thước cơ thể, 826-827 kiểm soát lưu lượng máu đến da, 824-825, 828 được xác định, 822 điểm khác biệt so với ngoại nhiệt, 822 tản nhiệt bằng nước và bay hơi, 829 ngân sách năng lượng và, 823-824 sốt, 830 sinh nhiệt, 822, 827-828 ngủ đông, 830, 831 hạ thân nhiệt, 830 phản ứng với sự thay đổi nhiệt độ môi trường, 822, 823 Nội độc tố, 542 Sức bền, tác động của việc tập thể dục lên, 996- 997 Endymion non-scriptus, 462 Chi phí năng lượng, trong hành vi của động vật,1103 Năng lượng kích hoạt năng lượng, 151-152 ATP và 149-151 trong các phản ứng hóa học, 31 được xác định, 31 từ thực phẩm, 1049-1050 định luật nhiệt động lực học, 146-147 đơn vị đo, 1049 chất dinh dưỡng là nguồn, 10 dự trữ trong cơ thể động vật , 1050 chuyển giao giữa các bậc dinh dưỡng trong quần xã, 1190-1192 loại, 145 Ngân sách năng lượng, 823-824, 1050 Giả thuyết tối đa hóa năng lượng, hành vi tìm kiếm thức ăn, 1105

Chỉ số 1-21 Sự biến đổi năng lượng, các bào quan tham gia, 91-93 Cây du Anh, 793 Họ gen khắc, 499-500 Chất tăng cường làm công tắc di truyền, 415 yếu tố phiên mã, 335 Enkephalins, 842 , 843, 940 Hệ thần kinh ruột, 968, 1059 Enterococcus , 4 Enterokinase, 1062, 1062 Enthalpy, 146, 147 Côn trùng học, pháp y, 1188 Entoprocts, 632, 652, 656 Entrainment, 1107-1108 Entropy, 146, 147 Virus bao bọc, 341 Khả năng mang môi trường, 1158 tương tác gen-môi trường, 245 -246 điều chế phát triển, 420-422 Làm sạch môi trường, 373, 389 Xem thêm Xử lý sinh học Chu kỳ môi trường, phối hợp hành vi của động vật với, 1106-1108 Bộ gen môi trường, 530 Cơ quan bảo vệ môi trường (EPA), 17 Phản kháng môi trường, 1158 Chủ nghĩa môi trường, 1122 Enzyme -Phản ứng được xúc tác tác dụng của pH, 161 ảnh hưởng của nồng độ cơ chất đến tốc độ phản ứng, 156 ảnh hưởng của nhiệt độ, 161-162 làm giảm hàng rào năng lượng trong, 151-154 cơ chế hoạt động của enzyme, 154-156 Phức hợp enzyme-cơ chất (ES)), 152-153 Enzyme liên kết với chất nền, 152-153 làm chất xúc tác sinh học, 151 cân bằng hóa học, 153 trong chất trợ tẩy rửa, 144 ứng dụng thương mại, 144, 162 ảnh hưởng của pH, 161 ảnh hưởng của nhiệt độ, 161-162 ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng, 153-154 chức năng, 42 phù hợp cảm ứng, 155 tương tác với cơ chất, 154-155 isozyme, 162 mất đột biến chức năng, 311-312 làm giảm hàng rào năng lượng trong các phản ứng sinh hóa, 151-154 cơ chế trong phản ứng xúc tác, 154 -156 sửa đổi trong quá trình truyền tín hiệu, 138 quy ước đặt tên, 152 "đối tác" hóa học phi protein; 155-156 giả thuyết một gen, một enzyme, 282-283, 284 sự điều hòa, 156-162 điều hòa sự truyền tín hiệu, 136-137 mối quan hệ giữa cấu trúc phân tử và chức năng, 155 trong đường dẫn truyền tín hiệu, 126-127 Eons, 506 -507, 508 Bạch cầu ái toan, 858 Ephedra , 604 Ephedrine, 604, 802 Ephemeroptera, 672 Ephestia kuehniella, 1184 Epiblast, 907, 913-914, 919 Dịch tễ học, cúm, 427 Yếu tố tăng trưởng biểu bì (EGF), 398 Thụ thể yếu tố tăng trưởng biểu bì, 325 Biểu bì của lá, 720-721 của thực vật, 712-713 của rễ, 717, 718 Mào tinh hoàn, 890, 891 Thay đổi biểu sinh do môi trường gây ra, 344 được xác định, 328, 343 methyl hóa DNA, 343-344 (xem thêm hiệu ứng methyl hóa DNA) của "sữa ong chúa" về sự phát triển của ong mật, 899 biểu hiện gen FLC ở thực vật hạt kín, 791 gen điều hòa và, 343-346 sửa đổi histone, 344 thao tác thay đổi biểu sinh thông qua chế độ ăn uống, 349 Epigenomes, 344 Epilogttis, 1059 Động kinh, 982 Epiloby, 910 hành động Epinephrine (adrenaline) của , 842, 850 hoạt hóa glycogen phosphorylase, 132-133 trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 nguồn nội tiết, 849 phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy, 837 thời gian bán hủy, 852-853 điều hòa chuyển hóa glucose trong tế bào gan, 138 cấu trúc, 836 tế bào biểu mô, 718 tế bào biểu mô, 244 tế bào biểu mô, 112 đặc điểm của mô biểu mô, 817 trong ruột, 820 loại, 817-819 tế bào biểu mô, 862, 864,868 Xem thêm Yếu tố quyết định kháng nguyên Epochs, 521, 522 Epstein-Barr virus, 876 Xích đạo ngược dòng, 1124, 1125 Tấm xích đạo trong giảm phân, 220, 221 trong nguyên phân, 215 Equidae, 1143, 1144 Cân bằng, các cơ quan của, 956 xem thêm Hệ thống tiền đình Equisetum , 581 Equisetum pratense, 581 Equus, 1144 Equus occidentalis , 1229 Rối loạn cương

dương (ED), 891 Eremias lugubris, 1174 Erinaceomorpha, 698 Erlotinib, 325 Xói mòn, 1213 Tín hiệu lỗi, 816 Erwin, Terry, 651, 673 Erwinia uredovora, 38 8 hồng cầu. Xem Tế bào hồng cầu Erythropoietin, 211, 385, 1038 Escherichia, 542 Escherichia coli phân chia tế bào, 206 nhiễm sắc thể tròn, 206 bộ gen so sánh, 357 liên hợp trong, 253-254 sao chép DNA, 273 bộ gen chức năng, 357 nhân bản gen, so sánh bộ gen 375-376 đến S. cerevisiae, 362 thông tin về bộ gen, 361 hình minh họa, 2 lac operon in, 330, 331 protein LexA, 341 thí nghiệm Meselson-Stahl về sao chép DNA, 268, 269, 270 là sinh vật mẫu, 282 quy định âm tính và tích cực của lac operon, 330-332, 333 nguồn gốc sao chép, 269, 271 ô nhiễm hồ, 1221 proteobacteria, 534 plasmid tái tổ hợp, 374 điều hòa chuyển hóa lactose, 329-330 gen báo cáo, 378 yếu tố sigma, 333 chủng 0157:H7, 357 công dụng thông tin về bộ gen từ, 357 thí nghiệm lây nhiễm virus trên DNA, 261-263 Eschrichtius Robustus, 1109 Escovopsis, 1169 Cơ vòng thực quản, 1060 Viêm thực quản, 612 Thực quản, 1059-1060 Axit amin thiết yếu, 1051-1052 Các yếu tố thiết yếu, trong dinh dưỡng thực vật, 741- 743 Axit béo thiết yếu, 1052 Liên kết este trong lipid, 535 trong phospholipid, 57, 58 trong chất béo trung tính, 56 trong sáp, 59 Estivation, 1077 Estradiol, 850 Thụ thể Estrogen, 129, 325 Hoạt động của Estrogen, 842 được xác định, 850 trong lựa chọn nang trứng để rụng trứng, 896 trong thai kỳ ở người, 896 ở tuổi dậy thì ở người, 894 trong chuyển dạ và sinh con, 896 ở thằn lằn đuôi roi sinh sản, 882 sản xuất ở buồng trứng ở người, 893, 894 trong điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 894, 895 cấu trúc, 836 nhiệt độ- xác định giới tính phụ thuộc và, 420 Xem thêm Steroid giới tính Estrus, 893 Cửa sông, 1141 Ethanol từ quá trình lên men rượu, 177, 178 được sản xuất bởi nấm men, 623 Etheostoma tetrazonum, 472 Etheostoma variatum , 472 Liên kết Ether, 535 Vùng Ethiopia, 1142 Sói Ethiopia, 1242 Ethnobotany , 605 Đạo đức học, 1094-1096 Tác dụng của Ethylene đối với thực vật, 759, 769-770 sàng lọc di truyền ở cây Arabidopsis, 760 con đường truyền tín hiệu ở thực vật, cấu trúc 770-771, 759 Cây con Etiolat, 772 Eublepharis macularius, 694 Lá bạch đàn, 1055 Euchromatin, 345 Đặc điểm của lá mầm, 601, 602, 709-710 phát triển chồi sớm, 758 ví dụ về, 603 giải phẫu lá, 720-721 gân lá, 720 giải phẫu rễ, 717 hệ thống rễ, 718 giải phẫu chồi, 719-720 Eudocimus ruber , 696 Eudorina, 140, 141 Euglena, 558, 559 Euglenids, 551-552, 558-559 Đặc điểm phân biệt Eukarya, 81, 527 mối quan hệ với sinh vật nhân sơ, 526, 527 trong cây sự sống, 8-9 Sự xuất hiện của sinh vật nhân chuẩn trong Proterozoi,515-516 chuyên biệt hóa tế bào, 4 xác định, 81 trong quá trình tiến hóa sự sống, 4 tiến hóa đa bào, 552-553 nguồn gốc, 550-552 Sự phân kỳ tiền Cambri của các nhóm chính, 552, 553 proteome, 369, 370 sinh vật nguyên sinh, 550, 552 -561 mối quan hệ với sinh vật nhân sơ, 527 đặc điểm chung với sinh vật nhân sơ, 526 Tế bào nhân thực Cấu trúc tế bào động vật, 86 (xem thêm Tế bào động vật)

1-22 Chỉ số nồng độ oxy trong khí quyển và 512 sự phân chia tế bào, 207-211 (xem thêm Giảm phân; Nguyên phân) vị trí tế bào của các con đường năng lượng, 168 đặc điểm biểu hiện gen trong, 291 ngăn trong, 84 khung tế bào, 94-98 hệ thống màng nội màng, 88 -91 nội cộng sinh và, 550, 551-552 tiến hóa, 550-552 cấu trúc ngoại bào, 99-100 gen và phiên mã gen, 290-293 biến đổi gen, 263,376-377 vị trí và chức năng của RNA, 286 phương pháp nghiên cứu và phân tích bào quan, 84, 85 nhân, 85, 86, 87, 88 bào quan biến đổi năng lượng, 91-93 nguồn gốc, 101-102 loại bào quan khác, 93-94 cấu trúc tế bào thực vật, 87 (xem thêm Tế bào thực vật) gen sau phiên mã điều hòa, 346-349 ribosome, 84-85, 88 gen điều hòa phiên mã, 333-338 bộ gen của sinh vật nhân chuẩn Caenorhabditis elegans, 362, 363 Drosophila melanogaster, 362 đặc điểm của, 361 họ gen, 363-364 thực vật, 363 trình tự lặp lại, 364-366 nấm men, 361-362 Virus nhân thực, 341 Eumetazoans, 630, 643 Eupholus magnificus , 674 Euphorbia, 801 Euphydryas editha bayensis, 11611162 Euphyllophytes, 583 Euplectella aspergillum, 643 Euplectes progne, 435 Euplotes, 554 Euprymna scolope s, 546 Europa (mặt trăng của Sao Mộc) , 70 loài ăn ong châu Âu, 888 loài chim cu gáy châu Âu, 1093 Euryarchaeota, 535, 536-537 Eurycea waterlooensis, 691 Eurylepta calif ornica, 657 Eusthenopteron foordi, 1115-1116 Eustachian tube, 954-955 Eusthenopteron, 690 Eusthenopteron foordi, 5 17 Sự phân chia của người Eutheria ở , 905-906 mối quan hệ tiến hóa trong, 697-698, 699 động vật ăn cỏ, 700 đặc điểm chính, 697 nhóm sống chính và số lượng loài, 698 loài linh trưởng, 701-705 quay trở lại môi trường nước, 700 loài gặm nhấm và dơi, 699-700 Hiện tượng phú dưỡng, 533, 1219, 1221 Evans, Martin, 382 Sự bay hơi trong chu trình thủy văn toàn cầu, 1215 tản nhiệt ở các động vật thu nhiệt và, 829 trong trao đổi nhiệt giữa động vật và môi trường của chúng, 823, 824 Sự thoát hơi nước, 1192 Động vật có vú có móng chẵn, 698 Evo-devo , 413 Xem thêm Sinh học phát triển tiến hóa Thích ứng tiến hóa, 6, 7 phân loại sinh học và, 463 tiến hóa phối hợp, 498-499 hạn chế đối với,

423-424, 444-446 được xác định, 6, 428, 432 sự xuất hiện và tác động của quá trình quang hợp, 4-5 lịch sử tiến hóa và phát sinh loài, 451 cây tiến hóa của sự sống, 6-9 cơ sở di truyền, 431 chức năng bộ gen, 496-499 kích thước bộ gen, 494-496 duy trì biến thể di truyền trong quần thể, 441-444 cơ chế, 432-436 phương pháp đo lường, 436-440 " tổng hợp hiện đại" với di truyền, 430-431 bằng chọn lọc tự nhiên, 428-430 "cơ hội" 753 song song, 423-424 quần thể, 6 mối quan hệ giữa thực tế và lý thuyết, 428-431 vai trò của màng trong, 3-4 kết quả ngắn hạn và dài hạn, 446 sử dụng bộ gen trong nghiên cứu, 486-491 sử dụng đồng hồ phân tử cho đến nay các sự kiện tiến hóa, 461-462 ở virus, 427 tiến hóa trong ống nghiệm, 500-501 Xem thêm Tiến hóa phân tử Các nguyên tắc cơ bản về sinh học phát triển tiến hóa, 413 sự đa dạng mỏ ở chim, 412,424 gen phát triển, 413-414, 423-424 mô-đun phát triển, 415-118 sự khác biệt trong biểu hiện gen dẫn đến sự khác biệt giữa các loài, 418-420 Bức xạ tiến hóa, 481-482 Sự đảo ngược tiến hóa, 452 Lý thuyết tiến hóa của Darwin và Wallace 39;s khái niệm, 428-430 được xác định, 428 phát triển theo Darwin, 430-431 ứng dụng thực tế của, 427, 428, 446 Cây tiến hóa của sự sống, 6-9 Xu hướng tiến hóa, 440 Liệu pháp gen Ex vivo, 323 Cuộc khai quật, 558-559 Sửa chữa cắt bỏ, 276, 277 Tế bào dễ bị kích thích, 925 Khớp thần kinh kích thích, 938 Chức năng của hệ bài tiết, 1071 của động vật không xương sống, 1075-1077 ở động vật có vú, 1079-1086 cơ chế duy trì cân bằng nội môi, 1072-1074 bài tiết nitơ, 1074-1075 ở động vật có xương sống, 1077 -1079 Xem thêm Thận; Nephrons Excurrent siphon, 662, 663, 664 Tập thể dục tác động đến sức mạnh và sức bền cơ bắp, 996-997 tích hợp quá trình đồng hóa và dị hóa trong quá trình, 180-181 Năng lượng kích hoạt phản ứng exergonic, 151-152 ATP và khớp nối năng lượng, 150-151 đặc tính của, 147, 148 Vị trí thoát, 295, 296 Tế bào ngoại tiết, 333 Tuyến ngoại tiết, 835, 1062 Mô tả ngoại bào, 120, 122 tiết mồ hôi và, 105 Sự ghép nối thay thế Exon, 346-347 mô tả, 290, 291 Bộ xương ngoài tiến hóa động vật chân đốt và, 655 của động vật chân đốt, 667 loài động vật sinh dục, 655 đặc điểm, 999 trong tiến hóa động vật nguyên sinh, 674-675 Phản ứng tỏa nhiệt. Xem Phản ứng ngoại sinh Exotoxin, 542 Lặp lại bộ ba mở rộng, 313-314 Expansins, 710 "Thử nghiệm" nhóm, 12 Thí nghiệm, loại, 12-13 Thể tích dự trữ thở ra (ERV), 1012, 1013 Cạnh tranh khai thác, 11821183 Tăng trưởng dân số theo cấp số nhân, 1157-1158, 1164-1166 Vectơ biểu hiện, 384 Biểu hiện, 246 Cơ duỗi, 1002 Cơ vòng hậu môn ngoài , 1063 Tiêu hóa ngoài, 1055 Thụ tinh ngoài, 887, 888 Mang ngoài, 1008, 1009 Tuyệt chủng. Xem Sự tuyệt chủng hàng loạt; Sự tuyệt chủng loài Tỷ lệ tuyệt chủng, trong lý thuyết địa sinh học đảo, 11961198, 1199 Dịch ngoại bào trong hệ tuần hoàn kín, 1026 trong môi trường bên trong của động vật đa bào, 816 trong hệ tuần hoàn mở, 1026 điều hòa cân bằng nội môi bằng hệ bài tiết, 1071, 1072-1074 (xem cũng như hệ thống bài tiết) Màng sinh học ma trận ngoại bào và, 106 tế bào bám dính, 111-113 sợi collagen trong, 818-819 ctenophores, 644 bọt biển, 644 cấu trúc và chức năng, 100 màng ngoài phôi trong trứng ối, 692 trong trứng gà , 918 chức năng của, 918 nguồn gốc, 914 ở động vật có vú có nhau thai, 919 Extreme halophiles, 536-537 Extremophiles, 532 Exxon Valdez (tàu chở dầu), 373 Xác định màu mắt ở người, 246 Di truyền liên kết giới tính ở Drosophila, 251-252 Mắt cốc, 958 Khiếm khuyết về mắt, phát triển trí não ở người và, 921 Nhiễm trùng mắt, 533 Gen không có mắt, 413, 414 Mắt của động vật chân đầu, 664 hợp chất, 958 gen phát triển và, 413, 414 tạo hình ảnh, xác định thấu kính 958-959 ở động vật có xương sống, 396 cấu trúc và chức năng của võng mạc, 959-963 "Mắt" khoai tây, 720 F protein chứa hộp F,767 Fabaceae, 747-748 "Tế bào thần kinh ở mặt" 971 Nhận dạng khuôn mặt, 971 Aquaporin khuếch tán được tạo điều kiện, 116 protein vận chuyển và, 117 protein kênh và, 115-116 đặc điểm của, 118 độ bão hòa, 117 Tạo thuận lợi, 1201 Yếu tố VIII, 385 Vi khuẩn kỵ khí tùy ý, 537 Ký sinh trùng tùy ý, 611 Ống dẫn trứng, 892, 893 Tăng cholesterol máu mang tính chất gia đình, 121, 313 Họ (phân loại phân loại), 462-463 "Sâu quạt," 661 Fanged sọc blenny, 1174 Quang hình thái ánh sáng đỏ xa và phytochrome ở thực vật, 772-774 trong điều khiển quang chu kỳ của sự ra hoa, 788

Chỉ mục 1-23 Farber, Sidney, 158 "Hành vi canh tác" của chim bò, 1093 Fas protein, 873 , 874 Ngăn chặn nhanh đa tinh trùng, 885 , 886 Sợi co giật nhanh, 995 Kiểm soát chuyển hóa chất béo ở gan, 1065-1066 ở trạng thái sau hấp thu, 1067 Vitamin tan trong chất béo, 1053-1054 Mô mỡ . Xem Mô mỡ Bản đồ số phận, phôi bào, 907 Hấp thụ chất béo ở ruột non, 1062, 1063 phân hủy bởi enzyme tiêu hóa, 1057, 1058 tiêu hóa ở ruột non, 1061-1062 sản sinh năng lượng, 1049, 1050 dự trữ ở gan, 1065 như năng lượng dự trữ trong cơ thể động vật, 1050 cấu trúc và chức năng, 56-57 triglycerid của mỡ động vật, 57 axit béo tổng hợp, 182 chuyển hóa đồng hóa của axit béo, 180 chuyển hóa dị hóa, 179-180 được hình thành trong các thí nghiệm tổng hợp

prebiotic, 70 nhu cầu ở người chế độ ăn uống, 1051 trong phospholipid, 57, 58, 107 ý nghĩa trong quá trình tiến hóa của sự sống, cấu trúc và chức năng 3-4, 56-57 trong sáp, 59 Động vật, 514 gen FD, 790 protein FD, 791 Trí nhớ sợ hãi và sợ hãi, 970, 982 "Sâu quét lông," 661 Sao lông vũ, 520, 680-681 Giải phẫu lông vũ, 696 sự tiến hóa, 695 chuyến bay ở chim và, 695-696 làm chất cách nhiệt, 828 Chất phân, 1063 Phân, 1056, 1063, 1064 Khả năng sinh sản, 1154-1155, 1156 Liên bang Cục Điều tra (FBI), 317-318 Phản hồi trong các cơ chế điều hòa nhịp thở, 1020-1022 trong hệ thống điều hòa, 816 Sự ức chế phản hồi, của các con đường trao đổi chất, 160-161 Thông tin tiếp liệu, 817 Bao phấn cho ăn, 1180 Chiến lược cho ăn động vật ăn mảnh vụn, 639 bộ lọc ăn , 637, 638 động vật ăn cỏ, tổng quan về 637-638, 637 ký sinh trùng, 638-639 động vật ăn thịt và ăn tạp, 638 Cấu trúc kiếm ăn trong quá trình tiến hóa nguyên sinh, 674 Xem thêm Răng Feigin, Andrew, 323, 324 Bộ ba vận động viên nữ, 1000-1001 Hoa cái, 779 , 780 Sinh con trong hệ thống sinh sản nữ, 896-897 thành phần và chức năng của, 892, 893 kết nối phôi-mẹ, 889 lựa chọn nang trứng để rụng trứng, 895-896 chu kỳ buồng trứng và tử cung, 893-895 mang thai, 896 dấu ấn gen của con cái ở động vật có vú, 344-345 chiều dài của quá trình giảm phân, 220 Nữ tính hóa, atrazine và, 1, 18 Fenestrations, 1041 Bò hoang, 440 Lên men trong sản xuất bia và rượu vang, 623-624 năng lượng thu được từ quá trình hô hấp và lên men của tế bào so sánh, 178 trong chuyển hóa glucose, 168 tổng quan , 166, 167 con đường trong, 177-178 Dương xỉ trong kỷ Devon, 520 đặc điểm phân biệt, 574, 582 vòng đời, 582 monolophytes, 581 số lượng nhiễm sắc thể trong, 218 vòng đời hữu tính, 218 Ferocactus wislizeni , 1179 Ferredoxin, 196, 197 Ferritin , 348.23 Ion sắt, 187 Lưỡi liềm màu mỡ, 388 Kích hoạt thụ tinh trong quá trình phát triển ở động vật, 903-904 ở động vật, 884-887 được xác định, 218, 882 thụ tinh kép ở thực vật hạt kín, 600-601, 781, 783 phát triển quả ở thực vật hạt kín và, 785 ở người, 892 bên trong và bên ngoài, 887 ở rêu, 576 phân tích phát sinh gen của các cơ chế ở thực vật hạt kín, 459-460 ở thực vật có hạt, 590, 592 Bao phấn thụ tinh, 1180 Phân bón hình nón, 885, 886 Phân bón vô cơ, 747 hữu cơ,746-747 để xử lý các bệnh thiếu hụt ở cây trồng, 742 Xem thêm Phân bón hóa học; Phân đạm Huyết sắc tố bào thai, 1018 Fetscher, Elizabeth, 599 Thai nhi chào đời, 896-897 xác định, 920 phát triển, 920 Feulgen, Robert, 260 Sốt, 830, 861-862 Sợi, trong thực vật, 596, 713, 714 Fibrin, 1039 Fibrinogen, 890, 1039 Fibrinolysin, 890 Nguyên bào sợi, 336, 337, 338 Hệ thống rễ sợi, 718 Ficedula albicollis, 1103 Ficke, Henry, 21 Định luật khuếch tán của Fick, 1006 Cây vả, 1194-1195 Chiến đấu hay bỏ chạy phản hồi, 837, 850, 852-853, 974 Quả sung, 601 Nấm túi sợi, 620, 622 Sợi (của bao phấn), 591, 596, 598 Filopodia, 909 Bộ lọc, 63 7, 638, 1054 Lọc huyết tương trong ống thận mao mạch, 1072 ở nephron của động vật có xương sống, 1078-1079 Fimbriae (fimbria), 84, 892, 893 Chim sẻ, 440 Xem thêm chim sẻ của Darwin; Chim sẻ Galapagos Vây, 686-687, 688 Cháy sa mạc Úc và, 1126 đốt có kiểm soát, 1240 fynbos và, 1121, 1135, 1145, 1146 chuyển động của các yếu tố thông qua các ngăn của hệ sinh thái và, 1214 Sự thích nghi với lửa, ở cây thông, 594, 596 Lửa- cóc bụng, 479 Đom đóm phát quang sinh học, 149, 150 tín hiệu thị giác, 1111 Firmicutes, 530-532 Thế hệ con đầu tiên (F:), 234, 235 Định luật nhiệt động lực học thứ nhất, 146 Thể cực thứ nhất, 883, 884 Sự thích nghi của cá với nhiệt độ theo mùa, 821 tác dụng của prolactin trong, luân chuyển ion canxi 838 trong lòng người “nóng”; cá, 1036, 1037 hệ tuần hoàn, 1027, 1028 trao đổi nhiệt ngược dòng, 825 hạn chế phát triển trong quá trình tiến hóa, 444, 445 tiến hóa của các cơ quan điện, 485 thụ tinh bên ngoài, 887, 888 có hàm, 686-689 không hàm, 685-686, 687 thu hoạch quá mức , 16-17, 11631164, 1235 tiến hóa song song ở, 423-424 trao đổi khí hô hấp ở mang, 1009-1010, 1011 điều hòa cân bằng muối và nước ở cá biển, 1077 lưỡng tính tuần tự, 887, 888 nụ vị giác, 951 Xem thêm Chondrichthyans; Haplochromine cichlids Ruồi cá, 672 Xương rồng thùng lưỡi câu, 1179 Công nghiệp đánh bắt cá, 16-17, 11631164, 1235 Nấm phân hạch, 624, 626 Tập tính vị tha và, 11141115 được xác định, 438 trực tiếp, bao gồm 1114, 1115 gián tiếp, 1115 Tối đa hóa hành vi vị tha bằng hệ thống giao phối, 1113 -1114 sự khác biệt về giới tính ở thằn lằn, 421 Fitzpatrick, John, 1115 5' Cap, 291-292, 293, 296 Kiểu hành động cố định, 1095 Quần thể cố định, 437 Flabellina ioda, 664 Flagella của chytrid, 617 của dinoflagellate, 553, 554 của euglenids, 558, 559 của opisthokont, 609 của prokaryote, 82, 83-84 stramenopile, 555 cấu trúc và chức năng, 96-98 Flagellin, 799 Tế bào lửa, 1075 Cây bàng lửa, 688 "Cây lửa,”" 603 Chim hồng hạc, 637, 638 Hồ Flathead, 1228 Giun dẹp, 675 acoelomate, 635 đặc điểm giải phẫu, 652 mô tả, 656-657 hệ bài tiết, 1075 cốc mắt, 958 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 Flavin adenine dinucleotide (FAD) trong chu trình axit citric, 170, 171 trong chuyển hóa glucose, 168 trong hệ thống đưa đón NADH, 179 trong chuỗi hô hấp, 172, 173 trong các phản ứng xúc tác, 155,156 Flavonoid, 747, 748 Flax, 800 gen FLC, 791 FLC protein, 792 Fleas, 639, 672, 986 Flegal, A. Russell, 625 Fleming, Alexander, 383, 608

Ruồi thịt, 1181, 1203 Flexors, 942, 1002 Flight sinh lý học chim và, 695-696 sự co cơ của côn trùng khi bay, 997-998 Lông bay, 695, 696 Chim không biết bay, 694, 695 Mọt không biết bay, 1144-1145 Đổ xô, 1116, 1117 Lũ lụt, 1140 Flor, Harold Henry, 800 Flora, 514

1-24 Chỉ mục Mô phân sinh hoa, 400, 715, 785-786 Các gen nhận dạng cơ quan hoa, 400401, 786 Florey, Howard, 608 chim giẻ cùi bụi Florida, 1115 Florigen, 790 Xem thêm con đường phát triển hoa FT-FD Cá bơn, 444, 445 Các danh mục hoa trong số 785 tín hiệu từ "đồng hồ bên trong" 792 gen nhận dạng cơ quan hoa, 400-401, 786 florigen, 790 kích thích ra hoa bắt nguồn từ lá, 788-790 cảm ứng bởi gibberellin, 791-792 cảm ứng bởi nhiệt độ, 791 gen nhận dạng mô phân sinh, 786 tín hiệu quang chu kỳ, 787-788 chuyển tiếp chồi mô phân sinh đỉnh đến mô phân sinh hoa, 785-786 Thực vật có hoa. Xem Giải phẫu thực vật hạt kín Hoa, 591, 596-597 về sinh sản hữu tính của thực vật hạt kín, 779, 781 sự đồng tiến hóa với động vật và, 599 Darwin về sự tiến hóa của, 605 sự tiến hóa của, 597-598, 599 dạng, 596, 597 ở thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm, 710 thực vật đơn tính và khác gốc, 597 xác định cơ quan, 400-401 bộ phận, 779, 781 hoàn hảo và không hoàn hảo, 597, 598 thụ phấn (xem Thụ phấn) hội chứng thụ phấn, 11801181 đối xứng, 597 loại, 779 dịch cúm, 427 vắc xin cúm, 427, 446 Máy cấp chất lỏng, 1054 Mô hình khảm chất lỏng, 106 Flukes, 657, 675 Kính hiển vi huỳnh quang, 80 Thuốc nhuộm huỳnh quang, 353, 354 Protein huỳnh quang phát hiện protein huỳnh quang màu xanh lá cây, 449 sự tiến hóa ở san hô, 464 Fluorine, 1052 5-Fluorouracil, 228, 229 Fluxes , 1211 Côn trùng bay. Xem Pterygotes Sóc bay, 962 gen FMR1, 313-314 FMR1 protein, 314 Bọ sương mù, 1132 Folate, 916 Axit folic, 349, 916, 1053 Địa y Foliose, 613 Tế bào nang, 895-896 Hormon kích thích nang trứng (FSH) hành động của, 842 nguồn nội tiết, 842, 843 trong việc lựa chọn nang trứng để rụng trứng, 896 ở tuổi dậy thì, 850-851, 894 trong điều hòa sinh tinh ở người, 892 trong điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 893-894 Các nang của tuyến giáp, 845, 846 Lựa chọn nang trứng (buồng trứng của con người) để rụng trứng, 895-896 cấu trúc và chức năng, 893, 894 trong chu kỳ tử cung, 894-895 Fontanelle, 1001 Thực phẩm là nguồn năng lượng, 1049-1050 vùng não kiểm soát lượng ăn vào, 1067-1068 ảnh hưởng của việc cung cấp thực phẩm đến sự tăng trưởng dân số, 1159 sự tiêu hóa và tiêu hóa ở động vật, 1054-1058 di chuyển qua ruột của động vật có xương sống, 1059-1060 là nguồn cung cấp bộ xương cacbon cho quá trình sinh tổng hợp, 1051-1052 Thu nhận thức ăn. Xem Tìm kiếm thức ăn Dị ứng thực phẩm, 876 Chuỗi thức ăn, 1190 Lưới thức ăn, 1190, 1191 Sự phát triển chân ở vịt và gà, 417 động vật thân mềm, 662, 663 Chi phí tìm kiếm thức ăn theo nhóm, 1116 lý thuyết tìm kiếm thức ăn tối ưu, 11041105, 1106 Foraminiferans, 557, 565 Não trước trong quá trình tiến hóa não người, 973 vỏ não thùy đảo, 983 cấu trúc và chức năng, 968-969, 970 Bộ lên men chân trước, 492-494 Chi trước, mất ở rắn, 423 Dấu vân tay DNA pháp y, 317-318 côn trùng học pháp y, 1188 sử dụng phân tích phát sinh loài trong, 458 , 459 Bao quy đầu, 890 Hành lang rừng, 1162 Cháy rừng thích nghi với cây lá kim, 594, 596 diễn thế theo chu kỳ và, 12011202 Xem thêm Cháy rừng. Xem từng loại rừng Cánh trước, 672 Quên,980 Sự hình thành nấm mốc thực vật thông qua hoạt động của giun, The (Darwin), 639 Kết tủa axit đốt nhiên liệu hóa thạch và, 12191220 biến đổi khí hậu toàn cầu và, 17, 510 tác động đến chu trình carbon toàn cầu, 1216 Sự hình thành nhiên liệu hóa thạch, 1211 thực vật phù du và, 569 Hồ sơ hóa thạch Giường hóa thạch kỷ Cambri, 516 hóa thạch có niên đại, 506-508 vi hóa thạch, 74 số loài được xác định, 514 phân tích phát sinh loài và, 455 lý do cho sự khan hiếm của, 514-515 Xem thêm Hiệu ứng người sáng lập cổ sinh vật học, 434 sự kiện sáng lập, trong sự hình thành loài, 467, 472, 473 Tim bốn ngăn ở chim, 1029, 1030 ở cá sấu, 1029 ở cá, 1028 ở động vật có vú, 697, 1030 Thực vật bốn giờ, 252 Fovea, 959, 962 Foxglove, 604 gen FOXP2, 367 Fraenkel, Gottfried, 1175 Hội chứng Fragile-X, 313-314 Môi trường sống bị phân mảnh, 1233-1234 Đột biến dịch khung, 306-307 Frankenia palmeri, 811 Franklin, Rosalind, 264 Định luật Frank-Starling, 1042 Làm giàu nồng độ không khí tự do (FACE) , 185 ATP năng lượng tự do và, 149, 150 cân bằng hóa học và, 148-149 được xác định, 146-147 enzyme và, 153 được thu hoạch trong quá trình oxy hóa glucose, 166-167 Gốc tự do, 309 Đồng hồ sinh học chạy tự do, 1107-1108 Đóng băng-gãy xương kính hiển vi, 81, 108 cây chịu lạnh, 810 "mô hình lá cờ Pháp,"" của các hình thái, 401 Lựa chọn phụ thuộc tần số, 441-442 Quần xã sinh vật nước ngọt, 1140 Hậu quả của sự thay đổi của con người đối với hệ sinh thái nước ngọt, 1223 tác động của ô nhiễm, 1233 vận chuyển các nguyên tố qua các ngăn của hệ sinh thái, 1213-1214 Sinh vật nguyên sinh nước ngọt, 93 aquaporin trứng ếch, 116 hoàn chỉnh sự phân tách, 905 sự sắp xếp lại sau khi thụ tinh, 903-904 Sự thích nghi của ếch trong, 7 thí nghiệm về tác dụng của atrazine, 12, 13 bản đồ số phận của blastula, 907

đặc điểm của, sự nữ hóa 690-691 do atrazine gây ra, 1 sự hình thành dạ dày, 909-910 mầm dòng tế bào, 908 khả năng nhảy, 986 xác định thấu kính trong phôi, 396 cuộc gọi giao phối, 705 chất thải nitơ được bài tiết, 1075 thí nghiệm chuyển nhân với phôi, 406 chăm sóc bố mẹ, 678 cơ chế cách ly tiền hợp tử, 476, 477 điều hòa cân bằng muối và nước, 1077 tín hiệu tình dục, 435 Fromia, 881 Thùy trán, 971-972 Hấp thụ fructose ở ruột non, 1063 sản xuất trong quang hợp, 195 trong tinh dịch, cấu trúc 890, 52 Fructose 1,6-bisphosphate, 55, 169 Frugivores, 1181-1182 Trái cây mắt kép của ruồi, 958 thông tin về gen, 361, 362 là sinh vật mẫu, 282 xác định giới tính, 249 di truyền liên kết giới tính, 251-252 Xem thêm Drosophila Cấu trúc quả của nấm, 609-610, 620, 621, 622 của nấm mốc , 561 Gen không quả (fru), 1097-1098 Các auxin trong quả trong sự phát triển của quả, 766 được xác định, 784 phát tán, 784 ethylene và làm chín quả, 769-770 chức năng của, 784 gibberellin trong sự phát triển của quả, 761 parthenocarpic, 766 tương hỗ giữa thực vật và động vật ăn quả trong sự phát tán hạt giống, mối quan hệ 1181-1182 giữa sự phát triển của hạt và sự phát triển của quả, 784-785 không hạt, 784-785 một synapomorphy của thực vật hạt kín, 596 địa y Fruticose, 613 thụ thể FSH, gen 895-896 FT, protein 790 FT, 790,791 Con đường FT-FD florigen, 790, 791, 792 Fucoxanthin, 556 loài chạy trốn, 1183 Fulcrum, 1002 Điều tra dân số đầy đủ, 1150 Bộ gen chức năng, 355-356, 357 Nhóm chức năng của carbohydrate biến đổi hóa học, 55 đại phân tử, 40 đặc tính của, 40 Khối lượng dư chức năng (FRV), 1012, 1013 Ngách cơ bản, 1184 Thảo luận về sự tương hỗ của nấm, 612-615

Chỉ số 1-25 tiến hóa của thực vật trên cạn và 574 nuôi trồng nấm, 1169, 1178, 1185 với thực vật trên cạn không có mạch, 575 Xem thêm Thuốc kháng sinh Mycorrhizae Fungi có nguồn gốc từ, 608 loại nấm rễ cộng sinh, 619-620 trong xử lý sinh học, 625 chytrid, 617-619 phân loại các nhóm chính, 616 Dikarya, 620-623 đặc điểm phân biệt, 609 nội sinh, 615 trong sản xuất thực phẩm và đồ uống, 623-624 chu trình carbon toàn cầu và, 611 sợi nấm, sợi nấm và cấu trúc đậu quả, 609-610 vòng đời, 616, 618 , 621 microsporidia, 617 trung tâm tổ chức vi ống, 212 là sinh vật mẫu trong nghiên cứu trong phòng thí nghiệm, 625, 626 ký sinh, 611-612 gây bệnh, 612 mối quan hệ phát sinh gen, 615-616 săn mồi, 612, 613 trong nỗ lực trồng rừng, 626 sinh sản hữu tính và vô tính, 616 -617 vòng đời hữu tính, 218 tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích của sợi nấm, 610 khả năng chịu được môi trường ưu trương, 610-611 khả năng chịu nhiệt độ khắc nghiệt, 611 loại nấm men đơn bào, 609 dùng để kiểm soát bệnh tật và sâu bệnh, 626, 627 dùng để nghiên cứu môi trường ô nhiễm, 624, 625 nấm zygosopore, 618, 619 Xem thêm Sự tương sinh của nấm Nuôi nấm, 1169, 1178, 1185 Funk, Casimir, 1054 Fur, 697, 825, 828 Furcula, 694 Fusarium oxysporum, 626 Đặc điểm Fynbos của, 1121, 11341135 kinh tế lợi ích của, 1242-1243 ngọn lửa và, 1121, 1135, 1145, 1146 kiến Argentina được giới thiệu, 1145 khí hậu Địa Trung Hải, 1126 thụ thể liên kết với protein GG trong con đường IP3/DAG, 134, 135 cấu trúc và chức năng, pha 129-130 G1 (của nguyên phân), 208, 217 mô tả quá trình chuyển đổi Gl-to-S, 208 tín hiệu bên trong kiểm soát, pha 210-211 G2 (của nguyên phân), 208, 211212 ,217 GABA. Xem các thụ thể GABA của axit y-Aminobutyric, 943 Gage, Phineas, 972 Đột biến tăng chức năng, 305, 306, 400-401 Galactia elliottii, 1221-1223 Galactosamine, 55 Galactose, 52 p-Galactosidase, gen 329 p-Galactosidase, 378 p-Galactoside, 329 p-Galactoside permease, 329 p-Galactoside transacetylase, 329 Galagos, 701 bức xạ thích nghi của chim sẻ Galapagos, 481 đặc điểm phân loài, 473, 474 đa dạng mỏ, 412, 424 phép đo dị hình trong quá trình phát triển mỏ, 416 Xem thêm Darwin's39 chim sẻ Chim ưng Galapagos, 2 quần đảo Galapagos Chuyến thăm của Darwin, 428, 429 cuộc thi khai thác, 1183 rùa Galapagos, 694 Túi mật, 1058, 1061, 1065 Gallus gallus, 361 Giao tử của rêu, 575, 576 trong quá trình tiến hóa thực vật, 574 của nấm hợp tử, 618, 619 giao tử trong vòng đời xen kẽ các thế hệ, 562, 563 in dấu gen ở động vật có vú, 344-345 Định luật phân chia Mendel và, 236-237, 239 số lượng nhiễm sắc thể trong, 218 sản xuất ở động vật, 882- 884 trong sinh sản hữu tính, 218, 219 Phân lập giao tử, 477 Phát sinh giao tử ở động vật, 882-884 được xác định, 882 giao tử của thực vật hạt kín, 596, 600, 779-780 của loài Thông, 594, 595 của dương xỉ, 582 của thể đồng hợp tử, 584 của loài rêu, 578, 579 loài thực vật trên cạn, 575 loài rêu tản, 577 loài rêu, 577-578 loài thực vật trên cạn không có mạch, 575-576 mối quan hệ với thể bào tử trong quá trình tiến hóa thực vật, 590 loài thực vật có hạt, 589, 590, 591, 592 y-Aminobutyric acid (GABA), 324,939 Ganglia ở giun đốt, 659-660, 941 của hệ thần kinh tự chủ, 974, 975 Ganglioside, 91 Ganoderma applanatum, 623 gen Gap, 403, 404 Gap ở cơ tim, 991 cấu trúc và chức năng. 111, 112, 139-140 Garrod, Archibald, 282 Garter snake, 445, 889 Thành phần hệ thống trao đổi khí, 1006 mang cá, 1009-1010, 1011 phổi người, 1013-1016 ở côn trùng, 671, 1009 Tối đa hóa bề mặt trao đổi khí diện

tích, 1008-1009 tối đa hóa gradient áp suất riêng phần, 1009 yếu tố vật lý ảnh hưởng, 1006-1008 voi lặn, 1005, 1022 thông gió một chiều ở chim, 1010-1012 Khí trong khí quyển, 1211 áp suất một phần và khuếch tán, 1006 độ hòa tan trong chất lỏng, 1006 Xem thêm Carbon dioxide; Hydro; Nitơ; Ôxy; Khí hô hấp Gasterosteus aculeatus, 423-424 Áp dạ dày, 678 Niêm mạc dạ dày, 1060, 1061 Hố dạ dày, 1060-1061 Gastrin, 1065 Viêm dạ dày, 1054 Bệnh tiêu hóa, 534 Rối loạn tiêu hóa, tự kỷ và, 540 Hệ tiêu hóa hấp thụ chất dinh dưỡng qua gan, 1063 hấp thu chất dinh dưỡng ở ruột non, 1062, 1063 tiêu hóa hóa học ở miệng và dạ dày, 1060-1061 các lớp mô đồng tâm trong, 1058-1059 kiểm soát và điều hòa dòng chất dinh dưỡng, 1064-1068 tiêu hóa ở ruột non, 1061 -1062 tiêu hóa cellulose ở động vật ăn cỏ, 1063-1064 hệ thần kinh ruột, 1059 ruột già, 1063 chuyển động thức ăn qua, 1059-1060 phúc mạc, 1059 Gastrophryne carolinensis, 477 Gastrophryne olivacea, 477 Động vật chân bụng, 662, 663, 664 Gastrotrichs, 632, 652, 656, 658 Khoang dạ dày, 645, 648, 1056 Dạ dày ở động vật lưỡng cư, 909-913 mẫu cơ bản, 633-634 được xác định, 908 lớp mầm hình thành trong quá trình, 908 ở động vật có vú, 914-915 ở bò sát và chim, 913-914 ở nhím biển, 908-909 Kênh ion bị kiểm soát Các kênh bị kiểm soát hóa học, 930, 937 kênh bị kiểm soát cơ học, 930 điện thế màng và, 930-932 là thụ thể, 129 cấu trúc và chức năng, 115, 116 loại, 930 Xem thêm Kênh ion kiểm soát điện áp Ge Hong, 797 Gehring, Walter, 413 Máy đếm Geiger, 24 điện di Gel, 316-317 Gemmae, 577 cốc Gemmae, 577 Gemsbok, 1132 Nhận dạng giới tính, 1096-1097 Chuỗi gen, kiểm soát hành vi của động vật, 1097-1098 Nhân đôi gen trong sự tiến hóa của các cơ quan điện, 485 sự đa dạng di truyền và, 310 là nguồn của các chức năng bộ gen mới, 496-498 transposon và, 365 biểu hiện gen bị chặn bởi kháng sinh ở vi khuẩn, 281 "giáo điều trung tâm" về sinh học phân tử, 285 thay đổi ở thực vật để phản ứng với mầm bệnh, 799.800 được xác định, 65 điểm khác biệt giữa sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, 291 điểm khác biệt trong biểu hiện dẫn đến sự khác biệt giữa các loài, 418-420 ảnh hưởng đến trình tự không mã hóa, 494 bằng chứng cho protein là chính các sản phẩm của, 282-284 đặc điểm bộ gen và, 486 thông tin bộ gen và, 355 phương pháp nghiên cứu, 380-383 tổng quan, 284-285 hình thành mẫu và, 399-405 tổ chức phôi sơ cấp và, 911-912 trong bộ gen RNA, 285 vai trò trong phát triển, 6,Mẫu tuần tự 397-399 trong quá trình xác định phân đoạn cơ thể ruồi đục quả, chuỗi tín hiệu 401-405 và chuyển động của polypeptide trong tế bào, phiên mã 298-300, dịch mã 286-293, 293-297, 298 hiển thị bằng protein huỳnh quang, 449 họ gen Khái niệm về , 497, 498 tiến hóa phối hợp và, 498-499 họ gen gắn kết, 499-500 ở sinh vật nhân chuẩn, 363-364 Rào cản dòng gen dẫn đến sự hình thành loài, 472-475 ảnh hưởng đến tần số alen, 433^34

1-26 Chỉ số Khái niệm gen lấy gen, 800 kháng gen lấy gen, 800 "súng lấy gen" 376 Đột biến gen ảnh hưởng đến kiểu hình, 305-306 y học phân tử và, đột biến 304 điểm, đảo ngược 306-307, 306 loại ở sinh vật đa bào, 305 Xem thêm Đột biến Nhóm gen, 431 Quá trình methyl hóa DNA điều hòa gen và, 328 ảnh hưởng của stress trong quá trình sự phát triển trước khi sinh, 328 thay đổi biểu sinh, 343-346 cơ chế sau phiên mã ở sinh vật nhân chuẩn, 346-349 điểm tiềm năng ở sinh vật nhân chuẩn, 334 ở sinh vật nhân sơ, 329-333 điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân chuẩn, 333-338 ở vi rút, 339-343 protein điều hòa gen, 42 Trình tự gen về bộ gen môi trường, 530 mối quan hệ tiến hóa ở sinh vật nhân sơ và, 528-529 xác định Archaea và, 534 Cơ chế làm im lặng gen, 347-348 Liệu pháp gen, 323-324 Mô tả cây gen, 497, 498 của họ gen gắn chặt, 499-500 chuyển gen bên ở sinh vật nhân sơ và, 529-530 Miễn dịch chung ở thực vật, 799-800, 801 Các yếu tố phiên mã chung, 333-334, 335, 336 Tế bào thế hệ, 780, 783 Các alen gen, 431 hành vi của động vật và, 1096-1098 thông tin sinh học và, 5, 6 nhân bản, 375-376 (xem thêm Nhân bản phân tử) so sánh thông qua căn chỉnh trình tự, 486-487 được xác định, 66 sao chép (xem Sao chép gen), epistark, 244 bằng chứng cho thấy là DNA, 260-263 cây gen, 499 -500 tương tác gen-môi trường, 245-246 dấu hiệu di truyền, 318-319 đặc điểm bộ gen và, 486 (xem thêm Bộ gen) kiểu gen và kiểu hình, 431 tương đồng, 413-414, 499-500 sức sống lai, 244-245 bất hoạt do tái tổ hợp tương đồng , 381-382 không tương thích và phân lập sinh sản, 470, 471 di truyền các gen cơ quan, 252-253 chèn vào tế bào, 376-377 (xem thêm Công nghệ DNA tái tổ hợp) gen lớn nhất ở người, 291 chuyển gen bên, định luật 496, 529-530 phân ly độc lập, định luật phân ly 237-239, liên kết 236-237, 239, 247, 248, 249-252 trong di truyền Mendel, 236 phương pháp nghiên cứu biểu hiện gen, 380-383 bị methyl hóa, 343-344 (xem thêm quá trình methyl hóa DNA) bội số alen, 242 đột biến (xem Đột biến gen; Đột biến) số lượng trong bộ gen người, 366 giả thuyết một gen, một enzyme, 282-283, 284 mối quan hệ một gen, một polypeptide, 283-284 kiểu hình và, 237 gen khởi động, 286 gen giả, 491, 494-495 định lượng đặc điểm locus, 246 tần số

tái tổ hợp, 248, 250 tái tổ hợp và lập bản đồ, 247-249, 250 gen báo cáo, 377-378, 379 kích thước trong bộ gen người, 366 điều trị, chuyển giao 323-324 ở sinh vật nhân sơ, 253-255 Điểm chung về mã di truyền của , 289 mô tả, 288-289 đột biến tên lửa, 306, 307 dư thừa, 289 "Quyết định di truyền" 245 Sự nhân đôi của gen đa dạng di truyền và, 310 được tạo ra bởi trao đổi nhiễm sắc thể trong quá trình giảm phân I, 219-220, 222 được tạo ra bởi sự phân loại độc lập của các nhiễm sắc thể tương đồng, 222 được tạo ra từ giảm phân và sinh sản hữu tính, 218-219, 245, 882 đột biến và, 310 Xem thêm Di truyền biến thể Sự trôi dạt di truyền Tiến hóa và, 6 sự cố định của các đột biến trung tính,492 tác động đến các quần thể nhỏ, 434 Dấu hiệu di truyền trong các thí nghiệm biến nạp, 263 công dụng của, 318-319, 352 Tái tổ hợp di truyền ở ớt, 562 lập bản đồ di truyền và, 248-249 với nhiễm sắc thể tương đồng, 247-248, 250 làm bất hoạt gen bằng, 381 -382 Sàng lọc di truyền lai oligonucleotide đặc hiệu alen, 321 xét nghiệm DNA, 320-321 xác định các con đường truyền tín hiệu ở thực vật, 759, 760 mục đích, 320 sàng lọc kiểu hình bệnh, 320 Cấu trúc di truyền, 437 Công tắc di truyền, 415 Bộ công cụ di truyền, 414, 415 Biến đổi gen, 260-261, 263, 376-377 Xem thêm Công nghệ DNA tái tổ hợp Tạo biến thể di truyền bằng đột biến, 432 quần thể khác biệt về mặt địa lý trong loài, 443-444 duy trì bằng chọn lọc phụ thuộc tần số, 441-442 cơ chế duy trì trong quần thể, 441-444 kiểu hình biến thể và, 431 lựa chọn dẫn đến kiểu hình mới, 432-433 transposon và, 365-366 Xem thêm Đa dạng di truyền Sinh vật biến đổi gen (GMO) trong nông nghiệp, 386-388, 389 cấp bằng sáng chế, 373 mối quan tâm của công chúng, 388-389 Di truyền hành vi, 1096-1098 đồng trội, 243 bằng chứng cho thấy DNA là vật liệu di truyền, 260-263 trội không hoàn toàn, 242-243 cơ chế tương tác gen, 244-246 định luật di truyền Mendel, 233-241 sinh vật mẫu, 282 "tổng hợp hiện đại" với sự tiến hóa, 430-431 con lai đơn bội, 234-236 nhiều alen, 242 đột biến, 241-242 pleiotropy, 243-244 tính toán xác suất, 239-240 con lai thử nghiệm, 237, 238 Genitalia, 887 ứng dụng giải trình tự bộ gen, 353 được xác định, 353 " ;thuyết quyết định di truyền," 245 sản lượng thông tin, 355-356 phương pháp trong, 353-354, 355 sinh vật nhân sơ, 356 Tích lũy bộ gen của các đột biến có hại, 441 thông tin sinh học và, 5-6 đặc điểm của, 486 loài báo, 62 xác định, 66, 486 phát hiện chọn lọc tích cực và tinh lọc trong, 492-494 biểu hiện gen khác biệt, 6 con chó, 352 retrovirus nội sinh trong bộ gen của động vật có xương sống, 545 bộ gen môi trường, 530 ở sinh vật nhân chuẩn, 361-366 tiến hóa về kích thước, 494-496 đạt được các chức năng mới, 496-499 tương tác gen-môi trường và, 245 "thuyết quyết định di truyền" 245 người, 366-369 (xem thêm Bộ gen người) "rác" trình tự, 347 microRNA, 347, 348 mimivirus, 545 nghiên cứu bộ gen tối thiểu, 359, 360 đột biến và, 6 phân tích phát sinh gen và, 456 cảm giác tích cực, 544 sinh vật nhân sơ, 356-360 sinh vật đại diện, 361 RNA can thiệp nhỏ, 347-348 bộ gen động vật nhỏ nhất, 629 trong nghiên cứu về tiến hóa, 486-491 của Thermoplasma, 537 biến thể ở quỷ Tasmania, 232 in dấu gen, 344-345 thư viện bộ gen, 379 kiểu gen được xác định, 431 tương tác gen-môi trường, 245-246 trong di truyền học Mendelian, 236 mối quan hệ giữa kiểu hình với, 431 tái tổ hợp giới tính khuếch đại số lượng có thể, 441 Tính toán tần số kiểu gen, 436-437 xác định, 432 ảnh hưởng của giao phối không ngẫu nhiên lên, 434-436 Cân bằng Hardy-Weinberg, 437-438 Công nghệ xác định kiểu gen, 368 Chi (chi)), 7, 462 Phân bố địa lý của động vật ,The (Wallace), 1141 Thang thời gian địa chất Địa chất, 506-507, 508 ảnh hưởng đến quần xã, 1126-1127 Georges Bank, 1163-1164 Geospiza conirostris , 474 Geospiza difficilis, 474 Geospiza fortis, 474 Geospiza Fuliginosa, 474, 1183 Geospiza magnirostris, 474 Geospiza scandens, 474, 1154-1155 Chất tế bào mầm, 908 Tế bào mầm trong quá trình tạo giao tử ở động vật, 882-883 đang phát triển, 908 thay đổi biểu sinh và, 344 ở con đực ở người, 891 đột biến và, 310 lớp mầm được hình thành trong quá trình hình thành dạ dày, 908 ở ếch bệnh dạ dày, 909-910

Chỉ số 1-27 trong quá trình tạo dạ dày của nhím biển, 908-909 Liệu pháp gen dòng mầm, 323 Đột biến dòng mầm, 305 Sự nảy mầm của phấn hoa thực vật hạt kín, 780, 782 của hạt (xem Sự nảy mầm của hạt) Mang thai, 919-920 Xem thêm Mang thai Gey, George và Margaret, 205 GFP. Xem Protein huỳnh quang màu xanh lá cây Gharials, 693-694 Dơi ma, 700 Ghrelin, 1067, 1068 Cá ngừ vây xanh khổng lồ, 825 Cá tầm khổng lồ, 1128 Tảo bẹ khổng lồ, 556, 1139 Chim hải âu khổng lồ, 1073 Cây gỗ đỏ khổng lồ, 422 Sequoia khổng lồ, 1130, 1160 Rùa khổng lồ, 2 Giardia lamblia , 558 Giardia, 558 Gibberellic acid, 759, 760 Gibberellin được kích hoạt bởi phytochromes trong quá trình nảy mầm của hạt, 774 phát hiện, 760, 761 ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của thực vật, 759, 760-762 kích thích ra hoa và, 791-792 phân tử cơ chế hoạt động của 767 loài thực vật bán lùn và 775 cấu trúc, 759 loài Vượn, 702 loài Gigantactis vanhoeffeni, 688 loài khổng lồ,

843 vòm mang phát triển từ vòm họng, 684 trong quá trình tiến hóa của hàm, 687 mang cá, 1009-1010 ở cá phổi , 1028 Động mạch mang, 1028 Sợi mang, 1010 Mang trao đổi nhiệt ngược dòng ở cá, 825 ở động vật thân mềm, 662,663 Trao đổi khí hô hấp, 1007, 1009-1010, 1011 Tối đa hóa diện tích bề mặt, 1008, 1009 Mang (của nấm), 623 Ginkgo biloba , 592, 593 Ginkgophyta, 574 Ginkgos, 574, 589, 592, 593 Hươu cao cổ, 416-417 Dây đai, chiton, 662 Mề, 1056 Băng tích băng hà, 1200 Sự hình thành loài khác vùng băng hà và, 472 trong Kỷ Than đá, 521 biến đổi khí hậu theo thời gian và, 510 trong Thế Proterozoi, 515-516 trong Kỷ Đệ tứ, 522 mực nước biển và, 509, 510 Vịnh Glacier, 1200 Sông băng, tác động của hiện tượng nóng lên của khí hậu, 1 7 Đấu sĩ, 672 Gladioli, 793 Dương vật Gians, 890 Bọt biển thủy tinh, 630 , 643 Glaucophytes, 551, 552, 571, 572, 573 Gleevec, 304 Đặc điểm tế bào thần kinh đệm (glia), 820 mạng lưới thần kinh, 940-943 loại và chức năng của, 926-927 Triển vọng đa dạng sinh học toàn cầu 3, 1233 Biến đổi khí hậu toàn cầu carbon khí quyển mức độ dioxide và, 17, 510, 1217-1218 khí nhà kính và, 1212 nghiên cứu về chu trình mêtan, 357 Chu trình sinh địa hóa hệ sinh thái toàn cầu, 12141223 dòng năng lượng xuyên qua, 1208-1210 chuyển động của các nguyên tố, 1210-1214 Chu trình nitơ toàn cầu, 750-751 " ;Cua toàn cầu," 670 cụm gen a-Globin, 364 cụm gen p-Globin, 364 bệnh hemoglobin C, 312 đột biến tên lửa và bệnh hồng cầu hình liềm, 306, 312 đột biến vô nghĩa và thalassemia, 306 tế bào hồng cầu điều hòa phiên mã, 335 phiên mã khác biệt gen p-Globin, 398 hồng cầu điều hòa phiên mã, 335 y-Globin, họ gen Globin 364, 364, 497, 498 "Globular" phôi thai, 393 Glomeromycota, 615, 616, 619-620 Xem thêm Mycorrhizae Arbuscular Mao mạch cầu thận, 1078-1079, 1082 Tốc độ lọc cầu thận (GFR), 1087-1088 Cầu thận, khứu giác, 949, 950 Lưu lượng máu đến cầu thận, 1082 chức năng trong nephron của động vật có xương sống, 1078-1079 của thận động vật có vú, 1080, 1081 Glomus rêuseae, 614 Glucagon, 842, 848, 849, 1067 p-l,3-Glucan, 799 Glucoamylase, 162 Glucocorticoids,849 Gluconeogen, 180, 1065, 1067 Glucosamine, 55 Vận chuyển qua trung gian chất mang Glucose, 117 chuyển hóa dị hóa, 179 năng lượng được giải phóng trong quá trình oxy hóa, 166-169 hình thành glucose 6-phosphate, 150, 151 dạng, 52 làm nhiên liệu cho hệ thần kinh hệ thống, 1067 tân tạo glucose, 180 trong glycogen, 53, 54 trong điều hòa dương tính của operon lac, 332 sản xuất trong quang hợp, 195 vận chuyển tích cực thứ cấp, 119 trong tinh bột, 53, 54 Glucose 1-phosphate, 148, 149 Glucose 6-phosphate, 148, 149, 150, 151 Con đường hiếu khí dị hóa Glucose, 169-171 điều hòa dị lập thể, 181-182 trong điều kiện kỵ khí, 177-179 chu trình axit citric, 170-171 chi phí năng lượng của hệ thống con thoi NADH, 178-179 năng lượng giải phóng trong quá trình oxy hóa glucose , so sánh năng lượng thu được từ quá trình hô hấp và lên men của tế bào là 166-169, 178 quá trình đường phân, 169-170 quá trình phosphoryl oxy hóa và tổng hợp ATP, quá trình oxy hóa pyruvate 171-176, 170 điều hòa quá trình oxy hóa pyruvate và chu trình axit citric, 171 chuyển hóa Glucose, điều hòa gan, 138, 1065, 1066-1067 Chất vận chuyển glucose, 117, 1066 Axit Glucuronic, 55 Glume, 419 Chuyển hóa đồng hóa Glutamate và, 180 Chuyển hóa dị hóa, 180 là chất dẫn truyền thần kinh, 939 Glutamate decarboxylase, 323, 324 Axit glutamic, 44 Glutamine, 44 Glutamine synthet như thế (GS), 753 Glyceraldehyd, 52 Glyceraldehyd 3-phosphate (G3P), 169, 170, 194, 195, 196, 201 Glyceraldehyd 3-phosphate dehydrogenase, 170 Glycerate, 197, 198 Chuyển hóa dị hóa Glycerol, 179 trong phospholipid, 57, 58 trong chất béo trung tính, 56 Glycerol 3-phosphate, 179 Glycine là chất dẫn truyền thần kinh, 939 trong quang hô hấp, 197, 198 thuộc tính nhóm bên, 43 cấu trúc, 44 Glycogen tích tụ trong quá trình tiêu thụ thực phẩm dư thừa, 1050-1051 khi tập luyện cơ bắp, 997 mức glucose trong khi tập thể dục và , 181 trong chuyển hóa glucose, 1066, 1067 điều hòa bởi tầng protein kinase, 138 điều hòa đường huyết, 848, 849 dự trữ ở gan, 1065 dưới dạng năng lượng dự trữ, 1050 cấu trúc và chức năng, 53-54 Glycogen phosphorylase, 132-133 Glycogen synthase, 138 Glycogen synthase kinase-3 (GSK3), 904 Glycolate, 197, 198 Glycolipids, 109, 111 Điều hòa dị lập thể Glycolysis, mô tả 181-182, so sánh hiệu suất năng lượng từ hô hấp và lên men tế bào là 169-170, 178 trong quá trình dị hóa glucose, 166, 168 mối quan hệ giữa các con đường trao đổi chất, 179 cơ Glycolytic, 995 hệ thống Glycolytic, trong cơ xương, 997 sự kết dính tế bào Glycoprotein và. 111 sự hình thành, 301 cấu trúc và chức năng, 109 liên kết Glycosidic, 53, 54 Glycosylation, 300, 301 Glyoxysomes, 93 Glyphosate, 160, 388, 389 Kháng Glyphosate, 389 Gnathonemus petersi, 485 Gnathostomes, 686-689 Gnetophytes, 57 4.593 Dê , 1099 Sa mạc Gobi, 1192 Bướu cổ, 846-847, 1054 Sao lông vàng, 682 Sư tử vàng tamarin, 1114, 1137 Cóc vàng, 691 Goldenrod, 752, 1201 Phương trình Goldman, 929, 931 Golgi, Camillo, 90, 953 bộ máy Golgi ở tế bào động vật, 86 sự tiến hóa ở tế bào nhân chuẩn, 551 quá trình glycosyl hóa protein, 301 Bệnh tế bào vùi,300 tấm tế bào thực vật và 710 trong tế bào thực vật, 87 xử lý các polypeptide

mới được dịch mã, 299, 300 cấu trúc và chức năng, 89, 90 cơ quan gân Golgi, 953 kiểm soát hormone giải phóng Gonadotropin (GnRH), 851 phát hiện, 844 trong tuổi dậy thì, 892, 894 điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 894, 895 Gonadotropin được xác định, 850-851 trong thai kỳ, 896 ở tuổi dậy thì, 894 điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 893-894 Sự hình thành tuyến sinh dục của tế bào mầm, 908 quá trình tạo giao tử ở 882-884 hormone của 842

1-28 Xác định chỉ số kiểu hình, 850, 851 steroid sinh dục được sản xuất bởi, 850-851 Gondwana, 521, 1143 Gonionemus vertens, 647 Gonium, 140-141 Gonzales, Andrew, 1162 Goosecoid gen, 911, 912 Yếu tố phiên mã Goosesecoid, 911, 912 Hàu cổ ngỗng, 670 khỉ đột Gorilla, 702 mối quan hệ kích thước cơ thể và kích thước não của khỉ đột, 973 bộ gen so sánh, 366-367 Goshawks, 1116, 1117 Gout, 1074 Tiềm năng màng phân loại, 932, 938, 947 Ghép, 793, 794 Ngũ cốc, biến đổi gen, 388 vi khuẩn gram âm, 528, 542 vi khuẩn gram dương, 527-528 vết gram, 527-528 Grant, Peter và Rosemary, 1154-1155 bạch cầu hạt, 858 tế bào granulosa, 895, 896 granum, 92, 93 cây nho, 761 cỏ phòng vệ chống lại động vật ăn cỏ, 1175 nấm nội sinh và, 615 gai, 597 châu chấu, 672, 674 dự án khôi phục đồng cỏ, 1237-1239, 1240 quần xã đồng cỏ ôn đới, 1131-1132 Bệnh Grave, 846-847 Trọng lực, 765 Trọng lực, tiền đình phát hiện, 956-957 Lưỡi liềm xám, 903-904, 909-910 Chim hải âu đầu xám, 1109-1110 Chất xám, 941 Ếch cây xám, 469, 1173 Cá voi xám, 1109 Sói xám, 1193-1194 Ngỗng Graylag, 1099 Các bậc dinh dưỡng của Grazers trong các cộng đồng xavan, 1194 Xem thêm Động vật ăn cỏ/khỉ lớn ăn cỏ, 983 Rạn san hô Great Barrier, 646-647 Hiện tượng phú dưỡng ở Great Lakes, 1221 vẹm ngựa vằn xâm lấn, 1160 Great Plains, 1131 Thung lũng tách giãn lớn, 509 Cá mập trắng lớn, 825 Greater bilby, 699 Chim hồng hạc lớn, 638 Gà đồng cỏ lớn, 434 Gà gô lớn, 1105 Sản xuất nhiên liệu sinh học từ tảo xanh và, 585 họ hàng gần nhất của thực vật trên cạn, 572-573 nguồn gốc nội cộng sinh của lục lạp, 551 ở địa y, 613 "dòng Volvocine ," 140-141 Protein huỳnh quang xanh (GFP), 378, 379, 449 Nấm mốc xanh, 624, 1169 Cây xanh, 572, 573 "Cách mạng xanh" 747 Rùa biển xanh, 888 Vi khuẩn lưu huỳnh xanh, 187 Bọ hổ xanh, 1172 Ruồi xanh, 1203 Khí nhà kính, 185, 1212 Gen Gremlin, 417 Protein Gremlin, 417 Ngựa vằn Grevy, 1144 Ngỗng xám, 642 Hành vi chải lông, 1177 Tổng sản lượng sơ cấp (GPP), 1189-1190 Chim sẻ đất, 1183 Cây thường xuân đất, 720 Hệ thống mô phân sinh đất và, 716 trong sự phát triển của rễ, 716-717 trong sự phát triển của chồi, 719 Sóc đất, 831 Mô tả hệ thống mô đất của, 712, 713-714 mô phân sinh sơ cấp, 716 chồi, 720 Nước ngầm, 1213, 1215 Sự cạn kiệt nước ngầm, 1215 Sống theo nhóm, 1116, 1117 Mùa sinh trưởng, 1138 Sinh trưởng xác định, 393 xác định, 715, 720, 786 đang phát triển, 710 không xác định, 715-720 , 786 quá trình góp phần vào, 394 Xem thêm Sinh trưởng và phát triển của thực vật Các yếu tố tăng trưởng gây ra sự phân chia tế bào, 211 tổ chức phôi sơ cấp và, 911, 912 con đường truyền tín hiệu và, 131 Hoạt động của hormone tăng trưởng (GH) của, 842, 843 sản xuất thông qua công nghệ sinh học, 385 Thiếu hụt hormone tăng trưởng, 386 Hormon ức chế giải phóng hormone tăng trưởng, 844 Hormon giải phóng hormone tăng trưởng, 844 Grylloblattodea, 672 Guam, 1235 codon Guanine và mã di truyền, 288-289 ghép cặp bazơ bổ sung,63-65 trong cấu trúc DNA, 264, 265, 266, 267 gây đột biến từ khói thuốc lá, 309 chất gây đột biến và, cấu trúc 310, 63 Guanosine diphosphate (GDP) trong chu trình axit citric, 170, 171 G thụ thể liên kết với protein và, 130 Guanosine triphosphate (GTP) 5' cap, 291-292 trong chu trình axit citric, 171 chức năng, 67 thụ thể liên kết với protein G và 130 Guanylyl cyclase, 136 tế bào bảo vệ, 712, 721, 732, 733-734 "Protein dẫn đường" 559 Hội chứng Guillain-Barre, 926 Guillemin, Roger, 844 Nguyên nhân và tác động của vùng chết ở Vịnh Mexico, 1207, 1214, 1219, 1225 tràn dầu, 373, 569 thủy triều đỏ, 549 Gulf Stream, 1124-1125 Mòng biển, hành vi ăn xin của gà con, 1095 cá bảy màu, 889, 1157 Gustation, 951 ruột xác định, 630 giun dẹp, 656, 657 động vật ăn cỏ, 638 phoronid, 659, 660 thành phần mô, 820 ống, 1056-1057 Xem thêm Hệ tiêu hóa Hormon ruột, 838 Vi khuẩn đường ruột , lợi ích của, 539, 540-541 Chức năng cơ ruột của, 820 ảnh hưởng của hệ thần kinh tự chủ lên, 993 lớp, 1058, 1059 Gymnogyps calif ornianus, 1244 Thực vật hạt trần, 593-596 nhóm chính và đặc điểm phân biệt, 574, 592 -593 hạt phát triển, 592 tinh trùng bơi lội, 589 Gymnothorax meleagris, 688 sâu bướm Gypsy, 1110 Gyres, 1124 Gyri, 970 H H vùng, 987 , 988 virus cúm H1N1, 427, 877 virus cúm H5N1, 543 Haber quá trình, 750 hành lang Môi trường sống, 1233 -1234 Phân mảnh sinh cảnh, tác động đến đa dạng sinh học, 1233-1234 Quần đảo sinh cảnh, 1198 Cô lập sinh cảnh, 477, 482 Mất sinh cảnh tác động đến đa dạng sinh học, 12331234 tuyệt chủng loài và, 1232 mảng sinh cảnh, 1161-1162, 1233 Sinh cảnh lựa chọn động vật, 1103 được xác định, 1103 ảnh hưởng đến động thái quần thể, 1161-1163 tác động

của cạnh tranh can thiệp đến việc sử dụng môi trường sống, 1183 Haddock, 1163-1164 Hadean eon, 506-507, 508 Hadobacteria, 532 Hadrurus arizonensis, 636 Haeckel, Ernst, 1122 Haemophilusenzae so sánh bộ gen, 357 chức năng genomics, 356, 357 giải trình tự bộ gen, 356 thông tin về bộ gen, 361 Hagfish, 685-686, 1073, 1074 Tóc là đặc điểm phân biệt của động vật có vú, 697 sắc tố và gen MCIR, 367 Cơ chế tế bào lông của cơ chế cảm nhận cơ học, 953-954 của hệ thống tiền đình , 953954, 956, 957 Xem thêm Tế bào lông thính giác Nang lông, 397 Cỏ lông, 1125 "Lưng có lông." Xem Gastrotrichs Haldane, J. B. S., 1115 Phản ứng nửa tế bào, 187 Thời gian bán hủy của hormone, 852-853 đồng vị phóng xạ, 507 Haliaeetus leucocephalus, 638, 1228 Haliaeetus vocifer, 218 Hall, Donald, 1105, 1106 Halophiles, 536-537 Haltares, 672 Hamilton, W. D., 1115 Quy tắc Hamilton, 1115 Hamner, Karl, 788, 789 Haplochromine cichlid Cơ chế cách ly tiền hợp tử, 476, 477, 482 lựa chọn giới tính và tỷ lệ hình thành loài, 480 sự biệt hóa, 467 Haplodiploidy, 1115, 1116 Đơn bội ở sự xen kẽ của vòng đời các thế hệ, 562, 563, 574, 575 được xác định, thế hệ 218, 236 trong quá trình giảm phân, 220221, 223 {xem thêm Giảm phân) trong sinh sản hữu tính, 218, 219 Vòng đời đơn bội, 218 lập bản đồ Haplotype, 367-368 Haplotypes, 367 Hardy, Godfrey,437 gen HARDY, 726 Cân bằng Hardy-Weinberg, 437-438 Hartwell, Leland, 210 Harvestmen, 669 Viêm tuyến giáp Hashimoto, 876 Hatena, 102 Haustoria, 611-612, 752 Xương Haversian, 1001 Haversian systems, 1001 mực ống Hawaiian , 546 Bức xạ thích ứng của Quần đảo Hawaii, 481-482 hình thành loài dị nơi ở Drosophila, 472, 473

Chỉ số 1-29 sốt rét gia cầm, 1236 phân bố bọ cánh cứng sừng dài, 1145 ảnh hưởng của khả năng phát tán đến tỷ lệ hình thành loài, 481 Hawks, fovea, 962 Hayes, Tyrone, 1, 12, 13 Hazel, 590 Head (hoa hồng ngoại), 597 Thính giác. Xem Hệ thống thính giác Mất thính giác, 956 Đau tim do xơ vữa động mạch và, 1042-1043 quét SNP ở người, 368 do dày thành do đột biến, 1025, 1046 điều trị bằng TPA, 385 Bệnh tim, liệu pháp tế bào gốc, 102 "Tim" phôi thai, 393 Cơ tim. Xem Cơ tim Máy tạo nhịp tim. Xem Tế bào tạo nhịp tim Giai đoạn tim, 711 Nhịp tim kiểm soát hệ thần kinh tự chủ, 1034 trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 tác dụng của chu trình ion canxi, 1034, 1036, 1037 trong phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy, 837 Định luật Frank-Starling, 1042 tế bào điều hòa nhịp tim và sự co cơ tim, 10321034 Tim ở động vật lưỡng cư, 1029 chu trình ion canxi ở trạng thái "nóng" cá, 1036, , 1037 ở cá sấu và chim, 1029 ở cá, 1028 tim bốn ngăn của động vật có vú, 697 ở cá phổi, 1028 chức năng tim ở động vật có vú, 1030-1037 dày thành tim do đột biến, 1025, 1046 ở hệ tuần hoàn hở, 1026 , 1027 sản xuất peptide lợi niệu nhĩ trong điều hòa huyết áp, 1090 Nhiệt trong hệ thống sinh học, 145 từ mỡ nâu, 165, 174 mỏi cơ và, 998 Nhiệt hóa hơi, 33 DNA polymerase chịu nhiệt, 277-278 Protein sốc nhiệt, 51 , 810 Phản ứng sốc nhiệt, 810 Khả năng chịu kim loại nặng, ở thực vật, 811-812 Nitơ nặng, 268, 269, 270 Hebert, Paul, 319 Hedgehogs, 698 Heidmann, Thierry, 545 Chiều cao, biến đổi số lượng ở người, 246 tế bào HeLa, 205 , 208-209, 229 Helices alpha helix, 45, 46 cấu trúc xoắn kép của DNA, 65, 66, 264-265, 266, 267 thuận tay trái và tay phải, 47 Helicobacter pylori , 542 Heliconius, , 1174, 1175 Helium, 22, 22 Helix pomatia, 663 Motif Helix-turn-helix, 335-336 "Giúp việc trong tổ" 1115 Hematocrit, 1037-1038 Tế bào gốc tạo máu, 408 Heme, 156 Hemichordates trong phát sinh loài động vật, 630 trong phát sinh loài động vật miệng, 679 đặc điểm của, 680, 682-683 nhóm chính, 632, 679 Ký sinh trùng bán cầu, 752 Hemipenes, 888 động vật lưỡng cư, 4 80, 672 , 673, 674 Hemitrichia serpula, 560 Hemizygous, 251 Hemocoel, 652, 662 Hemoglobin liên kết với carbon dioxide, 1019 liên kết với carbon monoxide, 1017 liên kết với oxy, 1016-1017 yếu tố ảnh hưởng đến ái lực oxy, 1017-1018 họ gen globin và, 364 , 497, 498 bệnh hemoglobin C, 312 đột biến tên lửa và bệnh hồng cầu hình liềm, 306, 307, 312 ở pogonophorans, 660 đa hình ở, 312 cấu trúc bậc bốn, 48, 49 ở hồng cầu, 1038 cấu trúc, 1016 p-thalassemia, 292-293 , 306 Bệnh Hemoglobin C, 312 Tan máu, 1026, 1027 Hemophilia, 313, 323, 365, 1039 Hendricks, Sterling, 788 Nút Hensen, 914 Henslow, John, 428 Ống gan, 1061 Tĩnh mạch cửa gan, 1063 Cửa gan mạch, 1031 Tĩnh mạch gan, 1031 Viêm gan, 1039 Tế bào gan, 574 thụ thể HER2, 228, 229 Kháng thuốc diệt cỏ, 388, 389 Thuốc diệt cỏ, 1, 160 Động vật ăn cỏ / Động vật ăn cỏ vượt qua hệ thống phòng vệ của thực vật, 806 được xác định,1054, 1170 mô tả, 1175 tiêu hóa cellulose trong, 1063-1064 eutherian, 700 chiến lược cho ăn, 637-638 ăn và tiêu hóa thức ăn, 1054-1055 phòng vệ thực vật chống lại, 801-805, 1175 tương tác qua lại giữa động vật ăn cỏ và thực vật, 1175 -1176 cân bằng muối trong, 1073 răng, 1055 bậc dinh dưỡng trong cộng đồng thảo nguyên, 1194 Xem thêm Sinh vật tiêu thụ sơ cấp Bọ ăn cỏ, 480 Herceptin, 229, 871 "Miễn dịch bầy đàn,”" 856 Herelle, Felix d', 545 Đặc điểm di truyền, 431 Hoa lưỡng tính, 597, 779 Lưỡng tính, ở động vật, 887-888 Hermodice carunculata, 636 Virus Herpes, 341, 543

Herpesviridae, 543 Hershey, Alfred, 261-263 Hershey- Thí nghiệm Chase, 261-263, 339 Heterocephalus glaber, 1116 Dị nhiễm sắc, 345, 346, 364 Dị đồng bộ, 416-417 Heterocysts, 532, 533 Dị sắc, 558 Phép đo dị thể, 416 Dị hình xen kẽ các thế hệ, 563 Heterophrynus batesii, 654 Dị loại, 662 Dị loại, 244-245 Dị bào tử ở thực vật hạt kín, 600-601 xuất hiện ở thực vật có mạch, 584-585 ở thực vật có hạt, 589-590 Dị dưỡng, 822 Dị hình, 417 Di truyền dị dưỡng, 1202 Dị dưỡng hấp thụ dị dưỡng, 609 được phân loại theo thu nhận dinh dưỡng, 1054 trong quần xã, 1189, 1190 được xác định, 196 tạo thuận lợi cho sự kế thừa, 1201 yêu cầu từ thực phẩm, 1049-1054 Liên kết tế bào dị hình. 111 Dị hợp tử, 418-419 Ưu điểm dị hợp tử, 442-443 Dị hợp tử được xác định, 236 trội không hoàn toàn, 242-243 Hexacontium, 557 Hexapod, 667, 671, 673 Xem thêm Côn trùng Hexokinase, 151.155 Hexose phosphates, 201 Hexose, 52, 19 5 Ngủ đông/Ngủ đông , 830, 831, 1108 Giấu bọ cánh cứng, 1188, 1203 Lipoprotein mật độ cao (HDL), 1066 Gram dương có GC cao, 532 Giải trình tự thông lượng cao, 353-354 Trình tự lặp lại cao, 355, 364, 366 Hill is, David , 457 dãy núi Himalaya, 509 Himanthalia elongata, 556 Hindbrain, 968, 969 Sự phát triển chi sau ở vịt và gà, 417 mất ở rắn, 423 chức năng của Hippocampus, 970 tài xế taxi ở London, 967 trí nhớ và, 967, 982, 983 "địa điểm tế bào" ở chuột, 967 điều hòa phản ứng căng thẳng và, 850 Hirudo, 1056 Hirudo thuốc, 661-662 Hispaniola, 440 Histamine, 861, 1041 Histidine, 44 Histone acetyltransferase, 344 Histone deacetylase chất ức chế, 344 Histone deacetylase, 344 Histone methyl hóa, 344 Histone phosphoryl hóa, 344 đuôi Histone, 344 Histone trong cấu trúc chất nhiễm sắc, 212, 213 sửa đổi trong điều hòa gen biểu sinh, 344 HIV-1, 458, 461-462 HIV-2, 458 HIV protease, 301 gen HMGA2, 246 Hoatzin, 494 Hodgkin, A. L. , 929 Holdfast, 556 kỷ Holocene, 522 Côn trùng chuyển hóa Holo, 672, 673 Ký sinh trùng Holo, 752, 753 Homeobox, 404, 413, 917 "Homeobox" gen. Xem gen Hox Nội địa, 404 Nội môi, 401 Nội môi được xác định, 10 của môi trường bên trong, 816 màng sinh chất và, 80 điều hòa bởi hệ thống sinh lý, 816-817 điều hòa enzyme và, 156-157 Nội nhiệt, 822 Các gen nội sinh trong phân đoạn cơ thể ruồi giấm , 403-405 quy định về phân chia cơ thể,916-918 Đột biến đồng vị, 401, 404 Homing, 1109 Tổ tiên của loài người, 702-705 vận động bằng hai chân, 702-703 chế độ ăn uống, 1056 Hominoid, 522 Homo, thành viên ban đầu của, 703-704 Homo erectus, 703, 704 Homo ergaster , 703 Homo floresiensis, 703, 704 Homo habilis, 703 Homo neanderthalensis, 7, 703, 704 Sự tiến hóa của Homo sapiens, kích thước bộ gen 522, 703, 704-705, 494 ý nghĩa của, 7 Xem thêm Con người

1-30 Chỉ số Homogentisic acid, 282 Homogentisic acid oxidase, 282 Đặc điểm nhiễm sắc thể tương đồng, 218 lần nhân đôi, 308 sự kiện trong giảm phân, 219, 220-222, 223 tái tổ hợp di truyền, 219, 220, 222, 247-249, 250 lỗi giảm nhiễm, 222, 224 Đặc điểm tương đồng, 452 gen tương đồng, 413-414, 499-500 Cặp tương đồng, 218 Xem thêm Nhiễm sắc thể tương đồng Tái tổ hợp tương đồng, 381-382 Tương đồng, 218 Tương đồng về gen, 413-414, 499-500 giữa các đại phân tử, 486 Tương đồng , 452 Đồng bào tử, 584 Liên kết tế bào đồng hình. 111 Đồng hợp tử, 236 Tín hiệu trung thực, 435 Tác dụng biểu sinh của ong mật đối với "sữa ong chúa/' 899 cạnh tranh khai thác, 1183 sản sinh nhiệt trao đổi chất của đàn, 826 giám sát, 1150, 1151 là loài thụ phấn, 1181, 1182 giới tính và sinh sản, 880 điệu nhảy lắc lư, 1112 kiến mật, 1183 động vật có vú móng guốc, 698 Hooke, Robert, 78 Hoover, Jeffrey, 1117 Hoplostethus atlanticus, 1235 Chân trời, trong đất, 745 Tế bào ngang, 962, 963 Thân ngang, 720 Thuốc tránh thai dựa trên nội tiết tố, 898 Vị trí và chức năng của thụ thể nội tiết tố, 836-837 nhiều thụ thể cho một hormone duy nhất, 853 điều hòa lên và điều hòa lại, 853 Xem cũng như các thụ thể hormone riêng lẻ Sắc ký ái lực hormone, 853 so sánh hormone động vật và thực vật, 758 tiêu chí để xác định một phân tử, 853 xác định, 126, 758, 835 phát hiện và đo lường bằng xét nghiệm miễn dịch, 852-853 đường cong phản ứng liều, 853 thời gian bán hủy , 852-853 Xem thêm Nội tiết tố động vật; Hormon thực vật Hornwort, 573, 574, 578-579 Horowitz, Norman, 283, 284 Họ ngựa, 1143, 1144 Giun lông ngựa, 632, 652, 666, 667 Cua móng ngựa, 668-669 Đuôi ngựa, 520, 574, 580, 581 Ký chủ chu kỳ sinh sản của virus ly giải ở 339-340 ký sinh trùng và 638-639, 1170 Sa mạc nóng, 1132-1133 "Nóng" cá, 825, 1036, 1037 Suối nước nóng lưu huỳnh, 536 Ruồi nhà, 1203 "Gen dọn nhà" 332-333 Sự khác biệt về gen Hox trong biểu hiện và tiến hóa cột sống, 418 giả thuyết về sự nhân đôi và phân kỳ, 413-414 ở loài sinh vật ngoài cơ thể, 654 ở sự phân chia cơ thể của ruồi giấm, kiểu dị hình 401, 403-405 và số chân ở côn trùng, 418, 419 mất chi ở rắn và, 423 quy định phân chia cơ thể, 916-918 sự phát triển cánh ở côn trùng, 415 gen Hoxc6, 418 gen Hoxc8, 418 HSP60, 51 Hồ Bắc, David, 977 Hoạt động của con người tác động đến hệ sinh thái, 12231224 tác động đến dòng năng lượng trên toàn cầu hệ sinh thái, 1210 tác động đến chu trình nitơ toàn cầu, 1218-1219 tác động

đến chu trình phốt pho toàn cầu, 1220-1221 khai thác quá mức các loài, 1234-1235 dự đoán tác động của con người đến đa dạng sinh học, 1231-1232 sự tuyệt chủng của các loài và, 12291230 đe dọa sự tồn tại của các loài, 1232-1237 Xem thêm Đốt nhiên liệu hóa thạch Dị tật bẩm sinh ở con người tật nứt đốt sống, 916 do thalidomide, 920 Cấu trúc và chức năng thân não của con người, 969-970 độ phức tạp của mạng lưới thần kinh trong, 943 ý thức, 982-983 sự phát triển, 920-921, 968-969 cấu trúc và chức năng não trước, 970 vùng ngôn ngữ, 980-981 vùng học tập và trí nhớ, kích thước và sự tiến hóa 981-982, 704,973 ngủ và mơ, 978-980 cấu trúc và chức năng telencephalon, 970-973 Gonadotropin màng đệm ở người (hCG), 871, 896 Sự phát triển của con người theo chương trình apoptosis trong, 399-400 sự bất đối xứng trái phải của các cơ quan nội tạng, 902 điều hòa, 907 giai đoạn trong, 919 -921 Bệnh nấm ở người, 612 vi khuẩn gây bệnh, 542 sinh vật nguyên sinh gây bệnh, 563, 564 trypanosome gây bệnh, 559 tác nhân virus, 544-545 Thụ thể yếu tố tăng trưởng biểu bì ở người (HER2), 228, 229 Bệnh di truyền ở người huyết sắc tố bất thường, 312 bệnh ung thư và đột biến soma , 314 nghiên cứu tiến hóa về gen kênh natri và, 502 ví dụ về, 313 lặp lại bộ ba mở rộng, 313-314 Bệnh tế bào vùi, 300 IPEX, 874 mô hình chuột bị loại, 382 mất chức năng enzyme, 311-312 bản chất đa yếu tố của, 314- 315 đột biến điểm, 312 tỷ lệ lưu hành, 315 chiến lược điều trị, 322-325 (3-thalassemia, 292-293 transposon và, 365 Ghép nối thay thế bộ gen người, 346-347 đặc điểm của, 366 bộ gen so sánh, 366-367 retrovirus nội sinh trong, 545 sao chép gen trong, 497 thư viện bộ gen, 379 Dự án bộ gen người, 353 thông số chính, 361 gen lớn nhất, 291 lợi ích y tế từ việc nghiên cứu, 367-368 microRNA, 347 tổn thương bình thường đối với DNA, 310 Dự án bộ gen người, 353 hormone tăng trưởng ở người (hGH)), 385-386 Virus gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV) dưới dạng RNA retrovirus, 543, 544 quá trình lây nhiễm, 876, 877 biểu hiện gen trong, 285 gen điều hòa ở mức độ kéo dài phiên mã, 341-343 HIV protease, xác định niên đại theo đồng hồ phân tử 301 về nguồn gốc của HIV-1 ở người, 461-462 phân tích phát sinh loài, 458, 459 điều trị, 342-343, 876-877 Giải phẫu phổi của con người, 1013, 1014 bệnh, 1013 hít vào và thở ra, 1015-1016 tưới máu qua đường hô hấp hệ tuần hoàn, 1016 chất tiết của đường hô hấp, 1013, 1015 thông khí thủy triều, 1012-1013 Tổ chức giải phẫu và chức năng hệ thần kinh của con người, 968-969 Sự chéo trái-phải giữa não và cơ thể, 970 Xem thêm Não người Human papillomavirus (HPV), 228, 229,349 Tránh thai sinh sản ở người, 897,898 hệ thống sinh sản nữ, 892-897 cấy ghép, 906,907 hệ thống sinh sản nam, 889-892 công nghệ sinh sản để giải quyết vô sinh, 897,899 cặp song sinh, 907 Sự sắp xếp nhiễm sắc thể giới tính bất thường của con người, 250 máu ABO nhóm, 243 tiêu hao năng lượng cơ bản, 1049 mỡ nâu, 165, 828 số lượng nhiễm sắc thể, 218 hệ tuần hoàn, 1031 phân hủy và cộng đồng xác chết, 1188, 1203 phát triển ngôn ngữ và văn hóa, 705 enzym tiêu hóa, 1062 hệ tiêu hóa, 1058 hội chứng Down, 224 tai cấu trúc, 954-955 ảnh hưởng của căng thẳng trước khi sinh đến hành vi của trẻ, 328 tế bào gốc phôi, 409 tổng quan về hệ thống nội tiết, 842 vi khuẩn nội cộng sinh trong ruột, 1057 axit amin thiết yếu, 10511052 phản ứng tiến hóa đối với ký sinh trùng, 1177 hệ bài tiết, 1080-1086 quần thể theo cấp số nhân sự tăng trưởng, 1164-1166 dịch ngoại bào trong, 816 mắt, 959, 962-963 cơn sốt, 830 hiệu ứng sáng lập, 434 gen chảy vào, 434 dấu ấn gen, 345 biến đổi khí hậu toàn cầu và,17 thiếu hụt hormone tăng trưởng ở trẻ em, 386 cơn đau tim do dày thành đột biến, 1025, 1046 chức năng tim, 1030-1037 say nắng, 815 khả năng nhảy, 986 kiểu nhân, 224, 225 hệ bạch huyết, 857, 858 chất chuyển hóa, 370 hệ vi sinh vật và sức khỏe con người , 539-541 phân đoạn cơ bắp, 636 gen myostatin, 370 tổ tiên của người Neanderthal, 704 chất thải chứa nitơ được bài tiết, 1074-1075 nguồn gốc, 702 suy dinh dưỡng quá mức và béo phì, 165, 1048, 1051, 1068 oxytocin và, 141 phả hệ, 240-241

Chỉ số 1-31 tổ tiên linh trưởng, 702-704 protein, 369 dậy thì, 850-851, 894 biến đổi về số lượng, 246 điều hòa hô hấp, 10191022 di truyền liên kết giới tính, 252 steroid giới tính và xác định giới tính kiểu hình, 850, 851 bộ xương, 999, 1000 sinh học xã hội và, 1116-1117 ổn định chọn lọc theo cân nặng khi sinh, 439 thụ thể xúc giác của da, 952 nụ vị giác và vị giác, 951 bộ ba và đơn thể, 224 giá trị đa dạng sinh học, 1230 nhu cầu vitamin, 10531054 Xem thêm Trẻ sơ sinh Humata tyermanii, 218 Humboldt , Alexander von, 1196 Humerus, 423 con chim ruồi ngủ mê hàng ngày, 830 con ăn mật hoa, 477 "hành lang mật hoa" di cư, 1137 là loài thụ phấn, 598, 599, 1136, 1181, 1182 trọng lượng của, 696 giai đoạn kích hoạt và tác động đáp ứng miễn dịch dịch thể, 872, 873 mô tả, 864, 865 tạo ra sự đa dạng của globulin miễn dịch, 868-869, 870 chuyển đổi lớp globulin miễn dịch, 869-871 lớp globulin miễn dịch, 868 cấu trúc và chức năng của globulin miễn dịch, 867-868 kháng thể đơn dòng, 871 tổng quan, 863-864 tế bào huyết tương, 867 sự ức chế bởi tế bào T điều hòa, 874 Cá voi lưng

gù, 1112 Humus, 745, 746 Gen gù, 402, 403 Protein lưng gù, 402, 403 Hungate, Bruce, 1221-1223 Bệnh Huntington, 314 Bão Katrina, 1223-1224 Hussein, Saddam, 317, 318 Huxley, A. F., 929 Huxley, Thomas, 605 Hyacinths, 603 Hyalophora cecropia, 841 Hạt lai, 778 Sức sống lai, 244-245 Vùng lai, 478-479 Lai dị bội bội ở lúa mì và, 225, 226 Chuyển gen bên và, 496 cơ chế ngăn chặn, 475-478 Cây lai lai trong nông nghiệp, 778 cơ chế phân lập sau hợp tử, 478 , 479 Hydra, 881 Phân tử hydrocacbon, 30 Sản xuất axit clohydric trong dạ dày, 1058, 1060, 1061 tính chất, 34 Độ ổn định nguyên tử hydro, 25 khả năng liên kết cộng hóa trị, 27 độ âm điện, 28 đồng vị, 22 liên kết hydro trong chuỗi xoắn alpha, 45, 46 trong các tấm xếp nếp beta, 45, 46 mô tả, 30 trong DNA, 66, 266 đặc điểm của, 26 trong liên kết với protein, 50 trong cấu trúc bậc bốn của protein, 48 trong cấu trúc bậc ba của protein, 47 axit ion hydro và, 34 bazơ và, 34 pH trong số dung dịch, 35 sự chuyển giao trong các phản ứng oxy hóa khử, 167, 168 Hydro peroxit, 93, 175 Hydro sunfua là chất cho điện tử trong quang hợp không tạo oxy, 187 là chất cho điện tử trong sinh vật quang tự động, 538 trong chu trình lưu huỳnh toàn cầu, 1219 trong chuyển hóa pogonophoran, 660, 661 Hydroid, 578 Hydrolagus colliei, 688 Chu trình thủy văn, 1215 Thủy phân ATP, 149-150 phản ứng thủy phân, 42 Enzym thủy phân, 161 ion Hydronium, 34 phân tử ưa nước, 30 vùng ưa nước của protein màng nguyên phân, 108 phospholipid, 106 Tương tác kỵ nước Mô tả trong số, 30 đặc điểm, 26 liên kết với protein, 50 trong cấu trúc bậc bốn của protein, 48 phân tử kỵ nước, 30 vùng kỵ nước của protein màng tích hợp, 108 phospholipid, 106 thủy canh, 742-743 bộ xương thủy tĩnh, 635-636, 999 lỗ thông thủy nhiệt. Xem hệ sinh thái miệng phun thủy nhiệt Deepsea Hydroxide ion, 34,175 Nhóm hydroxyl, 40 gốc Hydroxyl, 175, 176 Hydrozoans, 646, 647-648 Hyla chrysoscelis, 469 Hyla versicolor, 469, 1173 Hylobates lar, 702 Hymen, 892 Hymenoptera haplodiploidy và eusociality, 1115, 1116 số loài còn sống, 67 2 siêu tích lũy , 811-812 Tăng huyết áp, 1044 Hypericum perforatum, 1175 Điều hòa tăng thẩm thấu, 1073 Mô tả siêu phân cực của, 931, 932 tại các khớp thần kinh ức chế, 938 tế bào thần kinh khi bắt đầu ngủ, 979 tế bào hình que, 960-961 Phản ứng quá mẫn, 226, 799, 800-801 Quá mẫn, phản ứng dị ứng và, 875-876 Tăng huyết áp, xơ vữa động mạch và, 1043 Vi khuẩn tăng nhiệt, 532 Cường giáp, 846-847 Môi trường ưu trương, dung nạp nấm, 610-611 Dung dịch ưu trương, 114, 115 Đặc điểm của sợi nấm, 609-610 ở địa y, 613 ở mycorrhizae, 614 ở nấm ký sinh, 611-612 ở nấm săn mồi, 612, 613 ở hypoblast của phôi nang người, 907 ở nguồn gốc của màng ngoài phôi, 918, 919 ở trứng lòng đỏ, 913, 914 Hypocotyls, 770 Hypoosmotic điều hòa, 1073 Vùng dưới đồi điều hòa nhiệt độ cơ thể ở động vật có vú, 829-830 chức năng của, 969, 970 hormone của, 842 ở tuổi dậy thì ở người, 851, 892, 894 liên kết với tuyến yên, 842, 843 trong điều hòa phản hồi tiêu cực của bài tiết hormone, 844 , 845 hormone thần kinh, 843, 844 điều hòa huyết áp và nồng độ thẩm thấu máu, 1088, 1089 điều hòa giải phóng cortisol trong phản ứng căng thẳng, 849-850 điều hòa lượng thức ăn ăn vào, 1067-1068 điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 894 điều hòa sản xuất thyroxine, 846 sản xuất somatostatin, 849 Giả thuyết được xác định, 12 phương pháp dự đoán giả thuyết, 11-12 ý nghĩa đối với nghiên cứu khoa học, 14 Suy giáp, 846, 847, 1054 Giải pháp nhược trương, 114, 115 Vùng chết thiếu oxy ở Vịnh Mexico, 1207, 1225 thận giải phóng erythropoietin để đáp ứng với, 1038 Yếu tố gây thiếu oxy 1 (HIF1), 1038 Tình trạng thiếu oxy, kích thước cơ thể côn trùng và, 522 Hyracoidea, 698 Hyracotherium leporinum, 519 Hyraxes, 698 I I band, 987, 988 Hiệu ứng băng của tinh thể băng trên tế bào thực vật, 810 đặc tính, 32 "Kỷ băng hà" 522 Chỏm băng, tác động của biến đổi khí hậu toàn cầu đối với, 1217, 1218 Bánh xích băng, 672 Cặp song sinh giống hệt nhau, 907 IgA, 868 IgD, 868 IgE, 868, 875, 876 IgG, 868, 876 IgM, 868, 870 Đá lửa, 507 -508 Ignicoccus, 537 Cơ thắt hồi tràng, 1060 Hồi tràng, 1061 Ilex opaca, 780 Illicium floridanum, 602 Giải phẫu mắt tạo ảnh, 958, 959 tiêu điểm, 958-959 cấu trúc và chức năng của võng mạc, 959-963 Imatinib, 304 Imbibition, 758 Quá mẫn tức thời, 875-876 Trí nhớ tức thời, 982 Di cư, lý thuyết địa sinh học đảo, 11961198, 1199 Miễn dịch thích ứng hệ thống miễn dịch (xem Miễn dịch thích ứng) truyền tín hiệu hóa học, 835 phát hiện khả năng miễn dịch, 862, 863, 864 ức chế bởi cortisol, 849 bẩm sinh khả năng miễn dịch (xem Miễn dịch bẩm sinh) "hệ thống miễn dịch thực vật," 799-801 Xem thêm Miễn dịch học Các protein của hệ thống miễn dịch, các loại và chức năng của, 858-859 Tiêm chủng, 866 Xét nghiệm miễn dịch, 852-853,871 Virus gây suy giảm miễn dịch, 458 Xem thêm Virus gây suy giảm miễn dịch ở người Các gen globulin miễn dịch, 868-869, 870 Chuyển đổi lớp globulin miễn dịch, 869-871 lớp, 868 vùng cố định, 867, 869-871 tạo ra sự đa dạng trong, 868-869, 870 cấu trúc và chức năng , 867-868 vùng biến đổi, 867, 869, 870 Xem thêm Kháng thể

Chỉ số 1-32 Trí nhớ miễn dịch Phản ứng miễn dịch thứ cấp và, 865-866 tiêm chủng và, 863, 866 Miễn dịch học miễn dịch thích nghi, 862-867 phản ứng miễn dịch tế bào, 871-875 đặc điểm phòng vệ bẩm sinh, 859-862 phản ứng miễn dịch dịch thể, 867-871 miễn dịch trục trặc hệ thống, 875-877 giai đoạn trong phản ứng phòng thủ, 857 vai trò của protein hệ thống miễn dịch, 858-859 vai trò của máu và bạch huyết, 857-858 vai trò của bạch cầu trong, 858 loại hệ thống phòng thủ, 857, 858 tiêm chủng, 856 Liệu pháp miễn dịch, 871 Hoa không hoàn hảo, 597, 598, 779, 780 Cấy ghép, 906, 907 , 919, 920 Thuốc ngăn chặn cấy ghép, 898 Bất lực, 891 Dấu ấn, 1099 Tiến hóa trong ống nghiệm, 500-501 Thụ tinh trong ống nghiệm (IVF), 899, 907 Liệu pháp gen in vivo, 323 Cổng bất hoạt, 933-934 Suy giảm cận huyết cận huyết, 244-245 nghiên cứu về tính tự không tương thích ở thực vật, 380-381 chiến lược phòng ngừa ở thực vật hạt kín, 782, 783 Suy giảm cận huyết, 244-245 Răng cửa, 1055 Tế bào vùi bệnh tật, 300 Thể chất toàn diện, 1115 Sự phân chia không hoàn toàn, 905 Sự thống trị không hoàn toàn, 242-243 Biến thái không hoàn toàn, 672, 841 Nhiệt độ ủ bệnh, tác động đến việc xác định giới tính, 420-421 Incus, 954, 955 Phân loại độc lập Định luật Mendel, 237-239 phân tách nhiễm sắc thể tương đồng trong quá trình giảm phân, 220-222 Biến độc lập, 13 Tăng trưởng không xác định, 715-720, 786 Bướm đêm Ấn Độ, 1184 Cạnh tranh gián tiếp, 1184 Thể dục gián tiếp, 1115 Axit Indole-3-acetic, 759, 760, 762, 763 Xem thêm Auxin cảm ứng fit, 155 Đột biến cảm ứng, 309 Phòng vệ thực vật cảm ứng chống lại động vật ăn cỏ, 803-805 chống lại mầm bệnh, 798-801 Tế bào gốc đa năng cảm ứng (tế bào iPS), 409 Chất cảm ứng trong việc xác định số phận tế bào, 395-396, 397 được xác định, 330 trong điều hòa âm tính operon lac, 331, 332 Promoter cảm ứng, 384 Protein cảm ứng, 330 Hệ thống cảm ứng, trong điều hòa phiên mã của operon, 330-331, 332 Cảm ứng trong xác định số phận tế bào, 395-396, 397 xác định, 395 Logic cảm ứng, 12 Cố định nitơ công nghiệp , 749, 750 Trẻ sơ sinh có mỡ nâu, 828 axit amin thiết yếu, 1051 sàng lọc di truyền, 320, 321 hệ vi sinh vật và, 540 hội chứng suy hô hấp ở trẻ sinh non, 1015 Chủ đề nhiễm trùng, 748 Hạch mạc treo ruột dưới, 974 Tĩnh mạch chủ dưới, 1030, 1031 Vô sinh , ở người, 897, 899 Thuốc chống viêm, 862 mô tả, 861-862 vấn đề y tế, 862 hoại tử và, 225 Điều trị bệnh viêm, 158 Phản ứng viêm, 860, 861-862 Mô phân sinh hoa, 715, 785-786 Cụm hoa , 596, 597, 786 Vi-rút cúm dưới dạng vi-rút RNA, 341 dịch bệnh, 427 chủng H5N1, 543 vắc-xin, 427, 446 Nhận thức hồng ngoại, ở rắn đuôi chuông, 946 Nhóm, 453 Di truyền pha trộn di truyền, 233, 234 phả hệ người, 240-241 Mendelian định luật, 233-241 của gen cơ quan, 252-253 lý thuyết hạt, 233-234, 236 tính toán xác suất, 239-240 liên kết giới tính, 249, 251-252 Chất ức chế, 892, 896 Sự ức chế trong việc chứng minh nhân quả, 98 của enzyme, 157-159 Chất ức chế, 128 khớp thần kinh ức chế,938 Tên viết tắt, 715 Phức hợp khởi đầu, trong dịch mã, 295, 296 Vị trí khởi đầu, trong phiên mã, 286, 287 Hàng rào miễn dịch bẩm sinh và các tác nhân tại chỗ, 859-860 con đường truyền tín hiệu tế bào, 860 viêm, 861-862 tổng quan, 857, 858 , 859 chuyên ngành protein và tế bào, 860-861 Khối tế bào bên trong, 906, 907, 914 Giải phẫu tai trong, 954, 955 Độ uốn của màng đáy, 955-956 hệ thống tiền đình, 954, 955, 956-957 Đồng yếu tố vô cơ, của enzyme, 155 , 156 Phân bón vô cơ, 747 Hấp thụ ion vô cơ ở ruột già, 1063 hấp thụ ở ruột non, 1063 Inosine (I), 294 Inositol trisphosphate (IP3), 134135, 136 Inouye, Isao, 102 Sự phát triển của cánh côn trùng, 415 sự tiến hóa của, 673, 675 lần xuất hiện đầu tiên, 520 loài bướm, 671, 672 sự thành công của côn trùng và, 673 Thuốc trừ sâu ức chế acetylcholinesterase, 940 chất ức chế không thể đảo ngược của enzyme, 157 được tạo ra bởi thực vật biến đổi gen, 386-388 Sự xuất hiện của côn trùng khi bay, 520 khí quyển oxy và kích thước cơ thể, 505, 513, 514, 522 phòng thủ hóa học, 1173 sự xâm chiếm của xác người, 1188, 1203 sự co cơ bay, 997-998 tạm dừng, 421 ước tính số lượng loài sống, 651, 673 hệ bài tiết, 1076- 1077 hóa thạch trong hổ phách, 515 hóa thạch trao đổi khí, 671, 1009 khổng lồ, 505 động vật ăn cỏ, 1175 dị hình và số chân, 418, 419 kiểm soát nội tiết tố trong quá trình lột xác, 839-841 tác động của con người lên sự phân bố, 1145 thụ tinh bên trong, 887 đặc điểm chính và sơ đồ cơ thể, 671, 672 nhóm chính, 671-673, 674 sản sinh nhiệt trao đổi chất, 825-826 là loài thụ phấn, 599 phân cắt bề ngoài, 905 loài chưa được mô tả, 675 họ hàng không cánh, 671 Mất ngủ, 978 Thể tích dự trữ hô hấp (IRV), 1012 , 1013 Instars, 671 Insula, 983 Vỏ não thuỳ, 983 Hoạt động của insulin, 842 điều hòa đường huyết, 848849, 1066-1067 kiểm soát lượng thức ăn ăn vào, 1067, 1068 bệnh tiểu đường ở Pima và, 1048 sản xuất thông qua công nghệ sinh học, 385 Bệnh đái tháo đường phụ thuộc Insulin , 848, 876 Gen yếu tố tăng trưởng giống insulin 1 (IGF1), 352 thụ thể Insulin, 129, 853 "Dân số bảo hiểm," 255 Protein màng tích hợp, 106, 107-108, 121 Integrase, 544 chất ức chế Integrase, 342 Integrin trong tế bào gắn vào chất nền ngoại bào, 112, 113 trong chuyển động của tế bào, 112, 113 Sự tích hợp trong thực vật hạt kín, 597 ở cây lá kim, 594, 595 sự phát triển của vỏ hạt từ, 591, 592, 784 ở cây có hạt, 590 Đĩa xen kẽ, 991 Hành

vi liên kết tín hiệu giữa các tế bào ở chuột đồng và, 125 phản ứng của tế bào đối với, 125, 126-127 ảnh hưởng đến chức năng tế bào, 137-139 sự tiến hóa của đa bào và, 140-141 chất truyền tin thứ hai, 131-137 cơ quan tiếp nhận tín hiệu, 127-131 loại và nguồn tín hiệu, 126 Xem thêm Đường dẫn truyền tín hiệu Cơ liên sườn, 1014, 1016, 1020 Giao thoa cạnh tranh, 1182, 1183 Giao thoa RNA. Xem Interferon can thiệp RNA, 860 Khoảng thời gian băng, 510 Interleukin, 211, 874 Sợi trung gian, 95 Sợi cơ trung gian, 996 Cơ thắt trong hậu môn,1063 Điều hòa cân bằng nội môi môi trường bên trong, 816-817 tầm quan trọng của khả năng tự điều chỉnh, 10 tầm quan trọng đối với động vật đa bào, 816 màng sinh chất và, 80 Thụ tinh bên trong, 888-889 Trao đổi khí hô hấp mang bên trong ở cá, 1009-1010, 1011 Tối đa hóa diện tích bề mặt, 1008, 1009 Tĩnh mạch cảnh trong, 1031 Nguồn gốc màng trong, 101-102 của sinh vật nhân sơ, 83 Vỏ trong, 664

Chỉ mục 1-33 Bộ xương bên trong của động vật da gai, 680, 681 của bọt biển thủy tinh và bọt biển, 643 của con người, 999, 1000 của động vật có xương sống, 685, 687 Xem thêm Nội thất; Hệ thống xương Hậu quả của buôn bán động vật quốc tế, 1234, 1235 kết thúc, 1240-1241 Quỹ Phúc lợi Động vật Quốc tế, 1241 Hệ thống Đơn vị Quốc tế (ISU), 1049 Liên minh Bảo tồn Thiên nhiên Quốc tế (IUCN), 1231 Interneurons được xác định, 940 trong võng mạc, 963 trong phản xạ cột sống, 942-943 Internode, 709, 719 Interphase được xác định, 208 trong giảm phân, 219 trong nguyên phân, 217 giai đoạn phụ, 208 Năng suất cộng đồng cạnh tranh giữa các loài và, 1192 được xác định, 1182 tác động đến các đặc điểm lịch sử cuộc sống, 1157 Dịch kẽ, 816, 1026, 1042 Vùng thủy triều được xác định, 1139 tác động của sự cạnh tranh lên việc xác định hốc hà, 1184 ức chế sự diễn thế của tảo xanh, 1201 loài chủ chốt, 1194 Sự xâm chiếm của ruột bởi vi khuẩn nội cộng sinh, 1056-1057 tiêu hóa, 1056 biểu mô hấp thu chất dinh dưỡng và chất vô cơ ion, 1063 nếp gấp của thành, 1057 Xem thêm Ruột già; Các thụ thể nội bào ở ruột non, 129, 130-131 Tiêm tinh trùng vào bào tương trứng (ICSI), 899 Cạnh tranh cùng loài, 1182 Dụng cụ tử cung (DCTC), 898 Yếu tố nội tại, 1054, 1058 Tỷ lệ tăng nội tại, 1156, 1159, 1163 Loài du nhập có mật độ quần thể cao và, 1149, 1160 tác động đến fynbos, 1145 động thái quần thể tuần lộc, 1149, 1158, 1166 Xem thêm Các loài xâm lấn; Các loài không bản địa Intron trong ghép nối thay thế, 346 ở vi khuẩn cổ, 356 mô tả, 290, 291 ghép nối để loại bỏ, 291, 292-293 Người Inuit, 1054 Các loài xâm lấn kiểm soát hoặc ngăn chặn, 1241, 1242 "cây quyết định" để đánh giá thực vật xâm lấn, 1241, 1242 tác động tiêu cực của, 1235-1236 Xem thêm Các loài du nhập; Các loài không phải bản địa Sự xâm lấn của mầm bệnh, 542 Đảo ngược, 308 Invertase, 736 Kích thước cơ thể và khuếch tán khí hô hấp của động vật không xương sống, 1007 hệ bài tiết, 1075-1077 hệ thống thị giác, 958 Sự tiến triển, 909, 910 Iodine/Iodide, 845, 846, 847, 1052, 1221 Thiếu iốt/thiếu iốt, 847, 1054 Thụ thể kênh ion, 129 Kênh ion hoạt động của các protein thụ thể cảm giác trên, 947, 948 kích hoạt trong các lông mao lập thể, 954 trong tế bào tạo nhịp tim và sự co bóp của tim, 1033-1034 trong việc tạo ra điện thế màng , 928, 929 thụ thể ionotropic, 938-939 mở để đáp ứng với tín hiệu, 137-138 nghiên cứu kẹp vá, 929, 931 là thụ thể, 129 rễ hấp thu các ion khoáng và, 729 tính đặc hiệu của, 115-116 cấu trúc và chức năng, 115, 116 Xem thêm các kênh ion có cổng; Các loại kênh ion cụ thể Bơm ion, sự hấp thu của rễ các ion khoáng và, 729 Chất vận chuyển ion, trong việc tạo ra điện thế màng, 928, 929 Sự hấp dẫn ion Mô tả, 28-29 đặc điểm của, 26 trong cấu trúc bậc bốn của protein, 48 Dòng điện ion , 931-932 Tương tác ion trong liên kết protein, 50 trong cấu trúc bậc ba của protein, 47 Chất điều chỉnh ion, 1073 Sự ion hóa của nước, 34 Bức xạ ion hóa,309 Thụ thể hướng ion, 938-939 Protein thụ thể cảm giác hướng ion, 947, 948 Phức hợp ion, 29 mô tả, 29 gradient điện hóa, 929 Xem thêm đường dẫn ion cụ thể IP3/DAG, 134-135 IPEX, 874 Ipomoea batatas, 718 Iridium, 511 Iris (mắt), 958, 959 Iris (thần Hy Lạp), 834 Irisin, 834, 838 Sắt trong dinh dưỡng động vật, 1052, 1053 trong các phản ứng xúc tác, 156 chu trình toàn cầu, 1221 tác động đến quá trình cố định đạm, 1222-1223 trong dinh dưỡng thực vật, 741, 742 Thiếu sắt, 1053, 1054 Oxit sắt, 512 Sự ức chế không thể đảo ngược của enzyme, 157, 158 Lý thuyết địa sinh học đảo, 11961198, 1199 Đảo nhỏ Langerhans, 848-849 Isobutane, 41 Isocitrate dehydrogenase, 182 Isoleucine, 44 Đồng phân, 41 Sự xen kẽ đồng hình của thế hệ, 563 Isopod, 670 Isoptera, 672 Tái hấp thu đồng vị, 1082 Dung dịch đẳng trương, 114, 115 Phân tích đồng vị, của nước để phát hiện biến đổi khí hậu, 36 Mô tả đồng vị, 22-24 oxy, 21 Isozyme, 162 Istiophorus albicans , 1139 Loài lưỡng tính , 1156 Chim gõ kiến mỏ ngà, 1230, 1231 Buôn bán ngà voi, 1240-1241 Ixodes scapularis (= Ixodes dammini), 1151 , 1152 J Mít, 601 Jacky dragons, 421 Jacob, Francois, 331 Jacobson, Henning, 856 Janzen, Daniel, 1178 , 1179 Khỉ đuôi dài Nhật Bản, 1177 Bạc hà Nhật Bản, 604 Chim cút Nhật Bản, 1101 Axit Jasmonic (jasmonate), 759, 799, 804, 805

Khu bảo tồn sinh học Jasper Ridge, 1161 Giun hàm, 657-658 Cá có hàm, 686-689 Cá không hàm, 685- 686, 687 Sự phát triển của hàm ở động vật có xương sống, 684 là khớp, 1002 protein JAZ, 805 Jejunum, 1061 Đặc điểm của sứa, 646-647 khoang dạ dày, 1056 protein huỳnh quang màu xanh lá cây, 449 vòng đời, 646, 647 Xem thêm Cú nhảy Johnny của Cnidarian, 597 Johnson, R. T., 209 cơ quan của Johnston, 671 Các phần phụ có khớp trong quá trình tiến hóa của động vật, 636 động vật chân đốt, 667 loài giáp xác, 671 loài bọ ba thùy, 668 khớp, 1001-1002 Joules (J), 147 Joyner-Kersee, Jackie, 986 Juan de Đĩa đại dương Fuca, 509 Khả năng nhảy đa dạng ở động vật, 986 hiệu quả của chuột túi, 1003 Cá đuôi cứng nhảy, 671, 672 Bách Xù, 594, 1133 Bách Xù, 1133 kỷ Jura, 506-507, 521 Nội tiết tố vị thành niên, 841 Tế bào cận cầu thận, 1088 Juxtracrine tín hiệu, 126 K K-chiến lược gia, 1159, 1201 Kalanchoe , 793 Kamen, Martin, 186, 187 Kangaroos nhảy hiệu quả, 986, 1003 là thú có túi, 697, 698 , 699 Kaposi's sarcoma, 876 Karenia, 549 Kartagener' hội chứng s, 902 Karyogamy, 618, 619, 620, 621 Karyotype, 224, 225 Kashefi, Kazem, 535 Katydid, 1173 Katz, Lawrence, 951 Keeley, John, 757 Kentucky bluegrass, 199 Kenward, R. E., 1116 Keratin, 95, 397 gen Keratin, 66 nhóm Keto, 40 a-Ketoglutarate, 180 loài Keystone, 1194-1195 Sỏi thận, 848 Ghép thận, 1085-1086 Thận tiến hóa trong nước ối, 692 trong điều hòa huyết áp, 1044-1045 mạch máu, 1080, 1082 tác dụng của aldosterone, 849 tác dụng của hormone chống bài niệu, 843 tác dụng của hormone tuyến cận giáp, 848 trong hệ bài tiết của con người, 1080 cấu trúc nephron ở động vật có vú, 1080,1081-1082 sản xuất nước tiểu cô đặc ở động vật có vú, 1071, 1077, 1082-1084, 1090 điều hòa, 1087-1090 điều hòa cân bằng axit-bazơ, 1084-1085 bài tiết erythropoietin, 1038 cấu trúc và chức năng, 1077, 1078-1079, 1080 phương pháp điều trị suy thận, 1085-1086, 1087 Kilocalorie (kcal), 1049 Kimura, Motoo, 492 Lựa chọn Kin, 1115-1116 Kinesin ở lông mao và roi, 97-98 ở kinetochores và cytokinesis, 216 Động năng, 145 Kinetin, 768

1-34 Chỉ số vi ống Kinetochore, 214-216 Kinetochores, 213, 214, 215, 216 Kinetoplast, 559 Kinetoplastids, 558, 559 King, Thomas, 406 Chim cánh cụt vua, 642 Vương quốc (loại phân loại), 463 Bói cá, 642 Kinorhynchs, 632, 665 "Hôn rồi bỏ chạy" quá trình, 122 Kitasato, Shibasaburo, 862, 863, 864 Kiwis, 694 Klebsiella , 1169 Klein, David, 1149 Hội chứng Klinefelter, 250 Klok, C. Jaco, 513 Phản xạ giật đầu gối, 969, 1002 Khớp gối, 1002 Thí nghiệm mô hình Knockout, 381-382, 1096-1097 Koalas, 1055, 1175 Koch, Robert, 541 định đề của Koch, 541-542 cá hồi Kokanee, 1228 rồng Komodo, 693 Korarchaeota, 535, 537 Krakatau, 510 chu kỳ Krebs. Xem chu trình axit citric Vườn quốc gia Kruger, 1242 Kuffler, Stephen, 975, 976 Kuroshio Current, 1125 Kuwait, 373 Kwashiorkor, 1050 L L ring, 83 Trạm sinh học La Selva, 1237 Labia Majora, 892, 893 Labia Minora, 892, 893 Lao động, khi sinh con, 896-897 Labrador Current, 1125 Labrador Retrievers, 244 lac Operan description of, 330, 331 điều hòa âm tính và dương tính của, 330-332, 333 lac Repressor, 331-332, 333, 335 Lace lichen, 625 Lacewings, 672 Lacks, Henrietta, 205 Lactase, 1062, 1063 Lactate, 177 Lactate dehydrogenase, 177 Lacteals, 1063 Axit Lactic tích tụ trong cơ, 997 được hình thành trong các thí nghiệm tổng hợp prebiotic, 70 lên men axit Lactic, 177 Lactoglobulin, 385 Lactose trong điều hòa âm tính của operon lac , 331, 333 ở ruột non, 1063 Chuyển hóa Lactose, điều hòa ở E. coli, 329-332, 333 gen LacZ, 378 Laetiporus sulphureus, 623 Sợi trễ, trong sao chép DNA, 272-273, 274 Lagomorpha, 698 Lagopus lagopus, 1128 Hồ Erie, 1221 Hồ Malawi, 467, 509 Hồ Malawi cichlid. Xem Haplochromine cichlids Lake St. Clair, 1160 Lake Superior, 1189, 1215 Cá hồi hồ, 1228 Axit hóa hồ, 1220 đặc tính, 1140 ảnh hưởng của ô nhiễm nitrat đến mức asen, 1221 hiện tượng phú dưỡng, 1219, 1221 thermocline, 1214 doanh thu, 1213-1214 Lamar Thung lũng, 1193-1194 Lamb's-quarter, 1200 Lamellae, 1010 Lamin protein, 95 Cá mút đá, 686 Vỏ đèn, 659 Xem thêm Brachiopod Lancelets, 632, 679, 683, 684 Thực vật trên cạn thích nghi với cuộc sống trên cạn, 574 xen kẽ thế hệ, phân loại 574-575, 574 họ hàng gần nhất, 572-573 xâm chiếm đất liền, 574-579 nguồn gốc nội cộng sinh của lục lạp, 551 tiến hóa của, 570, 571 nhánh chính, 573, 574 không có mạch, 575-579 có mạch, 579- 585 Landsteiner, Karl, 243 Ngôn ngữ, con người và, 705 Các lĩnh vực ngôn ngữ của não người, 980-981 Voọc, 492-494 Laqueus, 659 Chim sẻ xương rồng lớn, 474 Chim sẻ đất lớn, 474 Ruột già ở người, 1058 ở động vật nhai lại, 1064 Chim sẻ cây lớn, 474 Vòng đời phức tạp của ấu trùng ký sinh, 640, 641 xác định, 639 phát tán, 640 biến thái, 639 Ấu trùng, 684 Thanh quản, 1013, 1014, 1059 Chuyển gen bên, 496, 529-530 Mô phân sinh bên, 715, 716 Rễ bên, 718, 718 Sự phân nhánh của chức năng ngôn ngữ, 980-981 Latex, 801, 806 Bọ cánh cứng cắt lá Laticifer, 1175 Laticifers, 806 Latimeria chalumnae,689 Latimeria menadoensis , 689 Độ dốc vĩ độ, trong đa dạng loài, 1196, 1197 Laupala, 495 Laurasia, 521, 1143 Định luật phân ly độc lập, 237-

239 Định luật tác dụng quần chúng, 35-36 Định luật phân ly, 236-237, 239 Định luật nhiệt động lực học, 146-147 LDL. Xem Lipoprotein mật độ thấp Thụ thể LDL, 121 protein LEA, 809 Lọc, 745, 746 Chuỗi dẫn đầu, trong sao chép DNA, 272-273 Kiến cắt lá, 1169, 1178, 1185 Nguyên thủy lá, 719, 720 Rầy lá, 672, 673, 1175, 1184 gen LEAFY, 401, 792 yếu tố phiên mã LEAFY, 786 Cơ sở học tập của tế bào, 982 được xác định, 981 khả năng của con người đối với, 981-982 giấc ngủ và, 980 Lá rụng, 765, 769 thích nghi với điều kiện rất khô, 807 khí mô, 808 giải phẫu, 720-721 giải phẫu ở quần CL và CL, 198, 199 của thực vật ăn thịt, 751-752 phòng vệ chống lại động vật ăn cỏ, 1175 phát triển, 719, 720 tiến hóa của, 583, 584 chức năng, 709 sợi lông, 713, 1175 sự xâm lấn của sợi nấm, 612 Nguồn gốc của kích thích ra hoa ở, 788-790 tuyến muối, 811 lão hóa, 768, 769-770 kiểm soát khí khổng, 732-734 (xem thêm Khí khổng) thoát hơi nước, 732 trichomes, 713 sinh sản sinh dưỡng ở thực vật hạt kín, 793 gân, 710, 720, 721 Lecithin, 58 Đỉa, 661-662, 1056 Xoắn ốc thuận tay trái, 47 Động mạch dưới đòn trái, 858 Cơ bắp chân tác động lên lưu lượng máu tĩnh mạch, 1042 Tích hợp đồng hóa và dị hóa trong quá trình tập luyện, 180-181 Leghemoglobin, 750 Chân. Xem phần phụ có khớp nối; Cây họ đậu trong luân canh, sản xuất 750 xyanua, 805 tiến hóa cộng sinh cố định đạm, 521 hình thành nốt sần ở rễ, 747-748 Leiobunum rotundum, 669 Leishmania Major, 559 Leishmania, 559 Leks và lekking, 481, 1104, 1105 Vượn cáo, 10, 701 Xác định thấu kính ở động vật có xương sống, 396 ở mắt tạo ảnh, 958-959 ở ommatidia, 958 Thấu kính placode, 396 Đậu lăng, 722 Leontopithecus rosalia, 1114, 1137 Thí nghiệm ếch báo về tác dụng của atrazine, 12 khả năng nhảy, 986 cách ly theo thời gian , 476 Tắc kè báo, 694 Lepas pectinata, 670 Lepidodermella, 658 Lepidopterans, 672, 674, 675 Lepidosaurs, 693 Lepomis macrochirus, 1105, 1106 Leptin, 1067, 1068 Thụ thể Leptin, 1067, 1068 Leptosiphon, 460 Le ptosiphon nhị sắc, 460 Leptosiphon liniflorus, 460 Lepus alleni, 828 Lepus Arcticus, 828 Dơi mũi dài, 1137 Hạt rau diếp, 772 Leucine, 44 Leucoplasts, 92 Leucospermum cordifolium, 1134 Liệu pháp bệnh bạch cầu, 158 Bạch cầu. Xem Bạch cầu Levers, 1002 Levin, Donald, 478, 479 Lewis, Reggie, 1025 Lews, Cynthia, 565, 566 LexA protein, 341 tế bào Leydig, 889, 891, 892 Libellula quadrimaculata, 674 Chấy, 672, 1177 Địa y mô tả về , 613-614 ăn được, 624 chỉ số ô nhiễm không khí, 624, 625 liên tiếp trên băng tích, 1200 Tổ tiên chung của sự sống, 3 đặc điểm chung của, 2 yếu tố của sinh vật sống, 22 tiến hóa, 3-5 (xem thêm Tiến hóa) nguồn gốc của, 3 (xem thêm Nguồn gốc sự sống) thang đo của, 78 dòng thời gian của, 3, 515 Vòng đời lưỡng cư, 691 thực vật hạt kín, 600-601 động vật, 639-642 động vật thân mềm, 645, 646 phức hợp, 563, 564 dương xỉ, 582 nấm , 616,618, 621 rêu, 575-577 cây thông, 594, 595 cây có hạt, 589-590 virus, 339-341 Xem thêm Sự thay thế các thế hệ Chiến lược lịch sử sự sống, 1156-1157, 1159, 1163 Bảng sống, 1154-1155 Các vùng sống trong quần xã sinh vật nước ngọt, 1140 ở quần xã sinh vật biển, 1139-1140

Chỉ số 1-35 Lối sống, béo phì và, 1048 dây chằng, 953, 1002 kênh ion có phối tử, 115, 116 phức hợp thụ thể phối tử, 128 phối tử liên kết với protein thụ thể, 127-128 thụ thể hóa học và, 949 xác định, 115, 127 Ánh sáng hấp thụ bởi các sắc tố, 190-191 khía cạnh mà thực vật phản ứng, 771 phát hiện bằng hệ thống cảm giác của động vật, 957-963 sự điều chỉnh nhịp sinh học ở thực vật, 774-775 năng lượng ánh sáng trong các hệ thống sinh học, 145 quang sinh học, 189-190 quang hóa, 188-189 quang hóa ở thực vật, 772 Phức hợp thu ánh sáng, 190-191 Phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng, 188 Vận chuyển điện tử cảm ứng ánh sáng, 196-197 Kính hiển vi ánh sáng, 79, 80 Phản ứng ánh sáng, 188 Lignin, 711, 798 Hoa loa kèn, 598 r 780 Lilium, 780 Lima (tàu buôn của Anh), 525 hệ Limbic, 970, 982 Sự tiến hóa các chi ở động vật có xương sống có chi thùy, 690 sự tiến hóa của cánh côn trùng, 673, 675 dị hình và số chân ở côn trùng, 418, 419 mất chi trước ở rắn, 423 các hình thái và thông tin về vị trí trong quá trình phát triển của động vật có xương sống, 401 Xem thêm chi sau; Phần phụ nối liền Trầm tích đá vôi, 557, 565 Limnephilus, 674 Limpets, 662 Limulus polyphemus, 668 protein LIN-3, 396, 397, 398 Lin-14 đột biến, 347 Lind, James, 1053 Lindley, John, 588 Khái niệm loài dòng dõi, 469 Linnaean phân loại, 462-463 Linnaeus, Carolus, 468 Linnean Society of London, 429 Linoleic acid, 57, 1052 Linum usitatissimum, 800 Lions, cạnh tranh khai thác, 1183 Lipase, 144, 1058, 1062 Lipid hai lớp, 73-74 Chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid , 134-135 Lipid đơn lớp, 535-536 Hormon hòa tan trong lipid, 837 Lipid của vi khuẩn cổ, 535-536 trong xơ vữa động mạch, 1042 trong màng sinh học, 106-107 carotenoid, 58 chuyển hóa dị hóa, 179-180 tính lưu động của màng và, 107 thành phần monome , 40 phospholipid, 57, 58 (xem thêm Phospholipid) đặc tính của, 56 tỷ lệ trong cơ thể sống, 41 steroid, 58 lipid thylakoid, 92 triglycerid, 56-57 loại, 56 vitamin, 58 sáp, 58-59 Lipoprotein, 1065-1066 Lithium, 135

Litosphere, 509 Lithotrophs, 538 Vùng ven biển, 1139 Sự hấp thu chất dinh dưỡng của gan, 1063 hoạt hóa glycogen phosphorylase, 132-133 kiểm soát chuyển hóa chất béo, 1065-1066 kiểm soát chuyển hóa glucose, 1065, 1066-1067 tác dụng của insulin đối với , 1066 tăng cholesterol máu mang tính gia đình, 121 tân tạo đường ở, 1065, 1067 ở người, 1058 duy trì mức đường huyết trong khi tập thể dục và, 181 sản xuất yếu tố đông máu, 1039 tái hấp thu muối mật, 1063 vai trò trong tiêu hóa, 1061-1062 hấp thu mật độ thấp lipoprotein, 121 Tế bào gan trong phản ứng chiến đấu hoặc bỏ chạy, 837 điều hòa chuyển hóa glucose, 138 Bệnh gan, 1039, 1041 Gan, 573, 574, 577 Điều hòa nhiệt độ hành vi của thằn lằn, 822, 823 sự tiến hóa và đặc điểm của, 693, 694 nhiệt trao đổi qua da, 824 hemipen, 888 sinh sản đơn tính, 881-882 xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ và sự khác biệt về thể lực đặc trưng giới tính, 421 hành vi lãnh thổ, 1103, 1104 Tải, ống rây phloem, 736 Loams,745 Động vật có xương sống có chi thùy, 687, 689-690 Thùy, 560 Tôm hùm, 670 Khoang cơ thể vận động và, 635-636 ở động vật có lông mao, 554 ở nấm mốc plasmodial, 560 ở tiến hóa động vật nguyên sinh, 675 Locus, 242, 431 Locusta migratoria, 802 Lodgepole cây thông, 594, 596, 12011202, 1236 Lofenelac, 322 Logic, quy nạp và suy diễn, 12 Tăng trưởng dân số logistic, 1158 Đảo Lombok, 1141, 1142 tài xế taxi ở London, 967 Xương dài, phát triển, 1001 Cây ngày dài (LDP), 787 , 788 Vận động viên chạy đường dài, 995 Bọ cánh cứng sừng dài, 1145 Yếu tố xen kẽ dài (LINEs), 364-365 Chim góa đuôi dài, 435-436 Trầm cảm dài hạn (LTD), 982 Trí nhớ dài hạn, 982, 983 Dài hạn -điện thế dài hạn (LTP), 982 Lặp lại ở giai đoạn cuối dài (LTR), 364-365, 495 Bò sừng dài, 440 Bướm cánh dài, 1174, 1175, 1176 Vòng Henle aquaporin, 1084 hệ số nhân ngược dòng, 1082-1084 ở loài gặm nhấm sa mạc, 1090 tổ chức của, 1080, 10811082 quy định mức lọc cầu thận, 1088 "Lophophorates," 652 Lophophores ở động vật tay cuộn và phoronid, 658, 659, 660 ở bryozoans, 654, 656 mô tả về, 652 ở entoprocts, 656 Đặc điểm giải phẫu của Lophotrochozoan, 652 phát sinh loài động vật, 630 ngành giun đốt, 659-662 động vật tay cuộn và phoronids, 658-65 9, 660 bryozoans và entoprocts, 656 loài đa dạng, 656 loài giun dẹp, luân trùng và dạ dày, 656-658 loài lophophores và trochophores, 652-653, 654 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 động vật thân mềm, 662-664 giun ruy băng, 658, 659 phân chia xoắn ốc , 633, 653 dạng cơ thể giống giun, 653-654 Lordosis, 1099 Lorenz, Konrad, 1095, 1099 Loriciferans, 632, 665-666 Lorikeets, 696 Cu li, 701 Đột biến mất chức năng, 305, 311-312, 400, 401 Lovley, Derek, 535 Lipoprotein mật độ thấp (LDL), 121, 1066 Gram dương có hàm lượng GC thấp, 530-532 Nhiệt độ thấp, sự thích nghi của động vật với, 1125 Khỉ đột vùng đất thấp, 702 Loxodonta africana , 1135,1150 Lucif xóa, 150 Luciferin, 149 , 150 Lucilia caesar, 674 "Lucy/7 703 Luehea seemannii, 651 Lumbricus terrestris, 661 Lumen, của ruột động vật có xương sống, 1058 Tế bào ung thư phổi, 227 Chất hoạt động bề mặt phổi, 1015 Cá phổi, 689, 690, 1028-1029 Sự khuếch tán carbon của phổi dioxide từ máu, 1018, 1019 sự tiến hóa ở cá phổi, 1028-1029 con người, 1013-1016 tưới máu bởi hệ tuần hoàn, 1016 căng thẳng vật lý ở voi lặn với ống thở, 1005, 1022 tối đa hóa diện tích bề mặt, 1008, 1009 thông gió thủy triều, 1012-1013 thông gió một chiều ở chim, 1010-1012 Giai đoạn hoàng thể, 893 Hoạt động của hormone tạo hoàng thể (LH), 842 nguồn nội tiết, 842, 843 trong lựa chọn nang trứng để rụng trứng, 895-896 ở tuổi dậy thì, 850-851, 892, 894 điều hòa buồng trứng và tử cung chu kỳ, 893-894 Luxilus coccogenis, 472 Luxilus zonatus, 472 Lycaon pictus, 1183, 1242, 1243 Ly coper don perlatum, 610 Lycophytes, 574, 580, 581, 582-583 Lycopodiophyta, 574 Lycopodium, 583 Lycopodium annotinum , 581 Lyell, Charles, 428 Bệnh Lyme, 533, 1152 Bạch huyết, 857, 858, 1042 Mao mạch bạch huyết, 858 Ống bạch huyết, 857 Hạch bạch huyết, 857, 858, 1042 Hệ thống bạch huyết, 857, 858,1042 Mạch bạch huyết, 1042 Màng tế bào lympho, 4 loại bỏ dòng, 865 chọn lọc dòng, 865, 866 tính đa dạng của miễn dịch thích ứng và, 863 tế bào tác động và tế bào trí nhớ, 865-866 tính đặc hiệu của miễn dịch thích nghi và, 862-863 loại và chức năng của, 858 Khối u lympho, 876 Lyperobius Huttoni, 1144-1145 Lysine, 44, 212 Chu kỳ sinh lý, của thực khuẩn thể, 340-341 Bệnh lưu trữ lysosome, 91 Sự tiến hóa của lysosome trong tế bào nhân chuẩn, 551

1-36 Chỉ số Bệnh tế bào bao gồm, 300 cấu trúc và chức năng, 90-91 Sự tiến hóa phân tử hội tụ Lysozyme ở các cơ quan lên men ruột trước, 492-494 trong cơ chế phòng vệ bẩm sinh, 859 tương tác với cơ chất, 153, 154 mô hình phân tử, 47 số vòng quay, 156 Lytic chu trình của thực khuẩn thể, 339-340, 341 M Mband, 987, 988 Macaca fuscata, 1177 MacArthur, Robert, 1197 MacKinnon, Roderick, 115 Macrocystis, 556, 1139 Macroderma gigas, 700 Thay đổi tiến hóa vĩ mô, 446 Đặc điểm đại phân tử, 39 ngưng tụ và phản ứng thủy phân, 42 được xác định, 40 nhập bào và xuất bào, 120-122 nhóm chức năng, 40 đồng phân, 41 tiến hóa phân

tử, 486 tỷ lệ trong cơ thể sống, 41 mối quan hệ giữa cấu trúc và chức năng, 41-42 loại được tìm thấy trong sinh vật sống, 40 Xem thêm Carbohydrate ; Lipid; Axit nucleic; Protein Macronectes giganteus, 1073 Macronucleus, 555 , 562 Chất dinh dưỡng đa lượng trong dinh dưỡng động vật, 1052-1053 trong dinh dưỡng thực vật, 741, 742 Macroparasites, 1176-1177 Macroperipatus torquatus, 667 Đại thực bào là tế bào trình diện kháng nguyên, 872 cytokine, 859 thoái hóa của hồng cầu cũ tế bào, 1038 tiêu hóa mủ, 862 chức năng, 858 nhiễm HIV, 876 thụ thể nhận dạng mẫu, 860 Macropus giganteus , 699 Macroscelidea, 698 Macrotis lagotis , 699 Macula densa, 1088 Thoái hóa điểm vàng, 382 Bọ khiên Madagascan, 674 Madagascar ocotillo, 1135 Madia sativa, 481 , 482 Madreporite, 680, 681 hộp MADS, 400 "Hành vi của Mafia" 1093, 1102, 1117 Magiê trong dinh dưỡng động vật, 1052 trong diệp lục a, 190 trong dinh dưỡng thực vật, 741 Từ trường điều hướng động vật và, 1109 xác định niên đại từ cổ và, 508 Chụp cộng hưởng từ (MRI), 970 Magnolia, 598 Magnolia, 602 Magnoliids, 602 Maguire, Eleanor, 967 Mahadevan, Lakshminarayanan, 752 Cây Maidenhair, 592 Xem thêm Ginkgos Maintenance methylase, 343 Chức năng trình diện kháng nguyên của protein phức hợp tương hợp mô chính (MHC), 872, 873 trong phản ứng miễn dịch tế bào, 871, 872, 873, 874 chức năng trong số, 858-859 phẫu thuật cấy ghép nội tạng và, 874 vai trò trong việc chọn lọc tế bào T, 872 kiểm soát sinh học sốt rét, 627 tác nhân gây bệnh, 553, 564 nguyên nhân gây ra các triệu chứng chính trong, 563 phương pháp điều trị, 605, 797, 812 Malate, 171, 199 Malate dehydrogenase , 171 Malathion, 157, 940 Malawi, 1240-1241 Quần đảo Mã Lai, 1141, 1142 Hoa đực, 779, 780 Thành phần tinh dịch của hệ sinh sản nam, 889, 890 phát xạ và xuất tinh, 891 rối loạn cương dương, 891 kiểm soát nội tiết tố, 892 cương cứng dương vật , 890-891 sinh tinh trong, 889-890, 891 Khối u ác tính, 227 Mailer, James, 209 Malleus, 954, 9 55 Suy dinh dưỡng, 1054 Malpighi, Marcello, 734-735 Ống Malpighian, 1076-1077 Maltase, 1062 Malthus, Thomas Robert , 1164 "Mạch nha" 761 Maltose, 53 Giải phẫu tim của động vật có vú, 1030, 1031 dòng máu chảy qua, 1030-1031 chu kỳ tim, 1031-1032 phối hợp co cơ, 1034, 1035 điện tâm đồ, 1035-1036 tế bào tạo nhịp và co cơ tim, 10321034 co bóp liên tục của tâm thất cơ bắp, 1034, 1035,1036 Cấu trúc và chức năng thân não của hệ thần kinh động vật có vú, 969-970 cấu trúc và chức năng não trước, 969-970 tổ chức chức năng và giải phẫu, 968-969 chức năng cao hơn về mặt tế bào, 978-983 xử lý thông tin bằng mạng lưới thần kinh, 973-978 chức năng tủy sống, 969 Bộ điều nhiệt ở động vật có vú, 829-830 Hoạt động của prolactin trong động vật có vú, 838 tốc độ trao đổi chất cơ bản và kích thước cơ thể, 826-827 tắc nghẽn đối với đa tinh trùng, 886-887 sự phát triển của xương, 416-417 hệ tuần hoàn, 1030 phân cắt trong, 905-906 phân tử hội tụ sự tiến hóa ở động vật lên men ruột trước, 492-494 hệ thống phòng thủ, 857-859 (xem thêm Miễn dịch học) tản nhiệt bằng nước và bay hơi, 829 đặc điểm phân biệt, 697 đẻ trứng, 889 eutheria, 697-705 bức xạ tiến hóa, 696 hệ thống bài tiết, 1079 - 1086 màng ngoài phôi, 919 tạo dạ dày, 914-915 in dấu gen trong quá trình hình thành giao tử, 344-345 chức năng tim, 1030-1037 sinh nhiệt trong, 827-828 đột quỵ do nhiệt, 815 ngủ đông, 830, 831 gen Hox và phân đoạn cơ thể, 917 vùng dưới đồi là "bộ điều nhiệt" trong số, 829-830 thời gian mang thai, 920 thủy tinh thể của mắt, 958-959 tuyến nội tiết và hormone chính, 845-852 nhóm sống chính và số loài, 698 "đồng hồ sinh học" chính 1108 tế bào gốc đa năng, 408 nguồn gốc, 692, 693 sản xuất nước tiểu cô đặc, 1071, 1077, 1082-1084, 1090 prototherians, 697, 698 kích thước cơ thể, 696-697 xác định giới tính, 249-250 răng, 697, 1055-1056 trị liệu, 697-700 điều nhiệt qua da, 825 khả năng sinh sản, 889 cơ quan mũi, 950, 951 Tuyến vú, 697, 843 Mammuthus columbi, 1229 Lợn biển, 700 Hàm dưới, 669, 1056 Hàm dưới, 667, 669-67 1 máy khoan , 702 Mandrillus sphinx, 702 Manduca sexta, 802 Mangan trong dinh dưỡng động vật, 1052 trong dinh dưỡng thực vật, 741 Mangold, Hilde, 911, 912 Rừng ngập mặn, 1141 Thí nghiệm đảo ngập mặn, 1198, 1199 Rừng ngập mặn, 808, 811, 1141 Manihot esculenta, 708 Manihot glaziovii, 724 Mannose, 52 Mantidfly, 672 Mantids, 672, 673 Mantle, 662, 663, 664 Mantodea, 672 Mantophasmatodea, 672 Manucodes, 480, 481 Manucodia comrii, 480 Manure, 747 MAP kinase, 132 "Bản đồ có ý nghĩa," ; 1109 MAPK (protein kinase được kích hoạt bằng mitogen), 139 Lập bản đồ, di truyền, 248-249 Maquis, 1134 Vận động viên chạy marathon, 815 Marchantia, 577 Marchantia polymorpha, 577 Quần đảo Mariana, 509 rãnh Mariana, 509 dạng ấu trùng và phân tán của động vật biển, 640 loài chưa được mô tả của giun đốt, 675 Quần xã sinh vật biển, 1139-1140 Hệ sinh thái biển, tác động tiêu cực của các loài xâm lấn, 1235 Giun lửa biển, 636 Giun dẹp biển, 1007 cự đà biển, 824 Động vật thân mềm biển, 999 Đảo Marion, 1199 gen đánh dấu, có thể lựa chọn, 376, 378 Mark-phương pháp bắt lại, 1151 Marler, Catherine, 1103, 1104 Marler, Peter, 1100 Marrella splendens, 517 Mars, 68, 69, 70 Marshall, Barry, 542 Marshes, 1140 Marsilea, 581 nốt ruồi Marsupial, 698 Marsupials, 697, 698,

699 Marthasterias glacialis, 682 Thuốc lá Mammoth Maryland, 787 Khối lượng, được xác định, 22 Sự tuyệt chủng hàng loạt Thuộc hệ Carbon, 521 Kỷ Phấn trắng,521 kỷ Devon, 520 do thiên thạch gây ra, 511, 520, 521 tính chất định kỳ của, 508 kỷ Permi, 522 mực nước biển giảm và, 510 kỷ Triassic, 521 Xem thêm Sự tuyệt chủng của các loài Phép đo phổ khối, 369 Tế bào mast, 858, 861, 875 Mastax, 657, 658 Chế độ ăn uống của người mẹ, dị tật bẩm sinh ở người và, 916 Gen tác động lên người mẹ, 402, 403 Chi phí và rủi ro giao phối, 882 ảnh hưởng đến kiểu gen hoặc tần số alen, 434-436 lợi thế dị hợp tử và locus đa hình, 442-443 tác động của hệ thống tín hiệu đến sự hình thành loài, 705

Chỉ số 1-37 tối đa hóa sức khỏe của cả hai đối tác, 1113-1114 tín hiệu khứu giác và, 705 loại, 1113 loại động vật miệng thứ sinh, 705 tiếng kêu giao phối, 476, 477, 705 Mùa giao phối, 476 kiểu giao phối, của nấm, 617 Vật chất nguyên tử cấu trúc, 22-25 trong các phản ứng hóa học, 31 Matthaei, J. H., 288 Yếu tố thúc đẩy trưởng thành, 209, 210 Đường cong sống sót khi trưởng thành, 1156 Matz, Mikhail, 449, 464 Maxillipeds, 671 Phương pháp khả năng tối đa, 456 Phù du, 672, 673 Mayr, Ernst , 468-469 McCulloch, Ernest, 408 McFall-Ngai, Margaret, 546 gen MCIR, 367 Huyết áp động mạch trung bình (MAP), 1043-1044 Sởi, 877 Năng lượng cơ học, 145 Cách ly cơ học, 476 Phong hóa cơ học, 745 Công việc cơ khí, 10 Cơ khí các kênh ion có cổng, 930 Tế bào lông thính giác và tiền đình, 953-954 trong hệ thống thính giác, 954-956 ảnh hưởng lên các kênh ion, 947, 948 trong cơ, gân và dây chằng, 952-953 phản ứng với các lực vật lý, 952 xúc giác, 952 hệ thống tiền đình, 956-957 Tín hiệu cơ học, trong giao tiếp ở động vật, 1112 Mecoptera, 672 Medawar, Sir Peter, 339 Địa chữa bệnh, 661-662 Cây thuốc, 604-605 Lợi ích y học của gen người, 367-368 công nghệ sinh học và, 384-386 phát hiện ra penicillin, 608 tầm quan trọng của nghiên cứu sinh học, 15-16 định đề Koch, 541-542 cây thuốc, 604-605 liệu pháp thể thực khuẩn, 545-546 tế bào gốc và, 77, 392, 408, 409, 410 sử dụng của đỉa ở, 661-662 công dụng của tiến hóa phân tử, 501-502 Xem thêm Thuốc điều trị ung thư; Điều trị ung thư; Y học phân tử Khí hậu Địa Trung Hải, 1121, 1126, 1134, 1146 Bướm bột Địa Trung Hải, 1184 Chim sẻ đất trung bình, 474 Chim sẻ cây trung bình, 474 Tủy trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 kiểm soát hơi thở, 10191020 phát triển trong não người, 968, 969 độ nhạy cảm với áp suất riêng phần của carbon dioxide trong máu, 1021 Medusa của động vật thân mềm, 645, 646 của loài scyphozoan, 647, 648 Megafauana, 1229 Megagametophyte ở thực vật hạt kín, 600, 779, 781 ở thực vật có hạt, 590, 591, 592 ở thực vật có mạch , 584 Megakaryocyte, 1039 Megaloptera, 672 Meganeuropsis permiana, 505 Megaphylls, 583, 584 Megasporangia ở thực vật hạt kín, 596-597, 600 ở cây lá kim, 594, 595 ở thực vật có hạt, 590, 591, 592 ở thực vật có mạch, 584 f 585 Megaspore ở thực vật hạt kín, 600, 779, 781 ở cây lá kim, 595 ở thực vật có hạt, 590, 592 ở thực vật có mạch, 584 Megasporocyte, 595, 600 Megastrobilus, 594, 595 Megatypus schucherti, 518 Meiacanthus grammistes, 1174 trao đổi nhiễm sắc thể giảm phân trong thời gian, 219- 220, 222 so sánh với nguyên phân, 223 được xác định, 207 lỗi dẫn đến cấu trúc và số lượng nhiễm sắc thể bất thường, 222, 224 sản phẩm cuối cùng, 219, 221, 222, 223 trong quá trình tạo giao tử, chiều dài 883-884, 219-220 không phân ly, 309 chức năng tổng thể của, 219 giảm số lượng nhiễm sắc thể trong, 219 phân chia các alen, 237 phân tách nhiễm sắc thể tương đồng bằng cách phân loại độc lập, 220-222 trong chu kỳ sống hữu tính, 217, 218-219 lỗi giảm phân I dẫn đến cấu trúc và số lượng nhiễm sắc thể bất thường, 222, 224 sự kiện của ,220-221 đặc điểm độc đáo của, 219 sự kiện Meiosis II, 219, 220-221 sự phân tách các nhiễm sắc thể chị em, 222 tiểu thể Meissner, 952 MEK, 132 Melampsora lini, 800 Melanin, 246 Hormon kích thích tế bào hắc tố (MSH), 842 Melatonin, 842, 851 Carbohydrate liên quan đến màng, 106, 109, 111 Dòng điện màng, trong tế bào hình que, 961 Lipid màng, của vi khuẩn cổ, 535-536 Điện thế màng của tế bào tạo nhịp tim, 1032-1034 được xác định, 927 kênh ion có cổng và , thế hệ 930-932, thế hệ 928-929, thế hệ 930 của điện thế hoạt động và, thế hệ 932-934 thay đổi theo cấp độ, 932 đo bằng điện cực, 928 protein màng bám dính tế bào và. 111 khuếch tán nhanh, 109, 110 loại, 106, 107-109 Thụ thể màng, 129 Vận chuyển màng chủ động, 118-120 chức năng vận chuyển, 42 cơ chế trong, 118 thụ động, 113-117 Màng aquaporin và tính thấm, 116 của vi khuẩn cổ, 535-536 khuếch tán qua, 114 tính chất động, 109 yếu tố ảnh hưởng đến tính lưu động, 107 mô hình khảm chất lỏng, 106 tính lưu động của, 107 carbohydrate liên kết với màng, 109 thẩm thấu, 114-115 vận chuyển thụ động, 113-117 màng phổi, 1014, 1015- 1016 tế bào nguyên mẫu, 73-74 ý nghĩa trong quá trình tiến hóa của sự sống, cấu trúc 3-4, độ dày 106-110, 107 Xem thêm Màng ngoài phôi; Màng bên trong; Màng huyết tương Xương màng, 1001 Cơ sở tế bào bộ nhớ, 982 được xác định, 981 nội dung cảm xúc, 982 ký ức sợ hãi, 970, 982 hồi hải mã và, 967, 982, 983

khả năng của con người đối với, 981-982 giấc ngủ và, 980 loại, 982 Tế bào bộ nhớ , 865-866 Menadione, 1053 Mendel, Gregor thí nghiệm di truyền với đậu Hà Lan, 233-236 luật phân loại độc lập, 237-239 luật phân ly, 236-237, 239 khám phá lại, 428 phép lai thử nghiệm, 237, 238 Mãn kinh, 893 Kinh nguyệt chu kỳ, 892, 893-894 Xem thêm Chu kỳ tử cung Menthol, 604 Nuôi cấy mô phân sinh, 793 gen nhận dạng mô phân sinh, 786 mô phân sinh hoa, 400, 715, 785-786 phân cấp trong sinh trưởng và phát triển thực vật, 715, 716 sinh trưởng sơ cấp không xác định, 715-720 tên viết tắt, 715 bên, 715, 716 nguồn gốc trong quá trình tạo phôi thực vật, 712 trong quá trình phát triển của thực vật, 710 tế bào thứ cấp, 715, 716 tế bào gốc trong, 408 Xem thêm mô phân sinh đỉnh; mô phân sinh mặt đất; Mô phân sinh sơ cấp Đĩa Merkel, 952 Merops apiaster, 888 Merozoites, 564 Mertensia virginica, 462 Meselson, Matthew, 268, 269, 270 Thí nghiệm Meselson-Stahl, 268, 269, 270 Tế bào gốc trung mô, 392, 394, 408 Mesenchyme ở acoelomate, 635 ở bệnh dạ dày ếch, 910 ở bệnh dạ dày nhím biển, 908, 909 Mesoderm trong bệnh dạ dày ở gia cầm, 914 loại khoang cơ thể và, 635 sự phân chia cơ thể ở động vật có xương sống, 916-918 được xác định, 908 sự biệt hóa của các tế bào tiền thân cơ, 398-399 ở màng ngoài phôi, 918 ở dạ dày ếch, 909, 910 ở động vật nguyên sinh, 652 ở dạ dày nhím biển, 908, 909 mô và cơ quan có nguồn gốc từ, 907, 908 ở động vật tam bội, 633 Mesoglea, 644, 646, 647 Mesophyll ở thực vật C3 và C4 , 198, 199 ở lá eudicot, 720, 721 phản ứng với stress nước, 734 kỷ Mesozoi, 506-507, 521, 593 Mesquite,Ghép nối thay thế 808 Messenger RNA (mRNA), dịch mã chặn 346-347 để nghiên cứu biểu hiện gen, 382 thư viện cDNA và, 379-380 codon và mã di truyền, công nghệ microarray 288-289 DNA, vị trí và vai trò của 382-383 trong tế bào nhân chuẩn, 286 sửa đổi tiền mRNA, 291-293 di chuyển ra khỏi nhân, 293 lai axit nucleic, 290-291

1-38 Chỉ số được tạo ra bởi phiên mã, 286-288 tái chế ở vi khuẩn, 301 liên quan đến sự phong phú protein, 348 vai trò trong biểu hiện gen, 285 điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân sơ, dịch mã 329-330, 293-297, 298 Nhiệt trao đổi chất, 822, 825 Trao đổi chất chất ức chế, 322-323 Các con đường trao đổi chất, điều hòa allosteric, 160-161 vị trí tế bào của các con đường năng lượng, 168 quá trình oxy hóa glucose, 166-169 nguyên tắc điều chỉnh, 166 mối liên kết giữa quá trình dị hóa và đồng hóa, 179-180 ở sinh vật nhân sơ, 166, 168 là hệ thống điều hòa, 181 -182 hệ thống sinh học và, 157 điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân sơ, 329-330 Nhóm trao đổi chất, 180 Tỷ lệ trao đổi chất, cơ bản, 826-827 Trao đổi chất được xác định, 145 ở sinh vật nhân sơ sớm, 4 biến đổi năng lượng, 145-149 liên kết các phản ứng đồng hóa và dị hóa, 146 các loại, 145-146 Chất chuyển hóa, 370 Chất chuyển hóa, 370 Chất chuyển hóa, 370 Thụ thể trao đổi chất, 939 Protein thụ thể cảm giác Metabotropic, 947, 948 Metacarpals, 423 Metagenomics, 357-358 Xúc tác ion kim loại, 155 Biến thái được xác định, 672 mô tả của, 639-640 côn trùng chuyển hóa holometabolous, 673 không hoàn chỉnh, 841 hormone vị thành niên và 841 ở cá mút đá, 686 loại, 672 Metanephridia, 1075, 1076 So sánh metaphase giữa nguyên phân và giảm phân, 223 xác định kiểu nhân trong suốt, 224, 225 trong giảm phân, 220, 221 trong nguyên phân, 212, 214, 215, 217 Tấm Metaphase trong giảm phân, 220, 221 trong nguyên phân, 215 Siêu quần thể, 1161-1162 Metarhizium anisopliae, 627 Di căn, 227 Sự tuyệt chủng hàng loạt do thiên thạch gây ra, 511, 520, 521 nguồn gốc sự sống và, 69 Mêtan vi khuẩn trong chu trình metan, 357 liên kết cộng hóa trị, 27 là khí nhà kính, 1212 trong chuyển hóa pogonophoran, 660, 661 sản xuất bởi methanogens, 536 Methanococcus , 357 Methanogens, 536 S.aureus kháng Methicillin (MRSA), 281, 301 Methionine, 44, 296 Methotrexat, 158 Methyl bromua, 1198 Methyl hóa cytosine, 310 của histone, 344 1-Methylcyclopropene, 770 5'-Methylcytosine, 310, 328, 343, 345 Methylglucosinolide, 802 Methylococcus, 357 Meyer, Axel, 328 Chuột chất kích thích gen albumin, 335 "chuột mắc hội chứng Down" 924 tế bào gốc phôi, 408-409 sản xuất irisin do tập thể dục, 834 chuột tái tổ hợp tương đồng và chuột bị loại, 381-382 gen Hox, 414 gen globulin miễn dịch, 868 đột biến nội tạng đảo ngược, 915 thí nghiệm loại bỏ về hành vi, 1096-1097 cơ quan mũi họng, 951 Micelles , 1062 Quần xã vi sinh vật, 539, 540 Sinh vật nhân chuẩn vi sinh vật, 552 Xem thêm Sinh vật nguyên sinh Rhodopsin vi sinh vật, 537 Vi sinh vật, 539-541 Vi sinh vật, 698 Vi khí hậu, 1126 Thay đổi vi tiến hóa, 446 Vi sợi phân bố không đối xứng của các yếu tố quyết định tế bào chất và, 395 chuyển động của tế bào và, 95, 96 , 98, 99 vòng co, 216 cấu trúc và chức năng, 94-95 Vi hóa thạch, 74 Microgametophyte ở thực vật hạt kín, 600, 779 ở thực vật có hạt, 589-590 ở thực vật có mạch, 584, 585 Xem thêm Hạt phấn hoa Microglia, 927 Dung dịch micromol, 34 Micronucleus, 555, 562 Vi chất dinh dưỡng trong dinh dưỡng động vật, 1052, 1053 trong dinh dưỡng thực vật,741-743 Vi sinh vật sản xuất protein thương mại, 383-384 tiêu hóa cellulose ở

động vật ăn cỏ và, 1063-1064 cạnh tranh can thiệp, 1183 Vi ký sinh, 1176 Microphylls, 581, 583 Micropogonias undulatus, 1207 Micropterus dolomieu, 1160 Micropyle, 592, 594, 595 Micro chim ăn thịt gui, 695 MicroRNA (miRNA), 286, 347, 348, 382 Kính hiển vi, 79, 80-81, 84 Microsporangium ở thực vật hạt kín, 597 ở thực vật lá kim, 595 ở thực vật có hạt, 590, 591 ở thực vật có mạch, 584, 585 Microspores trong thực vật hạt kín , 600, 780, 781 ở cây lá kim, 595 ở thực vật có hạt, 590 ở thực vật có mạch, 584, 585 Microsporidia, 615, 616, 617 Microsporocytes, 600, 781 Microstrobilus, 594, 595 Trung tâm tổ chức vi ống, 212 Vi ống phân bố không đối xứng của các yếu tố quyết định tế bào chất và, 395 lông mao và roi, 96-98 trong quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn, 550, 551 trong phân bào tế bào thực vật, 216-217 trong tái sắp xếp tế bào chất trứng sau khi thụ tinh, bộ máy trục chính 903-904, cấu trúc 212, 213214, 215 và chức năng, 95-96 Microtus montanus, 125, 1113 Microtus ochrogaster, 125, 1113 Microvilli trong ruột, 1057, 1063 vi sợi trong, 95, 96 ở nụ vị giác, 951 Não giữa, 968, 969 Tai giữa, 954-955, 956 Giữa lamella, 713 Mifepristone (RU-486), 898 Giá trị thích nghi di cư của, 1126 loài khủng long, 21 chất béo làm năng lượng dự trữ ở chim, 1050 khả năng di chuyển trên khoảng cách xa, 1109-1110 Sữa mẹ, 843 loài nguyên sinh, 697 châu chấu bông tai, 2 Bông tai, 806, 1176, 1200 Miller, Stanley, 70, 71 Bia Millet, 624 Dung dịch Millimolar, 34 Millipedes, 669, 670 Mimetica, 1173 Phân lập sinh sản cơ học mô phỏng và, 476 hệ thống mô phỏng, 1173-1175 Mimivirus, 543, 544, 545 Mimulus aurantiacus, 598, 599 Chất dinh dưỡng khoáng chất cần thiết cho cây, 741 vận chuyển trong xylem, 730-732 sự hấp thu của cây, 727-730 Mineralcorticoid, 849 Vị bạc hà, 951 miRNA. Xem MicroRNA Mirounga angustirostris, 1105 Sửa chữa không khớp, 276, 277, 310 Đột biến Missense, 306, 307, 311, 312 Thay thế Missense, 491 Xem thêm Các thay thế không đồng nghĩa Missouri yên ngựa, 472 Mistletoebird, 1182 Mistletoes, 752, 1182 Mites, 668, 66 9 Sự vắng mặt của ty thể ở microsporidia, 617 vắng mặt ở một số mẫu khai quật, 558 ở tế bào động vật, 86 ở thụ tinh ở động vật, 885, 886 apoptosis và, 226 (oxy hóa 3, 179-180 trong phát triển tinh trùng người, 889, 891 nguồn gốc nội cộng sinh ở tế bào nhân chuẩn , 550, 551 con đường năng lượng trong, 168 trong các sợi cơ được tập luyện, 997 sinh nhiệt ở mỡ nâu và, 165 của kinetoplastid, 559 màng không thấm NADH, 178-179 quá trình phosphoryl oxy hóa và tổng hợp ATP, 171-176 trong quang hô hấp, 197, 198 trong tế bào thực vật, 87 cấu trúc và chức năng, 91-92 chuyển vị gen vào nhân, 366 nguồn gốc DNA ty thể (mtDNA), 92 phân tích phát sinh loài và, 456 di truyền gen ty thể, 252-253 đột biến, 252 nội dung ma trận ty thể của , 92 con đường năng lượng trong, 168 quá trình oxy hóa pyruvate trong, 170 protein kinase hoạt hóa bằng Mitogen (MAPK), 139 Mitogen,139 Nguyên phân trong sinh sản vô tính, 217 trong chu kỳ tế bào, 208 tâm động và mặt phẳng phân chia tế bào, 212-213 cấu trúc nhiễm sắc thể, 211-212, 213 phân tách và di chuyển nhiễm sắc thể, 207, 214-216 so sánh với giảm phân, 223 phân bào, 216 - 217 xác định kiểu nhân trong, 224, 225 tổng quan về các sự kiện và giai đoạn, 211, 212 ,214-215,217 sự hình thành bộ máy trục chính, 213-214 Mitosome, 617 Trung tâm phân bào, 213 trục phân bào, 905 Xem thêm Bộ máy trục chính Mitter, Charles, 480 Mnemiopsis, 644 Mobley, Cuttino, 1025

Chỉ mục 1-39 Các nghiên cứu về apoptosis của sinh vật mẫu đang trong quá trình phát triển, 399 Caenorhabditis elegans, 666 nghiên cứu về bộ gen của sinh vật nhân chuẩn, 361-363 về di truyền học, 282 tầm quan trọng trong nghiên cứu sinh học, 14 Trình tự lặp lại vừa phải, 355, 364-366 Mô-đun, phát triển, 415-418 Phân tử dung dịch, 34 Răng hàm (răng), 1055 Khuôn kiểm soát sinh học, 626 khuôn bánh mì, 282-283, 619 khuôn nâu, 624 mô tả, 622 khuôn xanh, 624, 1169 khuôn nước, 556, 557 Xem thêm Khuôn chất nhờn Nốt ruồi (hóa học)), 33-34 Nốt ruồi (động vật có vú), 698 Sinh học phân tử "giáo điều trung tâm" 285 sử dụng dữ liệu trong phân tích phát sinh chủng loại, 456 Người đi kèm phân tử, 51 Khái niệm đồng hồ phân tử, 492 được xác định, 461 sử dụng các sự kiện tiến hóa cho đến nay, 461-462 Sản xuất protein thương mại nhân bản phân tử, 383-384 với công nghệ DNA tái tổ hợp, 375-379 nguồn DNA được sử dụng trong, 379-380 Tiến hóa phân tử so sánh gen và protein thông qua liên kết trình tự, 486-487 mô tả, 486 phát hiện chọn lọc tích cực và tinh khiết trong bộ gen, 492-494 nghiên cứu thực nghiệm, 489-491 về kích thước bộ gen, 494-496 trung tính lý thuyết về, 492 ứng dụng thực tế, 499-502 thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa, 491, 492-494 sử dụng mô hình tiến hóa trình tự để tính toán sự phân kỳ tiến hóa, 487-489 Phương pháp tiếp cận y học phân tử đối với đột biến gen, 304 bệnh bạch cầu dòng tủy mãn tính, 304 công nghệ DNA microarray, 383 sàng lọc di truyền, lập bản đồ haplotype 320-322, mô hình chuột loại 367-368, 382 di truyền ngược, 318 liệu pháp dựa trên RNAi, 382 chiến lược điều trị bệnh di truyền, 322-325 sử dụng dấu hiệu di truyền để tìm ra gen gây bệnh,

318-319 Mô phỏng phân tử, 876 Trọng lượng phân tử, 26-27 Phân tử lưỡng tính, 57 liên kết hóa học, 26-31 được xác định, 24 ưa nước và kỵ nước, 30 mô hình biểu diễn, 27 trọng lượng phân tử, quy tắc 26-27 octet, 25 Xem thêm Đại phân tử Đặc điểm giải phẫu của Động vật thân mềm, 652, 652 sơ đồ cơ thể, 663 mắt tạo hình của động vật chân đầu, 958, 959 cơ chế phòng vệ hóa học, 1173 dạng ấu trùng, 640 thành phần cơ thể chính, 662, 663 nhóm chính, 632, 662, 664 monoplacophorans, 662 hệ tuần hoàn hở, 1026, 1027 đỏ thủy triều và, 549 sự phân tách xoắn ốc, 905 loài chưa được mô tả, 675 Molothrus ater, 1093, 1233 Lột xác ở sinh vật ngoài tử cung, 654 bộ xương ngoài và, 999 kiểm soát nội tiết tố ở côn trùng, 839-841 Molypden tác động lên quá trình cố định đạm, 1222-1223 trong dinh dưỡng thực vật, 741 in trầm tích, 69 Động lượng, phát hiện tiền đình, 956-957 Monachanthus, 588, 605 Bướm chúa, 639, 1174, 1176 Monilophytes, 574, 581-582, 582-583 Monito del monte, 697 Khỉ, 701, 702 Monoamines, 939- 940 Kháng thể đơn dòng, 871 Đặc điểm của cây một lá mầm, 601-602, 709-710 đa dạng, 603 phát triển chồi sớm, 758 tế bào bảo vệ, 733 gân lá, 720 giải phẫu rễ, 717 hệ thống rễ, 718 độ dày của thân, 723 bó mạch, 719 Độc canh, 1202-1203 Tế bào đơn nhân, 858 Monod, Jacques, 331 Thực vật đơn tính được xác định, 597, 779 ví dụ về, 780 chiến lược ngăn chặn sự tự thụ phấn, 782 Loài đơn tính cùng gốc được xác định,249, 887 lưỡng tính ở động vật, 887-888 Monogeneans, 657 Monohy điều chỉnh, 234-236, 239 Monome, 40 carbohydrate, 51 phản ứng ngưng tụ và thủy phân, 42 Quần thể đơn hình, 437 Nhóm đơn hình, 463 Monoplacophorans, 662 Monosacarit, 51-53 liên kết với màng, 109 Monosodium glutamate (MSG), 951 Monosomies, 224 Phản xạ đơn synap, 942 Monotreme, 698, 889 Cặp song sinh đơn nhân, 344, 907 chuột đồng Montane, 125, 1113 Giao thức Montreal, 311 Moore, Michael, 1103, 1104 Moose, 1129 Moraines, 1200 cá chình Moray, 688 Morchella esculenta, 622 Morels, 620, 622 Morgan, Thomas Hunt, 247, 248, 251, 430 Morphine, 604, 940 Hình thái học được xác định, 393 đang phát triển, 710 tác động của đột biến gen phát triển, 418- 419 sự hình thành mẫu, 399-405 ở thực vật, 710-712 quá trình góp phần vào, 394 Morphogens trong sự phân chia cơ thể của ruồi giấm, 401-405 thông tin vị trí trong quá trình phát triển và, 401 Khái niệm hình thái loài, 468, 469 Hình thái thích nghi với nhiệt độ thấp, 1125 phát sinh loài phân tích và, 455 Tỷ lệ tử vong, 1154 Morus bassanus, 1153 Sự phát triển của Khảm, 907 Virus khảm, 544 Kiểm soát sinh học Muỗi, 627 bệnh sốt rét và, 563, 564 Mô tả về rêu, 577-578 đặc điểm phân biệt, 574 vòng đời, 575-577 là vùng đất không có mạch thực vật, 573 loài liên tiếp trên băng tích, 1200 loài bướm đêm tác động của chế độ ăn lên tính dẻo phát triển, 421, 422 trong hội chứng thụ phấn, 1180-1181 Xem thêm Lepidopterans; từng cá thể bướm đêm Động vật di động, 637 Tấm cuối vận động, 936, 937, 989, 990 Cảm ứng tế bào thần kinh vận động bằng Sonic hedgehog, 917 mối nối thần kinh cơ, 936-938 số lượng sợi cơ được phân bố thần kinh, 994 trong sự co cơ xương, 989, 990 phản xạ cột sống, 942 -943 Chương trình vận động, 969 Protein vận động ở lông mao và roi, 97-98 chức năng của, 94 vi ống và, 96 Xem thêm Đơn vị vận động Myosin, 989, 995 Virus Mottle, 544 Mount Everest, 1010 Mount Pinatubo, 510 Mountain avens, 1200 Mountain leo núi, 1008 Bọ thông núi, 1202 Ngựa vằn núi, 1144 Dãy núi, bóng mưa và, 1126-1127 Bướm áo tang, 1130 Miệng tiêu hóa hóa học trong, 1060 nhai thức ăn, 1059 trong ruột ống, 1056 Phần miệng của chelicerates, 668 của hàm dưới, 669 "Protein chuyển động" 140 MRSA. Xem Mucopolysaccharides S. vàng kháng Methicillin, 716 Mucosa, 820, 1058 Biểu mô niêm mạc, 1058 Chất nhầy của đường hô hấp ở người, 1013, 1015 trong cơ chế phòng vệ bẩm sinh, 859 của biểu mô mũi, 949 trong dịch tinh dịch, 890 Thang cuốn chất nhầy, 1013, 1015 Muir Glacier, 17 Muller, Hermann Joseph, 441, 470 Mô phỏng Mullerian, 1174, 1175 Bánh cóc của Muller, 441 Mullis, Kary, 278 Môi trường bên trong và cân bằng nội môi của động vật đa bào, 816-817 hệ thống sinh lý (xem Hệ thống sinh lý) mối quan hệ giữa các tế bào, mô và cơ quan, 817-820 Giao tiếp tế bào của sinh vật đa bào, 139-141 bộ gen và biểu hiện gen, 6 tầm quan trọng của sự bám dính tế bào và nhận dạng tế bào trong,110-111 tầm quan trọng của sự chuyên biệt hóa và biệt hóa tế bào, 9 sự giao tiếp giữa các tế bào và sự tiến hóa của, 140-141 các loại đột biến, 305 Sự xuất hiện đa bào trong Proterozoi, 515-516

1-40 Chỉ số nồng độ oxy trong khí quyển và 512 sự tiến hóa ở sinh vật nhân chuẩn, 552-553 bộ gen của tuyến trùng, 362, 363 theo thời gian địa chất, 515-522 Kiểu hình đa yếu tố, 314-315 Nhiều alen, 242, 243 Nhiều liên kết cộng hóa trị, 28 Nhiều loại quả, 601 Đa gen, điều hòa phối hợp, 336-337 Đa xơ cứng, 926 Đa thay thế, 488, 489 Đa năng, 394 Tế bào gốc đa tiềm năng, 408, 410 Enzym dị lập thể đa tiểu đơn vị, 159-160 Murchison Meteorite, 69 Muscari armeniacum, 603 Thụ thể Muscarinic ACh, 940 Co cơ (xem Co cơ) biệt hóa các tế bào tiền thân, 398-399 sản xuất irisin do tập luyện, 834 tích hợp quá trình đồng hóa và dị hóa trong

quá trình tập luyện, 180-181 tương tác với bộ xương ngoài, 999 tương tác với bộ xương thủy tĩnh, 999 khả năng nhảy ở động vật, 986 myoglobin, 1017 loại, 987 Xem thêm Cơ tim; Cơ xương; Cơ trơn Co cơ ở cơ tim, 991-993, 1032-1034, 1035 các yếu tố ảnh hưởng đến sức mạnh, 994-995 tác động đến lưu lượng máu tĩnh mạch, 1041-1042 ở cơ bay côn trùng, mô hình sợi trượt 997-998, 987990, 991 trong cơ trơn, 992, 993 Hiệu ứng mỏi cơ của việc làm mát tăng cường, 831 nhiệt và, 998 Tác động của sợi cơ đến việc rèn luyện sức mạnh, 996 ở mức trung bình, 996 độ dài tối ưu để tạo ra sức căng tối đa, 996 vai trò của các loại sợi cơ đối với sức mạnh và độ bền, 995-996 trong cơ xương, 987-988 cơ chế co rút sợi trượt, 987-990, 991 co giật và uốn ván, 994-995 Trục cơ, 952-953 Đặc điểm mô cơ, 817 lên men axit lactic trong, 177 loại, 817 Cơ trương lực, 995 Loạn dưỡng cơ, 365, 370 Phân đoạn cơ, 636 Các yếu tố hệ thống cơ xương ảnh hưởng đến hoạt động của cơ, 994-998 tương tác giữa cơ và hệ xương, 999-1003 co cơ, 987-994 Nấm, 609-610, 622, 623, 624 Trai, 662, 1194 Xem thêm trai ngựa vằn Mù tạt, 724 Mustard oil glycosides, 1176 Mutagens được xác định, 283 đột biến gây ra, 309 tự nhiên hoặc nhân tạo, 310 mục tiêu chính sách công liên quan, 311 sử dụng transposon trong nghiên cứu bộ gen tối thiểu, 359, 360 Các alen đột biến, 241-242 Tỷ lệ đột biến, 432 Cặp bazơ đột biến là "điểm nóng/' 310 lợi ích và chi phí, 310-311 do retrovirus và transposon gây ra, 308 nhiễm sắc thể, 307-308 tạo ra các alen mới, 241-242 được xác định, 283, 305, 432 trong việc chứng minh nguyên nhân và kết quả, 98 của DNA, 266 ảnh hưởng lên kiểu hình, 305-306 tiến hóa và, 6 thế hệ biến dị di truyền, 432 trong bộ gen, 6 tác động hình thái của đột biến ở các gen phát triển, 418-419 bánh cóc của Muller, 441 ở gen cơ quan, 252 đột biến điểm, 306-307 loại bỏ các chất có hại đột biến, 433, 441 đảo ngược, 306 tự phát hoặc cảm ứng, 308-309 dẫn đến các bệnh di truyền ở người, 311-315 transposon và, 365 loại và tác dụng của chất gây đột biến, 309, 310 loại ở sinh vật đa bào, 305 sử dụng để nghiên cứu chức năng gen ,381 Xem thêm Đột biến gen; các loại đột biến cụ thể Các đặc điểm của chủ nghĩa tương sinh, 1177-1178 được xác định, 612, 1170 trao đổi thực phẩm để chăm sóc hoặc vận chuyển, 1178 trao đổi thực phẩm để làm nhà ở hoặc phòng thủ, 1178-1179 trao đổi thực phẩm để vận chuyển hạt giống, 1181-1182 hội chứng thụ phấn, 11801181 Xem thêm Nấm chủ nghĩa tương hỗ; Mycorrhizae Myanthus , 588, 605 Mycelium, 609, 610 Mycobacteria lao , 532 Nhà nghiên cứu nấm học, 611 Mycoplasma capricolum, 359 Bộ gen so sánh Mycoplasma bộ phận sinh dục, 357 bộ gen chức năng, 357 thông tin bộ gen, 361 nghiên cứu bộ gen tối thiểu, 359, 360 Mycoplasma mycoides, 359 Mycoplasma mycoides JCV1syn .1.0., 359, 360 Mycoplasmas, 531-532 Mycorrhizae arbuscular mycorrhizae, 619620, 749 (xem thêm Arbuscular mycorrhizae) mô tả về, 614-615 ectorrhizae, 614, 615, 622 sự mở rộng của hệ thống rễ cây, sự hình thành 748-749, 747, 748 trong tiến hóa thực vật, 574 trong nỗ lực trồng rừng, 626 Myelin, 926 sợi trục có myelin, dẫn truyền điện thế hoạt động, 935 Myliobatis australis, 688 Nhồi máu cơ tim, 1043 gen MyoD, 399 yếu tố phiên mã MyoD, 399 Myofibrils, 987 , 988 Nhịp tim Myogen, 992 Myoglobin liên kết với oxy, 1017 trong các tế bào cơ tập luyện, 996-997 họ gen globin và, 497, 498 trong các sợi co giật chậm, 995 Vòng co bóp Myosin, 216 chức năng của, 94 trong mô cơ, 817 trong co cơ xương, 987 , 988-990, 991 trong co cơ trơn, 993 sợi Myosin tác động của việc rèn luyện sức mạnh, 996 trong co sợi cơ, 987, 988-990, 991 Myosin kinase, 993 Myosin phosphatase, 993 Myostatin, 370 Gen Myostatin, 370 Loạn dưỡng cơ , 314 Myriapod, 632, 667, 669-670, 675 Myrmecocystus mexicanus, 1183 Mysis diluviana, 1228 Mytilus calif ornianus, 1194 Myxamoebas, 561 Myxomyosin, 560 Myxozoans, 646 N NADH-Q reductase, 172 Naegleria , 558 Chuột chũi trần trụi, 1115-1116 Nanaloricus mysticus, 665 Nanoarchaeota, 535, 537 Gen Nanos, 402, 403 Nanos protein, 402, 403 Narcis, 603 Biểu mô mũi, 949, 950 Tuyến muối ở mũi, 1073 Liên đoàn động vật hoang dã quốc gia, 1244 Các mỏ khí tự nhiên, 565 Lịch sử tự nhiên , 18 Chức năng của tế bào diệt tự nhiên, 858 trong cơ chế phòng vệ bẩm sinh, 861 thụ thể nhận dạng mẫu, 860 Hội đồng bảo vệ tài nguyên thiên nhiên, 17 loại chọn lọc tự nhiên, 433 Lý thuyết của Darwin, 6 hành động trực tiếp lên kiểu hình, 438 thế hệ kiểu hình mới , 433 nguồn gốc của khái niệm, 428-430 tác động có thể có đối với quần thể, 439-440 Naupilus, 640 Nautilus, 664 Nautiluses, 662, 664 Điều hướng, 1109-1110, 1111 Người Neanderthal, 7, 367, 434, 703, 704 Vùng Cận Cực , 1142 Nebela Collaris, 560 Cổ, sự tiến hóa ở hươu cao cổ, 416-417 Hoại tử, 225 Mật hoa, 599, 1180 "Hành lang mật hoa" 1137 "Kẻ trộm mật hoa" 1180 Phản hồi tiêu cực trong hệ thống sinh lý, 816 điều hòa bài tiết hormone, 844-845 Trọng lực âm, 765 Điều hòa tiêu cực được xác định, 329 của operon E. coli lac, 330332, 333 ở sinh vật nhân chuẩn, 333 trong chu kỳ sinh sản của virus, 340 Chọn lọc tiêu cực, 863 , 872,876 Virus RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tiêu cực, 543, 544 Neher, E., 929 Đặc điểm giải phẫu của tuyến trùng, 652 mô tả, 666 thông tin về bộ gen, 361, 362, 363 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 nấm săn

mồi, 612, 613 loài chưa được mô tả, 675 xác định âm hộ, 396, 397, 398 Xem thêm Caenorhabditis elegans Nemerteans, 658, 659 Nemoria arizonaria, 421, 422 Nemtaocysts, 645, 646 Neognaths, 694-695

Chỉ số 1-41 Neopterans, 672-673 Neoteny, 692, 704 Vùng Neotropical, 2242 Nephridiopore, 1075, 1076 Nephron sản xuất nước tiểu đậm đặc ở động vật có vú, 1082-1084 cấu trúc và chức năng ở động vật có xương sống, 1077, cấu trúc 1078-1079 ở động vật có vú, 1080 , 1081-1082 Nephroselmis, 102 Nephrostome, 1075, 1076 cỏ Neptune, 603 phương trình Nernst, 929, 930 Neruoptera, 672 Tế bào thần kinh. Xem Tế bào thần kinh Dây thần kinh, 659-660, 683 Điếc thần kinh, 956 Khí thần kinh, 157, 940 Lưới thần kinh, 637, 940-941 Dây thần kinh, 968 Sự khởi đầu phát triển hệ thần kinh ở động vật lưỡng cư, 912-913 thần kinh, 915-916 Các loại tế bào hệ thần kinh , 925-927 tín hiệu hóa học, 835, 836 tín hiệu điện, 927-936 (xem thêm Điện thế hoạt động) ảnh hưởng của nồng độ canxi trong máu lên, 847 chất xám và chất trắng, 941 tương tác với hệ nội tiết, 842-845 mạng lưới thần kinh, 940-943 chất dẫn truyền thần kinh, ức chế quá mức 936-940, 924, 939, 943 khớp thần kinh, 936-940 loại và chức năng, 637 Xem thêm Hệ thần kinh động vật có vú Mô thần kinh, 819-820 Ký sinh trùng tổ, 1093, 1102, 1117 Năng suất sơ cấp ròng (NPP) , 1190, 1208-1210 Tế bào mào thần kinh, 916 Mạng lưới thần kinh Các loại chức năng của tế bào thần kinh trong, 940 xử lý thông tin trong hệ thần kinh của động vật có vú, phạm vi phức tạp 973-978, 940-941 phản xạ cột sống, 941-943 não của động vật có xương sống, 943 Thần kinh tấm, 916 Ống thần kinh, 916, 917, 968 Kinh tế học thần kinh, 141 Nội tiết tố thần kinh được xác định, 836 vùng dưới đồi, 843, 844, 849 Hoạt động của các mối nối thần kinh cơ, 936-938 trong sự co cơ xương, 989, 990 Tế bào thần kinh thay đổi trong khi ngủ, 979 đặc điểm của, 819-820, 925 giao tiếp thông qua chất dẫn truyền thần kinh, 836 thành phần của, 819 điện não đồ, 978 loại chức năng, 940 được tạo ra từ nguyên bào sợi, 336, 337, 338 tạo và truyền tín hiệu điện, 927-936 (xem thêm Điện thế hoạt động) đo lường trạng thái nghỉ tiềm năng, 928 mạng lưới thần kinh, số lượng 940-943 trong não người, 943 cấu trúc và chức năng, 925-926 tổng hợp đầu vào khớp thần kinh của tế bào sau khớp thần kinh, 938 khớp thần kinh và chất dẫn truyền thần kinh, 936-940 hình thái khác nhau của, 925 Neurospora, 282-283 Neurospora crassa, 624, 626 Chất độc thần kinh, 500 Chất chủ vận và chất đối kháng thụ thể dẫn truyền thần kinh, 940 chất hướng ion và chất chuyển hóa, 938-939 nhiều loại cho mỗi chất dẫn truyền thần kinh, 940 N eurotr ansmitter của hệ thần kinh tự trị, 975 loại bỏ khỏi khớp thần kinh, 940 chức năng của, 836, 926 nhiều loại thụ thể cho mỗi chất dẫn truyền thần kinh, 940 tại các điểm nối thần kinh cơ, 936-938 giải phóng từ màng trước synap, 936, 937 phản ứng của màng sau synap với, 936-938 loại và tính chất của, 939-940 Thần kinh ở động vật lưỡng cư, 915 -916 sự phân chia cơ thể trong quá trình, 916-918 Sự tích lũy các alen trung tính trong quần thể, 441 sự trôi dạt di truyền, 434 sự tích lũy các đột biến trung tính trong quần thể, 441 sự cố định bằng sự trôi dạt di truyền, 492 Lý thuyết trung tính, về tiến hóa phân tử, 492 neutron được xác định, 22 đồng vị và, 22- 24 số khối và 22 bạch cầu trung tính, 858, 862 "Mới" bệnh tật,501 New Orleans (LA), 1223-1224 Khỉ Tân Thế giới, 701, 702 khỉ opossum Tân Thế giới, 697, 698, 699 New Zealand, 1144-1145 Trẻ sơ sinh. Xem Trẻ sơ sinh "Mới hiếm" loài, 1231 Nexin, 97 yếu tố phiên mã NF-kB, 860 Niacin, 1053 Niche, 1184 Niken, 741, 742, 743 Nicotinamide, 70 Nicotinamide adenine dinucleotide (NAD+/NADH) trong lên men rượu, 1 77, 178 điều hòa dị lập thể của citric chu trình axit, 182 trong các phản ứng có xúc tác, 156 trong chu trình axit citric, 170, 171 trong quá trình dị hóa glucose, 169 trong quá trình đường phân, 169, 170 tính không thấm của màng ty thể, 178-179 trong các phản ứng oxy hóa-khử, 167-168 trong pyruvate quá trình oxy hóa, 170 trong chuỗi hô hấp, 172, 173 Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP+) trong chu trình Calvin, 194, 196 trong quá trình quang hợp, 188, 191, 192 Nicotine, 803, 804 Thụ thể Nicotinic ACh, 940 Quáng gà, 58, 1053 Sự giải phóng melatonin kéo dài trong đêm và 851 tín hiệu quang chu kỳ khi ra hoa, 788 Tầm nhìn ban đêm, 962 "9 + 2" Mảng, 96, 97 Nirenberg, Marshall W., 288 Nitrate là chất nhận điện tử trong chất khử nitơ, 539 trong chu trình nitơ toàn cầu, 750, 751 tác động đến chu trình asen, 1221 phân bón vô cơ và, 747 quá trình lọc trong đất, 746 phân bón hữu cơ và, 746 sản xuất bằng quá trình nitrat hóa, 539 chất vận chuyển Nitrat, 744 Axit Nitric, trong kết tủa axit, 1219-1220 Phản ứng quá mẫn cảm với oxit Nitric (NO) ở thực vật và, 800-801 là chất dẫn truyền thần kinh, 940 trong cương cứng dương vật, 890, 891 ở thực vật phản ứng với mầm bệnh, 799 là chất truyền tin thứ hai, 135-136 Quá trình nitrat hóa, 750, 751 Chất nitrat hóa trong chu trình nitơ toàn cầu, 750, 751 quá trình oxy hóa amoniac bằng, 539 Nitrite trong chu trình nitơ toàn cầu, 751 là chất gây đột biến, 310 sản xuất bởi quá trình nitrat hóa , 539 Nitrobacter, 539 Nitơ trong khí quyển, 1211 khả năng liên kết

cộng hóa trị, 27 độ âm điện, 28 nitơ nặng trong thí nghiệm Meselson-Stahl, 268, 269, 270 quy tắc octet cho sự hình thành phân tử, 25 trong dinh dưỡng thực vật, 741 nguồn cho nấm, 611 Nitơ-14, 507 Chu trình nitơ toàn cầu, 750-751, 1218-1219 sinh vật nhân sơ và, 539 Sự lắng đọng nitơ, 1219 Nitơ dioxit, 1219 Các dạng bài tiết nitơ của chất thải nitơ được bài tiết, 1074-1075 ở động vật không xương sống, 1075-1077 Xem thêm Bài bài tiết hệ thống Phân đạm chi phí năng lượng, 740, 750 chi phí môi trường, 740 Xem thêm Phân bón hóa học Cố định nitơ bằng các dị thể của vi khuẩn lam, 532, 533 bởi con người, 1218-1219 tác động của carbon dioxide trong khí quyển lên, 1221-1223 bởi vi khuẩn đất , 749-750 Chất cố định đạm Tiến hóa cộng sinh với cây họ đậu, 521 hình thành nốt sần ở rễ, 747-748 cố định đạm bằng, 539, 749-750 Dòng chảy nitơ, 740, 1207, 1219 Hiệu suất sử dụng nitơ, 740, 753 Nitrogenase, 750 Chất thải nitơ các dạng được bài tiết bởi động vật, 1074-1075 Xem thêm Hệ thống bài tiết Nitrosamines, 310 Nitrosococcus , 539 Nitrosomonas , 539 Axit nitơ, 309 Oxit nitơ là khí nhà kính, 1212 mức tăng trong khí quyển do hoạt động của con người, 1219 NO.Xem Nitric oxit NO synthase, 136 Noctiluca, 549 yếu tố Nod, 747 gen Nod, 747 tế bào Nodal, 902, 914-915, 921 Nút, của phôi động vật có vú, 902, 914-915, 921 Nút của cây phát sinh gen, 450 của thực vật , 709 Nút Ranvier, 935 Mô phân sinh nốt, 747, 748 Noggin, 916 Noller, Harry, 296 Cặp song sinh không giống hệt nhau, 907 Loài không phải bản địa xâm lấn, 1235-1236 quy định việc nhập khẩu thực vật không phải bản địa, 1241 rủi ro của việc du nhập có chủ ý , 1228, 1245 Xem thêm Các loài du nhập; Loài xâm lấn Giấc ngủ Non-REM, 978-979

1-42 Chỉ mục Trình tự DNA không mã hóa ở gen sinh vật nhân chuẩn, 290-291, 361 thông tin về bộ gen và 356 ý nghĩa trong bộ gen, 494-496 Chất ức chế không cạnh tranh, của enzyme, 158, 159 Tương tác không cộng hóa trị, trong liên kết với protein, 50 Vận chuyển điện tử không tuần hoàn, 191 -192 N ondisj chú ý đến sự sắp xếp nhiễm sắc thể giới tính bất thường, 250 trong sự hình thành các dị đa bội, 225, 226 là đột biến, 309 sản xuất tế bào lệch bội và, 222, 224 Liên kết cộng hóa trị không phân cực, 28 Chất không phân cực, ảnh hưởng đến cấu trúc protein, 50 Giao phối không ngẫu nhiên , 434-436 Vô ngã, phân biệt với tự ngã, 243, 863, 874 Đột biến vô nghĩa, 306, 307 Sản sinh nhiệt không run, 827-828 Phòng vệ không đặc hiệu. Xem Khả năng miễn dịch bẩm sinh Sự thay thế không đồng nghĩa, 491, 492-494 Thực vật trên cạn không có mạch được xác định, 573 đặc điểm phân biệt, 575 rêu sừng, 578-579 rêu tản, 577 thành viên và đặc điểm phân biệt, 574 rêu, 577-578 thế hệ bào tử và thể giao tử, 575-577 Noradrenaline. Xem các tế bào thần kinh Norepinephrine Noradrenergic, 974, 975 Norepinephrine (noradrenaline) tác dụng của, 842, 850 trong hệ thần kinh tự chủ, 975 trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 tác dụng lên nhịp tim, 1034 tác dụng lên cơ ruột, 993 nguồn nội tiết, 849 như một nguồn chất dẫn truyền thần kinh, 940 Trôi dạt Bắc Đại Tây Dương, 1125 Trôi dạt Bắc Thái Bình Dương, 1125 Biểu mô mũi, 949, 950 khứu giác, 949-950 Cơ quan mũi họng, 950-951 Nostoc, 749 Nostoc punctiforme, 533 Nothofagus , 1129, 1130, 1143 Notochord trong dây âm, 68 3 -684 sự phát triển ở động vật lưỡng cư, 915-916 tín hiệu từ lưng-bụng trong quá trình hình thành cơ quan, 917 mối quan hệ tiến hóa giữa các loài hợp âm và, 455 ở động vật có vỏ và hình mác, 684 Notoryctemorphia, 698 Notropis, 472 Nottebohm, Fernando, 1101 Noturus, 472 Bom hạt nhân, 310 Vỏ bọc hạt nhân sự phân hủy trong giảm phân I, 220 sự phân hủy trong quá trình nguyên phân, 214 trong quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn, 551 sự hình thành trong kỳ cuối, 216 chức năng, 85 nguồn gốc, 101-102 trình tự gen hạt nhân, phân tích phát sinh chủng loại và, 456 lamina hạt nhân, 85, 88 Tín hiệu định vị hạt nhân (NLS), 299, 300 Lỗ hạt nhân, 85, 88, 293 Lò phản ứng hạt nhân, 310 Thí nghiệm chuyển hạt nhân, 406-407 Hạt nhân, 1058, 1062 Lai axit nucleic, 290291, 321, 398 Chuyển đổi đồng hóa axit nucleic và, 179 , 180 sự phát triển, 63, 64 tiến hóa phân tử, 486 thành phần monome, 40 trong nguồn gốc sự sống, 3 tỷ lệ trong cơ thể sống, 41 trong tế bào nguyên mẫu, 74 cấu trúc và chức năng, 63-67 loại, 63 Xem thêm Axit deoxyribonucleic; Axit ribonucleic Nucleoid, 82 Nucleolus, 85, 87 Nucleosides, 63 Nucleosome, 212, 213 Base Nucleotide Quy tắc Chargaff, 264, 265, 266 trong cấu trúc DNA, 264-267 tiếp xúc trong các rãnh của DNA, 266, 267 được hình thành trong các thí nghiệm tổng hợp prebiotic, 70 đột biến cảm ứng, 309 đột biến điểm, 306-307 đột biến tự phát, 308-309 trình tự Nucleotide, mối quan hệ tiến hóa ở sinh vật nhân sơ và, 528-529 xác định các thay đổi tiến hóa trong, 486 phân tích phát sinh gen và, 456 đột biến điểm,306-307 Sự thay thế nucleotide trong tiến hóa gen, 486 sự thay thế đồng nghĩa và không đồng nghĩa, 491, 492-494 sử dụng các mô hình để tính toán sự phân kỳ tiến hóa, 487-489 các thành phần Nucleotide của, 63 trong sao chép DNA, 268-269, 270 thông tin di truyền và, 5 , 6 chức năng khác của, 66-67

liên kết phosphodiester, 63, 64 Nhân (nguyên tử), 22 Nhân (tế bào) ở tế bào động vật, 86 ở lông mao, 554, 555, 562 được xác định, 81 ở tế bào nhân chuẩn, 85, 88 chuyển động của mRNA trưởng thành, 293 trong tế bào thực vật, 87 chuyển vị của gen cơ quan thành, 366 Hạt nhân (nhóm tế bào thần kinh), 969-970 Nudibranchs, 662, 664, 1174 Giả thuyết Null, 13 Thiếu hụt chất dinh dưỡng, 1053, 1054 Xem thêm Các bệnh thiếu hụt Chất dinh dưỡng làm cơ sở cho quá trình sinh tổng hợp tế bào, 10 chu trình trong các hệ sinh thái, 1208, 1214-1223 tầm quan trọng của virus đối với chu trình dinh dưỡng, 546 là nguồn năng lượng, 10 Xem thêm Dinh dưỡng động vật; Chất dinh dưỡng đa lượng; Vi chất dinh dưỡng; Chất dinh dưỡng khoáng; Dinh dưỡng thực vật Các loại dinh dưỡng của sinh vật nhân sơ, 537-538 Nymphaea, 597 Nymphalis antiopa, 1130 o Nhóm máu O, 243 gen Ob, 1067, 1068 Obelia, 648 Béo phì, 1048, 1050-1051, 1068 quét SNP ở người, 368 vụ dịch gần đây ở , 165 là yếu tố nguy cơ gây xơ vữa động mạch, 1043 đột biến gen đơn ảnh hưởng đến, 1067, 1068 protein UCP1 và, 165, 182 Sinh vật hiếu khí/kỵ khí bắt buộc, 536, 537 Ký sinh trùng bắt buộc, 553-554, 611 Oblimersen, 382 "Quan sát" học tập, 982 Quan sát, trong khoa học, 11-12 dao cạo Occam, 454 Thùy chẩm, 973 Dòng hải lưu, 1124-1125 Axit hóa đại dương, 647, 1217 phân bố sinh khối, 1191-1192 tầm quan trọng của virus đối với hệ sinh thái đại dương, 546 sắt trong trầm tích, 1221 quần xã sinh vật biển, độ thẩm thấu 1139-1140, 1073 vận chuyển các nguyên tố qua các ngăn của hệ sinh thái, 1214 hấp thu và giải phóng carbon dioxide, 1217 vùng nước trồi, 1214 Xem thêm Mực nước biển Màu son biển, 1194 Quy tắc Octet, 25 Octopus macropus, 664 Bạch tuộc, 662, 664, 959 Động vật có vú có móng lẻ, 698 Odonata, 672 Cơ quan thụ cảm mùi, 138 Chất tạo mùi, 138, 949, 950 Các trường tiếp nhận ngoài trung tâm, 975 Tràn dầu, 569 xử lý sinh học, 373 Dầu, 56-57 Okamoto, Noriko , 102 mảnh Okazaki, 273 Olcese, James, 895 loài khỉ Cựu Thế giới, 701, 702 Hẻm núi Olduvai, 703 Mô tả khứu giác, 949-950 truyền tín hiệu vào, 137-138 Bóng khứu giác, 949-950 Lông mao khứu giác, 949 Tín hiệu khứu giác, trong lựa chọn bạn tình, 705 tế bào thần kinh thụ thể khứu giác (ORN), 949-950 protein thụ thể khứu giác, 949-950 Oligochaetes, 661 tế bào Oligodendrocytes, 926 đoạn mồi Oligonucleotide, 380 đầu dò Oligonucleotide, 321 Oligonucleotide, 63, 353, 383 động vật ăn cỏ Oligophagous, 1175, 1176 Oligosaccharide như kháng nguyên trên tế bào hồng cầu, 243 được xác định, 51 trong glycoprotein, 109 liên kết glycosid, 53 Omasum, 1064 Ommatidia, 958 Động vật ăn tạp được xác định, 1054 chiến lược cho ăn, 638 trong lưới thức ăn, 1190, 1191 răng, 1055 Trường tiếp nhận trung tâm, 975 Bật Nguồn gốc các loài (Darwin), 6, 428, 429, 430, 454, 1122, 1171-1172, 1183 Onager, 1144 Protein gây ung thư,228 Gen gây ung thư gây bệnh bạch cầu tủy xương mãn tính, 304 methyl hóa DNA và, 344 tăng đột biến chức năng ức chế khối u và, 306 đột biến soma và ung thư, 314 Oncorhynchus clarkii lewisi, 1228 Oncorhynchus mykiss, 1140 Oncorhynchus nerka, 1228 Giả thuyết một gen, một enzyme , 282-283, 284 Mối quan hệ một gen, một polypeptide, 283-284 "Con ruồi một giờ" 1152 Onychophorans, 632, 667, 668 Onymacris unguicularis, 1132 Tế bào trứng trong quá trình sinh sản ở người, 893, 894 trong quá trình tạo trứng, 883, 884

Chỉ số 1-43 Oogen, 883 , 884 Oogonia, 883, 884, 908 Bọ cánh cứng Oogpister, 1174 Oomycetes, 556, 557 Ootid, 883 , 884 Hệ thống tuần hoàn mở, 1026, 1027 Khung đọc mở, 355-356 Điều hòa hoạt động, 1094 Người vận hành, 330 Khoang nắp mang, 1010 Nắp mang, 1009-1010 Nắp mang, 687 Mô tả toán tử, 330, 331 điều hòa âm và dương của, 330-332, 333 Ophioglossum reticulatum, 218 Ophiopholis aculeata, 682 Ophrys apifera, 476 Ophrys Insectifera, 1 181 người phản đối, 559, 609 Thuốc phiện, 604 Tôm Opossum, 1228 Opossums, 697, 698 , 699, 1173, 1190 "Tiến hóa cơ hội" 753 Chi phí cơ hội, trong hành vi của động vật, 1103 Opsins, 460, 957, 958 Giao thoa quang học, 977-978 Dây thần kinh thị giác, 962, 963, 977-978 Túi quang học, 396 Đồng phân quang học, 41, 43, 52 Lý thuyết tìm kiếm tối ưu, 11041105, 1106 Optix gen, 1175 Thuốc tránh thai nội tiết tố đường uống, 896, 898 Bên miệng, 680 Định hướng cơ thể bằng miệng, 680, 681 Cam thô, 1235 Cây cam, chuyển gen, 401 Đười ươi, 366, 702 Quỹ đạo, 24-25 Orcas, 1153 Hoa lan Darwin và, 588, 605 cách ly cơ học, 476 mycorrhizae và sự nảy mầm của hạt, 615 loài tương hỗ thụ phấn thực vật, 1181 loài thụ phấn, 588, 605 loại hoa, 605 Orcinus orca, 1153 Bộ, 463 kỷ Ordovic, 506-507 , 516, 520 Nhận dạng cơ quan gen, 400-401 Cơ quan Corti, 954, 955, 956 Khái niệm phân cấp sinh học của hệ thống cơ quan, 9 xác định, 820 sự phát triển ở động vật, 915-918 sự phát triển ở người, 920 Phẫu thuật cấy ghép nội tạng, ghép thận, 1085-1086 protein MHC và, 874 Các gen cơ quan, 252-253 bào quan được xác định, 81 hệ thống nội màng, 88-91 nguồn gốc nội cộng sinh trong tế bào nhân chuẩn, 550, 551-552 trong chuyển hóa năng lượng, 91-93

phương pháp nghiên cứu và phân tích, 84, 85 nguồn gốc, 101-102 khác các loại, 93-94 chuyển gen vào nhân, 366 Xem thêm các bào quan riêng lẻ Phân hữu cơ, 746-747 Cây sinh vật, 529-530 Tổ chức, 911-913 Sự hình thành cơ quan trong quá trình phát triển của động vật, 915-918 trong sự phát triển của con người, 920 Phốt phát hữu cơ, 387 Khái niệm phân cấp sinh học của các cơ quan, 9 sự phát triển ở động vật, 915-918 sự phát triển ở người, 920 sự bất đối xứng trái phải, 902, 914-915, 921 tổ chức trong hệ thống, 820 trong hệ thống sinh lý, 817 thành phần mô của, 820 Cực khoái, 891 Orgyia antiqua , 1157 ori. Xem Nguồn gốc sao chép Vùng phương Đông, 1142 Nguồn gốc tiến hóa hóa học của sự sống, 3 giả thuyết ngoài trái đất, 69 tầm quan trọng của nước đối với, 68-69 thí nghiệm tổng hợp prebiotic, 69-71 thí nghiệm tế bào nguyên sinh, 73-74 đặc tính xúc tác của RNA và, 71 -72, 73 Khái niệm thế hệ tự phát, dòng thời gian 67-68, 74 Nguồn gốc sao chép (ori), 206, 269, 271 Ornithorhynchus anatinus, 697 Orotidine monophosphate decarboxylase, 154 Orthologs, 499-500 Orthonectids, 632, 648 Orthopterans, 672, 674 Oryx gazella, 1132 Nước bọt Oryza, 361, 362, 605 Xem thêm Rice Osculum, 633 Osmoconformers, 1072-1073 Osmolarity, 1072 Osmoreceptors, của thận, 1088 Osmoregulators, 1072, 1073 Hiệu ứng thẩm thấu lên thể tích tế bào,1072 chuyển động của nước vào xylem rễ, 730 độ thẩm thấu và, 1072 thế năng nước và, 727 Áp suất thẩm thấu của máu trong giường mao mạch, 1041 Osprey, 1140 Ossicles, 954, 955, 956 Ossification, 1001 Viêm xương khớp, 410 Nguyên bào xương, 847, 1000 Tế bào hủy xương , 847, 1000 Tế bào xương, 1000 Loãng xương, 1000-1001 Ostia, 1026 Ostracods, 670 Ostrander, Elaine, 352 Đà điểu, 694, 695, 696 Otoliths, 956, 957 Rái cá, 700 Ottoia, 517 Dãy núi Ouachita, 472 Tai ngoài, 954 bên ngoài màng, của sinh vật nhân sơ, 83 Nhóm ngoài, 453 Sự thụ tinh của trứng ở động vật, 884-887 (xem thêm Tương tác tinh trùng-trứng) sản xuất ở động vật, 882-883, 884 Xem thêm Trứng Cửa sổ hình bầu dục, 954, 955 Chu kỳ buồng trứng được xác định, 892 mô tả về , 893, 894 điều hòa nội tiết tố, 894-895 Nội tiết tố buồng trứng (ở động vật), 842 sản xuất trứng, 882-883, 884 cấu trúc và chức năng ở người, 892, 893, 894 Buồng trứng (ở thực vật) thực vật hạt kín, 597, 600 phát triển thành quả, 784 tiến hóa ở hoa, 598 cây có hạt, 591 Thành bầu nhụy, ở thực vật hạt kín, 784 Giả thuyết về ưu thế vượt trội, dị hợp tử, 245 Thu hoạch quá mức các loài cá, 16-17, 1163-1164, 1235 loài tuyệt chủng và, 12341235 Tăng trưởng quá mức, 583 Ống dẫn trứng mang thai ngoài tử cung, 906 ở người, 892, 893 Buồng trứng, 889 Buồng trứng, 889 Rụng trứng, ở người, 892, 893, 894, 895-896 Noãn ở thực vật hạt kín, 597, 600, 601 ở cây lá kim, 594, 595 ở thực vật có hạt , 590, 591, 592 Oxaloacetate, 170, 171, 180, 198, 199 Oxy hóa beta-oxy hóa, 179-180 được xác định, 167 glucose, 166-169 pyruvate, 170, 171 Phản ứng oxy hóa-khử coenzym NAD+ in, 167- 168 quá trình oxy hóa glucose, 166-169 trong quá trình đường phân, 170 tầm quan trọng của enzyme, 155 trong quá trình quang hợp, 187 chuyển electron trong quá trình, 167 Cơ oxy hóa, 995 Quá trình phosphoryl hóa oxy hóa, 171-176 Hệ thống oxy hóa, trong cơ xương, 997 Oxycomanthus bennetti, 682 Oxy là chất oxy hóa, 167 số nguyên tử, 22 liên kết với hemoglobin, 10161017 liên kết với myoglobin, 1017 vận chuyển máu, 1016-1018 phản ứng hóa học với propan, 31 khả năng liên kết cộng hóa trị, 27 khuếch tán trong nước, 1007 trong khí quyển sớm, 69 tác dụng của độ cao, độ âm điện 1007-1008, 28 yếu tố ảnh hưởng đến ái lực của hemoglobin, 1017-1018 ức chế nitơase, 750 đồng vị, 21 số khối, 22 trong quang hô hấp, sản xuất 197-198 trong quá trình quang hợp, 186-187 Xem thêm Oxy khí quyển Quang hợp oxy, 186-188 Xem thêm Quang hợp Hoạt động của oxytocin của, 842, 843 hành vi liên kết ở chuột đồng và, 125 trong quá trình chuyển dạ và sinh nở, 896, 897 giai đoạn nhạy cảm trong nhận biết con cái và 1099 thụ thể Oxytocin, 125, 129 Hàu, 662, 887 Ozark madtom, 472 cá tuế Ozark, 472 dãy núi Ozark, 472 tầng Ozone, 5, 311, 1211-1212 P P quỹ đạo, vòng 24 P, 83 gen p21, 399 p21 protein, 210-211, 399 gen p53, 314 p53 protein, 349 yếu tố phiên mã p53, 228 "P 68o,r diệp lục, 191, 192 "P70o" diệp lục, 191, 192 Paabo, Svante, 367 Pace, Norman, 357-358 Tế bào tạo nhịp hệ thống thần kinh tự trị và,975 trong điều hòa huyết áp, 1044 trong co cơ tim, 991-992, 1032-1034, 1035 bọt biển thùng Thái Bình Dương, 643 thủy tùng Thái Bình Dương, 604 tiểu thể Pacinian, 952 Paclitaxel, 228, 229 gen PAH, 311 Paine, Robert, 1194 Liên kết cặp , 843 Cặp gen quy định, 403, 404 So sánh trình tự theo cặp, 487

1-44 Chỉ số Palaeognaths, 694 Vùng Palearctic, 2242 Vườn quốc gia Palenque, 1162 Xác định niên đại Cổ sinh từ, 508 Cổ sinh vật học xác định niên đại hóa thạch và đá, 506-508 phân tích phát sinh chủng loại và, 455 Xem thêm Bản ghi hóa thạch Thời đại Cổ sinh, 506-507, 579 Trình tự DNA Palindromic, 374 Palisade mesophyll, 720, 722 Palmitic acid, 57, 1051 Palms, 603 , 723 Miễn dịch kích hoạt PAMP (PTI), 799-800 Pampas, 1131 PAMPs, 799 Pan troglodytes, 702 Điều hòa đường huyết tuyến tụy, 848-849 kiểm soát nội tiết

tố , 1065 hormone được sản xuất bởi, 842 ở người, 1058 procarboxypeptidase A của tế bào ngoại tiết, 333 vai trò trong tiêu hóa, 1062 tiết insulin, 1066 Amylase tụy, 1062 Ống tụy, 1061, 1062 Viêm tụy, 1062 Cây dứa dại, 718 Đại dịch, 427 Pandion haliaetus , 1140 Pandorina, 140, 141 Pangaea, 520, 521, 1143 Tê tê, 698 cá mú Panther, 688 Panthera leo, 1183 Panther a tigris, 1172, 1235 Panthera tigris tigris, 1136 Panting, 829 Pantothenic acid, 70, 1053 Xem thêm Vitamin B6 Ong giấy, 674 Papillomavirus, 341 Papio, 1135 Parabasalids, 558 Parabronchi, 1011, 1012 Tín hiệu Paracrine, 126, 835 Paradisaea Minor, 480 Paragordius tricuspidatus, 667 Tiến hóa song song, 423-424 Thay thế song song, 488 Paralogs, 499-500 Tê liệt, 970 trong giấc ngủ REM, 979 Ngộ độc động vật có vỏ gây tê liệt, 549 Paramecium, 554, 555, 562 Axit Paraaminohippuric (PAH), 1079 Paranthropus aethiopicus, 703 Paranthropus boisei, 703, 1056 Paranthropus Robustus, 703 Nhóm cận ngành, 463 Parapodia, 660 Tương tác ký sinh trùng-vật chủ, gây bệnh, 1176-1177 Ký sinh trùng ampicomplexans, 563 chlamydias, 533, 534 vòng đời phức tạp, 563, 564 được xác định, 637 chiến lược kiếm ăn, 638-639 giun dẹp, 657 nấm, 611-612 kinetoplastids, 559 vòng đời, 640, 642 sốt rét và, 563, 564 myxozoans, 646 nanoarchaeota, 537 tuyến trùng, 666 orthonectids, 648 nấm ký sinh, 611-612, 617 Cây ký sinh tiến hóa , 674 ong ký sinh trong cạnh tranh gián tiếp, 1184 trong môi trường nuôi cấy khoai lang-ngô, 1203 "Hiệu ứng dù che," 510 Tác dụng phân chia phó giao cảm lên nhịp tim, 1034 ảnh hưởng đến cơ trơn, 993 cấu trúc và chức năng, 974-975 Parathormone, 848 Tuyến cận giáp, 842, 847-848 Hormon tuyến cận giáp (PTH), 842, 847-848 Nhu mô, 713, 730 Đá mẹ , 745 Chăm sóc cha mẹ, ở ếch, 678 Thế hệ cha mẹ (P), 234 Nhận biết cha mẹ-con cái, 1099 Tế bào đỉnh, 1060, 1061 Thùy đỉnh, 972-973 Bệnh Parkinson, 323-324 Parmotrema, 613 Tuyến nước bọt mang tai , 1058 Nguyên tắc phân tích, 454, 11441145 Parthenocarpy, 766 Sinh sản đơn tính, 881-882 Độ dốc áp suất một phần, tối đa hóa trong trao đổi khí hô hấp, 1009 Áp suất riêng phần của carbon dioxide trong máu vận chuyển carbon dioxide và, 1018 điều hòa nhịp thở, 10201021 trao đổi khí hô hấp và, 1008 Áp suất riêng phần của độ cao oxy và 1008 sự liên kết của oxy với huyết sắc tố và,1016-1017 liên kết oxy với myoglobin và, 1017 phát hiện nồng độ trong máu của động mạch chủ và động mạch cảnh, 1021-1022 khuếch tán oxy và, 1006 trao đổi khí ở chim và, 1012 trao đổi khí trong mang cá và, 1010 trong phổi với thông gió thủy triều , 1013 Áp suất riêng phần của khí, 1006 Di truyền hạt, 233-234, 236 Chim bồ câu chở khách, 1230 Chim sẻ, 696 Passiflora, 2, 2, 603, 1174, 1175, 1176 Passionflower, 2, 603, 1174, 1175, 1176 Thụ động vận chuyển (khuếch tán), 113-117 Xem thêm Khuếch tán; Khuếch tán được tạo điều kiện Pasteur, Louis, 68, 259 Kẹp vá, 929, 931 Bằng sáng chế, 373 mẫu phân tử liên quan đến mầm bệnh (PAMPs), 799, 860, 861 gen liên quan đến mầm bệnh (PR), 799, 800 Nấm gây bệnh, 612 Hệ thống phòng vệ động vật gây bệnh và, 857 vi khuẩn, 357, 541-542 ảnh hưởng đến tăng trưởng dân số, 1159 macroparasite, 1176-1177 microparasite, 1176 tác động tiêu cực dưới dạng xâm lấn, 1236 apoptosis hình thành mô hình, 399-400 phân đoạn cơ thể ở Drosophila melanogaster, 401-405 được xác định, 399 gradient hình thái và thông tin vị trí, 401 gen nhận dạng cơ quan thực vật, 400-401 thụ thể nhận dạng mẫu (PRR), 799, 860 Paucituberculata, 698 Pauling, Linus, 461 Pavlov, Ivan, 838, 982, 1094 gen Pax6, 413, 414 pBR322 plasmid , 377 gen Pdm, 675 Bơ đậu phộng, 624 Lê, 601, 714 Đậu Hà Lan mất đột biến chức năng, 305 thí nghiệm của Mendel, 233-236 làm sinh vật mẫu, 282 Than bùn, 578, 611 Đất than bùn, 578 Pectin, 713 Pectinase, 162 Vây ngực, 686-687, 688 Phả hệ, 240-241 Peforin, 873, 874 Pegea, 684 Vùng xương chậu, 1139-1140 Pelecanus conspicillatus, 412 Pellagra, 1053 Pellicle, 554, 555 Vây chậu, 686-6 87, 688 Gai xương chậu, 424 Xương chậu, 1082 Độ xuyên thấu, 245 Penicillin, 527, 608 Kháng Penicillin, 626 Penicillium, 383, 608, 622, 624, 626 Dương vật ở chim, 888 độ cương cứng, 136, 890-891 vai trò trong thụ tinh bên trong, 887 Đối xứng ngũ tâm , 680, 681 Pentose, 52, 63 PEP carboxylase, 199, 200 Pepsin, 1060, 1061, 1062 Pepsinogen, 1060, 1061 Peptidase, 300, 1058 liên kết Peptide. Xem liên kết peptit Hormon peptit, 836 Liên kết peptit, 43^14, 45, 296, 297 Chất dẫn truyền thần kinh peptit, 936, 940 Peptidoglycan, 527, 528, 551, 552, 571 Peptidyl transferase, 296, 297 Vị trí liên kết peptidyl tRNA, 295, 296 Tốc độ tăng trưởng bình quân đầu người, 1156 Pereira, 1096, 1108 Peramelemorphia, 698 Chim đậu, 696 Pereiopod, 671 Pereira, Andrew, 726 Cây lâu năm, 785 Hoa hoàn hảo, 597, 598, 779, 780 Tưới máu trong phổi người, 1016 gradient áp suất một phần , 1009 Perianth, 597 Màng quanh cầu, 747 Pericycle, 717 Periderm, 712, 722 Peridinium, 554 Chu kỳ, của các chu trình sinh học, 774 Bảng tuần hoàn, 22, 23 Protein màng ngoại vi, 106, 107, 108 Dây thần kinh ngoại biên, 968 Hệ thần kinh ngoại biên (PNS) phần hướng tâm và ly tâm, 968 thành phần thân não, 969 thành phần của, 941 khoang ngoại chất, 528 Perissodactyla, 698 Perissodus microlepis, 441-442 Nhu động, 1059-1060 Peritoneum, 635, 1059

Mao mạch quanh ống, 1078, 1080, 1 082,1084 Cây dừa cạn, 604 Lớp băng vĩnh cửu, 1128 Mức oxy trong khí quyển thời kỳ Permi, 512-513, 522 những thay đổi trên Trái đất và các sự kiện lớn trong cuộc sống, 506-507 đặc điểm của sự sống trong thời kỳ, 518, 520-521 loài nấm, 611 loài côn trùng khổng lồ, 505 loài thực vật hạt trần trong, 593 sự tuyệt chủng hàng loạt, 522 thực vật có mạch trong, 580 hoạt động của núi lửa trong, 511 Thiếu máu ác tính, 1053, 1054 Peroxidase, 443 Peroxit, 93 rối loạn Peroxisome, 93 Peroxisome trong tế bào động vật, 86

Chỉ số 1-45 chuyển đổi peroxide thành nước, 176 trong quang hô hấp, 197, 198 trong tế bào thực vật, 87 cấu trúc và chức năng, 93 Bộ gen cá nhân, 368 Tính cách, thùy trán và, 971-972 Cánh hoa, 591, 597 Tiền gửi dầu mỏ, 565 , 569 Petroscirtes breviceps, 1174 Nhân bản vật nuôi, 407 Xem thêm Thương mại động vật quốc tế Pfiesteria piscicida, 553 chất đệm pH, khái niệm 35-36, 35 tác dụng lên enzyme, 161 tác dụng lên cấu trúc protein, 50 tạo ra độ pH thấp trong dạ dày, 1060- 1061 pH đất tối ưu cho cây trồng, 746 điều hòa bởi thận, 1084-1085 Xem thêm pH máu Phaeolus schweinitzii, 1202 Liệu pháp phage, 545-546 Phagocytes defensins, 859 chức năng, 90, 858 trong viêm, 861 trong cơ chế phòng vệ bẩm sinh, 860- 861 loại, 858 Phagocytosis được xác định, 120, 122 trong quá trình tiến hóa của tế bào nhân chuẩn, 551 lysosome và, 90, 91 Phagosome, 90, 91 Phalanges, 423 Phalaris canariensis, 762, 763, 764 Phallus indusiatus, 2 Phanerozoic eon, 508 Dược phẩm cây thuốc và, 604-605 pharming, 385-386 Xem thêm Thuốc Pharmacogenomics, 368 Pharming, 385-386 Vòm họng, 684 Giỏ họng, 684 Khe họng, 684 Ống họng, 954 Pharynx ở ecdysozoans, 655 ở người, 1013, 1014 r 1059 ở động vật có vỏ và hình mác, 684 Kính hiển vi tương phản pha, 80 Phasmida, 672 Phelloderm, 722 Phenolics, 802 Hành động kiểu hình của chọn lọc tự nhiên, 438 xác định, 431 cấu trúc DNA và, 266 ảnh hưởng của đột biến, 305-306 epistark và , 244 thể lực và, 438 tương tác gen-môi trường và, 245-246 tạo ra kiểu hình mới thông qua chọn lọc, 432-433 gen và, 237 tính trội không hoàn toàn và, 242-243 trong di truyền học Mendel, 236 biến đổi trong điều trị các bệnh di truyền, 322 -323 đa yếu tố, 314-315 đa dạng, 243-244 biến đổi định tính và định lượng, 246 mối quan hệ giữa kiểu gen với, 431 Độ dẻo kiểu hình, 420-422 Xác định giới tính kiểu hình, 850, 851 Biến đổi kiểu hình, biến đổi gen và, 431 Phenyl butyrate, 899 Phenylalanine trong phenylketonuria, cấu trúc 311, 320, 322, 1051, 44 Phenylalanine hydroxylase (PAH), 311, 320, 322 sàng lọc di truyền Phenylketonuria (PKU), 320 mô hình chuột bị loại, 382 đột biến gây ra, 311, 312 pleiotropy in, 243-244 tỷ lệ lưu hành, 312 phương pháp điều trị, 322, 1051 Axit Phenylpyruvic, 311 Pheromone giao tiếp với động vật và, 1110-1111 phát hiện, 950 Philodina, 658 Philodina roseola , 658 Phlebopteris smithii, 518 Phloem trong thực vật hạt kín, 596 dòng chảy số lượng lớn, 728 chức năng của, 579 in lá, 721 ở rễ, 717 thứ cấp, 721, 722, 723 ở chồi, 719 cấu trúc và chức năng, 714-715 chuyển vị trong, 734-738 Phloem sap, 734-738 Phlox cuspidata, 478, 479 Phlox Drummondii , 470-471, 478, 479 Phoenicopterus ruber , 638 Phoenix dactylifera, 603 "Phoenix" virus, 545 Pholidota, 698 Phoronids, 632, 652, 658, 659, 660 Phoronis australis, 660 Phosphatase, 837 chất tẩy gốc photphat, 1221 nhóm photphat của carbohydrate biến đổi hóa học, 55 năng lượng tự do được giải phóng bởi ATP và, 150 ở dạng nucleotide,63 đặc tính của, 40 quá trình phosphoryl hóa protein, 300, 301 Ion photphat điều hòa nội tiết tố photphat trong máu, 848 phân vô cơ, 747 Chất vận chuyển photphat, 744 Phosphatidylcholine, 58 Phosphatidylinositol bisphosphate (PIP2), 134, 135 Liên kết Phosphodiester hình thành trong quá trình sao chép DNA, 269, 270, 273 giữa các nucleotide, 63, 64 Phosphodiesterase (PDE), 137, 961 Phosphoenolpyruvate (PEP), 199 Phosphofructokinase, 182 Phosphoglucose isomerase (PGI), 442-443 3-Phosphoglycerate (3PG), 170, 194, 197, 198 Pho sphoglycerate kinase, 170 Phosphoglycolate, 197, 198 Phospholipase, 134, 135 Phospholipid hai lớp khuếch tán đơn giản, 114 cấu trúc, 57, 58 Xem thêm Màng Phospholipid trong hấp thu chất béo ở ruột non, 1062, 1063 ở màng sinh học, 106-107 béo đặc điểm chuỗi axit, 107 vùng ưa nước và kỵ nước, 106 chất truyền tin thứ hai có nguồn gốc từ lipid, 134-135 cấu trúc và chức năng, 57, 58 Liên kết anhydrit axit photphoric, 150 Phốt pho trong dinh dưỡng động vật, 1052 khả năng liên kết cộng hóa trị, 27 tác động sinh thái của quá trình tích tụ đất và dòng chảy, 1207, 1220-1221 độ âm điện, 28 chu kỳ toàn cầu, 1220-1221 trong dinh dưỡng thực vật, 741 đồng vị phóng xạ trong thí nghiệm Hershey-Chase, 262-263 Phosphorylase kinase, 138 Phosphoryl hóa histone, 344 oxy hóa, 171-176 photpho hóa, 192 -193 protein, 209, 300, 301 có thể đảo ngược, 161 mức cơ chất, 170 Vùng quang điện, 1139, 1140 Quang tự dưỡng, 538 Quang hóa học, 188-189 Quang dị dưỡng, 538 Quang hình, 772 Sự hấp thụ Photon bởi các sắc tố, 188-189 được xác định, 188 Chu kỳ quang như một chỉ báo về sự thay đổi

theo mùa, 1108 sự ra hoa và, 787-788 melatonin và, 851 Quá trình photpho hóa, 192-193 Chức năng của tế bào thụ quang (động vật), 957 ảnh hưởng lên các kênh ion, 947, 948 ở ommatidia, 958 trường tiếp nhận của tế bào hạch và , 963, 975-977 của võng mạc, 959 rhodopsin và phản ứng với ánh sáng, 957-958 tế bào hình que và tế bào hình nón, 960962, 963 Cơ quan cảm quang (thực vật), 759, 771-775 Quang hô hấp, 197-198 Độ nhạy sáng, của sắc tố thị giác , 957-958 Quang hợp, chuyển vị phloem, 734-738 Quang phổ hoạt động quang hợp, 189, 190 oxy trong khí quyển và, 4-5 ở thực vật C3 và C4, 198-200 ở thực vật CAM, 200 chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học, 188- 193 ở vi khuẩn lam, 532, 538 được xác định, 186 ảnh hưởng của việc tăng nồng độ carbon dioxide trong khí quyển đối với, 185, 202 sự tiến hóa ở thực vật, 570-573 trong quá trình tiến hóa của sự sống, 4-5 phương trình tổng quát cho, 186 mức tiêu thụ carbon dioxide toàn cầu, 1217 tác động đến mức oxy trong khí quyển, 511-513 tương tác với các con đường khác, 200-202 tổng quan về các con đường trong, 188 quá trình photpho hóa và tổng hợp ATP, quang hô hấp 192-193 và, hiệu suất quang hợp 197-200, 201-202 nguồn oxy được tạo ra bởi, 186-187 tổng hợp carbohydrate, 193-197 Quang hợp tự dưỡng, 1189-1190 Vi khuẩn quang hợp tác động lên nồng độ oxy trong khí quyển, 511-512 stromatolite, 512,513 Nội cộng sinh quang hợp, 553 Tấm quang hợp, 532 Sắc tố quang hợp ở tảo đỏ, 571, 572 Xem thêm Carotenoid; Chất diệp lục Các sinh vật nguyên sinh quang hợp, 252 Hệ thống ảnh 1, 191, 192, 193 Hệ thống ảnh II, 191-192, 193 Mô tả hệ thống ảnh, 191-192 tổ chức, 190 trong quá trình photpho hóa, 193 Phototropin, 771-772 Quang phổ hoạt động quang hướng, 771, 772 thí nghiệm coleoptile và vai trò của auxin trong 762, 763, 764, 765

1-46 Index Phthiraptera, 672 Phycobilins, 190 Phycocyanin, 571 Phycoerythrin, 571, 572 Phyla, 463 Phyllactinia guttata, 612 PhyloCode, 464 Phylogenic tree khu vực phát sinh loài và, 1143, 1144 lịch sử tiến hóa và, 6-9, 451 cây gen và, 497, 499 cách đọc, 450-451 xác định chọn lọc trung tính, tinh lọc hoặc tích cực trong, 492 sự kiện và lưới chuyển gen bên, 496 phương pháp khả năng tối đa, 456 phương pháp xây dựng, 452-458 nhóm đơn ngành, 463 nguyên tắc phân tích, 454 nguồn dữ liệu cho, 454-456 kiểm tra tính chính xác của, 456, 457- 458 cách sử dụng và các thành phần của, 450, 458- 462 Phylogeny được xác định, 449, 450 lịch sử tiến hóa và, 451 quan điểm tiến hóa khi so sánh các loài, 451-452 khả năng tiến hóa của đặc điểm, 452 đặc điểm tương đồng, 452 phương pháp có khả năng tối đa, 456 nguyên tắc phân tích, 454 mối quan hệ với phân loại sinh học, 462-464 nguồn dữ liệu, 454-456 kiểm tra độ chính xác của, 456, 457-458 sử dụng để tái tạo lại chuỗi protein từ các sinh vật đã tuyệt chủng , 464 Phylogeography, 1143, 1144 Phymateus morbillosus , 2, 674 Physalia Physalis , 646 Đường cong sinh lý sống sót, 1155 Ảnh hưởng của nhiệt độ lên hệ thống sinh lý, 820-821 say nắng ở động vật có vú, 815 duy trì môi trường bên trong, 816 điều hòa cân bằng nội môi, 816 -817 mối quan hệ giữa các tế bào, mô và cơ quan, 817-820 điều hòa nhiệt độ (xem Điều chỉnh nhiệt) Phytoalexin, 799-800 Phytochromes điều khiển nhịp sinh học ở thực vật, 774-775 trình tự định vị hạt nhân và miền protein kinase, 774 trong điều khiển quang chu kỳ của sự ra hoa, 788 đặc tính của, 772-773 kích thích phiên mã gen, 773-774 Phytomers, 709, 719 Phytomining, 812 Phân bố sinh khối thực vật phù du trong các đại dương mở và, 1191-1192 trong Đại Trung sinh, 521 mỏ dầu mỏ và, 569 là nhà sản xuất chính, 563 Phytoremediation , 811, 812 Bướm Pierid, 1106 Chim bồ câu chọn lọc nhân tạo, 6 dẫn đường, 1109 la bàn mặt trời bù thời gian trong, 1111 Biểu mô sắc tố, 959 Sắc tố hấp thụ photon, Phổ hấp thụ 188-189, 189 sắc tố phụ, 190, 571 xác định, 189 quang hóa những thay đổi, 190-191 trong quá trình tiến hóa của thực vật, 574 ở tảo đỏ, 571, 572 ở không bào, 93 sắc tố thị giác, 957-958 Xem thêm Carotenoid; chất diệp lục; Sắc tố da Lợn, túi mật, 919 Pigweed, 1200 cây Pijio, 1136 Pili, 82, 84 Pilobolus, 619 Pilosa, 698 Piloting, 1109 người Pima, 1048 Pinaroloxias inornata, 474 Pincushion protea, 1134 Bọ vỏ cây thông, 1217-1218 Tuyến tùng , 842, 851 Dứa, 604 Quả thông, 594, 595 thích nghi với lửa, 594, 596 vòng đời, 594, 595 bọ cánh cứng thông phá hoại và biến đổi khí hậu, 12171218 ứng phó với biến đổi khí hậu nhanh, 1236 Pinnae, 954 Pinocytosis, 120, 122 Pinus , 592 Pinus contorta, 594, 1201-1202, 1236 Pinus longaeva, 593 Pinus Ponderosa, 443, 1241 Công ty hạt giống Pioneer Hi-Bred, 753 loài Pioneer, 793, 1200, 1201 Piophila casei, 1188 Pisaster ochraceus, 1194 Pisolithus tinctorius, 61 4 Nhụy Hoa, 597,598 Pisum sativum, 282 Xem thêm Các cơ quan của Peas Pit, 946 Cây nắp ấm, 751, 1197 Pith, 718, 719, 720 Pith ray, 719, 722 Pits, trong xylem, 714 Tuyến yên, 842-845 Xem thêm Tuyến yên trước; Gen Pitxl tuyến yên sau, 424 Pivot, 1002 "Tế bào vị trí" 967 Nhau thai khi sinh con, 897 sự phát triển ở động vật có vú, 906, 907 chức năng của, 697, 889, 892 sự hợp nhất của các tế bào ở lớp

ngoài, 545 hormone được sản xuất bởi, 896 nguồn gốc và phát triển, 919 Đặc điểm của động vật có vú trong nhau thai, 697-700 sự phân chia ở , 905-906 màng ngoài phôi, 919 Placodems, 687 Placozoan trong phát sinh loài động vật, 630 bất đối xứng trong, 634 mô tả, 645 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 cấu trúc đơn giản của, 629, 648 Trichoplax, 629 Plaice, 444 Ngựa vằn đồng bằng, 1144 Plan BÂ®, 898 Planaria, 1075 Sinh vật phù du, 515 Công nghệ sinh học thực vật, 386-388, 389 Thành tế bào thực vật, 87 sự mở rộng tế bào do auxin gây ra và, 766-767 trong phát triển thực vật, 710-711 plasmodesmata, 100 sơ cấp và thứ cấp, 710 - 711 phản ứng với sự xâm nhập của mầm bệnh, 798 cấu trúc và chức năng, 99-100 tế bào thực vật bị apoptosis, 226 sự mở rộng do auxin gây ra và, 766-767 làm cứng lạnh và, 810 giao tiếp thông qua plasmodesmata, 139, 140 cytokinesis, 216-217, 710 mở rộng , 710 tinh thể băng và, 810 phương pháp biến đổi, 376, 377 trung tâm tổ chức vi ống, 212 thẩm thấu, cấu trúc 114-115, 87 tính toàn năng và nhân bản, áp suất trương 405-406, 114-115, 727 không bào, 93 Xem thêm Tế bào nhân thực Thực vật phòng vệ hóa học artemisinin, 797, 812 cấu thành, 798 lignin, 798 cây tự bảo vệ khỏi, 805 chất chuyển hóa thứ cấp, 802-803, 804 phòng vệ thực vật defensin, 859 chống lại động vật ăn cỏ, 801-806, 1175 chống lại mầm bệnh, 798-801 Xem thêm Cấu thành phòng vệ thực vật; Phòng vệ thực vật gây ra; Miễn dịch đặc hiệu thực vật Bệnh thực vật Vi khuẩn, 534 nấm câu lạc bộ, 622 nấm mốc, 622 nấm gây bệnh, 612 bệnh phấn trắng, 622 tác nhân virus, 544 Đặc điểm bộ gen thực vật, 362 thông số chính, 361 Độ dẻo phát triển và sinh trưởng của thực vật phản ứng với ánh sáng, 422 hiệu ứng về mức độ tăng của carbon dioxide trong khí quyển, 185 tác động của gibberellin đối với, 760-762 sự hình thành phôi, 711-712 sự phát triển của lá, 719, 720 gen nhận dạng cơ quan, 400-401 tổng quan, 393 sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp được xác định, 715 sinh trưởng không xác định sơ cấp, 715-720 các quá trình trong, 710 đặc tính ảnh hưởng, 710-711 vai trò của auxin, 762-767 tăng trưởng thứ cấp, 721-723 sự nảy mầm của hạt và sự phát triển của cây con, 757-758 auxin điều hòa sinh trưởng thực vật và, 762-767 Brassinosteroid và, 771 cytokinin và, 768-769 ethylene và, 769-771 sàng lọc di truyền và xác định các con đường truyền tín hiệu, 759, 760 gibberellin và, 760-762 hormone và tế bào cảm quang trong, 758-759, 771-775 các yếu tố chính trong, 757 Hormon thực vật auxin , 760, 762-767 Brassinosteroid, 771 so với hormone động vật, 758 cytokinin, 768-769 ethylene, 769-771 gibberellin, 760-762, 767 trong cơ chế phòng vệ thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 804, 805 trong sinh trưởng và phát triển của thực vật,Sản xuất 758-759 để đáp ứng với mầm bệnh, 799 cấu trúc của, 759 "Hệ thống miễn dịch thực vật" 799-801 "Vương quốc thực vật" 573 Thực vật tương hỗ trao đổi lương thực để lấy nhà ở hoặc quốc phòng, 1178-1179

Chỉ số 1-47 trao đổi thực phẩm để vận chuyển hạt giống, 1181-1182 hội chứng thụ phấn, 11801181 Xem thêm Mycorrhizae Dinh dưỡng thực vật cây ăn thịt, 751-752 triệu chứng thiếu hụt, 742 chất dinh dưỡng đa lượng và vi lượng thiết yếu, 741-743 thí nghiệm thủy canh, 742-743 tác động của đất đối với sự sẵn có của chất dinh dưỡng, 744-747 cải thiện hiệu quả sử dụng nitơ, 740 ảnh hưởng của nấm và vi khuẩn đến sự hấp thu chất dinh dưỡng của rễ, 747-751 thực vật ký sinh, 752-753 thực vật thu nhận chất dinh dưỡng, 743-744 điều hòa sự hấp thu và đồng hóa chất dinh dưỡng của thực vật, 744 Thực vật mầm bệnh cơ chế phòng vệ thực vật chống lại, 798-801 tín hiệu mầm bệnh thực vật, 799 Sinh lý thực vật, 708 Sinh sản thực vật sinh sản vô tính ở thực vật hạt kín, 792-794 sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín, 779-785 Kích hoạt các con đường truyền tín hiệu thực vật để đáp ứng với mầm bệnh, 799, 800 ethylene con đường, 770-771 liên quan đến auxin và gibberellin, 767 liên quan đến cytokinin, 768-769 trong cơ chế phòng vệ thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 804, 805 Nuôi cấy mô thực vật, 768 Hệ thống mô thực vật mô da, 712-713 mô đất, 712, 713-714 mô phân sinh sơ cấp ở nguồn gốc của, 716 mô mạch, 712, 714-715 Plantae, 570-571 Cây non, 793 Mối quan hệ thực vật-thụ phấn cùng tiến hóa ở, 588, 598-599, 605 hội chứng thụ phấn, 11801181 Sự thích nghi của thực vật (xem Sự thích nghi ở thực vật) khí mô, 808 ứng dụng công nghệ sinh học trong nông nghiệp, 386-388, 389 khía cạnh phản ứng với ánh sáng, 771 "bắt vít" 761 loài ăn thịt, 751-752 thách thức của môi trường nước mặn, 810-811 nhân bản, 405-406 xâm chiếm đất, 574-579 lớp biểu bì, 732 di truyền tế bào chất, 252 sự phát triển (xem Tăng trưởng và phát triển thực vật) ảnh hưởng của các chiến lược thụ phấn đến tỷ lệ hình thành loài , 480 tác động của việc thuần hóa đối với 723-724 nấm nội sinh và 615 sự ràng buộc của nhịp sinh học, 774-775 căng thẳng môi trường đối với, 806 sự tiến hóa của, 570 sự tiến hóa của quá trình quang hợp trong, 570-573 chu trình nitơ toàn cầu, 750-751 khả năng chịu đựng kim loại nặng , 811-812 phản ứng quá nhạy cảm, 226 tác động của cấu trúc đất, 744-747 cải thiện hiệu quả sử dụng nitơ, 740 tương tác với môi trường bên

ngoài, 9 chuyển gen bên, 496 tương tác trao đổi chất liên quan đến quang hợp, 200-202 chất chuyển hóa, 370 hình thành hình thái, 710- 712 mycorrhizae và, 614-615 thành phần nitơ, 751 chất dinh dưỡng và dinh dưỡng (xem Dinh dưỡng thực vật) độ pH tối ưu của đất, 746 gen nhận dạng cơ quan, 400-401 ký sinh, 752-753 phân lập sinh sản một phần, 470-471 quang hình, 772 hiệu quả quang hợp, 201-202 phytomining, 812 phytoremediation, 811, 812 đột biến gen plastid, 252 cấu trúc và chức năng plastid, 92-93 đa bội và nông nghiệp, 225, 226 cơ chế phân lập sau hợp tử, 478, 479 cơ chế phân lập tiền hợp tử, 476, 477 tương tác qua lại với động vật ăn cỏ, 1175-1176 ứng phó với hạn hán và căng thẳng về nước, 734, 809 hệ thống rễ và chồi, 709 nghiên cứu về khả năng tự không tương thích, 380-381 khả năng tự bảo vệ khỏi các biện pháp phòng vệ hóa học, 805 tinh bột và hạt tinh bột,53 tế bào gốc, 408 lỗ khí kiểm soát sự mất nước và hấp thu carbon dioxide, 732-734 phản ứng với stress, 337 sự biệt hóa đối xứng thông qua thể đa bội, 475 chuyển vị trong phloem, 734-738 hệ thống vận chuyển ion, 744 triglycerid, 57 hấp thu nước và chất hòa tan, 727-730 hiệu quả sử dụng nước, 726 sáp, 59 xylem vận chuyển nước và khoáng chất, 730-732 Xem thêm Thực vật hạt kín; Cây trồng; thực vật hạt trần; Cây đất; Thực vật đất không có mạch; Hạt giống; Thực vật có mạch Planula của cnidarians, 645, 646 của scyphozoans, 647, 648 Mảng bám, trong xơ vữa động mạch, 1042 Huyết tương. Xem Huyết tương Sự phát triển tế bào huyết tương của tế bào B thành, 867 chức năng, 865 trong phản ứng miễn dịch dịch thể, 872, 873 Màng huyết tương trong tế bào động vật, 86 trong sự kết dính và nhận biết tế bào, 110-113 khử cực và siêu phân cực, 930-931, 932 quá trình nhập bào, 120-121 con đường năng lượng, 168 carbohydrate liên kết với màng, 109 protein màng, 106, 107-109 nguồn gốc của các bào quan nhân chuẩn và, 101-102 trong tế bào thực vật, 87 nguyên lý điện sinh học, 927 tính chất và đặc điểm của điện thế màng , 927-932 cấu trúc và chức năng, 79-81 Plasmid pBR322, 377 Plasmid trong liên hợp vi khuẩn, 254-255 ở sinh vật nhân sơ, 356 tái tổ hợp, 374, 376 gen báo cáo, 378 là vectơ biến nạp, 377 Plasmin, 385 Plasminogen, 385 ngăn chặn Plasmodesmata để đối phó với sự xâm nhập của mầm bệnh, 798, 799 ở phloem, 714, 715 ở tế bào thực vật, 87, 710 cấu trúc và chức năng, 100, 139, 140 nấm mốc Plasmodial, 560-561 Plasmodium, 553, 554, 563, 564 Plasmodium falciparum, 564 Plasmogamy, 618, 619, 620, 621 Gen Plastid, di truyền, 252-253 Lý thuyết nội cộng sinh của Plastid, 102 cấu trúc và chức năng, 92-93 Kiến tạo mảng, 509 Yếu tố tăng trưởng có nguồn gốc từ tiểu cầu, 211, 385 Tiểu cầu trong xơ vữa động mạch, 1042 trong quá trình đông máu, 1038, 1039 yếu tố tăng trưởng có nguồn gốc từ tiểu cầu, 211 Platinum, 259, 278 Platyspiza crassirostris, 474 "Playing possum," 1173 Plecoptera, 672 alen Pleiotropic, 243-244 kỷ Pleistocene, 472, 522 Pleodorina, 140, 141 Pleopod, 671 Plesiadapis fodinatus, 519 Màng phổi, 1014, 10151016 Ẩn dụ đường Plimsoll, 1244-1245 Plodia interpunctella , 1184 Plumatella repens, 641, 654 Tế bào gốc đa năng, 394 Tế bào gốc vạn năng, 408-409 Tế bào khí, 808 Phế cầu khuẩn, 260-261 Pneumocystis jirovecii, 612, 876 Viêm phổi, 533 Podocytes, 1078, 1079 Poecilia reticulata, 1157 Poecilotheria metallica, 669 Pogono phorans, 660-661 Poikilotherms, 822 Point đột biến, 306-307, 312, 486 Kiểu hình hạn chế điểm, 245, 306 Ếch phi tiêu độc, 1174 Vận chuyển auxin cực, 763-764 Vật thể cực, 883, 884 Liên kết cực, 28 liên kết cộng hóa trị có cực, 28 vi ống cực, 214, 215 cực phân tử, 30 Nhân cực, 600, 779, 781, 783 Chất có cực, ảnh hưởng đến cấu trúc protein, 50 Ống cực, 617 Xác định cực, 395 xác định bằng sự phân chia tế bào chất, 395 hình thành trong hợp tử động vật, 903 chất cực, 908 Polistes nympha, 674 Hạt phấn hoa trong thực vật hạt kín, 600, 779, 780782,783 ở cây lá kim, 594.595 cơ chế vận chuyển, 780, 782 ở thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm, 710 ở thực vật có hạt, 590, 591 Ống phấn ở thực vật hạt kín, 779, 780-782 ở thực vật hạt trần, 594 ở thực vật có hạt, 590, 591 Thụ phấn ở thực vật hạt kín thực vật hạt kín, 600, 780-782 sự tiến hóa của hoa và, 598, 599 ảnh hưởng đến tỷ lệ hình thành loài, 480 ở hoa lan, 588, 605 ở thực vật có hạt, 590, 591 chiến lược ngăn ngừa cận huyết ở thực vật hạt kín, 782, 783 thụ phấn nhờ gió, 480, 780

Chỉ số 1-48 Xem thêm Mối quan hệ giữa thực vật và côn trùng thụ phấn; Các loài thụ phấn Hội chứng thụ phấn, 1180-1181 Các loài thụ phấn mang lại lợi ích kinh tế cho đồn điền cà phê, 1243 loài chim ruồi, 598, 599 loài lan, 588, 605 hội chứng thụ phấn, 11801181 cơ chế phân lập tiền hợp tử ở thực vật, 476, 477 Xem thêm Mối quan hệ thực vật-thụ phấn Pollinia, 605 Poll' 39;s sao, 1184 Tác động của ô nhiễm đến môi trường sống và đa dạng sinh học, 1233 địa y là chỉ số về chất lượng không khí, 624, 625 sử dụng nấm để nghiên cứu ô nhiễm môi trường, 624, 625 Trình tự Poly A, trong vectơ biểu hiện, 384 Đuôi Poly A, 292 Polyacrylamide, 316 Trình tự polyadenylation, 292 Hệ thống giao phối đa bội, 1113, 1114 Polychaetes, 638 , 640, 660-661 Hệ

thống giao phối đa bội, 480-481, 1113-1114 Mô tả về phản ứng chuỗi polymerase (PCR), 277-278 trong dấu vân tay DNA, 317 trong xét nghiệm DNA, 321 trong giải trình tự thông lượng cao, 353, 354 trong metagenomics, 357-358 RT-PCR, 380 sử dụng để tạo DNA tổng hợp, 380 nghiên cứu tiến hóa trong ống nghiệm, 501 Phản ứng trùng hợp, nguồn gốc sự sống và, 71 Ngưng tụ polyme và phản ứng thủy phân, 42 xác định, 40 nguồn gốc sự sống và, 71 Locus đa hình, 242, 442-443 Đa hình, 317 Polymorphus marilis, 658 Polynucleotide, 63, 74 Polyorchis penicillatus , 647 Chuỗi Polypeptide, 43, 45, 46 Polypeptide biến đổi sau khi dịch mã, 300-301 trình tự tín hiệu và chuyển động bên trong tế bào, 298-300 tổng hợp trong dịch mã, 293297, 298 Động vật ăn cỏ đa bội, 11751176 Nhóm đa ngành, 463 Mô tả đa bội, 224-225, 226 nhân đôi gen, 497-498 phân bố đối xứng và, 473, 475 Polyp thuộc nhóm anthozoan, 646-647 của loài cnidarians, 645, 646 của hydrozoans, 647-648 của scyphozoans, 647 Polyribosome, 297, 298 Polysaccharides chuyển hóa dị hóa, 179 cellulose, 54 xác định, 51 đặc tính của, 53 glycogen, 53-54 glycosidic liên kết, 53 tinh bột, 53, 54 Polysome, 297, 298 khối đa tinh trùng, 885 , 886-887 Phản xạ đa synap, 942-943 Polytrichum , 578 Polyubiquitin, 349 Polyubquitination, 767 Pombe , 624 "Cặn ao," 533 Thông Ponderosa, 443, 1241 Ao, 1140 Pongo pygmaeus, 702 Pons, 968, 969, 1020 Cây dương, 362 Nút thắt dân số, 434 Mật độ dân số được xác định, ước tính 1150, giới hạn 1151 yếu tố, 1157-1161 Động thái dân số được xác định, 1150 sự kiện nhân khẩu học xác định quy mô quần thể, 1153-1154 ảnh hưởng của sự thay đổi môi trường sống, 1161-1163 ảnh hưởng đến quản lý quần thể, 1163-1164 quần thể tuần lộc du nhập, 1149, 1158, 1166 bảng sống, 1154-1155 đường cong sống sót, 1155-1156 Hiệu ứng tăng trưởng dân số của mật độ -các yếu tố phụ thuộc hoặc không phụ thuộc vào mật độ trên, 1159 theo cấp số nhân, 1157-1158 tăng trưởng dân số loài người, 1164-1166 logistic, 1158 tốc độ tăng trưởng bình quân đầu người, 1156 Quản lý dân số, 11631164 Quy mô dân số, DNA không mã hóa trong bộ gen và, 496 Cấu trúc tuổi của quần thể, 1150, 1151-1152, 1165- 1166 tiềm năng sinh học, 1158 sự đóng góp của biến thể di truyền vào biến đổi kiểu hình, 431 được xác định, 6, 432, 1150 kiểu phân tán, 1150,1152-1153 ảnh hưởng của điều kiện môi trường đến lịch sử sự sống, 1156-1157 tiến hóa, 6 cố định, 437 cấu trúc di truyền, 437 biến thể di truyền ở các quần thể khác biệt về mặt địa lý, 443-444 trạng thái cân bằng Hardy-Weinberg, 437-438 tương tác giữa các cá thể, 9 tỷ lệ nội tại của sự gia tăng, 1156 duy trì biến thể di truyền bằng chọn lọc phụ thuộc tần số, 441-442 đo hoặc đếm, 11501151, 1152 cơ chế tiến hóa trong, 432-436 cơ chế duy trì biến thể di truyền, 441-444 những tác động có thể có của chọn lọc tự nhiên, 439-440 thuộc tính của, 1150 chiến lược gia r và chiến lược gia K, 1159 sự hình thành loài và, 6 sử dụng các nguyên tắc sinh thái để quản lý, 1163-1164 Populus trichocarpa, 362 mạch máu cổng thông tin, 844 chiến binh Bồ Đào Nha, 640, 646 chó nước Bồ Đào Nha, 352 Posidonia Oceanica, 603 Thông tin vị trí, 401 Hợp tác tích cực, 1017 Phản hồi tích cực, trong hệ thống sinh lý, 816-817 Lực hấp dẫn tích cực, 765 Xác định quy định tích cực, 329 của operon E. coli lac, 332, 333 ở sinh vật nhân chuẩn, 333 trong chu kỳ sinh sản của virus , 339-340 Chọn lọc tích cực, 433, 492-494 Bộ gen có ý nghĩa tích cực, 544 Virus RNA chuỗi đơn có ý nghĩa tích cực, 543, 544 Chụp cắt lớp phát xạ Positron (PET), 970, 981 Đảo sở hữu, 1199 Rối loạn căng thẳng sau chấn thương (PTSD), 970 Trạng thái sau hấp thu, 1065, 1067 Postelsia palmiformis, 556 Sau-trước, 634, 635 Hồi hải mã sau, 967 Tuyến yên sau, 842, 843, 896-897 Trục sau-trước, xác định sự phát triển chi của động vật có xương sống, 401 nơ-ron hậu hạch, 974, 975 Tế bào sau khớp thần kinh được xác định, 925 sự ức chế quá mức của các tế bào thần kinh trong não, 943 tổng hợp đầu vào kích thích và ức chế, 938 Màng sau khớp thần kinh ở các khớp thần kinh điện, 939 phản ứng với chất dẫn truyền thần kinh, 936-938 Điều hòa gen sau phiên mã, 346-349 Cơ bắp tư thế, 995 Cơ chế phân lập sau hợp tử , 475, 478, 479 Kali trong dinh dưỡng động vật, 1052 độ âm điện, 28 trong dinh dưỡng thực vật, 741 Kali-40, 507 Thế cân bằng kali (Ek), 929 Kênh ion kali trong điện thế hoạt động, 932, 933, 934 trong tế bào tạo nhịp tim và sự co bóp của tim, 1033, 1034 trong quá trình siêu phân cực của tế bào thần kinh khi bắt đầu giấc ngủ, 979 siêu phân cực màng và, 931, 932 điện thế màng và, 929 độ đặc hiệu của 115-116 ion Kali trong tế bào tạo nhịp tim và sự co bóp của tim, thế hệ 1033, 1034 về điện thế hoạt động và, 933, 934 phân bón vô cơ, 747 điện thế màng và, 927 chức năng tế bào bảo vệ thực vật và, 733 tái hấp thu ở thận, 1084 bọ khoai tây, 1184 khoai tây "mắt" 720, 792 sức chịu đựng của củ, 736-737 củ, 720 sinh sản sinh dưỡng, 792 Thế năng, 145 Potrykus, Ingo, 388 bệnh phấn trắng, 622 gen PR. Xem các gen liên quan đến mầm bệnh PR protein, 801 hội chứng Prader-Willi, 345 con chó đồng cỏ, 1239 chuột đồng cỏ, 125, 1113 dự án khôi phục thảo nguyên, 1237-1239, 1240 Xem thêm Grasslands Pre-mRNA. Xem Phức hợp tiền sao chép mRNA tiền thân,269 Thí nghiệm tổng hợp tiền sinh học, 69-71 Tiền Cambri,

506-507, 508, 515-516 Cơ thắt tiền mao mạch, 1044 Kết tủa axit kết tủa, 1219-1220 mô hình tuần hoàn khí quyển và, 1124 quần xã rừng thường xanh ôn đới và phương bắc, 1129 quần xã chaparral, 1134 sa mạc lạnh quần xã sinh vật, 1133 ảnh hưởng đến quần xã sinh vật trên cạn, 1126-1127 quần xã sinh vật sa mạc nóng, 1132 bóng mưa, 1126-1127 quần xã sinh vật rừng rụng lá ôn đới, 1130 quần xã đồng cỏ ôn đới, 1131

Chỉ số 1-49 quần xã rừng gai và thảo nguyên nhiệt đới, 1135 quần xã rừng rụng lá nhiệt đới, 1136 quần xã rừng mưa nhiệt đới, 1137 quần xã vùng lãnh nguyên, 1128 sơ đồ khí hậu Walter, 1138 trẻ tiền xã hội, 642 nối thay thế tiền thân mRNA (tiền mRNA), lai tạo 346-347 thí nghiệm, 291 xử lý trước khi dịch mã, 291-293 Xác định loài săn mồi, 1170 tác động đến đặc điểm lịch sử cuộc sống, 1157 Giả thuyết về loài săn mồi, độ dốc vĩ độ trong sự đa dạng, 1196 Tổng quan về tương tác giữa động vật ăn thịt và con mồi, 1172-1173 khả năng phòng vệ của con mồi, 1173-1175 Động vật ăn thịt được xác định, 637 ảnh hưởng đến tăng trưởng dân số, 1159 chiến lược kiếm ăn, 638 loài, 1054 Đom đóm săn mồi, 1111 Nấm săn mồi, 612, 613 tế bào thần kinh tiền hạch, 974, 975 Hậu quả của căng thẳng khi mang thai, 328 ảnh hưởng của việc tiếp xúc với các yếu tố môi trường, 920 ở người, 896 chiều dài trong số, 919 phương pháp phòng ngừa, 897, 898 (xem thêm Biện pháp tránh thai) các giai đoạn phát triển trong quá trình, 920 Xét nghiệm mang thai, 871, 896 Chẩn đoán di truyền tiền làm tổ (PGD), 899 Sàng lọc tiền làm tổ, 321 Trẻ sinh non, suy hô hấp, 1015 Trẻ sơ sinh, 1055 Trước khi sinh sàng lọc, 320, 321 Thiết bị tiền thâm nhập (PPA), 747, 748 Áp suất, phát hiện, 952 Buồng áp suất, 732 Mô hình dòng áp suất, 735-738 Xác định tiềm năng áp suất, 727 chuyển động của nước và các chất hòa tan trong thực vật và, 727-728 dòng áp suất mô hình vận chuyển phloem, tế bào tiền synap 735-738, màng tiền synap 925, 939 "Khuôn bánh quy xoắn" 560 Mô tả gió thịnh hành, 1124, 1125 dòng hải lưu và, 1124-1125 Phòng thủ của con mồi, 1173-1175 được xác định, 638 Xem thêm Tương tác giữa động vật ăn thịt và con mồi Ngựa Prezwalski, 1144 Cơ chế cách ly tiền hợp tử, 475, 476-477, 482 Priapulids, 632, 665 Priapulus caudatus, 665 Priapus, 665 Vận chuyển tích cực sơ cấp, 118-119 Phế quản sơ cấp, 1011, 1012 Thành tế bào sơ cấp, 710 Tiêu dùng sơ cấp, 1190, 1191 Tổ chức phôi sơ cấp, 911-913 Nội cộng sinh sơ cấp, 551, 552, 570 Xác định sự tăng trưởng sơ cấp, 715 vai trò của mô phân sinh đỉnh, 715-716 ở rễ, 716-718 ở chồi, 719-720 Phản ứng miễn dịch sơ cấp, 866 Lysosome sơ cấp, 90, 91 Nguồn gốc và các loại mô phân sinh sơ cấp, 715 trong sự phát triển của rễ, 716-718 trong sự phát triển của chồi, 719-720 mô được tạo ra bởi, 716 Chất chuyển hóa sơ cấp, 370, 802 Vị trí vỏ não vận động sơ cấp, 971 lập bản đồ cơ thể trong, 971, 972 Mô phân sinh nốt sần sơ cấp, 747, 748 Tế bào trứng sơ cấp, 883, 884, 893, 894 Cơ quan sinh dục sơ cấp, 563, 1189-1190 Xác định giới tính sơ cấp, 250 Cơ quan sinh dục sơ cấp, 887, 889 Xem thêm Buồng trứng; Tinh hoàn Vỏ não cảm giác cơ thể sơ cấp, 972-973 Tế bào sinh tinh sơ cấp, 883-884, 891 Cấu trúc sơ cấp của protein, 45, 46 quy định cấu trúc bậc ba của protein, 48, 49 Diễn thế sơ cấp, 1200 Primase, 271, 273, 274 Linh trưởng thuộc họ vượn người, 701-702 hai chân sự vận động, 702-703 mối quan hệ kích thước não-kích thước cơ thể, 973 bộ gen so sánh, 366-367 hồ sơ hóa thạch, 701 hành vi chải lông, 1177 hominin, 702-705 số loài, 698 phát sinh loài, 701 prosimians, 701 Xem thêm Tinh tinh Các mồi trong việc tạo ra chất tổng hợp ADN,380 trong sao chép DNA, 63, 271, 272, 274 trong phản ứng PCR, 277, 278 Rãnh nguyên thủy, 914 Sự hình thành ruột nguyên thủy ở nhím biển, 909 trong dạ dày của ếch, 909 Vệt nguyên thủy, 914 "Súp nguyên thủy" giả thuyết, 71 Xác suất, 13-14, 239-240 Probes, 290 Proboscidea, 698 Vòi của loài ecdysozoans, 665 loài hemichordates, 682.683 loài giun ruy băng, 658, 659 Procambium trong sự phát triển của rễ, 716-718 trong sự phát triển của chồi, 719 mạch máu hệ thống mô và, 716 Procarboxypeptidase A, 333 Bộ nhớ quy trình, 982 Năng suất được xác định, 1189-1190 tác động của sự phong phú của loài đối với, 1202, 1203 sự đa dạng loài và, 1192 Sản phẩm, trong các phản ứng hóa học, 31, 145 Tác dụng của progesterone, 842 trong thai kỳ ở người , 896 trong chuyển dạ và sinh con, 896 ở thằn lằn đuôi roi sinh sản, 882 được sản xuất trong buồng trứng, 850, 893, 894 trong điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 894, 895 Thuốc tránh thai chỉ chứa progestin (Kế hoạch BÂ®), 898 Tế bào chết theo chương trình . Xem Apoptosis Progymnosperms, 589, 591 Prokaryote Archaea, 534-537 (xem thêm Archaea) nồng độ oxy trong khí quyển và, 511-512 mối quan hệ có lợi với sinh vật nhân chuẩn, 539 sự phân chia tế bào, 206-207 vị trí tế bào của các con đường năng lượng, 168 đặc điểm đặc trưng của, 82 -84, 526-527 đặc điểm biểu hiện gen trong, 291 quần xã phức hợp, 539, 540 được xác định, 81 cây gen trái ngược nhau, 529-530 trong chu kỳ nguyên tố, 538-539 bộ gen môi trường, 530 trong quá trình tiến hóa của sự sống, 4 mối quan hệ tiến hóa từ trình tự nucleotide, điều hòa 528-529 gen trong, 329-

333 chuyển gen vào, 253-255, 529-530 chèn gen vào, 376-377 nhóm vi khuẩn chính, 530-534 chuyển hóa và con đường trao đổi chất, 4, 166, 168, 537-538 hệ vi sinh vật và sức khỏe con người, 539-541 lai axit nucleic, 291 nguồn gốc của tế bào nhân chuẩn và, 101-102 nguồn gốc của quá trình quang hợp, 4, 5 đặc điểm gây bệnh, 541-542 kiểu hình được sử dụng trong phân loại, 527-528, 529 được chia sẻ và các tính năng độc đáo, 526 thành công, 530 nghiên cứu về sự sống nhân tạo về bộ gen của Prokaryote, 359, 360 lợi ích của việc giải trình tự, 357 bộ gen so sánh, 357 đặc điểm của, 356 bộ gen chức năng, 356, 357 metagenomics, 357-358 nghiên cứu bộ gen tối thiểu, 359, 360 giải trình tự, 356 transposon, 358-359 Prolactin, 838, 842 Hormon ức chế Prolactin, 844 Hormon giải phóng Prolactin, 844 Proline, 43, 44 Promerops cafer, 1134 Prometaphase trong giảm phân, 220 trong nguyên phân, 212, 214, 216, 217 Promoters liên kết với các yếu tố phiên mã thành, 328 trình tự đồng thuận, 292, 332-333 các yếu tố phiên mã chung ở sinh vật nhân chuẩn và, 333-334, 335, 336 trong các vectơ biểu hiện, 384 làm công tắc di truyền, 415 trong phiên mã, 286, 287 trong chu trình sinh sản phân hủy của virus, 340 protein điều hòa virus và, 340-341 Hiệu đính, 276-277 Rễ Prop, 718 Propane, 31 Prophage, 340-341 Prophase tách centrosome, 212 so sánh giữa nguyên phân và giảm phân, 223 sự kiện trong nguyên phân, 212, 214, 217 hình thành bộ máy trục chính, 213-214 Tiên tri I (giảm phân), 219, 220 Tiên tri II (giảm phân), 220 Propithecus diadema, 701 Propithecus verreauxi,10 Propranolol, 940 Prosimians, 701 Prosopis, 808 Prostaglandin trong viêm, 861, 862 do tuyến tiền liệt sản xuất, 890 Ung thư tuyến tiền liệt, 368 Dịch tuyến tiền liệt, 890 Tuyến tiền liệt, 890 Nhóm giả, enzym, 155, 156 Thuốc ức chế protease, 342, 805 Chức năng của protease, 1057-1058 do tuyến tụy sản xuất, 1062 trong quá trình phân giải protein, 300-301 Proteasome, 349 Vùng được bảo vệ, 1237, 1238 Hormon protein, 836 Protein kinase C (PKC), 134-135 Chuỗi protein kinase, 131-132 , 138 Thụ thể protein kinase, 129, 130 Protein kinase trong kiểm soát chu kỳ tế bào, 209-211

1-50 Chỉ số trong các tầng truyền tín hiệu qua trung gian hormone, 837 trong quá trình phosphoryl hóa protein, 301 thụ thể, 129, 130 điều hòa chuyển hóa glucose trong tế bào gan, 138 Protein phosphatase, 161 Sự đói protein, 1041 Chất cảm ứng tổng hợp protein, 330 sửa đổi sau khi dịch mã, 300- 301 polysome, 297, 298 trình tự tín hiệu và sự di chuyển của polypeptide trong tế bào, 298-300 bước biểu hiện gen, phiên mã 284-285, điều hòa phiên mã 286-293 ở sinh vật nhân sơ, dịch mã 329-333, 293-297, 298 Proteinase, 300 Protein ở động vật "tự tiêu thụ" 1050 thông tin sinh học và, 5, 6 sự phân hủy bởi các enzym tiêu hóa, 1057-1058 chuyển hóa dị hóa, 179, 180 sản xuất thương mại, 383-384 so sánh thông qua sắp xếp trình tự, biến tính 486-487, 48, 50 tiêu hóa ở động vật với các axit amin cấu thành, 1051 -1052 miền, 291 protein rối loạn chức năng và các bệnh di truyền ở người, 311-312 ảnh hưởng của nhiệt độ, 820 hiệu suất năng lượng, 1049, 1050 ảnh hưởng môi trường lên cấu trúc, 50 huỳnh quang, 449, 464 chức năng, 42 đột biến tăng chức năng, 305 gen thông tin và, 355, 356 xác định các bộ phận tương đồng, 486 cảm ứng và cấu thành, 330 đột biến mất chức năng, 305, 311-312 sửa đổi sau khi dịch mã, 300-301 người đi kèm phân tử, 51 tiến hóa phân tử, 486 thành phần monome, 40 ở nguồn gốc của sự sống, 3 liên kết peptide, 43-44, 45 phosphoryl hóa, 209 đột biến điểm và, cấu trúc bậc một 306-307, cấu trúc bậc một 45, 46 quy định cấu trúc bậc ba, 48, 49 sản xuất protein hữu ích về mặt y tế thông qua công nghệ sinh học, 384-386 ở sinh vật nhân sơ điều hòa gen, 329 tỷ lệ ở sinh vật sống, 41 tương tác protein-DNA, 266, 267 protein, 369, 370 cấu trúc bậc bốn, 46, 48, 49 tái tạo trình tự từ các sinh vật đã tuyệt chủng, 464 điều hòa tuổi thọ trong tế bào, mối quan hệ 348-349 sự phong phú của mRNA đến sự phong phú của protein tế bào, 348 vai trò trong sao chép DNA, 272, 273 cấu trúc thứ cấp, 45, 46 sửa đổi hình dạng, 50 độ đặc hiệu của liên kết, 48, 50 tơ nhện, 39 đặc điểm cấu trúc, 43 họa tiết cấu trúc và liên kết với DNA, 335 -336 cấu trúc bậc ba, 46-48 sử dụng tiến hóa gen để nghiên cứu chức năng protein, 500 Proteobacteria, 534, 538, 550, 551 Proteoglycans, 100, 109, 111 Proteolysis, 300-301 Proteomes, 369, 370 Proteomics, 369, 370 Proterozoi eon, 506-507, 508, 515-516 Prothoracicotropic hormone (PTTH), 840, 841 Protrombin, 1039 Protist alveolates, 553-555 amip, 559-561 tổ tiên của nấm và động vật, 609, 631, 633 phương pháp phân loại, 553 được xác định, 550 nội cộng sinh, 564-565, 566 tiến hóa đa bào và, 552-553 khai quật, 558-559 gây bệnh, 563, 564 sinh sản sơ cấp, 563 rhizaria, 557-558 giới tính và sinh sản ở, 562-563 stramenopiles, 555-556 , 557 Tế bào nguyên mẫu, 73-74 Hệ thống mô da nguyên bì và, 716 trong sự phát triển của rễ, 716-717 trong sự phát triển của chồi, 719 Protohominids, 702-703 Độ dốc proton, quá trình photpho hóa và tổng hợp ATP, 192-193 Lực vận động proton,173-174 Bơm proton vận chuyển tích cực ở thực vật và 729 trong sự mở rộng tế bào

do auxin gây ra, 766-767 trong vận chuyển auxin cực, 763 trong sự hấp thu các ion của rễ, 746 Protonema, 576, 577 Protonephridium, 1075 số nguyên tử Proton và, 22 được xác định, 22 số khối và, 22 lực vận động proton và tổng hợp ATP, 173-176 vận chuyển trong chuỗi hô hấp, 172-173 Protopterus annectens, 689 Đặc điểm giải phẫu của Protostomes, 652 trong phát sinh loài động vật, 630 giun mũi tên, 655-656 song phương , 634, 643 được xác định, 652 ecdysozoans, 654-655, 665-673, 674 khía cạnh chính của sự tiến hóa trong, 673-675 lophotrochozoans, 652-654, 656-664 đặc điểm dẫn xuất chính, 652 nhóm chính, 632, 652 kiểu hình thành dạ dày in, 634 cây phát sinh loài, 653 loài chưa được mô tả, 675 Prototherians, 697, 698, 889 Proturans, 671, 672n Province Islands, 1199 Provirus, 341-342, 544 Ống lượn gần (PCT), 1080, 1081, 1082, 1083, 1084 Nguyên nhân gần nhất của hành vi động vật, 1096 Prozac, 940 ngựa Przewalski, 1131 Pseudobiceros, 1007 Pseudocoel, 635, 652 Pseudocoelomate, 635 Pseudogenes, 364, 491, 494-495, 497 Pseudomonas, 373, 539 Pseudomon như aeruginosa, 82 , 207 Pseudomonas fluorescens, 489-490 Pseudomyrmex, 1178, 1179 Pseudonocar dia, 1169 Pseudoplasmodium, 561 Pseudopodia, 94 Pseudopod amoebozoans, 559 foraminiferans, 557 of radiolarians, 557 Pseudotsuga menziesii, 116 0 Pseudouroctonus minimus, 669 Psocoptera, 672 Bệnh vẩy nến, 158 Thuốc kích thích thần kinh, 135 Pterapogon kauderni, 1234, 1235 Pterobranchs, 682-683 Pteroeides, 647 Pterosaur, 423 Pterygotes đa dạng, 674 instars, 671 nhóm chính và số lượng loài sống, 672 phù du và chuồn chuồn, 672 biến thái, 672 tân sinh vật, 672- 673 cánh và chuyến bay, 671, 672, 673 Pthirus pubis, 1177 PTTH. Xem Hormon Prothoracicotropic Tuổi dậy thì ở nữ, 894 ở nam, tổng quan 892, 850-851 Tầm quan trọng của chính sách công đối với nghiên cứu sinh học, 16-17 để giảm tác động của chất gây đột biến đối với sức khỏe con người, 311 Puccinia graminis, 612 Puffballs, 610 Cá nóc, 361, 500 Động mạch phổi, 1014 Động mạch phổi, 1031, 1032 Mạch phổi ở lưỡng cư, 1029 ở chim và động vật có vú, 1030 mạch máu, 1027-1028 được xác định, 1027 ở cá phổi, 1028 ở bò sát, 1029-1030 Van phổi, 1030, 1031, 1032 Tĩnh mạch phổi, 1031 Tĩnh mạch phổi, 1014 Khoang tủy, 1055 Punnett, Reginald, 236 Punnett vuông, 236-237 Nhộng, 639 Học sinh, 958, 959 Lựa chọn thanh lọc, 433, 492-494 Chuyển đổi đồng hóa Purines và 179, 180 được tìm thấy trên thiên thạch, 69 cấu trúc, 63 đột biến chuyển tiếp và chuyển đổi, 306 tế bào Purkinje, 925 sợi Purkinje, 1034, 1035 Bao tay cáo tím, 1034 Cỏ ba lá tím, 1161 Cây bình tím, 1189 Cua cát tím, 670 Vi khuẩn lưu huỳnh tím, 187 , 538 Mủ, 862 Thối rữa, 1188 Pycnogonids, 668 Pycnophyes kielensis, 665 Lùn lùn lùn, 1230-1231 Cơ vòng môn vị, 1059, 1060, 1061 Sơ đồ kim tự tháp, 1191, 1192 Tế bào hình chóp, 925 Pyrenestes ostrinus, 4 40 Pyrethrin, 802 Pyridoxin,1053 sự chuyển đổi đồng hóa của pyrimidine và 179, 180 được tìm thấy trên thiên thạch, 69 cấu trúc, 63 đột biến chuyển tiếp và chuyển hóa, 306 Pyrogens, 830 Pyrophosphate, 150, 269, 270 Pyruvate trong quá trình lên men rượu, 1 77, 178 đồng hóa ở gan khi tập thể dục, 181 trong quang hợp C4, 199 trong hô hấp tế bào, 166-167 trong dị hóa glucose, 168, 169 trong đường phân, 166 trong lên men axit lactic, 177 trong tương tác trao đổi chất ở thực vật, 201

Chỉ số 1-51 được tạo ra trong quá trình đường phân, 169-170 Pyruvate decarboxylase, 177, 178 Pyruvate dehydrogenase, 171 Quá trình oxy hóa Pyruvate trong quá trình dị hóa glucose, 168, 170 điều hòa, 171 mối quan hệ giữa các con đường trao đổi chất, 179 Axit pyruvic. Xem Pyruvate Pythons, 423 Q Q. Xem Ubiquinone Qio/ 821 Qiu, Yin-Long, 571 phân tích QTL, 1096 Cỏ Quack, 597 Quadrats, 1151 Quadriceps, 1002 Phân tích định tính, 33 Đặc điểm định tính, 439 Biến thể định tính, 246 Dữ liệu định lượng, 11 , 14 Phân tích định lượng, 33 Phân tích tính trạng định lượng, 1096 Locus tính trạng định lượng, 246 Tính trạng định lượng được xác định, 439 hành động có thể có của chọn lọc tự nhiên, 439-440 Biến đổi định lượng, 246 Thời kỳ Đệ tứ, 506-507, 510, 522 Cấu trúc bậc bốn, của protein , 46, 48, 49 Ong mật chúa, 880, 899 Trung tâm tĩnh lặng, 716, 717 Quill, 696 Quinine, 604, 605, 797 Sốt rét kháng Quinine, 797 Quiring, Rebecca, 413 Quorum Sensing, 525, 539 gen R R, 800 Nhóm axit amin R, 43 trong chuỗi xoắn alpha, 45 histone, 212 trong chuỗi polypeptide, 44 trong liên kết với protein, 50 trong thay đổi hình dạng protein, 50 trong cấu trúc bậc ba của protein, 47 Xem thêm Protein chuỗi bên R, 799, 800 r -Strategists, 1159, 1201 hệ RAAS, 1087, 1088 Thỏ nhiều alen quy định màu lông, 242 số loài, kiểu hình giới hạn 698 điểm, 245, 306 Rachis, 696 Radcliffe, Paula, 815 Trục xuyên tâm, ở thực vật, 711 Phân tách xuyên tâm, 633, 679, 905 Sự đối xứng xuyên tâm ở động vật, 634, 635 ở động vật da gai và động vật có dây sống, 680, 681 ở hoa, 597 Bức xạ trong trao đổi nhiệt giữa động vật và môi trường của chúng, 823, 824 do con người tạo ra hoặc tự nhiên, 310 tác động gây đột biến, 309 Bức xạ phương pháp điều trị, 229 Radicle, 718, 758 Nhận dạng tần số vô tuyến (RFID), 1151 Ô

nhiễm phóng xạ, xử lý sinh học, 389 Phân rã phóng xạ, 23 Xét nghiệm miễn dịch phóng xạ, 852 Đồng vị phóng xạ trong các thí nghiệm tiết lộ chu trình Calvin, 193-194, 195 Thí nghiệm Hershey-Chase trên DNA, 262-263 là tác nhân gây đột biến, 310 đặc tính của, xác định niên đại bằng phép đo phóng xạ 23-24, 507-508 Radiolarian, 557-558, 564 Hẹn hò bằng phép đo phóng xạ, Bán kính 507-508, 423 Radula, 662, 663, 1056 Rafflesia arnoldi, 603 Ragweed, 1200 Rain bóng tối, 1126-1127 Cá hồi cầu vồng, 162, 1140 Rainey, Paul, 489-490 Ralph, Martin, 1108 Ramalina menziesii, 625 Rana berlandeieri, 476 Rana blairi, 476 Rana pipiens, 12 Rana sphenocephala, 476 Rana sylvatica, 642, 1125, 1126 Randallia ornata, 670 Mẫu phân tán ngẫu nhiên, 1153 Rangifer tarandus, 700, 1149 Rao, P N., 209 Raphidoptera, 672 "Làm mát nhanh" công nghệ, 831 Giấc ngủ chuyển động mắt nhanh (REM), 978, 979 Ras protein, 131, 132 Đường dẫn tín hiệu Ras, 139 Phát ban, 876 Đường dẫn truyền tín hiệu Ras-MAP, 398 Quả mâm xôi, 601 Kiểm soát nội tiết tố của chuột đối với hành vi tình dục, đột biến 1098-1099 ảnh hưởng đến béo phì, 1067, 1068 "tế bào vị trí" của vùng hải mã, 967 điều hòa lượng thức ăn của vùng dưới đồi, 1067 Toxoplasma và, 554 Rắn chuông, 946 Quạ, Peter, 1175 Cá vây tia, 685, 687-689 Hoa tia, 597 Bộ xương sụn tia,1000 cơ quan sinh sản hữu tính, 888 tiến hóa hình thái cơ thể, 444, 445 bài tiết urê, 1074 đặc điểm và đa dạng, 687, 688 điều hòa thành phần ion của dịch ngoại bào, 1073 điều hòa cân bằng muối và nước, 1077 Tái hấp thu, đẳng trương, 1082 Chất phản ứng, trong các phản ứng hóa học, 31, 145 Trung tâm phản ứng, của hệ thống quang học, 190, 191, 192 Nguyên tử phản ứng, 25 Phản ứng quá nhạy cảm với oxy ở thực vật và, 800-801 trong cơ chế phòng vệ của thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 804 trong phản ứng của thực vật với mầm bệnh, 799 Đã thực hiện niche, 1184 Gần đây, the. Xem Thời kỳ Holocene Thụ thể (hoa), 591 Trường tiếp nhận của tế bào thần kinh ở vỏ não thị giác, 977 tế bào cảm quang, 963 tế bào hạch võng mạc, 975-977 Tế bào thụ thể trong dẫn truyền cảm giác, 947-948 Xem thêm Tế bào thụ thể cảm giác Nhập bào qua trung gian thụ thể, 120, 121, 122 Điện thế thụ thể, 947 Protein thụ thể liên kết phối tử tín hiệu với, 127-128 phân loại theo chức năng, 129-130 phân loại theo vị trí, 128-129 chức năng, 42 thụ thể nội bào, 130-131 trong nhập bào qua trung gian thụ thể, 121 trong truyền cảm giác, 947, 948 độ đặc hiệu, 127 Tính trạng lặn, 235 Trình tự nhận biết, 315, 316 Nhiễm sắc thể tái tổ hợp, 219 DNA tái tổ hợp, 374-375 Ứng dụng công nghệ DNA tái tổ hợp trong nông nghiệp, 386-388, 389 gen nhân bản, 375-376 phương pháp tạo dòng DNA tái tổ hợp, 374-375 phương pháp biến đổi, 376-377 nguồn gốc, 374 sản xuất protein hữu ích về mặt y tế, 385-386 mối quan tâm của công chúng, 388-389 gen báo cáo, 377-378, 379 nguồn DNA được sử dụng trong nhân bản, 379-380 dùng để sản xuất vắc xin, 866 dùng để nghiên cứu chức năng gen, 381 Tần số tái tổ hợp, 248, 250 Sinh thái hòa giải, 1243-1244 Trực tràng, 1056, 1058, 1063 Tảo đỏ, 551, 571-572, 573 Vẹt xanh đỏ, 1106 Hồng cầu nhóm máu ABO, 243 biểu hiện gen p-globin, 398 cảm ứng phân chia tế bào, 211 bệnh sốt rét, 563, 564 bệnh thiếu máu ác tính, 1054 sản xuất và đào thải, 1038 bệnh hồng cầu hình liềm, 306, 307, 312 điều hòa phiên mã của p-globin, 335 Rùa tai đỏ, 420 Sắc tố huỳnh quang đỏ, 449, 464 Mù màu đỏ-xanh, 252 Sự phát sinh quang hóa và phytochrome do ánh sáng đỏ ở thực vật, 772-774 trong điều khiển quang chu kỳ của sự ra hoa, 788 Xem thêm Ánh sáng đỏ xa Rừng ngập mặn đỏ, 1198, 1199 Cơ đỏ, 995 Thủy triều đỏ, 549, 564 Chim sáo cánh đỏ, 1114 Redi, Francesco, 67-68 Phản ứng oxi hóa khử. Xem Phản ứng oxy hóa khử Giảm, 167 rạn san hô byrozoan, 656 san hô và 646-647 Phản xạ. Xem Phản xạ cột sống Tái trồng rừng, nấm rễ cộng sinh và, 626 Thời kỳ chịu lửa, của kênh natri điện áp, 933-934 Tái sinh, 881 Mô hình phân tán đều đặn, 1153 Phát triển quy định, 907 Trình tự quy định trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn, 361 thông tin về bộ gen và, 356 operon, 330 Quy định tiểu đơn vị của enzym, 159 Thành phần và chức năng của hệ thống điều hòa, 816-817 duy trì sự ổn định trong môi trường bên trong, 10 Tế bào T điều hòa (Tregs), 863, 874 Tuần lộc, 700, 1149, 1158,1166 Rêu tuần lộc, 613 Gia cố, 475, 478 Khối lượng nguyên tử tương đối, 23 Hệ số giải phóng, 297, 298 Giải phóng, 1095 Tôn giáo, 14 giấc ngủ REM, 978, 979 Khắc phục. Xem Điều trị sinh học Động mạch thận, 1080, 1081, 1082 Vỏ thận, 1080, 1081 Lọc thận, 1086, 1087 Suy thận, 1085-1086, 1087 Tủy thận, 1080, 1081, 10821084 Tháp thận, 1080, 1081, 1 090 Chuyển hóa ống thận dịch lọc cầu thận vào nước tiểu, 1079

1-52 Chỉ số ở thận động vật có vú, 1081 tái hấp thu ở, 1078, 1082 kênh dẫn nước, 1084 Tĩnh mạch thận, 1080 , 1081 Tĩnh mạch thận, 1078 Renin, 1087, 1088 Phản ứng tái oxy hóa, 171 Trình tự lặp lại, trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn, 364-366 Sao chép . Xem sao chép DNA Phức hợp sao chép, 206, 274-275 Nhánh sao chép, 271, 272-275 Bản sao, 377 Gen báo cáo, trong công nghệ DNA tái tổ hợp, 377-378, 379 Hệ thống có

thể ức chế, trong điều hòa phiên mã của operon, 330, 331-332 Bộ ức chế protein làm công tắc di truyền, 415 mô-đun xoắn xoắn, 336 điều hòa âm, 329 tương tác giữa người vận hành và chất ức chế kiểm soát quá trình phiên mã operon, 330-332, 333 chiến lược ức chế phiên mã, 336 Sinh sản. Xem Sinh sản động vật; Sinh sản vô tính; Sinh sản con người; Sinh sản thực vật; Sinh sản hữu tính Khả năng sinh sản, ước tính, 1154-1155 Khái niệm loài sinh học phân lập sinh sản và, 468-469 được xác định, 468 vùng lai, 478-479 tầm quan trọng đối với sự hình thành loài, 469 từ sự không tương thích giữa các gen, 470, 471 từ sự gia tăng sự khác biệt di truyền, 470-471 cơ chế ngăn chặn sự lai tạo, 475-478 Tín hiệu sinh sản trong phân chia tế bào, 206 trong phân chia tế bào nhân chuẩn, 207 trong phân chia tế bào nhân sơ, 206 Thành công sinh sản, tiến hóa bằng chọn lọc tự nhiên và, 6 Công nghệ sinh sản, 897, 899 Hệ tuần hoàn của bò sát, 1029-1030 cá sấu và chim, 693-695 sự tiến hóa của trứng có màng ối, 888 quá trình hình thành dạ dày, 913-914 sự phân chia không hoàn toàn, 633 loài lepidosaur, 693 nguồn gốc, 692, 693 bức xạ trong kỷ Trias, 521 điều hòa cân bằng muối và nước, 1078 xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ và sự khác biệt về thể lực đặc trưng theo giới tính, 421 rùa, 693, 694 Hiệu ứng giải cứu, 1161 Thời gian cư trú, 1211, 1215 Khối lượng dư (RV), 1012 , 1013 Gen kháng (R), 800 Độ phân giải, của kính hiển vi, 79, 80, 81 Phân vùng tài nguyên, 1182 Hô hấp. Xem Hô hấp tế bào Điều hòa phân lập chuỗi hô hấp, 181 giải phóng năng lượng có kiểm soát bằng, 172 mô tả về, 172-173 trong chuyển hóa glucose, 168 trong quá trình phosphoryl hóa oxy hóa, 171 Hội chứng suy hô hấp, 1015 Trao đổi khí hô hấp ở động vật lưỡng cư, 1029 mang cá, 1009-1010 , 1011 mạch phổi và hệ thống được tách biệt hoàn toàn, 1030 phổi của con người, 1013-1016 gradient áp suất riêng phần, 1009 yếu tố vật lý chi phối, 1006-1008 điều hòa nhịp thở, 10191022 voi lặn, 1005, 1022 diện tích bề mặt của các cơ quan hô hấp, 1008-1009 thông gió một chiều ở chim, 1010-1012 Khí hô hấp không khí và nước làm môi trường, 1007 vận chuyển máu, 1016-1019 được xác định, 1006 khuếch tán, 1006 Tối đa hóa chênh lệch áp suất một phần trong trao đổi khí, 1009 Cơ quan hô hấp phổi chim, 1010-1012 mang cá, 1009 -1010, 1011 phổi người, 1013-1016 tối đa hóa diện tích bề mặt, 1008-1009 Đường hô hấp, giải phẫu, 1013, 1014 Điện thế màng nghỉ của tế bào điều hòa nhịp tim, xác định 1032-1033, 927 đo lường, 928 Sinh thái phục hồi, 1237-1239 ,1240 Tiêu hóa hạn chế, 315 Endonuclease hạn chế, 315-316 Enzyme hạn chế, 315-316, 317, 374 Điểm hạn chế (R), 210 Vị trí hạn chế, 315, 316 Hệ thống kích hoạt dạng lưới, 970 Sự hình thành lưới, 979 Thân lưới, 533, 534 Lưới (trên cây phát sinh gen), 496 Mạng lưới, 1064 tế bào hình nón võng mạc, 960, 961-962, 963 trong mắt tạo hình ảnh, 958.959 luồng thông tin đi vào, 962-963 đầu vào vỏ não thị giác, 977-978 trường tiếp nhận của tế bào hạch, 975-977 tế bào hình que, 960-961, 962, 963 cấu trúc, 959 Thay đổi võng mạc khi hấp thụ ánh sáng, 957, 958 ở tế bào hình nón, 962 đóng vai trò trong các phản ứng xúc tác, 156 vitamin A và, 58 tế bào hạch võng mạc luồng thông tin qua võng mạc, 962, 963 trường tiếp nhận, 975-977 U nguyên bào võng mạc, 349 protein Retinoblastoma (RB), 210, 228 Retinol, 1053 Retrotransposon, 364-365, 495 Retrovirus mô tả, 341, 543, 544 retrovirus nội sinh trong bộ gen của động vật có xương sống, 545 đột biến gây ra bởi, 308 phiên mã ngược, 285 Di truyền ngược, 318 Phiên mã ngược trong quá trình sản xuất cDNA, 379-380 trong nhiễm retrovirus, 341 tổng hợp DNA từ RNA, 72 chất ức chế men sao chép ngược, 342 Phiên mã ngược, 285 Có thể đảo ngược phản ứng hóa học, 34, 35-36 Ức chế thuận nghịch của enzyme, 157-159 Quá trình phosphoryl hóa thuận nghịch, 161 Đột biến đảo ngược, 306 Đảo ngược, 488 Reznick, David, 1157 Rhacophorus nigropalmatus, 7 Rhagoletis pomonella, 473 Rhcg protein, 1086 Rhea pennata, 1131 Rheas , 694 Rhenium, 69 Rheobatrachus silus, 678 Viêm khớp dạng thấp, 158, 862, 876 Tê giác, 1234 Rhizaria, 557-558 Rhizobia, hình thành nốt sần ở rễ, 747-748 Rhizobium, 357, 534 Thân rễ của nấm, 609 của thực vật không có mạch, 576 , 577 rhyniophytes, 580 Rhizomes, 580, 792, 793 Rhizophora , 1141 Rhizophora mangle, 1198, 1199 Rhizopus oligosporus, 218 Rhizopus stolonifer, 618 , 619 Rhizosphere, can thiệp cạnh tranh, 1183 Rhodnius prolixus , 839-8 40, 841 Rhodopsin, 957 -958, 960, 961 Rhogeessa tumida, 470, 471 Rhombozoans, 632, 648 Rhyniophytes, 580 Rhynocoel, 658, 659 Phương pháp tránh thai nhịp điệu, 898 Mô hình ribbon, protein cấu trúc bậc ba, 47, 48 Ruy băng, 632, 652, 658 , 659 Riboflavin, 1053 RNA antisense của axit Ribonucleic (RNA), 382 cặp bazơ bổ sung, 63-64, 65 phân biệt với DNA, 63 phiên mã DNA và, 65 sự phát triển của, 63, 64 nguồn gốc sự sống và, 71-72, 73 như mồi trong sao chép DNA, 271, 272, 274 phiên mã ngược, 285 vai trò trong biểu hiện gen, 285 cấu trúc và chức năng, dịch mã 63-67, 65 loại RNA được tạo ra bởi quá trình phiên mã, 286 tiến hóa in vitro, 501 Ribonucleoside triphosphate, 287, 288 Ribose, 52, 63 RNA ribosome (rRNA) ở ribosome nhân chuẩn, vị trí và vai trò 84-85 trong tế bào nhân chuẩn, 286 được tạo ra bởi quá trình phiên mã,

286 vai trò trong dịch mã, 285 Xem thêm Ribosome Các gen RNA ribosome phối hợp tiến hóa trong, 498 mối quan hệ tiến hóa ở sinh vật nhân sơ và, 528 Ribosome Tác dụng của kháng sinh lên ribosome của sinh vật nhân sơ,295 ở tế bào động vật, 86 chức năng dịch mã, 294-295 tương tác với tRNA trong dịch mã, 294 ở tế bào thực vật, 87 polyribosome, 297, 298 trong quá trình dịch mã, 295-297, 298 ở sinh vật nhân sơ, 82, 83 cấu trúc và chức năng ở sinh vật nhân chuẩn, 84-85, 88 tiểu đơn vị, 295, 364 Riboswitch, 348 Ribozyme làm chất xúc tác sinh học, 72, 73, 151 làm giảm hàng rào năng lượng trong các phản ứng sinh hóa, 151-154 Ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP), 194, 195, 196, 197-198 Ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) ở thực vật C3, 198 ở thực vật C4, 199 ở chu trình Calvin, 194 quang hô hấp và, 197-198 Ribulose monophosphate (RuMP), 194, 196

Chỉ số 1-53 Lúa biến đổi gen, 388 bộ gen, 362, 362 là nguồn thực phẩm chính của con người, 605 biến đổi về số lượng trong sản xuất ngũ cốc, 246 rượu sake, 624 giống bán lùn, 756 chuyển gen cải thiện hiệu quả sử dụng nước, 726 nhu cầu về nước, 726 Gạo, William, 482 Gạo "thóc," 605 Richardson, A., 300 Rickets, 1053 Ricketts, Taylor, 1243 Đạo luật bảo tồn Ridley-Tree Condor, 1244 Riftia, 661 Riggs Glacier, 17 Tay phải (3 xoắn ốc, 46 Vòng xoắn tay phải, 47, 265 Rigor mortis, 989 Kênh vành đai, 680, 681 Rắn chuông, 694 Nấm ngoài da, 612 Chi phí rủi ro, trong hành vi của động vật, 1103 Quần xã sinh vật nước ngọt trên sông, 1140 trong chu trình thủy văn toàn cầu, 1215 dòng chảy nitơ và "vùng chết", 740, 1207, 1219 RNA -RNA polymerase phụ thuộc, thông tin về bộ gen của 544 gen RNA và, 355, 356 trình tự lặp lại vừa phải, 364, 365 can thiệp RNA (RNAi), 346, 382 RNA polymerase các yếu tố phiên mã chung của sinh vật nhân chuẩn và, 334, 335, 336 vai trò trong phiên mã, 286, 287, 288 yếu tố sigma ở sinh vật nhân sơ, 333 cấu trúc và chức năng, 286 trong điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân sơ, 332-333 trong chu trình sinh sản ly giải của virus, 340 RNA retrovirus, 543, 544, 545 sự ghép nối RNA, 291, 292-293 Mô tả virus RNA trong số 341 loài thực vật mắc phải tính kháng thuốc, 801 loại, 543, 544 Xem thêm RNA retrovirus "Thế giới RNA," 71-72, 73 RNAi. Xem can thiệp RNA Roaches, 673 Robinson, Scott, 1117 Rock Barnacle, 1184 Rocks hẹn hò, 506-508 phong hóa, 745-746, 1213 Tế bào que, 960-961, 962, 963 Loài gặm nhấm, 698, 699 Rohm, Otto, 144 Rooibos , 1242 Mô phân sinh đỉnh rễ, 712, 715- 716 Mũ rễ, 716, 717 Lông rễ, 713, 717 Sự hình thành nốt sần ở rễ, 747-748 Cố định đạm, 750 Hệ thống rễ thích ứng với đất bão hòa, 808 thích nghi với điều kiện rất khô, 808 ở thực vật một lá mầm và thực vật hai lá mầm, 710 sinh trưởng vô định sơ cấp, 716-718 mô phân sinh đỉnh rễ, 712, 715-716 sinh trưởng thứ cấp, 721-723 cấu trúc và chức năng, 709 loại, 718 sự hấp thụ nước và khoáng chất, 718 Rễ auxin trong quá trình hình thành , 765 trao đổi cation với dung dịch đất, 746 nội bì, 729-730 ethylene và, 770 tiến hóa ở thực vật có mạch, 582-583 hướng trọng lực, 765 chuyển động của nước và ion khoáng qua màng sinh chất, 728-729 mycorrhizae, 747, 748- 749 cây phát sinh loài, 450 hình thành nốt sần ở rễ, 747-748 hấp thu và vận chuyển nước và các ion khoáng, 728-730 sinh sản sinh dưỡng ở thực vật hạt kín và, 793 phô mai Roquefort, 622, 624 Rosenberg, Barnett, 259, 278 Sự phân cắt luân phiên, 906 Rothamsted Trạm thí nghiệm, 1192 Đặc điểm giải phẫu của Luân trùng, 652 mô tả, 656, 657-658 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 Mạng lưới nội chất thô (RER) trong tế bào động vật, 86 trong tế bào thực vật, 87 quá trình xử lý các polypeptide mới được dịch mã, 299, 300 cấu trúc và chức năng, 88-89 Sa giông da nhám, 445 Cửa sổ tròn, 954, 955 Roundup, 160 Giun đũa, 635, 666 Xem thêm Bọ cánh cứng tuyến trùng Rove, 1203 "Sữa ong chúa," 899 hoa phượng,603 gen RPL21, 497 rRNA. Xem các gen rRNA RNA ribosome, 364, 365 RT-PCR, 380 RU-486 (mifepristone), 898 Ruben, Samuel, 186, 187 Rubisco. Xem Ribulose bisphosphate carboxylase/ oxyase Rudbeckia fulgida, 599 đuôi Ruffini, 952 Chim ruồi hung dữ, 1137 Dạ cỏ, 1064 Động vật nhai lại, 492-494, 1064 Chạy bộ, 720, 792 RuppelTs griffon, 1010 Rushes, 793 thảo nguyên Nga, 1131 Nấm rỉ sắt, 622, 800 Sâu bướm rỉ sét, 1157 thụ thể Ryanodine, 990, 992 Rye, 718 virus khảm lúa mạch đen, 669 s S-adenosyl methinione (SAM-e), 349 gen S, 381, 782 S quỹ đạo, 24 thí nghiệm tổng hợp tế bào pha S về kiểm soát chu kỳ tế bào , 208-209 centrosome trong, 212 mô tả, 208 trong giảm phân, 219 trong nguyên phân, 214.217 đặc điểm phân biệt nấm sắc, 616 loài ăn được, 624 dạng sợi, 620, 622 ở địa y, 613 vòng đời, 620, 621 là sinh vật mẫu, 625, 626 phát sinh chủng loại của nấm, 615 nấm men, 620 (xem thêm Nấm men) Xem thêm Dikarya Saccharomyces cerevisiae, 609 đặc điểm của, 620 thông tin về gen, 361, 362 chèn gen vào, 376 như một sinh vật mẫu, 624 trong sản xuất thực phẩm và uống, 623 Saccharum, 603 Saccoglossus kowalevskii, 683 Saccule, 956, 957 Sagartia khiêm tốn, 647 Cá cờ, 1139 Sake, 624 Sakmann, B., 929 Kỳ nhông thí nghiệm về sự hình

thành phôi, 910-911, 912 đặc điểm của, 690, 691 mang và trao đổi khí hô hấp, 1007 neoteny in, 692 Salamone, Daniel, 386 Salicylic acid, 759, 799, 801 Môi trường mặn thách thức thực vật, 810-811 sự thích nghi của thực vật với, 811 Nước bọt, 1059 Amylase nước bọt, 1062 Tuyến nước bọt, 1058, 1060, 1062 Nước bọt, 1064-1065 Cá hồi, 689, 887, 1141 Salmonella, 357, 542 Salmonella typhimurium, 534 Salps, 684 Muối, George, 482 Điều chỉnh cân bằng muối và nước ở động vật không xương sống thủy sinh, 10721073 ở động vật không xương sống, 1075-1077 bởi thận động vật có vú , 1082-1084 ở dơi ma cà rồng, 1071 ở động vật có xương sống, 1073, 1077-1079 Cầu muối, 47 Tuyến muối ở mũi, 1073 ở thực vật, 811 Đầm lầy muối, 1141 Khả năng chịu mặn ở thực vật biến đổi gen, 388, 389 Xem thêm Halophiles Dẫn muối, 935 Vị mặn, 951 Salvelinus confluentus, 1228 Salvelinus namaycush, 1228 Salvinia, 581 SAM-e (S-adenosyl methinione), 349 San Andreas Fault, 509 Sand cỏ roi ngựa, 793 Đất cát, 745 Sanger, Frederick, 353 Sapindopsis belviderensis, 519 Saprobes , 556, 611, 1054 Saprolegnia, 556, 557 Saprotrophs. Xem Saprobes Sarcolemma, 987 Sarcomeres, 987, 988, 996 Sarcophilus harrisii, 232 Sarcoplasm, 989, 990 Mạng lưới Sarcoplasmic tác dụng của chu trình ion canxi lên sự co cơ tim, 1034, 1036, 1037 trong co cơ xương, 989-990, 991 Sardinella aurita , 1139 Cá mòi, 1139 Biển Sargasso, 556 Sargassum, 556 Sarin, 157 Sarracenia, 751 Sarracenia purpurea, 1189, 1197 Hệ số no, 1067-1068 Axit béo bão hòa phospholipid và, 107 cấu trúc và chức năng, 56, 57 Đất bão hòa, thực vật thích nghi với , 808 Độ bão hòa, khuếch tán thuận lợi, 117 Savannas, 1135-1136, 1194 gen SBE1, 305 protein SBE1, 305 Quy mô sống, 78 Vảy của loài yêu tinh,693 loài cá vây tia, 687 Sò điệp, 662 Scandentia, 698 Kính hiển vi điện tử quét, 81 Bọ hung, 826 Scarlet ibis, 696 Sceloporus jarrovii, 1103, 1104 Schally, Andrew, 844 Schindler, David, 1220 Bệnh sán máng, 657

1-54 Chỉ số Schizosaccharomyces ipombe, 361 , 624, 626 Schomburgk, Robert, 588 Schopf, J. William, 74 Schulze, Franz, 629 tế bào Schwann, 926 Phương pháp khoa học phân biệt đặc điểm của, 14 thí nghiệm, 12-13 đặc điểm chính của, 11 -12 thống kê và, 13-14 Xem thêm Nghiên cứu sinh học Tên khoa học, 7, 462, 463-464 Scion, 793, 794 Sclera, 958, 959 Sclereids, 713, 714 Sclerenchyma, 713-714 Scleria goossensii, 440 Scleria verrucosa , 440 Sclerotium, 560 Scolopendra hardwicki, 670 Bọ cạp, 672 Bọ cạp, 636, 669 Chó săn hươu Scotland, 352 "Cọ rửa lao"," 581 Bìu dái, 889 Bệnh Scorbut, 1053 Scyphozoans, 647 Hải quỳ, 646, 647, 1171 Bướm biển, 662 Hải sâm, 681, 682 Cỏ biển, 1141 Hiệu ứng mực nước biển của kiến tạo mảng, 509 băng hà và, 509, 510 sự tuyệt chủng hàng loạt và , 510 Hoa huệ biển, 520, 680-681, 682 Sư tử biển, 700 Cây cọ biển, 556 Bút biển, 646, 647 Sên biển, 662, 664, 1173, 1174 Nhện biển, 668 Mực biển, 455, 683, 684 Sao biển , 681, 682, 881 Xem thêm Sao biển Rùa biển, 693 Thụ tinh cho trứng nhím biển, 884-886 yếu tố thúc đẩy trưởng thành, 209, 210 Blastopore nhím biển, 634 xác định tính phân cực trong phôi, 395 phân lập giao tử, 477 tạo dạ dày, 908-909 các đặc điểm chính của, 681, 682 Kiểu phân tán của chim biển, 1153 lãnh thổ, 1104, 1105 Cỏ biển, 603 Hải cẩu, 700, 1017 Nhiệt độ theo mùa, sự thích nghi của động vật, 821 Nguyên nhân theo mùa, 1123 Xem thêm Chu trình môi trường Ao nước biển bốc hơi, 536 Sebastes melanops , 1163 Ngũ cốc Secale, 718 Thế hệ con thứ hai (F2), 234-236 Định luật thứ hai của nhiệt động lực học, 146-147 Ion canxi truyền tin thứ hai, 135 được xác định, 131 phát hiện, 132-133, 134 trong các tầng tín hiệu qua trung gian hormone, 837 lipid - dẫn xuất, 134-135 oxit nitric, 135-136 Thể cực thứ hai, 883 , 884 Vận chuyển tích cực thứ cấp, 118, 119 Phế quản thứ cấp, 1011, 1012 Thành tế bào thứ cấp, 711 Tiêu dùng thứ cấp, 1190, 1191 Nội cộng sinh thứ cấp, 551-552 Thứ cấp sự tăng trưởng, 591-592, 715 Phản ứng miễn dịch thứ cấp, 866 Lysosome thứ cấp, 90, 91 Mô phân sinh thứ cấp, 715.716 Chất chuyển hóa thứ cấp của bộ chuyển hóa, 370 trong cơ chế phòng vệ thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 802-803, 804, 1175 Tế bào trứng thứ cấp, 883, 884 Phloem thứ cấp , 16, 17, 721, 722, 723 Đặc điểm giới tính thứ cấp, 250, 889 Tế bào sinh tinh thứ cấp, 883, 884, 891 Cấu trúc thứ cấp của protein, 45, 46 Diễn thế thứ cấp, 1200, 1201 Xylem thứ cấp, 591-592, 721, 722 -723 Xem thêm Wood Secretin, 838-839, 1065 Cói, 440 Đá trầm tích, 506, 507, 565 Vỏ hạt, 591, 592, 784 Công ty hạt, 753 Chim phát tán hạt và, 696 loài Thông, 594 quả và 601 thực vật- sự tương hỗ của động vật ăn trái cây ở, 1181-1182 cây có hạt, 591 chiến lược trong, 784 Hạt ngủ, 591, 757, 762, 784 Hạt giống dương xỉ, 589, 591 Cytokinin nảy mầm của hạt và, 768 hiệu ứng của ánh sáng, 772 tổng quan, 758 phytochromes và, 774 vai trò của axit abscisic trong, 762 vai trò của gibberellin, 761-762 gây ra khói, 1121 không bào và, 93 "Lá hạt." Xem Lá mầm Cây có hạt Thực vật hạt kín, 596-604 thực vật thực vật thực vật, 583 tiến hóa, 589 thực vật hạt trần, 592-596 cây trồng quan trọng, 605 vòng đời, 589-590 nhóm chính, 574, 589 dược liệu, 604-605 thụ phấn,

590, 591 sinh trưởng thứ cấp , 591-592 hạt, 590, 591, 592 Quả không hạt, 784-785 Nho không hạt, 761 Dưa hấu không hạt, 225 Cây giống ethylene và móc đỉnh, 770 rễ, 772 tăng trưởng, 758 Hạt lớp aleurone, 761, 762 ở thực vật hạt kín hữu tính sinh sản, 781 cây lá kim, 594, 595 phát triển, 590, 592 phát tán (xem Phát tán hạt) trạng thái ngủ, 591, 757, 762 phát triển quả và, 784-785 nảy mầm (xem Sự nảy mầm của hạt) lai, 778 cấy nấm mycorrhizae, 615 trạng thái tĩnh lặng, 757 mô trong, 591 gen phân cực phân đoạn, 403, 404 Phân đoạn ở động vật, 636 ở giun đốt, 659, 660 ở động vật chân đốt, 667 ở tiến hóa động vật nguyên sinh, 673 ở bọ ba thùy, 668 gen phân đoạn, 402, 403, 404 Chuyển động phân đoạn, 1060, 1063 Phân chia Định luật Mendelian của, 236-237, 239 Xem thêm Sự phân chia DNA Các gen đánh dấu có thể chọn lọc, 376, 378 Sự chọn lọc. Xem Chọn lọc nhân tạo; Chọn lọc tự nhiên; Lựa chọn giới tính Selenium, 1052 Bản thân, phân biệt với không phải bản thân, 863, 874 Kháng nguyên bản thân, 874, 876 Tự tương thích, 460 Tự không tương thích ở thực vật hạt kín, 782, 783 Phân tích phát sinh gen, 459-460 nghiên cứu ở thực vật, 380-381 Tự nhận thức , 983 Tự thụ phấn, 598, 782, 783 Loài bán nguyệt, 1156, 1157 Thành phần tinh dịch, 889, 890 xuất tinh, 891 Hạt bán lùn, 756, 775 Semibalanus balanoides, 1184 Ống bán khuyên, 954, 956-957 Ống bán nguyệt, 956, 957 Sao chép bán bảo tồn, 268, 269, 270 Xem thêm Sao chép DNA Dịch tinh dịch, 890 Túi tinh, 890 Ống sinh tinh, 889, 891 Lão hóa, 768, 769-770 Hormon lão hóa, 769 Xem thêm Cảm giác Ethylene Kích hoạt tế bào thần kinh bằng điện thế hoạt động , 947-948 cường độ, 948 Thời kỳ nhạy cảm, trong hành vi của động vật, 1099 Cảm biến trong hệ thống điều hòa, 816 trong truyền cảm giác, 947-948 Xem thêm Tế bào thụ thể cảm giác Các cơ quan cảm giác, 948 Sự thích nghi của tế bào thụ thể cảm giác, 948 thụ thể hóa học, chuyển đổi 949-952 của kích thích thành điện thế hoạt động, 947-948 trong truyền tải cảm giác, 947-948 Protein thụ thể cảm giác, 947, 948 Hệ thống cảm giác chuyển đổi kích thích thành điện thế hoạt động bởi các tế bào thụ thể cảm giác, 947-948 được xác định, 948 phát hiện kích thích hóa học, phát hiện 949-952 ánh sáng, 957-963 phát hiện lực cơ học, 952-957 chức năng, 637 nhận biết tia hồng ngoại ở rắn đuôi chuông, 946 Truyền cảm giác, 947-948 Lá đài, 591, 597 Phân tách, 215, 216 Sepia, 663 Sepsis, 862 Septa, 609, 610 Sợi nấm vách ngăn, 609, 610 Căn chỉnh trình tự, 486-487 Lưỡng tính tuần tự, 887, 888 Sequoiadendron giganteum, 1160 Serine trong quang hô hấp, 197, 198 cấu trúc, 44 Serotonin, 940 Tế bào Sertoli, 889, 891, 892 Động vật không cuống phân tán, bộ lọc 640 cho ăn, 637, 638 đối xứng xuyên tâm trong, 634 Điểm đặt, 816 Setae, 636, 660 Thụ thể miền bảy màng.Xem Các thụ thể liên kết với protein G Hội chứng hô hấp cấp tính nặng (SARS), 357, 543 Ưu điểm và nhược điểm giới tính, 441 ở sinh vật nguyên sinh, 562 Sự sắp xếp bất thường của nhiễm sắc thể giới tính, 250 bạch quả, 592 xác định giới tính bằng, 249-250 gen xác định giới tính, 250 giới tính -liên kết thừa kế, 249, 251-252

Chỉ số 1-55 Xác định giới tính ở các nhóm động vật, 249 đơn bội, 1115, 1116 sơ cấp, 250 đặc điểm giới tính thứ cấp, 250 theo nhiễm sắc thể giới tính, 249-250 steroid giới tính và xác định kiểu hình, 850, 851 phụ thuộc vào nhiệt độ, 420-421 Phát triển giới tính, tác động của atrazine đối với, 1, 18 Bệnh di truyền liên kết với giới tính, 312-313 Di truyền liên kết với giới tính, 249, 251-252 Pheromone giới tính, 1110 Pili giới tính, 84, 253, 254 Nguồn nội tiết steroid sinh dục, 850 chức năng của, 849 in xác định giới tính kiểu hình, 850, 851 ở tuổi dậy thì, 850-851, 894 điều hòa chu kỳ buồng trứng và tử cung, 894, 895 hành vi tình dục ở chuột và, 1099 cấu trúc, 836 xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ và, 420 loại, 850 Xem cũng có Estrogen; Testosterone Hành vi tình dục Kiểm soát nội tiết tố ở chuột, 1098-1099 ở thằn lằn đuôi roi sinh sản, 882 Xem thêm Hành vi tán tỉnh Dị hình tình dục, 480-481 Vòng đời tình dục giảm phân và các loại 217, 218-219 (xem thêm Giảm phân), 218-219 Tình dục chi phí và rủi ro sinh sản, 882 tiến hóa ở động vật có xương sống, 888-889 thụ tinh, 884-887 ở thực vật có hoa, 779-785 các bước cơ bản trong, 882 nấm, 616-617 đa dạng di truyền và, 218-219, 245, 882 lưỡng tính, 887- 888 ong mật, 880 kiểu chăm sóc và nuôi dưỡng phôi, 889 ở sinh vật nguyên sinh, 562-563 sinh sản, 887 Xem thêm Sinh sản ở người Mô tả chọn lọc giới tính, 435-436 trong quá trình tiến hóa, 6 tỷ lệ biệt hóa và, 480-481 Sự căng cứng kích thích tình dục của loài môi bé và âm vật, 892 oxytocin và, 141 cương cứng dương vật, 890-891 Đặc điểm chọn lọc giới tính, 435-436, 459 Bệnh lây truyền qua đường tình dục, 533, 558 Vịnh cá mập, 513 Bộ xương sụn cá mập, 1000 móc cài trong sinh sản hữu tính, 888 bài tiết urê , 1074 gen điều khiển mắt, 414 đặc điểm của, 687, 688 chương trình vận động của tủy sống, 969 điều hòa thành phần ion của dịch ngoại bào, 1073 điều hòa cân bằng muối và nước, 1077 van xoắn ốc của ruột, 1057 Chim sẻ đất mỏ nhọn, 474 Cừu, nhân bản, 406-407 Công nghiệp động vật có vỏ, 549 Vỏ động vật hai mảnh vỏ, 662,

663 động vật tay cuộn, 659 động vật chân đầu, 664 là bộ xương ngoài, 999 động vật chân bụng, 662, 663 ở tiến hóa động vật nguyên sinh, 674-675 ở rùa, 693 Sherman, Paul, 1116 Shigella , 357 Shimomura, Osamu, 449 Shindagger agave, 1183 Shine, Rick, 421 Trình tự Shine-Dalgarno, 295 Shiners, 472 Sinh nhiệt rùng mình, 827 Phát triển mô phân sinh đỉnh không xác định, 715, 716, 786 nguồn gốc trong quá trình tạo phôi thực vật, 712 sự phát triển của chồi sơ cấp, 719-720 chuyển sang mô phân sinh phát hoa, 785-786 Hệ thống chồi phát triển sơ cấp không xác định, 719-720 sinh trưởng thứ cấp, 721-723 mô phân sinh đỉnh chồi, 715, 716 cấu trúc và chức năng, 709 Ưu thế đỉnh của chồi, 765 auxin- tạo rễ bằng giâm cành, 765 phát triển sớm, 758 hướng trọng lực, 765 sinh sản sinh dưỡng ở thực vật hạt kín, 792 thú lông nhím mỏ ngắn, 697 thực vật ngày ngắn (SDP), 787, 788 các yếu tố xen kẽ ngắn (SINE), 364-365 đuôi ngắn chuột chù, 1172-1173 Lặp lại song song ngắn (STR), 317-318, 364 Bộ nhớ ngắn hạn,982 Công việc ngắn hạn, sợi co giật nhanh và, 995 Chuột chù, 697, 698 Chuột chù, 698 Tôm, 670 Shull, George, 244 mèo Xiêm, 245, 306 gen Siamois, 911-912 Yếu tố phiên mã Siamois, 911-912 Siberian chuột đồng, 851 Xét nghiệm DNA bệnh hồng cầu hình liềm bằng phương pháp lai oligonucleotide đặc hiệu với alen, 321 gây đột biến tên lửa, 306, 307 , 312 tỷ lệ lưu hành ở người Mỹ gốc Phi, 312 sử dụng di truyền ngược để khám phá đột biến DNA trong, 318 Chuỗi bên, của axit amin, 43, 44 Siegelman, William, 788 Sierra Madre Occidental, 1137 Tấm sàng, 714, 715, 735 Các tế bào đồng hành của các phần tử ống sàng, mô hình chuyển vị dòng áp suất 735, cấu trúc và chức năng 735-738, 714-715, 735 Sifaka, 10 hệ số Sigma, 286, 333 Sigmoria trimaculata, 670 Khuếch đại tín hiệu, 133-134, 138 Peptide tín hiệu, 298-300 Chuỗi tín hiệu, 298-300, 384 Ung thư đường dẫn truyền tín hiệu và, 131, 132 trong xác định số phận tế bào, nhiễu xuyên âm 397-398, 127, 134 được xác định, 126 tác động lên chức năng tế bào, 137-139 yếu tố, 126-127 khởi đầu phiên mã DNA, 139 trong cơ chế bảo vệ bẩm sinh, 860 tầng protein kinase, 131-132 protein thụ thể, 127-131 điều hòa, 136-137 chất truyền tin thứ hai , 131, 132-136 khuếch đại tín hiệu, 133-134, 138 loại và nguồn tín hiệu, 126 Xem thêm Đường dẫn truyền tín hiệu thực vật Tín hiệu âm thanh, 1112 tín hiệu tự tiết, 126, 835 phản ứng của tế bào với các phân tử tín hiệu, 125 tác động lên chức năng tế bào, 137-139 tín hiệu điện, 485 tín hiệu lỗi, 816 chức năng của protein tín hiệu, 42 tín hiệu trung thực, 435 bắt đầu phiên mã DNA, 139 tín hiệu juxtracrine, 126 tín hiệu cảm giác cơ học, 1112 tín hiệu cận tiết, 126, 835 loại và nguồn tín hiệu giữa các tế bào, 126 tín hiệu thị giác tín hiệu, 1111 Xem thêm Tín hiệu hóa học; Tín hiệu sinh sản Sildenafil (Viagra), 136, 137 Chất giảm thanh, của các yếu tố phiên mã, 335 Đột biến im lặng, 305, 306, 306 Thay thế im lặng, 491 Xem thêm Các chất thay thế đồng nghĩa Silica, 555, 1175 Silicat, 71 Silicon dioxide, 643 Bướm tằm, 59, 841, 950 Thời kỳ Silur, 506-507, 520 Mòng biển bạc, 412 Muối bạc, 770 Cá bạc, 671, 672 Thanh kiếm bạc, 481-482 Simberloff, Daniel, 1198, 1199 Ma trận tương tự, 487 Khuếch tán đơn giản, 114, 118 Quả đơn giản, 601 Đường đơn. Xem Monosaccharide Lưỡng tính đồng thời, 887-888 Mô tả về đa hình nucleotide đơn (SNP), 317 lập bản đồ haplotype, 367-368 trong bộ gen người, 366 quét bộ gen người và bệnh tật, 368 dược động học và 368 sử dụng để tìm gen gây bệnh, 318 , 319 Protein liên kết chuỗi đơn, 272 Độ bền chìm, 736-737 Chìm, trong chuyển vị phloem, 714, 734, 736-737 Nút xoang nhĩ, 1032-1033, 1034, 1035 Sinus venosus, 1028 Siphonaptera, 672 Siphonops annulatus, 691 Siphons của động vật chân đầu, 662, 663, 664 Sirenians, 698 Sirius Passet, 516 siRNA. Xem Các RNA can thiệp nhỏ Các nhiễm sắc thể chị em centrosome, cấu trúc nhiễm sắc thể 212-213, 211-212, 213 so sánh giữa nguyên phân và giảm phân, 223 được xác định, 207 sự kiện trong giảm phân,220-221 sự phân tách trong giảm phân II, 219, 222 sự phân tách trong nguyên phân, 214-215 Các nhánh chị em, 451 loài chị em, 451, 472 Động vật ăn thịt ngồi chờ, 638 Situs inversus, 902, 915 Skates, 444, 687, 688 Skeletal các bộ đối vận cơ, 942 ảnh hưởng của việc cung cấp ATP đến hiệu suất, 997 ảnh hưởng của nhiệt đến sự mệt mỏi, 998

1-56 Các yếu tố chỉ số ảnh hưởng đến sức mạnh co cơ, 994-995 chức năng, 817, 987 tác động của việc tập thể dục đến sức mạnh và sức bền, 996-997 tương tác với xương ở khớp, 1001-1002 khả năng nhảy ở động vật, 986 ở đầu gối -phản xạ giật, 942 đơn vị vận động, 989 thoi cơ, 952-953 mối nối thần kinh cơ, 936-938 chiều dài tối ưu để tạo ra lực căng tối đa, 996 tê liệt trong giấc ngủ REM, 979 vai trò của các loại sợi cơ đối với sức mạnh và sức bền, dây tóc trượt 995-996 cơ chế co bóp, 987-990, 991 cấu trúc, 987-988 Hệ thống xương tương tác với cơ, 999, 1001-1002 các loại, 999-1001 Xem thêm Nội tiết; Bộ xương ngoài; Bộ xương bên trong Da trong quá trình tiến hóa màng ối, 692 lưu lượng máu và điều hòa nhiệt độ, 824-825, 828 mô biểu mô, 817 trao đổi khí ở động vật lưỡng cư, 1029 "cổng nhiệt" 831 loài lepidosaurs, 693 thụ thể xúc giác, 952 Bọ da, 1203

Ung thư da, 277, 382 Tế bào da, tế bào gốc đa năng cảm ứng từ, 409 Gen sắc tố da MCIR và, 367 vitamin D và, 1054 Skinner, B. F., 1094 Skoog, Folke, 768 Mũ sọ, 1001 Sọ, ở người và tinh tinh, 704 Giấc ngủ, 978-980 Bệnh ngủ, 559 Kẹp DNA trượt, 273-274 Mô hình sợi trượt, 987-990, 991 Chất nhờn, của rễ, 716 Khuôn chất nhờn tế bào, 561 hóa chất tín hiệu vào, 838 plasmodial, 560-561 Con lười, 698 Khối chậm đến đa tinh, 885, 886 Sợi co giật chậm, 995 Giấc ngủ sóng chậm, 978 Slug (mốc nhầy tế bào), 561 Sên, 662 Chim sẻ đất nhỏ, 474 Giao thoa nhỏ Mô tả về RNA (siRNA), vị trí và vai trò của 347-348 trong tế bào nhân chuẩn, 286 trong hệ thống thực vật có được khả năng đề kháng với virus RNA, 801 trong can thiệp RNA, 382 Sự hấp thụ chất dinh dưỡng ở ruột non, 1062, 1063 trong quá trình tiêu hóa, 1061-1062 trong tiêu hóa enzyme của, 1062 ở người, 1058 chuyển động của chất chứa trong dạ dày vào, 1061 sản xuất secretin, 1065 phần, 1061 chuyển động phân đoạn, 1060 Các hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ (snRNP), 292 RNA hạt nhân nhỏ (snRNA), 286, 292 Tác động đến quần thể nhỏ về sự trôi dạt di truyền, 434 DNA không mã hóa trong bộ gen và, 496 Chim sẻ cây nhỏ, 474 Cá vược miệng nhỏ, 1160 Virus đậu mùa, 856 Mô tả mùi, truyền tín hiệu 949-950, 137-138 Smith, Hamilton, 356 Smithies, Oliver, 382 Khói phá vỡ trạng thái ngủ của hạt giống, 757, 1121 Xem thêm Khói thuốc lá Ho của người hút thuốc, 1015 Mạng lưới nội chất trơn (SER) trong tế bào động vật, 86 chuyển đổi nitrit thành nitrosamine, 310 trong tế bào thực vật, 87 trong plasmodesmata, 139, 140 cấu trúc và chức năng, 89-90 Thư giãn cơ trơn do kích thích acetylcholine, 135-136 co bóp, 992, 993 chức năng của, 817, 987, 993 trong ruột, 820, 993, 1058, 1059 nhu động ruột, cấu trúc 1059-1060, 993 mạch máu (xem Cơ trơn mạch máu) Nấm than đen, 622 Ốc sên, 662 Rắn chuồn, 672 Đặc điểm của rắn, 693, 694 hemipenes, 888 mất chi, 423 cơ quan sinh dục, 889 cơ quan hố và nhận thức hồng ngoại, 946 cơ quan vomeonasal, 950-951 " Quả cầu tuyết" giả thuyết, 515-516 SNP.Xem phần Đa hình nucleotide đơn snRNA. Xem snRNP RNA hạt nhân nhỏ. Xem Các hạt ribonucleoprotein hạt nhân nhỏ Xà phòng, 144 Hành vi xã hội ở động vật lưỡng cư, 692 sự tiến hóa của, 1113-1117 Tổ chức xã hội, ảnh hưởng đến mật độ loài đặc trưng, 1160 Sinh học xã hội, 1116-1117 Sinh học xã hội (Wilson), 431 Socratea exorrhiza, 1194 Natri trong dinh dưỡng động vật, 1052 độ âm điện, 28 lực hút ion, 28-29 hấp thu bởi halophytes, 811 Natri bicarbonate, 36 Nghiên cứu tiến hóa gen kênh natri, 485, 500, 502 sao chép gen, 498 Natri clorua, 29 Xem thêm Điều chỉnh cân bằng muối và nước Natri hydroxit, 34 Natri kênh ion trong điện thế hoạt động, 932-935 chặn bởi TTX, 500 trong tế bào tạo nhịp tim và co bóp tim, 1033-1034 nghiên cứu tiến hóa, 485, 500, 502 khử cực màng và, 930-931, 932 trong tế bào hình que, 961 trong nụ vị giác tế bào cảm giác, kháng 951 TTX, 445, 500 Xem thêm thụ thể Acetylcholine; Kênh natri điều khiển bằng điện áp Chất vận chuyển ion natri, 1063 Sự hấp thụ ion natri ở ruột non, 1063 trong tế bào điều hòa nhịp tim và sự co bóp của tim, 1033-1034 tạo ra điện thế hoạt động và, 932-934 dòng điện ion và, 931-932 tính chất của, 29 khả năng chịu mặn ở thực vật, 388 Natri tripolyphosphate (STPP), 1221 Điện thế hoạt động bơm natri-kali và, 933 trong việc tạo ra điện thế màng, 928, 929 trong vận chuyển tích cực sơ cấp, 118-119 Cua lột, 999 Vi khuẩn đất toàn cầu chu trình nitơ, 750-751 ảnh hưởng đến sự hấp thu chất dinh dưỡng của cây, 747-748, 748-751 cạnh tranh can thiệp, 1183 cố định đạm, 749-750 Xác định độ phì của đất, 745 yếu tố quyết định, 746 Nấm đất, 612, 613 Dung dịch đất, 741 Đất bổ sung phân bón, 746-747 cung cấp chất dinh dưỡng cho cây trồng, 746 hình thành, 745-746 kim loại nặng và thực vật, 811-812 lọc, 745, 746 độ pH tối ưu cho cây trồng, 746 nước muối, 810-811 cấu trúc, 745 vùng lãnh nguyên, 1128 Mô hình tuần hoàn khí quyển và bức xạ mặt trời, 1124 phân bố địa lý và hệ sinh thái, 1208-1210 tác động đến năng suất cộng đồng, 1192 tác động đến sự phát triển, 421-422 hiệu suất quang hợp của thực vật, 201-202 sự biến đổi đầu vào trên bề mặt Trái đất, 1123 Sole, 444 Soleus, 995 Solidago, 752 Thế hòa tan, 727, 728, 736 Chất hòa tan tích lũy trong xerophytes, 808 được xác định, 33 cây hấp thụ, 727-730 Dung dịch đệm, 35-36 nồng độ khí trong, 1006 độ thẩm thấu, 1072 pH, 35 tính chất dung dịch nước, 33-34 thế năng nước, 727, 728 dung môi, 33 liệu pháp gen tế bào soma, 323 thí nghiệm chuyển nhân tế bào soma, 406-407 nhiễm sắc thể tế bào soma trong, 218 động vật nhân bản, 406-407 hậu quả có hại của đột biến in, 310-311 Đột biến soma, 305, 310-311, 314 Vỏ não cảm giác cơ thể, 983 Somatostatin, 842, 844, 848, 849 Somites, 916, 917 Các yếu tố chim biết hót ảnh hưởng đến việc thu nhận bài hát, 1099-1101 kiểm soát nội tiết tố trong biểu hiện bài hát, 1101 Sonic gen nhím (Shh), protein 423 Sonic hedgehog (Shh), 401, 917 Soredia,613-614 Cao lương, 805 Sori, 582 Soricomorpha, 698 Âm thanh trong giao tiếp của động vật, 946, 1112 định nghĩa, 946 nhận thức về (xem Hệ thống thính giác) Vị chua, 951

Chỉ mục 1-57 Nguồn, trong chuyển vị phloem, 714, 734, 736 Nam Phi. Xem Fynbos Đảo Nam Georgia, 1149, 1166 Cây sồi phương Nam, 1129, 1130, 1143 Bọ vỏ cây thông phương Nam, 1178 Bọ gieo hạt, 670 Nước tương, 624 Đậu nành, 624 Mô hình lấp đầy không gian, 27, 47 Tàu vũ trụ Trái đất, 1245 Dê rừng Tây Ban Nha, 1134 Giả thuyết về tính không đồng nhất về không gian, về độ dốc vĩ độ trong đa dạng, 1196 Tổng hợp không gian, 938 Sinh sản, 882, 887 Giả thuyết chuyên môn hóa, về độ dốc vĩ độ trong đa dạng, 1196 Đặc tả từ các rào cản đối với dòng gen, 472-475 được xác định, 468 sự phân kỳ của quần thể, 6 đa dạng hóa hành vi giao phối và 705 yếu tố ảnh hưởng đến tỷ lệ hình thành loài, 480-482 cơ sở di truyền của, 470-471 vùng lai, 478-479 thí nghiệm trong phòng thí nghiệm với Drosophila, 482 loài cichlid hồ Malawi, 467 khái niệm loài dòng dõi, 469 cơ chế ngăn chặn sự lai tạo, 475-478 cách ly sinh sản và, 468-469 Mật độ đặc trưng của loài, 11591160 khái niệm về, 468-469 được xác định, 468 ước tính số lượng loài còn sống, 514, 1230 sự tiến hóa của quần thể, 6 quan điểm tiến hóa so sánh, 451^152 cây tiến hóa của sự sống, 6- 9 biến thể di truyền ở các quần thể khác nhau về mặt địa lý, 443-444 so sánh giữa, 7 cơ chế ngăn cản sự lai tạo, 475-478 Sự phong phú của loài, vai trò của lịch sử tiến hóa trong, 1160 Khái niệm về loài, 468-469 Năng suất của cộng đồng đa dạng loài và, 1192 đóng góp của sự phong phú của loài và độ đồng đều của loài đến, 1195-1196 giảm dần theo thời gian trong các quần xã dựa trên mảnh vụn, 1202 tác động của sự xáo trộn lên, 1199 lý thuyết địa sinh học đảo, 1196-1198, 1199 độ dốc vĩ độ trong, 1196, 1197 Độ đồng đều của loài, 1195 Các loài tuyệt chủng mất đa dạng sinh học và, 1229-1230 "trung tâm tuyệt chủng sắp xảy ra" 1237, 1238 do hoạt động của con người, 1229-1230 do xâm lấn, 1235-1236 do khai thác quá mức, 12341235 dự báo, 1231-1232 do biến đổi khí hậu nhanh chóng, 1236-1237 Xem thêm Sự tuyệt chủng hàng loạt Các loài nhập cư, lý thuyết địa sinh học trên đảo, 11961198, 1199 Các loài các loại tương tác của, 1170-1171 đồng tiến hóa và, 1171-1172 cạnh tranh, 1182-1185 tiến hóa của các tương tác đối kháng, 1172-1177 tồn tại dưới dạng liên tục, 1171 động vật ăn cỏ, 1175-1176 tác động đến cộng đồng, 1193-1195 tương sinh, 117-1182 Loài tên, 462 Nhóm loài, 1197, 1198 Xác định độ phong phú của loài, 1195 mất môi trường sống và, 1232 tác động đến sự ổn định của cộng đồng, 1202-1203 sự đa dạng loài và, 1195-1196 sử dụng làm tiêu chí cho các khu bảo tồn, 1237 phục hồi vùng đất ngập nước và, 1239, 1240 Cây loài, 529-530 Mối quan hệ giữa loài và vùng, 1197 Nhiệt dung riêng, 32 Miễn dịch cụ thể ở thực vật được xác định và mô tả, 799 tính kháng gen đối với gen, 800 phản ứng quá mẫn, 800-801 phytoalexin, 799-800 tính kháng mắc phải toàn thân, 801 Spemann, Hans, 910-911, 912 Tinh trùng của cây lá kim, 594, 595 đóng góp cho hợp tử, 903 thụ tinh kép ở thực vật hạt kín, 600-601, 781, 783 thụ tinh ở động vật, 884-887 thụ tinh ở người, 892 phân lập giao tử và,477 dấu ấn gen ở động vật có vú, 344-345 ở rêu, 576 sản xuất ở động vật, 882-884 sản xuất ở người, 889-890, 891 giải phóng trong sinh sản, 887 công nghệ sinh sản ở người, 897, 898 ở thực vật có hạt, 589 ở tinh dịch, 889 chuyển giao trong thụ tinh bên trong, 887 Xem thêm Tương tác tinh trùng-trứng Tế bào tinh trùng, trong sinh sản hữu tính của thực vật hạt kín, 780, 781, 783 Tinh trùng, 883, 884, 889, 891 Tế bào sinh tinh, 883-884, 889, 891 Sinh tinh ở động vật, 883- 884 điều hòa nội tiết tố ở người, 892 ở người, 889-890, 891 Spermatogonia, 883, 889, 891, 908 Spermatophores, 887 Spermatozoa, 889, 891 Tương tác tinh trùng-trứng kích hoạt sự phát triển ở động vật, 903-904 chặn đa tinh trùng, 885 , 886-887 độ đặc hiệu trong, 884-886 Thạch diệt tinh trùng, 898 Spermophilus beldingi, 1117 Spermophilus parryii, 10 Sperry, Roger, 980 Sphaerechinus grainaris, 682 Sphagnum, 578 Sphenodon punctatus, 694 Đối xứng hình cầu, 634 Cơ vòng, 1059 , 1060, 1061 , 1080 Bướm đêm Sphinx, 588 Máy đo huyết áp, 1032, 1033 Gai, 633, 643, 644 Vị cay/nóng, 951 Bọ nhện, 1201, 1203 Khỉ nhện, 702 Công nghệ sinh học tơ nhện, 59 tính chất, 39 cấu trúc protein, 39, 45 , 46 thí nghiệm tước đoạt nhện, 1095 tiêu hóa thức ăn bên ngoài, 1055 hệ thần kinh, 941 chuyển tinh trùng vào tế bào sinh tinh, 887 màng, 669 Spiegelman, Bruce, 839 rêu gai, 581 gai nhỏ, 597 gai (hoa), 597 tật nứt đốt sống, 916 tủy sống phát triển, 968 phát triển sớm, 916 chức năng, 969 dây thần kinh của hệ thần kinh tự chủ, 974, 975 phản xạ, 942-943 cấu trúc và chức năng, 941-942 Chấn thương tủy sống, 970 Chuyển vị tủy sống, 969 Dây thần kinh cột sống, 942, 968 Cột sống phản xạ, 942-943, 969, 1080 Bộ máy trục chính, 212, 213-214, 215 Xem thêm Trục phân bào Điểm kiểm tra lắp ráp trục chính, 215 Tế bào trục chính, của vỏ não thùy đảo, 983 Gai xương rồng, 807 trong cơ chế phòng vệ thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 1175 trong số nhím biển, 681 Cá heo quay, 700 Giun đầu gai, 657-658 Spiralians, 671, 672, 1009 Tách xoắn ốc, 633, 653, 905 Van xoắn ốc, 1057 Spiralians, 633, 653 Xem thêm Lophotrochozoans Spirillum, 528, 529 Spirobranchus, 638 Spirochetes, 533 Spirographis spallanzanii, 661 Spirometer, 1012 Lá lách, 857, 1038 Spliceosome, 292 "Split-brain" nghiên cứu, 980-981 Bọt biển trong

phát sinh loài động vật, 630 bất đối xứng, 634 bám dính tế bào và nhận dạng tế bào, 110, 111 mô tả, 643-644 tiêu hóa, 1056 lọc thức ăn, 637 phân nhóm chính và số lượng loài sống, 632 khí hô hấp trao đổi, 1007 sự giống nhau của choanoflagellate với, 631, 633, 644 là nhóm chị em với tất cả các loài động vật, 648 thịt lá xốp, 720, 721 Sảy thai tự phát, 897 Thế hệ tự phát, 67-68 Đột biến tự phát, 308-309 Bào tử của rêu câu lạc bộ, 581 của dương xỉ, 582 của thực vật trên cạn, 575 của rêu tản, 577 của nấm mốc, 561 của nấm bào tử hợp tử, 618, 619 tế bào bào tử, 618, 619 Thành bào tử, trong quá trình tiến hóa của thực vật, 574 Bào tử xen kẽ các thế hệ, 575 của vi khuẩn lam, 532,533 phát tán ở rêu tản, 577 ở dị bào, 584-585 ở đồng bào tử, 584 ở thực vật có hạt, 590 ở bào tử, 563 ở nấm bào tử hợp tử, 618, 619 bào tử, 563 bào tử của thực vật hạt kín, 596, 600 ở cây lá kim, 595 ở dương xỉ, 582 trong thể đồng bào, 584 loài rêu sừng, 578.579 loài thực vật trên cạn, 575 loài rêu tản, 577 loài rêu, 578 loài thực vật đất không có mạch, 575, 576-577 mối quan hệ với thể giao tử trong quá trình tiến hóa thực vật, 590 loài thực vật có hạt, 590, 591 loài có mạch thực vật, 579 Sporopollenin, 590 Sporozoites, 564 Bào tử, 562 Lúa mì mùa xuân, 791 Đuôi xuân, 671, 672n

1-58 Index Spruces, 1200 Squamate, 693 Tế bào vảy, 818 sợi trục mực khổng lồ, 929, 930 Gen điều khiển mắt mực, 414 đặc điểm, 662-663 chuyển tinh trùng trong tế bào sinh tinh, 887 Srb, Adrian, 283, 284 gen SRY, 250 Protein SRY, 250 St. Johnswort, 1175 Đảo St. Matthew, 1149, 1166 Chọn lọc ổn định, 439 Nguyên tử ổn định, 25 Bảng sống đoàn hệ phụ thuộc vào giai đoạn, 1154 Stahl, Franklin, 268, 269, 270 Kính hiển vi trường sáng nhuộm màu, 80 Nhị hoa , 591, 596, 598, 779 Năng lượng tự do tiêu chuẩn từ quá trình oxy hóa glucose, 149, 166 từ quá trình oxy hóa NADH, 168 Stapes, 954, 955 Staphylococcus, 531, 608 Staphylococcus aureus, 281, 301, 531 Hoa hồi, 602 Enzyme phân nhánh tinh bột 1 (SBE1), 237 Tinh bột dạng hạt, 53 Tinh bột trong sắn, 708 chuyển hóa thành ethanol nhờ nấm men, 623 sản xuất trong quang hợp, 195-196 cấu trúc và chức năng, 53, 54 Sao biển, 681, 682 Xem thêm Sao biển Starling, Ernest, 838 , 1041 Lực lượng của Starling, 1041 Ngôi sao, điều hướng theo, 1109-1110 Codon khởi đầu, 289, 295, 296 Đói khát, 1050 Thống kê, 13-14 Tấm bia, 717, 718 Hàu sao, 1184 Liệu pháp tế bào gốc, 102, 392 Tế bào gốc được xác định, 381, 408 trung mô, 392, 394, 408 đa năng, 408, 410 đa năng, 408-409 ứng dụng y tế tiềm năng, 77 Xem thêm Tế bào gốc phôi Gibberellin kéo dài thân và, 761 ức chế bởi cytokinin, 768 Mô khí dung thân, 808 hàng năm vòng, 722-723 ưu thế đỉnh, 765 giâm cành, 793 ảnh hưởng của ethylene đến sinh trưởng, 770 chức năng, 709, 720 biến đổi, 720 sinh trưởng sơ cấp không xác định, 719-720 sinh trưởng thứ cấp, 721-723 dày lên ở thực vật một lá mầm, 723 sinh sản sinh dưỡng ở thực vật hạt kín, 792-793 Stenella longirostris, 700 Steno, Nicolaus, 506 Steppe, 1131 Steppuhn, Anke, 804 Stereocilia, 953-954, 955 Khử trùng, như một phương pháp tránh thai, 898 Xương ức, 695 Hormon steroid của vỏ thượng thận, đặc điểm 849-850 của, 836 ecdysone, 840-841 ở thực vật, 771 cấu trúc và chức năng, 58 con đường tổng hợp, 836 Xem thêm Steward tình dục Steward, Frederick, 405 Stewart, Caro-Beth, 492-493, 494 Côn trùng dính, 672, 673 Mô hình cây gậy, về cấu trúc bậc ba protein, 47-48 Đầu dính, 374 Nhụy trong cấu trúc hoa, 591, 597 sự nảy mầm của hạt phấn, 780, 782 phản ứng rút lại ở hoa khỉ bụi, 598, 599 Cây cà kheo, 1194 Cá đuối gai độc, 445, 687 Nấm Stinkhorn, 2 Cổ phiếu, trong ghép, 793, 794 Stolon, 792 Chất đệm axit trong dạ dày, 36 tiêu hóa hóa học trong, 10601061 enzyme tiêu hóa, 1062 chức năng của tế bào biểu mô niêm mạc, 1058 ở người, 1058 pH ở người, 161 sản xuất gastrin, 1065 sản xuất ghrelin , 1067 giải phóng nhũ trấp vào ruột non, 1061 ở động vật nhai lại, 1064 chuyển động phân đoạn, 1060 ở ruột ống, 1056 lỗ khí ở thực vật CAM, 734 đóng lại để ứng phó với stress hạn hán, 809 kiểm soát sự mất nước và hấp thu carbon dioxide, 732-734 nguồn gốc hệ thống mô da, 712 chức năng, 198, 721 ở rêu, 577 trong tiến hóa thực vật, 574 sự điều hòa số lượng và chức năng của thực vật, 734 ở xerophyte, 807 lỗ khí khổng, 807 Tế bào đá, 714 Bọ đá, 672,673 Stoneworts, 572-573 Stop codon trong mã di truyền, 289 đột biến vô nghĩa, 306, 307 dịch mã, 296-297, 298 Protein dự trữ, 42 Strabismus, 921 Stramatolites, 539 Stramenopiles, 555-556, 557a, 506 Biểu mô phân tầng , 818 Địa tầng, 506 Tầng bình lưu, 1211, 1212 Dâu tây, 601 Cây dâu tây, 720, 792 Dòng suối, 1140 Sức mạnh, tác động của việc tập thể dục, 996 Rèn luyện sức mạnh, tác động lên cơ bắp, 996 Strepsipterans, 672 Streptococcus pneumoniae, 260-261 Streptokinase, 385 Streptomyces, 532 Streptophytes, 572, 573 Căng thẳng, khi mang thai, tác động của, 328 Cortisol phản ứng với căng thẳng và, 849-850 ở thực vật, 337 Yếu tố phản ứng căng thẳng (SRE), 337 Thụ thể căng trong điều hòa huyết áp, chức năng 1044, 1045 ở tôm càng , 947 ở phản xạ giật đầu gối, 942 điều hòa huyết áp, 1088-1089 Cơ vân. Xem Cơ xương Striga, 626, 753 Strigolactones, 747, 748, 753 Strobili, 581 Đột

quỵ xơ vữa động mạch và, 1042-1043 điều trị bằng TPA, 385 Tổng hợp carbohydrate Stroma trong, 193-197 phản ứng không phụ thuộc vào ánh sáng, 188 thay đổi pH do ánh sáng, 196 cấu trúc và chức năng, 92, 93 Stromatolite, 5, 512, 513 STR. Xem Lặp lại song song ngắn Gen cấu trúc, điều hòa ở sinh vật nhân sơ, 330-332, 333 Đồng phân cấu trúc, 41 hexose, 52 họa tiết cấu trúc, 335-336 Protein cấu trúc, 42 Struthio camelus, 695 Kiểu, 591, 597, 782 Động mạch dưới đòn, 1031 Tĩnh mạch dưới đòn, 1031 Sự hút chìm, 509 Suberin, 717, 798 Tuyến nước bọt dưới lưỡi, 1058 Tuyến nước bọt dưới hàm, 1058 Lớp dưới niêm mạc, 1058, 1059 Nhóm quần thể, 1161, 1162 Lớp dưới đất, 745 Chất P, 940 Phosphoryl hóa ở mức cơ chất, 170 Chất nền ảnh hưởng đến tốc độ phản ứng , 156 trong các phản ứng được xúc tác bởi enzyme, 152-153 tương tác với enzyme, 154-155 Kế thừa, 1201-1203 Succinate dehydrogenase, 172 Axit Succinic, 70 Mọng nước, 807 Các loại mọng nước không có ở Úc, 1126 thích nghi với điều kiện rất khô, 807 chuyển hóa axit crassulacean in, 200 trong quần xã sa mạc nóng bức, 1132, 1133 sinh sản sinh dưỡng, 793 Hút (của đỉa), 661 Hút (của thực vật), 793 " Hút vết thương ở ngực," 1016 Sucrases, 152, 1062 Sucrose chuyển vị phloem, sản xuất 734-735 ở thực vật, cấu trúc 195, 201, 53 Hội chứng hô hấp cấp tính đột ngột (SARS), 501 Táo đường, 785 Củ cải đường, 718 Đường phốt phát, 55 Mía, 603 Đường hình thành glycoprotein, 301 được hình thành trong các thí nghiệm tổng hợp prebiotic, 70 được tìm thấy trên thiên thạch, 69 chuyển vị phloem, 734-738 Sulci, 970 phân bón vô cơ ion Sulfate, 747 lọc trong đất, 746 polysacarit sunfat. 111 Nhóm Sulfhydryl, 40 Sulfolipid, 92 Sulfolobus, 2, 536 Lưu huỳnh trong dinh dưỡng động vật, 1052 khả năng liên kết cộng hóa trị, 27 trong dinh dưỡng thực vật, 741 được tạo ra bởi vi khuẩn quang tự dưỡng, 538 đồng vị phóng xạ trong thí nghiệm Hershey-Chase, 262-263 Chu trình lưu huỳnh toàn cầu chu kỳ, 1219-1220 sinh vật nhân sơ và, 539 Sulfur dioxide trong chu trình lưu huỳnh toàn cầu, 1219 từ núi lửa, 510 kết tủa axit sulfuric và,12191220 thuộc tính của, 34 Mặt trời, Yuxiang, 182 Sundews, 751, 752 Hoa hướng dương, 811 Ánh sáng mặt trời. Xem Bức xạ mặt trời "Siêu vi khuẩn" 357, 373 Phân cắt bề ngoài, 905 Tĩnh mạch chủ trên, 1030, 1031 Superoxide, 175, 176 Superoxide dismutase, 176 Hạt nhân siêu âm (SCN), 1108 Tỷ lệ diện tích bề mặt trên thể tích, của tế bào, 78-79

Chỉ số 1-59 Dòng chảy bề mặt tác động sinh thái của phân bón hóa học, 740, 1207, 1219, 1221 chuyển động của các nguyên tố và, 1213 Chất hoạt động bề mặt phổi có sức căng bề mặt và, 1015 nước, 33 Chất hoạt động bề mặt, 1015 Sự sống sót, tiến hóa nhờ chọn lọc tự nhiên và, 6 Khả năng sống sót, 1154, 1156 Đường cong sống sót, 1155-1156 Máy cấp liệu treo, 637, 638 Dây treo, 711 Quản lý bền vững, 1224 Sutherland, Earl, 132-133 Sutterella, 540 Đơn vị Svedberg, 364 Nuốt, 1059 Đầm lầy, 1140 Tế bào mồ hôi, 561 tuyến mồ hôi, 105 , 697 Đổ mồ hôi, 105, 829 Khoai lang, 718 Cây khoai lang-ngô, 1203 Vị ngọt, 951 Ngải cứu ngọt, 797 Gen SWII, 794 Bong bóng bơi, 687 Cúm lợn, 877 Đuôi kiếm, 459 Sycon, 643 Tương tác cộng sinh được xác định, 102, 612 loài nội cộng sinh dinoflagellate trong san hô, 565, 566 sự tiến hóa của quá trình cố định đạm ở cây họ đậu, 521 loài giun sừng và vi khuẩn lam, 579 giữa thực vật và vi khuẩn đất, 747-748 Vibrio và mực ống đuôi cụt Hawaii, 546 Sự đối xứng trong sơ đồ cơ thể động vật, 634-635 hình ngũ giác, 680, 681 Xem thêm Đối xứng song phương; Đối xứng xuyên tâm Phân chia giao cảm trong điều hòa huyết áp, 1044, 1045 tác dụng lên nhịp tim, 1034 ảnh hưởng đến cơ trơn, 993 cấu trúc và chức năng, 974-975 Phân biệt giao cảm, 473, 475 Symplast, 729, 730, 744 Con đường giao cảm, 736 Symporters, 118 , 1063 Synapomorphies, 452 Synapses làm sạch chất dẫn truyền thần kinh, 940 chức năng của, 926 chức năng của tế bào hình sao, 926-927 ức chế hoặc kích thích, 938 ionotropic và metabotropic, 938-939 tiềm năng lâu dài và trầm cảm lâu dài, 982 mối nối thần kinh cơ, 936 -938 số trong não người, 943 tổng hợp đầu vào khớp thần kinh của tế bào sau khớp thần kinh, 938 ba bên, 927 loại, 926, 936 khớp thần kinh, 219, 220 khe hở tiếp hợp, 936, 937 khớp thần kinh, 682 "đồng bộ" cơ, 998 Syncytium, 905 Synergids trong sinh sản hữu tính ở thực vật hạt kín, 779, 781 thoái hóa, 783 tăng trưởng ống phấn và, 782 Sự thay thế đồng nghĩa được xác định, 491 ảnh hưởng của các phương thức chọn lọc đến tỷ lệ thay thế, 492-494 Tế bào tổng hợp, 359, 360 DNA tổng hợp , 380 Hormon tổng hợp, trong thuốc tránh thai, 896 Bệnh giang mai, 533 Hệ thống, 451 Kháng thuốc mắc phải toàn thân, ở thực vật, 801 Mạch hệ thống ở động vật lưỡng cư, 1029 ở chim và động vật có vú, 1030 mạch máu, 1027-1028 được xác định, 1027 ở cá phổi, 1028 ở bò sát, 1029-1030 Bệnh lupus ban đỏ hệ thống (SLE), 876 Hệ thống sinh học, 157, 181 Tâm thu, 1031-1032, 1039 Huyết áp tâm thu, 1032, 1033 Szostak, Jack, 73 Thụ thể tế bào T liên kết với các kháng nguyên, 871-872 trong đáp ứng miễn dịch tế bào, 864, 865 chức năng của, 859 trong

đáp ứng miễn dịch dịch thể, 864, 865 tính đặc hiệu của miễn dịch thích ứng và, cấu trúc 862-863, 871 tế bào T là tế bào trình diện kháng nguyên, 864 liên kết của thụ thể tế bào T với kháng nguyên , 871-872 trong phản ứng miễn dịch tế bào, 863, 864, 865 xóa dòng, 865 chọn lọc dòng, 865, 866 cytokine, 859 trong quá mẫn muộn, 876 tế bào T tác động, 865, 866, 871, 872, 873, , 874 chức năng của,858 tương tác với các tế bào trình diện kháng nguyên, 872 sự trưởng thành ở tuyến ức, 857 tế bào T ghi nhớ, 865 chọn lọc ở tuyến ức, 872 T DNA, 377 tế bào T-helper (TH) trong phản ứng miễn dịch tế bào, 864, 865, 872, 873 trong lớp chuyển đổi, 870-871 trong quá mẫn muộn, 876 sự phát triển của tế bào plasma và, 867 trong nhiễm HIV, 876, 877 trong phản ứng miễn dịch thể dịch, 864, 865, 872, 873 điều hòa bởi Tregs, 874 ống T, 989, 990, 992 Thể thực khuẩn T2, thể thực khuẩn 261-263 T4, thể thực khuẩn 543 T7, 316 Tachyglossus aculeatus, 697 Tôm nòng nọc, 670 Nòng nọc, 678 Taeniopygia guttata , 1100-1101 Taeniura lymma, 445 Taiga, 1129-1130 Tamoxifen, 325 Sán dây, 6 38, 641, 657 , 675, 888, 1176 Taproots, 710, 718, 808 Tarantulas, 669 Taraxacum officinale , 1153 Tardigrades, 632, 667-668 Taricha grainosa , 445 Tarsius pumilus, 1230-1231 Tarweeds, 481-482 Dự án bộ gen quỷ Tasmania , 255 Quỷ Tasmania , 232, 245, 255 Vị giác, 951 Nụ vị giác, 951 Lỗ chân lông vị giác, 951 Tat protein, 342 hộp TATA, 333-334, 335 Tatum, Edward, 282-283 Tài xế taxi, 967 Taxol, 96, 604 Taxon (taxa) sinh học danh pháp, 462, 463-464 được xác định, 451 phân loại Linnaean, 462-463 đơn ngành, 463 Phân loại học, 462-464 Taxus brevifolia , 604 Bệnh Tay-Sachs, 91 yếu tố phiên mã Tcf-3, 912 Màng tế bào, 954 Men răng, 21 in động vật có vú, 697 mảng bám, 539, 540 cấu trúc và chức năng, 10551056 Tegeticula yuccasella, 1181 Telencephalon, 968, 969, 970-973 Teleomeres, 275 Telomerase, 229, 275 Telophase (nguyên phân), 212, 215, 216, 217 Telophase I (giảm phân)), 221, 223 Telophase II (giảm phân), 221 Teloschistes exilis, 613 Rừng rụng lá ôn đới, 1126, 1130-1131 biến đổi khí hậu toàn cầu và, 1217-1218 Đồng cỏ ôn đới, 1131-1132 Thích nghi với nhiệt độ, 821 quần xã rừng thường xanh ôn đới và phương bắc , 1129 quần xã chaparral, 1134 quần xã sa mạc lạnh, 1133 hiệu ứng khuếch tán, 114 hiệu ứng lên enzyme, 161-162 ảnh hưởng đến sinh vật sống, 820-821 ảnh hưởng đến cấu trúc protein, 50 ảnh hưởng đến quần xã sinh vật trên cạn, 1126 nhiệt độ cao nhất tương thích với sự sống, 535 quần xã sinh vật sa mạc nóng, 1132 tác động của độ hòa tan của khí trong chất lỏng, 1006 tác động đến trao đổi khí hô hấp của động vật thủy sinh, 1007, 1008 kích thích ra hoa và, 791 ảnh hưởng đến việc xác định giới tính, 420-421 tính lưu động của màng và, 107 sự thích nghi và phản ứng của thực vật với nhiệt độ cực đoan, 810 quần xã rừng rụng lá ôn đới, 1130 quần xã đồng cỏ ôn đới, 1131 quần xã rừng gai và thảo nguyên nhiệt đới, 1135 khả năng chịu đựng cực đoan của nấm, 611 quần xã rừng rụng lá nhiệt đới, 1136 quần xã rừng mưa nhiệt đới, 1137 quần xã vùng lãnh nguyên, 1128 sơ đồ khí hậu Walter, 1138 Xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ, 420-421 Đột biến nhạy cảm với nhiệt độ, 306 Độ nhạy nhiệt độ (Q10), 821 Mẫu trong sao chép DNA, 268, 272 trong phản ứng PCR, 277, 278 telomeric, 275 trong tổng hợp DNA trong ống nghiệm, 267 Thời gian sự cô lập, 476 Thùy tạm thời, 971 Tổng hợp thời gian, 938 Gân, 953, 1002, 1003 Tennessee Shiner,472 Sức căng được tạo ra bởi các sợi cơ xương, 996 Xem thêm Cơ chế căng-kết dính thoát hơi nước Các xúc tu của động vật chân đầu, 664 của lophophores, 652 Teosinte, 419, 723-724 Teosinte phân nhánh 1 (tbl) gen, 723-724 Ter site, 206 Các chồi cuối, 709

1-60 Chỉ số Chấm dứt, phiên mã, 287, 288 Mối, 672, 673, 1135 Terpenes, 802 quần xã sinh vật trên cạn. Xem Quần xã Hành vi lãnh thổ, 1103-1104, 1105 Cuộc gọi lãnh thổ, 1112 Sinh vật tiêu thụ bậc ba, 1190, 1191 Nội cộng sinh bậc ba, 552 Thời kỳ bậc ba, 506-507 , 519, 522 Cấu trúc protein bậc ba, 46-49 Con lai thử nghiệm, 237, 238 Amip di chúc, 560 Hormon tinh hoàn, 842 ở người, 889, 891 sinh tinh ở, 882-884, 889-890, 891 Ung thư tinh hoàn, 259 Hoạt động của testosterone, 842 dưới dạng androgen, 850 kiểm soát biểu hiện bài hát ở loài chim biết hót, 1101 trong lựa chọn nang trứng đối với sự rụng trứng, 895-896 ở tuổi dậy thì ở người, 892 hành vi tình dục ở chuột và, 1099 sự sinh tinh và, 889, 892 cấu trúc, 836 xác định giới tính phụ thuộc vào nhiệt độ và, 420 hành vi lãnh thổ ở thằn lằn và, 1103, 1104 Xem thêm Stetanus sinh dục Uốn ván (bệnh), 542 Uốn ván (co cơ), 994-995 Độc tố uốn ván, 936 Tetracycline, 281, 295 Tetrads, 219, 247-249, 250 Tetrahydrofolate, 158 Tetraiodothyronine (T4), 845, 846, 847 Tetraodon nigroviridis, 361 Tetraploids, 224-225, 226 sự tiến hóa chi của động vật bốn chân, 690 sửa đổi khe hầu, 684 Tetrodotoxin (TTX), 445.500 bò sừng dài Texas, 440 protein TFIIB, 334 protein TFIID, 334, 335 protein TFIIE, 334 protein TFIIF, 334 protein TFIIH, 334 gen Tgal, 419 chức năng của đồi thị, 969, 970 trong khi ngủ, 979 trong xử lý thị giác, 975,

977 Thalassarche chrysostoma, 1109-1110 (3-Thalassemia, 292-293 Thale cress. Xem Arabidopsis thaliana Thaliaceans, 684 thalidomide, 920 thalloid gan, 577 Thallus, 613 Thamnophis sirtalis, 445 tế bào thecal, 895-896 Thiếu phương pháp giới hạn, 820 Thermocline, 1214 Nhiệt động lực học, định luật, 146-147 Thermogenin, 827-828 Vùng trung tính nhiệt, 826 Thermophiles, 532, 536 Thermoplasma, 537 Thermoreceptor, 947, 948 Hành vi điều chỉnh nhiệt, 822, 823 bảo tồn nhiệt trao đổi chất trong "nóng" ; cá, 825 kiểm soát lưu lượng máu đến da, 824-825, 828 ngân sách năng lượng và, 823-824 sản xuất nhiệt trao đổi chất ở động vật biến nhiệt, 825-826 sản xuất nhiệt trao đổi chất, 822 vai trò của vùng dưới đồi ở động vật có vú, 829-830 chiến lược trong ectotherms, 824 chiến lược trong động vật thu nhiệt, 824, 826-831 Thermotoga , 529, 532 Thermus Aquas , 277-278, 532 Theropod, 694, 695 Thiamin, 1053 , 1054 Thioredoxin, 196-197 Thistles, 784, 1201 Thlaspi caerules điều tra, 811 Lồng ngực khoang, 1014, 1015-1016 Ống ngực, 857, 858, 1042, 1063 Đốt sống ngực, 418 Rừng gai, 1135-1136 Gai, trong cơ chế phòng vệ của thực vật chống lại động vật ăn cỏ, 1175 "Bị đe dọa" loài, 1231 Trái tim ba ngăn, 1029 Tầm nhìn ba chiều, 977-978 3' End, 266 Cá gai ba gai, 423-424 Lười ba ngón, 1137 Threonine, 44 Điện thế màng ngưỡng, 933 "Gen tiết kiệm" 1048 Bọ trĩ, 672, 673 Thrombin, 1039 Thrombus, 1042, 1043 Hệ thống vận chuyển điện tử Thylakoid, 191-192 phản ứng ánh sáng,188 quá trình photpho hóa và tổng hợp ATP, 192-193 hệ thống quang học, 190 cấu trúc và chức năng, 92, 93 ghép cặp bazơ bổ sung thymine, dimer hóa 63-65 bằng tia UV, 277 trong cấu trúc DNA, 264, 265, 266, 267 ảnh hưởng của bức xạ cực tím lên, 309 được hình thành từ quá trình khử amin cytosine, cấu trúc 310, 63 dimer Thymine, 277 Thymosin, 842 Xóa dòng tuyến ức trong, 865, 872 hormone của, 842 trong hệ bạch huyết, 857 sự trưởng thành của tế bào T điều hòa trong, 874 chọn lọc tế bào T, 872 Thyroglobulin , 845, 846 Tuyến giáp, 320, 842, 845-847 Hormon kích thích tuyến giáp (TSH), 846, 847, 1101 Thyrotropin, 842, 843, 846 Xem thêm Hormon kích thích tuyến giáp Hormon giải phóng Thyrotropin (TRH), 844, 846 Tác dụng của thyroxine, 842 bướu cổ, thời gian bán hủy 846-847, 853 sản xuất và điều hòa, cấu trúc 845-846, 836 Thysanoptera, 672 Thysanura, 672 Ti plasmid, 377 Ticks, 638, 639, 668, 669 Thông gió thủy triều, 1012-1013 Hổ, 1172, 1234, 1235 Ngã ba chặt chẽ. 111, 112 Cửa sông Tijuana, 1239, 1240 Tiktaalik roseae, 689, 690 Till, James, 408 Tilman, David, 1202 La bàn mặt trời bù thời gian, 1111 Giả thuyết thời gian, độ dốc vĩ độ trong đa dạng, 1196 Tinamous, 694 Tinbergen, Niko, 1095 -1096 Chất kích hoạt plasminogen mô (TPA), 384-385 Chất kích thích đặc hiệu mô, 384 Hệ thống mô. Xem Hệ thống mô thực vật Cấy ghép mô, 874 Khái niệm phân cấp sinh học của mô, 9 khuếch tán bên trong, 114 mối quan hệ giữa tế bào, mô và cơ quan, 817-820 Xem thêm các loại mô cụ thể Titin, 291, 988, 996 Đặc điểm của cóc, 690-691 lai vùng, 479 chất thải nitơ được bài tiết, 1075 tín hiệu ra hoa của thuốc lá từ "đồng hồ bên trong"; 792 Voi ma mút Maryland, 787 nicotine trong mật hoa, 1181 Sâu bướm thuốc lá, 348 Virus khảm thuốc lá, 285 Tocopherol, 1053 Thụ thể giống Toll, 860 Bệnh cà chua, 798 kiểu hình lùn, 760, 761 biến đổi gen để chịu mặn, 388, 389 Tomocerus nhỏ, 671 Lưỡi, vị giác ở người, 951 Tonoplast, 710 Địa hình, tác động đến quần xã, 1126-1127 Lớp đất mặt, 745, 1132 "Ngư lôi" phôi thai, 393 Tổng sức đề kháng ngoại vi (TPR), 1043 Nhân bản động vật toàn năng, 406-407 được xác định, 394 nhân bản thực vật, 405-406 trong phát triển thực vật, 710 Touch, 952 Độc tính, 542 Độc tố Bacillus thuringiensis trong thực vật chuyển gen, 387-388, 389 vi khuẩn, 542 dinoflagellate, 549 tác động lên protein khớp thần kinh, 936 trong mật hoa thực vật, 1181 Toxoplasma, 554 Toxostoma guttatum, 1232 gen TP 5 3, 306 protein TP53, 306 TPA. Xem Chất kích hoạt plasminogen mô Khí quản ở chim, 1011, 1012 ở người, 1013, 1014 Khí quản, 671, 1009 Hệ thống khí quản, 1009 Yếu tố khí quản, 714 Mô tả về khí quản, 714 trong quá trình tiến hóa của thực vật có mạch, 579 ở thực vật hạt trần, 593 ở thực vật có mạch , 573 Trachemys scripta, 420 Tracheophytes, 573 Xem thêm Thực vật có mạch Sự đánh đổi trong sinh sản động vật, 641-642 hạn chế về tiến hóa, 445 Gió mậu dịch, 1124, 1125 Đặc điểm thích nghi, 433 tổ tiên và dẫn xuất, 452 xác định, 234,431 trội và lặn, 235 trong các con lai đơn bội của Mendel, 234-236 định tính và định lượng, 439 trong chọn lọc giới tính, 435-436 nguồn dữ liệu để phân tích phát sinh gen, 454-456 sử dụng để xây dựng cây phát sinh gen, 453, 454 Phiên mã so sánh ở sinh vật nhân sơ và sinh vật nhân chuẩn, 334 thành phần cần thiết cho, 286 phiên mã gen khác biệt trong quá trình biệt hóa, 398-399 DNA, 65 tác động của việc sửa đổi histone, 344 tỷ lệ lỗi, 288

Chỉ số 1-61 trong biểu hiện gen, 284-285 biểu hiện gen trong bộ gen RNA, 285 mã di truyền, 288-289 tầm quan trọng của việc bắt cặp bazơ với, 65, 67 khởi đầu bằng truyền tín hiệu, 139 khởi đầu ở sinh vật nhân

chuẩn, 335, 336 trình tự không mã hóa, 290 -291 xử lý bản phiên mã gen trước khi dịch mã, 291-293 điều hòa ở sinh vật nhân sơ, 329-333 RNA được tạo ra bởi, 286 vai trò của mRNA trong, 285 tín hiệu bắt đầu và dừng, 297 bước vào, 286-288 kích thích bởi phytochrome ở thực vật, 773 -774 cấu trúc và chức năng của RNA polymerase, 286 trong chu trình sinh sản của virus, 340 gen nhiễm sắc thể X, 345-346 kéo dài phiên mã, điều hòa gen HIV và, 341-343 Các yếu tố phiên mã liên kết với các yếu tố thúc đẩy, 328 sự biệt hóa tế bào và, 336, 337, 338, 399 trong xác định số phận tế bào, 397-398 điều hòa phối hợp các bộ gen, 336-337 xác định sự phân chia cơ thể của ruồi giấm và, 401-405 chất tăng cường và chất làm im lặng, 335 làm công tắc di truyền, 415 làm thụ thể nội bào, 130- 131 gen nhận dạng cơ quan thực vật và 400 tổ chức phôi sơ cấp và 911-912 có vai trò trong quá trình phiên mã, 286 trong con đường truyền tín hiệu, 126-127 mô típ cấu trúc và liên kết với DNA, 335-336 điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân chuẩn và 333-334, 335 Điều hòa phiên mã ở sinh vật nhân chuẩn, 333-338 ở sinh vật nhân sơ, 329-333 Transducin, 961 Transects, 1151 Transfection, 263, 376 Xem thêm các vị trí liên kết RNA chuyển dạng (tRNA) trên ribosome, 295 sạc bằng axit amin, vị trí 293, 294 và vai trò trong tế bào nhân chuẩn, 286 được tạo ra bởi phiên mã, 286 vai trò trong dịch mã, 285, 293-294, 295-297, 298 tính đặc hiệu trong liên kết với một axit amin, 294 dao động, 294 Biến đổi được xác định, 376 phương pháp, 376-377 Xem thêm Di truyền biến đổi Biến đổi yếu tố tăng trưởng-p (TGF-p), 912 Truyền máu, 243 Nhân bản động vật biến đổi gen, 407 dược phẩm, 385-386 Tế bào chuyển gen, 376 Cây chuyển gen hiệu quả sử dụng nước, 726 tổng quan, 386-388, 389 mối quan tâm của công chúng, 388- 389 Đột biến chuyển tiếp, 306 Trạng thái chuyển tiếp, 151-152 Chất trung gian ở trạng thái chuyển tiếp, 152 Chặn dịch mã để nghiên cứu biểu hiện gen, 382 kéo dài, 296, 297 trong biểu hiện gen, khởi đầu 284-285, tổng quan 295-296, 293 polyribosome, 297, 298 điều hòa ở sinh vật nhân chuẩn, 348,23 RNA, 65 vai trò của ribosome, 285, 294-295 vai trò của tRNA trong, 285, 293-294, 295-297, 298 tín hiệu bắt đầu và dừng, 297 kết thúc, 296-297, 298 trong chu trình sinh sản của virus, 340 Chuyển vị, 224, 304, 308 Miền xuyên màng, 108 Protein xuyên màng, 108, 112, 113 Kính hiển vi điện tử truyền qua, 81 Thoát hơi nước, 732 Cơ chế căng thẳng-thoát hơi-gắn kết, 731-732 Chức năng của protein vận chuyển, 42 ở ruột non, 1063 Transposon (yếu tố có thể thay thế) trong bộ gen của sinh vật nhân chuẩn, 364-366 trong bộ gen của con người, 366 là tác nhân gây đột biến trong các nghiên cứu về bộ gen tối thiểu, 359, 360 đột biến gây ra bởi, 308 là DNA không mã hóa, 495 trong bộ gen của sinh vật nhân sơ, 358 -359 RNA can thiệp nhỏ và 348 ống ngang. Xem đột biến chuyển đổi ống T,306 Trastuzumab, 871 Travisano, Michael, 489-490 Cây dương xỉ, 520, 580, 581 Cây sự sống, 6-9, 451, 522 Chuột chù cây, 698 tế bào Treg, 863, 874 Treponema pallidum, 533 Kỷ Triassic, 506-507 , 518 , 521 Chu trình axit tricarboxylic. Xem Chu trình axit citric Trichinella xoắn ốc, 666 Trichinosis, 666 Trichocysts, 554, 555 Trichoglossus haematodus, 696 Trichomes, 713, 807 Trichomonas vagis, 558 Trichoplax adhaerens, 629 Trichoptera, 672 Trifolium repens, 443-444 Trichoplax adhaerens, 751- 752 Triglycerid hấp thụ trong ruột non, 1062, 1063 cấu trúc và chức năng, tổng hợp 56-57, 56 Triiodothyronine (T3), 845, 846, 847 Trilobites, 668 Tam cá nguyệt, của thai kỳ, 919-920 Trimethylamine oxit (TMAO), 1073 Triops longicaudatus, 670 Triose phosphate, 195 khớp thần kinh ba bên, 927 động vật tam bội, 633 tam bội, 224-225, 473, 475, 783 Trisomics, 224 Triticum aestivum, 226 Triticum monococcum, 226 Triticum turgidum, 226 Tritium, 22 tRNA. Xem Chuyển gen RNA tRNA, 364 Trochophores, 640, 652, 653 Trophic Casc, 1193-1194 Trophoblast trong cộng đồng, 1190, 1191 truyền năng lượng giữa, 1190-1192 Trophoblast, 906, 907, 919 Trophosome, 660 Tropic hormone, 843 Tropical lãnh nguyên núi cao, 1128 Rừng nhiệt đới rụng lá, 1136-1137 thường xanh, 1129, 1130 loài chủ chốt, 1194-1195 Tỷ lệ mất rừng nhiệt đới hiện tại, 1232 mô tả, 1137-1138 ước tính số lượng loài côn trùng trong, 651 hành lang phân mảnh và môi trường sống, 1233-1234 Xavan nhiệt đới, 1135-1136 Mô hình hoàn lưu khí quyển vùng nhiệt đới và, 1124 ảnh hưởng của mùa khô đến, 1126 Tropidolaemus wagleri, 638 Tropomyosin, 988, 990, 991 Troponin, 988, 990, 991, 998, 1034 Troposphere, 1211, 1212 Trp operon, 331 Bọ thật (hemipterans), 480, 672, 673, 674 Ruồi thật, 672, 672, 674 Điều hướng thực sự, 1109-1110 Truffles, 620 Trypanosoma brucei, 559 Trypanosoma cruzi, 559 Trypanosomes, 559 Trypsin, 144, 1062 Trypsinogen, 1062 Tryptophan, 44, 331 TSH. Xem Các thụ thể TSH của hormone kích thích tuyến giáp, 846-847 Tsien, Roger, 449 Sóng thần năm 2004, 1223 Kênh natri kháng TTX, 499, 500 Tuataras, 693, 694 Thắt ống dẫn trứng, 898 Thai ngoài tử cung, 906 Tế bào ống, 780 Bàn chân ống, 1078 , 1079 Tubulidentata, 698 Tubulin trong vi ống, 95-96 (xem thêm Vi ống) bộ máy trục chính, 213-214 Tubulinosema ratisbonensis, 617 Hoa tulip, 603 Yếu tố hoại tử khối u, 861 Methyl hóa DNA gen ức chế khối

u và, 344 tăng đột biến chức năng và, 306 đột biến trong ung thư ruột kết, 314 Khối u lành tính và ác tính, 227 protein chaperone và, 51 phương pháp điều trị nhắm vào chu kỳ tế bào, 228-229 Tundra, 1128-1129 Tunic, 684 Tunicates, 632, 679, 683, 684 Turbellarians, 657 tế bào bảo vệ áp lực Turgor chức năng và, 733 cơ chế tạo ra, 727 thẩm thấu và,114-115 trong sự mở rộng tế bào thực vật, 766 trong sự phát triển của thực vật, 710 trong mô hình dòng áp suất vận chuyển phloem, 736 không bào và, 93 hội chứng Turner, 250 Doanh thu, trong nước hồ, 1213-1214 Rùa, 420, 693, 694 Cành cây, 721-722 Nghiên cứu về các cặp song sinh, về những thay đổi biểu sinh, 344 Cặp song sinh, 907 Twitches, 994-995 Twitters, 1183 Điện di trên gel hai chiều, 369 "Thử nghiệm phân biệt không gian hai điểm,”" 952 Đuôi lông hai ngạnh, 671, 672 Ống tai, 954, 955 Màng nhĩ, 954, 955, 956 Tympanuchus cupido, 434 Đái tháo đường týp I, 848, 876 Đái tháo đường týp II, 848, 853 Typhlosole, 1057

1-62 Index Tyrosine, 44 Tyto alba, 696 u Ubiquinone (coenzym Q10), 172, 173 Ubiquitin, 349 UCP1 (tách 1) protein, 165, 174, 182 Ulmus procera, 793 Ulna, 423 Nguyên nhân cuối cùng của hành vi động vật, 1096 Gen Ultrabithorax (Ubx), 415, 418, 419 Protein Ultrabithorax (Ubx), 418 Sự tiến hóa của bức xạ tia cực tím (UV) của sự sống và, 5 tác động gây đột biến, 309, 310 tầng ozone và, 1212 chất làm mờ thymine và ung thư da, 277 Ulvaf 538 , 572, 1201 Ulva Rigida, 573 Vị Umami, 951 Umbelliferone, 802 Umbels, 597 Dây rốn, 897, 906, 919 Rốn, 897 Chất ức chế không cạnh tranh, của enzyme, 158 Thân ngầm, 792, 793 Thân dưới, 934 Giao nhau không đều, 498, 499 Nấm men đơn bào, 609 Thông gió đơn hướng, 10101012 Uniporters, 118 Unipotency, 394 Cơ cấu tuổi dân số Hoa Kỳ, 1165-1166 tăng trưởng dân số, 1165 Xả hàng, ống rây phloem, 736-737 Axit béo không bão hòa phospholipid và, 107 cấu trúc và chức năng, 56 , 57 Sự điều hòa của các thụ thể hormone, 853 Vùng nâng cao, 1214 codon Uracil và mã di truyền, 288-289 được hình thành bằng cách khử amin cytosine, 309 trong RNA, cấu trúc 63, 64, 65, 63 Uranium-234, 507 Uranium-235, 507 Urê ảnh hưởng đến cấu trúc protein, 50 bài tiết dưới dạng chất thải nitơ, 1074 trong dịch ngoại bào của cá sụn, 1073 phân vô cơ, 747 động vật Ureotelic, 1074 Niệu quản, 1080, 1082 Bài tiết qua niệu đạo, 1080 trong hệ thống sinh sản nữ, 892, 893 trong hệ thống sinh sản nam giới, 890, 891 Urey, Harold, 70, 71 Axit Uric, 1074, 1076-1077 Động vật Uricotelic, 1074 Bàng quang tiết niệu, 1080 Nước tiểu được xác định, 1072 hình thành ở thận của động vật có xương sống, 1078-1079 nồng độ glucose với bệnh tiểu đường, 848 sản xuất nước tiểu cô đặc ở động vật có vú, 1071, 1077, 1082-1084, 1090 Xem thêm Hệ thống bài tiết Ursus Americanus, 1130 US Coast Guard, 1241 Xác định chu kỳ tử cung, 892 mô tả, 893 điều hòa nội tiết tố, 894-895 Chức năng tử cung của, 889 ở người, 892,893 trong chuyển dạ và sinh nở, 843, 896-897 nguồn gốc và sự phát triển của nhau thai, 919 Utricle, 956, 957 V Tiêm chủng " lái xe qua," 16 loại trừ bệnh đậu mùa, 856 sự tiến hóa của virus và 427, 446 "miễn dịch cộng đồng/' 856 trí nhớ miễn dịch và 863.866 lý do khiến con người kháng cự, 877 Protein vắc-xin, sản xuất thông qua công nghệ sinh học, 385 Không bào ở ớt, 554.555 chức năng, 93 trong sự phát triển của tế bào thực vật, 766 trong tế bào thực vật, 87 trong quá trình phát triển của thực vật, 710 trong bản thân thực vật -bảo vệ khỏi sự phòng vệ hóa học, 805 Âm đạo khi sinh con, 897 ở người, 892, 893 vai trò trong thụ tinh bên trong, 887 Dây thần kinh phế vị (dây thần kinh sọ não X), 969 Vỏ hóa trị, 25 Valine, 44 Dơi ma cà rồng, 1071, 1090 Tương tác Van der Waals mô tả, 30 trong DNA, 266 đặc điểm, 26 trong cấu trúc bậc bốn của protein, 48 trong cấu trúc bậc ba của protein, 47 vùng biến đổi, của globulin miễn dịch, 867, 869 , 870 Biến thể, 12, 13 Darter đa dạng, 472 Vas deferens, 890, 891 Vasa orta, 1080 , 1082, 1084 Bó mạch, 710, 719 Tầng phát sinh mạch máu trong ghép, 793,794 sinh trưởng thực vật thứ cấp và, 715, 716, 721, 722 Bệnh mạch máu, 1042-1043 Thực vật có mạch rừng cổ, 580 phân nhánh, bào tử độc lập, 579 đặc điểm phân biệt, 573 tiến hóa của lá, 583, 584 tiến hóa của rễ, 582-583 tiến hóa tầm quan trọng của mô mạch, 579 dị bào tử, 584-585 đuôi ngựa và dương xỉ, 581-582 lycophytes, 581 nhóm chính và đặc điểm phân biệt, 574 họ hàng rhyniophyte, 580 tia mạch, 722 Cơ trơn mạch máu trong động mạch và tiểu động mạch, 1039, 1040 trong cơ chế tự điều hòa của lưu lượng máu, 1044 ion canxi trong sự thư giãn, 136 kiểm soát sự phân phối máu trong cơ thể, 993 Mô mạch máu ở thực vật hạt kín, 596 sự tiến hóa của thực vật trên cạn và, 579 ở thực vật hạt trần, 593 Xem thêm Phloem; Xylem Mô tả hệ thống mô mạch máu của, 712, 714-715 ở lá, 720, 721 mô phân sinh sơ cấp tạo ra, 716 ở rễ, 717,718 ở chồi, 719 Thắt ống dẫn tinh, 898 tác dụng Vasopressin, 843 trong điều hòa huyết áp, liên kết 1044-1045 hành vi ở chuột đồng và, 125 Xem thêm Các thụ thể Vasopressin hormone chống bài niệu, 125, 129 Vector, trong quá trình biến đổi, 377 Bán cầu thực vật, 903-904 Cực thực vật, 395

Chế độ ăn chay, 1051, 1054 Chim sẻ ăn chay, 474 Tế bào thực vật, của vi khuẩn lam, 532, 533 Mô phân sinh thực vật, 715 Xem thêm Mô phân sinh chồi Sinh sản sinh dưỡng trong nông nghiệp, 793-794 nhược điểm, 793 dạng, 792-793 Xem thêm Sinh sản vô tính Giải phẫu tĩnh mạch (mạch máu), 1040 dòng máu chảy qua, 1041-1042 chức năng trong tuần hoàn của động vật có xương sống hệ thống, 1028 Gân (của lá), 710, 720, 721 Veldt, 1131 Giun nhung, 667, 668 Venter, Craig, 356, 359, 360 Thông gió trong phổi người, 1015-1016 Tối đa hóa độ dốc áp suất một phần, 1009 dịch tiết đường hô hấp và, 1013, 1015 thủy triều, 1012-1013 thông gió một chiều ở chim, 1010-1012 bụng, 634, 635 Sừng bụng, 942 tủy bụng, 1020 tâm thất ở lưỡng cư, 1029 ở cá sấu và chim, 1029 ở cá, 1028 ở cá phổi, 1028 tim động vật có vú, 1030-1032 thành dày lên do đột biến ở người, 1025, 1046 ở bò sát, 1030 ở tim ba ngăn, 1029 Venturia canescens, 1184 Tĩnh mạch, 1028 Venus flytraps, 751-752 Vernalization, 791 Vernonia amygdalina, 1105 Vernonioside Bl , 1105 Động vật có xương sống, 684 Đặc điểm cột sống của động vật có xương sống, 684 sự tiến hóa của cổ hươu cao cổ, 416-417 tác động tiến hóa của sự khác biệt trong biểu hiện gen Hox, 418 Bộ gen của động vật có xương sống, retrovirus nội sinh, 545 nhân đôi gen trong, 497-498 gen Hox, 413- 414 Động vật có xương sống, 692, 693 lưỡng cư, 690-692 phần phụ, 636 sơ đồ cơ thể, 685 não, 943 hệ thần kinh trung ương, 941 đặc điểm đặc trưng, 684-685 hệ tuần hoàn, 1027-1030 trong phát sinh loài động vật miệng, 679 bộ xương nội tạng, 999-1002 tiến hóa trong số, 685 hệ thống tiêu hóa, 10581064 biểu hiện gen Hox và tiến hóa cột sống, 418 loài cá có hàm, 686-689 loài cá không hàm và, 685-686, 687 xác định thấu kính, 396 loài có thùy,689-690 phân nhóm chính và số loài đang sống, 632 động vật có vú, 696-700 loại cơ, 987 thần kinh và phân chia cơ thể, 916-918 điều hòa thẩm thấu và điều hòa ion, 1073 phát sinh loài của động vật có xương sống, 685

Chỉ số 1-63 sự phát triển điều hòa ở, 907 loài bò sát, 693-696 điều hòa cân bằng nước và muối, 1077-1079 răng, tiến hóa cánh 1055-1056 ở, 423 Bảng sống theo chiều dọc, 1155 Lipoprotein mật độ rất thấp (VLDL), 1066 Mụn nước ở nhập bào, 121 trong xuất bào, 122 thành phần mạch máu, 596, 714 Ống tiền đình, 955 Tế bào lông tiền đình, 953-954, 956, 957 Màng tiền đình, 954, 955 Dây thần kinh tiền đình, 954 Giải phẫu hệ thống tiền đình, 954, 955 phát hiện trọng lực và động lượng, 956-957 lông mao tế bào lông và cơ chế cảm nhận, 953-954 Tiền đình, 956 Dây thần kinh tiền đình ốc tai, 954, 956 Khoa học thú y, tế bào gốc đa năng và, 410 Viagra, 136 Vibrio phát quang sinh học, 525, 534, 546 mối quan hệ cộng sinh với mực ống Hawaii, 546 Vibrio cholerae, 534, 542 Vibrio fischeri, 546 Sự kiện gián tiếp, 1143-1145 Victoria amazonica, 602 Vicugna vicugna, 1133 Vicuna, 1133 Chiến tranh Việt Nam, 797 Villi, 1057 Vincristine, 96, 604 Viola ba màu, 597 Violets, 597 Viral nở hoa, 546 Bộ gen của virus, 357 Xem thêm bộ gen của Prokaryotic Virginia opossum, 697 Virions, 339 Virus vi khuẩn và liệu pháp thể thực khuẩn, 545-546 đặc điểm và tính đa dạng, 543 được xác định, 339 virus DNA, 543, 544-545 ý nghĩa sinh thái, 546 bệnh mới nổi và, 501 retrovirus nội sinh trong bộ gen của động vật có xương sống, 545 bao bọc, 341 tiến hóa, 427 dịch cúm, 427 điều tra pháp y về sự lây truyền, 458, 459 biểu hiện gen trong bộ gen RNA, 285 gen điều hòa, 339-343 thí nghiệm Hershey-Chase trên DNA, 261-263 interferon và, 860 chuyển gen bên, 496 vòng đời, 339-341 là sinh vật sống, 3 chuyển động thông qua plasmodesmata, 140 thách thức phát sinh chủng loại, 543-544 virus RNA, 543, 544, 545 vắc-xin và, 427, 446 là vectơ trong các biến đổi, 377 Khối lượng nội tạng, 662 Chênh lệch thị giác, 978 Xem thêm Hệ thống thị giác Đầu vào vỏ thị giác từ mắt, 975 tổ chức, 978 trường tiếp nhận của tế bào thần kinh, 977 Sắc tố thị giác, 957-958 Tín hiệu thị giác, trong giao tiếp của động vật, 1111 Hệ thống thị giác Mắt tạo hình ảnh , 958-959 động vật không xương sống, 958 tế bào cảm quang và tế bào cảm quang, 957 trường tiếp nhận võng mạc, 975-977 cấu trúc và chức năng của võng mạc, 959-963 thị giác ba chiều, 977-978 Dung tích sống (VC), 1012, 1013 Vitamin A , 58, 388, 1053 Thiếu vitamin A, 58 Vitamin Bl7 1053, 1054 Vitamin B2, 1053 Vitamin B6, 70, 1053 Xem thêm Axit Pantothenic Vitamin B12, 540, 1053, 1058 Vitamin C, 1053 Vitamin D, 848, 1053, 1054 Vitamin E, 176, 1053 Vitamin K, 540, 1057 Vitamin trong dinh dưỡng động vật, 1053-1054 chất chống oxy hóa, 176 coenzym và, 156 thiếu hụt ở người, 58, 1053, 1054 cấu trúc và chức năng, 58 vỏ Vitelline, 884, 885 Thủy tinh thể, 959 Độ sống động, 889 Dây thanh âm, 1013 Giọng hát, gen FOXP2 và, Hộp thoại 367. Xem Núi lửa thanh quản, 510-511 Voles, hành vi liên kết, 125 Volicitin, 804 Điện áp, 927 Hoạt động của các kênh canxi phụ thuộc điện áp tại điểm nối thần kinh cơ, 936, 937 trong tế bào tạo nhịp tim và sự co bóp của tim, 1033,1034 trong sự co bóp kéo dài của cơ tâm thất, 1034, 1035 Các kênh ion kiểm soát điện áp trong điện thế hoạt động, 932-935 trong tế bào tạo nhịp tim và sự co bóp của tim, 1033-1034 được xác

định, 115, 930 tại các điểm nối thần kinh cơ, 936, 937, 938 tại nút Ranvier, 935 trong sự co bóp kéo dài của cơ tâm thất, 1034, 1035 Kênh kali phụ thuộc điện áp trong điện thế hoạt động, 932, 933, 934 trong tế bào tạo nhịp tim và co bóp tim, 1033, 1034 Kênh natri phụ thuộc điện áp trong điện thế hoạt động, 932-935 của các đồi sợi trục, 938 trong tế bào điều hòa nhịp tim và sự co bóp của tim, 1033-1034 cơ quan điện, 485 nghiên cứu tiến hóa, 485 tại các điểm nối thần kinh cơ, 937, 938 giai đoạn trơ, 933-934 trong co cơ xương, 989, 990 trong sự co bóp liên tục của cơ tâm thất, 1034, 1035 "đường Volvocine" 140-141 Volvox, 140, 141, 572, 573 Cơ quan Vomeonasal (VNO), 950951, 1096-1097 von Frisch, Karl, 1095, 1112 von Humboldt, Alexander, 1196 "Dễ bị tổn thương" loài, 1231 Vulva, xác định ở tuyến trùng, 396, 397, 398 tế bào tiền thân Vulval, 396, 397, 398 w Waggle dance, 1112 Wagler's pit viper, 638 Walchia piniformis, 518 Walker, M. P, 980 Wallace, Alfred Russel, 429, 1141 "đường dây của Wallace," 1141, 1142 Hải mã, 700 Walter, Heinrich, 1138 Sơ đồ khí hậu Walter, 1138 Wamionoa, 681 Chim chích chòe, 474 Warner, Daniel, 421 Màu cảnh báo, 1173, 1174 Warpaint Shiner, 472 Warren, Robert, 542 Mụn cóc, 341 Ong bắp cày, 1181 Xem còn Hymenoptera Wasser, Samuel, 1240 Xử lý chất thải, 389, 1221 Hấp thụ nước ở ruột già, 1063 hấp thụ ở ruột non, 1063 hòa tan chất rắn ion trong, 29 vòng đời của dương xỉ và, 582 chu trình thủy văn toàn cầu, 1215 liên kết hydro và, 30 phân tích đồng vị để phát hiện biến đổi khí hậu, 36 là môi trường cho khí hô hấp, 1007 trọng lượng phân tử, 27 vòng đời của rêu và, 576 chuyển động trong các lớp mao mạch, 1040-1041 chuyển động qua aquaporin, 116 nguồn gốc sự sống và, 68-69 thẩm thấu, 114-115 liên kết cộng hóa trị có cực trong, 28 hấp thụ hạt, 758 là nguồn oxy được tạo ra trong quá trình quang hợp, 186-187 cấu trúc và tính chất, vận chuyển 32-33 trong xylem, 730-732 vận chuyển các nguyên tố qua các ngăn của hệ sinh thái, hấp thu 1213-1214 bởi thực vật, 727-730 Cân bằng nước. Xem Quy định cân bằng muối và nước Gấu nước, 667-668 Xem thêm Tardigrades Loài thở nước khuếch tán oxy trong nước, 1007 ảnh hưởng của nhiệt độ cao đối với, 1007, 1008 Trao đổi hô hấp carbon dioxide, 1008 Dương xỉ nước, 581 Bọ chét nước, 1105, 1106 Hoa súng, 597, 602 Phương pháp giảm mất nước, 738 kiểm soát khí khổng, 732-734 ở cây, 731 Nấm mốc nước, 556, 557 Thành phần thế năng nước của, 727-728 xác định, 727 hạt hấp thụ, 758 Lọc nước, 122 Thụ thể hormone tan trong nước, 836-837 Vitamin tan trong nước, 1053 Tác động của stress nước đối với thực vật, 809 phản ứng của thực vật, 734 Hiệu quả sử dụng nước, 726 Hơi nước, trong khí quyển, 1211 Hệ thống mạch nước,của động vật da gai, 680, 681 Dưa hấu, không hạt, 225 Watson, James D., 264-265, 266, 430-131 Bước sóng, ánh sáng, 188 Sáp trong cơ chế phòng vệ thực vật cấu thành, 798 cấu trúc và chức năng, 58-59 Thời tiết, 510, 1122 Sự giải phóng nitơ do thời tiết, 1218 của đá, 745-746, 1213 Webbing, ở chân gia cầm, 417 Webspinners, 672 Cỏ dại, 1235-1236 Mọt, 674 Wegener, Alfred, 509 Giảm cân, 165, 182 Tập tạ sợi co giật nhanh và , 995 tác động của cơ bắp, 996 tác động đến bệnh loãng xương, 1000 Weinberg, Wilhelm, 437 Welwitschia, 593

1-64 Index Welwitschia mirabilis, 593 Werner, Earl, 1105, 1106 khu vực Wernicke, 981 Wernig, Marius, 336, 337, 338 chim sẻ Tây Phi, 440 West Wind Drift, 1125 Westerlies, 1124, 1125 ngựa phương Tây, 1229 Cá hồi họng Westslope, 1228 Đặc điểm của vùng đất ngập nước, 1140 hậu quả của sự thay đổi của con người, 1223 sự phục hồi, 1239, 1240 Cá voi, 1164 Sự tiến hóa của cá voi, 700 săn bắn quá mức, 1164 thí điểm, 1109 bài hát của, 1112 Xem thêm Cetaceans Wheat allopolyploidy trong, 225, 226 effect nhiệt độ khi ra hoa, 791 loài nửa lùn, 756, 775 Virus khảm lúa mì, 669 Whelks, 662 Whip bọ cạp, 654 Whippet, 370 Thằn lằn đuôi roi, 881-882 Mô mỡ trắng ("mỡ trắng") chuyển sang màu nâu, 834, 839 đặc điểm, 819 chức năng của, 165 Xem thêm Mô mỡ Tế bào bạch cầu, 1038 bệnh bạch cầu dòng tủy mãn tính, 304, 305 vai trò phòng thủ của, 858 cảm ứng phân chia tế bào, 211 loại, 858 Cỏ ba lá trắng, 443-444 Chim sẻ đầu trắng , 1100 Ánh sáng trắng, hấp thụ bởi sắc tố, 189 Chất trắng, 941 Cơ trắng, 995 Cây sồi trắng, 534 Bồ câu cánh trắng, 1137 Chim góa, 435-436 Wiesel, Torsten, 977 Wigglesworth, Sir Vincent, 839-840 Chó hoang, du lịch sinh thái ở Châu Phi và, 1242, 1243 Mù tạt rừng, 432-433, 724 Loại hoang dã, 241 Cháy rừng. Xem Fire Wilkesia gymnoxiphium, 481 Wilkins, Maurice, 264 Willmitzer, Lothar, 736-737 Willow ptarmigan, 1128 Wilmut, Ian, 406, 407 Wilson, E. O., 431, 1113, 1116, 1197, 1198, 1199 , 1229 Wilson, M. A., 967, 983 Gió thịnh hành, 1124-1125 thụ phấn và, 480, 780 Rượu vang, 623-624 Sự tiến hóa của cánh ở động vật có xương sống, 423 so sánh tiến hóa, 452 lần xuất hiện ở động vật, 636 Xem thêm Cánh côn trùng Lúa mì mùa đông, 791 Wishart, David, 370 Witchweed, 626, 753 Phản xạ rút lui, 942-943, 969 Wobble, 294 Wolpert, Lewis, 401 Wolves, 1193-1194, 1239 Tử cung. Xem Tử cung Sản xuất gỗ bằng thể phát sinh mạch máu, 721, 722-723

Sinh trưởng thứ cấp ở cây có hạt, 591-592 yếu tố khí quản trong, 714 Vịt rừng, 468 Ếch gỗ, 642, 1125, 1126 Chim bồ câu rừng, 1116, 1117 Chim gõ kiến, 474 Viện Hải dương học Woods Hole (WHOI), 549 Woolfenden, Glen, 1115 Woolley, Sarah, 1100-1101 Công việc do tế bào thực hiện, 10 con ong mật Công nhân, 880 Quỹ Động vật hoang dã Thế giới, 1238 Wrasses, 688 Wu, Ray, 809 X X nhiễm sắc thể ở bạch quả , 592 tầm quan trọng đối với sự phát triển của tế bào sinh tinh, 884 bất hoạt, 345-346 ở động vật có vú, 249-250 đột biến dẫn đến các bệnh di truyền ở người, 312-313 di truyền liên kết giới tính ở ruồi giấm, 251-252 X-Gal, 378 bệnh liên kết X, IPEX, 874 gen liên kết với X, phiên mã, 345-346 tinh thể học tia X, 264 nhiễu xạ tia X, 264 Xanthopan morgani, 588 Xenopus laevis, 7, 612 Xenoturbellids, 632, 648, 680 Xeroderma sắc tố, 277 Xerophytes, 807 -808, 809, 811 Xestospongia testudinaria, 643 Xiphophorus, 459 gen Xist, 346 kiểu gen XO, 250 kiểu gen XXX, 346 kiểu gen XXXX, 346 kiểu gen XXY, 250, 346 Xylem trong thực vật hạt kín, 596 dòng chảy số lượng lớn, 728 xác định, 730 chức năng của, 579 ở thực vật hạt trần, 593 ở lá, 721 cơ chế chảy nhựa,736 sự chuyển động của nước và các ion trong rễ, 729-730 trong rễ, 717 thứ cấp, 721, 722-723 sinh trưởng thứ cấp và, 591-592 trong chồi, 719 cấu trúc và chức năng, 714 vận chuyển nước và khoáng chất, 730-732 Sự hình thành nhựa Xylem, 730 đo áp suất, 732 cơ chế dòng chảy, 736 Xylocopa darwinii, 1183 nhiễm sắc thể Y Y tiến hóa, 345 ở bạch quả, 592 ở động vật có vú, 250 số gen ở người, 366 di truyền liên kết giới tính ở ruồi giấm, 251-252 Yalow, Rosalyn, 844, 852 Yamanaka, Shinya, 409 Thằn lằn gai Yarrow, 1103, 1104 Kiểm soát chu kỳ tế bào nấm men, 210 tính năng, 609 trong sản xuất thực phẩm và đồ uống, bộ gen 623-624, 361-362 chèn gen vào, 376 làm sinh vật mẫu trong nghiên cứu trong phòng thí nghiệm, 625, 626 gây bệnh, 612 mối liên hệ giữa sự phong phú mRNA với sự phong phú protein, 348 nấm túi, 620 cóc bụng vàng, 479 Chích vàng, 1093 Vườn quốc gia Yellowstone, 594, 596, 1193-1194 Sáng kiến bảo tồn Yellowstone đến Yukon, 1234 Yersinia pestis , 534, 542 Lòng đỏ, 692, 918 Nút lòng đỏ, 910 Túi lòng đỏ, 918, 919 Màng ngoài phôi trứng lòng đỏ, 918 dạ dày, 913-914 Yoshida, Masasuke, 175 Yoshimura, Takashi , 1101 Yucca, 599, 1181-1182 Yucca filosa, 1181 Bướm đêm Yucca, 599, 1181-1182 Yunnanozoans, 679, 680 Z Zlines, 987 , 988, 996 Zambia, 1240-1241 Zea mays , 419 Xem thêm Ngô Zeatin, 76 8 Zeaxanthin , 772 Chim sẻ vằn, 1100-1101 Vẹm ngựa vằn, 1160, 1235 Cá ngựa vằn, 905 Ngựa vằn, 1144 Hội chứng Zellweger, 93 Kẽm trong dinh dưỡng động vật, 1052 trong các phản ứng xúc tác, 156 trong dinh dưỡng thực vật, 741 mô típ cấu trúc và, 335 sự hấp thu của các sinh vật siêu tích lũy, 811 Zinnia Elegans, 597 Zona pellucida, 886, 906 Vùng phân chia tế bào, 716, 717 Vùng kéo dài tế bào, 716, 717 Vùng trưởng thành tế bào, 716, 717 Vùng hoạt động phân cực (ZPA), 401 Zonotrichia leucophrys , 1100 Bệnh lây từ động vật sang người, 458 Zoraptera, 672 Zostera, 1141 Zuckerkandl, Emile, 461 Zygomycota, 616 Zygosporangium, 618 , 619 Zygospore, 618 , 619 Zygospore, 615, 616, 618, 619 Zygote trong vòng đời luân phiên của các thế hệ, 563 của một hạt kín, 600, 601 , 781 , 783 sự phân chia ở động vật, 904-906 ở loài cây lá kim, 594, 595 được xác định, 218 xác định tính phân cực, 395 sự hình thành ở người, 892 ở thực vật trên cạn, 575 ở rêu, 576-577 sản xuất ở động vật, 884-887 Zymogen, 1061, 1062612 mối liên hệ giữa sự phong phú của mRNA với sự phong phú của protein, 348 loại nấm túi, 620 Cóc bụng vàng, 479 Chích vàng, 1093 Vườn quốc gia Yellowstone, 594, 596, 1193-1194 Yellowstone đến Sáng kiến bảo tồn Yukon, 1234 Yersinia pestis, 534, 542 Lòng đỏ, 692, 918 Nút lòng đỏ, 910 Túi lòng đỏ, 918, 919 Màng ngoài phôi trứng lòng đỏ, 918 dạ dày, 913-914 Yoshida, Masasuke, 175 Yoshimura, Takashi, 1101 Yucca, 599, 1181-1182 Yucca filosa, 1181 Bướm đêm Yucca, 599, 1181-1182 Yunnanozoans, 679, 680 Z Zlines, 987 , 988, 996 Zambia, 1240-1241 Zea mays , 419 Xem thêm Corn Zeatin, 768 Zeaxanthin, 772 Zebra finch, 1100-1101 Zebra vẹm, 1160, 1235 Zebrafish, 905 ngựa vằn , 1144 Hội chứng Zellweger, 93 Kẽm trong dinh dưỡng động vật, 1052 trong các phản ứng xúc tác, 156 trong dinh dưỡng thực vật, 741 mô típ cấu trúc và, 335 sự hấp thu của sinh vật siêu tích lũy, 811 Zinnia Elegans, 597 Zona pellucida, 886, 906 Vùng phân chia tế bào, 716, 717 Vùng kéo dài tế bào, 716, 717 Vùng trưởng thành tế bào, 716, 717 Vùng hoạt động phân cực (ZPA), 401 Zonotrichia leucophrys , 1100 Bệnh lây truyền từ động vật sang người, 458 Zoraptera, 672 Zostera , 1141 Zuckerkandl, Emile, 461 Zygomycota, 616 Zygosporangium, 618 , 619 Zygospore, 618 , 619 Zygospore nấm, 615, 616, 618 , 619 Hợp tử trong vòng đời luân phiên của các thế hệ, 563 thực vật hạt kín, 600, 601, 781, 783 sự phân chia ở động vật, 904-906 ở loài cây lá kim, 594, 595 được xác định , 218 xác định tính phân cực, 395 sự hình thành ở người, 892 thực vật trên cạn, 575 rêu, 576-577 sản xuất ở động vật, 884-887 Zymogens, 1061, 1062612 mối liên hệ giữa sự phong phú của mRNA với sự phong phú của protein, 348 loại nấm túi, 620 Cóc bụng vàng, 479 Chích vàng, 1093 Vườn quốc gia

Yellowstone, 594, 596, 1193-1194 Yellowstone đến Sáng kiến bảo tồn Yukon, 1234 Yersinia pestis, 534, 542 Lòng đỏ, 692, 918 Nút lòng đỏ, 910 Túi lòng đỏ, 918, 919 Màng ngoài phôi trứng lòng đỏ, 918 dạ dày, 913-914 Yoshida, Masasuke, 175 Yoshimura, Takashi, 1101 Yucca, 599, 1181-1182 Yucca filosa, 1181 Bướm đêm Yucca, 599, 1181-1182 Yunnanozoans, 679, 680 Z Zlines, 987 , 988, 996 Zambia, 1240-1241 Zea mays , 419 Xem thêm Corn Zeatin, 768 Zeaxanthin, 772 Zebra finch, 1100-1101 Zebra vẹm, 1160, 1235 Zebrafish, 905 ngựa vằn , 1144 Hội chứng Zellweger, 93 Kẽm trong dinh dưỡng động vật, 1052 trong các phản ứng xúc tác, 156 trong dinh dưỡng thực vật, 741 mô típ cấu trúc và, 335 sự hấp thu của sinh vật siêu tích lũy, 811 Zinnia Elegans, 597 Zona pellucida, 886, 906 Vùng phân chia tế bào, 716, 717 Vùng kéo dài tế bào, 716, 717 Vùng trưởng thành tế bào, 716, 717 Vùng hoạt động phân cực (ZPA), 401 Zonotrichia leucophrys , 1100 Bệnh lây truyền từ động vật sang người, 458 Zoraptera, 672 Zostera , 1141 Zuckerkandl, Emile, 461 Zygomycota, 616 Zygosporangium, 618 , 619 Zygospore, 618 , 619 Zygospore nấm, 615, 616, 618 , 619 Hợp tử trong vòng đời luân phiên của các thế hệ, 563 thực vật hạt kín, 600, 601, 781, 783 sự phân chia ở động vật, 904-906 ở loài cây lá kim, 594, 595 được xác định , 218 xác định tính phân cực, 395 sự hình thành ở người, 892 thực vật trên cạn, 575 rêu, 576-577 sản xuất ở động vật, 884-887 Zymogens, 1061, 1062Sản xuất 576-577 ở động vật, 884-887 Zymogens, 1061, 1062Sản xuất 576-577 ở động vật, 884-887 Zymogens, 1061, 1062